

This is the accepted manuscript version of the contribution published as:

Geller, W., Hupfer, M. (2025):

Seeökosysteme V: Synökologie (Teil 2) – Planktongemeinschaften und Sukzessionen

In: Calmano, W., Hupfer, M., Fischer, H., Klapper, H. (Hrsg.)

Handbuch Angewandte Limnologie: Grundlagen - Gewässerbelastung - Restaurierung - Aquatische Ökotoxikologie - Bewertung - Gewässerschutz

Wiley-VCH, Weinheim,

The publisher's version is available at:

<https://doi.org/10.1002/9783527678488.hbal2025001>

IV-1.1.9

Seeökosysteme V: Synökologie (Teil 2) – Planktongemeinschaften und Sukzessionen

WALTER GELLER, MICHAEL HUPFER

Inhalt

1	Einführung	2	4.3.1 Funktionelle Typen von Rotatorien	32
2	Gemeinschaften des Protistenplanktons.....	4	4.3.2 Gilden und funktionelle Gruppen des Rotatorienplanktons.....	34
2.1	Symbiosen und Mixotrophie by Protisten....	4	4.3.3 Jahreszeitliche Sukzession der Rotatorien	35
2.2	Arten der Mixotrophie im weiteren Sinne und deren ökologische Rollen	5	4.3.4 Zuordnung der Rotatorien zur Trophie	37
2.2.1	Mixo-Phagotrophie bei autotrophen Organismen.....	6	4.4 Cladoceren und Copepoden	38
2.2.2	Mixo-Autotrophie bei phagotrophen Organismen.....	8	4.4.1 Artenzahlen in einzelnen Seen und in Regionen	38
2.2.3	Osmotrophie bei autotrophen Organismen.....	10	4.4.2 Crustaceenarten und Trophie der Seen.....	38
2.2.4	Auxotrophie	10	4.4.3 Artenzahlen im Tiefland, auf montaner Höhenstufe und im Hochgebirge	40
2.2.5	Mixotrophie bei Bakterien.....	11	4.4.4 Mono- und Bifunktionalität der Mund- und Rumpfgliedmaßen und des Filterapparates.....	41
2.3	Gemeinschaften der Eukaryoten nach RNA-Sequenzierung	11	4.5 Größe der Konsumenten und das Spektrum der Futterpartikel	43
3	Gemeinschaft des Phytoplanktons	13	4.6 Filterwiderstand und Energiebudget bei Filtrierern.....	44
3.1	Jahreszeitliche Sukzession des Phytoplanktons	16	4.7 Zoosoziologische Gemeinschaften als Arten-Cluster.....	46
3.2	Phytoplanktongruppen nach den Pigmenten des Antennenkomplexes	16	4.7.1 Ciliaten und Rotatorien.....	46
3.3	Artenzahl, Diversität und limitierende Faktoren.....	18	4.7.2 Crustaceen.....	47
3.4	Phytosoziologische Gruppen im Phytoplankton.....	20	4.7.3 Jahreszeitliche Sukzession der Zooplanktongruppen	47
3.5	Aggregation von Gruppen nach funktionellen Eigenschaften.....	22	5 Zusammenfassung.....	48
3.5.1	Funktionelle Gruppierung nach morphologischen Eigenschaften.....	22		
3.5.2	Wachstum und Substrataffinität	23		
3.5.3	Verluste durch Sedimentation	24		
3.5.4	Verluste durch Grazing.....	24		
3.6	Modellierung der Phytoplanktonentwicklung.....	26		
3.7	Phytoplankton und Bewertung von Seen.....	27		
4	Gemeinschaften des Zooplanktons	27		
4.1	Heterotrophe Flagellaten des Planktons.....	28		
4.2	Ciliaten des Planktons	30		
4.3	Rotatorien des Planktons.....	31		

1 Einführung

Die Gemeinschaften 1. Ordnung (Gilden) umfassen die zusammenlebenden Konkurrenten mit ähnlichen und sich teilweise überschneidenden ökologischen Nischen und deren indirekte Interaktionen. Die Gemeinschaften 2. Ordnung betreffen die direkten Fraßbeziehungen der Organismen in den unterschiedlichen Nahrungsnetzen von Seen. Als Plankton erscheinen die Mikro- und Kleinorganismen, deren Eigenbewegung gegenüber der Bewegung des umgebenden Wassers wesentlich kleiner ist. Für das Phyto- und Zooplankton wird eine Gruppierung in Größenklassen verwendet: Pico-, Nano-, Mikro-, Meso- und Makroplankton für die Größenbereiche 0,2–2 µm, 2–20 µm, 20–200 µm, 0,2–2 mm und

2–20 mm (SIEBURTH et al. 1978). Die Einordnung dieser Gruppen in das Seeökosystem wird mit umfassenden Ansätzen seit etwa sechs Jahrzehnten – beginnend mit NAUWERCK (1963) über den Erkensee – beschrieben. Das Phytoplankton ist funktional zu definieren als die Gemeinschaft der autotrophen Primärproduzenten (planktische Algen und Cyanobakterien), jedoch ohne frei im Wasser schwebende Makrophyten und periphytische Algen. Als Zooplankton sind die heterotrophen, eukaryotischen Organismen (Protoisten und Metazoen) der Freiwasserzone definiert, deren Bewegung weitestgehend durch Strömung und Turbulenz des umgebenden Wassers bestimmt wird. Typische Gruppen sind die heterotrophen Nanoflagellaten (HNF), die Mikrozooplankton der großen, heterotrophen Flagellaten, wie die farblosen Dinoflagellaten, die Ciliaten und die Rotatorien, das Mesozooplankton mit den Cladoceren und Copepoden und

das Makrozooplankton mit den großen Raubcladoceren, pelagisch lebenden Amphipoden und Mysidaceen sowie den Limnomedusen in wärmeren Gewässern. Die Larven der Wandermuschel *Dreissena* verbreiten sich als planktisch lebende Entwicklungsstadien. In kleinen und flachen Gewässern gibt es einen vertikalen Austausch zwischen pelagischen und benthischen Arten, sodass eine eindeutige Unterscheidung zwischen planktischen, benthischen und Uferformen schwierig wird. Mixotrophe Arten leben zusätzlich autotroph und müssen bei Stoffbilanzen mit entsprechenden Anteilen dem Phytoplankton zugerechnet werden. Es gibt nur wenige Untersuchungen, in denen alle genannten Zooplanktongruppen simultan erfasst wurden (Abb. 1a, b, Abb. 34a–e). Ebenso werden die Relationen der pelagischen zu den litoralen und den benthischen Gesellschaften nur wenig beachtet (SODRÉ et al. 2017).

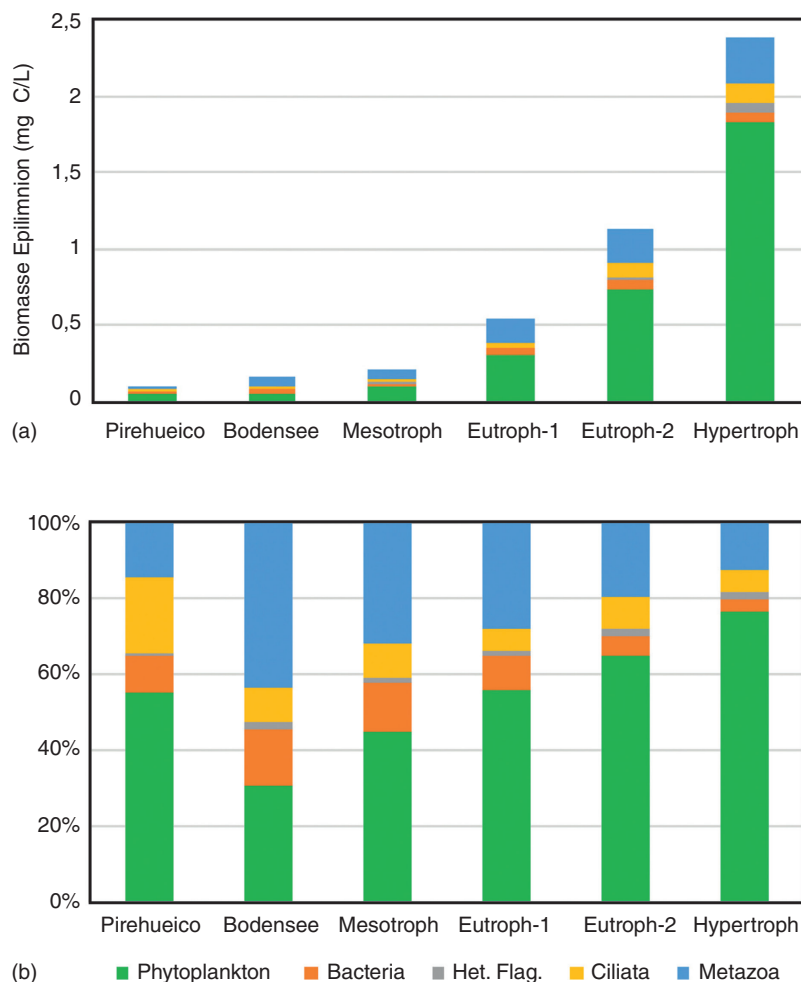


Abb. 1: (a) Biomassen im Epilimnion in den Planktongemeinschaften von Seen unterschiedlicher Trophie: oligotropher See mit der Gesamtbioasse von 0,1 mg C/L, mesotrophe Seen mit 0,2–0,3 mg C/L, eutrophe Seen mit 0,5–1,1 mg C/L, hypereutrophe Seen mit 2,4 mg C/L. (b) Relative Anteile der Biomassen im ultraoligotrophen Pirehueico-see 1991/92, im re-oligotrophierten Bodensee 1987–1991 und in 55 Ostsee-Randseen in Norddeutschland (Daten aus: WOELFL 1995, AUER et al. 2004).

2 Gemeinschaften des Protistenplanktons

Als Protisten werden die eukaryotischen Einzeller (Protozoen und Protophyten) zusammengefasst, ohne dabei autotrophe, heterotrophe und mixotrophe zu unterscheiden (Tab. 1; vgl. auch die taxonomischen Gruppen des pro-/eukaryotischen Phytoplanktons in Tab. 2). Die Protozoen werden oft als die einzelligen phagotrophen Organismen definiert (Tab. 3; FINLAY und ESTEBAN 1998), zu denen viele der mixo-autotrophen – also auch einige Phytoplankton-Gruppen – gehören (ADL et al. 2005, 2012, 2019). Aus traditioneller Sicht entsteht daraus das Problem: „the autotrophic phytoflagellates are often confusingly referred to as Protozoa“ (BARK 1981), bzw. dessen Umkehrung bei mixotrophen Protozoen, die mit der „erworbenen Eigenschaft“ des Besitzes von Chloroplasten als Protophyten auftreten. FLYNN et al. (2013) weisen darauf hin, dass eine dichotome Trennung von Phytoplankton und (Proto-) Zooplankton die Realität nicht korrekt erfasst, sondern immer wieder zu Missverständnissen führt.

2.1 Symbiosen und Mixotrophie by Protisten

Die Entstehung der vielen Formen der eukaryotischen Einzeller durch Kombination von metabolischen

Grundprozessen wird interpretiert als ein Aufbau von komplexen Holobionten aus einfachen Basispartnern. Der „Holobiont“ ist dabei zu verstehen als die symbiotische Einheit der Wirtszelle mit seinem Mikrobiom. Im Grundtyp wäre der eukaryotische Protist heterotroph mit der Fähigkeit, gelöste organische und anorganische Substanzen osmotroph aufzunehmen und andere Organismen phagotroph als Nahrung zu nutzen. Basistypen der autotrophen Einzeller wären die prokaryotischen kokkalen Cyano- und Prochlorobakterien mit ihren Photosyntheseausstattungen. Eine primäre Symbiose wäre die phagotrophe Aufnahme einer Cyano- oder Prochlorobakterienzelle in eine heterotrophe Protistenzelle. Daraus wäre die Entstehung eines dauerhaften Holobionten denkbar im Sinne einer konstitutiven Mixotrophie (MITRA et al. 2016), bei der die metabolische Gesamtsteuerung auch des symbiontischen Partners vom Zellkern des Wirtes ausgeht. Die primären Plastiden sind in der Wirtszelle umhüllt von zwei Membranen, der inneren als Hüllmembran der aufgenommenen symbiotischen Zelle, der äußeren als die Membran der Nahrungsvakuole der phagotrophen Wirtszelle. Nach KEELING (2010) kann man von drei primären Endosymbiosen ausgehen, die zu den Anfängen unterschiedlicher Stammlinien des eukaryotischen Photosyntheseapparates führten. Dabei entstanden drei Basistypen von eukaryotischen autotrophen Holobionten mit unterschiedlichen Photosyntheseapparaten. Eine „blaue“

Tab. 1: Taxonomische Gruppen der eukaryotischen Protisten nach ADL et al. (2012).

<i>Archaeplastida</i>				
Glaucophyta	Glaucozystales			
<i>Rhodophyta</i>				
Chloroplastida	Charophyta	Chlorodendrales	Chlorophyta	Prasinophyta
<i>Chromalveolata</i>				
Cryptophyta	Cryptomonadales	Goniomonadales		
Haptophyta	Pavlovophyceae	Prymnesiophyceae		
Stramenopiles, (Heterokonta)	Actinophryidae	Bacillariophyta	Bicosoecida	Chrysophyceae
	Dictyochophyceae	Eustigmatales	Hypotrichales	Labyrinthulomycetes
	Opalinata	Pelagophyceae	Peronosporomycetes	Phaeophyceae
	Phaeothamniophyceae	Pinguichrysidales	Raphidiophyceae	Synurales
	Xanthophyceae			
Alveolata	Apicomplexa	Ciliophora	Dinzoa	
<i>Excavata</i>				
Formicata	Eopharyngia			
Parabasalia	Cristomonadida	Spirotrichonymphida	Trichomonadida	Trichonymphida
Preaxostyla	Oxymonadida			
Jakobida	Histonida			
Heterolobosea	Acrasidae	Gruberellidae	Vahlkampfiidae	
Euglenozoa	Euglenidae	Diplonemea	Kinetoplastea	
Grün: Gruppen des Phytoplanktons nach Reynolds				

Tab. 2: Taxonomische Gruppen des pro-/eukaryotischen Phytoplanktons nach REYNOLDS (2006).

Cyanobacteria	Chroococcales, Oscillatoriales, Nostocales
Prochlorobacteria	Prochlorales
Anoxyphotobacteria	Chromatiaceae, Chlorobiaceae
Glaucophyta	<i>Glaucocystis</i>
Prasinophyta	Pedinomodanales, Chlorodendales, Pyramimodales, Scourfieldiales
Chlorophyta	Tetrasporales, Volvocales, Chlorococcales, Ulotrichales, Zygnematales
Euglenophyta	Eutreptiales, Euglenales
Cryptophyta	Cryptomonadales, <i>Cryptomonas</i> , <i>Rhodomonas</i>
Raphidiophyta	Chloromonadales
Xanthophyta	Mischococcales, Tribonematales
Eustigmatophyta	<i>Chlorobotrys</i>
Chrysophyta	Chrysophyceae, Dictyochophyceae, Synurophyceae
Bacillariophyta	Bidduphiales (Centrische Diatomeen), Bacillariales (Pennate Diatomeen)
Haptophyta	Pavlova, Prymnesiales, Coccolithophorales
Dinophyta	Gymnodiniales, Goniatales, Peridinales, Phytodinales, Prorocentrales

Tab. 3: Taxonomische Gruppen der Protozoen des Süßwassers nach FINLAY und ESTEBAN (1998).

Euglenozoa: <i>Bodo</i> , <i>Euglena</i>	Heliozoa: <i>Actinophrys</i> , <i>Actinosphaerium</i>
Opalozoa: <i>Cercomonas</i> , <i>Kathablepharis</i>	Bicosoecae: <i>Cafeteria</i>
Choanozoa: <i>Monosiga</i>	Dictyochaeta: <i>Actinomonas</i>
Dinozoa: <i>Peridinium</i> , <i>Gymnodinium</i> , <i>Ceratium</i>	Phaeophyta: Chrysophyceae, <i>Spumella</i> , <i>Dinobryon</i> , <i>Uroglena</i> , <i>Synura</i> , <i>Mallomonas</i>
Ciliophora: <i>Paramecium</i> , <i>Stentor</i> , <i>Vorticella</i>	Haptomonada: <i>Chrysochromulina</i>
Rhizopoda: <i>Amoeba</i> , <i>Arcella</i>	Cryptomonada: <i>Cryptomonas</i> , <i>Chilomonas</i>

Linie führte zu den Glaucophyten, die „grüne“ Linie zu den Chlorophyten, die „rote“ Linie zu den Rhodophyten. Die primären prokaryotischen Symbionten vom Typ *Synechococcus* oder *Prochlorococcus* unterscheiden sich durch unterschiedliche Pigmentausstattungen. In den primären Endosymbiosen wurden die Symbionten zu Organellen (Chloroplasten), die steuernden Gene wurden in den Zellkern der Wirtszelle aufgenommen und die für den Symbionten nicht mehr notwendigen Teile wurden reduziert.

Die Typen der sekundären und tertiären Symbiosen entstehen durch Inkorporation von eukaryotischen,

photoautotrophen Protisten als Symbionten durch Integration in andere, eukaryotische Wirtszellen. Dies betrifft in der „grünen“ Stammbaumlinie die Symbiose von Trypanosomen-Protisten mit einer Grünalge zu einem *Euglena*-Holobionten, die mixotrophen Ciliaten durch Aufnahme von Zoochlorellen, in der „roten Linie“ die Cryptomonaden, die Haptophyten, die Stramenopilen mit Rotalgen-Symbionten. In der Gruppe der Dinoflagellaten entstanden tertiäre Symbiosen mit ursprünglich drei Partnerzellen durch Aufnahme von Haptophyten, Cryptomonaden, Chlorophyten und Diatomeen in verschiedene Dinoflagellaten als Wirtszellen.

In den Zusammenstellungen der taxonomischen Protistengruppen von ADL et al. (2005, 2012, 2019) wird der Schritt zur Verschmelzung von phylogenetisch unterschiedlichen Arten zu neuen „Holobionten“ nur am Rande erwähnt. Die Vernetzung der eukaryotischen Phytoplankter nach Hybridisierung von heterotrophen Wirtszellen mit autotrophen Symbionten in den verschiedenen Gruppen der Protisten kann auf der Basis der molekularbiologischen und elektronenmikroskopischen Befunde rekonstruiert werden. Als Fazit bleibt, dass die verschiedenen eukaryotischen Phytoplanktongruppen nicht monophyletisch abgeleitet werden können, da die Teilpartner der Holobionten, die Wirtszellen und die erworbenen Plastiden, unterschiedlichen Ursprungs sind (KEELING 2010). Die Feststellung von FITCH (1970), „truly homologous traits, behaving in a perfectly expectable way, may nevertheless lead to a ludicrous phylogeny“, kann auch im Hinblick auf die Taxonomie des Phytoplanktons gesehen werden.

2.2 Arten der Mixotrophie im weiteren Sinne und deren ökologische Rollen

Die mixotrophe Lebensweise ist energieaufwendig, da beide physiologische Prozessoren, die für die heterotrophe und für die autotrophe Ernährungsweise, nebeneinander aufgebaut und erhalten werden müssen. Sie bietet jedoch die Alternativen, dass mixo-phagotrophe Photoautotrophe bei schlechten Lichtbedingungen oder Dunkelheit heterotroph oder, umgekehrt, mixo-autotrophe Heterotrophe bei Mangel an organischer Substanz oder an Beutepartikeln autotroph (über)leben können. Beide Partner bilden durch die Symbiose eine gemeinsame neue ökologische Nische als eine neue emergente Eigenschaft, die nicht auf eine monophyletische Linie zurückgeführt

werden kann. Im Plankton sind die Typen der Mixotrophie – im weiteren Sinne – für Bakterien, Phytoplankton und Zooplankton getrennt zu betrachten und Osmotrophie und Phagotrophie zu unterscheiden. Modelle ohne klare Definition der Mixotrophie erscheinen problematisch (TROOST et al. 2005).

Um die realen Zuordnungen zu den auto- und heterotrophen Teilprozessen zutreffend zu erfassen, ist eine Unterscheidung notwendig 1.) von mixo-phagotrophen und nichtphagotrophen Phytoplanktonarten und 2.) von mixo-auto-heterotrophen und rein-heterotrophen Protozoen. So werden die grünen, mit Zoochlorellen ausgestatteten Ciliaten bei Phytoplanktonuntersuchungen meistens vernachlässigt. Die Phagotrophie von mixo-phagotrophen Phytoplanktern wird oft nur angenommen unter Verweis auf andernorts publizierte Fakten (z. B. PATTERSON und LARSEN 1991; JANSSON et al. 1996; PÄLSSON und GRANÉLI 2004; MITRA et al. 2014). In nur wenigen Untersuchungen wurde die vermutete Mixo-Phagotrophie in begleitenden Experimenten mit Fluoreszenz-markierten Bakterien (FLB) als Futterangebot überprüft (SANDERS und PORTER 1990; STOECKER und SILVER 1990; NYGAARD und TOBIESEN 1993; STRAŠKRABOVÁ et al. 1999; MONTAGNES et al. 2008; CALLIERI et al. 2006b; GERA et al. 2019; WAIBEL et al. 2019).

2.2.1 Mixo-Phagotrophie bei autotrophen Organismen

Die Phagotrophie kann als stammesgeschichtlich primitive Grundeigenschaft von Protisten angesehen werden, deren Fehlen hingegen als eine abgeleitete Eigenschaft (JONES 2000). Die weite Verbreitung der Fähigkeit zur Aufnahme von Partikeln auch bei Phytoplanktern ist aus dieser Sicht nachvollziehbar. Bei den Ciliaten, die durch Symbiose autotrophe Eigenschaften erworben haben, sind die beteiligten symbiontischen Partner als eigenständige Organismen noch evident. Bei den als Phytoplankton einzuordnenden Gruppen ist eine Trennung nicht mehr klar erkennbar, es sind jedoch Abstufungen zu beobachten, die zu graduell unterschiedlichen Ausprägungen führen. Bei *Ochromonas* wird angenommen, dass es sich um einen primär heterotrophen Organismus handelt, der sich bei Nahrungsmangel phototroph erhalten kann. Bei *Poterioochromonas* wurden bei mixotropher Ernährung 93 % des Kohlenstoffbedarfs durch Phagotrophie gedeckt (SANDERS 1991). Viele mixotrophe Phytoplankter leben überwiegend phototroph und

nutzen die Phagotrophie bei Lichtmangel oder dazu, sich mit essenziellen Mangelsubstanzen zu versorgen. Andere grüne Flagellaten nutzen ihre phagotrophen Fähigkeiten nur im Ausnahmefall zum Überleben im Dunkeln. *Dinobryon* und *Uroglena* können in bakterienfreien Kulturen nicht erhalten werden, da sie essenzielle Spurenstoffe offensichtlich nur phagotroph aufnehmen können (SANDERS 1991). Die Mixotrophie von autotrophen Protisten in der Form einer ergänzenden Phagotrophie bringt den mixotrophen Organismen einen Gewinn gegenüber ihren rein autotrophen Konkurrenten, wenn ein Mangel 1.) an mineralischen Nährstoffen oder 2.) in der Lichtversorgung herrscht.

In oligotrophen Seen sind die Nährstoffe P und/oder N, in sauren Seen auch der anorganische Kohlenstoff schwer zugänglich. Durch ergänzende Phagotrophie kann diese Unterversorgung ausgeglichen werden. Die Sanierung des Bodensees hatte eine Re-Oligotrophierung zur Folge, in deren Verlauf mit der Abnahme des limitierenden Elementes P die Biomasse des Phytoplanktons abnahm, jedoch der Anteil der mixotrophen Arten anstieg (Abb. 2). In den meist N-limitierten Seen Patagoniens (Abb. 3; IZAGUIRRE et al. 2016) steigt der Anteil der mixotrophen Phytoplankter von < 10 % in den eutrophen Seen auf fast 90 % in den (ultra-)oligotrophen Seen. An Tiroler Bergseen in verschiedenen Höhenlagen wurden im Tiefenbereich der Chlorophyll-Maxima die Anteile der mixo-phagotrophen Phytoplanktonabundanzen in Experimenten mit farbmarkierten Bakterien verfolgt (Abb. 4; WAIBEL et al. 2019). Der Anteil der mixo-phagotrophen Phytoplankter stieg von 1 %

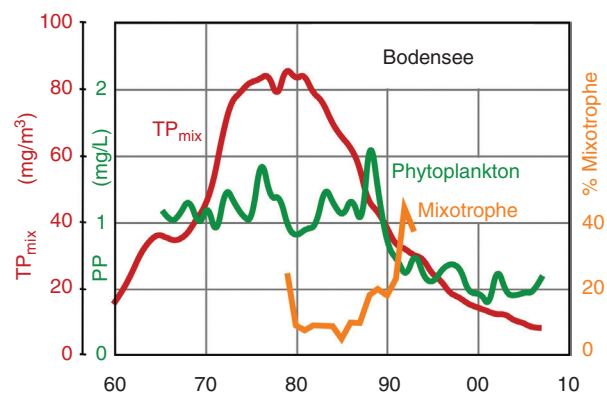


Abb. 2: Entwicklung des Phytoplanktons im Bodensee im Verlauf der Eutrophierung und Sanierung 1960 bis 2007. Nach Abnahme des Gesamt-Phosphors auf < 40 mg/m³ nimmt das Phytoplankton ab, der Anteil der mixo-phagotrophen Phytoplankter nimmt zu (Daten aus: IGKB 2013; GAEDKE 1998).

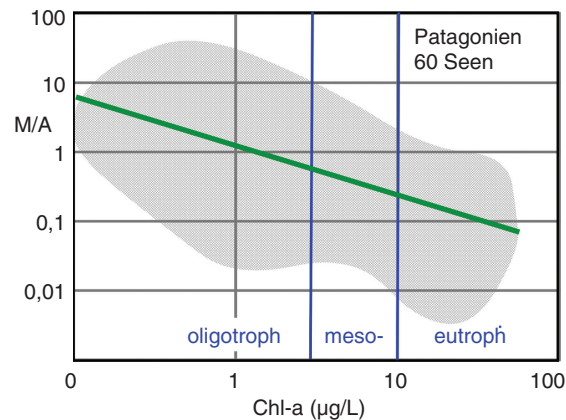


Abb. 3: Abundanzverhältnis von mixotrophen (M) zu obligat-autotrophen (A) Phytoplanktern in 60 Seen in Patagonien; Chlorophyll-a mit < 3 µg/L in oligotrophen, mit 3–10 µg/L in mesotrophen und mit > 10 µg/L in eutrophen Seen; Bereich der Messwerte markiert (vereinfacht aus: IZAGUIRRE et al. 2016).

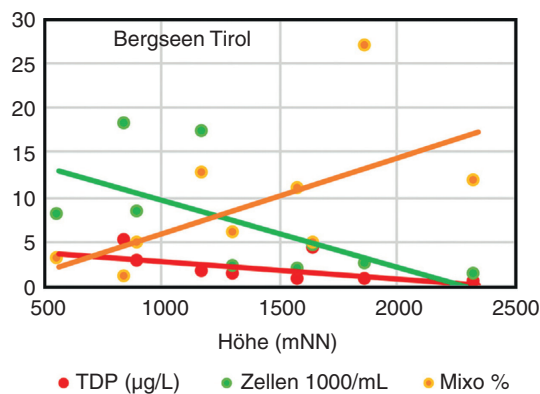


Abb. 4: Phytoplankton in 9 Bergseen (Tirol) in verschiedenen Höhen, Zellkonzentrationen in Tiefen des maximalen Chl-a, Gesamt-P_{gel} (TDP) und prozentuale Anteile der mixo-phagotrophen Zellen; Trendlinien linear (Daten aus: WAIBEL et al. 2019).

in 567 mNN auf 27 % in 1874 mNN. Alle Seen wiesen niedrige P-Konzentrationen auf, mit zunehmender Höhe von 5 µg/L auf 0,3 µg/L TDP (gelöster Gesamtphosphor) abnehmend (STENZEL et al. 2017). In eutrophierten und später sanierten Seen wie im Bodensee (Abb. 3) oder der Rappbode-Talsperre (Abb. 5) nahm der Anteil der Mixotrophen im Verlauf der Re-Oligotrophierung deutlich zu. Im re-oligotrophierten Bodensee wurden durch die Phagotrophie von *Dinobryon* täglich bis zu 30 % des Bakterioplanktons eliminiert. Dabei deckte der Phytoflagellat seinen Phosphorbedarf nahezu vollständig aus den aufgenommenen Bakterien (KAMJUNKE et al. 2009). Bei der Dinophycee *Karlodinium micrum* wurden bei mixotrophem Wachstum ein bis zwei

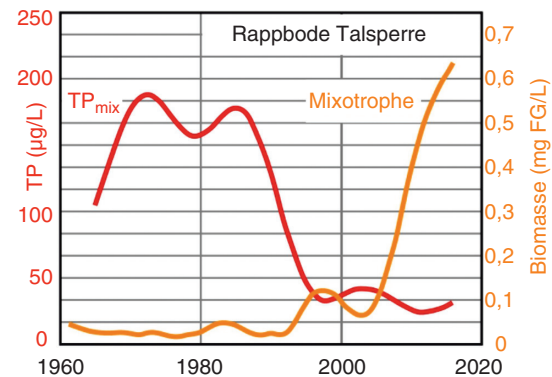


Abb. 5: Entwicklung in der Rappbode-Talsperre 1959–2018: Gesamt-Phosphor bei Holomixis und Anteil der mixo-phagotrophen Phytoplanktonarten (Daten aus: WENTZKY et al. 2018).

Drittel der Kohlenstoffaufnahme durch Autotrophie bzw. Phagotrophie gedeckt (ADOLF et al. 2006). An Phytoplanktonassoziationen, wie sie von REYNOLDS (1980) beschrieben wurden, konnte im heute wieder oligotrophen Lago Maggiore eine Sukzessionsfolge von mixotrophen phytoplanktischen Flagellaten beschrieben werden, die von anfänglicher Koexistenz mit dem Picoplankter *Synechococcus* diesen später phagotroph als Beute nutzen (CALLIERI et al. 2006a). Die Phytoplanktongemeinschaft von Konkurrenten wurde also später abgelöst durch ein Räuber-Beute-System („intra-guild predation“), indem die potenziell mixotrophen Arten zur Phagotrophie übergingen.

In Braunwasserseen ist die phototrophe Energieversorgung durch Lichtmangel einschränkt. Durch Verwertung der aus dem Umfeld eingetragenen gelösten, organischen Substanzen ist die Bakterienproduktion hoch. Abb. 6 zeigt die mittlere Zusammensetzung des Protistenplanktons, einschließlich des autotrophen Picoplanktons (APP), das aus kokkalen Cyanobakterien und Eukaryoten < 2 µm besteht, im nordschwedischen Öträsket. Der See ist polyhumos und erhält große Mengen an externem gelöstem organischem Kohlenstoff (DOC), aus dem eine hohe Bakterienproduktion entsteht, die größer ist als die autotrophe Produktion des Sees. Das Beispiel des Planktons im humosen Öträsket zeigt einen ungewöhnlich hohen Anteil von mixotrophen Formen, die als obligat oder potenziell phagomixotrophe Phytoplankter fast drei Viertel der jährlich mittleren Biomasse ausmachen (JANSSON et al. 1996; DRAKARE et al. 2002). In 71 Seen Ontarios wurde die Zunahme der mixotrophen Arten mit steigender Humosität deutlich (Abb. 7; SENAR et al. 2021). Da in humosen Seen mit

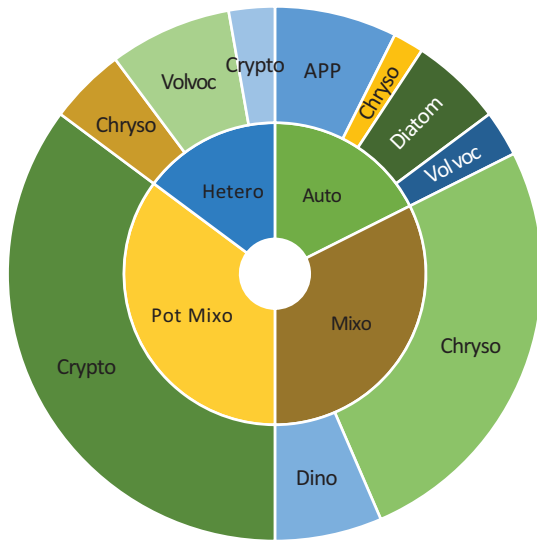


Abb. 6: Zusammensetzung der Gemeinschaft des Protistenplanktons im humosen (9–10 mg DOC/L) See Örträsket im Jahresmittel der Biomasse. Taxonomische Gruppen und funktionelle Gruppen: obligat Autotrophe, potenziell Mixo-Autotrophe, Mixo-Autotrophe und Heterotrophe (Daten aus: JANSSON et al. 1996; APP < 2 µm = Cyanobakterien + kleine Eukaryota, ergänzt aus: DRÅKARE et al. 2002).

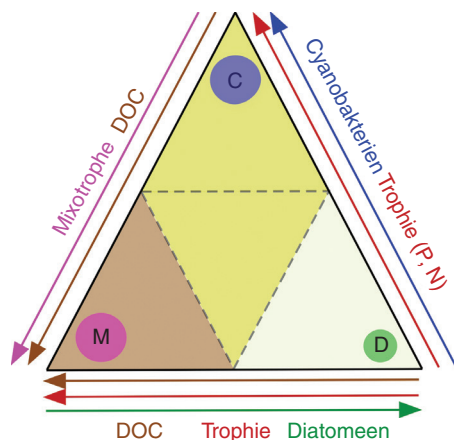


Abb. 7: Phytoplanktongemeinschaften in 71 oligo- bis eutrophen, humosen Seen in Ontario: Mixotrophe Arten (M) dominieren im lichtlimitierten Braunwasserbereich mit externem DOC, Diatomeen dominieren im Klarwasser bei niedriger Trophie (D), Cyanobakterien (C) dominieren mit zunehmenden Nährstoffgehalten (P, N) bei niedriger Humosität (schematisiert nach: SENAR et al. 2021).

steigendem DOC das Licht zum Mangelfaktor wird, nehmen die mixo- und heterotrophen im Verhältnis zu den autotrophen Protisten zu. In Schweden und Wisconsin wurden Messwerte der Chlorophyll-Konzentrationen und des DOC verglichen (ISLES et al. 2021; HANSON et al. 2003). In beiden Gebieten ergibt

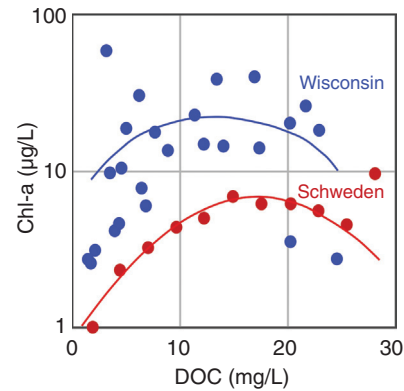


Abb. 8: Beziehungen zwischen DOC und Chlorophyll-a: 1.) In 110 schwedischen Seen aus Langzeitmonitoring > 10 Jahre mit Proben in Frühjahr, Sommer und Herbst; Chl-a-Mittelwerte der TOC-Klassen, DOC berechnet als 90 % des TOC. 2.) In 25 Seen in Wisconsin und Michigan mit Proben im Sommer. Die lin-log-Verteilungen zeigen unimodale Chl-a-Maxima bei ca. 15 mg DOC/L. Die Mittelwerte über die Vegetationsperiode in Schweden liegen niedriger als die Einzelmessungen im Sommer in Wisconsin (Daten aus: ISLES et al. 2021 und HANSON et al. 2003).

sich übereinstimmend ein unimodales Maximum des Chlorophyllgehaltes bei einer Humosität von etwa 15 mg DOC/L (Abb. 8). Oberhalb dieses Wertes wirkt die Wasserfärbung lichtlimitierend.

2.2.2 Mixo-Autotrophie bei phagotrophen Organismen

Bei marinen und limnischen Ciliaten ist neben der ursprünglichen Phagotrophie die erworbene Autotrophie häufig (DOLAN 1992; WOELFL 2007). Die mixotrophe Symbiose wird meist mit intrazellulären *Chlorella*-Zellen gebildet und ist stabil bei abgestimmtem Teilungszyklus beider Partner. Das Verhältnis ist in den meisten Fällen fakultativ, und beide Partner sind auch ohne Symbiose lebensfähig. Auch Symbiosen mit Cryptophyten als Endosymbionten sind bekannt. In sekundären und tertiären Symbiosen können die Chloroplasten der als Nahrung aufgenommenen Phytoplanktonzellen aus diversen Taxa (Diatomeen, Dinoflagellaten, Chrysomonadinen, Cryptophyta) als „versklavte“ Chloroplasten in der Wirtszelle für einige Zeit (6–50 h) weiter photosynthetisch aktiv bleiben (Abb. 9).

Die Mixo-Photoautotrophie von heterotrophen Protisten erscheint als eine Anpassung an nahrungsarme Habitate. Innerhalb der Ciliatengemeinschaft sind die mixotrophen Arten oft dominierend in oligotrophen Seen. In einigen Seen in Florida erreichten die mixotrophen Arten 54–58 % der Ciliatenbiomasse.

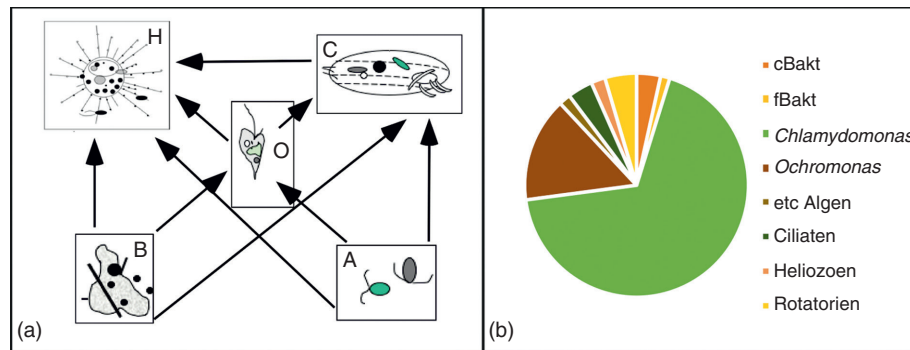


Abb. 9: (a) Nahrungsnetz und (b) Zusammensetzung der Protistengemeinschaft im schwefelsauren Bergausee Niemeck (pH 2,8) mit Bakterien, photo-osmotrophen Algen, phago-phototrophen *Ochromonas* und Ciliaten und phagotrophen Heliozoen als Top-Karnivoren. A – Algen (*Chlamydomonas*), B – coccale und filamentöse Bakterien, O – *Ochromonas*, C – Ciliat (*Oxytricha* sp.), H – Heliozoon (*Actinophrys* sp.) (kombinierte Daten aus: WOELFL 2000 und ZIPPEL 2005).

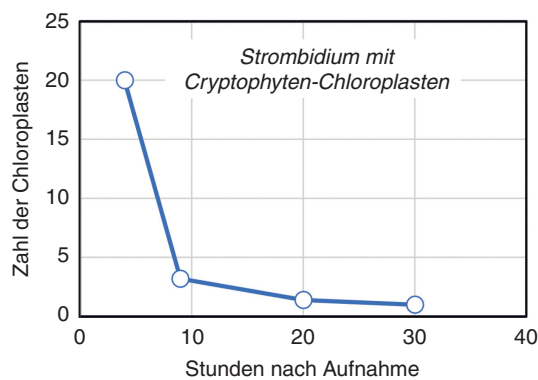


Abb. 10: Aufnahme und Abbau von Fremd-Chloroplasten beim Ciliaten *Strombidium capitatum* mit Cryptophyten-Chloroplasten (Daten aus: STOECKER und SILVER 1990).

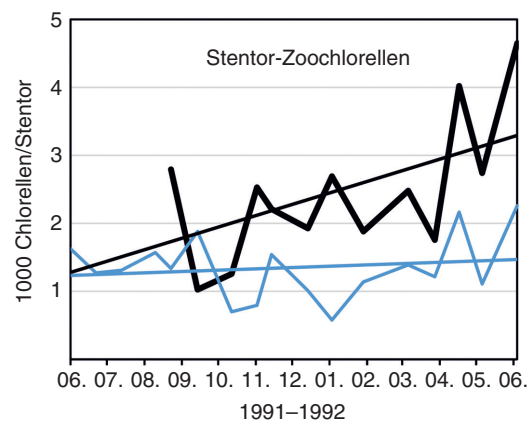


Abb. 11: Mixotrophie von *Stentor* im Pirehucosee, Chile, Zahl der Zoochlorellen pro Zelle *Stentor araucanus* und *S. amethystinus* (blau) im Jahresverlauf 1991/1992 (WOELFL 1995).

In oligotrophen, subandinen Seen dominieren große, *Chlorella*-mixotrophe Ciliaten, solange der Fraßdruck durch Cyclopiden und Daphnien fehlt (Abb. 10; WOELFL und GELLER 2002; WOELFL 2007). Die grünen *Stentor*- und *Ophridium*-Arten erreichen im Jahresmittel 92 % der Ciliatenbiomasse und 47 % des gesamten Zooplanktons. Ein *Stentor* als Wirt enthielt mehrere Tausend endosymbiontische Zoochlorellen, insgesamt 8,3 % des Zellvolumens (Abb. 11). Die mixotrophen Ciliaten machten bis zu 25 % der gesamten autotrophen Biomasse des Planktons aus. Im Jahresmittel leisteten sie einen Anteil von 6,5 % an der Photosyntheseleistung des Planktons. Ähnliche Ergebnisse wurden in australischen Seen gefunden, wo die Chlorellen des mixotrophen *Stentor* zwischen 4,3 % und 69,3 % zur gesamten Photosyntheseleistung beitrugen (LAYBOURN-PARRY et al. 1997). Das Vorkommen von mixotrophen Stentoren ist auch aus oligotrophen Seen in Deutschland bekannt, Stechlinsee, Große

Fuchskuhle, Eibsee, und aus dem Bodensee noch zu Anfang des 20. Jahrhunderts (WOELFL 1995).

Eine besondere Form der Symbiose in hoch eutrophen Gewässern ermöglicht dem phagotrophen, sauerstoffbedürftigen Wirt (*Euplotes daidalos*, *Halteria viridis*) die Nutzung von nahrungsreichen, jedoch hypoxischen Schichten mit ausreichendem Lichtangebot. Die autotrophen Partner (Zoochlorellen) produzieren genug Sauerstoff zur Respiration des heterotrophen Partners, während die phagotrophen Wirte ihre autotrophen Symbionten mit Stickstoff versorgen (ESTEBAN et al. 2010).

Die Dinoflagellaten sind ebenfalls als ursprünglich phagotrophe Protozoen mit sekundärem oder tertiärem Erwerb von Chloroplasten einzuordnen. JACOBSON (1999) zeigt eine anschauliche Zusammenstellung des räuberischen Nahrungserwerbs

von marinen Dinoflagellaten, die andere Protisten phagotroph in ihre Nahrungsvakuole aufnehmen, größere Beute mit Pseudopodien amöboid einschließen und extrazellulär verdauen oder zehnfach größere Beute wie große Ciliaten und Nauplien betäuben und aussaugen können. Bei den Süßwasserformen treten diese räuberischen Formen des heterotrophen Nahrungserwerbs weitgehend zurück (NORRIS 1969; STOECKER 1999), jedoch wurde auch bei *Ceratium hirundinella* Phagotrophie nachgewiesen (HOFENEDER 1930; SANDON 1932; ARNDT et al. 2000).

2.2.3 Osmotrophie bei autotrophen Organismen

Die Osmotrophie als Variante der Mixotrophie wird in der Literatur nur wenig diskutiert (SANDERS 1991; JONES 2000). Bei Cyanobakterien, die grundsätzlich autotroph leben, ist die osmotrophe Aufnahme von gelöster organischer Substanz nachgewiesen, sodass einige Picocyanobakterien (*Synechococcus*, *Prochlorococcus*) als Primärproduzenten mit zusätzlichen heterotrophen Fähigkeiten eingeordnet werden müssen. Osmo-Mixotrophie ist weiterhin für viele eukaryotische Phytoplanktonarten nachgewiesen, für *Chlamydomonas* (TITTEL et al. 2005; WEITHOFF und WACKER 2007; SPIJKERMAN 2007; TITTEL et al. 2009) und für *Chlorella* (LIANG et al. 2009; MARCHELLO et al. 2018). Die Osmotrophie von Phytoplanktern sichert deren Überleben bei Lichtmangel (RODHE 1953; TILZER et al. 1977) und in Gewässern mit Kohlenstofflimitation (BEULKER et al. 2003).

Tab. 4: Wasserlösliche Vitamine.

Vitamin C (Ascorbinsäure)	Vitamin B6 (Pyridoxin)
Vitamin B1 (Thiamin)	Vitamin B7 (Biotin, Vitamin H)
Vitamin B2 (Riboflavin)	Vitamin B9 (Folsäure)
Vitamin B3 (Niacin, Nicotinsäure)	Vitamin B12 (Cobalamin)
Vitamin B5 (Pantothensäure)	

2.2.4 Auxotrophie

Die in allen Algengruppen weit verbreitete Auxotrophie, die obligatorische Aufnahme von wasserlöslichen Vitaminen (Tab. 4), ist als eine Variante der Osmotrophie einzustufen. Im Gewässer müssen die wasserlöslichen Vitamine von den auxotrophen Arten des Phytoplanktons aus dem umgebenden Wasser aufgenommen werden.

Die taxonomischen Gruppen der Algen sind unterschiedlich vitaminbedürftig (Abb. 12). Cobalamin (B12) wird am häufigsten benötigt, von 155 der 306 geprüften Spezies, und wird ausschließlich von Bakterien produziert (CROFT et al. 2006). Der Bedarf an Thiamin (B1) kommt bei 67 von 306 Arten vor. Der Bedarf an Biotin (B7) betrifft vor allem die Dinophyta mit ihren sekundären oder tertiären Symbiosen. In der Artensukzession des Phytoplanktons können die vitaminbedürftigen Arten erst dann auftreten, wenn zuvor vitaminproduzierende Arten diese in das Wasser abgegeben haben. Als Produzenten sind neben den Bakterien auch Phytoplanktonarten nachgewiesen (CARLUCCI und BOWES 1970; COLE 1982). In polnischen Seen wurde von 85 % der pelagischen Bakterien mindestens eines, von den meisten Bakterien

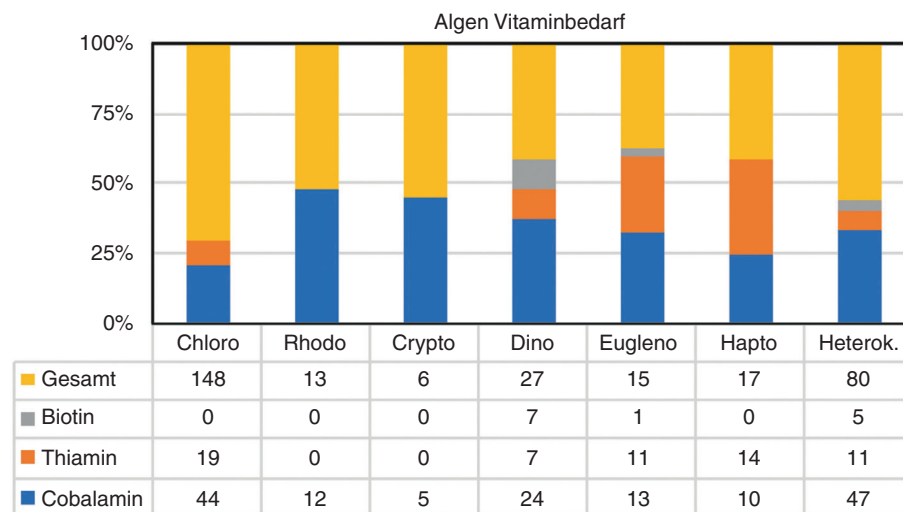


Abb. 12: Anteile der vitaminbedürftigen Arten in einer überprüften Gesamtheit von 306 Algenspezies (Daten aus: CROFT et al. 2006).

zwei bis vier der B-Vitamine produziert (DONDESKI 1991; DONDESKI und NOWACKA 1992). Aus dem eutrophen Kinneret-See ist ein saisonaler Zyklus von B12 bekannt (CAVARI und GROSSOWICZ 1977). SANUDO-WILHELMY et al. (2006) fanden ein durch B12 sechsfach gesteigertes Wachstum für das großzellige Phytoplankton, jedoch eine weitgehende Unabhängigkeit von B12 in den Größenklassen $< 5 \mu\text{m}$. Die von Bakterien oder Phytoplanktern produzierten Vitamine werden auch über die Nahrungskette weitergegeben, z. B. Vitamin C an Zooplankton und Fische (WHEELER et al. 2015).

2.2.5 Mixotrophie bei Bakterien

Die osmotrophe Aufnahme von kleinmolekularen organischen Substanzen ist eine Grundfähigkeit der Bakterien. Mixotrophe Bakterien verfügen zusätzlich über einen Pigmentapparat (Bacteriochlorophyll, Proteorhodopsin), der Energie aus Licht gewinnt und zum Betrieb der Protonenpumpe, zum Aufbau von ATP oder zum Einbau von CO_2 genutzt werden kann. Nach EILER (2006) ist Mixotrophie bei Bakterien zu definieren als die Kombination von mindestens drei der metabolischen Basisprozesse zur Gewinnung von Energie und Kohlenstoff: Photo-, Organo-, Auto- und Heterotrophie.

2.3 Gemeinschaften der Eukaryoten nach RNA-Sequenzierung

Für das Bakterio- und Protistenplankton kommen seit ca. zwei Jahrzehnten molekulargenetische Techniken zur Anwendung (z. B. GLÖCKNER et al. 1996; SALCHER 2014; MOCK et al. 2016; MA et al. 2020; WANG et al. 2021). Erste Vergleiche von mikroskopischen und molekulargenetischen Bestandsaufnahmen der eukaryotischen Einzeller mittels Genomsequenzierung aus Wasserproben führten zu neuen Erkenntnissen zur Vollständigkeit der Erfassung der Organismengruppen und zu stark erweiterten Artenzahlen. Die mikroskopisch unterscheidbaren Morphospezies enthalten bei vielen Gruppen eine erweiterte Anzahl von verborgenen Spezies, die sich anhand der DNA-Sequenzen unterscheiden lassen. Weiterhin erlaubt die Genomanalyse von Umweltproben auch den Nachweis von seltenen Arten, die bei mikroskopischen Untersuchungen nicht gefunden werden. Da eine Zuordnung der Genomsequenzen als „operationelle taxonomische Einheiten“ (OTU) nur zu schon bekannten Arten möglich ist, bleibt vielfach offen, ob die „OTU

species“ als Arten, homolog im traditionellen Sinn, betrachtet werden können (Kasten 1).

Kasten 1: Taxonomie von monophyletischen Abstammungsgruppen

Taxonomische Gruppen werden aufgefasst als phylogenetische Aggregationen mit gleicher Abstammung (taxonomische Homologie). Als Merkmale zum Nachweis der Homologie und zur taxonomischen Beschreibung der Arten konnten zunächst nur morphologische Strukturen, also phänotypische komplexe Elemente, herangezogen werden. Bei der Beschreibung nach molekularbiologischen Merkmalen (DNA, RNA, Proteine) wird gegenwärtig bei einer Übereinstimmung von $> 30 \%$ der Nukleotidsequenz von Genen oder von $> 10 \%$ der Aminosäuresequenz von Proteinen auf genetische Homologie geschlossen.

Eine Übersicht der verfügbaren 18S-RNA-Analysen an den einzelligen Eukaryoten in Süßwassersystemen (DEBROAS et al. 2017) nennt eine Summe von $> 100\,000$ OTU, die 1297 monophyletischen Clustern zugeordnet werden können. Auf dieser Basis werden 200 000 bis 250 000 Arten an Protisten geschätzt, von denen nur ein kleiner Teil aus RNA-Datenbanken und morphologischen Beschreibungen bekannt ist.

In Planktonproben aus dem Bergsee Tovel (Trentino) wurden mit der Gensequenzierung um eine Größenordnung mehr OTU gefunden als Morphospezies in der mikroskopischen Analyse. In zwei Untersuchungsjahren stehen 90–109 mikroskopische Phytoplanktontaxa 819–891 OTU-Spezies gegenüber (OBERTEGGER et al. 2021). Die RNA-Sequenzierung der Chlorokokkalen und Chlamydomonaden aus 20 Seen in Minnesota und N.-Dakota (FAWLEY et al. 2004) erbrachte 93 OTU-Arten, von denen nur 4 vorher bekannt waren, während weltweit verbreitete Arten wie *Chlamydomonas reinhardtii* oder *Chlorella vulgaris* fehlten. Auf dem Stand der aktuellen Kenntnisse war dort keine überzeugende Übereinstimmung von Morphospezies und RNA-OTU zu erreichen.

An Wasserproben aus 227 Bergseen der Pyrenäen (ORTIZ-ALVAREZ et al. 2018) wurden die alpha- und gamma-Diversitäten der Eukaryoten molekulargenetisch untersucht. Die Seen liegen oberhalb der Waldgrenze in ca. 2300 mNN, sind ultraoligotroph

(gelöster reaktiver Phosphor (SRP) ca. 2 µg/L) bei Seeflächen von ca. 5 ha. Die 18S-RNA-Sequenzierung erwies für 10 phylogenetische Taxa der Protisten 4–75 OTU-Identitäten für die lokale alpha-Diversität in den einzelnen Seen und 100–800 OTU für die regionale gamma-Diversität der Gesamtheit der 227 Seen (Abb. 13). Herausragend erscheint die hohe Zahl der 818 OTU-Varianten in der Gruppe der Chrysophyceen und die unerwartet hohe Zahl von 422 für die Dinoflagellaten. Auch die hohen gamma-Diversitäten der saprophytischen Cercozoa (542 OTU-Arten von begeißelten Amöben) und der Chytridiomycota (710 OTU-Arten von parasitischen Pilzen) waren aus traditionellen Planktonuntersuchungen nicht bekannt. Die unterschiedlichen photoautotrophen Gruppen wurden als obligat-autotrophe oder mixo-autotrophe Protisten eingestuft. Es fanden sich große Zahlen von Partikeln terrestrischen Ursprungs wie Pollen von Blütenpflanzen und Sporen von Farnen

und Pilzen, die im Plankton von parasitischen Pilzen und Saprotrophen verwertet und in das aquatische Nahrungsnetz eingebracht werden.

In fünf oligotrophen Gebirgsseen in Tirol dominierten die Dinoflagellaten mit bis zu 531 OTU-Phylo-typen und 68 % der OTU-Gesamtzahl in über die Wassersäule integrierten Sammelproben (Abb. 14a; FILKER et al. 2016). Die zweithäufigste Gruppe bestand aus den Heterokonten (Chrysophyceen und Synurophyceen). Diese Phytoplanktongruppen sind ausgeprägt phago-mixotroph. Für die hohe genetische Diversität von > 500 Typen, summiert als beta-Diversität für die fünf Seen, errechnen die Autoren 2–20 „effektive Arten“ als die jeweils aktuellen alpha-Diversitäten für die Gemeinschaften in den einzelnen Seen.

Im Lac Annecy wurde die Sediment-DNA aus den Sedimentschichten des letzten Jahrhunderts

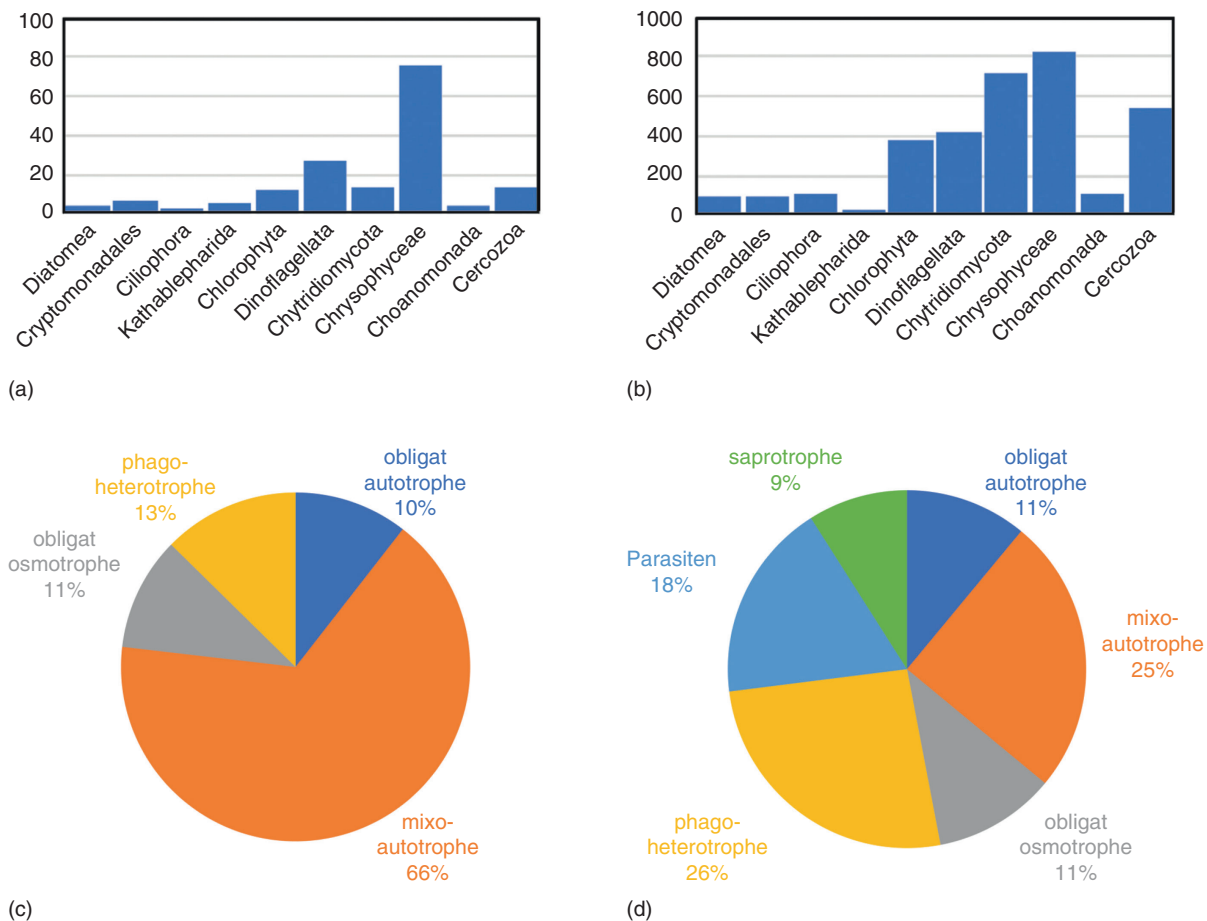


Abb. 13: OTU-Zusammensetzung der Protistengemeinschaft in 227 Bergseen der Pyrenäen, Anteile der funktionellen Gruppen: (a) lokale und (b) regionale OTU-Zahlen (alpha- und gamma-Diversitäten), (c) nach Zellabundanz und (d) nach OTU der effektiven Arten (Daten aus: ORTIZ-ÁLVAREZ et al. 2018).

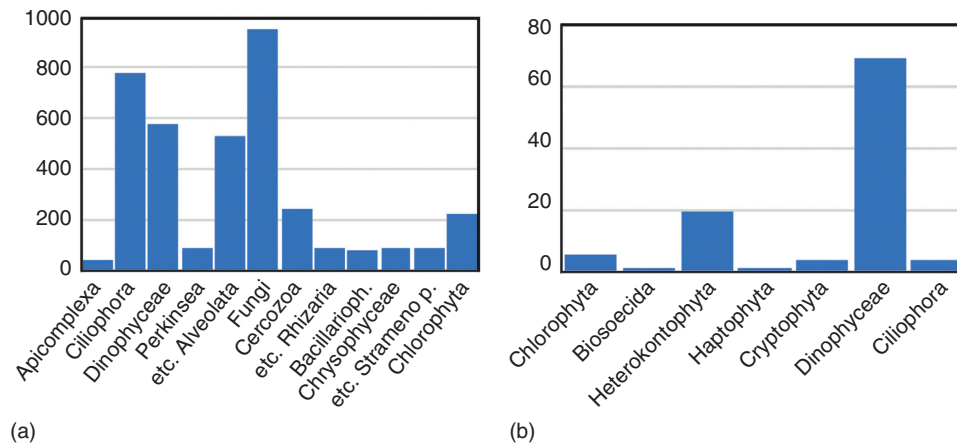


Abb. 14: OTU-Gruppen der Protisten: (a) nach der lokalen OTU-Zahl in % (alpha-Diversität) in fünf Bergseen in Tirol (Daten aus: FILKER et al. 2016), (b) Zahlen der OTU aus der Sediment-DNA über 100 Jahre (beta-Diversität) im Lac Annecy (Daten aus: CAPO et al. 2017).

untersucht (Abb. 14b; CAPO et al. 2017). Darin sind die planktischen und benthischen Protisten enthalten. Als die 12 Gruppen mit den höchsten OTU-Diversitäten erscheinen die Ciliaten, Dinophyceen und Pilze, während die klassischen Phytoplanktongruppen der Diatomeen, Chryso- und Cryptophyceen weniger divers auftreten. Die Sammelwerte über ein Jahrhundert und deren zeitliche Entwicklung, die dem Eutrophierungsverlauf des Sees folgt, zeigt die Variationsbreite der Habitatbedingungen.

Die mathematische Ableitung der Zahl von „effektiven Arten“ aus der genetischen Diversität in operationellen taxonomischen Einheiten (OTU) aus dem Shannon-beta-Diversitätsindex (Kasten 2; JOST 2006, 2007; FILKER et al. 2016) wird diskutiert, bleibt jedoch für das ökologische Verständnis ein Problem. Die Definitionen der alpha-, beta- und gamma-Diversitäten sind an der terrestrischen Vegetation langlebiger Landpflanzen entwickelt worden (WHITTAKER 1972). Es bleibt unklar, wie diese auf Planktonorganismen mit Generationslängen von wenigen Tagen anzuwenden sind. Bilden Einzelproben aus dem Uferbereich (Beispiel der Bergseen in den Pyrenäen) oder Sammelproben über den Tiefengradienten geschichteter Seen (Beispiel der Gebirgseen in Tirol) die lokale alpha-Diversität oder die beta-Diversität im Habitat-Gradienten ab? Ebenso bleibt offen, wie die Diversitäten in Zeitreihen wie jahreszeitlichen Sukzessionen oder langjährigen Entwicklungen der Phytoplanktongemeinschaften (Beispiel der Jahrhundert-Entwicklung im Lac Annecy) einzustufen sind.

Kasten 2: „Whittaker’s Gesetz“

$\alpha \times \beta = \gamma$ = gamma-Diversität

Messgröße der Diversität ist Shannon’s H' der Arten:

$$H' = -\sum_{i=1}^S p_i \ln(p_i)$$

Die „beta-Diversität“ als dimensionsloser Quotient von regionaler und lokaler Diversität

$$H_\beta = H_\gamma / H_\alpha$$

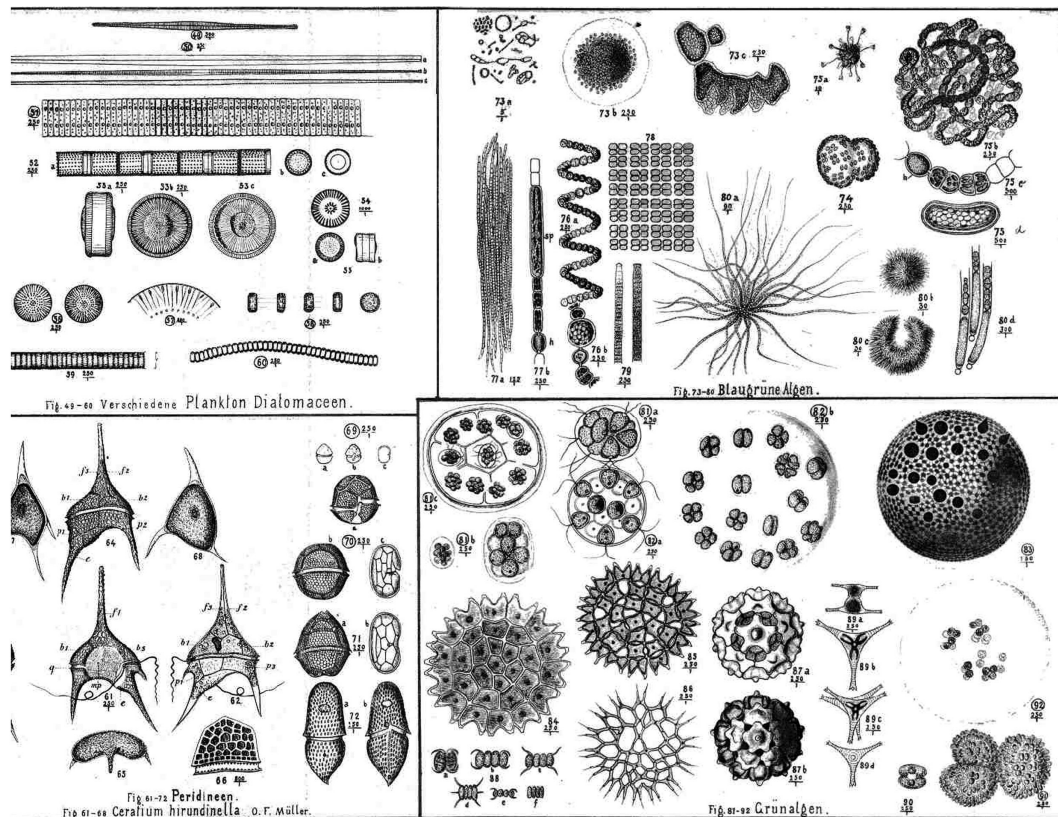
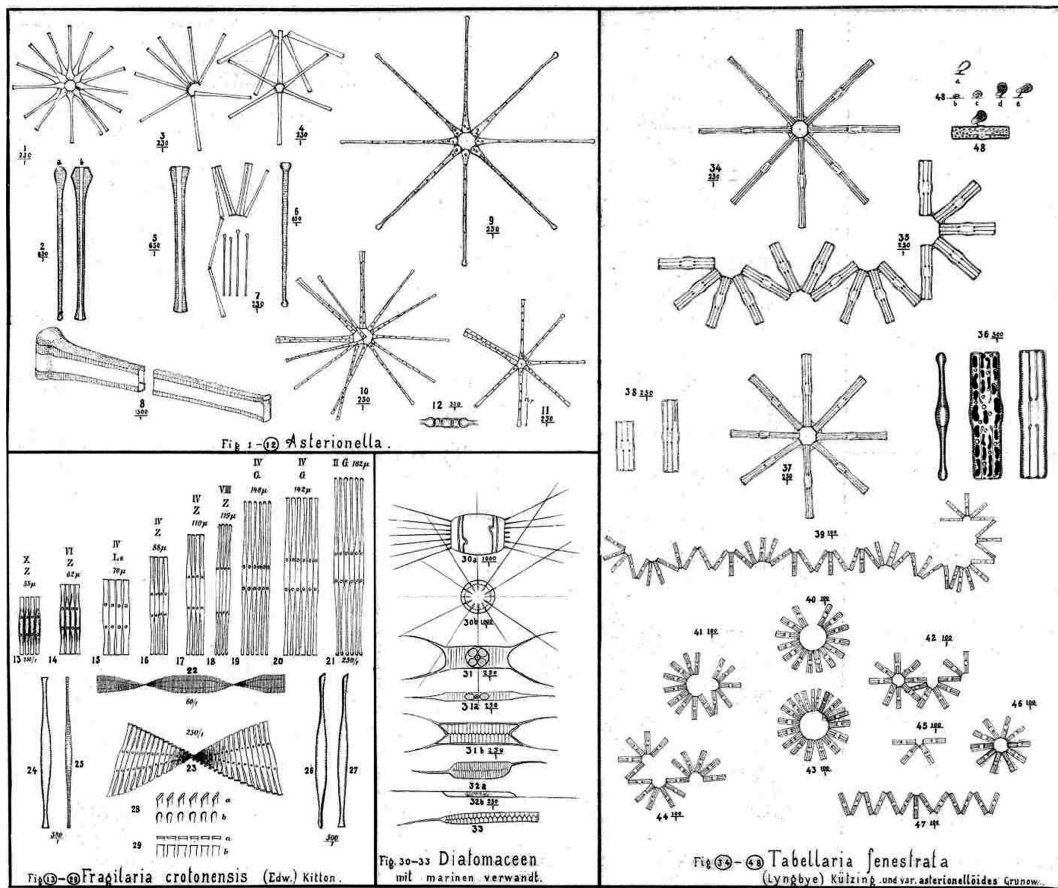
gilt als Schätzwert für die Zahl der „effektiven Arten“, abgeleitet aus den OTU-Diversitäten:

$$H_\beta = \text{OTU-}H_\gamma / \text{OTU-}H_\alpha$$

(WHITTAKER 1972; JOST 2006, 2007).

3 Gemeinschaft des Phytoplanktons

Die Gemeinschaft des Phytoplanktons – definiert als die Summe der photo-autotrophen Planktonorganismen – wird seit über einem Jahrhundert mit zunehmend verfeinerten Methoden untersucht. In Tafel 1 sind einige markante Arten des Netzplanktons aus der Anfangsphase der Untersuchungen zusammengestellt (SCHRÖTER 1897). Die Grundfragestellung der Phytoplanktologie wurde formuliert als das „Paradox des Planktons“: *Warum gibt es so viele Arten?* (HUTCHINSON 1961). Obwohl in Labor-kulturen mit anfänglichen Artengemischen unter



Tafel 1: Übersicht einiger Arten des Netz-Phytoplanktons (aus: SCHRÖTER 1897). 1, 2: *Asterionella formosa*, 4-12: *A. gracillima*, 13-29: *Fragilaria crotonensis*, 30: *Stephanodiscus zachariasii* (= *hantzschii*), 31: *Atheya zachariasii*, 32, 33: *Rhizosolenia eriensis*, *R. longiseta*, 34-48: *Tabellaria fenestrata*, 49-50: *Synedra acus*, 51: *Fragilaria capucina*, 52: *Melosira granulata*, 53-60 *Cyclotella* sp., 61-68: *Ceratium hirundinella*, 69: *Glenodinium pusillum*, 70: *Peridinium cinctum*, 71: *P. tabulatum*, 72: *Gymnodinium fuscum*, 73: *Clathrocystis aeruginosa*, 74: *Coelosphaerium kuetzingianum*, 75: *Anabaena flos aquae*, 76: *A. spiroides*, 77: *Aphanizomenon flos aquae*, 78: *Merismopedia elegans*, 79: *Oscillatoria rubescens*, 80: *Gloeotrichia echinulata*, 81: *Pandorina morum*, 82: *Eudorina elegans*, 83: *Volvox globator*, 85, 86: *Pediastrum boryanum*, 85, 86: *P. duplex*, 87: *Coelastrum cambricum*, 88: *Scenedesmus quadricauda*, 89: *Staurastrum gracile*, 91: *Botryococcus braunii*.

konstanten Bedingungen nach einer Generationenabfolge meist nur eine Art zur Dominanz kommt, werden unter Freilandbedingungen viele Arten in vielfältigen Assoziationen beobachtet (SOMMER 1983, 1984a).

Aus der Grundfragestellung ergeben sich verschiedene ökologische und praktische Problemstellungen und Untersuchungsziele:

- Die Frage aus Sicht der Phytosoziologie: Welche Arten, Gattungen oder Taxa des Phytoplanktons kommen gemeinschaftlich vor?
- Die Frage zu den Ursachen: Welche Faktoren bestimmen die art- und gruppenspezifischen Nischen und wie können die vielen Arten in überschaubare, funktionelle Gruppen aggregiert werden?
- Die Frage zur Gesamtwirkung: Wie ist die systemökologische Wirkung des Phytoplanktons zu beschreiben, z. B. für die Vorhersagbarkeit des Nährstoff- und Sauerstoffbudgets?
- Die Frage zur Systemmodellierung: Wie können die aggregierten Gruppen in Seenmodelle einbezogen werden – dies mit dem Ziel der Voraussagbarkeit der Phytoplanktonentwicklung und deren Auswirkungen?
- Die Frage zur Bewertung: Wie können die Arten und Gruppen des Phytoplanktons als Indikatoren für den Zustand des jeweiligen Sees bewertet werden, z. B. um die Notwendigkeit von kostenträchtigen Sanierungsmaßnahmen zu begründen?

Für die Bewertung der Protistengruppen und des Phytoplanktons ist die Entwicklung der Methodik zu sehen. Die ersten mikroskopischen Untersuchungen wurden an Netzproben vorgenommen und erfassten nur die großzelligen Formen wie Diatomeen, große Chlorophyten und Algenfilamente (SCHRÖTER 1897). Die bis heute übliche Untersuchung geht von Lugol-fixierten Wasserproben, Anreicherung in Sedimentationskammern und Analyse mit dem Umkehrmikroskop aus (UTERMÖHL 1958). Das Bakterien- und Picoplankton wird jedoch mit der Sedimentationsanreicherung nicht vollständig erfasst und konnte erst mit Nuclepore-Filtern und Fluoreszenzmikroskopie zufriedenstellend quantifiziert werden (DALEY und HOBBIE 1975; HOBBIE et al. 1977). Dabei können die Phytoplankter über die Eigenfluoreszenz der Pigmente des Antennenkomplexes, die farblosen Bakterien und Protisten nach Anfärbung mit Fluoreszenzfarben (Acridinorange, DAPI u. a.) erfasst werden. Die

aktuell verfügbaren Untersuchungsmethoden für das Phytoplankton werden dargestellt im UNESCO-Handbuch 55 der INTERGOVERNMENTAL OCEANIC COMMISSION (IOC 2010).

Langjährige Datensätze der Umweltlandesämter, der Betreiber von Talsperren und der großen Wasserversorger an den großen Seen der Schweiz und Deutschlands sind in Jahresberichten frei verfügbar. Das Beispiel der langjährigen Entwicklung im Bodensee (Abb. 15a) zeigt während seiner eutrophierten Phase 1975 (Abb. 15b) und nach der Re-Oligotrophierung 2005 (Abb. 15c) die Anteile der Phytoplanktongruppen. Nach der Sanierung des Sees nahmen die Cyanobakterien, die Chlorophyta und Diverse (autotrophes Picoplankton und unbestimmbare kleine Phytoflagellaten) ab, die Chrysophyta, Cryptophyta und Dinoflagellaten nahmen deutlich zu. Die Diatomeen bilden nach wie vor den Hauptanteil im Phytoplankton.

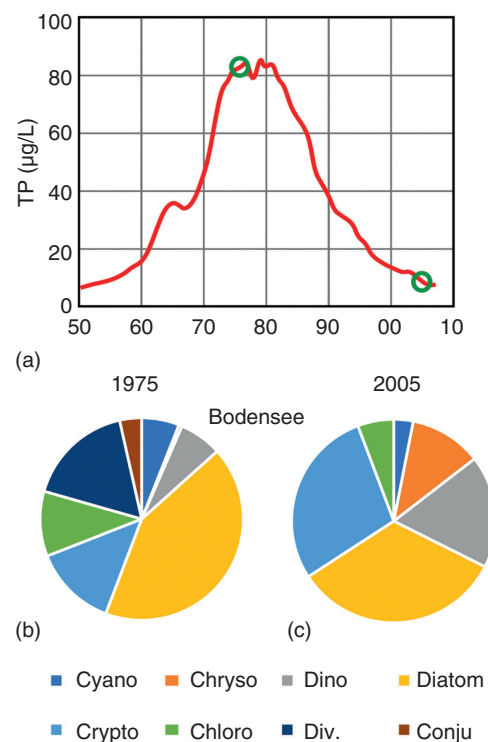


Abb. 15: Entwicklung des Gesamt-P (TP) des Bodensees bei Holomixis von 1950 bis 2010, markiert für 1975 und 2005 bei > 80 und $< 10 \mu\text{g TP/L}$; Änderung der Phytoplanktongemeinschaft mit der Re-Oligotrophierung, Anteile der Gruppen am Frischgewicht für (b) 1975 und (c) 2005 (Daten aus: IKGB 1979 und 40/2014 und JOCHIMSEN et al. 2013a, 2013b).

3.1 Jahreszeitliche Sukzession des Phytoplanktons

Analog zu den frühen Typisierungen von Seen nach den Gemeinschaften der Makrophyten (Finnland) oder der Fische (Schweiz) wurden zur Charakterisierung auch die phänologischen Gemeinschaften des Phytoplanktons benutzt, z. B. als Chrysophyceen-Diatomeen-Seen, als Chrysophyceen-Cryptophyceen-Seen oder als Chrysophyceen-Dinophyceen-Seen (HOLMGREN 1983, zitiert in REYNOLDS 2006). Die jahreszeitliche Abfolge typischer Phytoplankton-Arten und -Gruppen ist seit dem Beginn der Phytoplanktonuntersuchungen bekannt (Abb. 16, Tab. 5). Im ultraoligotrophen *Lake Superior* erscheint die taxonomische Artenzusammensetzung als relativ konstant (Abb. 17). In nährstoffreicheren Seen verändert sich das phänologische Erscheinungsbild im Jahresverlauf stark (Beispiele des sanierten, re-oligotrophierten Bodensees in Abb. 18a und des eutrophen Zürichsees in Abb. 18b).

3.2 Phytoplanktongruppen nach den Pigmenten des Antennenkomplexes

Die Phytoplanktonarten und -gruppen werden traditionell mit der arbeits- und zeitaufwendigen mikroskopischen Analyse quantifiziert. Mit einer Messung der Lichtantennenpigmente in filtrierten Wasserproben ist eine vereinfachte Quantifizierung der taxonomischen Hauptgruppen nach HPLC-Analyse von zehn Antennenpigmenten möglich. Die Messwerte der typischen Pigmente lassen Abschätzungen der Biomassen der Gruppen zu – allerdings mit beachtlichen Streubreiten, da einige der Gruppen mehrere der Pigmente enthalten (IAWR 2003). In Abb. 19 sind die Verhältnisse der gruppenspezifischen Pigmente zu Chlorophyll-a, das alle Phytoplankter haben, dargestellt für die acht Hauptgruppen des Phytoplanktons (SARMENTO und DESCY 2008). Für den Zürichsee sind die Mengenverhältnisse der gruppenspezifischen Biomassen und der zugeordneten Pigmente gegenübergestellt (Abb. 20a, b).

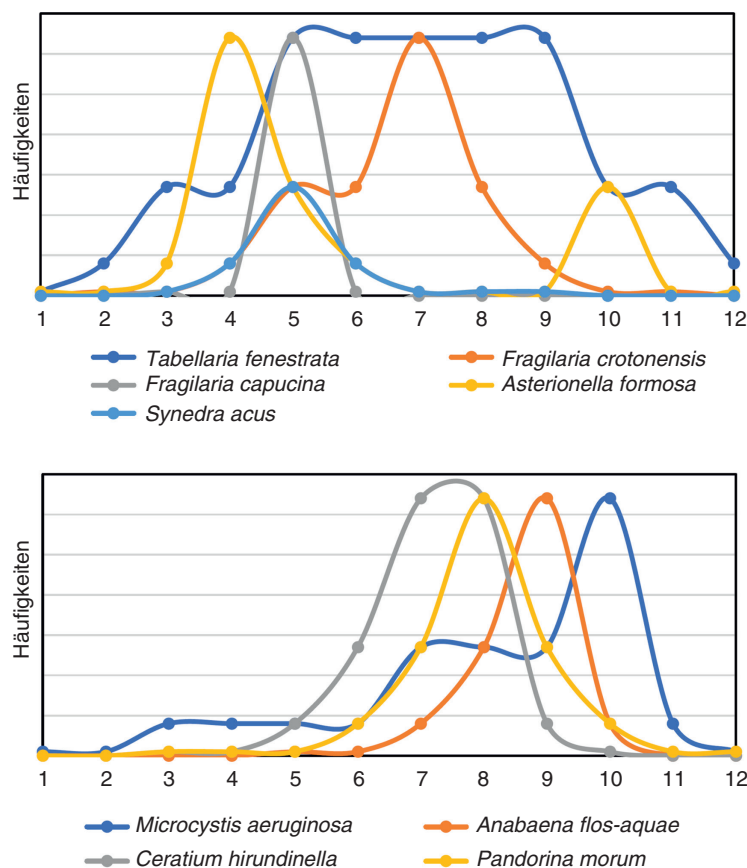


Abb. 16: Jahreszeitliches Auftreten der Netz-Phytoplanktonarten in vier Seen (Zürichsee, Plöner See, Dobersdorfer See, Rhein-Altwasser) in vier Häufigkeitsstufen ($i = 1-4$), dargestellt als grafische Werte i^3 (Daten aus: SCHRÖTER 1897).

Tab. 5: Saisonale Folge der Phytoplanktongruppen in neun Voralpenseen in vier bis acht Phasen.

Zeitraum 1978–1982	Holomixis P _{tot} (µg/L)	Frühjahrsblüte	Klarwasser	Sommer +P, +Si	Sommer –P, +Si	Sommer –P, –Si	So/Herbst –NO ₃	Herbst
Königssee	5	U, D			D, d, Cr			D, d
Attersee	5	T			Cr			D
Walensee	20	D			D, Cr			D
Vierwaldst.	20	Cr, D, d			D	Co	H	O
Maggiore	45	O, D, d	?	?	D	Co, O	?	O, D
Ammersee	55	O, D, d	Cr	O, D, Cr	D	Ce	H	O, D
Zürichsee	75	Cr, d	Cr	H, Cr	D, Cr	?	?	1) H, O, Co 2) O, D
Genfersee	80	Cr, d	Cr	Cr, Ch	D	Ce	H	1) Co 2) D
Bodensee	100	Cr, d	Cr	Cr, Ch	D	1) Ce 2) H, Di		1) Co 2) D

Ce: *Ceratium*, Ch: Chlorophyceae, Co: Conjugatophyceae, Cr: Cryptophceae, D: Netzplankton-Diatomeen, d: kleine zentrische Diatomeen, Di: *Dinobryon*, H: Cyanobacteria mit Heterocysten, O: *Oscillatoria rubescens*, T: *Tabellaria*, U: *Uroglena*; P, Si, NO₃ (–): limitierend, (+): über Schwellenkonzentration; Daten zur NO₃-Limitierung sind unsicher (Daten nach verschiedenen Autoren, aus: SOMMER 1986)

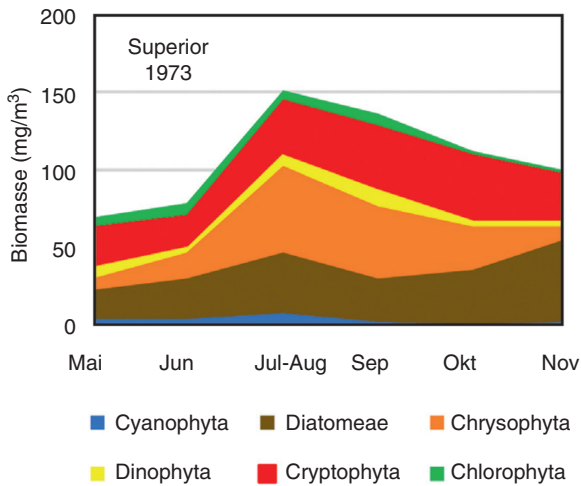


Abb. 17: Saisonale Sukzession der Phytoplanktongruppen im ultraoligotrophen Lake Superior 1973 (Daten aus: MUNAWAR und MUNAWAR 1978).

Die Pigmente können auch in situ über ihre Fluoreszenz gemessen werden (BEUTLER et al. 2002; CHANG et al. 2012; ROUSSO et al. 2021). Vergleichsmessungen der Pigmente mit Durchflusszytometrie sind eine weitere Option (z. B. THYSSEN et al. 2008; SALMI et al. 2021). Der Stand der analytischen Nutzung der Pigmente mit Fernerkundungsmethoden ist in einem Review von DÖRNNHÖFER und OPPELT (2016) zusammengestellt. Aus dem *European Multi Lake Survey*

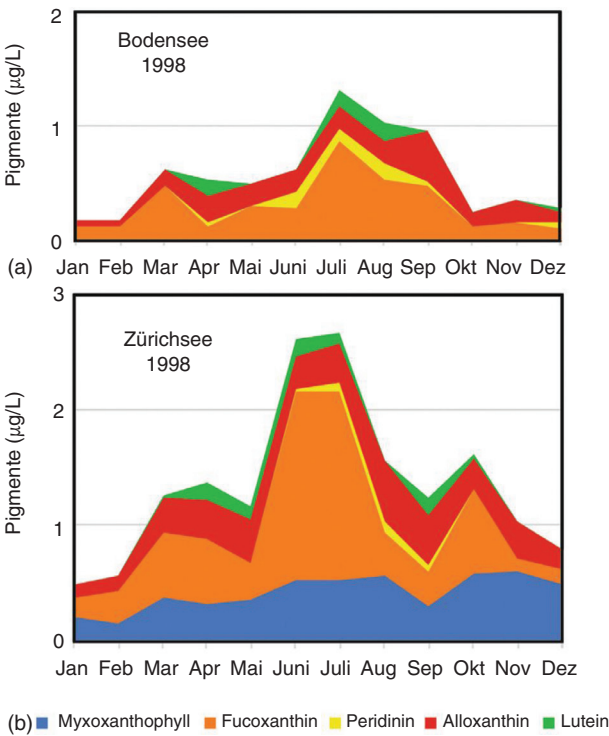


Abb. 18: (a) Saisonale Abfolge der Leitpigmente im sanierten, re-oligotrophen Bodensee 1998 (Daten aus: IAWR 2003). (b) Saisonale Abfolge der Leitpigmente im eutrophen Zürichsee 1998. Zuordnungen: Cyanobacteria – Myxoxanthophyll, Chrysophyta/Diatomeen –Fucoxanthin, Dinophyta – Peridinin, Cryptophyta – Alloxanthin, Chlorophyta – Lutein (Daten aus: IAWR 2003).

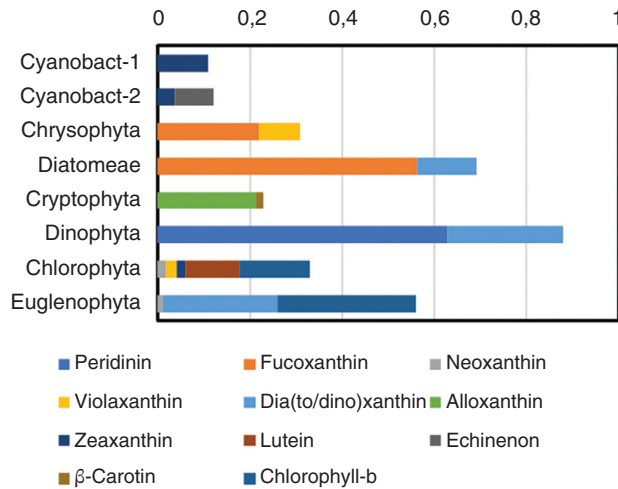


Abb. 19: Zuordnung der Antennenpigmente zu taxonomischen Phytoplanktongruppen; Werte normalisiert zu Chlorophyll-a (Daten aus: SARMENTO und DESCY 2008).

(EMLS) wurden Daten zu 396 Seen in 26 europäischen Ländern erarbeitet (MANTZOUKI et al. 2018).

3.3 Artenzahl, Diversität und limitierende Faktoren

Als die wichtigsten Faktoren, die die Phytoplanktonentwicklung steuern und begrenzen, erscheinen die im Wasser gelösten, mineralischen Nährstoffe Phosphor, Stickstoff, Silizium und das Lichtangebot und deren jahreszeitliche Veränderung. Die Abhängigkeit der Arten des Phytoplanktons kann geklärt werden aus den Korrelationen der Veränderungen der Artengemeinschaft 1.) im Jahresverlauf im Vergleich der Artenzusammensetzung und der verfügbaren, gelösten Nährstoffe, da die potenziell limitierenden Nährstoffe zeitlich gestaffelt verbraucht werden, 2.) im langjährigen Verlauf von Eutrophierung oder Re-Oligotrophierung oder 3.) durch Vergleich der Effekte nach experimenteller Zugabe von Nährstoffen.

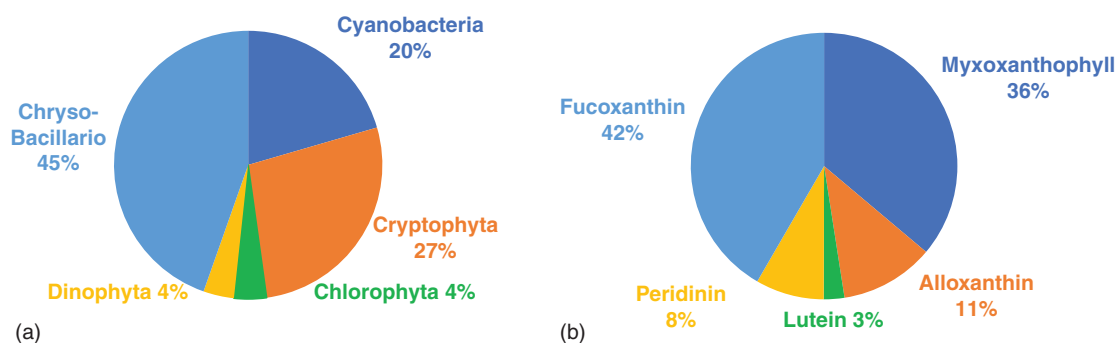


Abb. 20: Phytoplanktongruppen nach Biomassen (a) und spezifischen Pigmenten (b) im Zürichsee 1996 (Daten aus: IAWR 2003).

Durch die Sanierung des Zürichsees sank die Phosphorkonzentration im Verlauf von zwei Jahrzehnten um nahezu eine Größenordnung, während die Zahl der Arten in den Phytoplanktonproben sich fast verdoppelte (Abb. 21; BÜRGI 2011). An drei Seen des Yellowstone-Nationalparks konnte gezeigt werden, dass die Diversität der Phytoplanktongemeinschaft mit der Biomasse fällt (Abb. 22), jedoch mit der Zahl der limitierenden Faktoren steigt (Abb. 23; INTERLANDI und KILHAM 2001). Die Diversität des Phytoplanktons wurde mit Simpson's Diversitätsindex (S) bemessen, der Zusammenhang mit den limitierenden Faktoren über den Verlauf der Rangfolge-Koeffizienten nach Spearman (ρ) (Kasten 3). Der Verlauf der Koeffizienten (ρ) zeigt die Limitierungsgrenzen der Faktoren mit $0,32 \mu\text{mol SRP/L}$, $3 \mu\text{mol DIN/L}$, $130 \mu\text{mol SRSi/L}$ (DIN = gelöster anorganischer Stickstoff, SRP/SRSi = gelöster reaktiver Phosphor bzw. gelöstes reaktives Silizium) und des Lichtes in den Entnahmetiefen mit I_z : 105 W/m^2 (Abb. 23). Bei 221 von 712 Proben konnten Limitationen durch die vier untersuchten Ressourcen nachgewiesen werden. Die in den Proben gemessenen Konzentrationen lagen unter den limitierenden Schwellenkonzentrationen für einen einzelnen Faktor in 23 Proben, für zwei simultan limitierende Faktoren in 84, für drei Faktoren in 100 und für vier Faktoren in 14 Proben.

Kasten 3: Diversität und limitierende Faktoren

Simpson's Diversitäts-Index:

$$S = 1/\sum p_i^2$$

Spearman's Rangfolge-Koeffizient (ρ):

$$r = \frac{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})(y_i - \bar{y})}{\sqrt{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2} \cdot \sqrt{\sum_{i=1}^n (y_i - \bar{y})^2}}$$

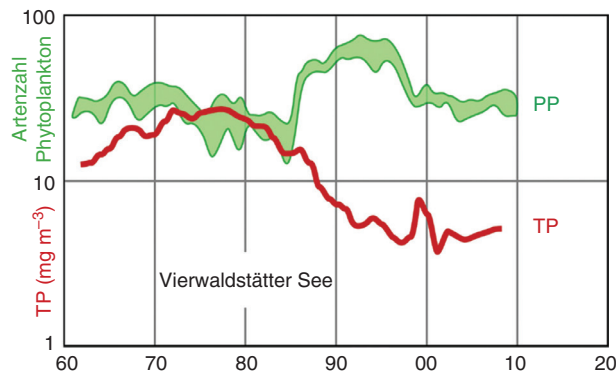


Abb. 21: Langjährige Entwicklung 1960–2010 der Artenzahl des Phytoplanktons (PP) und der Gesamt-P-Konzentration (TP) im Vierwaldstätter-See; Spannweiten der Artenzahlen der Einzelproben als gleitendes Mittel über 6 Monate (vereinfacht nach Daten aus: BÜRGI 2011).

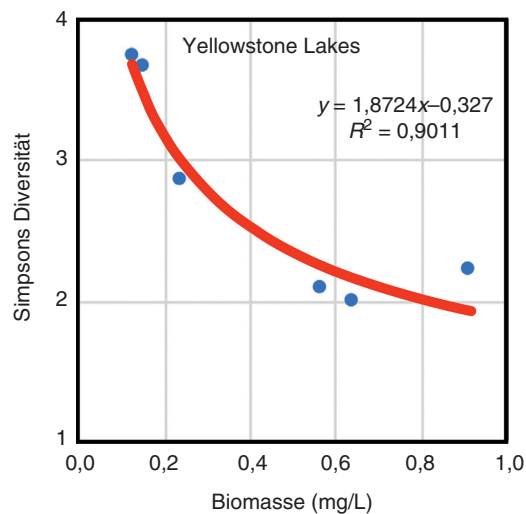


Abb. 22: Mittelwerte der alpha-Diversität des Phytoplanktons (Simpson's S) in drei Seen des Yellowstone-Parks, berechnet aus 712 Einzelproben aus verschiedenen Tiefen über die Vegetationszeiten 1996 und 1997. Mit zunehmender Biomasse des Phytoplanktons nimmt die Diversität ab (Daten aus: INTERLANDI und KILHAM 2001).

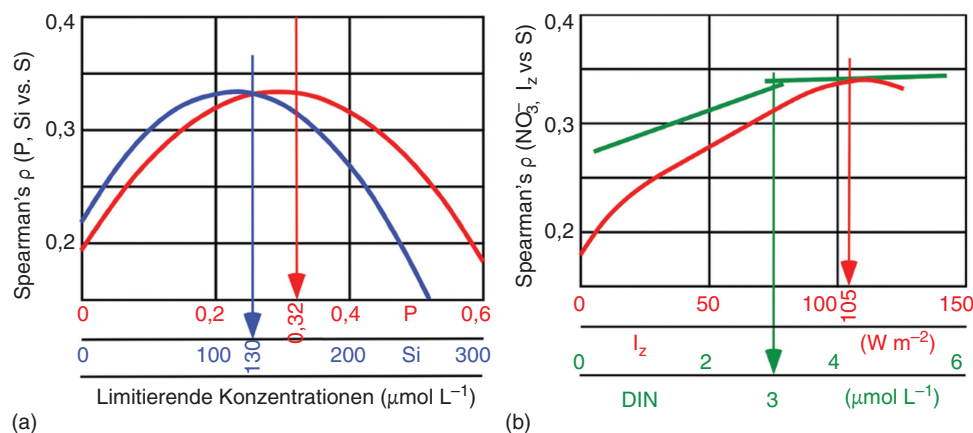


Abb. 23: (a) Übergang vom Bereich der Limitation zu Überschusskonzentrationen (Pfeile) für gelöstes PO_4 und Si(OH)_4 ; (b) für das Lichtangebot in der Entnahmetiefe und gelöstes NO_3 (schematisiert nach: INTERLANDI und KILHAM 2001).

Die Folge der Arten ist im Wesentlichen erklärbar durch die im Jahreslauf auftretenden Schichtungs- und Mischungstiefen, die Lichtverhältnisse im Wasser, die durch Sonnenstand, Tageslänge und Planktondichte bestimmt werden, die mineralischen Nährstoffe, die im Bodensee in der Reihenfolge $\text{P} \rightarrow \text{Si} \rightarrow \text{N}$ die Schwellenwerte zur Limitierung des Algenwachstums erreichen, und durch den Grazingdruck des herbivoren Zooplanktons (Abb. 24).

Phosphat ist der wesentliche limitierende Nährstoff für das Phytoplankton in der Mehrzahl der untersuchten Seen. Mangel an Silikat betrifft die Kieselalgen, und Nitrat ist meist im Überschuss vorhanden. Es gibt jedoch auch viele Seen, in denen Nitratmangel vorliegt (z. B. *Lake Washington*, EDMONDSON 1972; *Lake Tahoe*, WINDER 2009; Andenseen, DIAZ et al. 2007). Im jahreszeitlichen Verlauf unterscheiden sich oligotrophe und nährstoffreiche Seen erheblich, wie der Vergleich verschiedener Alpenseen zeigt (Tab. 5; SOMMER 1986). Im Königssee und im Attersee ergibt die Holomixis eine niedrige Startkonzentration von $5 \mu\text{g TP/L}$ (TP = Gesamt-Phosphat). Es gibt nur drei Entwicklungsphasen: die Frühjahrsblüte nach dem Eintritt der thermischen Schichtung mit einem Vorwiegen von *Uroglena* und großen Diatomeen, die Sommersituation mit großen und kleinzelligen Diatomeen und Cryptophyceen und den Herbst mit Diatomeen mit zunehmender Durchmischungstiefe. In eutrophierten Seen wie dem Genfersee und dem Bodensee werden sechs bis sieben Phasen beobachtet. Die Frühjahrsblüte ergibt mit dem Wachstum schnell wachsender, kleiner Arten ein hohes Algenangebot für die herbivoren Zooplankter, die sich so stark entwickeln, dass durch deren hohe Filtrieraktivität ein „Klarwasser-Stadium“ entsteht. Nachfolgend werden fraßresistente

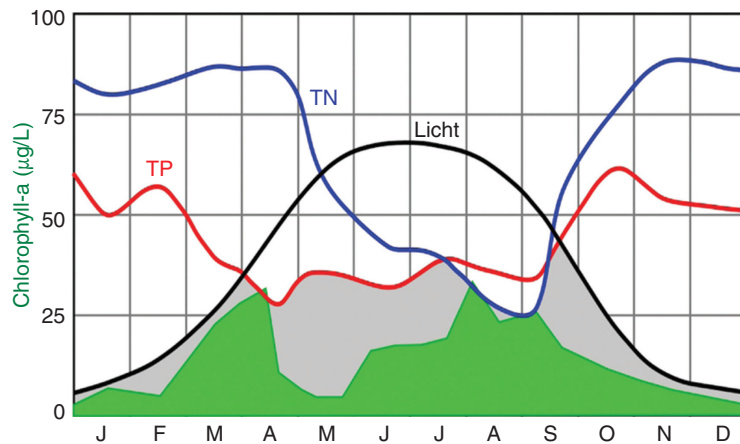


Abb. 24: Schema der Limitierung der Phytoplanktonbiomasse durch P, N und Licht nach REYNOLDS (1992) (modifiziert aus: CHORUS und SPIJKERMAN 2021). Die limitierenden Faktoren Energieversorgung (Licht), Phosphor und Stickstoff begrenzen die potenzielle Phytoplanktonentwicklung (carrying capacity), gemessen als Chlorophyll (grüne Fläche). Die graue Fläche zeigt die weitere Limitierung durch zusätzliche Faktoren wie Silizium und Verluste durch Grazing und Sedimentation.

Phytoplankter beobachtet, die in der Folge zunächst den P-Vorrat verbrauchen, dann erschöpft sich das Si-Angebot für die Kieselalgen. Tritt auch ein Mangel an Stickstoff auf, werden N-fixierende Cyanobakterien dominant. In der abschließenden herbstlichen Phase erhöht sich das Nährstoffangebot wieder durch die zunehmende Einmischung von hypolimnischem Wasser, sodass Diatomeen wieder begünstigt werden. Die sich wiederholenden Entwicklungen der Phasen führten zu dem Schema der Plankton Ecology Group als dem „PEG-Modell“ (SOMMER ET AL. 1986, 2012).

3.4 Phytosoziologische Gruppen im Phytoplankton

Die Arten des Phytoplanktons treten in typischen Gesellschaften (Assoziationen) auf, die durch dominante Hauptarten und eine Reihe von Begleitarten gekennzeichnet sind. Das Grundmuster von 26 Assoziationen wurde zunächst an den Seen des englischen *Lake District* erarbeitet (Tab. 7, Reynolds 1997). und später durch Daten aus anderen geografischen Bereichen erweitert (REYNOLDS 2006; PADISAK et al. 2009). Aktuell sind 41 Assoziationen (Codons) beschrieben (PADISAK et al. 2009; KRUK et al. 2021). Das in Abb. 16 dargestellte Sukzessionsmuster von SCHRÖTER (1897) entspricht der Assoziationsfolge nach REYNOLDS (1984) in eutrophen Seen: C → G → H → M.

REYNOLDS (1997) entwickelte ein Faktorenschema, das die Anpassungsstrategien der Phytoplanktonarten in drei Typen zusammenfasst (Tab. 6). Die

Tab. 6: Anpassungsstrategien nach REYNOLDS (1997).

r-Selektion:	Nährstoff- und Lichtangebot hoch, Wachstumsrate hoch
K-Selektion:	Nährstoffangebot niedrig, Lichtangebot hoch, Wachstumsrate niedrig, Resistenz gegen Grazing
W-Selektion:	Nährstoffangebot hoch, Lichtangebot niedrig, erhöhte Turbulenz

r-Strategie führt zu einer möglichst hohen Wachstumsrate und ist dann erfolgreich, wenn ein noch wenig besiedelter Lebensraum und hohe Ressourcenkonzentrationen zur Verfügung stehen. Diese Verhältnisse sind im Frühjahr vor und unmittelbar nach Schichtungsbeginn im See gegeben. In dieser Phase sind kleinzellige Arten mit schneller Teilungsfolge begünstigt. Da nach Schichtungsbeginn der Nährstoffvorrat auf die Schicht des Epilimnions begrenzt ist, tritt eine Zehrung und Konzentrationsabnahme ein. Im Verlauf des anschließenden späten Frühjahrs und des Sommers treten zwei weitere Faktoren auf, die eine **K-Strategie** erfordern. In dieser Phase müssen die Arten an niedriger werdende Nährstoffkonzentrationen und parallel dazu auch an den Grazingdruck durch das herbivore Zooplankton angepasst sein. Damit sind großzellige Arten begünstigt, die fraßresistent sind und kurzzeitige Nährstoffangebote durch Speichervermögen nutzen können. Mit zunehmender Mischungstiefe im Herbst bis zum Frühjahr steht zwar wieder ein erhöhtes Nährstoffniveau zur Verfügung, jedoch wird die Lichtversorgung zum Mangelfaktor. Die Anpassung an diese Rahmenbedingungen wird

Tab. 7: Dominante Arten der Phytoplankton-Gesellschaften (REYNOLDS 1997).

Codon	Hauptarten	Codon	Hauptarten
A	<i>Urosolenia</i> , <i>Cyclotella comensis</i>	N	<i>Cosmarium</i> , <i>Tabellaria</i>
B	<i>Asterionella</i> , <i>Aulacoseira italica</i>	P	<i>Staurostrum</i> , <i>Fragilaria</i>
C	<i>Asterionella</i> , <i>Stephanodiscus rotula</i> , <i>Aulacoseira ambigua</i>	R	<i>Planktothrix rubescens/mougeotii</i>
D	<i>Stephanodiscus hantzschii</i>	S	<i>Planktothrix agardhii/redekei</i>
E	<i>Dinobryon</i> , <i>Chrysosphaerella</i>	T	<i>Geminella</i> , <i>Binuclearia</i> , <i>Tribonema</i>
F	<i>Sphaerocystis</i> , <i>Botryococcus</i>	U	<i>Uroglena</i>
G	<i>Eudorina</i> , <i>Pandorina</i>	V	Photobacteria
H	<i>Anabaena</i> , <i>Cylindrospermopsis</i>	W	<i>Euglena</i> , <i>Synura</i> , <i>Gonium</i>
J	<i>Pediastrum</i> , <i>Scenedesmus</i> , <i>Oocystis borgei</i>	X ₁	<i>Chlorella</i> , <i>Ankara</i> , <i>Monoraphidium</i>
K	<i>Aphanocapsa</i> , <i>Aphanothece</i>	X ₂	<i>Rhodomonas</i> , <i>Chrysochromulina</i>
L _O	<i>Ceratium</i> , <i>Peridinium inconspicuum</i> , <i>Gomphosphaeria</i>	X ₃	<i>Koliella</i> , <i>Chrysococcus</i>
L _M	<i>Ceratium</i> , <i>Microcystis</i>	Y	<i>Cryptomonas</i>
M	<i>Microcystis</i>	Z	<i>Synechococcus</i> , <i>Chlorella minutissima</i>

durch die **W-Strategie** beschrieben. REYNOLDS (1997) erklärt die jahreszeitliche Artenfolge im Phytoplankton als die Verdrängung der anfänglich dominierenden r-Strategen durch K-Strategen im Sommer, die ihrerseits im Herbst durch W-Strategen abgelöst werden (Tab. 6). Dabei kann die Sukzession unter ruhigen Wetterverhältnissen kontinuierlich erfolgen oder durch Störeinflüsse unterbrochen werden und jeweils neu beginnen.

Einige Entwicklungslinien für saisonale Sukzessionsfolgen im Phytoplankton sind in dem Schema (Abb. 25) von REYNOLDS (1997) zusammengestellt. Ausgangspunkt (X) ist die Frühjahrsgemeinschaft von r-Strategen mit hohen Nährstoff- und Lichtansprüchen. Bei starker Verdünnung durch schnellen Wasseraustausch und Fehlen von Grazingdruck bleibt diese Gemeinschaft erhalten. In oligotrophen Seen mit niedriger Produktion verläuft die Artenabfolge über *Dinobryon* zu *Uroglena* und *Peridinium*, die als mixotrophe Arten zusätzliche Nährstoffquellen nutzen. Stärkerer Grazingdruck in produktiven Seen führt zu einem Vorherrschen von Arten, die durch Zellgröße oder Ausbildung von Kolonien und Zellfäden weitgehend fraßresistent sind. Im Fall von Nitratmangel werden Stickstoff fixierende Cyanobakterien dominant. Schnell sedimentierende Arten wie große Diatomeen und Desmidiaceen erfordern turbulentes Wasser, um sich in der Schwebe zu halten. Große Dinoflagellaten wie *Peridinium* oder *Ceratium* sind typische K-Strategen. Die Artenabfolge im mesotrophen Bodensee des Jahres 1975 (Abb. 26) ist eine Mischung der in REYNOLDS'

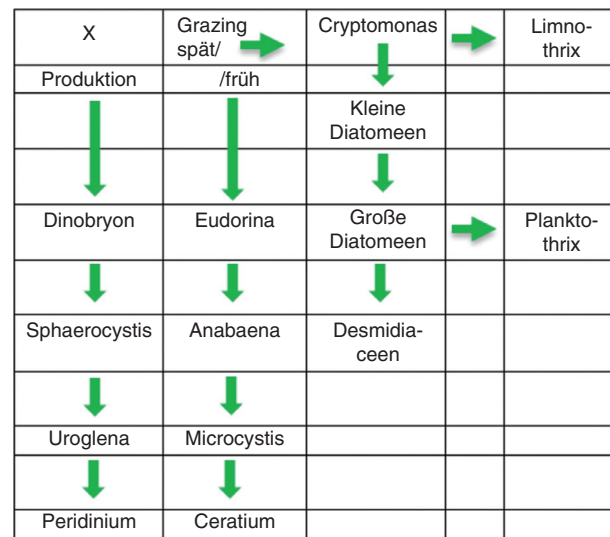


Abb. 25: Schema von saisonalen Sukzessionsfolgen in der Phytoplanktongemeinschaft. Steuergrößen sind das Nährstoffangebot (±) und der frühe oder späte Beginn des Grazingdrucks der Herbivoren (Schema nach: REYNOLDS 1997).

Schema dargestellten Folgen mit früherem oder späterem Einsatz des Grazings. Die Sukzessionsfolge, die von REYNOLDS (1997) für Seen mit geringer Produktion angegeben wird (Abb. 25), konnte für den sanierten, oligotrophen Lago Maggiore als eine Abfolge von mixotrophen phytoplanktischen Flagellaten beschrieben werden, die von anfänglicher Koexistenz mit dem Picoplankter *Synechococcus* diesen später phagotroph als Beute nutzen (CALLIERI et al. 2006a).

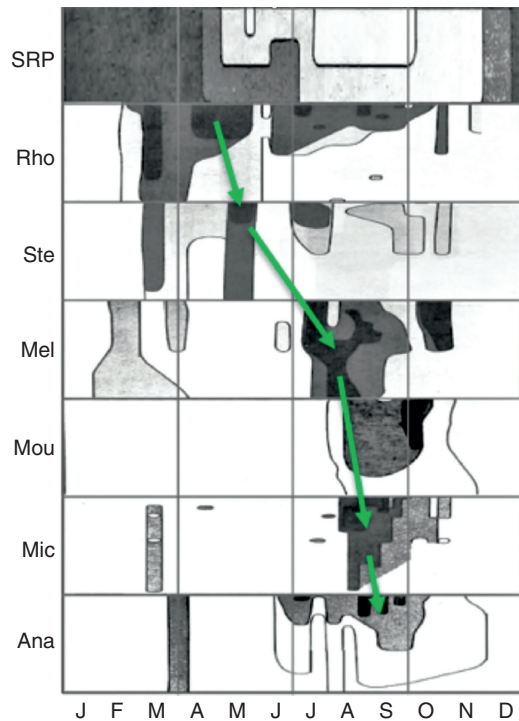


Abb. 26: Sukzessionsfolge des Phytoplanktons im Epilimnion (0–20 m) im Bodensee 1975: SRP – $\text{PO}_4\text{-P}_{\text{gelöst}}$: < 10, 10–40, 40–70, > 70 $\mu\text{g/L}$; *Rhodomonas*, *Stephanodiscus hantzschii*, *Melosira binderana*, *Mougeotia*, *Microcystis*, *Anabaena*: Zellen/mL in vier Häufigkeitsstufen (aus: GELLER 1976).

Die Modellierung der zu differenzierenden Gemeinschaften hat zum Ziel, das Vorkommen der dominierenden und der Indikatorarten mit dem Komplex der Umweltfaktoren zu korrelieren, die unterscheidbaren phytosoziologischen Gesellschaften zu interpretieren und vorhersagekräftig zu machen. Zu vielen Arten der Algen und des Phytoplanktons liegen aus Beobachtungsdaten und Laborkulturen differenzierte Beziehungsdaten vor, die ein jeweils artspezifisches Spektrum der Nischenbereiche darstellen. Die wichtigen Faktoren beziehen sich auf die Optima und Nischenbreiten der Arten für einzelne Umweltfaktoren, wie Licht, Nährstoffangebote und Temperatur, und auf spezifische Eigenschaften wie die Fähigkeit zur Mixotrophie, zur N-Fixierung oder zur Steuerung der Schwebefähigkeit durch Gasentwicklung oder Gallerthüllen. Artspezifische Spektren der wichtigsten Charakteristika lassen sich in grafischer Form als Typen für die phytosoziologischen Gruppen darstellen. Entsprechende Stern- oder Netzdiagramme wurden von REYNOLDS (1998) eingeführt und von WENTZKY et al. (2021) weiterentwickelt. Der Katalog der spezifischen Charakteristika wird in Datenbasen zusammengeführt (BARINOVA und FAHIMA 2017) und für Arten mit fehlenden Informationen aus den Eigenschaften phylogenetisch nahestehender Arten abgeleitet (BRUGGEMAN 2011). Die obligate oder fakultative Mixotrophie wird nur in wenigen Arbeiten berücksichtigt (WENTZKY et al. 2021).

3.5 Aggregierung von Gruppen nach funktionellen Eigenschaften

Das Konzept der funktionellen Typen und der funktionellen Diversität des Phytoplanktons wurde vielfach dargestellt (WEITHOFF 2003; MIELEITNER et al. 2008; BRUGGEMAN 2011; KRUK et al. 2010, 2011, 2017; BOIT und GAEDKE 2014; REYNOLDS et al. 2014).

Welche Eigenschaften dienen zur Bildung der funktionellen Kategorien?

- Morphologie: Größe, Länge, Durchmesser, Oberfläche, Volumen, Formfaktor, spezifisches Gewicht, Mobilität durch Flagellen
- Wachstumsraten (als Funktion von Größe und Nährstoff-Limitierung)
- Aufnahme-Affinitäten und -Kapazitäten für limitierende Nährstoffe (P, N, Si, Licht)
- Verlustraten (Sedimentation, Grazing)
- Fähigkeit zur diazotrophen Fixierung von N_2
- Fähigkeit zur Mixotrophie, meist als phagotrophe Aufnahme von P, N, C_{org} .

3.5.1 Funktionelle Gruppierung nach morphologischen Eigenschaften

Die Zusammenfassung der Arten zu funktionellen Gilden basiert auf wenigen morphologischen Kenngrößen der Arten: der Größe und Form der Zellen, der maximalen linearen Formlänge, dem Verhältnis von Oberfläche zum Zellvolumen, der Bildung von Kolonien und/oder Filamenten, der Ausbildung von Gallerthüllen, der Motilität durch Begeißelung und der Ausbildung von Kieselskeletten (Abb. 27). Aus den morphometrischen Eigenschaften lassen sich Reaktionseigenschaften ableiten. Mit zunehmender Zellgröße sinkt die Zellteilungsrate, während die Speicherkapazität für Mangelnährstoffe steigt. Mit der Vergrößerung des Oberflächen-Volumen-Verhältnisses steigt die potenzielle Aufnahmerate für Nährstoffe. Mit der maximalen Längendimension, der Zellgröße und der Koloniegröße oder Filamentlänge steigt die Grazingresistenz. Die Sinkgeschwindigkeit steigt mit dem Si-Gehalt und dem spezifischen Gewicht, wird jedoch mit dem Formfaktor und durch die Motilität der Arten verringert.

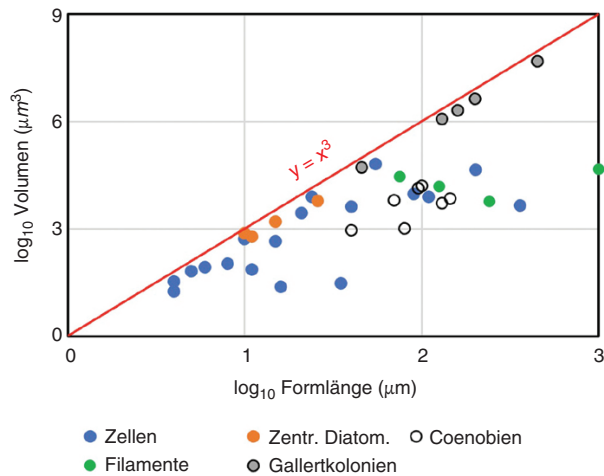


Abb. 27: Zellvolumen von Phytoplanktonarten und maximale Länge der Zellform. Die Linie $y = x^3$ bezeichnet Formen mit gleicher Länge in den drei Dimensionen vom Typ *Chlorella* oder *Cyclotella*. Die Abweichungen kennzeichnen erhöhte Oberflächen-Volumen-Verhältnisse (Daten aus: REYNOLDS 2006).

Morphologische Gruppen nach REYNOLDS et al. (2014), KRUK und SEGURA (2012):

- I: kleinzellig, kleines Oberfläche/Volumen (O/V)-Verhältnis
- II: kleinzellige Si-Flagellaten
- III: großes O/V-Verhältnis, Filamente
- IV: mittelgroße Zellen
- V: mittlere bis große Flagellaten
- VI: unbegeißelt, mit Si-Exoskelett
- VII: große Gallert-Kolonien, kleines O/V-Verhältnis
- VIII: N-fixierende Cyanobakterien mit Heterocysten

3.5.2 Wachstum und Substrataffinität

Die morphologischen Charakteristika werden ergänzt mit weiteren Kenngrößen wie die Affinität zu Basisnährstoffen wie P, N und Si oder die Mixotrophie. Allgemein gilt die allometrische Abhängigkeit der Wachstumsrate von der Größe der Zellen. Die verfügbaren Daten zu Phytoplanktonarten (BRUGGEMAN 2011; Abb. 28) zeigen eine Abnahme der mittleren Wachstumsrate mit dem Zelldurchmesser – bei erheblicher Streubreite. Die Wirksamkeit hoher P-Affinitäten (Kasten 4) bei schnellwachsenden, kleinzelligen Arten (< 15–20 μm) wird nur bei P-Mangel deutlich (Abb. 29). Wünschenswert wäre ein vergleichbarer Datenumfang für weitere, potenziell limitierende Nähr- und Spurenstoffe (Si, NO₃, Vitamine, usw.).

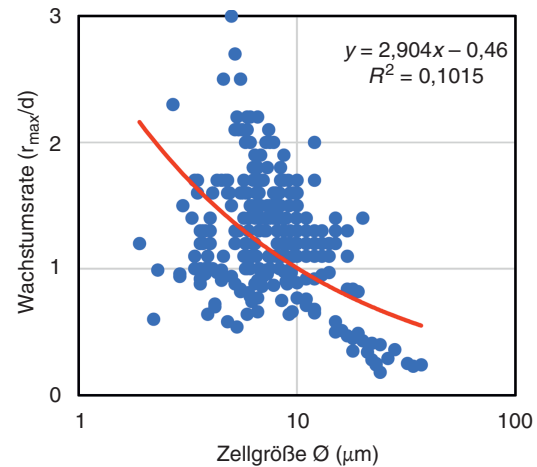


Abb. 28: Abhängigkeit der Wachstumsrate ($r_{\max}$) des Phytoplanktons von der mittleren Zellgröße ($\emptyset$, μm) (Daten aus: BRUGGEMAN 2011).

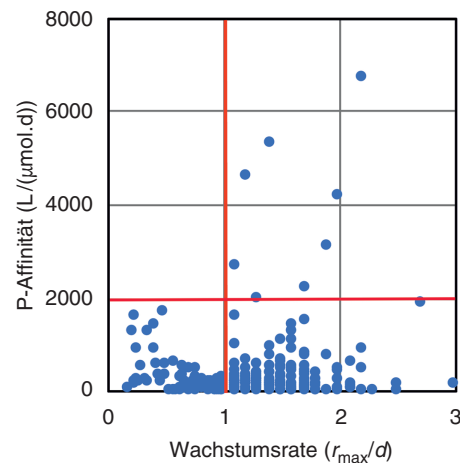


Abb. 29: Wachstumsraten und P-Affinitäten des Phytoplanktons. Hohe P-Affinitäten > 2000 treten auf bei kleinzelligen Arten mit $r_{\max} > 1$ (Daten aus: BRUGGEMAN 2011).

Kasten 4: Substrataffinität (nach BUTTON 1985)

Bei Substratlimitierung gilt:

$$\text{Affinität } A = r_{\max}/K_t \quad (\text{L g}^{-1}\text{d}^{-1})$$

$r_{\max}$ – maximale Wachstumsrate (bezogen auf das aufgenommene und eingebaute Substrat, z. B. Phosphor im Medium als $P_{\text{gelöst}}$ und in produzierter Biomasse als P_{org})

K_t – Michaelis-Konstante, Substratkonzentration bei halbmaximaler Wachstumsrate

3.5.3 Verluste durch Sedimentation

Der Aufbau der Phytoplanktonpopulationen im Frühjahr führt zur Inkorporation der limitierenden mineralischen Nährstoffe in die Biomasse. Viele der Phytoplanktonarten haben ein höheres spezifisches Gewicht als das Medium Wasser und sinken ab solange nicht die windbedingte Turbulenz die Sedimentation verhindert. Die Kieselalgen enthalten große Mengen an Silikatstrukturen. Nach GRIM (1939) haben Diatomeen bei 65 % Trockenmasse am Zellvolumen einen Anteil von 30 % Asche, die hauptsächlich aus SiO_2 besteht. Die im See gemessenen Werte der Sedimentationsgeschwindigkeiten stimmen mit der Berechnung der Sinkgeschwindigkeiten nach dem Stoke'schen Gesetz überein (HUTCHINSON 1967; REYNOLDS 2006). Messungen mit Sedimentationsfallen im Bodensee (SOMMER 1984b) ergaben für das turbulente Epilimnion bzw. für das ruhige Hypolimnion Sinkgeschwindigkeiten von 0,5–0,8 m/Tag bzw. 6,6–11 m/Tag für *Stephanodiscus binderanus* bei spezifischen Gewichten von 1,05–1,12 g/cm³, für *Asterionella formosa* 0,8–1,6 m/Tag bzw. 7,6–8,1 m/Tag mit 1,07–1,22 g/cm³, für *Fragilaria crotonensis* 1,3–1,5 m/Tag bzw. 7–16,6 m/Tag mit 1,13–1,22 g/cm³ (SOMMER 1984b, 1994). In Enclosure-Versuchen im *Blelham Tarn* zeigte REYNOLDS (1988), dass etwa drei Viertel des anfänglichen P-Vorrates der Wassersäule im Sommer in das Sediment absinkt (Abb. 30). Auch im Bodensee werden ca. drei Viertel des anfänglichen P im Verlauf des Sommers aus dem Epilimnion entfernt und finden sich dann nicht mehr in der Phytoplanktonbiomasse, im Zooplankton oder

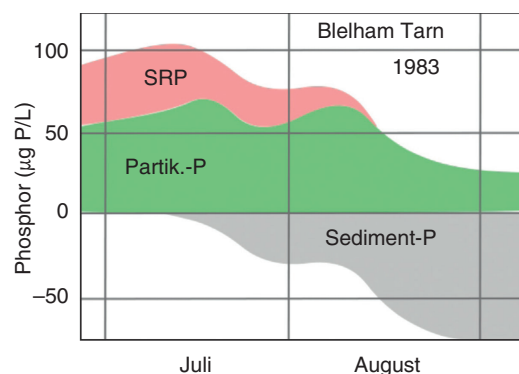


Abb. 30: Das gelöste Phosphat (SRP) wird vom Phytoplankton aufgenommen, in Biomasse inkorporiert (Partik.-P) und geht durch Sedimentation verloren (schematisiert nach: REYNOLDS 1988).

in suspendierten organischen Partikeln (TILZER und BEESE 1988).

3.5.4 Verluste durch Grazing

Das Phytoplankton in Seen erleidet große Verluste durch filtrierende herbivore Mikro- und Mesozooplankter, die heterotrophen Flagellaten (HNF), Ciliaten, Rotatorien, Copepoden, Cladoceren, insbesondere durch die Schlüsselart *Daphnia*. Die Phytoplanktontaxa sind sehr unterschiedlich resistent gegen die Grazingaktivitäten der verschiedenen Herbivoren. Die untere Grenze der Partikel, die als Futter aufgenommen werden können, ergibt sich aus den Maschenweiten der Filterapparate. Die Obergrenze wird bestimmt durch die Größe der Mundöffnung oder die Spaltbreite zwischen den Carapaxhälften der Cladoceren, durch die der Wasserstrom in den Filtrierapparat eintritt. Die Werte zu den unteren und oberen Grenzen sind in Tab. 8 gegenübergestellt.

Innerhalb der Größengrenzen werden die verschiedenen Arten und morphologischen Typen der Phytoplankter verschieden selektiert. Die Mehrzahl der Untersuchungen zu den bevorzugten Nahrungstypen, die bevorzugt als Futterarten aufgenommen werden, beruht auf Fütterungsexperimenten mit einzelnen Arten aus Kulturen, die mit ¹⁴C, ³²P oder mit Fluoreszenzfarben markiert wurden (für Nano-flagellaten: CLEVEN und WEISSE 2001; für *Daphnia*: z. B. GELLER 1975). Andere Messtechniken beruhen auf dem Angebot von Latexpartikelmischungen definierter Größen (für Ciliaten: Fenchel 1980a, 1980b; für Daphnien: BURNS 1968; GOPHEN und GELLER 1984). Für die Grazingverluste der Phytoplanktongemeinschaft sind jedoch Messungen wichtig, bei denen die artspezifischen Verluste im Beisein der simultan vorhandenen anderen Arten der natürlichen Gemeinschaft quantifiziert werden. Entsprechende Versuche sind möglich durch Vergleich der Häufigkeiten aller Arten mit und ohne experimentelle Zugabe von Herbivoren (mit *Daphnia* und *Diaptomus* bei KNISELY und GELLER 1986) oder in Verdünnungsreihen, in denen die Dichte der Herbivoren stufenweise vermindert wird (HNF bei WEISSE 1988). Als Vergleichsmaßstab wird die maximal aufgenommene Phytoplanktonart als Referenz verwendet und die Selektivität für die anderen Arten dazu in Relation gesetzt. Zur Normierung wird oft die weit verbreitete und optimal aufgenommene Art *Rhodomonas minuta* verwendet (Kasten 5, Abb. 31).

Tab. 8: Größengrenzen der Nahrungspartikel von Nano-, Mikro- und Mesozooplanktern.

Herbivore Taxa	Ø - Minimum	Ø - Maximum	Referenz
Nanoflagellata	0,2 µm	14 µm	WEISSE 1990; SUTTLE et al. 1986
Ciliata	0,2 µm – 0,3 µm	60 µm	FENCHEL 1980b
Rotatoria	2 µm	12 µm	DUNCAN 1989
Daphnia	0,23 µm – 1,8 µm	30 µm – 40 µm	GELLER und MÜLLER 1981, BURNS 1968
Cladocera	0,2 µm – 4,7 µm	25 µm – 40 µm	GLIWICZ 1977
Diaptomus	4 µm	80 µm	GLIWICZ 1977; VANDERPLOEG 1994

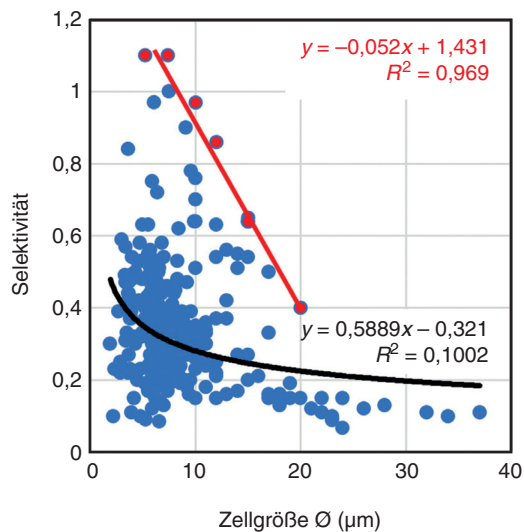


Abb. 31: Selektivität der Futteraufnahme von *Daphnia* sp. gegenüber Phytoplankton (*Rhodomonas minuta* = 1). Die rote Kennlinie über die Maximalwerte entspricht einer Grazeffizienz von ≥ 1 bei Zellgrößen von $\leq 8 \mu\text{m}$, fallend auf 0,4 für Zellgrößen $\geq 20 \mu\text{m}$ (Werte für *Ankyra judayi*, *Rhodomonas* sp., *Phacotus lenticularis*, *Cryptomonas* sp., *Closterium aciculare*). Alle Werte für Zellgrößen $> 20 \mu\text{m}$ liegen bei $< 0,2$ der relativen Selektivität (Daten aus: BRUGGEMAN 2011).

Kasten 5: Selektivität des Grazings (nach KNISELY und GELLER 1986)

Relativer Anteil von aufgenommener Art X_i im Vergleich mit *Rhodomonas minuta*, deren Anteil = 1 gesetzt ist.

Grazeffizienz: Verhältnis (%) der maximalen zur artspezifischen oder zur mittleren Filtriertrate FR_i/FR_{max} .

Eine Vielzahl von Fütterungsexperimenten zeigt, dass kleine, rundliche Zellen gut als Futter geeignet sind.

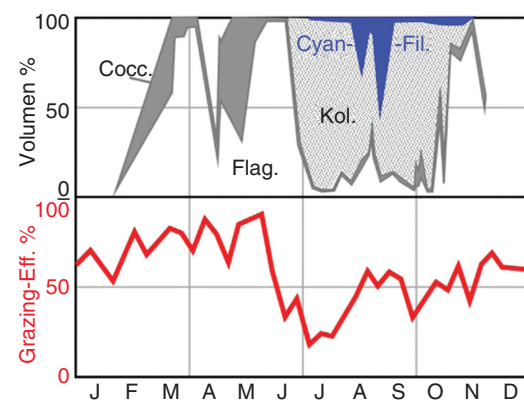


Abb. 32: Morphologische Gruppen des Phytoplanktons im Bodensee im Jahresverlauf 1981–82 und mittlere Grazeffizienz der filtrierenden Planktoncrustaceen, bezogen auf *Rhodomonas minuta* mit 100 % (Daten aus: KNISELY und GELLER 1986).

Kleine Phytoflagellaten werden als Futter bevorzugt. Mit zunehmender Zellgröße, Abweichungen von der Rundform (Formfaktor), Koloniebildung (Filamente, Kolonien mit Ketten-/Sternbildung) oder Entwicklung von Gallerthüllen wird eine höhere Resistenz gegen Grazeingriffe erreicht. Die Produktion der sehr kleinen autotrophen Phytoplankter (APP, $\text{Ø } 0,2\text{--}2,0 \mu\text{m}$) wird nahezu vollständig durch Grazeingriff verbraucht (WEISSE 1988). Großzellige Arten ($\text{Ø} > 20 \mu\text{m}$) erreichen nur Selektionswerte von 10–15 % gegenüber dem Optimalfutter (Abb. 32a; Werte aus KNISELY und GELLER 1986; BRUGGEMAN 2011). In Abb. 32b ist der jahreszeitliche Ablauf der Futterernährung des Bodensee-Phytoplanktons dargestellt: In der ersten Jahreshälfte dominieren die gut fressbaren Arten mit Selektivitätswerten zwischen 70 % und 90 %, in der zweiten Jahreshälfte sind die Phytoplanktonarten durch Kolonie- und Filamentbildung weit weniger gut fressbar.

3.6 Modellierung der Phytoplanktonentwicklung

Es stellt sich die Frage, ob das Vorkommen und die Populationsdichten der vielen Arten in Modellen realistisch und belastbar dargestellt werden können: „Plankton functional type modelling: Running before we can walk?“ (ANDERSON 2005; Kasten 6). In Einzelproben werden mit den Standardmethoden etwa 15–30 Arten gefunden, die sich im Jahresverlauf im eutrophierten Zürichsee auf 160 Arten summieren (MATTHEWS und POMATI 2012). Im Bodensee wurden im Verlauf der Sanierung über 20 Jahre 154 Phytoplanktontaxa identifiziert (RINKE und ROTHHAUPT 2008). Wichtig erscheint die Zunahme der Artenzahl im Saisonalverlauf, die dabei erhöhte Diversität wird vielfach als Zunahme des „Reifegrades“ interpretiert. Im Vergleich mit der großen Zahl von Arten, die in den unterschiedlichen Seentypen und in den Abfolgen der jahreszeitlichen Entwicklung vorkommen, sind vergleichsweise wenige Arten in Bezug auf ihre funktionellen Eigenschaften gut untersucht.

Kasten 6: Voraussagekraft als Bewertungskriterium

RIGLER und PETERS (1995): “The only way that we can demonstrate our understanding of nature is with predictive power; all else is opinion and posture. By ignoring that basic limitation of science, ecologists guarantee failure in their great endeavors, and direct attention away from what science can do, prediction.”

Eine vergleichende Übersicht der in verschiedenen Modellen verwendeten funktionellen Eigenschaften ist gegeben in: WENTZKY et al. (2020), KÖNIG-RINKE (2008) und MIELEITNER et al. (2008), SALMO: BENDORF und RECKNAGEL (1982), BAUMERT et al. (2005), PETZOLDT et al. (2005), CAEDYM: ROMERO et al. (2004), HIPSEY et al. (2007). Ziel dieser Modelle ist die Voraussagbarkeit von Biomasse und von Produktion und Stoff-Budgets (O_2 , C_{org} , P, N, Si) in der zeitlichen Entwicklung des Systems. Im Modell PROTECH (REYNOLDS und IRISH 1997; REYNOLDS et al. 2001) werden die Charakteristika gruppenspezifisch zugeordnet und in acht morphologische Gruppen aggregiert, unter zusätzlicher Berücksichtigung des Silikatbedarfes und der Fähigkeit zur Stickstofffixierung. Innerhalb der Gruppen werden zwei bis vier Untergruppen mit verschiedenen Lichtansprüchen

und Sedimentationsgeschwindigkeiten unterschieden (REYNOLDS et al. 2014). Für die Modelle SALMO und CAEDYM werden die Arten des Phytoplanktons nach deren funktionellen Eigenschaften in vier bis sechs Gruppen aggregiert. Im Modell für das Bodensee-Phytoplankton sind die Algen in sechs Gruppen angeordnet (BOIT und GAEDKE 2014).

KRUK et al. (2010) verglichen die Bildung von funktionellen Gilden nach verschiedenen Merkmalen. Dazu wurden acht quantifizierte Umweltvariablen mit vier unterschiedlichen Gruppen korreliert, die aggregiert wurden 1.) nach morphologischen, 2.) nach phylogenetischen Merkmalen, 3.) nach REYNOLDS' phytosoziologischer Vergesellschaftung und 4.) nach Arten. Die Gruppierungen nach der Taxonomie und nach Arten ließen sich in der multivariaten Korrelation zu 16,6 % und 17,9 %, die Gruppierung nach Pflanzengesellschaften zu 22,3 % aus den acht Umweltvariablen erklären. Den höchsten Erklärungswert mit 35,9 % erbrachte die Gruppierung nach morphologischen Eigenschaften. Diese Art der Aggregation erscheint damit als die Art der Gruppierung mit dem höchsten Erklärungswert.

Ein Grundproblem, das durch die Aggregation der vielen Arten in wenige funktionelle Gruppen entsteht, ist die Nichtberücksichtigung der großen natürlichen Bandbreite der konkurrierenden Arten, die in einer Gruppe kumuliert werden. Für die aggregierten Arten der Gilden müssen mittlere Eigenschaften und Reaktionen auf die steuernden Umweltfaktoren angenommen werden. Dabei werden die speziellen physiologischen Anpassungen der beteiligten Einzelarten vernachlässigt. Die unter Freilandverhältnissen beobachtete Stabilität der Gemeinschaft beruht jedoch weitgehend auf deren breiter funktioneller Diversität. So wird aus einem gegebenen P-Angebot in einer Phytoplanktongemeinschaft mit nur 10 Gattungen gegenüber einer diversen Gemeinschaft mit 50 Gattungen eine 2- bis 4-fach höhere Biomasse (Chlorophyll, partikulärer organischer Kohlenstoff (POC)) aufgebaut (Abb. 33; Datenbasis: > 3000 skandinavische Phytoplanktonproben; PTACNIK et al. 2008). Die artenreichen Gemeinschaften sind bei der Verwertung des limitierenden Nährstoffs effizienter. Der Befund macht deutlich, dass in Gemeinschaften mit hoher Diversität die Konkurrenz unter vielen beteiligten Arten die Effizienz der Ressourcennutzung wesentlich erhöht. Mit der Systemvereinfachung durch Aggregation vieler Arten in wenige funktionelle Gruppen wird der Wirkungsmechanismus der Konkurrenzbeziehungen ausgeblendet. Die Analogie

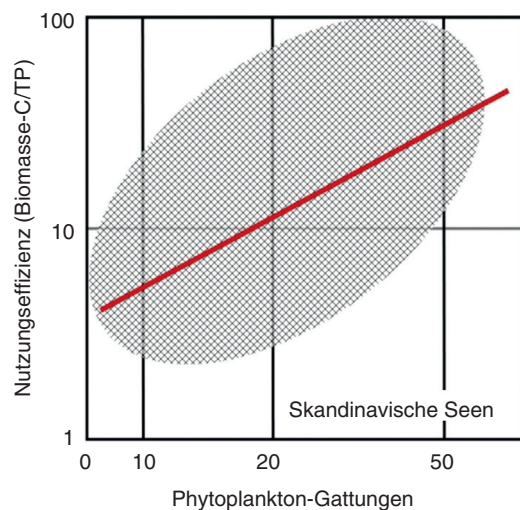


Abb. 33: Nutzungseffizienz (C/TP) des limitierenden Nährstoffs Phosphor (TP) im Verhältnis zur daraus gebildeten Phytoplanktonbiomasse (C) in ca. 2500 Phytoplanktonuntersuchungen in skandinavischen Seen. Die Nutzung des Phosphors steigt mit der Diversität der Phytoplanktongesellschaft, bemessen als Zahl der Gattungen. Gerade als Log-log-Beziehung, Bereich der Messwerte markiert (Daten aus: PTACNIK et al. 2008).

der aktuellen systemökologischen Modelle zu ökonomischen Modellen und deren Schwächen ist evident (VON HAYEK 1969; VON WEIZSÄCKER 2005).

3.7 Phytoplankton und Bewertung von Seen

Nach den Vorgaben der EU-Wasserrahmenrichtlinie (WRRL) wird das Phytoplankton zur Bewertung der Gewässer herangezogen. Die Methodik für Deutschland beschränkt sich auf die mikroskopische Analyse in Zählkammern nach UTERMÖHL (1958) und die zusätzliche Präparation von Diatomeenschalen (NIXDORF et al. 2010; MISCHKE et al. 2017). Die Bewertung ordnet 30 zu unterscheidende Seetypen nach dem trophischen (*ultraoligotroph bis polytroph*) und ökologischen Zustand (*exzellent – mäßig – schlecht*) in drei bis sieben Bewertungsstufen mit dem Ziel einer optimalen Behandlung der Gewässer nach festen Verwaltungsrichtlinien. Zur Bewertung sind euryöke, allgemein verbreitete Arten nicht geeignet, im Gegensatz zu stenöken Arten, denen jeweils ein Indikatorwert zugeordnet werden kann. Frühe Bewertungsansätze – vorwiegend aus skandinavischen Untersuchungen – sind in der Literaturstudie von KNOPF et al. (2000) zusammengefasst. Im Handbuch zum Phyto-See-Index (MISCHKE et al. 2017) werden 484 Indikatortaxa benannt. Wichtige Arten

sind in „Steckbriefen“ beschrieben (KASTEN et al. 2018: 1. Teil zu 50 von 350 Indikatorarten). Wegen der praktischen Zielausrichtung liegt sehr umfangreiches, jedoch selektiv ausgewähltes Datenmaterial vor. So ist das autotrophe Picoplankton (APP) in der Phytoplankton-Routineanalyse nach den Vorgaben der WRRL nicht berücksichtigt. Mixotrophe Arten, die vorwiegend heterotroph leben, werden aus der Phytoplankton-Bewertung ausgeschlossen. Die EU-Länder praktizieren unterschiedliche Methoden nach nationalen Traditionen (KELLY et al. 2015), die interkalibriert werden müssen (ANDERSEN et al. 2016; KOLADA et al. 2016). Auf der Datengrundlage von 1031 Seen der USA wurden vergleichbare Bewertungen erarbeitet. Fünf Gruppen der Diatomeen-Typologie ergaben gute Übereinstimmung mit klimatischen, geografischen und ökohydrologischen Kriterien über 11 Ökoregionen (LIU und STEVENSON 2017).

4 Gemeinschaften des Zooplanktons

Die in verschiedenen Seen und im saisonalen Verlauf auftretenden Gemeinschaften der Protozoen, der Rotatorien und der Planktoncrustaceen sind zu interpretieren als das komplexe Ergebnis des Nahrungsangebotes, des Konkurrenzdruckes, des Predationsdrucks durch karnivore Räuber und externer abiotischer Faktoren als selektive „Filter“, wie die Temperatur und das Auftreten von Hypoxie in tieferen Wasserschichten.

Die Gegenüberstellung der Anteile des Metazoen- und des Protozoenplanktons in sechs untersuchten Seen (Abb. 34) zeigt charakteristische Unterschiede. In den tiefen Seen Pirehueico und Bodensee hat das Metazoenplankton hohe Anteile von 70 % bis 90 % der Zooplanktonbiomasse, ebenso im kleinen Lake Oglethorpe und dem großen Flachsee Peipsi. Im Epilimnion des tiefen Mondsees erscheint das Metazoenplankton mit etwa der Hälfte der Biomasse gegenüber den Protozoen. Nach der Art der Probennahme beziehen sich die Mondseewerte auf die Zusammensetzung der Zooplanktongemeinschaft im Epilimnion bei Tage. In den anderen tiefen Seen wurden die tagesperiodisch vertikal wandernden Crustaceen der gesamten Wassersäule einbezogen, damit wird die Situation im Epilimnion bei Nacht dargestellt. Im Flachsee Vörtsjärvi ist die Wassersäule durch hohe mineralische Trübung geprägt, die für

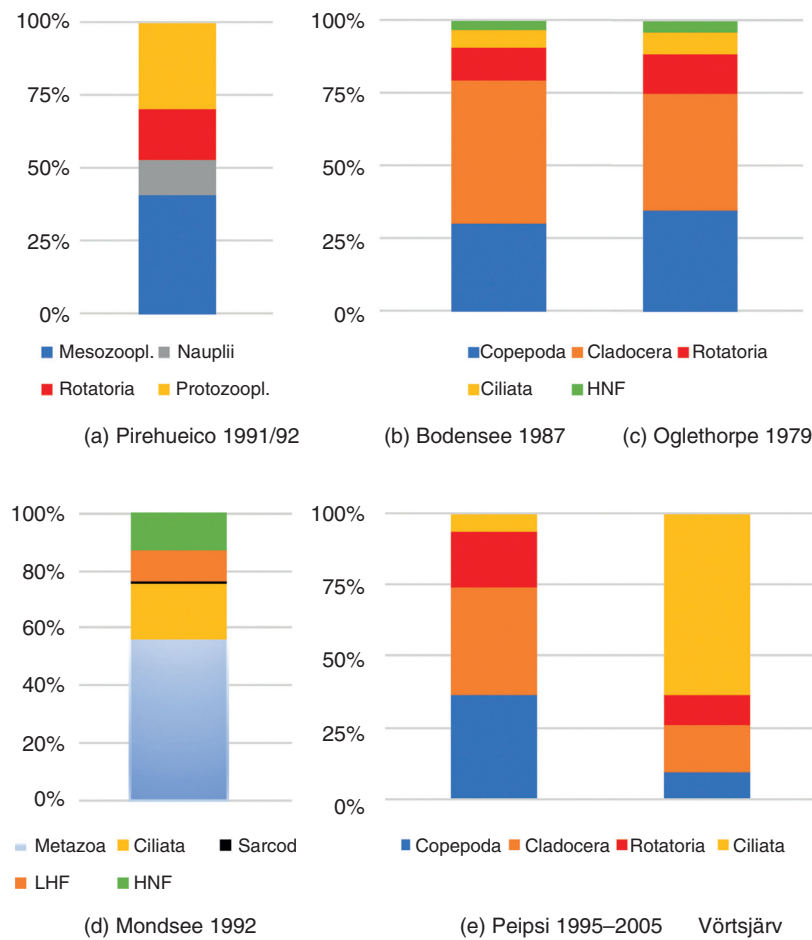


Abb. 34: Biomassen des Mikro- und Mesozooplanktons im Epilimnion von: (a) oligotropher Lago Pirehueico 1991/92, Protozoen zu > 90 % mixo-autotroph (Daten aus: WOELFL 1995); (b) großer, mesotropher Bodensee 1987 (aus: GELLER et al. 1991); (c) kleiner, mesotropher Lake Oglethorpe (aus: PORTER et al. 1996); (d) mittelgroßer, mesotropher Mondsee (aus: SALBRECHTER und ARNDT 1994); (e) Flachseen: meso-eutropher Peipsi und eutropher Trübwassersee Vörtsjärv (aus: ZINGEL und HABERMAN 2008).

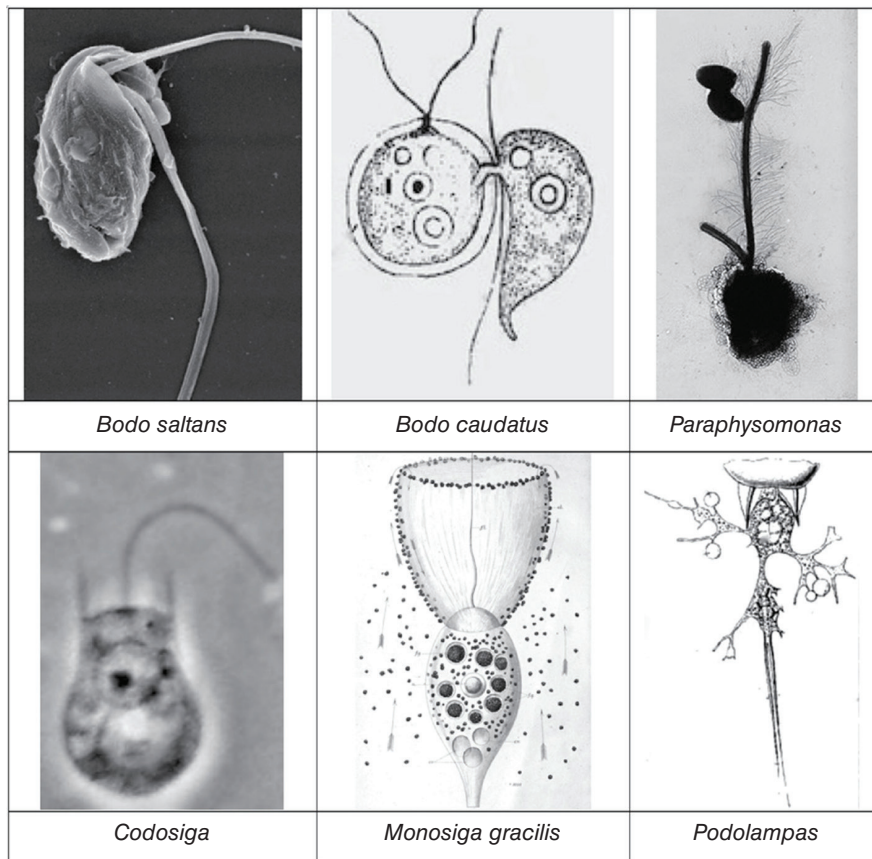
das Metazoenplankton ungünstig sein könnte. Im ultraoligotrophen Pirehueicosee besteht der hohe Anteil der Protozoen ganz überwiegend aus mixotrophen Ciliaten mit symbiontischen Zoochlorellen, die im Nahrungsnetz anders einzustufen sind als rein heterotrophe Protozoenplankter. Die Rotatorien bilden 10–20 % der Zooplanktonbiomasse. In den Daten zum Mondsee sind sie im Metazooplankton enthalten und nicht differenziert dargestellt.

Die zahlreichen Arten des Zooplanktons werden zur besseren Handhabung und zur vereinfachten Darstellung in Gruppen aggregiert. In vielen Arbeiten wurden die taxonomisch definierten Gruppen für sich allein bearbeitet – vor dem Hintergrund der Phytoplanktonentwicklung und der Trophie des Gewässers. Die Einteilung nach der taxonomischen Zugehörigkeit der Arten erscheint jedoch aus Sicht ihrer ökologischen Rolle als unzureichend. Grobe Einteilungen nach der Art der Nahrung in herbivore, karnivore und omnivore Arten orientieren

sich an der Terminologie terrestrischer Systeme und erscheinen als zu wenig differenziert zur Beschreibung pelagischer Nahrungsnetze. Andere Einteilungen (BLONDEL 2003) fassen die Arten zusammen 1.) nach ihrem Ressourcenbedarf als Gilden von Konkurrenten, 2.) aus Sicht ihrer ökosystemaren Wirkung für Stoffumsätze als funktionelle Gruppen. In statistischen Cluster-Analysen werden beide Aspekte meist nicht unterschieden. Die Basisinformation besteht aus der Zusammenstellung, „wer mit wem“ zusammen aufgefunden wird – mit Post-hoc-Interpretationen zur Kombination der potenziellen Ursachen.

4.1 Heterotrophe Flagellaten des Planktons

Die verschiedenen taxonomischen Gruppen der Protozoen werden in Tab. 1 und Tab. 3 benannt. Vier Basistypen der heterotrophen Flagellaten mit



Tafel 2: Unterschiedliche Beutegrößen bei heterotrophen Flagellaten: *Bodo saltans* mit Bakterienzelle als Beute (SEM-Foto: D. Goulding, Trust Sanger Inst.); *Bodo caudatus*, Kinetoplastida, saugt mit Extrusom eine *Chlamydomonas*-Zelle aus (Brockhaus Efron Encyclopedia (russ.) 1890–1907); *Paraphysomonas*, Heterokonta, mit erbeuteten Bakterien an Geißel mit feiner Befiederung (Foto: Dipmapleferryman); *Codosiga*, Choanoflagellata, Geißel umgeben mit Fibrillenkranz als Stabgitterfilter (Foto: D. Stoupin); *Monosiga gracilis*, Choanoflagellata, Filtration von Farbpartikeln (aus: SAVILLE-KENT 1845–1908); Beutefang eines marinen Dinoflagellaten mit fädigen und amöboiden Ausstülpungen (aus: SCHÜTT 1895).

unterschiedlichen Arten des Nahrungserwerbs sind in Tafel 2 zusammengestellt und zeigen die Mechanismen des Beutefangs von drei heterotrophen Nano-flagellaten (HNF) und einem großen Dinoflagellaten (LHF): *Bodo saltans* (Kinetoplastida) erbeutet eine Bakterienzelle, *Bodo caudatus* saugt mit einem Extrusom eine gleichgroße *Chlamydomonas*-Zelle aus. *Paraphysomonas* (Heterokonta) erbeutet Bakterien mit fein befiederter Geißel. *Codosiga* (Choanoflagellata) nutzt ein Stabgitterfilter aus Fibrillen, das die Geißel becherförmig umgibt, *Monosiga gracilis* zeigt die Filtration von Farbpartikeln. Der marine Dinoflagellat *Podolampas* fängt und verdaut Beute mit fädigen und amöboiden Ausstülpungen.

Das Nahrungsspektrum der heterotrophen Flagellaten (HF) ist bei den taxonomischen Gruppen sehr verschieden und sehr breit gestreut (ARNDT et al. 2000). In Abb. 61 (s. Abschnitt 4.5) sind die Größenbereiche der Beuteorganismen einiger HF verglichen mit denen von Cladocerenarten. Die Größenbereiche sind – gegen die erste Erwartung – nahezu

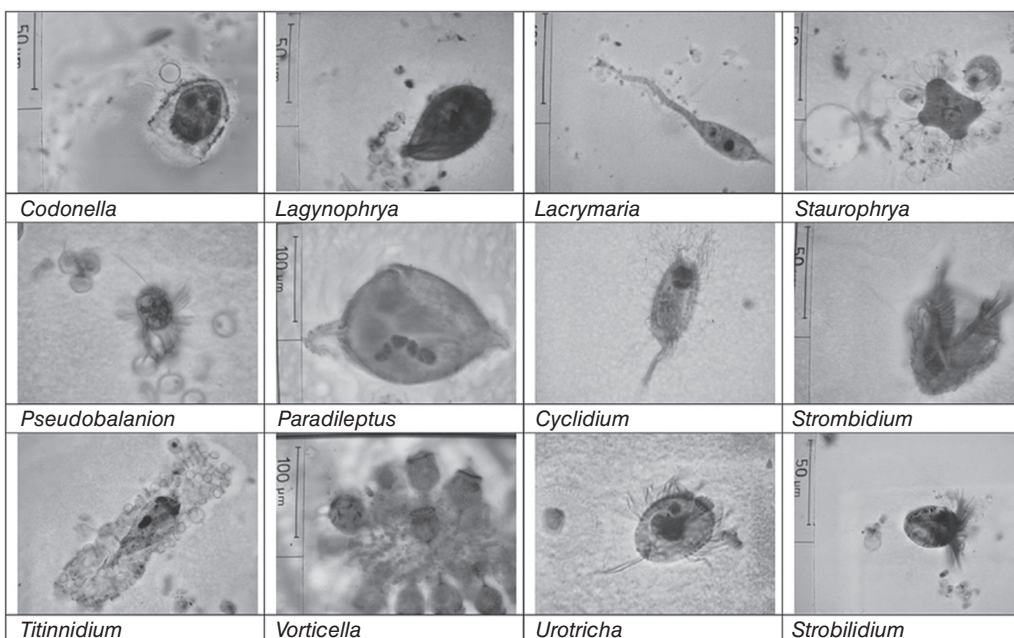
deckungsgleich, sodass von einer intensiven Konkurrenzbeziehung beider Gruppen auszugehen ist. Nach dem Mechanismus der Nahrungsgewinnung und -aufnahme unterscheidet FENCHEL (1986, 1987) zwischen *filter feeding* und *direct interception*. Dabei wird *filter feeding* definiert als der Transport eines partikelhaltigen Wasserstroms durch ein Filter, das bei den Protozoen (Tafel 2) aus Cilien, tentakelartigen Pseudopodien, bei Heterokonten aus befiederten Geißeln, bei Choanoflagellaten aus einem Kranz von Mikrovilli bestehen kann. *Interception feeding* entspricht der gezielten Entnahme von Einzelpartikeln und ist gleichzusetzen mit raptorischem Greifen der Beute. Im Pelagial dominieren die omnivoren HF gegenüber rein bakterivoren Arten. Insbesondere die großen Dinoflagellaten wie *Gymnodinium helveticum* zeigen ein breites Futterspektrum (ARNDT et al. 2000), das je nach Futterangebot vom Filtrieren von Feinpartikeln zum raptorischen Greifen großer Beute wechseln kann. Ein ähnlicher Wechsel zwischen dem Filter- und Greifer-Modus wird auch bei Copepoden und bei *Bosmina* beobachtet.

4.2 Ciliaten des Planktons

Aus der sehr großen Zahl der Ciliaten bilden die pelagischen, litoralen und benthischen Gemeinschaften typische Artenassoziationen, wie den Verband der Oligotrichetea als Gemeinschaft des Pelagials nach BERGER und FOISSNER (2003), FOISSNER und BERGER (1996) und Fotos in **Tafel 3**. Im Vergleich mit den anderen Gruppen des Zooplanktons erreichen die Ciliaten etwa gleiche Biomassen wie die Rotatorien, übertreffen die Copepoden und werden von den Cladoceren als überlegenen Konkurrenten begrenzt. Mittlere Vergleichswerte für Flachseen in den Niederlanden, Belgien und Dänemark zeigt Abb. 35. Dort wird deutlich, dass die Änderung von Klarwasserseen mit Makrophytenbeständen in Trübwasserseen ohne Makrophyten zu einer Zunahme der Planktongruppen führt, für die Ciliaten und Rotatorien annähernd zu einer Verdoppelung der Biomassen. Die Populationsdichte der Ciliatengemeinschaften nimmt mit steigender Trophie von oligotrophen zu eu-/hypertrophen Seen um eine Größenordnung zu – sowohl in borealen Seen in Finnland (Abb. 36) als auch in subtropischen Seen Floridas (Abb. 37).

Wie die Rotatorien und Crustaceen zeigen die Ciliaten eine große Breite des Nahrungsspektrums

von Bakterienfiltrierern zu Herbivoren, Omnivoren und Prädatoren (Abb. 38). Die Feinfiltrierer, die von Bakterien und Flagellaten leben, sind tendenziell um etwa eine Größenordnung kleiner als die Prädatoren (Abb. 39). Die Beuteorganismen zeigen im Verhältnis zu ihren Konsumenten eine mittlere lineare Relation von 1:38, entsprechend einem Gewichtsverhältnis von ca. 1:30 000. Dabei erstreckt sich die Streubreite über zwei bis drei Größenordnungen, also von Prädatoren, die Beute von einem Drittel ihrer eigenen Größe überwältigen, bis zu Feinfiltrierern, die linear 500-fach größer sind als ihre Futterpartikel. Die erheblichen Größendifferenzen zwischen Räuber und Beute deuten die ökologischen Vor- und Nachteile an, die mit den unterschiedlichen Arten der Nahrungsgewinnung verbunden sind. Die Mindestkonzentrationen, die zur Erhaltung einer Population notwendig sind, müssen die physiologischen Verluste (Respiration) und die Mortalität durch den Nahrungsgewinn kompensieren können (Abb. 40). Diese Grenze liegt für bakterivore Ciliaten bei 10^7 – 10^8 Bakterien/mL bei Zellgrößen von 0,2–1 μm oder 1–10 mg TG/L (TG = Gesamtgewicht). Für prädatorische Ciliaten, die sich von großen Beuteorganismen ernähren, genügen wesentlich geringere Konzentrationen, die um drei bis vier Größenordnungen niedriger liegen können (FENCHEL 1980a, 1980b).



Tafel 3: Ciliaten im Pelagial des Bodensees (Fotos: Helga Müller).

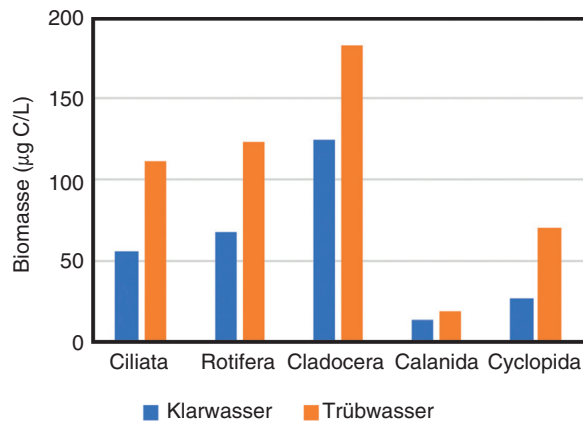


Abb. 35: Mittlere Biomassen der Zooplanktongruppen Ciliaten, Rotatorien und Crustaceen in 45 Flachseen in den Niederlanden, Belgien und Dänemark während der Vegetationsperiode; Klarwasserseen mit und Trübwasserseen ohne Makrophytenbestand (Daten aus: VAN WICHELEN et al. 2013).

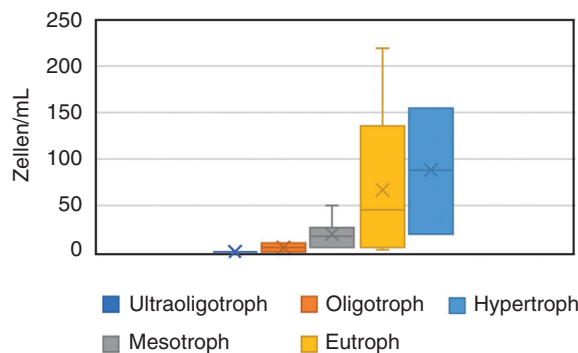


Abb. 36: Populationsdichten der Ciliaten-Gemeinschaften in 12 borealen Seen unterschiedlicher Trophie in Finnland (Daten aus: ZINGEL et al. 2002).

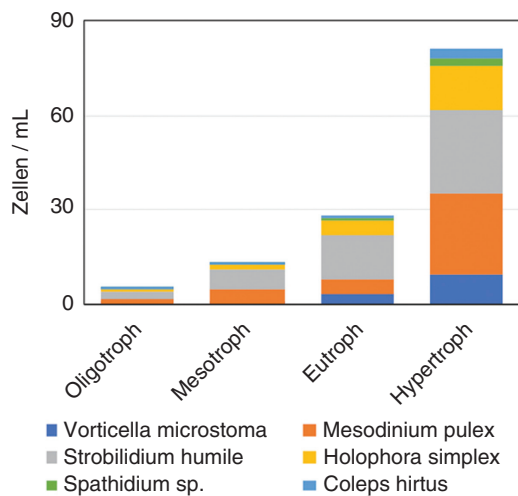


Abb. 37: Ciliaten-Gemeinschaften in 30 oligo- bis eutrophen Seen Floridas (Daten aus: BEAVER und CRISMAN 1989).

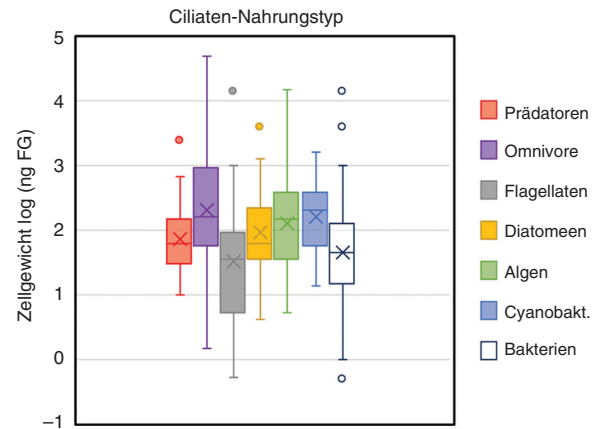


Abb. 38: Individualgewicht und Art der Nahrung bei ~200 Ciliatenarten und Typen der Nahrungsaufnahme, Omnivore und Prädatoren (Daten aus: FOISSNER und BERGER 1996).

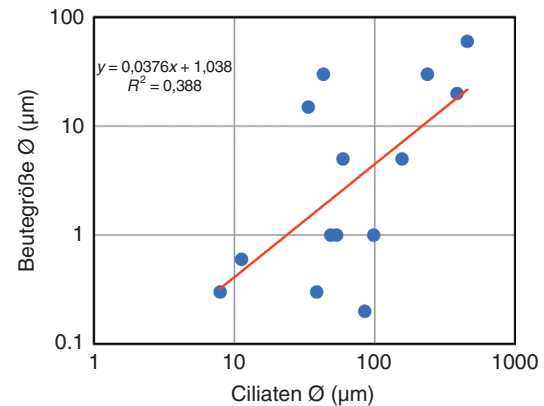


Abb. 39: Größe von Ciliaten (mittlerer Durchmesser Ø, berechnet aus dem Volumen) und Größe der Futterpartikel (Daten aus: FENCHEL 1980a).

4.3 Rotatorien des Planktons

Die Gemeinschaft des Rotatorienplanktons besteht aus vielen Arten unterschiedlichen Typs, eine Auswahl pelagischer Arten ist in Tafel 4 zusammengestellt. Eine umfassende Sammlung von Fotos und grafischen Bildern ist allgemein zugänglich im *Rotifer World Catalog* von JERSABEK und LEITNER (2013). Die Artengemeinschaften in einzelnen Seen (alpha-Diversität) oder in den Seen von Regionen (beta- und gamma-Diversität) wurden vielfach untersucht. Dabei ergibt sich für die Rotatoriengemeinschaften ein ähnliches Bild wie für andere Planktonorganismen. Die Artenzahl nimmt zu 1.) mit der Größe der untersuchten Gewässer, nimmt ab 2.) mit der Höhe über dem Meeresspiegel vom Tiefland zu den montanen Seen unterhalb der Waldgrenze und den Gebirgsseen oberhalb der Waldgrenze

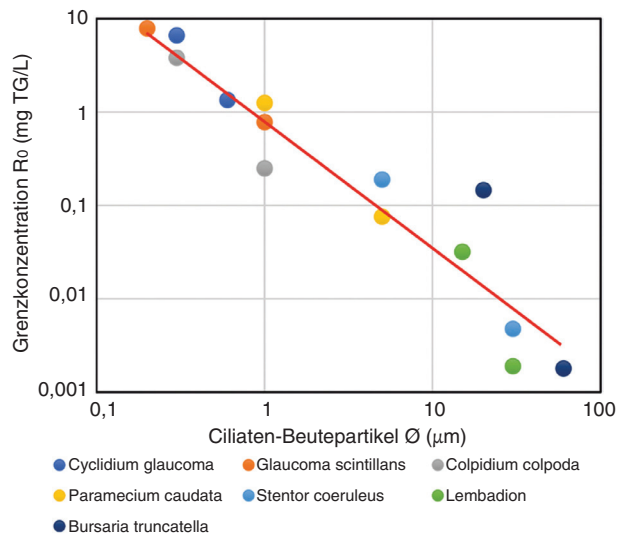


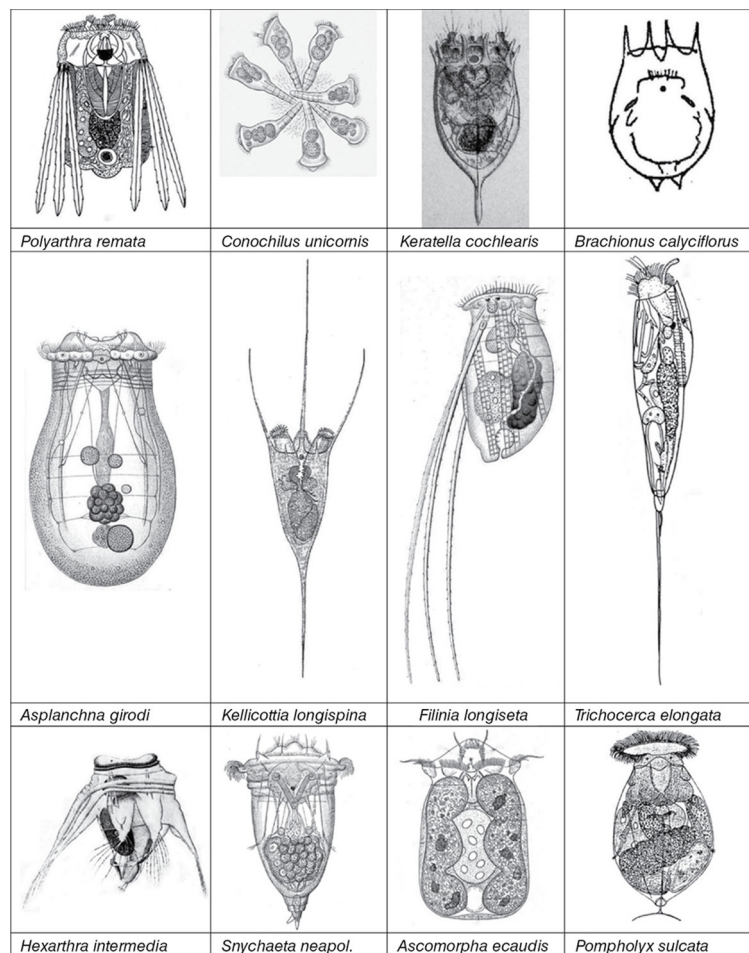
Abb. 40: Grenzkonzentrationen zur Erhaltung der Populationsdichte von Ciliaten (R_0 ; Assimilation = Respiration + Mortalität): für kleinere Futterpartikel sind höhere Konzentrationen notwendig: $y = 0,844x - 1,37$ (Daten aus: FENCHEL 1980a).

und nimmt ab mit 3.) der geografischen Breite. So wurden in 47 circumbaltischen Seen in NO-Polen insgesamt 67 Rotatorienarten gefunden, für die Bergseen der Abisko-Region in Schwedisch-Lappland, in den Pyrenäen und den Alpen werden fünf bis sieben Arten benannt (Abb. 41).

4.3.1 Funktionelle Typen von Rotatorien

Die Rotatorien verfügen über sehr unterschiedliche Typen des Nahrungserwerbs, die sich sowohl in der Morphologie des Räderorgans und in der Bezahnung (Troph) des Kauapparates widerspiegeln (Tafel 5). Detaillierte Rasterelektronenmikroskopie (SEM)-Abbildungen der Trophi der Rotatorien als taxonomisch-cladistische Merkmale sind zugänglich bei SØRENSEN (2002).

Zwei Basistypen der Ernährungsweise ergeben sich aus der Art der Trophi: Mikrofiltrierer und raptorisches Greifer (Abb. 42). OBERTEGGER et al. (2011)



Tafel 4: Rotatorien des Pelagials (entnommen 09.09.2021 aus: JERESABEK und LEITNER 2013, Rotifer World Catalog).

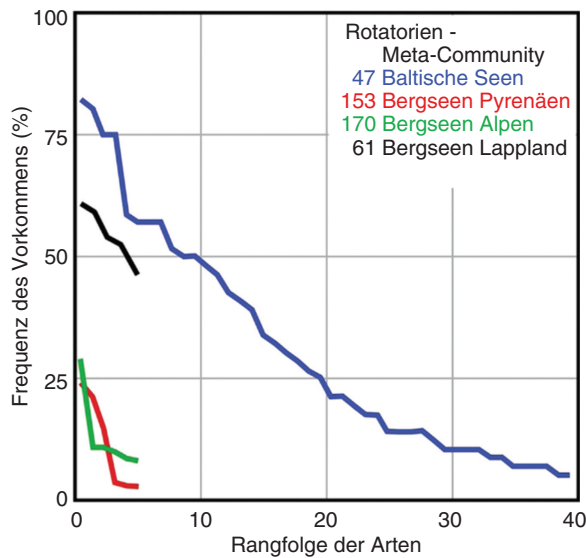
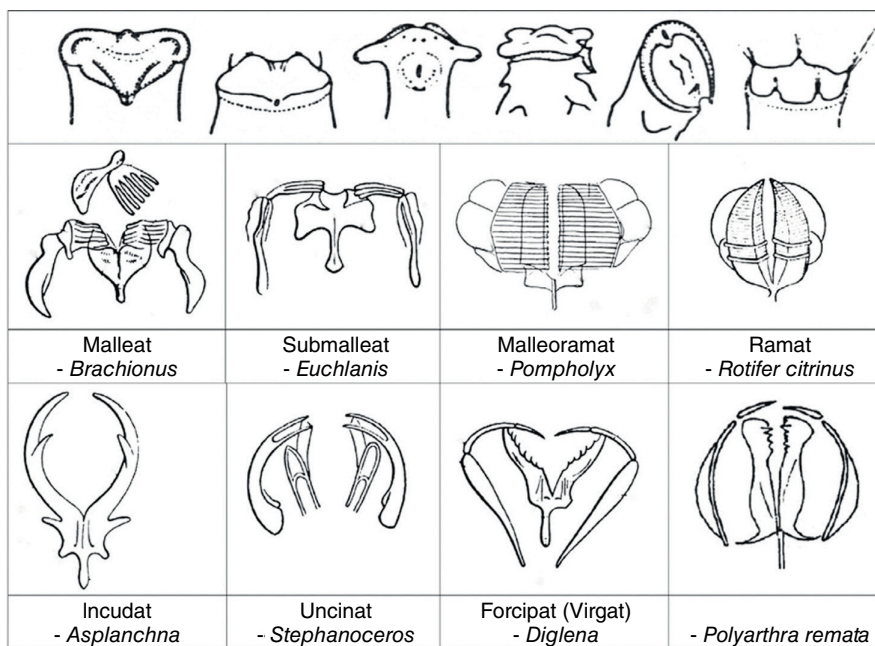


Abb. 41: Vorkommen des Rotatorien-Planktons in 47 Tieflandseen NO-Polens, in 153 Bergseen der Pyrenäen, in 170 Bergseen der Alpen und 61 Bergseen in Schwedisch-Lapland, entsprechend den Gemeinschaften der regionalen beta-Diversität (*Meta-Community*); Darstellung begrenzt auf Artenvorkommen $\geq 5\%$ in den baltischen Seen (Daten aus: KARPOWICZ und EJSKONT-KARABIN 2021; NAUWERCK 1994; MIRACLE 1978, daraus TONOLLI und TONOLLI 1951).

zählen die Gattungen mit Trophi der Typen cardat, forcipat, incudat, uncinat oder virgat zu den raptorischen Greifern, die einzelne Beute ergreifen, anstechen oder verschlingen (*Ascomorpha*, *Asplanchna*, *Collotheca*, *Gastropus*, *Ploesoma*, *Polyarthra*, *Synchaeta*, *Trichocerca*). Als Mikrophage werden die Gattungen mit malleaten, malleoramaten oder ramaten Trophi eingeordnet, die viele Einzelpartikel simultan filtrieren (*Brachionus*, *Conochilus*, *Euchlanis*, *Filinia*, *Floscularia*, *Kellicottia*, *Keratella*, *Lecane*, *Notholca*, *Testudinella*, *Trichotria*).

Zur Kennzeichnung des quantitativen Verhältnisses der funktionellen Typen in den jeweiligen Gemeinschaften wird ein standardisierter Quotient der beiden Gruppen verwendet: *Guild Ratio* $GR' = (\text{Biomasse der raptorischen Greifer} - \text{Biomasse der Mikrophagen}) / (\text{Rotifera-Gesamtbio-masse})$, dessen Wert zwischen -1 und $+1$ liegt. Beide Gruppen unterscheiden sich nicht grundsätzlich in der Körpergröße (Abb. 42) – mit Ausnahme der sehr großen *Asplanchna*. Ein prägnantes Beispiel für den jahreszeitlichen Wechsel zwischen Greifern und Mikrophagen ist der tropische Flachsee Monte Alegre in Sao Paulo (Abb. 43; ARCIFA et al. 2020). Deutlich wird die Steuerung



Tafel 5: Oben, von links nach rechts: Typen der Wimpern-Corona der Rotatoriengruppen: Brachionidae, Asplanchnidae, Synchaetidae, Hexarthridae, Conochilidae, Collothecidae (nach: REMANE 1929–33); Kauer (Trophi) als Funktionstypen des Nahrungserwerbs (Mitte) von Mikrophagen und (unten) von raptorischen Greifern (aus: HUDSON und GOSSE 1886; REMANE 1929–33; VIRRO 1999).

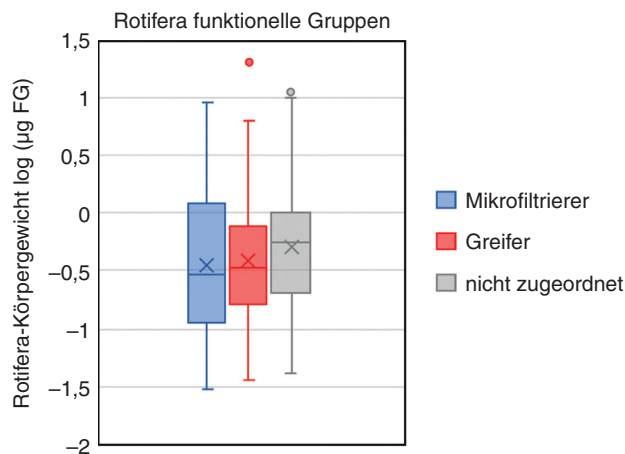


Abb. 42: Individualgewicht und Art-Typen der Nahrungsaufnahme, Mikrofiltrierer und Greifer, nach Kauertypen bei ca. 250 Rotatorien-Arten (Daten aus: EJS-MONT-KARABIN 1998).

durch Konkurrenz und Prädation: Daphnien verdrängen zunächst die konkurrenzschwächere Gilde der filtrierenden Rotatorien. Diese werden jedoch später durch invertierte Räuber begünstigt, die die Cladoceren unterdrücken.

4.3.2 Gilden und funktionelle Gruppen des Rotatorienplanktons

Nach PEJLER (1983) sind die Filtrierer von Feinpartikeln und Bakterien indikativ für eutrophe Verhältnisse, und drei typische, raptorische Greifer sind als Indikatoren für Oligotrophie zu bewerten: *Asplanchna herricki*, *Synchaeta opandis* und *Ploesoma hudsoni* (SAKSENA 1987). Die dominanten Rotatorienarten in

den amerikanischen großen Seen zeigen jedoch ein davon abweichendes Bild (Abb. 44a), da unter oligotrophen Bedingungen die Mikrofiltrierer, insbesondere der Kolonien bildende *Conochilus unicornis*, dominieren und Greifer erst im mesotrophen Bereich zahlreicher sind. Die oligotrophen Bergseen im sibirischen Todzha-Becken zeigen ein ähnliches Bild mit Vorherrschen von *Conochilus* sp. (Abb. 44b). KARABIN (1985) unterscheidet sechs Gruppen nach der Art der Nahrung: 1.) Suspensionen von Bakterien-Detritus mit Partikelgrößen von einigen Mikrometern (μm), 2.) Bakterien-Detritus und Nanoplankton $< 20 \mu\text{m}$, 3.) Nanoplankton mit maximal $20\text{--}30 \mu\text{m}$, 4.) Nano- und feines Netzplankton bis $50 \mu\text{m}$, 5.) Netzplankton-Algen und 6.) Dinoflagellaten, vor allem *Peridinium*, als Beute. Im englischen Grasmere ernähren sich nach ELLIOTT (1977) „10 der 24 Arten von Mikropartikeln (*Euchlanis dilatata*, *Keratella* spp., *Kellicottia longispina*, *Polyarthra* spp., *Filinia terminalis*, *Conochilus* spp.). Drei *Trichocerca*-Arten saugen Algenzellen aus, und *T. capucina* lebt von den Eiern der *Keratella quadrata*. *Gastropus stylifer* und zwei *Ascomorpha* spp. saugen Dinoflagellaten aus. Die fünf Arten von *Synchaeta*, *Asplanchna priodonta* erbeuten Algen, Protozoen und andere Rotatorien. Die große *Ploesoma hudsoni* erbeutet kleine *Synchaeta*, *Asplanchna priodonta* nimmt *Keratella cochlearis* und *Tabellaria*-Kolonien auf.“ Die Arten *Trichocerca pusilla* und *Euchlanis dilatata* erbeuten fädige Kolonien, die üblicherweise als nicht fressbar eingeordnet werden, wie *Aulacoseira* (MAY et al. 2001) oder Cyanobakterien wie *Oscillatoria redeckei*, *O. limnetica*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Anabaena prochlorophyta* und *Prochlorothrix hollandica* von

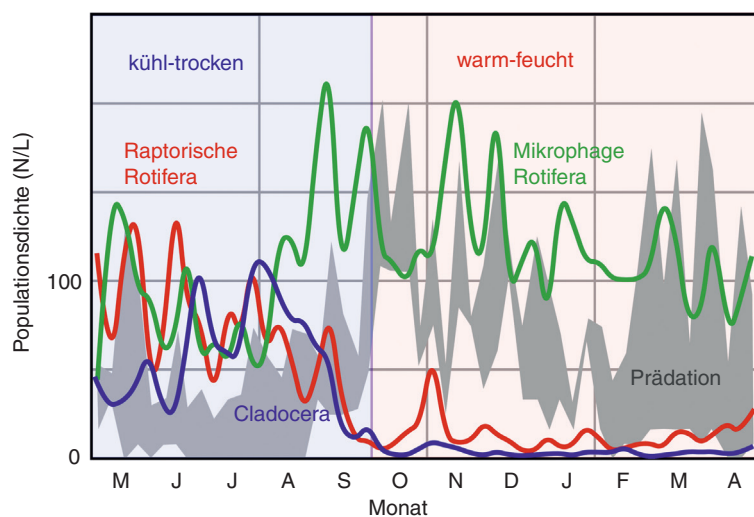


Abb. 43: Abfolge der Rotatorien-Gilden in einem eutrophen, polymiktischen Flachsee in Sao Paulo; mikrophage Rotatorien dominieren nach Unterdrückung ihrer Konkurrenten *Daphnia* und *Ceriodaphnia* durch Prädationsdruck von *Chaoborus brasiliensis* und der räuberischen Wassermilbe *Krendowskia* (kombiniert und vereinfacht aus: ARCIFA et al. 2020 und FERREIRA et al. 2018).

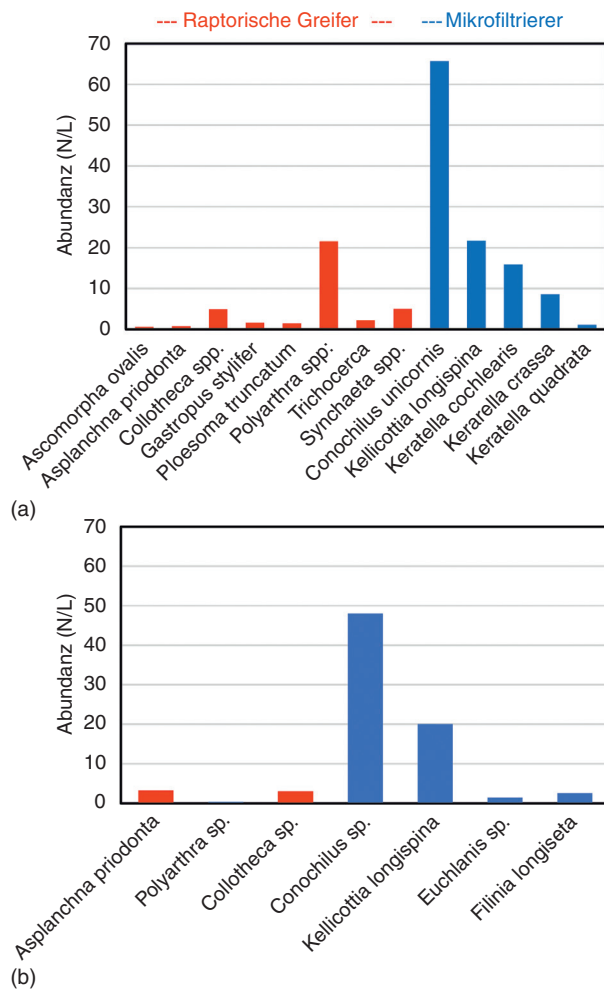


Abb. 44: Mittlere Abundanzen der Rotatorien (a) in den fünf Great Lakes Nordamerikas im Sommer: *Conochilus* und andere Mikrofiltrierer dominieren vom mesotrophen bis zum oligotrophen Bereich in allen Seen, raptorische Greifer wie *Polyarthra* dominieren nur im eu-mesotrophen Eriesee und nehmen zum oligotrophen Bereich stark ab (Daten aus: BARBIERO und WARREN 2011); (b) in sechs montanen Seen des Todzha-Beckens, Sibirien, im Sommer: *Conochilus* und andere Mikrofiltrierer dominieren in den tiefen, oligotrophen Klarwasserseen unterhalb der Waldgrenze (Daten aus: ZUYKOVA und BOCHKAREV 2009).

150–250 μm Länge und 2–3,5 μm Durchmesser (GULATI et al. 1993).

Die Gegenüberstellung der Körpergrößen, bemessen nach dem mittleren Durchmesser der Konsumenten und ihrer Protozoen-Beute (Abb. 45; ARNDT 1993), zeigt ein Verhältnis von etwa 1:15 für die kleinen bis 1:500 für große Arten. Die untersuchten elf Arten, sieben Filtrierer und vier raptorische Greifer, brauchen mit zunehmender Größe höhere Mindestkonzentrationen zu ihrer Erhaltung (Abb. 46). Dabei beträgt der Unterschied zwischen der niedrigsten

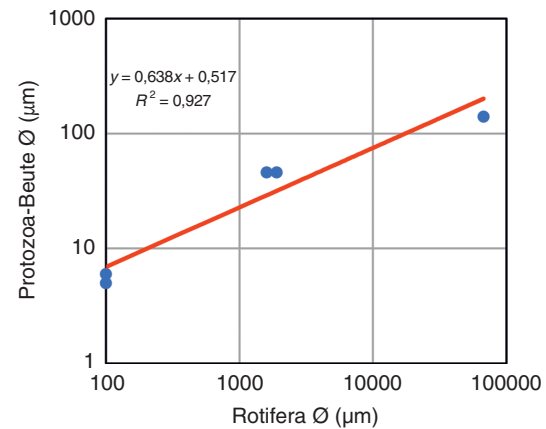


Abb. 45: Größe der Rotatorien (mittlerer Durchmesser Ø, berechnet aus dem Volumen) und Größe der Futterpartikel (Daten aus: ARNDT 1993).

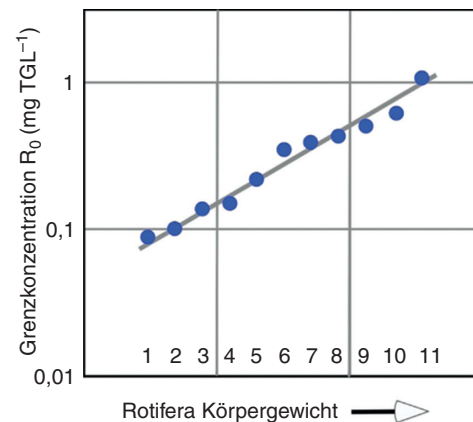


Abb. 46: Grenzkonzentrationen zur Erhaltung der Populationsdichte bei Rotatorien; größere Konsumenten brauchen höhere Futterkonzentrationen von Nanoalgen: 1: *Keratella cochlearis*, 2: *Polyarthra remata*, 3: *Synchaeta oblonga*, 4: *Keratella earlinae*, 5: *Keratella bostonensis*, 6: *Brachionus rubens*, 7: *B. calyciflorus*, 8: *B. plicatilis*, 9: *Synchaeta pectinata*, 10: *Asplanchna priodonta*, 11: *Keratella crassa* (Daten von: STEMBERGER und GILBERT 1985, aus: DUNCAN 1989).

zur höchsten Mindestkonzentration von 1:10 eine Größenordnung. Diese experimentellen Befunde an Rotatorien stehen im Gegensatz zu den Resultaten mit verschiedenen großen Ciliaten und *Daphnia*-Arten und erscheinen interpretationsbedürftig.

4.3.3 Jahreszeitliche Sukzession der Rotatorien

Die saisonale Abfolge der Artensukzession in der Rotatoriengemeinschaft ist in unterschiedlichen Seen verfolgt worden. Die Einflussfaktoren, die man als

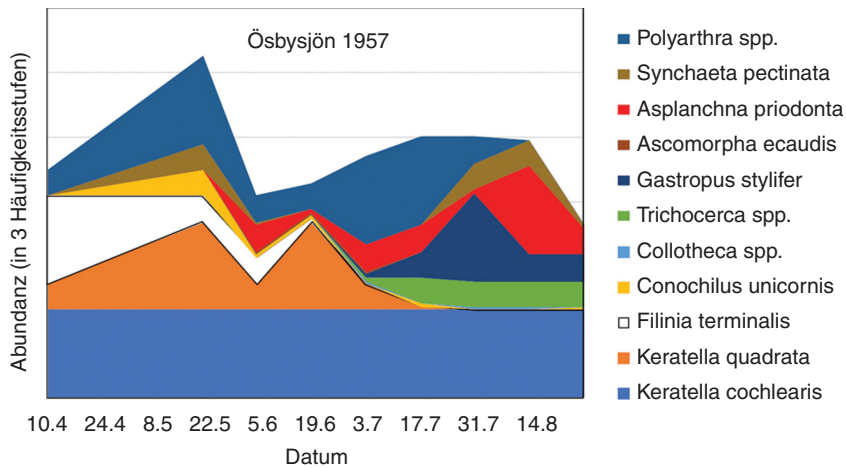


Abb. 47: Sukzession der Rotatorienarten im eutrophen Flachsee Ösbysjön bei Stockholm vom Eisauflauf bis zum Sommer 1957: *Keratella cochlearis* ist die konstant häufigste Art, Mikrofiltrierer dominieren bis zum Juni, danach raptorialische Greifer. *Filinia terminalis* ist die häufigste Art im Winter und verschwindet am Ende des Frühjahrs; Abundanz gewichtet nach Häufigkeitsstufen: 1³, 2³, 3³ (Daten aus: PEJLER 1961).

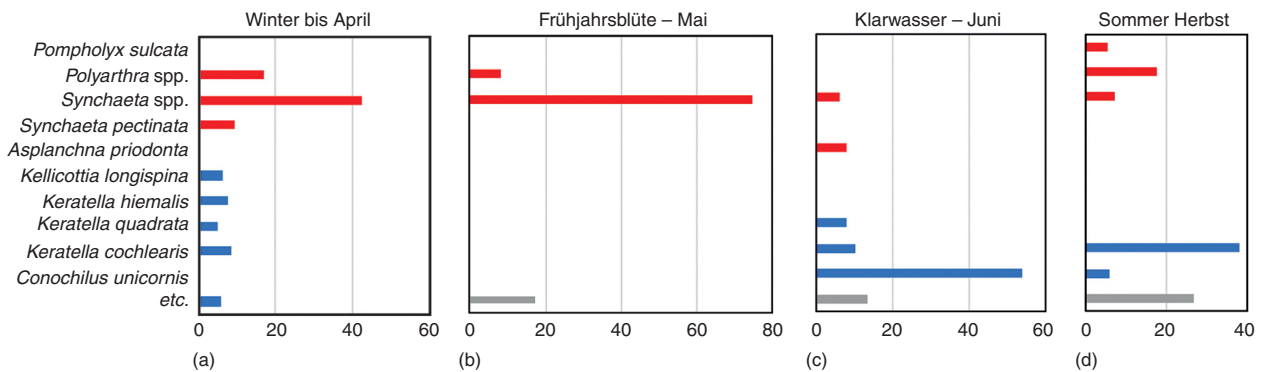


Abb. 48: Jahreszeitliche Sukzession (Abundanz-%) der Rotatorien im Bodensee: (a) Langzeit-Cluster im Winter und (d) im Sommer-Herbst; Kurzzeit-Cluster zur (b) Frühjahrsblüte (Mai) und (c) Klarwasserphase (Juni) mit Dominanz von *Conochilus*. Mikrofiltrierer: blau, Greifer: rot (Daten aus: PAULI 1990).

ursächlich interpretieren kann, beschränken sich auf die gleichzeitig mitverfolgten abiotischen und biotischen Faktoren, wie Temperatur, Wasserchemismus wie pH-Wert und Alkalinität, den Trophiestatus des Gewässers, die Konkurrenten wie heterotrophe Protozoen und Cladoceren oder die Prädatoren, die Rotatorien als Beute aufnehmen. Einige Arten sind als kälteliebend anzusehen. So entwickelt sich das Populationsmaximum von *Rhinoglena fertöensis* im Neusiedler See im Winter (HERZIG 1980). *Keratella hiemalis* und *Filinia terminalis* verschwinden nach Beginn der thermischen Schichtung oder sind auf das Hypolimnion beschränkt (PEJLER 1961; PAULI 1990). Arten wie *Keratella cochlearis* erscheinen als unverselle Langzeitformen zu allen Jahreszeiten (Abb. 47). Die Mikrofiltrierer, insbesondere die Bakterivoren, brauchen das qualitativ passende Angebot, das sich in der Folge der Frühjahrsentwicklung einstellt und werden mit zunehmender Trophie begünstigt. *Conochilus* scheint eine besondere Stellung einzunehmen,

Tab. 9: Schätzwerte des Trophie-Index nach den Rotatoriengemeinschaften. Datenbasis: 74 baltische Tieflandseen in NO-Polen (EJSMONT-KARABIN 2012).

Messgröße	R ²	Carlsons Trophie-Index (TSI)
Populationsdichte (N L ⁻¹)	0,60	TSI = 5,38 Ln(N) + 19,28
Bakterivore Arten (BAC %)	0,34	TSI = 0,23 BAC + 44,30
Tecta-form <i>Keratella cochlearis</i> (Tecta %)	0,54	TSI = 0,187 Tecta + 50,38
Eutrophie-Indikatoren (Eut Artenzahl %)	0,67	TSI = 0,203 Eut + 40,0
TSI-Werte: 0–100; oligotroph <30, mesotroph <45, meso-eutroph 45–55, eutroph 55–65, hypereutroph >65.		

da er in oligotrophen Seen dominiert wie in den großen Seen Nordamerikas (Abb. 44a) oder in tiefen Bergseen Sibiriens (Abb. 44b). Im Bodensee erscheint *Conochilus* in der Klarwasserphase nach der Frühjahrsblüte (Abb. 48). Die Kolonieforn von bis zu zwei Dutzend Individuen mit gemeinsamer

Tab. 10: Vorkommen charakteristischer Rotatorien in Seen unterschiedlicher Trophie in Fenno-Skandinavien, Estland und Michigan.

	PEJLER (1957), Fenno-Skandinavien	MÄEMETS (1983), BERZINS (1949), HABERMAN und HALDNA (2014), Estland	GANNON und STEMBERGER (1978), Michigan
O	<i>Ascomorpha ovalis</i> , <i>Asplanchna herricki</i> , <i>Synchaeta grandis</i> , <i>Ploesoma hudsoni</i>	<i>Conochilus unicornis</i> , <i>Kellicottia longispina</i> , <i>Ploesoma hudsoni</i>	
OM		<i>Keratella serrulata</i> , <i>Conochilus hippocrepis</i> , <i>Conochilus unicornis</i> , <i>Kellicottia longispina</i> , <i>Ploesoma hudsoni</i> , <i>Synchaeta grandis</i> , <i>Asplanchna herricki</i> , <i>Ascomorpha ovalis</i> , <i>A. testudo</i> , <i>Gastropus minor</i> , <i>G. stylifer</i>	<i>Conochilus natans</i> , <i>Notholca foliacea</i> , <i>N. michiganensis</i> , <i>Synchaeta asymetrica</i>
ME		<i>Filinia longiseta</i> , <i>F. limnetica</i> , <i>Keratella quadrata</i> , <i>K. cochlearis tecta</i> , <i>K.c. hispida</i> , <i>K. hiemalis</i> , <i>Polyarthra euryptera</i> , <i>Trichocerca capucina</i> , <i>T. porcellus</i> , <i>T. pusilla</i>	
E + HE	<i>Brachionus</i> spp., <i>Keratella cochlearis tecta</i> , <i>K. quadrata</i> , <i>Anuraeopsis fissa</i> , <i>Filinia longiseta</i> , <i>Pompholyx sulcata</i> , <i>Trichocerca birostris</i> , <i>T. cylindrica</i> , <i>T. pusilla</i> , <i>Polyarthra euryptera</i>	<i>Brachionus</i> spp., <i>Anuraeopsis fissa</i> , <i>Hexarthra mira</i> , <i>Filinia longiseta</i> , <i>F. limnetica</i> , <i>Keratella quadrata</i> , <i>K. cochlearis tecta</i> , <i>Pompholyx sulcata</i> , <i>Trichocerca cylindrica</i> , <i>T. capucina</i> , <i>Trichocerca</i> spp., <i>Polyarthra euryptera</i> , <i>P. complanata</i>	<i>Anuraeopsis fissa</i> , <i>A. navicula</i> , <i>Brachionus</i> spp., <i>Keratella cochlearis tecta</i> , <i>Filina longiseta</i> , <i>Pompholyx sulcata</i> , <i>Trichocerca cylindrica</i> , <i>T. multicrinis</i> , <i>Polyarthra euryptera</i>

O = oligotroph, M = mesotroph, E = eutroph, HE = hypereutroph; Mikrofiltrierer (schwarz), Greifer (rot).

gelatinöser Matrix könnte die Beeinträchtigung durch die stärkeren Konkurrenten wie *Daphnia* und durch Prädatoren vermindern und die Effektivität der Filtration erhöhen. Die spezialisierten, raptorischen Arten sind an das jahreszeitliche Auftreten bestimmter Beutekategorien gebunden wie fädige Algen oder Dinoflagellaten.

4.3.4 Zuordnung der Rotatorien zur Trophie

Die Rotatorien können als Indikatororganismen einbezogen werden, um die Trophie (Tab. 9, Tab. 10) zu bewerten. Einige Autoren kommen dabei zu der Einschätzung, dass die Populationsdichte der Rotatorien ein besser geeigneter Indikator für die Trophie ist als die Unterschiede in der Artenzusammensetzung (Abb. 49), da diese nicht nur von der Trophie, sondern auch stark vom Druck durch Konkurrenten und Prädatoren abhängt. Die Rotatoriengemeinschaften im schottischen Loch Lomond (MAY und O'HARE 2005) vom fjordähnlichen, oligotrophen Nordteil zum flacheren, mesotrophen Südbecken zeigten ähnliche Unterschiede wie im trophischen Gradienten vom offenen Huronsee in die nährstoffreichere Bucht Saginaw-Bay (Abb. 50b; GANNON und STEMBERGER 1978). Beim langzeitlichen Verlauf der Eutrophierung des Vörtsjärvi in Estland zeichnet sich ein vergleichbares Bild ab (Abb. 50a; HABERMAN und HALDNA 2014). Die Analyse der Daten aus 41 dimiktischen und 33 polymiktischen Seen in Nordost-Polen (Tab. 9) ergab gute Korrelationen zwischen dem Trophie-Index (nach CARLSON 1977;

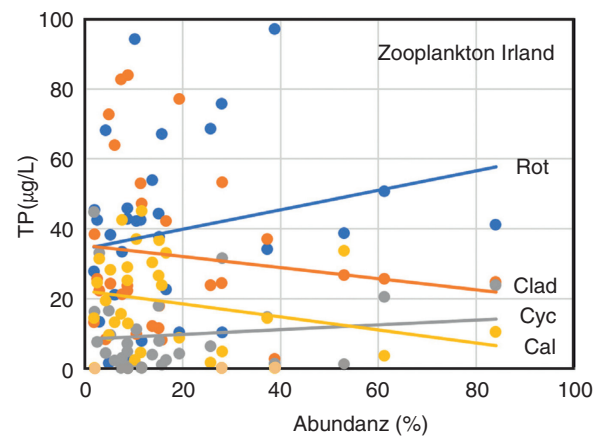


Abb. 49: Gruppenanteile des Metazoenplanktons in 32 Seen Irlands mit unterschiedlicher Trophie, gemessen als Gesamt-Phosphor: Mit steigendem TP nehmen die Rotatorien im Trend zu, die Cladoceren und Calanoiden nehmen ab (Daten aus: CARONI und IRVINE 2010).

abgeleitet aus Chlorophyll und Sichttiefen) und den Rotatoriengemeinschaften, bemessen als Populationsdichten, dem Anteil der *Tecta*-Form bei *Keratella cochlearis* (Abb. 51) und dem Anteil der bakterivoren Arten oder der als Eutrophie-Indikatoren eingestuft Arten (KARABIN und EJSMONT-KARABIN 1993; EJSMONT-KARABIN 2012). Der Quotient *Brachionus*-Artenzahl/*Trichocerca*-Artenzahl ($Q_{B/T}$) wird verwendet zur Kennzeichnung der Saprobie-Belastung von Gewässern und unterscheidet auch oligotrophe, mesotrophe und eutrophe Bedingungen. Von SLADCEK (1983) wurden etwa 600 Rotatorien-Arten mit artspezifischen Saprobienindizes bewertet,

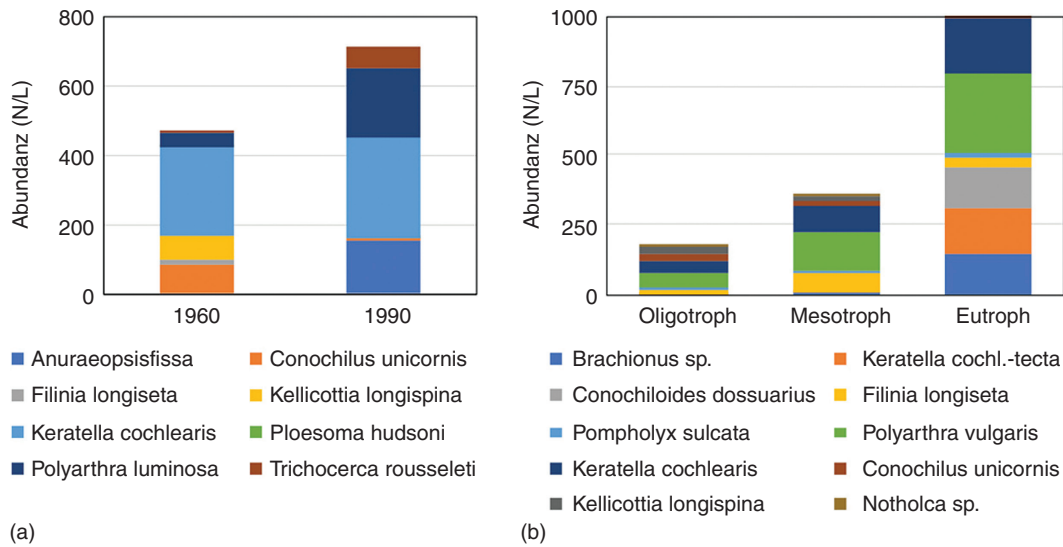


Abb. 50: Rotatoriengemeinschaften bei unterschiedlicher Trophie: (a) im polymiktischen Vörtsjävur vor und nach Eutrophierung (HABERMAN und HALDNE 2014), (b) im Huronsee, im Gradienten Offshore-Saginaw-Bay (GANNON und STEMBERGER 1978).

zwischen $-0,5$ und $4,5$ für xenosaprob (oligotroph) bis polysaprob (hypertroph). Eine Meta-Analyse der Literatur führten WALLACE et al. (2021) zu der Einschätzung, dass der Trophiezustand des Gewässers durch die Zusammensetzung der benthischen Rotatoriengemeinschaft besser angezeigt wird als durch das einfache Verhältnis von Kauertypen.

4.4 Cladoceren und Copepoden

4.4.1 Artenzahlen in einzelnen Seen und in Regionen

Die Gemeinschaften des Crustaceenplanktons bestehen aus weniger Arten als die Gemeinschaften der Rotatorien oder der Protozoen. In 53 borealen Seen in Nordwest-Kanada wurden 22 Cladoceren und 17 Copepoden gefunden und beschreiben damit qualitativ die beta-Diversität der regionalen Meta-Community (ANAS et al. 2015). Die Zahl der Arten nimmt asymptotisch zu, 1.) mit der Größe der Seen (alpha-Diversität) und 2.) mit der Zahl der untersuchten Seen (beta-Diversität) (Abb. 52). Die regionale Untersuchung von 35 Seen in Südnorwegen mit 63 pelagischen und litoralen Cladoceren zeigte die mittlere alpha-Diversität der litoralen Crustaceen mit doppelt so vielen Arten wie die der pelagischen Zonen (Abb. 53; JENSEN et al. 2013). Die meistverbreiteten Arten *Acroperus harpae*, *Bosmina longispina* und *Chydorus sphaericus* kommen in 34 und 33 der 35 Seen vor (JENSEN et al. 2013). In kleinen und flachen Seen wird eine Vermischung der pelagischen und

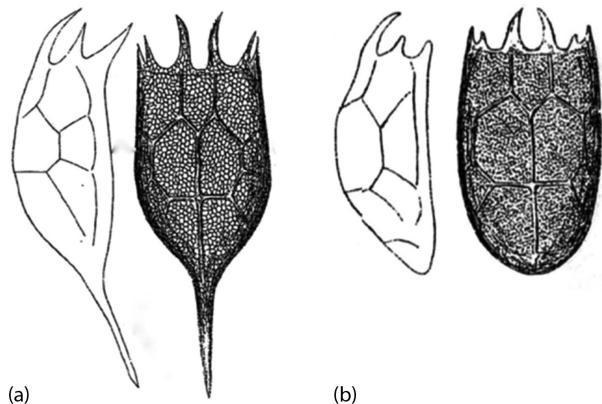


Abb. 51: *Keratella cochlearis* (a) in mesotrophen und die Form *K.c. tecta* (b) in eutrophen Gewässern (aus: LAUTERBORN 1900).

der litoralen Gemeinschaften beobachtet. So findet sich der litorale *Chydorus sphaericus* (Tafel 8a) mit der Zunahme fädiger Algen auch in der pelagischen Zone. Freischwimmende Makrophyten verschieben die litoralen Habitatbedingungen und damit auch die litoralen Crustaceen in das Freiwasser.

4.4.2 Crustaceenarten und Trophie der Seen

Ein Vergleich von 32 Seen Irlands zeigt eine Abundanzzunahme der Rotatorien mit steigender Trophie, jedoch eine Abnahme der filtrierenden Crustaceen, der Cladoceren und Calanoiden (Abb. 49; CARONI und IRVINE 2010). In den Seen Südnorwegens steigt die Artenzahl mit zunehmender Trophie zunächst an

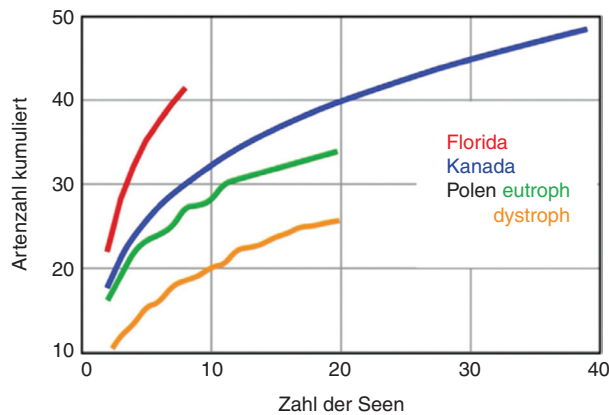


Abb. 52: Artenzahl der Meta-Community des Crustaceenplanktons in subtropischen Seen Floridas, in Klarwasserseen Kanadas und in circumbaltischen, oligo- und eutrophen Seen NO-Polens; die Artenzahl steigt asymptotisch mit der Zahl der untersuchten Seen (Daten aus: PINTO-COELHO et al. 2005; KARPOWICZ und EJSMT-KARABIN 2021).

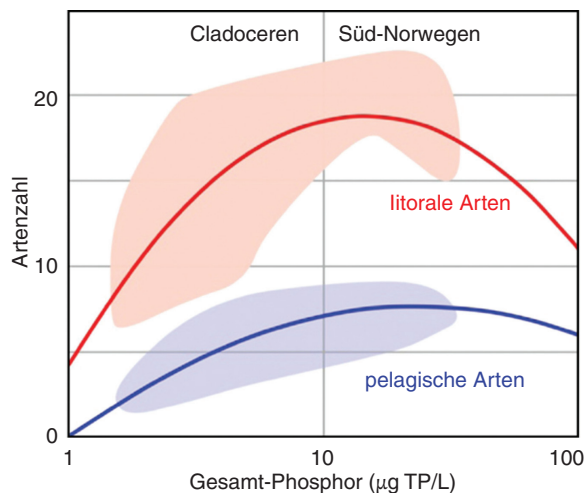


Abb. 53: Cladoceren-Artenzahl (alpha-Diversität) in 35 tiefen Seen unterschiedlicher Trophie in Süd-Norwegen: Das Maximum der Artenzahl liegt bei 16 µg TP/L; Bereiche der Messwerte farblich hinterlegt, Kurven als unimodale Approximationen (vereinfacht aus: JENSEN et al. 2013).

und erreicht das Maximum der unimodalen Verteilung bei einem Gesamt-Phosphorgehalt von 16 µg TP/L (Abb. 53). In oligotrophen und eutrophen Seen NO-Polens (Abb. 54; KARPOWICZ und EJSMT-KARABIN 2021) erscheinen einige Arten als charakteristisch für Oligotrophie und fehlen in den eutrophen Seen: *Heterocope appendiculata*, *Cyclops lacustris*, *C. vicinus* und *Paracyclops fimbriatus* unter den Copepoden, *Daphnia cristata*, *D. hyalina* und *Bosmina lilljeborgi* unter den Cladoceren. Andere Arten nehmen mit steigender

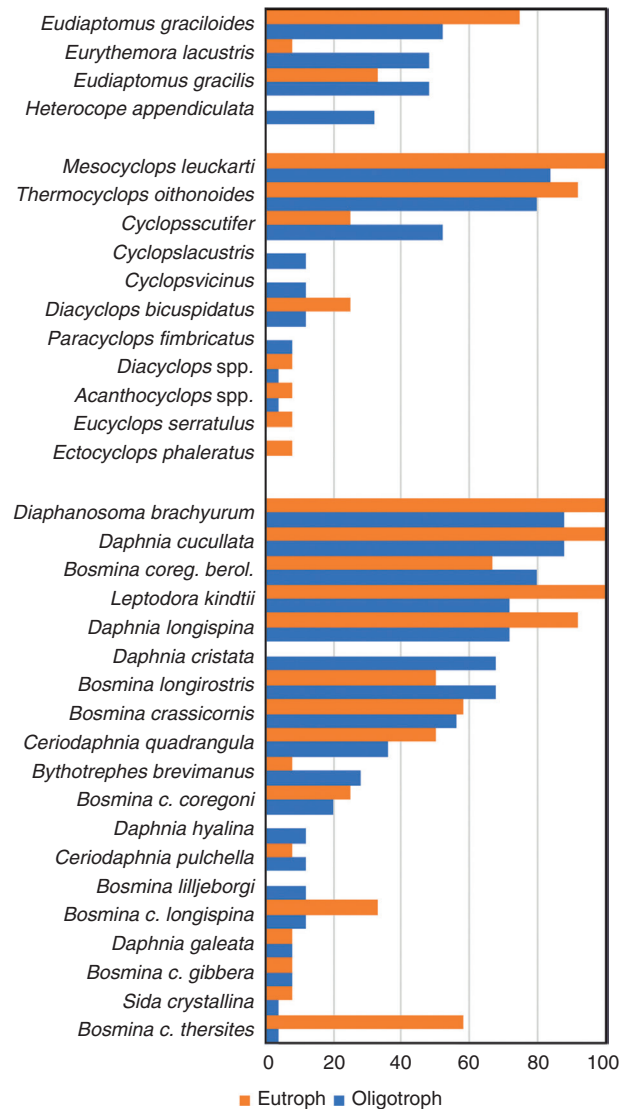


Abb. 54: Meta-Community der Planktoncrustaceen in 47 oligotrophen (blau) und eutrophen (rot) Seen in NO-Polen: *Diaphanosoma brachyurum*, *Daphnia cucullata*, *Leptodora kindtii*, *Mesocyclops leuckarti* und *Thermocyclops oithonoides* sind die meistverbreiteten Arten (Daten aus: KARPOWICZ und EJSMT-KARABIN 2021).

Trophie in ihren Vorkommen zu: *Eudiaptomus graciloides*, *Mesocyclops leuckarti*, *Thermocyclops oithonoides*, *Diacyclops bicuspidatus*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Daphnia cucullata*, *D. longispina* und *Leptodora kindtii*. Bei niedrigem Gesamt-Phosphor kommen die pelagischen Arten *Holopedium gibberum*, *Bosmina longispina* und der litorale *Acropercus elongata* vor. Bei höheren Nährstoffgehalten werden *Daphnia cucullata*, *Bosmina longirostris* und *B. coregoni* als Indikatoren für Eutrophierung genannt. Mit der Eutrophierung erhöhte sich die Artenzahl, und

der Typ des Nahrungserwerbs verschiebt sich von den Arten mit grobmaschigen Filtern (*low-efficiency bacteria feeders* + *macrofiltrators*) zu den hocheffizienten Bakterien-Filtrierern (JENSEN et al. 2013).

4.4.3 Artenzahlen im Tiefland, auf montaner Höhenstufe und im Hochgebirge

Im klimatisch gemäßigten Tiefland der postglazialen, baltischen Region in Polen fanden sich in 47 Seen 32 Cladoceren und 20 Copepoden (Abb. 54). In 54 Seen der montanen Region unterhalb der Waldgrenze in 400–1200 mNN in der Schweiz, Deutschland und Österreich enthält die Meta-Population der Crustaceen 34 Arten, je 17 Arten der Copepoden und der Cladoceren (Abb. 55; HORVÁTH, et al. 2017), mit *Daphnia longispina* und *Eudiaptomus gracilis* als die meistverbreiteten Arten. Die mittlere Artenzahl (alpha-Diversität) in den Seen betrug $6,2 \pm 2,1$ Arten. *Leptodora kindtii* und *Bythotrephes longimanus* wurden oft gemeinsam angetroffen, ebenso die als mesotroph bezeichneten *Thermocyclops crassus* und *Mesocyclops leuckarti*. *Bosmina longirostris* und *B. longispina* kamen alternativ vor, da *B. longirostris* vom Konkurrenten *D. longispina* verdrängt wird, *B. longispina* jedoch nicht. Die alpinen Berg- und Hochgebirgsseen oberhalb der Waldgrenze wurden in

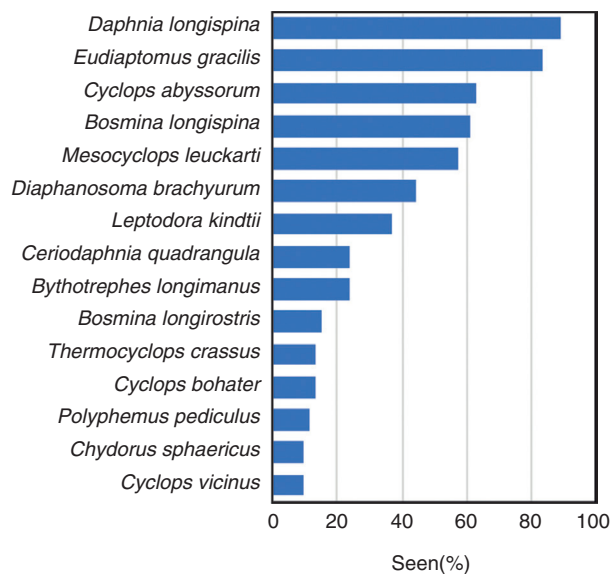


Abb. 55: Meta-Community der Planktoncrustaceen, Vorkommen der Arten in % der untersuchten Seen in 54 oligotrophen, peri-alpinen Seen in montanen Höhenlagen der Schweiz, Deutschlands und Österreichs: *Daphnia longispina*, *Eudiaptomus gracilis* und *Cyclops abyssorum* sind die meistverbreiteten Arten (Daten aus: HORVÁTH et al. 2017).

den Pyrenäen, den Alpen, der Hohen Tatra, in Schottland, auf Korsika und in Nordschweden untersucht (Abb. 56). Die Bergseen in Schottland liegen zwischen 500 und 1000 mNN, in den anderen Gebirgsregionen zwischen 1500 und 2600 mNN (Abb. 57). Die

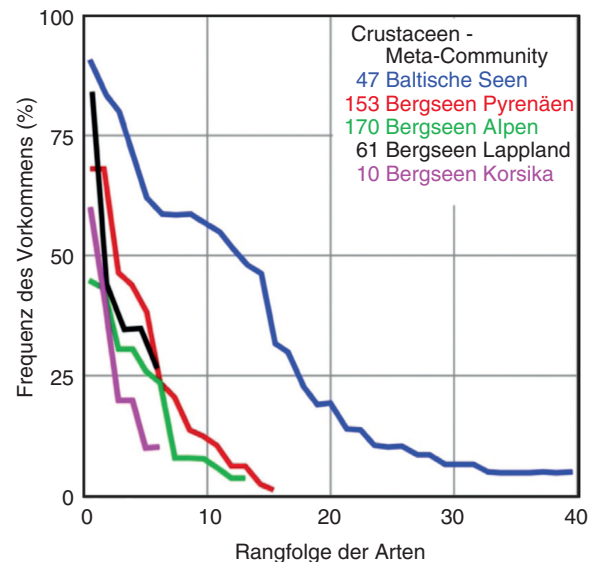


Abb. 56: Vorkommen der Planktoncrustaceen in 47 Tieflandseen in NO-Polen, in 153 Bergseen der Pyrenäen und 170 Bergseen der Alpen und 10 auf Korsika, entsprechend den Gemeinschaften der regionalen Diversität (Meta-Community); mit 39 Arten in den baltischen Seen, je 16 Arten in den Bergseen der Pyrenäen und der Alpen und 6 Arten in den Bergseen Korsikas (Daten aus: KARPOWICZ und EJSMT-KARABIN 2021; NAUWERCK 1994; MIRACLE 1978, daraus TONOLLI und TONOLLI 1951; GELLER 2022).

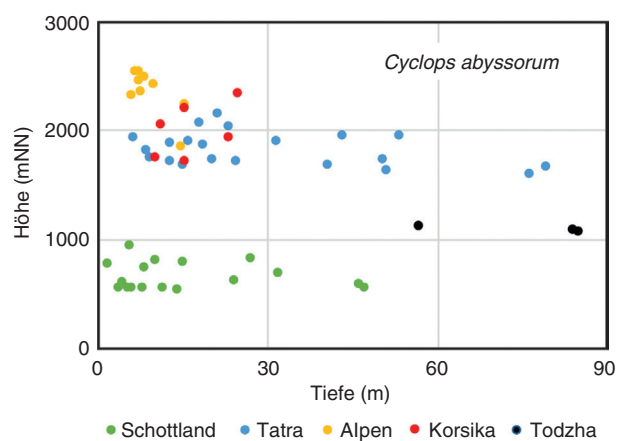


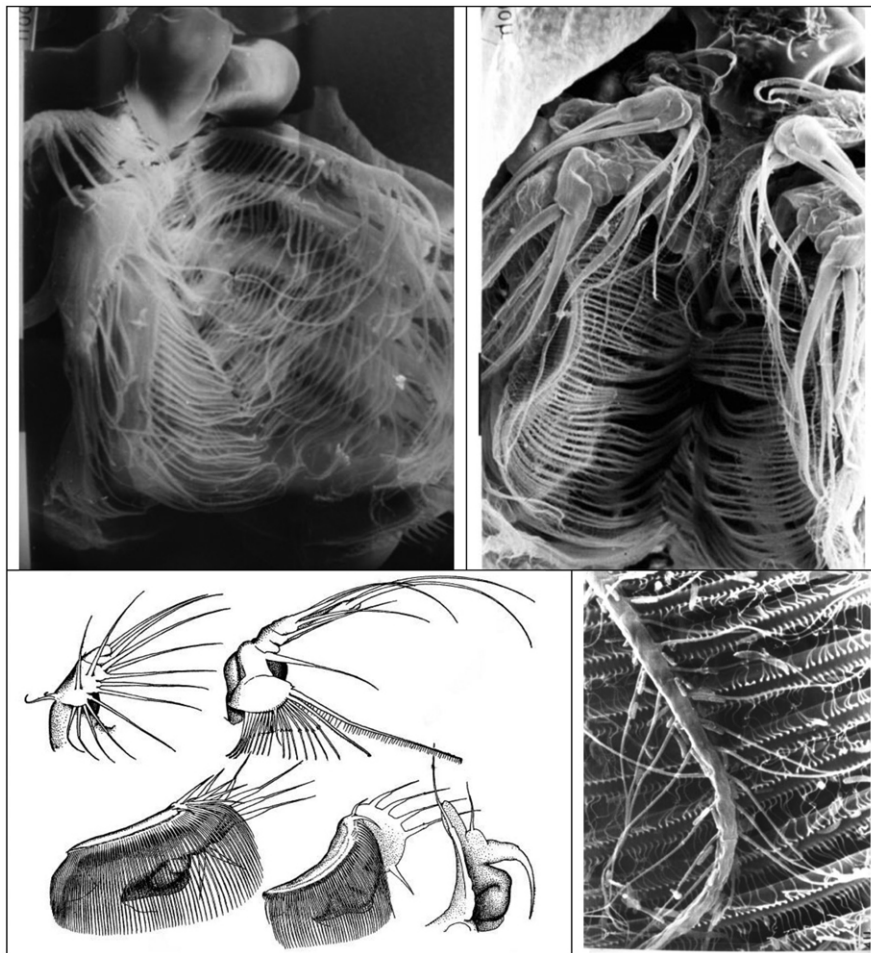
Abb. 57: Vorkommen von *Cyclops abyssorum* in Bergseen in Schottland, im Todzha-Becken/Sibirien, der Tatra, der Alpen und Korsikas. Höhenlage in Schottland 500–1000 mNN, Todzha-Seen 1000–1100 mNN, in den Hochgebirgen 1500–2600 mNN; die Art fehlt in den Seen Nordschwedens (Daten aus: MIRACLE 1978; SKALA 2015; ZUJIKOVA und BOCHKAREV 2009; GELLER 2022).

Zahl der Arten nimmt mit zunehmender Höhe über dem Meeresspiegel ab, von 16 Arten in 1300 mNN auf 4 bis 7 Arten in ≥ 2000 mHH in Seen des Triglav-Nationalparks in Slowenien (BRANCELJ 2021). Die Meta-Community der 212 untersuchten Bergseen der Pyrenäen, der Tatra und in den Alpen umfasste insgesamt 41 Taxa der Planktoncrustaceen. Der Copepode *Cyclops abyssorum* war die meistverbreitete Art (Abb. 57; CATALAN et al. 2004). Die Art fehlt jedoch in Nordschweden in den Untersuchungen der Abisko-Region und auch im Norrbotten (NAUWERCK 1994; NAUWERCK und LINDQVIST 2007).

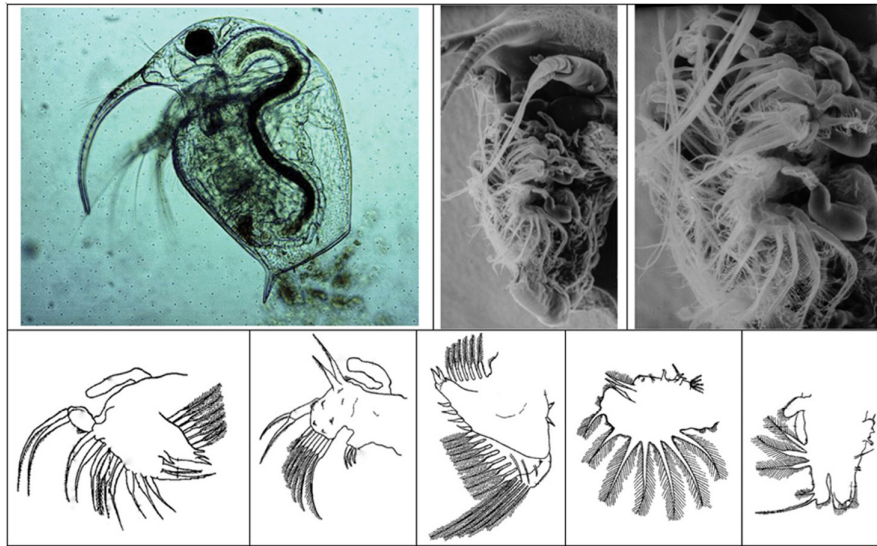
4.4.4 Mono- und Bifunktionalität der Mund- und Rumpfgliedmaßen und des Filterapparates

Bei den planktischen Crustaceen besteht der Filterapparat aus den Mund- und Rumpfextremitäten mit Borstenanhängen oder Setae mit einem fiederartigen

Besatz aus Setulae. Filtrierer (Tafel 6) wie *Sida*, *Diaphanosoma* und *Holopedium* haben gleichartige Beinpaare. Damit erscheint der Typ von *Diaphanosoma* als nicht spezialisierter Universalist, da der einfach strukturierte Filterapparat sowohl für Futterpartikel wie Bakterien $< 3 \mu\text{m}$, Nanoplankton bis $15 \mu\text{m}$ und auch für *Microcystis* nahezu gleich gut geeignet ist (NANDINI et al. 2021). *Daphnia* erscheint als reiner Filtrierer, jedoch mit einem Filterapparat aus verschiedenen gestalteten Beinpaaren. Die Anhänge der Filterbeine 3 und 4 sind großflächig mit Setae und Setulae besetzt. Die rechtwinklig dazu stehenden Anhänge des 2. Beinpaars fegen die vom Setula-Netzwerk gesammelten Nahrungspartikel in die ventrale Bauchrinne. Die Abfolge der Schritte von der Retention der Nahrungspartikel über das Absammeln von der Filterfläche und bis zum Transport über die Bauchrinne zur Mundöffnung wurde im Einzelnen von HARTMANN und KUNKEL (1991) analysiert. Dabei sind weitere Mechanismen einbezogen,



Tafel 6: Anordnung der Filterstrukturen bei Cladoceren mit 5 Beinpaaren: (a) *Sida crystallina* mit 5 morphologisch gleichartigen Filterbeinen; (b) *Daphnia pulicaria* mit morphologisch differenziertem Filterapparat: 1. bis 5. Beinpaar von *Daphnia*, Anhang des 2. Beins fegt Partikel von den Filterflächen der Beinpaare 3 und 4 (SEM-Aufnahmen: W. Geller, H. Müller; Grafik aus: CANNON 1932).



Tafel 7: *Bosmina* mit differenzierter Morphologie der 5 Beinpaare in zwei Abschnitte. Der vordere Bereich ergreift große Partikel, der hintere Bereich filtert Mikropartikel (Foto: Encyclopedia of Life Internet Archive; SEM-Aufnahmen: W. Geller, H. Müller; Grafik aus: GRAF 1930).

die auch die Gewinnung von Bakterien und kleinen Picoalgen ermöglichen. Bei *Bosmina* erscheint die Anordnung bifunktionell (Tafel 7). Der untere Abschnitt dient als Filter, die vorderen Beine können mit kräftigen Borsten größere Partikel ergreifen. Damit ist ein Wechsel zwischen zwei verschiedenen Modi des Nahrungserwerbs möglich. Mikropartikel werden bei hohen Konzentrationen aus der Suspension gefiltert, bei niedrigen Konzentrationen erfolgt ein Umschalten auf das Greifen von großer Beute (Abb. 58; DEMOTT und KERFOOT 1982; STRAILE und MÜLLER 2010). Auch bei *Chydorus sphaericus* ist die Anordnung funktionell zweiteilig (Tafel 8a). Im oberen Teil sind kräftige Greifer, die ein Algenfilament umfassen können. Die vom Biofilm der Fadenoberfläche abgestreift Bakterien werden im unteren Teil von dem extrem feinen Filter eingefangen. Die großen Raubcladoceren *Bythotrephes longimanus* und *Leptodora hyalina* gehören zum Makrozooplankton (2 mm bis 2 cm). Die Beinpaare sind morphologisch reduziert zu Krallen, die mit kräftigen Borsten besetzt sind (WEISMANN 1877). Die Größe des Fangkorbes begrenzt die Größe der Beute, und ein Filtrieren von Kleinstpartikeln ist nicht möglich. *Leptodora hyalina* ist eine ursprüngliche Cladocere mit 6 Beinpaaren. Funktionell ähnliche Anordnungen zeigen die evolutiv weiter abgeleiteten Raubcladoceren mit 4 Beinpaaren wie der litorale *Polyphemus* und der pelagische *Bythotrephes* (Tafel 8b).

Die Copepoden nutzen ein breites Spektrum von Nahrungspartikeln. Die Nauplien als kleinste

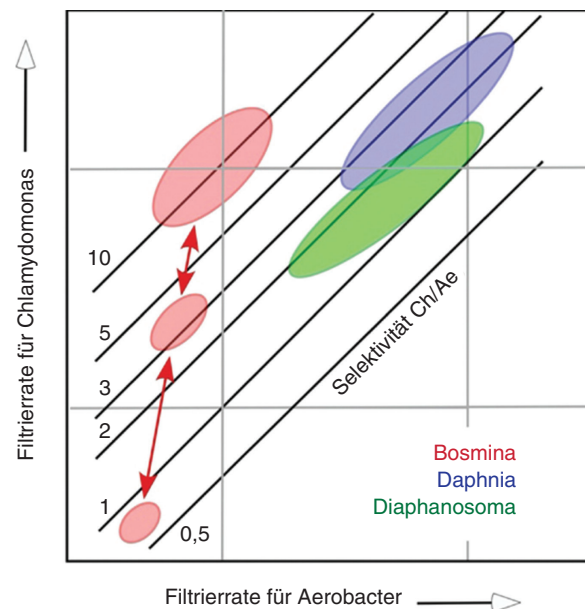
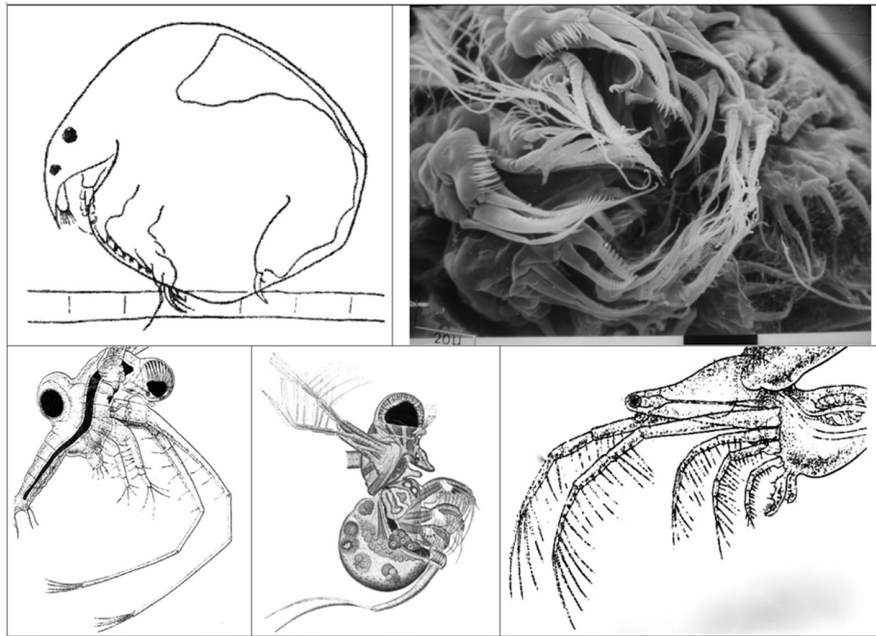
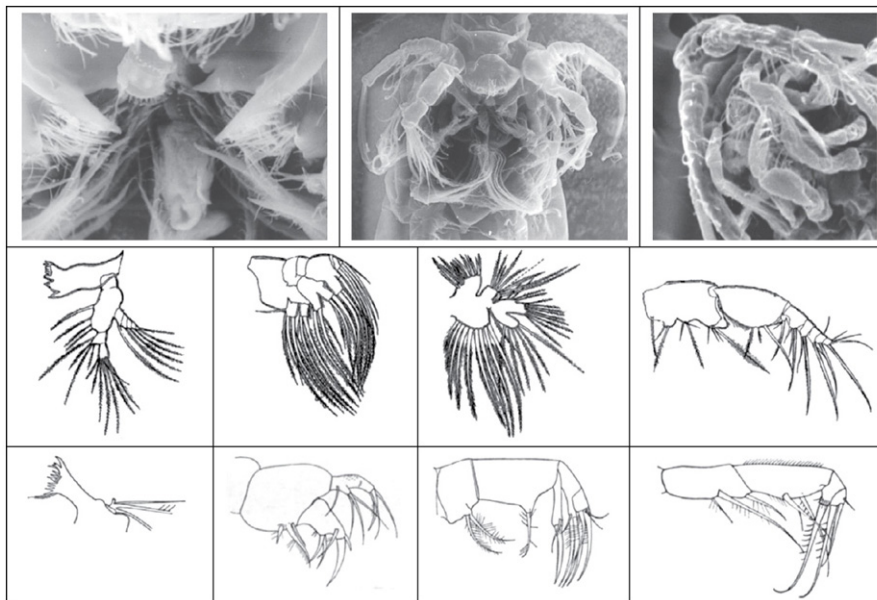


Abb. 58: Selektives Filtrieren von kleinen und großen Futterpartikeln bei Cladoceren: Aus dem Mischangebot von *Chlamydomonas* + *Aerobacter* filtrieren *Daphnia* und *Diaphanosoma* konstant *Chlamydomonas*-Zellen 1,5- bis 3-fach effektiver als *Aerobacter*. *Bosmina* kann den Filtriermodus selektiv anpassen von 2:1 mehr Bakterien bis zu 10:1 mehr Algenzellen (Daten aus: DEMOTT und KERFOOT 1982).

Entwicklungsstadien sind herbivor. Im Verlauf der Entwicklung über die Copepoditstadien zu den Adulten wird eine morphologische Differenzierung der unterschiedlichen Gruppen beobachtet (Tafel 9). Die Arten der Calaniden wie *Diaptomus* sind vorwiegend



Tafel 8: Oben: *Chydorus*: Anheftung an Algenfäden zum Abstreifen von Biofilm-Bakterien, Anordnung der Beine in zwei Abschnitten, vorne zum Anheften an Algenfilamente, hinten als Bakterien-Feinfilter (aus: WESENBERG-LUND 1939; SEM-Aufnahmen: W. Geller). Unten: Fangapparate der Raubcladoceren *Bythotrephes longimanus* und *Polyphemus* mit 4 Beinpaaren und *Leptodora hyalina* mit 6 Beinpaaren: Die Beinpaare sind zu borstenbesetzten Krallen umgebildet (aus: WEISMANN 1877; WESENBERG-LUND 1939).



Tafel 9: Oben: Anordnung der Mundgliedmaßen bei *Eudiaptomus gracilis* mit Algenzellen vor der Mundöffnung (SEM-Aufnahmen: W. Geller). Mundgliedmaßen filtrierender und karnivorer Copepoden, Mandibel, 1. und 2. Maxille, Maxilliped. Mitte: *Diaptomus* (aus: STORCH und PFISTERER 1925). Unten: *Cyclops fuscus* (aus: GURNEY 1931–33).

Filtrierer und verfügen über feine Filterborsten an den Maxillen. Der karnivore *Cyclops fuscus* hat stattdessen kurze, kräftige Hakenborsten. Die Zusammensetzung des Nahrungsspektrums ergibt sich für den Filtrierer *Diaptomus sicilis* aus der größenselektiven Aufnahme der filtrierte Futterpartikel (Abb. 59; VANDERPLOEG et al. 1984) und für den karnivoren *Cyclops fuscus* aus Analysen des Mageninhaltes (Abb. 60; FRYER 1957).

4.5 Größe der Konsumenten und das Spektrum der Futterpartikel

Die funktionellen Gilden des Zooplanktons können nach ihrer Ernährungsweise geordnet werden, in Filtrierer, die auf Feinstpartikel wie Bakterien und Pico-plankton ($0,2\text{--}2\text{ }\mu\text{m}$), auf Nanopartikel ($2\text{--}20\text{ }\mu\text{m}$) oder auf größere Beute spezialisiert sind. Das Größenspektrum der Futterpartikel der Gruppen der

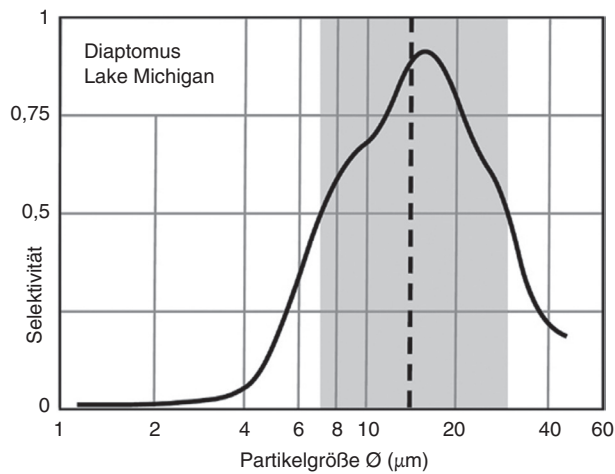


Abb. 59: Nahrungsspektrum des filtrierenden Copepoden *Diaptomus sicilis*, Größenspektrum der selektierten Nahrungspartikel, Optimum und 50%-Bereich der Häufigkeitsverteilung (vereinfacht nach: VANDERPLOEG et al. 1984).

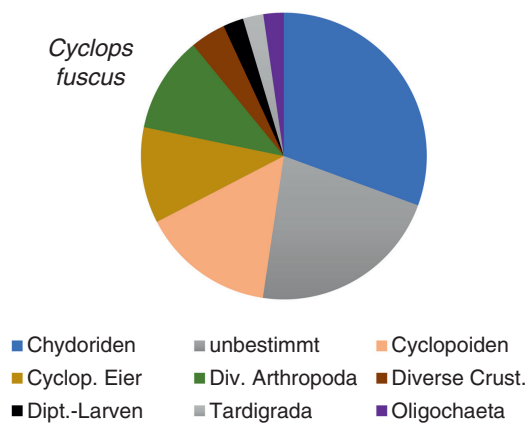


Abb. 60: Nahrungsspektrum des karnivoren Copepoden *Cyclops fuscus*, Zusammensetzung des Mageninhalts in % der Beuteorganismen (Daten aus: FRYER 1957).

heterotrophen Flagellaten, Ciliaten, Rotatorien und filtrierenden Cladoceren ist jeweils insgesamt nahezu deckungsgleich (Abb. 61). Filtrierer ernten Mikropartikel mit einem Filtrierapparat. Dazu müssen die Futterpartikel in hoher Konzentration vorliegen. Greifer leben von großen Beuteorganismen, die einzeln ergriffen werden. Die großen Beuteorganismen können in niedriger Konzentration vorhanden sein. Ebenso wie bei den Rotatorien sind auch unter den Crustaceen die Filtrierer von Feinpartikeln und Bakterien indikativ für eutrophe Verhältnisse, und raptorisches Greifer sind als Indikatoren für Oligotrophie zu bewerten. Nach JENSEN et al. (2013) fehlen Bakterien-Feinfiltrierer im Trophiespektrum von nährstoffarmen, tiefen Seen in Süd-Norwegen mit $< 2 \text{ g TP/L}$

und werden erst bei $> 6 \text{ µg TP/L}$ wesentlich. Ciliaten, die sich durch Filtration von Bakterien ($0,2\text{--}1 \text{ µm}$) ernähren, brauchen zum Erhalt ihrer Populationen hohe Futterkonzentrationen von mindestens $10^7\text{--}10^8 \text{ Zellen/mL}$ (FENCHEL 1980 a,b). Zur Erhaltung der Populationen brauchen die Rotatorien mit ihren Cilienfiltern ca. 10-mal höhere Grenzkonzentrationen von einzelligen Algen als die Daphnien mit ihrem muskelbetriebenen Filterapparat. Bei den Rotatorien (Abb. 46; STEMBERGER und GILBERT 1985; DUNCAN 1989) steigt die zum Erhalt der Populationen erforderliche Mindestkonzentration mit der Körpergröße der Konsumenten. Die Mikrofiltrierer erhielten ihre optimalen Futterzellgrößen (*Rhodomonas*, *Cryptomonas*), die raptorisches Greifer wie *Asplanchna* können auch von diesen kleinen Algenzellen leben, bevorzugen jedoch größere Beute. Dies erscheint gegenläufig zu der Größenabhängigkeit bei anderen Filtrierern wie Ciliaten und Daphnien.

Innerhalb der taxonomischen Gruppen ist die Spannweite der Größenverhältnisse sehr groß, da die unterschiedlichen funktionellen Typen in allen Gruppen nebeneinander vorhanden sind. Die linearen Größenrelationen für die Ciliaten sind in Abb. 39, für Rotatorien in Abb. 45, eine Übersicht der Gewichtsrelationen für alle Gruppen in Abb. 62 zusammengestellt. Die Räuber-Beute-Relationen der Gewichte als Körperkohlenstoff (C_R/C_B) reichen von ca. 20:1 bei den Dinoflagellaten bis 200 000:1 bei den Cladoceren, nach Umrechnung in lineare Relationen ca. 3:1 bis 60:1 der mittleren Körperlängen. Bei den Rotatorien ist die Spannweite der kugeläquivalenten Durchmesser (ESD) linear zwischen 1:15 und 1:500 (Abb. 45). Der Quervergleich über marine Zooplanktongruppen von HANSEN et al. (1994) zeigt die Verschiebung des Verhältnisses von den kleinen heterotrophen Protozoen bis zu den großen Metazoen des Zooplanktons (Abb. 63). Hier sind auch die planktischen Larven von marinen Mollusken einbezogen, die im Süßwasser nur durch die Larven von *Dreissena* vertreten sind.

4.6 Filterwiderstand und Energiebudget bei Filtrierern

Der Strömungswiderstand von Filtern der Ciliaten, Choanoflagellaten und der Cladoceren kann mit Modellrechnungen abgeschätzt werden. Zunächst sind die Größenordnung der Strukturelemente und die betrachteten Strömungsgeschwindigkeiten zu klären, und ob der Bereich der laminaren oder der turbulenten Strömung gilt. Kennzeichnend ist die

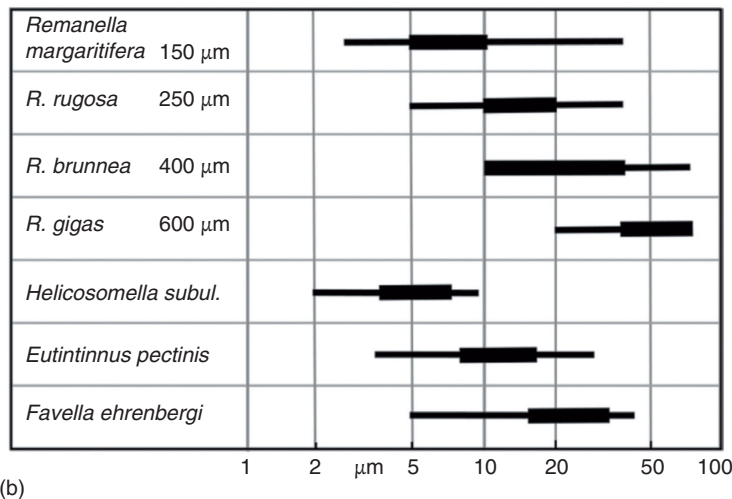
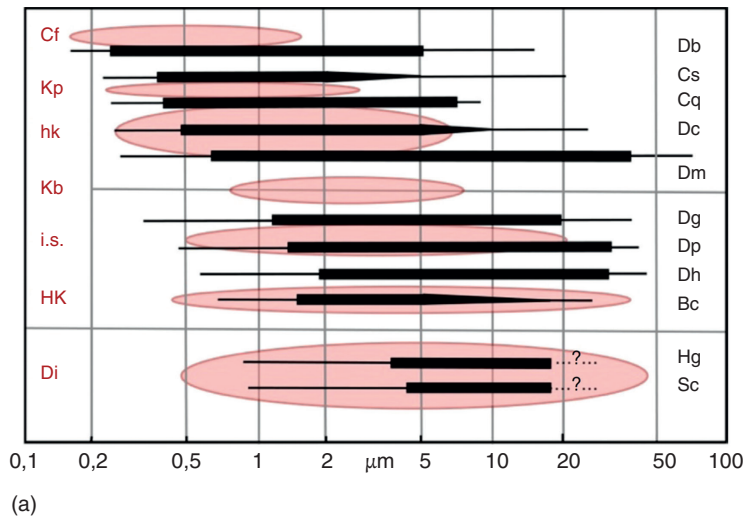


Abb. 61: Größenspektrum der Nahrungspartikel: (a) Von Cladoceren, heterotrophen Flagellaten und Ciliaten im Vergleich: Cladoceren, Untergrenzen nach Maschenweiten der Filter, Obergrenzen nach den Öffnungsbreiten von Mund und Carapaxspalte: *Diaphanosoma brachyurum* (Db), *Chydorus sphaericus* (Cs), *Ceriodaphnia quadrangula* (Cq), *Daphnia cucullata* (Dc), *D. magna* (Dm), *D. galeata* (Dg), *D. pulicaria* (Dp), *D. hyalina* (Dh), *Bosmina coregoni* (Bc), *Holopedium gibberum* (Hg), *Sida crystallina* (Sc) (nach: GELLER und MÜLLER 1981). Heterotrophe Flagellaten (rot hinterlegt): Choanoflagellata (Cf), Kinetoplastida (Kp), kleine Heterokonta (kh), Kathablepharida (Kb), Protozoen incertae sedis (i.s.), große Heterokonta (HK), Dinoflagellata (Di) (Daten aus: ARNDT et al. 2000). (b) Von Ciliaten: Länge (L) in µm, Obergrenzen nach den Größen des Buccalfeldes mit 20–25 % der Körperlänge (Daten aus: FENCHEL 1968, 1987).

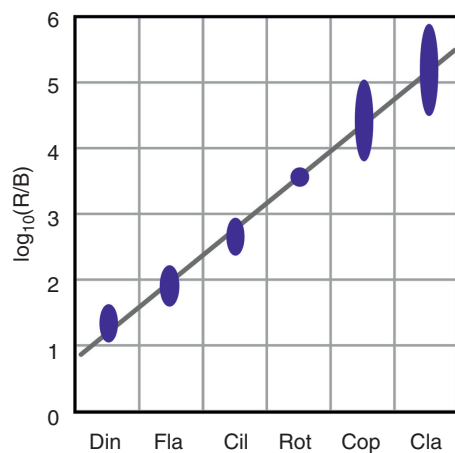


Abb. 62: Gewichtsverhältnisse der Räuber (R) zu den Beuteorganismen (B) als Körper-Kohlenstoff bei den Zooplanktongruppen (R/B Mittel ± Quartile): Dinoflagellaten, andere heterotrophe Flagellaten, Ciliaten, Rotatorien, Copepoden und Cladoceren (Daten von verschiedenen Autoren, aus: STRAILE 1997, vereinfacht und ergänzt).

Reynolds-Zahl (Re), die das Verhältnis der Trägheitskräfte zu den Viskositätskräften angibt, zu berechnen aus: $Re = \text{Trägheitskräfte} / \text{Viskositätskräfte} = (U \times d) / \text{dynamische Viskosität}$. Für den mit den Thorakalbeinen erzeugten Wasserstrom bei Daphnien hat die Reynolds-Zahl Werte von $Re = 10^{-2}$ bis 5×10^{-4} für die Setae und Setulae der Filterkämme. Die Strömung liegt im laminaren Bereich (*Stokes' domain*), in der der Filterwiderstand von den Viskositätskräften bestimmt wird. Dies gilt ebenso für die mit Cilien und Geißeln betriebenen Filterströme (FENCHEL 1980 a,b). Die Berechnung des Filterwiderstands erfolgt dann aus der vereinfachten Formel in Kasten 7. Im Detail muss diese Formel modifiziert und ergänzt werden, um Zusatzeffekte wie den mit der Schlagfrequenz der Filterbeine oszillierenden Wasserstrom, die Winkelstellung der Filterelemente und den Interferenzeffekt der in Reihe nebeneinanderstehenden Gitterstäbe

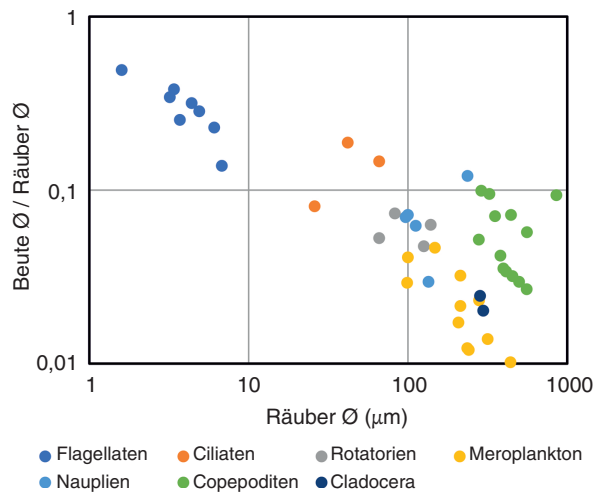


Abb. 63: Größenverhältnis zwischen Beute und Räuber bei Protisten und Metazoenplankton. Größen als kugeläquivalente Durchmesser (ESD) für Optimalgrößen der Nahrungspartikel. Meroplankton: planktische Larven von marinen Mollusken (Daten nach verschiedenen Autoren aus: HANSEN et al. 1994; weitere Daten zu Flagellaten von: BOENIGK und ARNDT 2000).

zu berücksichtigen (GELLER und KNISELY 1988; FRYER 1991).

Kasten 7: Filterwiderstand (F) in laminarer Strömung „Slender Body Model“ (Cox 1970; BATCHELOR 1970).

$$F = (4\pi \mu U L N) / \ln(L/d)$$

μ – dynamische Viskosität des Wassers;

U – Strömungsgeschwindigkeit = Filtrierrate/Filterfläche;

L – Länge der Filterelemente (Setae, Setulae);

N – Zahl der Filterelemente;

d – Durchmesser der Filterelemente

Der Filterwiderstand des Filters von *Daphnia pulicaria* entspricht 1–1,5 mm Wassersäule bei Strömungsgeschwindigkeiten von 1–2,5 mm/s. Der Filterwiderstand und damit der zum Filtrieren erforderliche Energieaufwand steigt linear mit der Zahl der Setulae, z. B. auf den doppelten Wert bei Verkleinerung der Maschenweite von 4 auf 2 µm. Ebenso steigt der Filterwiderstand mit der Viskosität des Wassers bei Abkühlung von 20 auf 10 °C um 30 % und ist bei 1 °C doppelt so hoch wie bei 25 °C. Dieser energetische Unterschied könnte erklären,

warum Bakterien-Feinfiltrierer weitgehend auf die warme Jahreszeit beschränkt sind (VANDERPLOEG 1994). Der Anteil der Filtrierarbeit an der Respirationsrate beträgt 9–20 % für große und für kleine Daphnien (GELLER und KNISELY 1988) und steigt mit abnehmender Futterkonzentration (PHILIPPOVA und POSTNOV 1988). Der Filterwiderstand in dem mit Cilien erzeugten Wasserstrom bei Protozoen und Rotatorien ist wesentlich kleiner, Beispiel *Cyclidium*: 0,3 mm H₂O, und der Energieaufwand für den Betrieb des Cilienfilters im täglichen Energiebudget wird auf < 1 % geschätzt (FENCHEL 1980 a,b). Wesentlich ist die sehr hohe Durchlässigkeit der Filterstrukturen von Cladoceren; so entspricht der Anteil der offenen Fläche an der Gesamtfläche im Filterkamm von *Daphnia pulicaria* einer Porosität von 77 %. Im Vergleich dazu ist der Anteil der offenen Fläche eines technischen Mikrosiebes von 40 µm Maschenweite nur 23 % (GELLER und MAIER 1978), ähnlich wie in Planktonnetzgeweben. Die Summe der offenen Porenflächen von Membran- oder Nuclepore-Filtern ist wesentlich geringer, ca. 6–10 % für Polykarbonat-Nuclepore-Filter mit Poren von 0,2–2 µm (SIOUTAS 1999).

4.7 Zoosoziologische Gemeinschaften als Arten-Cluster

Begrenzende Faktoren der Gemeinschaften sind neben der Temperatur die Art und Menge des Nahrungsangebots, die indirekte Wirkung von Konkurrenten und die direkte Begrenzung durch karnivore Räuber. Durch die mehrfachen Beziehungen (*tritrophic interactions*) zwischen möglichen Ursachen und Wirkungen sind einfache Post-hoc-Interpretationen problematisch (ABDALA-ROBERTS et al. 2019). Aus der Art und Größe der Nahrungspartikel und der Morphologie der Filterapparate und der Mundgliedmaßen lassen sich für die Zooplanktongruppen, Zooflagellaten, Ciliaten, Rotatorien, Cladoceren und Copepoden ähnliche funktionelle Typen ableiten. Diese finden ihr Abbild in den zoo-soziologischen Gesellschaften der Arten, die im Gewässer gemeinsam vorkommen, 1.) als Konkurrenten in Gilden oder 2.) in typischen Räuber-Beute-Beziehungen.

4.7.1 Ciliaten und Rotatorien

Für die Rotatoriengemeinschaft im Bodensee unterschied PAULI (1990) fünf Cluster im Jahresverlauf

1987 (Abb. 48). GAEDKE und WICKHAM (2004) identifizierten für die Ciliatengemeinschaften des Bodensees neun Cluster im Verlauf 1987 bis 1998, mit dem jahreszeitlichen Auftreten der Daphnien als wichtigstem Steuerungsfaktor. Ein vergleichbarer Einfluss der Cladoceren als dominante Konkurrenten für die Rotatoriengemeinschaft zeigte sich am Verhältnis zwischen den mikrofiltrierenden und den raptorischen Rotatorien (OBERTEGGER et al. 2011; OBERTEGGER und MANCA 2011; Abb. 43; ARCIFA et al. 2020). Im großräumigen Vergleich von 100 Stauseen der Iberischen Halbinsel ließen sich für die Typen der Gewässer keine konsistent zugehörigen Gemeinschaften der Rotatorien finden. Vielmehr wechselte die Gemeinschaftszusammensetzung mit Steuerungsfaktoren wie der Trophie, der Höhenlage, der geografischen Breite, dem Mineralisierungsgrad und der Acidität und Salinität des Wassers (DE MANUEL und ARMENGOL 1993). Entsprechend ausgerichtete Enclosure-Experimente erbrachten sehr unterschiedliche Ergebnisse zur Wirkung von Daphnien auf verschiedene Rotatorienarten. Als der klarste Einflussfaktor erschien die Auswirkung von Fischsterben, nach denen Daphnien dominant wurden (SARNELLE 1997). Ähnlich Ergebnisse ergaben sich aus dem Vergleich der Entwicklung in Enclosures mit und ohne Fischbesatz. In den Experimenten ohne Fische wurden die Rotatorien durch die dominierenden Daphnien unterdrückt (CHRISTOFFERSEN et al. 1993).

4.7.2 Crustaceen

Die Meta-Gemeinschaften der Planktoncrustaceen von 53 borealen Seen in Nordwest-Kanada, bestehend aus 22 Cladoceren und 17 Copepoden, wurden in fünf Cluster gruppiert, jeweils dominiert von 1.) *Daphnia pulex*, 2.) *Holopedium gibberum*, 3.) *Bosmina longirostris*, 4.) Cyclopoidenarten und 5.) *Leptodiptomus minutus* (ANAS et al. 2015). Cluster (1) ist gutgepufferten Flachseen zugeordnet, (2) den versauerungssensitiven Seen, (3, 4) den kleinen, tiefen, nährstoffarmen Seen und (5) kleinen, nährstoffarmen Weichwasserseen. In den fischfreien Seen lässt sich der Einfluss der invertierten Prädatoren erkennen. Bei hoher Dichte von *Chaoborus americanus* werden die kleinen Cladoceren stärker reduziert, während die große *Daphnia pulex* für *Chaoborus* als Beute zu groß ist und in den nährstoffreicheren Seen schnell ihre Adultgröße erreichen kann.

4.7.3 Jahreszeitliche Sukzession der Zooplanktongruppen

Die Zusammensetzung der Planktongemeinschaft über die Frühjahrsentwicklung im Bodensee wurde über einen Monat vom 5. April bis 5. Mai 1988 detailliert verfolgt (WEISSE et al. 1990). Die mittleren Biomassen der Gruppen des Phyto- und Protozoenplanktons und der Bakterien sind in Abb. 64 gegenübergestellt. Hauptkomponenten sind das Phytoplankton ($5,7 \text{ g C/m}^2$) und die Bakterien ($1,2 \text{ g C/m}^2$), die Ciliaten erreichen 10 % und heterotrophe Flagellaten bleiben $< 1 \%$ der Phytoplanktonbiomasse. Im Verlauf der Frühjahrsentwicklung (Abb. 65) wird das Maximum des Phytoplanktons am 20. April erreicht. Die Protozoengruppen der heterotrophen Nanoflagellaten (HNF) und der Ciliaten folgen mit wenigen Tagen Zeitverzögerung. Mit dem Rückgang des Phytoplanktons nehmen Bakterien und Ciliaten stark zu. Die Bakterienbiomasse ist etwa viermal so groß wie die Biomasse der Protozoen (Abb. 65a). Nach den geschätzten Clearance-Raten der Filtrierer über den gleichen Zeitabschnitt (Abb. 65b; TIROK und GAEDKE 2006) wird das Wasservolumen 0–20 m in 2–3 Tagen vollständig filtriert. Im anschließenden Klarwasserstadium (1988 ab 18. Mai) erreichen die Daphnien ihr Maximum mit einer Zeitversetzung von 1 Monat nach dem Phytoplankton. Die jahreszeitliche Sukzession im Bielersee (Abb. 66) vergleicht die Biomassenentwicklung des Phytoplanktons mit dem Metazoenplankton, das sich langsamer entwickelt als die Protozoen. Die Rotatorien folgen der Phytoplanktonentwicklung mit 1 Woche Verzögerung, die Crustaceen erscheinen 1 Monat später und verdrängen die Rotatorien.

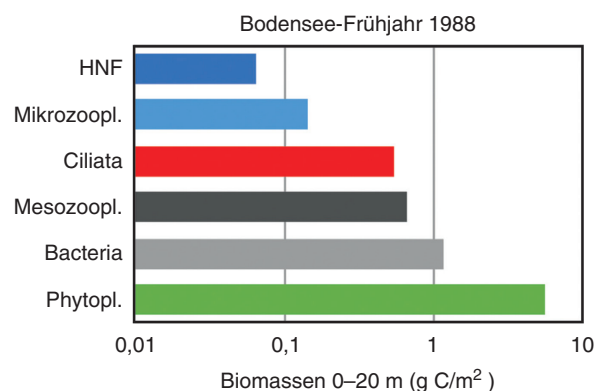


Abb. 64: Mittlere Zusammensetzung der Planktongemeinschaft im Frühjahr (05.04.–05.05.1988, Daten aus: WEISSE et al. 1990).

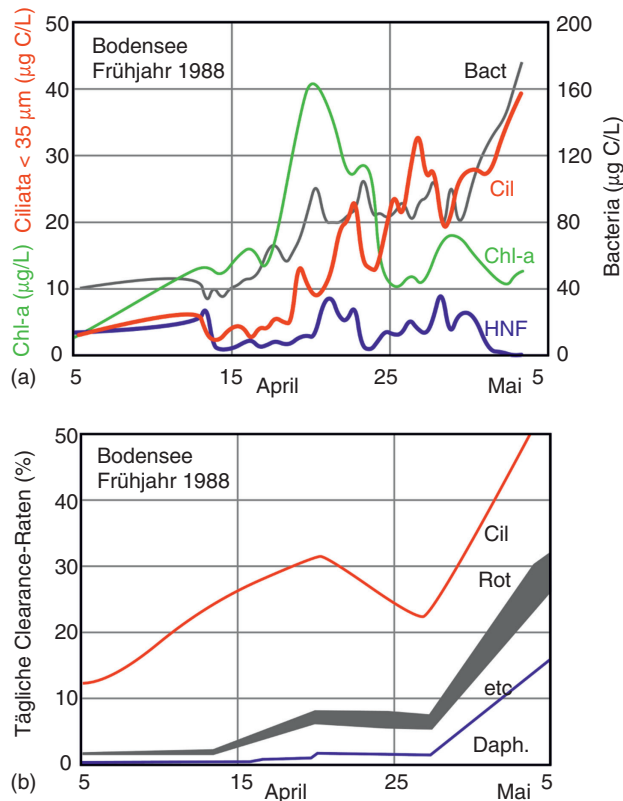


Abb. 65: (a) Entwicklung der Planktongruppen im Bodensee 1988 nach Einsetzen der thermischen Schichtung im Frühjahr (kombiniert nach: WEISSE et al. 1990). (b) Geschätzte Clearance-Raten der Filtrierer-Gemeinschaft über den gleichen Zeitabschnitt (Daten zeitlich angepasst aus: TIROK und GAEDKE 2006).

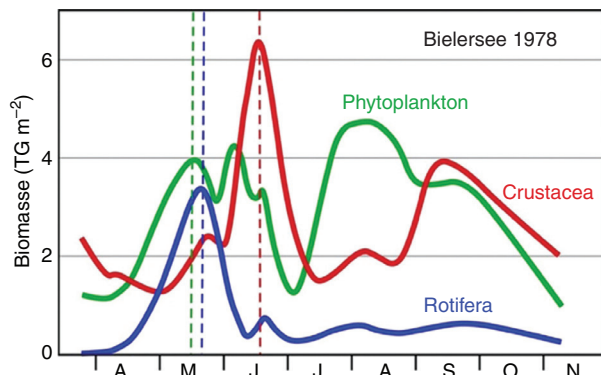


Abb. 66: Sukzession von Phytoplankton, Crustaceen und Rotatorien im Bielersee. Die vertikalen, gestrichelten Linien zeigen die Zeitversetzung der Populationsentwicklung von Rotatorien und Crustaceen gegenüber dem Phytoplankton (Daten von verschiedenen Autoren, aus: TSCHUMI et al. 1982, vereinfacht und ergänzt).

5 Zusammenfassung

Die Plankton-Gemeinschaften 1. Ordnung sind geprägt durch indirekte Interaktionen in Gilden von Arten mit gleichartiger Lebensweise, die um Ressourcen konkurrieren und ein breites Spektrum von kontrastierenden ökologischen Nischen gebildet haben. Für die Gruppe der Protisten wird die traditionelle Aufteilung in Phytoplanktongruppen und heterotrophe Protozoen gegenübergestellt der polyphyletischen Gruppierung der Phytoplankter, die sehr unterschiedlichen taxonomischen Einheiten angehören, in denen auto- und heterotrophe Formen oft taxonomisch nahe verwandt sind. Besondere Aufmerksamkeit wird gerichtet auf die verschiedenen Formen der Mixotrophie unter den Protistengruppen, die als Phytoplankter mixo-phagotroph, als Protozoen mixo-autotroph auftreten und in nährstoffarmen und insbesondere in Braunwasserseen dominant werden können. Die taxonomischen Gruppen des Zooplanktons, Flagellaten, Ciliaten, Rotatorien, Cladoceren und Copepoden, und deren unterschiedliche ökologische Nischen werden verglichen. Die Ergebnisse aus Tieflandseen, montanen Seen unterhalb und Gebirgsseen oberhalb der Waldgrenze in verschiedenen Regionen und Klimazonen werden gegenübergestellt. Die funktionellen Gruppen als Bakterivore, Herbivore, Karnivore, Omnivore einerseits, Filtrierer und raptorische Greifer andererseits, ihre Ressourcenansprüche und die Beziehungen zur Trophie der Gewässer werden an Beispielen beschrieben. Für die Filtrierer wird die Mono- und Bifunktionalität der verschiedenen Filterapparate dargestellt an der Morphologie, der Energetik, der Art der Futterpartikel, deren optimalen Größen und den Grenzkonzentrationen zum Erhalt der Populationen. Die saisonalen oder im Verlauf von Eutrophierung oder Re-Oligotrophierung kurz- und langfristig auftretenden Sukzessionen werden anhand von typischen Phyto- und Zooplankton-Assoziationen und von Arten-Clustern gezeigt und die Ursachenbeziehungen diskutiert.

Literatur

ABDALA-ROBERTS, L., PUENTES, A., FINKE, D.L., MARQUIS, R.J., MONTERRAT, M., POELMAN, E.H., RASMAN, S., SENTIS, A., VAN DAM, N.M., WIMP, G., MOONEY, K., BJÖRKMAN, C. (2019): Tri-trophic interactions: Bridging species, communities and ecosystems. *Ecology Letters* 22 (12): 2151–2167.

- ADL, S.M. et al. (2005): The new higher-level classification of eukaryotes with emphasis on the taxonomy of protists. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 52 (5): 399–451.
- ADL, S.M. et al. (2019): Revisions to the classification, nomenclature, and diversity of eukaryotes. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 66: 4–119.
- ADL, S.M., SIMPSON, A.G., LANE, C.E., LUKEŠ, J., BASS, D., BOWSER, S.S., BROWN, M.W., BURKI, F., DUNTHORN, M., HAMPL, V., HEISS, A., HOPPENRATH, M., LARA, E., LE GALL, L., LYNN, D.H., MCMAHUS, H., MITCHELL, E.A.D., MOZLEY-STANRIDGE, S.E., PARFREY, L.W., PAWLOWSKI, J., RUECKERT, S., SHADWICK, L., SCHOCH, C.L., SMIRNOV, A., SPIEGEL, F.W. (2012): The revised classification of eukaryotes. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 59 (5): 429–514.
- ADOLF, J.E., STOECKER, D.K., HARDING, JR., L.W. (2006): The balance of autotrophy and heterotrophy during mixotrophic growth of *Karlodinium micrum* (Dinophyceae). *Journal of Plankton Research* 28 (8): 737–751.
- ANAS, M.M., SCOTT, K.A., WISSEL, B. (2015): Environmental filtering of crustacean zooplankton communities in fishless boreal lakes: Expectations and exceptions. *Journal of Plankton Research* 37 (1): 75–89.
- ANDERSEN, J.H., AROVIITA, J., CARSTENSEN, J., FRIBERG, N., JOHNSON, R.K., KAUPPILA, P., LINDEGARTH, M., MURRAY, C., NORLING, K. (2016): Approaches for integrated assessment of ecological and eutrophication status of surface waters in Nordic Countries. *Ambio* 45 (6): 681–691.
- ANDERSON, T.R. (2005): Plankton functional type modelling: Running before we can walk? *Journal of Plankton Research* 27 (11): 1073–1081.
- ARCIFA, M.S., DE SOUZA, B.B., DE MORAIS-JUNIOR, C.S., BRUNO, C.G.C. (2020): Functional groups of rotifers and an exotic species in a tropical shallow lake. *Scientific Reports* 10: 14698.
- ARNDT, H. (1993): Rotifers as predators on components of the microbial web (bacteria, heterotrophic flagellates, ciliates) – a review. *Hydrobiologia* 255 (256): 231–246.
- ARNDT, H., DIETRICH, D., AUER, B., CLEVEN, E.J., GRAFENHAN, T., WEITERE, M., MYLNIKOV, A.P. (2000): Functional diversity of heterotrophic flagellates in aquatic ecosystems. In: *The Flagellates*. (eds. B. C. LEADBEATER, J. C. GREEN), 240–268. London: Taylor & Francis; Chpt. 12.
- AUER, B., ELZER, U., ARNDT, H. (2004): Comparison of pelagic food webs in lakes along a trophic gradient and with seasonal aspects: Influence of resource and predation. *Journal of Plankton Research* 26 (6): 697–709.
- BARBIERO, R.P., WARREN, G.J. (2011): Rotifer communities in the Laurentian Great Lakes, 1983–2006 and factors affecting their composition. *Journal of Great Lakes Research* 37 (3): 528–540.
- BARK, A.W. (1981): The temporal and spatial distribution of planktonic and benthic protozoan communities in a small productive lake. *Hydrobiologia* 85 (3): 239–255.
- BARINOVA, S., FAHIMA, T. (2017): The development of the a World Database of Freshwater Algae-Indicators. *Journal of Environment and Ecology* 8 (1): 1–7.
- BATCHELOR, G.K. (1970): Slender-body theory for particles of arbitrary cross-section in Stokes flow. *Journal of Fluid Mechanics* 44 (3): 419–440.
- BAUMERT, H.Z., BENNDORF, J., BIGALKE, K., GOLDMANN, D., NÖHREN, I., PETZOLDT, T., POST, J., ROLINSKI, S. (2005): Das hydrophysikalisch-ökologische Talsperren- und Seenmodell SALMO-HR. Modelldokumentation und Leitfaden für den Anwender. Dresden, 66.
- BEAVER, J.R., CRISMAN, T.L. (1982): The trophic response of ciliated protozoans in freshwater lakes. *Limnology and Oceanography* 27 (2): 246–253.
- BENNDORF, J., RECKNAGEL, F. (1982): Problems of application of the ecological model SALMO to lakes and reservoirs having various trophic states. *Ecological Modelling* 17 (2): 129–145.
- BERGER, H., FOISSNER, W. (2003): Illustrated guide and ecological notes to ciliate indicator species (Protozoa, Ciliophora) in running waters, lakes, and sewage plants. In: *Handbuch Angewandte Limnologie: Grundlagen – Gewässerbelastung – Restaurierung – Aquatische Ökotoxikologie – Bewertung – Gewässerschutz* (Hrsg. M. HUPFER, H. FISCHER), 1–160. Weinheim: Wiley-VCH. DOI: 10.1002/9783527678488.hbal2003005.
- BERZINS, B. (1949): Zur Limnologie der Seen Südostlettlands. *Schweizerische Zeitschrift für Hydrologie* 11: 583–607.
- BEULKER, C., LESSMANN, D., NIXDORF, B. (2003): Aspects of phytoplankton succession and spatial distribution in an acidic mining lake (Plessa 117, Germany). *Acta Oecologica* 4: 25–31.
- BEUTLER, M., WILTSHIRE, K.H., MEYER, B., MOLDAENKE, C., LÜRING, C., MEYERHÖFER, M., DAU, H. (2002): A fluorometric method for the differentiation of algal populations in vivo and in situ. *Photosynthesis Research* 72 (1): 39–53.
- BLONDEL, J. (2003): Guilds or functional groups: Does it matter? *Oikos* 100: 223–231.
- BOENIGK, J., ARNDT, H. (2000): Particle handling during interception feeding by four species of heterotrophic nanoflagellates. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 47 (4): 350–358.
- BOIT, A., GAEDKE, U. (2014): Benchmarking successional progress in a quantitative food web. *PLOS One* 9 (2): e90404.
- BRANCELJ, A. (2021): Shifts in zooplankton communities in high-mountain lakes induced by singular events (fish stocking, earthquakes): Evidence from a 20-year survey in Slovenia (Central Europe). *Aquatic Ecology* 55: 1253–1271.
- BRUGGEMAN, J. (2011): A phylogenetic approach to the estimation of phytoplankton traits. *Journal of Phycology* 47 (1): 52–65.
- BÜRGI, H.-R. (2011): 50 Jahre Planktonentwicklung im Vierwaldstättersee von 1960 bis 2010. Schlussbericht 2011 – Aufsichtskommission Vierwaldstättersee (AKV). Stans, 118.
- BÜRGI, H.R., LEHN, H. (1979): Die langjährige Entwicklung des Phytoplanktons im Bodensee (1965–1975). *Berichte der Internationalen Gewässerschutzkommission für den Bodensee* 23: 1–85.
- BURNS, C.W. (1968): The relationship between body size of filter-feeding Cladocera and the maximum size of particle ingested. *Limnology and Oceanography* 13 (4): 675–678.
- BUTTON, D.K. (1985): Kinetics of nutrient-limited transport and microbial growth. *Microbiological Reviews* 49 (3): 270–297.
- CALLIERI, C., CARAVATI, E., MORABITO, G., OGGIONI, A. (2006a): The unicellular freshwater cyanobacterium *Synechococcus* and mixotrophic flagellates: Evidence for a functional association in an oligotrophic, subalpine lake. *Freshwater Biology* 51 (2): 263–273.
- CALLIERI, C., CORNO, G., BERTONI, R. (2006b): Bacterial grazing by mixotrophic flagellates and *Daphnia longispina*: A comparison in a fishless alpine lake. *Aquatic Microbial Ecology* 42 (2): 127–137.
- CANNON, H.G. (1932): On the feeding mechanism of the Branchiopoda VIII. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 222: 267–339.

- CAPO, E., DEBROAS, D., ARNAUD, F., PERGA, M.E., CHARDON, C., DOMAIZON, I. (2017): Tracking a century of changes in microbial eukaryotic diversity in lakes driven by nutrient enrichment and climate warming. *Environmental Microbiology* 19 (7): 2873–2892.
- CARLSON, R.E. (1977): A trophic state index for lakes. *Limnology and Oceanography* 22 (2): 361–369.
- CARLUCCI, A.F., BOWES, P.M. (1970): Vitamin production and utilization by phytoplankton in mixed culture. *Journal of Phycology* 6 (4): 393–400.
- CARONI, R., IRVINE, K. (2010): The potential of zooplankton communities for ecological assessment of lakes: Redundant concept or political oversight? *Biology & Environment Proceedings of the Royal Irish Academy* 110B (1): 35–53.
- CATALAN, J., BARBIERI, G., BARTUMEUS, F., BOTEV, I., BRANCELJ, A., COGALNICEANU, D., GARCIA, J., MANCA, M., MARCHETTO, A., OGNJANOVA-RUMENOVA, N., RIERADECALL, M., SORVARI, S., STEFKOVA, E., STUCHLIK, E., VENTURA, M., BITUSEK, P. (2004): Species distribution and environment variability in European alpine lakes: Clines, mosaics and ecological thresholds. Report describing systematic classification of ecological thresholds for Alpine shallow lakes. Project Euro-limpac, Deliverable No. 45, 34.
- CAVARI, B., GROSSOWICZ, N. (1977): Seasonal distribution of vitamin B12 in Lake Kinneret. *Applied and Environmental Microbiology* 34 (2): 120–124.
- CHANG, D.W., HOBSON, P., BURCH, M., LIN, T.F. (2012): Measurement of cyanobacteria using in-vivo fluoroscopy – Effect of cyanobacterial species, pigments, and colonies. *Water Research* 46 (16): 5037–5048.
- CHORUS, I., SPIJKERMAN, E. (2021): What Colin Reynolds could tell us about nutrient limitation, N:P ratios and eutrophication control. *Hydrobiologia* 848 (1): 95–111.
- CHRISTOFFERSEN, K., RIEMANN, B., KLYSNER, A., SØNDERGAARD, M. (1993): Potential role of fish predation and natural populations of zooplankton in structuring a plankton community in eutrophic lake water. *Limnology and Oceanography* 38 (3): 561–573.
- CLEVEN, E.J., WEISSE, T. (2001): Seasonal succession and taxon-specific bacterial grazing rates of heterotrophic nanoflagellates in Lake Constance. *Aquatic Microbial Ecology* 23 (2): 147–161.
- COLE, J.J. (1982): Interactions between bacteria and algae in aquatic ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13 (1): 291–314.
- COX, R.G. (1970): The motion of long slender bodies in a viscous fluid, Part 1. General theory. *Journal of Fluid Mechanics* 44 (4): 791–810.
- CROFT, M.T., WARREN, M.J., SMITH, A.G. (2006): Algae need their vitamins. *Eukaryotic Cell* 5 (8): 1175–1183.
- DALEY, R.J., HOBIE, J.E. (1975): Direct counts of aquatic bacteria by a modified epifluorescence technique 1. *Limnology and Oceanography* 20 (5): 875–882.
- DE MANUEL, J., ARMENGOL, J. (1993): Rotifer assemblages: A contribution to the typology of Spanish reservoirs. *Hydrobiologia* 255 (1): 421–428.
- DEBROAS, D., DOMAIZON, I., HUMBERT, J.F., JARDILLIER, L., LEPÈRE, C., OUDART, A., TAÏB, N. (2017): Overview of freshwater microbial eukaryotes diversity: A first analysis of publicly available metabarcoding data. *FEMS Microbiology Ecology* 93 (4), fix023.
- DEMOTT, W.R., KERFOOT, W.C. (1982): Competition among cladocerans: Nature of the interaction between *Bosmina* and *Daphnia*. *Ecology* 63 (6): 1949–1966.
- DIAZ, M., PEDROZO, F., REYNOLDS, C., TEMPORETTI, P. (2007): Chemical composition and the nitrogen-regulated trophic state of Patagonian lakes. *Limnologia* 37 (1): 17–27.
- DOLAN, J. (1992): Mixotrophy in ciliates: A review of *Chlorella* symbiosis and chloroplast retention. *Marine Microbial Food Webs* 6 (2): 115–132.
- DONDERSKI, W. (1991): Production of B-vitamins by heterotrophic planktonic bacteria isolated from pelagic zone of the Lake Jeziorak. *Journal of Islamic Academy of Sciences* 4: 54–57.
- DONDERSKI, W., NOWACKA, B. (1992): Production of B-vitamins by planktonic bacteria isolated from the mesotrophic Lake Jasne. *Journal of Islamic Academy of Sciences* 5: 32–38.
- DÖRNHÖFER, K., OPPELT, N. (2016): Remote sensing for lake research and monitoring – Recent advances. *Ecological Indicators* 64: 105–122.
- DRAKARE, S., BLUMQVIST, P., BERGSTRÖM, A.K., JANSSON, M. (2002): Primary production and phytoplankton composition in relation to DOC input and bacterioplankton production in humic Lake Ötrasket. *Freshwater Biology* 47 (1): 41–52.
- DUNCAN, A. (1989): Food limitation and body size in the life cycles of planktonic rotifers and cladocerans. *Hydrobiologia* 186 (187): 11–28.
- EDMONDSON, W.T. (1972): The present condition of Lake Washington. *Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie: Verhandlungen* 18 (1): 284–291.
- EILER, A. (2006): Evidence for the ubiquity of mixotrophic bacteria in the upper ocean: Implications and consequences. *Applied and Environmental Microbiology* 72 (12): 7431–7437.
- EJSMONT-KARABIN, J. (1998): Empirical equations for biomass calculation of planktonic rotifers. *Polskie Archiwum Hydrobiologii/Polish Archives of Hydrobiology* 45 (4): 513–522.
- EJSMONT-KARABIN, J. (2012): The usefulness of zooplankton as lake ecosystem indicators: Rotifer trophic state index. *Polish Journal of Ecology* 60 (2): 339–350.
- ELLIOTT, J.A. (1977): Seasonal changes in the abundance and distribution of planktonic rotifers in Grasmere (English Lake District). *Freshwater Biology* 7: 147–166.
- ESTEBAN, G.F., FENCHEL, T., FINLAY, B.J. (2010): Mixotrophy in ciliates. *Protist* 161 (5): 621–641.
- FAWLEY, M.W., FAWLEY, K.P., BUCHHEIM, M.A. (2004): Molecular diversity among communities of freshwater microchlorophytes. *Microbial Ecology* 48 (4): 489–499.
- FENCHEL, T. (1968): The ecology of marine macrobenthos II. The food of marine benthic ciliates. *Ophelia* 5: 73–121.
- FENCHEL, T. (1980a): Suspension feeding in ciliated protozoa: Feeding rates and their ecological significance. *Microbial Ecology* 6: 13–25.
- FENCHEL, T. (1980b): Relation between particle size selection and clearance in suspension-feeding ciliates. *Limnology and Oceanography* 25 (4): 733–738.
- FENCHEL, T. (1986): The ecology of heterotrophic flagellates. In: *Advances in Microbial Ecology*, Vol. 9 (ed. K. C. MARSHALL), 57–97. New York: Plenum Press.
- FENCHEL, T. (1987): *The Biology of Free-Living Phagotrophic Protozoists*. Berlin, Heidelberg, New York: Springer, 197.
- FERREIRA, T.C.S., ARCIFA, M.S., DOMINGOS, A.R. (2018): Is competition an interaction as relevant as predation for tropical planktonic cladocerans? *Acta Limnologica Brasiliensia* 30: e1.

- FILKER, S., SOMMARUGA, R., VILA, I., STOECK, T. (2016): Microbial eukaryote plankton communities of high-mountain lakes from three continents exhibit strong biogeographic patterns. *Molecular Ecology* 25 (10): 2286–2301.
- FINLAY, B.J., ESTEBAN, G.F. (1998): Freshwater protozoa: Biodiversity and ecological function. *Biodiversity & Conservation* 7 (9): 1163–1186.
- FITCH, W. M. (1970): Distinguishing homologous from analogous proteins. *Systematic zoology* 19(2): 99–113.
- FLYNN, K.J., STOECKER, D.K., MITRA, A., RAVEN, J.A., GLIBERT, P.M., HANSEN, P.J., GRANELI, E., BURKHOLDER, J.M. (2013): Misuse of the phytoplankton–zooplankton dichotomy: The need to assign organisms as mixotrophs within plankton functional types. *Journal of Plankton Research* 35: 3–11.
- FOISSNER, W., BERGER, H. (1996). A user-friendly guide to the ciliates (Protozoa, Ciliophora) commonly used by hydrobiologists as bioindicators in rivers, lakes, and waste waters, with notes on their ecology. *Freshwater Biology* 35 (2): 375–482.
- FRYER, G. (1957): The food of some freshwater cyclopoid copepods and its ecological significance. *The Journal of Animal Ecology* 26: 263–286.
- FRYER, G. (1991): Functional morphology and the adaptive radiation of the Daphniidae (Branchiopoda: Anomopoda). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences* 331 (1259): 1–99.
- GAEDKE, U. (1998): Functional and taxonomical properties of the phytoplankton community: Interannual variability and response to re-oligotrophication. *Archiv für Hydrobiologie Special Issues: Advances in Hydrobiology* 53: 119–141.
- GAEDKE, U., WICKHAM, S.A. (2004): Ciliate dynamics in response to changing biotic and abiotic conditions in a large, deep lake (Lake Constance). *Aquatic Microbial Ecology* 34 (3): 247–261.
- GANNON, J.E., STEMBERGER, R.S. (1978): Zooplankton (especially crustaceans and rotifers) as indicators of water quality. *Transactions of the American Microscopical Society* 97 (1): 16–35.
- GELLER, W. (1975): Die Nahrungsaufnahme von *Daphnia pulex* in Abhängigkeit von der Futterkonzentration, der Temperatur, der Körpergröße und dem Hungerzustand der Tiere. *Archiv für Hydrobiologie – Supplements* 48: 47–107.
- GELLER, W. (1976): Limnologische und bakteriologische Untersuchungen des Bodensee-Überlingersees. Jahresbericht 1976 der Arbeitsgemeinschaft Wasserwerke Bodensee-Rhein 8: 162–181.
- GELLER, W. (2022): On ten high-mountain lakes of Corsica island (France) – A delayed report of an investigation in summer 1970. *Limnologica* 96: 126006.
- GELLER, W., BERBEROVIĆ, R., GAEDKE, U., MÜLLER, H., PAULI, H.R., TILZER, M.M., WEISSE, T. (1991): Relations among the components of autotrophic and heterotrophic plankton during the seasonal cycle 1987 in Lake Constance. *Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie: Verhandlungen* 24 (2): 831–836.
- GELLER, W., KNISELY, C. (1988): Drag forces and energetic costs in *Daphnia* filter-feeding. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Limnologie* 23: 2061.
- GELLER, W., MAIER, D. (1978): Untersuchungen zur Wirksamkeit der Mikrosiebung bei der Aufbereitung von Bodenseewasser. *GWf-Wasser/Abwasser* 119 (4): 182–190.
- GELLER, W., MÜLLER, H. (1981): The filtration apparatus of Cladocera: Filter mesh-sizes and their implications on food selectivity. *Oecologia* 49: 316–321.
- GEREA, M., QUEIMALIÑOS, C., UNREIN, F. (2019): Grazing impact and prey selectivity of picoplanktonic cells by mixotrophic flagellates in oligotrophic lakes. *Hydrobiologia* 831 (1): 5–21.
- GLIWICZ, Z.M. (1977): Food size selection and seasonal succession of filter feeding zooplankton in an eutrophic lake. *Ekologia Polska* 25 (2): 179–225.
- GLÖCKNER, F.O., AMANN, R., ALFREIDER, A., PERNTHALER, J., PSENNER, R., TREBESIU, K., SCHLEIFER, K.H. (1996): An in situ hybridization protocol for detection and identification of planktonic bacteria. *Systematic and Applied Microbiology* 19 (3): 403–406.
- GOPHEN, M., GELLER, W. (1984): Filter mesh size and food particle uptake by *Daphnia*. *Oecologia* 64, 408–412.
- GRAF, H. (1930): Der Fangapparat von *Bosmina*. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere* 19 (2/3): 381–396.
- GRIM, J. (1939): Beobachtungen am Phytoplankton des Bodensees (Obersee) sowie deren rechnerische Auswertung. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie* 39 (3/4): 193–315.
- GÜDE, H. (2014): Limnologischer Zustand des Bodensees (2012–2013). Jahresbericht der Internationalen Gewässerschutzkommission für den Bodensee (IGKB), Nr. 40, 112.
- GULATI, R.D., EJSMTONT-KARABIN, J., POSTEMA, G. (1993): Feeding in *Euchlanis dilatata lucksiana* Hauer on filamentous cyanobacteria and a prochlorophyte. *Hydrobiologia* 255 (1): 269–274.
- GURNEY, R. (1931–33): *British Freshwater Copepoda*, Vol. 1–3. London: The Ray Society.
- HABERMAN, J., HALDANA, M. (2014): Indices of zooplankton community as valuable tools in assessing the trophic state and water quality of eutrophic lakes: Long term study of Lake Vörtsjärv. *Journal of Limnology* 73 (2): 263–273.
- HANSEN, B., BJORNSEN, P.K., HANSEN, P.J. (1994): The size ratio between planktonic predators and their prey. *Limnology and Oceanography* 39 (2): 395–403.
- HANSON, P.C., BADE, D.L., CARPENTER, S.R., KRATZ, T.K. (2003): Lake metabolism: Relationships with dissolved organic carbon and phosphorus. *Limnology and Oceanography* 48 (3): 1112–1119.
- HARTMANN, H.J., KUNKEL, D.D. (1991): Mechanisms of food selection in *Daphnia*. *Hydrobiologia* 225, 129–154.
- HERZIG, A. (1980): Ten years quantitative data on a population of *Rhinoglena fertoensis* (Brachionidae, Monogononta). *Hydrobiologia* 73: 161–167.
- HIPSEY, M., ROMERO, J., ANTENUCCI, J., IMBERGER, J. (2007): The Computational Aquatic Ecosystem Dynamics Model (CAE-DYM): A versatile water quality model for coupling with hydrodynamic drivers. In: *Proceedings of the 7th International Conference on Hydroinformatics (NICE, FRANCE)*. Vol. 1 (eds. P. GOURBESVILLE, J. CUNGE, V. GUINOT, S. LIONG), 526–533. Research Publishing Services.
- HOBBIE, J.E., DALEY, R.J., JASPER, S. (1977): Use of Nuclepore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy. *Applied Environmental Microbiology* 33: 1225–1228.
- HOFENEDER, H. (1930): Über die animalische Ernährung von *Ceratium hirundinella* O.F. Müller und über die Rolle des Kernes bei dieser Zellfunktion. *Archiv für Protistenkunde* 71: 1–32.
- HOLMGREN, S. (1983): Phytoplankton biomass and algal composition in natural, fertilized and polluted subarctic lakes. *Acta Universitatis Upsaliensis* 674: 16.

- HORVÁTH, Z., VAD, C.F., PREILER, C., BIRTEL, J., MATTHEWS, B., PTÁČNÍKOVÁ, R., PTÁČNÍK, R. (2017): Zooplankton communities and *Bythotrephes longimanus* in lakes of the montane region of the northern Alps. *Inland Waters* 7 (1): 3–13.
- HUDSON, C.T., GOSSE, P.H. (1886): *The Rotifera*. London: Longmans, Green, and Co., 283.
- HUTCHINSON, G.E. (1961): The paradox of the plankton. *The American Naturalist* 95 (882): 137–145.
- HUTCHINSON, G.E. (1967): *A Treatise on Limnology*. Vol. 2. New York: John Wiley & Sons, 1115.
- IAWR (2003): Rapporte 2, siehe: MÜLLER, K. C., FORSTER, R., ZIMMERMANN, U. (2003).
- IGKB (1979): Bericht 23, siehe: BÜRGEL und LEHN (1979).
- IGKB (2013): Blauer Bericht 59, siehe: JOCHIMSEN et al. (2013).
- IGKB (2014): Jahresbericht 40, siehe: GÜDE (2014).
- INTERLANDI, S.J., KILHAM, S.S. (2001): Limiting resources and the regulation of diversity in phytoplankton communities. *Ecology* 82 (5): 1270–1282.
- IOC (INTERGOVERNMENTAL OCEANIC COMMISSION) (2010): siehe: KARLSON, B., CUSACK, C., BRESNAN, E. (2010).
- ISLES, P.D., CREED, I.F., JONSSON, A., BERGSTRÖM, A.K. (2021): Trade-offs between light and nutrient availability across gradients of dissolved organic carbon lead to spatially and temporally variable responses of lake phytoplankton biomass to browning. *Ecosystems* 24: 1837–1852. DOI: 10.1007/s10021-021-00619-7
- IZAGUIRRE, I., SAAD, J.F., SCHIAFFINO, M.R., VINOCUR, A., TELL, G., SÁNCHEZ, M.L., ALLENDE, L., SINISTRO, R. (2016): Drivers of phytoplankton diversity in Patagonian and Antarctic lakes across a latitudinal gradient (2150 km): The importance of spatial and environmental factors. *Hydrobiologia* 764 (1): 157–170.
- JACOBSON, D.M. (1999): A brief history of Dinoflagellate feeding research. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 46 (4): 376–381.
- JANSSON, M., BLOMQUIST, P., JONSSON, A., BERGSTRÖM, A.K. (1996): Nutrient limitation of bacterioplankton, autotrophic and mixotrophic phytoplankton, and heterotrophic nanoflagellates in Lake Östräsket. *Limnology and Oceanography* 41 (7): 1552–1559.
- JOCHIMSEN, M.C., KÜMMERLIN, R. UND STRAILE, D. (2013a). Phytoplanktonentwicklung im Bodensee von 1965–2007: Einfluss von trophischen und klimatischen Veränderungen. IGKB, Blauer Bericht 59: 116.
- JOST, L. (2006): Entropy and diversity. *Oikos* 113 (2): 363–375.
- JOST, L. (2007): Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology* 88 (10): 2427–2439.
- JENSEN, T.C., DIMANTE-DEIMANTOVICA, I., SCHARTAU, A.K., WALSEN, B. (2013): Cladocerans respond to differences in trophic state in deeper nutrient poor lakes from Southern Norway. *Hydrobiologia* 715 (1): 101–112.
- JERSABEK, C.D., LEITNER, M.F. (2013): *The Rotifer World Catalog*. <http://www.rotifera.hausdennatur.at>.
- JOCHIMSEN, M.C., KÜMMERLIN, R., STRAILE, D. (2013a): Phytoplanktonentwicklung im Bodensee von 1965–2007: Einfluss von trophischen und klimatischen Veränderungen. IGKB, Blauer Bericht 59: 116.
- JOCHIMSEN, M.C., KÜMMERLIN, R., STRAILE, D. (2013b): Compensatory dynamics and the stability of phytoplankton biomass during four decades of eutrophication and oligotrophication. *Ecology Letters* 16 (1): 81–89.
- JONES, R.I. (2000): Mixotrophy in planktonic protists: An overview. *Freshwater Biology* 45 (2): 219–226.
- KAMJUNKE, N., HENRICHS, T., GAEDKE, U. (2009): Phosphorus gain by bacterivory promotes the mixotrophic flagellate *Dinobryon* spp. during re-oligotrophication. *Journal of Plankton Research* 29 (1): 39–46.
- KARABIN, A. (1985): Pelagic zooplankton (Rotifera + Crustacea) variation in the process of lake eutrophication. *Ekologia Polska* 33: 567–644.
- KARABIN, A., EJSMTONT-KARABIN, J. (1993): Zooplankton communities versus lake trophy in Suwalki Landscape Park (north-eastern Poland). *Ekologia Polska* 41 (1): 237–268.
- KARLSON, B., CUSACK, C., BRESNAN, E. (2010): Microscopic and molecular methods for quantitative phytoplankton analysis. Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO. Paris: IOC Manuals and Guides, (55): 110.
- KARPOWICZ, M., EJSMTONT-KARABIN, J. (2021): Diversity and structure of pelagic zooplankton (Crustacea, Rotifera) in NE Poland. *Water* 13 (4): 456.
- KASTEN, J., KUSBER, W.-H., RIEDMÜLLER, U., TWORECK, A., OSCHWALD, L., MISCHKE, U. (2018): Steckbriefe der Phytoplankton-Indikatortaxa in den WRRL-Bewertungsverfahren PhytoSee und PhytoFluss mit Begleittext – 1. Lieferung: 50 Steckbriefe ausgewählter Indikatortaxa. Botanic Garden and Botanical Museum Berlin, Freie Universität Berlin. DOI: 10.3372/spi.01
- KEELING, P.J. (2010): The endosymbiotic origin, diversification and fate of plastids. *Philosophical Transactions of the Royal Society, Series B: Biological Sciences* 365: 729–748.
- KELLY, M.G., SCHNEIDER, S.C., KING, L. (2015): Customs, habits, and traditions: The role of nonscientific factors in the development of ecological assessment methods. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Water* 2 (3): 159–165.
- KNISELY, K., GELLER, W. (1986): Selective feeding of four zooplankton species on natural lake phytoplankton. *Oecologia* 69 (1): 86–94.
- KNOPE, K., HOEHN, E., MISCHKE, U., NIXDORF, B. (2000): Klassifizierungsverfahren von Seen anhand des Phytoplanktons. Teil I der Literaturstudie über „Ökologische Gewässerwertung – Phytoplankton“ im Auftrag der ATV/DVWK und LAWA-AG „Stehende Gewässer“, 100.
- KOLADA, A., PASZTALENIEC, A., BIELCZYŃSKA, A., SOSZKA, H. (2016): Phytoplankton, macrophytes and benthic diatoms in lake classification: Consistent, congruent, redundant? Lessons learnt from WFD-compliant monitoring in Poland. *Limnologica* 59: 44–52.
- KÖNIG-RINKE, M. (2008): Bildung funktioneller Typgruppen des Phytoplanktons: Integration von Modell-, Freiland- und Laborarbeiten. Dissertation, TU Dresden, 140.
- KRUK, C., DEVERCELLI, M., HUSZAR, V.L. (2021): Reynolds Functional Groups: A trait-based pathway from patterns to predictions. *Hydrobiologia* 848: 113–129.
- KRUK, C., DEVERCELLI, M., HUSZAR, V.L., HERNANDEZ, E., BEAMUD, G., DIAZ, M., SILVA, L.H., SEGURA, A.M. (2017): Classification of Reynolds phytoplankton functional groups using individual traits and machine learning techniques. *Freshwater Biology* 62 (10): 1681–1692.
- KRUK, C., HUSZAR, V.L., PEETERS, E.T., BONILLA, S., COSTA, L., LÜRLING, M., REYNOLDS, C.S., SCHEFFER, M. (2010): A morphological classification capturing functional variation in phytoplankton. *Freshwater Biology* 55 (3): 614–627.
- KRUK, C., PEETERS, E.T., VAN NES, E.H., HUSZAR, V.D.M., COSTA, L.S., SCHEFFER, M. (2011): Phytoplankton community composition can be predicted best in terms of morphological groups. *Limnology and Oceanography* 56 (1): 110–118.
- KRUK, C., SEGURA, A.M. (2012): The habitat template of phytoplankton morphology-based functional groups. *Hydrobiologia* 698: 191–202.

- LAUTERBORN, R. (1900): Der Formenkreis von *Anurea cochlearis*. Ein Beitrag zur Kenntnis der Variabilität bei Rotatorien, 1. Teil. 1 Taf.- Verh. Naturhist. Med. Ver. Heidelberg N.F. 6: 412–448, Heidelberg.
- LAYBOURN-PARRY, J., PERRISS, S.J., SEATON, G.G., ROHOZINSKI, J. (1997): A mixotrophic ciliate as a major contributor to plankton photosynthesis in Australian lakes. *Limnology and Oceanography* 42 (6): 1463–1467.
- LIANG, Y., SARKANY, N., CUI, Y. (2009): Biomass and lipid productivities of *Chlorella vulgaris* under autotrophic, heterotrophic and mixotrophic growth conditions. *Biotechnology Letters* 31 (7): 1043–1049.
- LIU, B., STEVENSON, R.J. (2017): Improving assessment accuracy for lake biological condition by classifying lakes with diatom typology, varying metrics and modeling multimetric indices. *Science of the Total Environment* 609: 263–271.
- MA, T., JIANG, Y., ELBEHERY, A.H., BLANK, S., KURMAYER, R., DENG, L. (2020): Resilience of planktonic bacterial community structure in response to short-term weather deterioration during the growing season in an alpine lake. *Hydrobiologia* 847 (2): 535–548.
- MÄEMETS, A. (1983): Rotifers as indicators of lake types in Estonia. *Hydrobiologia* 104: 357–361.
- MANTZOUKI, E. et al. (2018): A European Multi Lake Survey dataset of environmental variables, phytoplankton pigments and cyanotoxins. *Scientific Data* 5: 180226. DOI: 10.1038/sdata.2018.226
- MARCHELLO, A.E., DOS SANTOS, A.C., LOMBARDI, A.T., DE SOUZA, C.W.O., MONTANHIM, G.C. (2018): Physiological and ecological aspects of *Chlorella sorokiniana* (Trebouxiophyceae) under photoautotrophic and mixotrophic conditions. *Microbial Ecology* 76 (3): 791–800.
- MATTHEWS, B., POMATI, F. (2012): Reversal in the relationship between species richness and turnover in a phytoplankton community. *Ecology* 93 (11): 2435–2447.
- MAY, L., BAILEY-WATTS, A.E., KIRIKA, A. (2001): The relationship between *Trichocerca pusilla*, *Aulacoseira* spp. (Jennings), and water temperature in Loch Leven, Scotland, U.K. *Hydrobiologia* 446 (447): 29–34.
- MAY, L., O'HARE, M. (2005): Changes in rotifer species composition and abundance along a trophic gradient in Loch Lomond, Scotland, UK. *Hydrobiologia* 546: 397–404.
- MIELEITNER, J., BORSUK, M., BÜRGI, H.R., REICHERT, P. (2008): Identifying functional groups of phytoplankton using data from three lakes of different trophic state. *Aquatic Sciences* 70 (1): 30–46.
- MIRACLE, M.R. (1978): Composición específica de las comunidades zooplanctónicas de 153 lagos de los Pirineos y su interés biogeográfico. *Oecologia Aquatica* 3: 167–191.
- MISCHKE, U., RIEDMÜLLER, U., HOEHN, E., NIXDORF, B. (2017): Handbuch Phyto-See-Index – Verfahrensbeschreibung für die Bewertung von Seen mittels Phytoplankton. Im Rahmen des Länderfinanzierungsprogramms „Wasser, Boden und Abfall“. Stand 15.12.2017, 86.
- MITRA, A., FLYNN, K.J., BURKHOLDER, J.M. et al. (2014): The role of mixotrophic protists in the biological carbon pump. *Biogeosciences* 11 (4): 995–1005.
- MITRA, A. et al. (2016): Defining planktonic protist functional groups on mechanisms for energy and nutrient acquisition: Incorporation of diverse mixotrophic strategies. *Protist* 167 (2): 106–120.
- MOCK, T., DAINES, S.J., GEIDER, R., COLLINS, S., METODIEV, M., MILLAR, A.J., MOULTON, V., LENTON, T.M. (2016): Bridging the gap between omics and earth system science to better understand how environmental change impacts marine microbes. *Global Change Biology* 22 (1): 61–75.
- MONTAGNES, D.J., BARBOSA, A.B., BOENIGK, J., DAVIDSON, K., JÜRGENS, K., MACEK, M., PARRY, J.D., ROBERTS, E.C., SIMEK, K. (2008): Selective feeding behaviour of key free-living protists: Avenues for continued study. *Aquatic Microbial Ecology* 53 (1): 83–98.
- MÜLLER, K.C., FORSTER, R., ZIMMERMANN, U. (2003): Phytoplanktonpigmente im Rhein und in verschiedenen Seen seines Einzugsgebietes. Internationale Arbeitsgemeinschaft der Wasserwerke an Bodensee und Rhein (IAWR), Rapporte 2, 55.
- MUNAWAR, M., MUNAWAR, I.F. (1978): Phytoplankton of Lake Superior 1973. *Journal of Great Lakes Research* 4 (3/4): 415–442.
- NANDINI, S., MIRACLE, M.R., VICENTE, E., SARMA, S.S.S. (2021): Strain-related differences in bacterivory and demography of *Diaphanosoma mongolianum* (Cladocera) in relation to diet and previous exposure to cyanobacteria in nature. *Aquatic Ecology* 55: 1225–1239.
- NAUWERCK, A. (1963): Die Beziehungen zwischen Zooplankton und Phytoplankton im See Erken. Dissertation. Acta Universitatis Upsalensis, 163.
- NAUWERCK, A. (1994): A survey on water chemistry and plankton in high mountain lakes in northern Swedish Lapland. *Hydrobiologia* 274: 91–100.
- NAUWERCK, A., LINDQVIST, L. (2007): An overview of zooplankton in Norrbotten County and its conditions (in Swedish). Länsstyrelsens Rapportserie 14: 138.
- NIXDORF, B., HOEHN, E., RIEDMÜLLER, U., MISCHKE, U., SCHÖNFELDER, I. (2010): Probenahme und Analyse des Phytoplanktons in Seen und Flüssen zur ökologischen Bewertung gemäß der EU-WRRL. In: Handbuch Angewandte Limnologie: Grundlagen – Gewässerbelastung – Restaurierung – Aquatische Ökotoxikologie – Bewertung – Gewässerschutz. 7. Erg. Lfg. 4 (10) (Hrsg. M. HUPFER, H. FISCHER), Weinheim: Wiley-VCH, Kap. III-4.3.1. DOI: 10.1002/9783527678488.hbal2010002
- NYGAARD, K., TOBIESEN, A. (1993): Bacterivory in algae: A survival strategy during nutrient limitation. *Limnology and Oceanography* 38 (2): 273–279.
- OBERTEGGER, U., MANCA, M. (2011): Response of rotifer functional groups to changing trophic state and crustacean community. *Journal of Limnology* 70 (2): 231–238.
- OBERTEGGER, U., PINDO, M., FLAIM, G. (2021): Do inferences about freshwater phytoplankton communities change when based on microscopy or high-throughput sequencing data? *Freshwater Biology* 66 (4): 640–655.
- OBERTEGGER, U., SMITH, H.A., FLAIM, G. (2011): Using the guild ratio to characterize pelagic rotifer communities. *Hydrobiologia* 662: 157–162.
- ORTIZ-ÁLVAREZ, R., TRIADÓ-MARGARIT, X., CAMARERO, L., CASAMAYOR, E.O., CATALAN, J. (2018): High planktonic diversity in mountain lakes contains similar contributions of autotrophic, heterotrophic and parasitic eukaryotic life forms. *Scientific Reports* 8 (1): 1–11.
- PADISÁK, J., CROSSETTI, L.O., NASELLI-FLORES, L. (2009): Use and misuse in the application of the phytoplankton functional classification: A critical review with updates. *Hydrobiologia* 21 (1): 1–19.

- PÄLSSON, C., GRANÉLI, W. (2004): Nutrient limitation of autotrophic and mixotrophic phytoplankton in a temperate and tropical humic lake gradient. *Journal of Plankton Research* 26 (9): 1005–1014.
- PATTERSON, D.J., LARSEN, J. (1991): *Biology of free-living heterotrophic flagellates*. Oxford University Press.
- PAULI, H.-R. (1990): Seasonal succession of rotifers in large lakes. In: *Large Lakes* (eds. M.M. TILZER, C. SERRUYA), 459–474. Berlin, Heidelberg, New York: Springer.
- PEJLER, B. (1957): Taxonomical and ecological studies on planktonic Rotatoria from northern Swedish Lapland. *Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar*, Ser. 4 6 (5): 68.
- PEJLER, B. (1961): The zooplankton of Ösbysjön, Djursholm. I. Seasonal and vertical distribution of the species. *Oikos* 12 (2): 225–248.
- PEJLER, B. (1983): Zooplanktic indicators of trophic and their food. *Hydrobiologia* 101: 111–114.
- PETZOLDT, T., ROLINSKI, S., RINKE, K., KÖNIG, M., BAUMERT, H.Z., BENNDORF, J. (2005): SALMO: Die ökologische Komponente des gekoppelten Modells. *Wasserwirtschaft* 95: 28–33.
- PHILIPPOVA, T.G., POSTNOV, A.L. (1988): The effect of food quantity on feeding and metabolic expenditure in Cladocera. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie* 73 (6): 601–615.
- PINTO-COELHO, R., PINEL-ALLOUL, B., MÉTHOT, G., HAVENS, K.E. (2005): Crustacean zooplankton in lakes and reservoirs of temperate and tropical regions: Variation with trophic status. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 62 (2): 348–361.
- PORTER, K.G., SAUNDERS, P.A., HABERYAN, K.A., MACUBBIN, A.E., JACOBSEN, T.R., HODSON, R.E. (1996): Annual cycle of autotrophic and heterotrophic production in a small, monomictic Piedmont lake (Lake Oglethorpe): Analog for the effects of climatic warming on dimictic lakes. *Limnology and Oceanography* 41 (5): 1041–1051.
- PTACNIK, R., SOLIMINI, A.G., ANDERSEN, T., TAMMINEN, T., BRETTUM, P., LEPISTÖ, L., WILLEN, E., REKOLAINEN, S. (2008): Diversity predicts stability and resource use efficiency in natural phytoplankton communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105 (13): 5134–5138.
- REMANE, A. (1929–1932): Rotatoria, Gastrotricha und Kinorhyncha. In: *Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs*. 576.
- REYNOLDS, C.S. (1980): Phytoplankton assemblages and their periodicity in stratifying lake systems. *Ecography* 3 (3): 141–159.
- REYNOLDS, C.S. (1984): Phytoplankton periodicity: The interactions of form, function and environmental variability. *Freshwater Biology* 14: 111–142.
- REYNOLDS, C.S. (1988): The concept of ecological succession applied to seasonal periodicity of freshwater phytoplankton. *Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie: Verhandlungen* 23 (2): 683–691.
- REYNOLDS, C.S. (1992): Eutrophication and the management of planktonic algae: What Vollenweider couldn't tell us. In: (eds. D.W. SUTCLIFFE, J.G. JONES): *Eutrophication: Research and Application to Water Supply*. Ambleside, Cumbria: Freshwater Biological Association, The Ferry House, Far Sawrey, 4–29.
- REYNOLDS, C.S. (1997): *Vegetation Processes in the Pelagic: A Model for Ecosystem Theory*. Ecology Institute, Oldendorf/Luhe, 371.
- REYNOLDS, C.S. (1998): What factors influence the species composition of phytoplankton in lakes of different trophic status? *Hydrobiologia* 369 (370): 11–26.
- REYNOLDS, C.S. (2006): *The ecology of phytoplankton*. Cambridge University Press, 535.
- REYNOLDS, C.S., ELLIOTT, J.A., FRASSL, M.A. (2014): Predictive utility of trait-separated phytoplankton groups: A robust approach to modeling population dynamics. *Journal of Great Lakes Research* 40: 143–150.
- REYNOLDS, C.S., IRISH, A.E. (1997): Modelling phytoplankton dynamics in lakes and reservoirs: The problem of in-situ growth rates. *Hydrobiologia* 349 (1): 5–17.
- REYNOLDS, C.S., IRISH, A.E., ELLIOTT, J.A. (2001): The ecological basis for simulating phytoplankton responses to environmental change (PROTECH). *Ecological Modelling* 140 (3): 271–291.
- RIGLER, F.H., PETERS, R.H. (1995): *Science and Limnology*. Book Series "Excellence in Ecology". Vol. 6. Ecology Institute, Oldendorf/Luhe, 239.
- RINKE, K., ROTHHAUPT, K.O. (2008): Das ökologische Modell des Bodensees: Konzept, Simulation und Test an Langzeitdaten. *Wasserwirtschaft* 98 (10): 2–6.
- RODHE, W. (1953): Productivity: Can plankton production proceed during winter darkness in subarctic lakes? *Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie. Verhandlungen* 12 (1): 117–122.
- ROMERO, J.R., ANTENUCCI, J.P., IMBERGER, J. (2004): One- and three-dimensional biogeochemical simulations of two differing reservoirs. *Ecological Modelling* 174 (1/2): 143–160.
- ROUSSO, B.Z., BERTONE, E., STEWART, R.A., RINKE, K., HAMILTON, D.P. (2021): Light-induced fluorescence quenching leads to errors in sensor measurements of phytoplankton chlorophyll and phycocyanin. *Water Research* 198: 117133.
- SAKSENA, D.N. (1987): Rotifers as indicators of water quality. *Acta hydrochimica et hydrobiologica* 15 (5): 481–485.
- SALBRECHTER, M., ARNDT, H. (1994): The annual cycle of protozooplankton in the alpine, mesotrophic Lake Mondsee (Austria). *Marine Microbial Food Webs* 8 (1/2): 217–234.
- SALCHER, M.M. (2014): Same same but different: Ecological niche partitioning of planktonic freshwater prokaryotes. *Journal of Limnology* 73 (1s): 74–87.
- SALMI, P., MÄKI, A., MIKKONEN, A., PUPPONEN, V.M., VUORIO, K., TIROLA, M. (2021): Comparison of epifluorescence microscopy and flow cytometry in counting freshwater picophytoplankton. *Boreal Environment Research* 26: 17–27.
- SANDERS, R.W. (1991): Mixotrophic protists in marine and freshwater ecosystems. *The Journal of Protozoology* 38 (1): 76–81.
- SANDERS, R.W., PORTER, K.G., BENNETT, S.J. (1990): Heterotrophic, autotrophic, and mixotrophic nanoflagellates: Seasonal abundances and bacterivory in a eutrophic lake. *Limnology and Oceanography* 35 (8): 1821–1832.
- SANDON, H. (1932): *The Food of Protozoa*. The Egyptian University, Cairo, Publications of the Faculty of Science No. 1.
- SAÑUDO-WILHELMY, S.A., GOBLER, C.J., OKBAMICHAEL, M., TAYLOR, G.T. (2006): Regulation of phytoplankton dynamics by vitamin B₁₂. *Geophysical Research Letters* 33 (4).
- SARMENTO, H., DESCY, J.P. (2008): Use of marker pigments and functional groups for assessing the status of phytoplankton assemblages in lakes. *Journal of Applied Phycology* 20 (6): 1001–1011.
- SARNELLE, O. (1997): *Daphnia* effects on microzooplankton: Comparisons of enclosure and whole-lake responses. *Ecology* 78 (3): 913–928.
- SAVILLE-KENT, W. (1845–1908): *Manual of the Infusoria*. London: D. Bogue.

- SCHRÖTER, C. (1897): Die Schwebeflora unserer Seen (Das Phytoplankton). Neujahrsblätter der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich 99: 1–68.
- SCHÜTT, E. (1895): Die Peridineen der Plankton-Expedition. I Teil. Ergebnisse der Plankton-Expedition der Humbolt-Stiftung 4: 1–170.
- SENAR, O.E., CREED, I.F., TRICK, C.G. (2021): Lake browning may fuel phytoplankton biomass and trigger shifts in phytoplankton communities in temperate lakes. *Aquatic Sciences* 83 (2): 1–15.
- SIEBURTH, J.M., SMETACEK, V., LENZ, J. (1978): Pelagic ecosystem structure: Heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions. *Limnology and Oceanography* 23 (6): 1256–1263.
- SIOUTAS, C. (1999): Experimental investigation of pressure drop with particle loading in Nuclepore filters. *Aerosol Science and Technology* 30 (1): 71–83.
- SKÁLA, I. (2015): Zooplankton community composition of high mountain lakes in the Tatra Mts., the Alps in North Tyrol, and Scotland: Relationship to pH, depth, organic carbon, and chlorophyll-a concentration. *Acta Musei Silesiae: Scientiae Naturales* 64 (2): 175–189.
- SLÁDECEK, V. (1983): Rotifers as indicators of water quality. *Hydrobiologia* 100: 169–201.
- SODRÉ, E., FIGUEIREDO-BARROS, M.P., ROLAND, F., ESTEVES, F., BOZELLI, R.L. (2017): Complimentary biodiversity measures applied to zooplankton in a recovering floodplain lake. *Fundamental and Applied Limnology* 190 (4): 279–298.
- SOMMER, U. (1983): Nutrient competition between phytoplankton species in multispecies chemostat experiments. *Archiv für Hydrobiologie* 96 (4): 399–416.
- SOMMER, U. (1984a): The paradox of the plankton: Fluctuations of phosphorus availability maintain diversity of phytoplankton in flow-through cultures. *Limnology and Oceanography* 29: 633–636.
- SOMMER, U. (1984b): Sedimentation of principal phytoplankton species in Lake Constance. *Journal of Plankton Research* 6 (1): 1–15.
- SOMMER, U. (1986): The periodicity of phytoplankton in Lake Constance (Bodensee) in comparison to other deep lakes of central Europe. *Hydrobiologia* 138: 1–7.
- SOMMER, U. (1994): *Planktologie*. Berlin Heidelberg: Springer, 274.
- SOMMER, U., ADRIAN, R., DE SENERPONT DOMIS, L., ELSE, J.J., GAEDKE, U., IBELINGS, B., JEPPESEN, E., LÜRLING, M., MOLINERO, J.C., MOOIJ, W.M., VAN DONK, E., WINDER, M. (2012): Beyond the Plankton Ecology Group (PEG) model: Mechanisms driving plankton succession. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 43: 429–448.
- SOMMER, U., GLIWICZ, Z.M., LAMPERT, W., DUNCAN, A. (1986): The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters. *Archiv für Hydrobiologie* 106 (4): 433–471.
- SØRENSEN, M.V. (2002): On the evolution and morphology of the rotiferan trophi, with a cladistic analysis of Rotifera. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 40 (3): 129–154.
- SPIJKERMAN, E. (2007): Phosphorus acquisition by *Chlamydomonas acidophila* under autotrophic and osmo-mixotrophic growth conditions. *Journal of Experimental Botany* 58 (15–16): 4195–4202.
- STEMBERGER, R.S., GILBERT, J.J. (1985): Body size, food concentration, and population growth in planktonic rotifers. *Ecology* 66 (4): 1151–1159.
- STENZEL, B., ROFNER, C., PÉREZ, M.T., SOMMARUGA, R. (2017): Stoichiometry of natural bacterial assemblages from lakes located across an elevational gradient. *Scientific Reports* 7 (1): 1–10.
- STOECKER, D.K. (1999): Mixotrophy among Dinoflagellates 1. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 46 (4): 397–401.
- STOECKER, D.K., SILVER, M.W. (1990): Replacement and aging of chloroplasts in *Strombidium capitatum* (Ciliophora: Oligotrichida). *Marine Biology* 107 (3): 491–502.
- STORCH, O., PFISTERER, O. (1925): Der Fangapparat von Diaptomus. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* 3 (3): 330–376.
- STRAILE, D. (1997): Gross growth efficiencies of protozoan and metazoan zooplankton and their dependence on food concentration, predator-prey weight ratio, and taxonomic group. *Limnology and Oceanography* 42 (6): 1375–1385.
- STRAILE, D., MÜLLER, H. (2010): Response of *Bosmina* to climate variability and reduced nutrient loading in a large lake. *Limnologia* 40: 92–96.
- STRAŠKRABOVÁ, V., CALLIERI, C., CARRILLO, P., CRUZ-PIZARRO, L., FOTT, J., HARTMAN, P., MACEK, M., MEDINA-SÁNCHEZ, J.M., ŠIMEK, K. (1999): Investigations on pelagic food webs in mountain lakes – aims and methods. *Journal of Limnology* 58 (2): 77–87.
- SUTTLE, C.A., CHAN, A.M., TAYLOR, W.D., HARRISON, P.J. (1986): Grazing of planktonic diatoms by microflagellates. *Journal of Plankton Research* 8 (2): 393–398.
- TAVŞANOĞLU, Ü.N. et al. (2017): Effects of nutrient and water level changes on the composition and size structure of zooplankton communities in shallow lakes under different climatic conditions: A pan-European mesocosm experiment. *Aquatic Ecology* 51: 257–273. DOI: 10.1007/s10452-017-9615-6
- THYSSEN, M., TARRAN, G.A., ZUBKOV, M.V., HOLLAND, R.J., GRÉGORI, G., BURKILL, P.H., DENIS, M. (2008): The emergence of automated high-frequency flow cytometry: Revealing temporal and spatial phytoplankton variability. *Journal of Plankton Research* 30 (3): 333–343.
- TILZER, M.M. UND BEESE, B. (1988): The seasonal productivity cycle of phytoplankton and controlling factors in Lake Constance. *Aquatic Sciences* 50 (1): 1–39.
- TILZER, M.M., PAERL, H.W., GOLDMAN, C.R. (1977): Sustained viability of aphotic phytoplankton in Lake Tahoe (California-Nevada). *Limnology and Oceanography* 22 (1): 84–91.
- TIROK, K., GAEDKE, U. (2006): Spring weather determines the relative importance of ciliates, rotifers and crustaceans for the initiation of the clear-water phase in a large, deep lake. *Journal of Plankton Research* 28 (4): 361–373.
- TITTEL, J., BISSINGER, V., GAEDKE, U., KAMJUNKE, N. (2005): Inorganic carbon limitation and mixotrophic growth in *Chlamydomonas* from an acidic mining lake. *Protist* 156 (1): 63–75.
- TITTEL, J., WIEHLE, I., WANNICKE, N., KAMPE, H., POERSCHMANN, J., MEIER, J., KAMJUNKE, N. (2009): Utilisation of terrestrial carbon by osmotrophic algae. *Aquatic Sciences* 71 (1): 46–54.
- TONOLLI, V., TONOLLI, L. (1951): Osservazioni sulla biologia ed ecologia di 170 popolamenti zooplanctonici di laghi italiani di alta quota. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 6: 53–136.
- TROOST, T.A., KOOI, B.W., KOOIJMAN, S.A. (2005): Ecological specialization of mixotrophic plankton in a mixed water column. *The American Naturalist* 166 (3), E45–E61.
- TSCHUMI, P.A., BANGERTER, B., ZBÄREN, D. (1982): Zehn Jahre limnologische Forschung am Bielersee (1972–1982). *Vierteljahresschrift der Naturforschenden Gesellschaft Zürich* 127: 337–355.
- UTERMÖHL, H. (1958): Zur Vervollkommenung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. *Internationale Vereinigung*

- für theoretische und angewandte Limnologie. Mitteilungen 9 (1): 1–38.
- VAN WICHELEN, J., JOHANSSON, L.S., VANORMELINGEN, P., DECLERCK, S.A., LAURIDSEN, T.L., DE MEESTER, L., JEPPESEN, E., VYVERMAN, W. (2013): Planktonic ciliate community structure in shallow lakes of lowland Western Europe. *European Journal of Protistology* 49 (4): 538–551.
- VANDERPLOEG, H.A. (1994): Zooplankton particle selection and feeding mechanisms. In: *The Biology of Particles in Aquatic Systems* (ed. R. S. WOTTON), 205–234. Boca Raton: CRC Press.
- VANDERPLOEG, H.A., SCAVIA, D., LIEBIG, J.R. (1984): Feeding rate of *Diaptomus sicilis* and its relation to selectivity and effective food concentration in algal mixtures and in Lake Michigan. *Journal of Plankton Research* 6 (6): 919–941.
- VIRRO, T. (1999): Life cycles of planktonic rotifers in Lake Peipsi. Dissertation Universität Tartu, 98, ISBN: 9985-56-448-0.
- VON HAYEK, F.A. (1969): Der Wettbewerb als Entdeckungsverfahren. In: *Freiburger Studien* (Hrsg. F.A. VON HAYEK), 249–265. Tübingen: Mohr-Siebeck.
- VON WEIZSÄCKER, C.C. (2005): Hayek und Keynes: Eine Synthese. Freiburg Discussion Papers on Constitutional Economics, No. 05/4.
- WAIBEL, A., PETER, H., SOMMARUGA, R. (2019): Importance of mixotrophic flagellates during the ice-free season in lakes located along an elevational gradient. *Aquatic Sciences* 81 (3): 1–10.
- WALLACE, R.L., WALSH, E.J., NANDINI, S., SARMA, S.S.S. (2021): A meta-analysis of benthic rotifer community structure as a function of lake trophic state. *Aquatic Ecology* 55: 1297–1304.
- WANG, Y.S., TONG, Z.H., FAN, Y.Y. (2021): Spatial and temporal patterns in bacterioplankton communities across a river-lake continuum. *Limnologia* 87: 125863.
- WEISMANN, A. (1877): Das Thierleben im Bodensee. Schriften des Vereins für Geschichte des Bodensees VII: 1–31. Lindau: JT Stettner.
- WEISSE, T. (1988): Dynamics of autotrophic picoplankton in Lake Constance. *Journal of Plankton Research* 10 (6): 1179–1188.
- WEISSE, T., MÜLLER, H., PINTO-COELHO, R.M., SCHWEIZER, A., SPRINGMANN, D., BALDRINGER, G. (1990): Response of the microbial loop to the phytoplankton spring bloom in a large prealpine lake. *Limnology and Oceanography* 35 (4): 781–794.
- WEITHOFF, G. (2003): The concepts of ‘plant functional types’ and ‘functional diversity’ in lake phytoplankton – a new understanding of phytoplankton ecology? *Freshwater Biology* 48: 1669–1675.
- WEITHOFF, G., WACKER, A. (2007): The mode of nutrition of mixotrophic flagellates determines the food quality for their consumers. *Functional Ecology* 21 (6): 1092–1098.
- WENTZKY, V., TITTEL, J., BORCHARDT, D., JÄGER, C., DONNER, J., RINKE, K. (2021): Funktionale Klassifikation von Phytoplankton-Gemeinschaften als innovative Erweiterung taxonomischer Bewertungsverfahren. *Korrespondenz Wasserwirtschaft* 14 (5): 295–300.
- WENTZKY, V.C., TITTEL, J., JÄGER, C.G., BRUGGEMAN, J., RINKE, K. (2020): Seasonal succession of functional traits in phytoplankton communities and their interaction with trophic state. *Journal of Ecology* 108 (4): 1649–1663.
- WENTZKY, V.C., TITTEL, J., JÄGER, C.G., RINKE, K. (2018): Mechanisms preventing a decrease in phytoplankton biomass after phosphorus reductions in a German drinking water reservoir – results from more than 50 years of observation. *Freshwater Biology* 63: 1063–1076.
- WESENBERG-LUND, C. (1939): *Biologie der Süßwassertiere*. Wien: Springer, 820, Nachdruck 2013.
- WHEELER, G., ISHIKAWA, T., PORNSAKSIT, V., SMIRNOFF, N. (2015): Evolution of alternative biosynthetic pathways for vitamin C following plastid acquisition in photosynthetic eukaryotes. *Elife* 4: e06369.
- WHITTAKER, R.H. (1972): Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21 (2/3): 213–251.
- WINDER, M. (2009): Photosynthetic picoplankton dynamics in Lake Tahoe: Temporal and spatial niche partitioning among prokaryotic and eukaryotic cells. *Journal of Plankton Research* 31 (11): 1307–1320.
- WOELFL, S. (1995): Untersuchungen zur Zooplanktonstruktur einschließlich der mikrobiellen Gruppen unter besonderer Berücksichtigung der mixotrophen Ciliaten in zwei südchilenischen Andenfußseen. Dissertation, Universität Konstanz, 240.
- WOELFL, S. (2000): Limnology of sulphur-acidic lignite mining lakes. Biological properties: Plankton structure of an extreme habitat. Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie: Verhandlungen 27 (5): 2904–2907.
- WOELFL, S. (2007): The distribution of large mixotrophic ciliates (*Stentor*) in deep North Patagonian lakes (Chile): First results. *Limnologia* 37 (1): 28–36.
- WOELFL, S., GELLER, W. (2002): *Chlorella*-bearing ciliates dominate in an oligotrophic North Patagonian lake (Lake Pirehueico, Chile): Abundance, biomass and symbiotic photosynthesis. *Freshwater Biology* 47 (2): 231–242.
- ZINGEL, P., HUITU, E., MÄKELÄ, S., ARVOLA, L. (2002): The abundance and diversity of planktonic ciliates in 12 boreal lakes of varying trophic state. *Arch. Hydrobiol.* 155(2): 315–332.
- ZINGEL, P., HABERMAN, J. (2008): A comparison of zooplankton densities and biomass in Lakes Peipsi and Võrtsjärv (Estonia): Rotifers and crustaceans versus ciliates. *Hydrobiologia* 599: 153–159.
- ZIPPEL, B. (2005): Einfluss von Intraguild Predation auf die Dynamik der Planktonszukzession in einem sauren Bergbausee. Dissertation, Universität Potsdam, 96.
- ZUIKOVA, E.I., BOCHKAREV, N.A. (2009): A description of pelagic zooplankton in the large lakes of the Todzha Depression (Bolshoi Yenisey River Basin, Tuva). *Inland Water Biology* 2 (1): 50–58.

Empfohlene weiterführende Literatur

- ARNDT, H., DIETRICH, D., AUER, B., CLEVEN, E.J., GRAFENHAN, T., WEITERE, M., MYLNIKOV, A.P. (2000): Functional diversity of heterotrophic flagellates in aquatic ecosystems. In: *The Flagellates* (eds. B.C. LEADBEATER, J.C. GREEN), 240–268. London: Taylor & Francis, Chpt. 12.
- FENCHEL, T. (1987): *The Biology of Free-Living Phagotrophic Protozoists*. Berlin, Heidelberg, New York: Springer, 197.
- HUTCHINSON, G.E. (1967): *A Treatise on Limnology*. Vol. 2. New York: John Wiley & Sons, 1115.
- REYNOLDS, C.S. (1997): Vegetation processes in the pelagic: A model for ecosystem theory. Book Series “Excellence in Ecology”, Vol. 9. Ecology Institute, Oldendorf/Luhe, 371.
- REYNOLDS, C.S. (2006): *The Ecology of Phytoplankton*. Cambridge University Press, 535.
- RIGLER, F.H., PETERS, R.H. (1995): *Science and Limnology*. Book Series “Excellence in Ecology”, Vol. 6. Ecology Institute, Oldendorf/Luhe, 239.
- SALCHER, M.M. (2014): Same same but different: Ecological niche partitioning of planktonic freshwater prokaryotes. *Journal of Limnology* 73 (1s): 74–87.

VOIGT, A.C.E. (2008): Theorien synökologischer Einheiten – Ein Beitrag zur Erklärung der Uneindeutigkeit des Ökosystembegriffs. Dissertation, TU München, 248.
WESENBERG-LUND, C. (1939): Biologie der Süßwassertiere. Wien: Springer, 820, Nachdruck 2013.

Die Autoren:
PROF. DR. WALTER GELLER
Department Seenforschung

Helmholtz-Zentrum für Umweltforschung UFZ
Wackerstr. 20
79108 Freiburg
walter.geller@ufz.de

PROF. DR. MICHAEL HUPFER
Abteilung Ökohydrologie und Biogeochemie
Leibniz-Institut für Gewässerökologie und Binnenfischerei
Müggelseedamm 301
12587 Berlin
hupfer@igb-berlin.de