

Die Blaualgen

Die Blaualgen wurden als systematische Gruppe zuerst von Wallroth 1833 in seiner »Flora cryptogamica Germaniae« unter dem wissenschaftlichen Namen Myxophyceae (»Schleimtange«) zusammengefaßt, dabei allerdings in anderem Sinne verstanden als heute. Spätere Benennungen wie Kützing's Gloeosiphaceae (»Gallertschläuche«), Rabenhorst's Phycochromophyceae (»Phycochromalgen«), Sachsens Cyanophyceae (»Blaualgen«) und Cohns Schizophyceae (»Spaltalgen«) weisen auf verschiedene Charaktere hin, die der Organismengruppe mehr oder weniger eigentümlich sind. In der Algenkunde hat sich die Bezeichnung Cyanophyceae bzw. Cyanophyta eingebürgert, weil sie als parallele Wortbildung zu Chloro-, Rhodo- und Phaeophyceae oder -phyta praktische Vorteile bietet.

Die Blaualgen sind ein »uralter« Organismenstamm. Wahrscheinlich sind sie die ältesten grünen Organismen, die auf der Erde leben, phylogenetisch die ursprünglichste, undifferenzierteste »Algen«-gruppe, die wir kennen, Relikte (»Archaiophyten«) einer präkambrischen photoautotrophen Vegetation. Für diese Ansicht spricht, daß sie eine in sich geschlossene, von anderen Algen scharf abgegrenzte, systematische Einheit darstellen. Trotz ihres relativen Reichtums an Formen und ihrer weltweiten Verbreitung besiedeln sie bevorzugt Grenzbiotope, d. h. Standorte extremer ökologischer Konstitution. Bestimmte rezente *Schizothrix*-Formen sind schon vor 500 Millionen Jahren wesensgleich aufgetreten; kalkabscheidende Blaualgen haben vor mehr als einer Milliarde Jahren gelebt. Kürzlich sind in den präkambrischen Stromatolithenschichten Südafrikas »Kugelalgen« entdeckt worden, deren chemische Analyse zum Nachweis von Abbauprodukten des Chlorophylls geführt hat. Somit kommen die Blaualgen oder wenigstens Lebewesen eines vergleichbaren Organisationstyps auf das respektable Alter von 3 bis 4 Milliarden Jahren.

Die Blaualgen zeichnen sich durch ihr protokaryotisches Gestaltungsniveau, das völlige Fehlen begebelter Entwicklungszustände, die dadurch bedingte eigentümliche Art der Bewegung sowie das spezifische Muster der Farb- und Reservestoffausstattung vor allen anderen Algen aus. Auch die relative Kleinheit ihrer Zellen ist ein charakteristischer Zug. Manche ihrer Formen, die sogenannten »Ultraplankter« oder »µ-Algen«, lassen sich lichtmikroskopisch nur schwer oder gar nicht von Bakterien unterscheiden, mit denen sie im Grundbauplan, in der Gestalt und Teilungsweise der Zellen übereinstimmen. Bakterien und Blaualgen werden deshalb häufig als Schizophyta (»Spaltpflanzen«) in einer systematischen Kategorie zusammengefaßt. Angesichts der Schwierigkeiten, vor denen die taxonomische Analyse der »merkmalsarmen« Protokaryobionten steht, entspricht es unseren heutigen Kenntnissen am besten, wenn Bakterien und Blaualgen als selbständige Abteilungen auf der Stufe des protokaryotischen Gestaltungsniveaus betrachtet werden.

Zellbau und Zellformen

Der Protoplast der Blaualgen ist nicht in Zytoplasma und Zellkern differenziert. Die hohlkugelige bis -zylindrische, stark gefärbte Rindenschicht, das Chromatoplasma, umschließt das blasse oder farblose Zentroplasma. Das Elektronenmikroskop zeigt, daß meist parallel zur Zellwand ausgerichtete Lamellensysteme (Thylakoide), auf denen die Assimilationspigmente liegen, zusammen mit Cyanophycinkörnchen und interlamellären Granula das Chromatoplasma aufbauen, während das Zentroplasma sich in der Hauptsache aus linearen, hochgeordneten DNS-Elementen (»Chromatinapparat«), Ribosomen und Volutinkörnchen zusammensetzt.

Thylakoide und DNS-Elemente nehmen Stellen und Funktionen der Plastiden bzw. des Kernes ein; sie sind nicht durch eine besondere Membran vom Grundplasma abgegrenzt. Das Grundplasma ist gelartig, hat keine Zellsafträume (Vakuolen) und zeigt weder Plasmaströmung noch Brownsche Molekularbewegung. Unter gewissen Bedingungen zerklüftet es sich und bildet unregelmäßig geformte, stickstoffhaltige Räume (Gasvakuolen, Pseudovakuolen), die den Zellen das Aufsteigen an die Wasseroberfläche ermöglichen (Wasserblütenbildung). Eine Zytoplasmamembran (Plasmalemma), die an der Zellteilung, Zellwand- und Thylakoidbildung beteiligt ist, schließt es gegen die Zellwand ab. Die Zellwand selbst ist vierschichtig: Die beiden Innenlagen sind am Aufbau der Längs- und Querwand beteiligt. Bei der Querwandbildung wachsen die beiden Innenlagen irisblendenartig ein. Die dem Plasmalemma unmittelbar anliegende Zellwandschicht besteht chemisch aus wechselnden Mengenverhältnissen von Aminosäuren und -zuckern. Sie prägt die Gestalt der Zelle. Oft sind die Zellwände sehr dick: Schleim aus umgewandelter Zellwandsubstanz und aus dem Zytoplasma, durch Schleimporen ausgeschieden, hüllt die Zellen ein. Bei den fadenförmigen Hormogonien ist die gesamte Zellreihe von einem hohlzylindrischen, festen, gelartigen Zylinder, der Scheide (Vagina), umschlossen. Als gemeinsame Wandbildung aller Zellen ist sie meist geschichtet und fibrillär strukturiert. Trotzdem besitzt die Zellreihe innerhalb der Scheide

weitgehende Selbständigkeit: Sie kann die Scheide sprengen und verlassen.

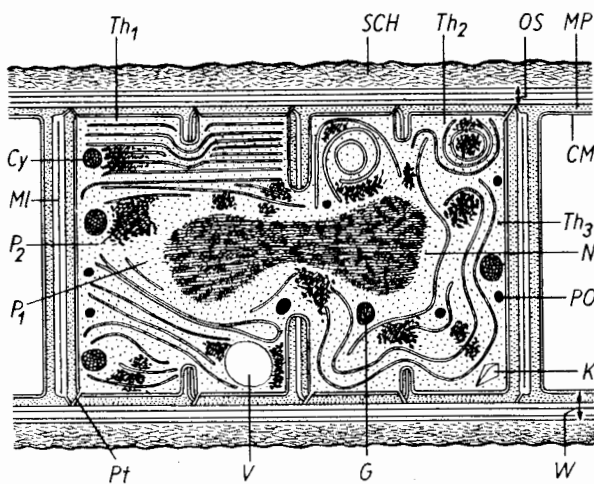
Bei den meisten Blaualgen ist die Zellform einfach und unmittelbar von der Kugel (überwiegend bei Chroococcalen) oder vom Zylinder (häufiger bei Hormogonien) ableitbar. Sind die Zellpole zugespitzt (*Dactylococcopsis*), so ähnelt die Zelle einer Spindel. Wie offene Ringe sehen die Zellen der systematisch isolierten Gattung *Gomontiella* aus. Die Grundgestalt wird stärker deformiert, wenn der wachsende Protoplast in feste Scheiden eingezwängt ist (z.B. *Hapalosiphon*, *Fischerella*). Die Zellen der festsitzenden Arten sind polarisiert: Der basale Zellpol wird zur Haftscheibe, der distale Zellpol zum Organ der Zellvermehrung (*Dermocarpa*, *Chamaesiphon*).

Färbung

Der lebende Protoplast ist praktisch niemals rein grün: Blaugrüne, spangrüne, violette bis rötliche, purpur- bis braunrote, braune und olivgrüne Farbtöne herrschen vor. Bei Mangel an Stickstoff, Phosphor und anderen Nährstoffen, auch unter extremen Lichtbedingungen, treten gelbliche, unter dem Einfluß von Schwefelwasserstoff gelbgrüne oder blaßbläuliche Färbungen auf. Die wichtigsten Pigmente sind: Chlorophyll a, die Phycobiline (Chromoproteide) C-Phycocyan, Allophycocyan und C-Phycocerythrin, das Karotin β -Carotin sowie die Xanthophylle Echinenon, Myxoxanthophyll, Canthaxanthin, Oscillaxanthin, Zeaxanthin, Cryptoxanthin und Aphanizophyll. Ihr Mengenverhältnis ändert sich unter dem Einflusse ökologischer Faktoren und im Verlaufe der Entwicklung, so daß Farbabstufungen und -abänderungen bei ein und derselben Sippe beobachtet werden können. Es gibt Sippen, die stets rein blaugrün sind und höchstens unterschiedliche Grade der Farbstoffverarmung zeigen können (z.B. *Oscillatoria nigra*, *Oscillatoria splendida*, mehrere *Anabaena*-Arten). Andere sehen nie rein blaugrün aus, sondern erscheinen stets durch nichtgrüne Pigmente getönt (z.B. *Phormidium autumnale*, *Oscillatoria princeps*). Die Protoplasmafärbung wird häufig durch gefärbte Gallerthüllen und Scheiden modifiziert. Kräftigbraune Scheiden können die blaugrüne Protoplastenfärbung überdecken. Auch die Hüllenfärbungen, die zwischen gelben, braunen, rötlichen, violetten und blauen Tönen variieren, werden gewöhnlich durch ökologische Faktoren wie Licht, Austrocknung, Wasserstoffionenkonzentration und Chemismus des Milieus stark beeinflusst.

Beim Vergleich mit anderen Algengruppen erweist sich das Spektrum der Protoplasten- und Bestandsfärbungen bei Blaualgen als auffällig breit. Es ist auch breiter als das der mit dieser Gruppe verwandten geltenden Bakterien, bei denen die Bestandsfärbungen zur Artbestimmung herangezogen werden.

Schematisierter Schnitt durch eine Blaualgenzelle vom *Phormidium*-Typ. CM Zytoplasmamembran, CY Cyano-phycinkörper (?), G Granula unbekannter Art, K Kristall, MI Mittellamelle, Mp Mucopolymerschicht der Zellwand, N Chromatin, OS Oberflächenschicht der Zellwand, P₁ strukturarme Plasmagrundsubstanz, P₂ Ribosomen und Polysomen, PO Polyphosphatkörper, Pr eine Pore der Porenreihe der Zellwand, SCH Schleimhülle (Scheide), Th₁ Thylakoidstapel, Th₂ konzentrisch angeordnete Thylakoide, Th₃ einzelnliegende Thylakoide, V Vakuole, W Zellwand (nach Metzner)





1 Bewegungsschema in der Flocke von *Aphanizomenon flos-aquae*, 2 häufige Flockenformen (nach Schwabe)

Bewegung

Die meisten Blaualgen sind unbeweglich; amöboide oder durch äußere Organellen (Geißeln, Zilien) verursachte Bewegungsweisen sind unbekannt. Trotzdem sind charakteristische Eigenbewegungen von Einzelzellen bzw. von Trichomen, Trichomstücken oder Hormogonien nachgewiesen. Unstet ruckend und richtungslos verändern viele *Chroococcales* und überhaupt Einzelzellen, aber auch Trichomfragmente und Hormogonien ihren Ort. *Nostocaceen* und *Pseudanabaena*, auch die Hormogonien anderer Familien gleiten (»kriechen«) in Richtung ihrer Längsachse, wobei Geschwindigkeiten um $2\ \mu\text{m/s}$ erreicht werden. Bei *Oscillatoriaceen* ist die Gleitbewegung mit einer Rotation um die Längsachse des Trichoms verknüpft, wodurch Geschwindigkeiten um $5\ \mu\text{m/s}$ erzielt werden. Die Trichome können vorwärts und rückwärts gleiten; dabei kehren sie ihre Richtung nach einer deutlichen Brems- und Ruhezeit von gewöhnlich 5 bis 10 s um. Nackte *Oscillatoriaceen*-Trichome pendeln quer zur Längsachse, so daß Schängelbewegungen entstehen. Die Ursachen der verschiedenen Bewegungsweisen sind noch nicht völlig bekannt. Die Bewegungsweisen können die Aggregationsformen und Bestandsstrukturen prägen. So stellt eine Flocke von *Aphanizomenon flos-aquae*, der in unseren Seen und Teichen wasserblütenbildenden Sichelalge, ein in sich bewegtes System von Trichomen dar, die sich in Richtung ihrer Längsachse bewegen. Dabei nehmen die Geschwindigkeiten nach dem Bestandsinneren ab, und die an den Außenmängeln des Bestandes gegenläufigen Bewegungen verhalten sich in ihren Geschwindigkeiten etwa wie 2:1. Bewegungsspiel und Lagergestalt sind folglich ursächlich verbunden.

Zellvermehrung und Fortpflanzung

Läßt man einige wohl nur ungenügend untersuchte Flagellatengruppen beiseite, so sind die Blaualgen die einzige Abteilung im Pflanzenreich, in der neben der Zellvermehrung durch Zellteilung nur ungeschlechtliche Fortpflanzungsvorgänge nachgewiesen werden konnten.

Die Zellvermehrung

Die Zellteilung der Blaualgen ist eine Plasmotomie, d. h. eine äquale Zweiteilung durch Furchung. Das Plasmalemma faltet sich zusammen mit der Zellwand ein und durchschnürt zentripetal, sich irisblendenartig zwischen die entstehenden Tochterprotoplasten schiebend, zunächst das Chromatoplasma, dann das Zentroplasma. Zur Spindel- und Chromosomenbildung kommt es nicht: Die Plasmotomie ist keine Mitose. Die DNS-Elemente werden auf die Tochterzellen verteilt. Teilen sich nur das Plasmalemma und die inneren Zellwandschichten, die äußeren dagegen nicht, dann bleiben die Tochterzellen untereinander verbunden. Durch Ineinanderschachteln und Verschleimen der äußeren Zellwandschichten entstehen Zellverbände (Zoenobien).

Gewöhnlich folgt jeder Zweiteilung ein Wachstumsprozeß, der die Tochterzellen zur Ausgangsgröße zurückführt. Ist dieses Wachstum jedoch jeweils dem zweiten, dritten oder höheren Teilungszyklus zugeordnet, so wird die Mutterzelle in eine größere Zahl von kleineren Zellen zerlegt. Bei *Merismopedia* und *Gomphosphaeria* z. B. wachsen die Tochterzellen erst nach Erreichen des Vierzellstadiums, bei *Chroococcus turgidus* erst nach dem Achtzellstadium. Die Folge einer extremen Steigerung der Teilungsfrequenz ohne Wachstum ist die Nanozytenbildung, die für viele *Chroococcales* charakteristisch ist (z. B. *Aphanothece caldariorum*). Auch bei der thermophilen Hormogonale *Mastigocladus lamellosus* sind nanozytenartige Zerfallsteilungen beobachtet worden.

Die ungeschlechtliche Fortpflanzung

Erfolgen die Zellteilungen innerhalb eines besonderen, durch Größe und Stellung im Zellverband auffallenden Sporangiums (Aplanogonidangiums) und in hoher Zahl, dann sprechen wir von Endosporen-(Endogonidien-)bildung. Sie ist die für die Chamaesiphonales charakteristische Form der ungeschlechtlichen Fortpflanzung. Die Endosporen sind anfangs oft nackt, z. Z. der Reife aber stets behäutet. Sie entweichen durch einen Porus in der Sporangiumwand.

Die Endosporenbildung zeigt recht verschiedenartige Aspekte. Bei *Chroococcidiopsis kashaii* teilt sich die Mutterzelle in 2, 4 oder 8 sekundäre Sporangien, die sich behäuten und heranwachsen, worauf ihr Inhalt in Sporen zerfällt. Bei *Pleurocapsa fuliginosa* entstehen die Sporangien aus den Endzellen

mehrröhiger, bei *Endonema* aus jenen einreihiger polarisierter Fäden. Der polarisierte Zellkörper von *Chamaesiphon* sitzt mit seinem vegetativen Fußteil fest. Der apikale Pol wächst lang aus und wandelt sich in ein Sporangium um. Der Scheitel der Zelle reißt auf. Die verbleibende Wand des geöffneten Sporangiums, die Pseudovagina, hüllt den offenen, reproduktiven Abschnitt des Sporangiums ein, in dem durch Querteilung in basipetaler Folge kleine Sporen abgeschnürt werden. Man nennt sie, da sie scheinbar exogen entstehen, Exosporen.

Die Hormogonienbildung

Hormogonien sind sehr kurze oder längere, wenig differenzierte, einreihige, sich aktiv bewegende Trichomstücke. Wenn sie in Richtung ihrer Längsachse »kriechen«, teilen sich ihre Zellen nicht. Erst im Prozeß der »Keimung« erlangen sie ihre Teilungsfähigkeit wieder. Sie dienen der Verbreitung der Art. Sie können sich direkt durch einfache Trennung benachbarter Fadenglieder aus dem Verband lösen (*Nostoc*, *Gomontiella*) oder an interkalaren Heterozysten (»Trennzellen«) abbrechen (*Nostoc*, *Anabaena*). Bei *Oscillatoria rubescens* sterben einzelne oder mehrere dazwischenliegende Zellen, die sogenannten Nekriden oder Spaltkörper, ab und ermöglichen das Freiwerden der Hormogonien. Schließlich können auch Keimlinge von Dauerzellen die Eigenschaften von Hormogonien (*Nostoc punctiforme*) annehmen.

Die Zellfäden der scheidenlosen *Oscillatoria*-Arten werden als Dauerhormogonien aufgefaßt: Die bewegliche Fortpflanzungsphase ist zur vegetativen Dauerphase geworden. Ihre Zellen sind allerdings teilungsfähig.

Die Gonidienbildung

Gonidien sind Fortpflanzungszellen, die ohne besondere vorhergehende Teilungen, einfach durch Fragmentation kolonialer oder fädiger Zellverbände, entstehen. Bei *Plectonema* können einzellige Hormogonien gebildet werden, die dann als Gonidien zu bezeichnen wären.

Fortpflanzungskörper mit Dauerorgancharakter

Einige Stigonemataceen, Scytonemataceen und Rivulariaceen bilden Hormozysten (»Sammeldauerzellen«) aus, d. h. Hormogonien, die sich durch ihren Reichtum an Reservestoffen und den Besitz einer dicken, verfestigten Scheide als Dauerorgane erweisen. Bei der Keimung streckt sich der Faden und beginnt sich zu teilen.

Aus vegetativen Zellen können unter besonderen äußeren Bedingungen Dauerzellen (Akineten) entstehen. Dabei schwellen die Zellen, reichern im Protoplasten Reservestoffe an, die Assimilationspigmente schwinden, und dicke, widerstandsfähige Zellwände bilden sich aus. Im Plasma treten vermehrt Cyanophycinkörnchen auf. Dauerzellen sind vor allem bei Nostocaceen und Rivulariaceen ver-

breitet. Bei *Nostoc* können die meisten Zellen des Fadens zu Dauerzellen werden, bei *Anabaena* liegen sie den interkalaren Heterozysten beiderseitig an. Ist die Heterozyste endständig, wie bei gewissen *Cylindrospermum*-Arten, dann tritt nur eine proximale Dauerzelle hinzu. Vielfach zieht die Bildung einer Dauerzelle die Umwandlung benachbarter vegetativer Zellen in weitere Dauerzellen nach sich (*Anabaena oscillarioides*). Sie können durch Verquellen der Zellwand (*Nostoc ellipso sporum*), durch Aufreißen der Zellwand (*Nostoc punctiforme*) und durch Öffnen mittels Deckels (*Anabaena flos-aquae*) auskeimen.

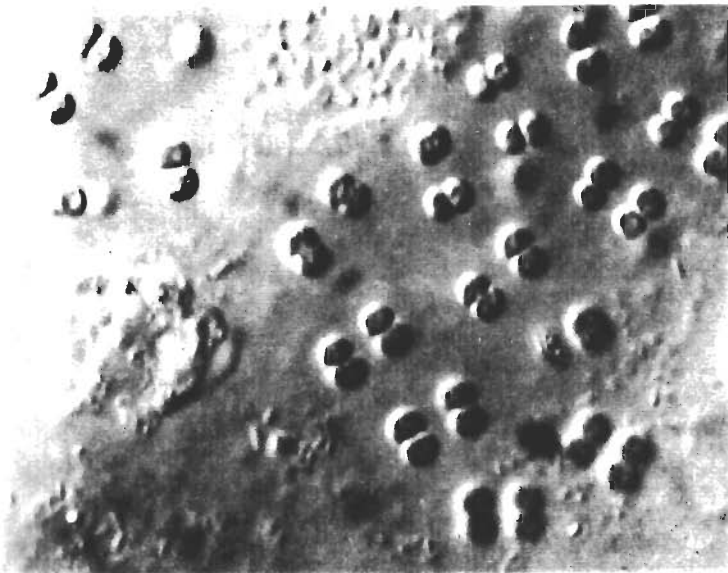
Dauerzellartige Bildungen werden auch von *Gloeocapsa alpina*, *Gloeocapsa sanguinea*, *Gloeocapsa kützingiana*, *Siphononema* und *Cyanophanon* angegeben.

Wie tote Zellen wirken im Lichtmikroskop viele Heterozysten (»Grenzellen«), da ihr plasmatischer Inhalt homogen ist und ihre Farbstoffe bis auf geringe Reste abgebaut zu sein scheinen. Auch bei ihnen wird die Zellwand verstärkt; sie ist außen meist glatt. Die inneren Ausmündungen der Tüpfelkanäle, durch die die Verbindung mit den Nachbarzellen hergestellt wird, springen in das Zellinnere vor und sind innen oft durch ein Cyanophycinkörnchen verschlossen. Das Elektronenmikroskop zeigt, daß sie reich an Plasma sind, ihre Verbindungsfäden (Plasmodesmen) zu den Nachbarzellen entwickelt haben und zahlreiche, blasig aufgetriebene Thylakoide besitzen. Die Heterozysten können einzeln, in Paaren oder in Ketten entstehen und auskeimen. Sie finden sich in natürlichen Algenherkünften in artspezifisch weitgehend bestimmter Form und Anordnung und stellen ein wichtiges taxonomisches Merkmal dar. Sie sind nur bei hormogonalen Blaualgen vorhanden. Ihre Funktion (Stickstoffbindung?) ist immer noch umstritten.

Zell- und Trichomverbände

Die kleinste lebensfähige Einheit eines Blaualgenbestandes ist die einzelne Zelle. Ist ihre Grundform kugelig, so können Teilungsprozesse, bei denen sich die Teilungsprodukte nicht voneinander trennen, zur Bildung von Kleinkolonien oder Zoenobien führen. Bei *Microcystis* entstehen durch sich regellos in allen Richtungen des Raumes teilende Zellen, die in der Gallerte beieinander bleiben, Zellhaufen; bei *Entophysalis* teilen sich die Zellen meist in einer Richtung und formen unregelmäßig gekrümmte Zellreihen; bei *Merismopedia* und *Tetrapedia* teilen sie sich in 2, bei *Eucapsis* in 3 senkrecht aufeinanderstehende Richtungen und formen einschichtige Tafel- bzw. Paketkolonien. Hohlkugelige Kolonien zeichnen *Gomphosphaeria* aus.

Bei den Blaualgen mit zylindrischer Grundform führen die Teilungsprozesse zur Bildung von Zellreihen. Die Gesamtheit der Zellreihe samt Scheide



Aphanothece grevillei; die Zellen liegen in formlosen, schleimigen Lagern.

nennt man Faden, die Zellreihe allein Trichom. Dabei stehen die Zellen des Trichoms der Homogonalen durch Plasmodesmen miteinander in Verbindung. Die Trichome bzw. Fäden können sich verzweigen.

Scheinverzweigungen kommen bei Scytonemataceen und Rivulariaceen vor. Das in einer festen Scheide eingeschlossene Trichom wird an einer bestimmten Stelle, meist neben einer interkalaren Heterozyste, unterbrochen, die beiden Enden brechen seitlich aus der Scheide hervor und liefern 2 Seitenzweige (*Scytonema*-Typ). Oft entstehen die 2 Äste durch Bildung einer Trichomschlinge, die seitlich durchbricht und erst nachträglich reißt. Wächst nur ein Ende aus, so entsteht ein einziger Scheinast (*Tolypothrix*-Typ). Reißen die Schlingen nicht auf, so kommt es zu schlingenförmigen Fadenbildungen (*Kyrtuthrix dalmatica*). Wiederholt sich der Vorgang der Scheinastbildung an den Unterbrechungsstellen immer wieder und nur nach einer Seite, dann entstehen regelmäßig aufgebaute Lager (Rivulariaceen). Eine eigentümliche Art der Scheinverzweigung (V-Verzweigung) kennzeichnet die Gattung *Brachytrichia*. Das Trichom bildet eine V-förmige Schlinge, deren Spitzenzelle zu einem kurzen oder längeren seitlichen Trichomstück auswächst.

Echt verzweigt sind die Stigonematales. Querteilungen der Zellen lassen zwei-, mehr- und vielreihige Fadenverbände entstehen. Bei *Stigonema mammosum* wird der höchste Grad der Differenzierung erreicht. Die aufrechten, vielreihigen Trichome sind verzweigt und wachsen mit Scheitellzellen.

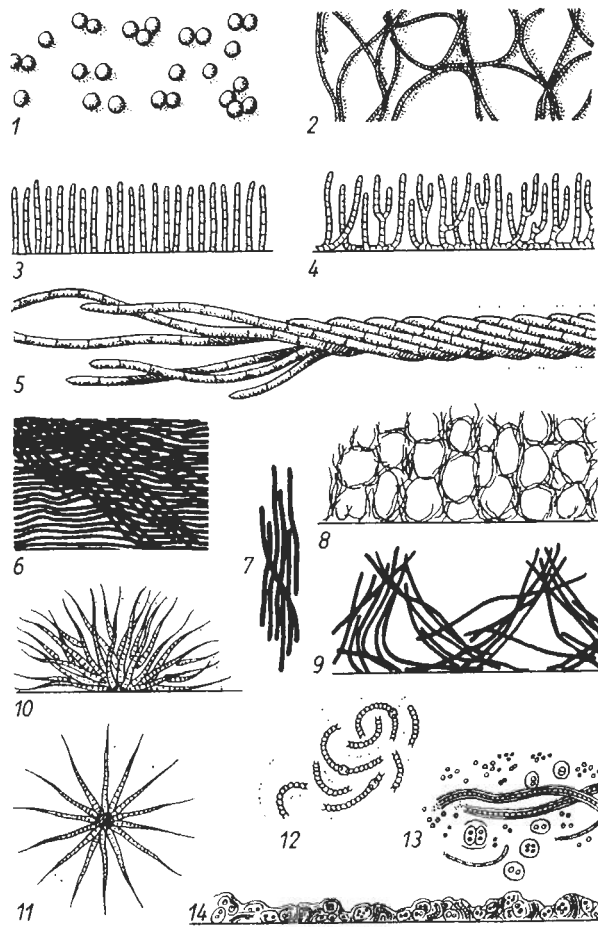
Zoenobien, Kleinkolonien, Trichome und Fäden können als einfache Zellverbandsstrukturen angesehen werden. Sie treten in der Natur zu höheren

Aggregationsformen, den Lagern, zusammen. Dabei spielen endogene, d. h. genetisch gesteuerte Faktoren wie Eigenbeweglichkeit der Trichome, ihre Orientierung zueinander, zur Unterlage und zum Lichte und ihre Einbettung in Schleim- und Gallertmassen eine strukturbestimmende Rolle. Sie lassen sich meist bereits mit dem bloßen Auge oder doch unter der Lupe erkennen. Eine Übersicht über die Lagerformen vermittelt die Abbildung (siehe unten).

Vorkommen

Die Blaualgen sind auf der Erdoberfläche weit und allgemein verbreitet. Überall, wo photoautotrophe Organismen leben, sind auch sie gegenwärtig. Ihre ökologische Potenz befähigt sie, gerade unter Grenzbedingungen des photoautotrophen Lebens sich besonders aktiv zu entfalten. An derartigen

Die Grundtypen der Lagerformen bei Blaualgen (schematisch). 1 Beschlag (*Chroococcus*), 2 Netz (*Plectonema*), 3 Rasen aus unverzweigten Fäden (*Cyanophanon*), 4 Rasen aus verzweigten Fäden (*Scytonema*), 5 Strang (*Microcoleus*), 6 Haut (*Phormidium*), 7 Bündel (*Aphanizomenon*), 8 Schwamm (*Scytonema*), 9 Verhau (*Oscillatoria*), 10 fest-sitzendes Polster (*Rivularia*), 11 planktisches Kugelpolster (*Gloiothrichia*), 12, 13 nostocoiden Einbettungen (*Nostoc*, Mischbestände), 14 Kruste (Mischbestände) (nach Schwabe)



Lebensstätten, wo die Konkurrenz anderer Pflanzen nahezu völlig fehlt, erweisen sich die Blaualgen als beherrschende Glieder der Vegetation.

Die meisten Blaualgen sind in ihren Lebensansprüchen vom Licht abhängig. In den Gewässern wird die Lichtstrahlung schnell absorbiert: In Seen sind in Tiefen um 10 m nur noch etwa 10 %, im Meere ist in Tiefen um 100 m nur noch etwa 1 % der Lichtintensität vorhanden. Trotzdem sind Vertreter der Gattung *Nostoc* noch in 4000 m tiefen Ozeanbecken gefunden worden. Auch die Qualität des Lichtes ändert sich mit zunehmender Tiefe: In den Dämmerzonen der Gewässer herrscht blaugrünes Licht vor. Hier verstärken Blaualgen die zum einfallenden Licht komplementären Farbstoffe, z. B. das Phycoerythrin, d. h., sie passen sich an die veränderten Lichtqualitäten an (chromatische Adaptation). Die meisten Blaualgenlager in den Tiefen der Gewässer sind daher rot oder violett gefärbt. Die roten Trichome von *Trichodesmium erythraeum* vermehren sich in den Tiefen des Roten Meeres, steigen auf und färben das Meerwasser rot. Vielleicht besitzt auch *Oscillatoria rosea*, die im Tiefenplankton unserer Seen vorkommt, die Fähigkeit der chromatischen Adaptation.

Die Assimilation erreicht bei Temperaturen um 65 °C ihre obere Grenze. In heißen Mineralquellen sind die Blaualgen die einzigen Besiedler, die Assimilationspigmente führen und bei Temperaturen bis etwa 75 °C aktiv lebensfähig sind. Sie können hier lebhaftgefärbte Algenteppiche entwickeln, die mehrere Zentimeter dick werden, da es keine Tiere gibt, die die Algenfäden abweiden, und da auch bakterielle Abbauvorgänge ganz gering sind. Typische Thermalalgen wie *Mastigocladus laminosus* und *Phormidium laminosum* sind praktisch weltweit verbreitet; sie finden sich sowohl im Abfluß des Karlsbader Sprudels als auch in den Thermen des Yellowstone-Nationalparks. Interessant ist, daß die thermophilen Blaualgen bei »niedrigen« Temperaturen unter 30 °C nicht wachsen.

Es gibt viele Blaualgen, die sehr tiefe Temperaturen ertragen können. So treten sie in der Antarktis unter den Bedingungen des extremen Wärmemangels (Temperaturen bis -88 °C) auf. Gelegentlich finden sich hier am Boden ausgebreitete *Nostoc*-Massen, die sich im Laufe längerer Zeiträume angehäuft haben und unter den gegebenen klimatischen Bedingungen nicht abgebaut werden können. Das Klima der Antarktis ist nicht nur durch extremen Wärmemangel gekennzeichnet. Geringe atmosphärische Feuchtigkeit sowie der Wechsel hoher sommerlicher Lichtintensität mit winterlicher Dunkelheit bewirken, daß die Zellen sogar während der Wachstumsperiode rhythmisch auftauen und einfrieren, ohne ihre Lebensfähigkeit einzubüßen.

Ähnlich ungünstig sind die Bedingungen in Lebensstätten wie den Tintenstrichvegetationen der Hochgebirge gemäßigter und tropischer Breiten sowie den endopedischen Beständen in Wüstenböden.

Massenentfaltungen von Blaualgen in Grenzbiotopen (nach Schwabe 1964, leicht verändert)

Extreme Bedingungen	Blaualgenvegetation
Hohe Temperatur	Thermalbiotope (Akrothermen, Thiothermen usw.)
Niedrige Temperaturen	Kryoseston (Firnfelder) Dauerfrostböden
Temporärer Wassermangel	Rieselstreifen (»Tintenstriche«, »Zitzensinter«) Endopedische Bestände in Trockensteppen und Wüsten Lomavegetation Krusten des Epilitorals (Spritzzonen)
Schwankungen der Elektrolytkonzentration	Farbstreifensandwatt Sinterzonen von Thermal- und Mineralgewässern Tirsbesiedlung Krusten des Epilitorals (Spritzzonen)
Ungewöhnliche chemische Faktoren	Mineralgewässer Abwässer Fumarolen Salzseen
Intensive Einstrahlung	Rieselstreifen (»Tintenstriche«, »Zitzensinter«) Lomavegetation (Garua- und Camanchaca-Vegetation) S-Amerikas Krusten des Epilitorals (Spritzzonen)
Sauerstoffmangel	Faulschlamm Thermalbiotope mit H ₂ S
Lichtmangel	Endopedische und endolithische Entfaltungen Höhlen? Dämmerzonen der Seen (dysphotische Zone)

Temperaturen und Wasserversorgung pflegen tagesperiodisch oder unregelmäßig derart zu schwanken, daß alle Lebensvorgänge zeitweilig unterbrochen werden. Die Blaualge *Scytonema myochrous* z. B. trocknet im Sommer völlig aus, lebt bei Befeuchtung wieder auf und beginnt zu wachsen, wobei sie auf dem felsigen Substrat mit bloßem Auge sichtbare, samtartig-dunkelbraune Flächen im »Tintenstrich« hervorruft. Typisch für feuchte Kalkfelsen

sind die leicht schleimigen Krusten, die von *Gloecapsa sanguinea*, *Gloecapsa alpina*, *Gloecapsa rupestris*, *Tolypothrix elenkinii*, *Aphanocapsa montana*, *Nostoc microscopium* und *Scytonema crustaceum* gebildet werden und dem Auge ein farbenprächtiges Bild roter, violetter, gelber, brauner und grüner Töne bieten.

Die Tatsache, daß Blaualgen in der Lage sind, unter ökologischen Extrembedingungen zu existieren, hat dazu geführt, ihnen gewisse physiologische Sonderleistungen zuzuschreiben. So glaubt man, daß ihre Fähigkeit, höchste oder tiefste Standorttemperaturen stoffwechselaktiv zu ertragen oder besonders widerstandsfähig gegen extreme und wiederholte Austrocknung – Herbarmaterial erwies sich noch nach 87 Jahren als lebensfähig! – zu sein, in der spezifischen Struktur bzw. Konfiguration der ihre Zellen aufbauenden Proteinmoleküle beruht. Daß die Blaualgen als Erstbesiedler kürzlich entstandener Landflächen, von Wüsten, Sanddünen, Steppen oder überhaupt Böden, denen anorganische Nährstoffe mangeln, erscheinen, beruht auf ihrer Fähigkeit, atmosphärischen Stickstoff zu binden. Dabei ist bemerkenswert, daß vor allem viele fädige Formen molekularen Stickstoff reduzieren können. Wahrscheinlich sind am Prozeß der N_2 -Fixierung obligonitrophile, in den Gallertscheiden der Blaualgen lebende Bakterien beteiligt. Zu den N_2 -Bindern gehören unter anderem Arten der Gattungen *Gloecapsa*, *Nostoc*, *Tolypothrix*, *Anabaena*, *Anabaenopsis*, *Cylindrospermum*, *Calothrix*, *Phormidium*, *Mastigocladus* und *Schizothrix*. In Japan wird der Stickstoffbinder *Tolypothrix tenuis* kultiviert und die Rohkultur dem Wasser der Reisfelder zugegeben. Ertragssteigerungen bis 120 % konnten erzielt werden. In ähnlicher Weise werden in Indien unfruchtbare Salzböden («Uzars») rekultiviert. 3 Jahre nach dem Ausbruch des Vulkans Krakatau im Jahre 1883 fanden sich auf der Aschen- und Tuffoberfläche gallertig-schleimige Lager von *Anabaena*, *Lyngbya*, *Symploca* und *Tolypothrix*. Auch unter den Erstbesiedlern der Vulkaninsel Surtsey, die 1963 vor der Südküste Islands entstand, befinden sich N_2 -bindende Blaualgen.

Es ist möglich, daß die N_2 -Bindung auch die Ursache für das Vorherrschen von Blaualgen im Plankton unserer Seen und Teiche in Zeiten ist, da der allgemeine Mangel an verwertbaren Stickstoffverbindungen die Entwicklung anderer Planktonalgen hemmt. Überhaupt haben Blaualgen an der phototrophen Produktion, der »Urproduktion« unserer Binnengewässer, einen erheblichen Anteil. Unter günstigen Bedingungen entfalten sich viele von ihnen so massenhaft, daß sie sichtbare Überzüge an der Wasseroberfläche, sogenannte »Wasserblüten«, bilden. Bei einigen Blaualgen wurde von dieser Eigenschaft der wissenschaftliche Artname abgeleitet, z. B. *Microcystis flos-aquae*, *Anabaena flos-aquae* und *Aphanizomenon flos-aquae* (lat. flos = Blüte; aqua = Wasser). Mehr als 40 verschie-

dene Blaualgen sind dazu besonders befähigt, da sich in ihren Zellen mit Stickstoff gefüllte Gasvakuolen entwickeln, die sie spezifisch leichter als Wasser machen. Die Wasserblütenbildung ist wirtschaftlich bedeutsam, bildet doch die in ihnen entwickelte Biomasse (pro ha 300 kg Trockensubstanz) die Nahrungsquelle für viele Wassertiere (Wasserflöhe!) und Bakterien. Fischteiche mit einer Wasserblüte von *Aphanizomenon flos-aquae* sind in der Regel sehr ertragreich. Durch Kalken und Düngung mit Superphosphat sucht sie der Fischwirt künstlich hervorzurufen. Sind solche Blaualgenmassen im Wasserkörper gleichmäßig verteilt, so spricht man von »Vegetationsfärbungen«: Die Flocken von *Aphanizomenon flos-aquae* können das Gewässer deutlich grün färben. Freilich können Wasserblüten auch negative Effekte hervorrufen. Vergiftungsfälle im Fischbestand und übler Geruch von Trinkwasser rühren oft von derartigen Massenentfaltungen her. Vielfältig sind die Beziehungen zwischen Blaualgen und anderen Organismen. In der Kieselalge *Rhizosolenia* lebt *Richelia intracellularis*; *Nostoc sphaericum* kommt in den sackartigen Ausstülpungen des Pilzes *Geosiphon pyriformis* vor; die farblose Grünalge *Gloeochara wittrockiana* beherbergt einen *Synechococcus*, *Chalarodora azurea* eine *Rhabdoderma*; *Glaucocystis nostochinearum* und *Cyanoptye gloeocystis* werden von einem *Nostoc* »bewohnt«. Auch in den Cryptomonaden (?) *Peliaina cyanea*, *Cyanophora paradoxa* und *Chroomonas gemma* sowie im Wurzelfüßler *Paulinella chromatophora* kommen blaualgenartige »Organellen« vor. Das Zusammenleben der verschiedenartigen Organismen miteinander heißt Syncyanose, das Konsortium selbst Cyanom und die endobiontischen Blaualgen nennt man Cyanellen. Die Erscheinung hat zu der Vorstellung angeregt, daß die Chromatophoren der höheren Pflanzen ursprünglich unabhängige Organismen waren, die in Zellen eingedrungen sind, sich als intrazelluläre Symbionten etabliert und schließlich in Organellen der Wirtszelle umgewandelt haben.

Besonders bekannt ist die Symbiose von Blaualgen mit Flechtenpilzen. Arten der Gattungen *Chroococcus*, *Gloecapsa*, *Nostoc*, *Calothrix*, *Scytonema*, *Stigonema*, *Rivularia* und *Dichothrix* sind hier zu nennen. In der Gallertflechte *Collema* und der Fadenflechte *Epebe* dominieren die Blaualgen und formen das Lager, in anderen Fällen dominieren die Pilze (z. B. *Placynthium*), so daß die Identifizierung der Blaualge (in diesem Falle *Dichothrix*) sehr erschwert wird. Die Alge, die an der Symbiose beteiligt ist, heißt Phykobiont (Gonidie), der Pilz Mykobiont.

Auch in höheren Pflanzen kommen Blaualgen vor. *Nostoc*- und *Anabaena*-Arten leben in den Atemhöhlen verschiedener Moose (*Blasia*, *Clavicularia*, *Anthoceros*); in den Höhlungen der Blattlappen des Wasserfarns *Azolla americana* findet sich *Anabaena azollae*, intrazellulär in den Wurzeln der Palmfarne

Cycas und *Zamia* *Nostoc punctiforme*. Auch *Gunnera* (Gallertkanäle des Rhizoms) und *Trifolium* (Wurzelknöllchen) beherbergen bestimmte *Nostoc*-Arten.

Über die Natur der verschiedenen Symbiosearten herrscht noch keine Klarheit. In einigen Fällen können Wirt und Blaualge getrennt und dann sogar besser leben, in anderen Fällen scheint der Wirt unter der Abwesenheit der Blaualge zu »leiden«. Vielleicht spielen die Assoziationen für die Stickstoffversorgung des Wirtes eine Rolle, da sich unter den endosymbiontischen Blaualgen viele Stickstoffbinder befinden. Die wirtschaftliche Bedeutung der Blaualgen ist gering. In China wird *Nostoc commune* var. *flagelliforme* (»Fa-Tsai«) als Proteinquelle für Mensch und Tier genutzt (einst von den

Azteken als »teacitlatl«). Heute spielen *Spirulina*-Massenkulturen eine Rolle bei dem Versuch, Algen als Proteinquelle industriell zu verwerten.

Das System

Das System der Blaualgen ist ein Provisorium. Die relative »Merkmalsarmut«, die Variabilität der taxonomisch bewerteten Merkmale, die Schwierigkeiten der Artabgrenzung und die Unsicherheiten in der Beurteilung der Evolutionsrichtungen angesichts des hohen Alters der Gruppe machen ein hierarchisches, natürliches System und damit eine befriedigende Ordnung der Formenmannigfaltigkeit vorläufig noch unmöglich. Unsere Darstellung folgt im wesentlichen den Vorstellungen Geitlers.

Abteilung Blaualgen, Cyanophyta

Ordnung Kugelblaualgentartige, Chroococcales

Die hier zusammengefaßten etwa 30 Gattungen bilden Lager in Form von Beschlägen, Krusten oder Einbettungskolonien, deren Einzelzellen untereinander gleichartig sind und nicht wirklich fadenförmig wachsen. Die meist kugeligen oder stäbchenförmigen Zellen sind nicht in Basis und Spitze differenziert und oft von einer schleimigen und geschichteten Membran umhüllt. Sie vermehren sich durch einfache Zweiteilung, die sich vielfach innerhalb der äußeren Membranschichten vollzieht, so daß die Hüllen ineinandergeschachtelt erscheinen. Endosporen, Exosporen oder Heterozysten sind unbekannt.

Familie Chroococcaceae

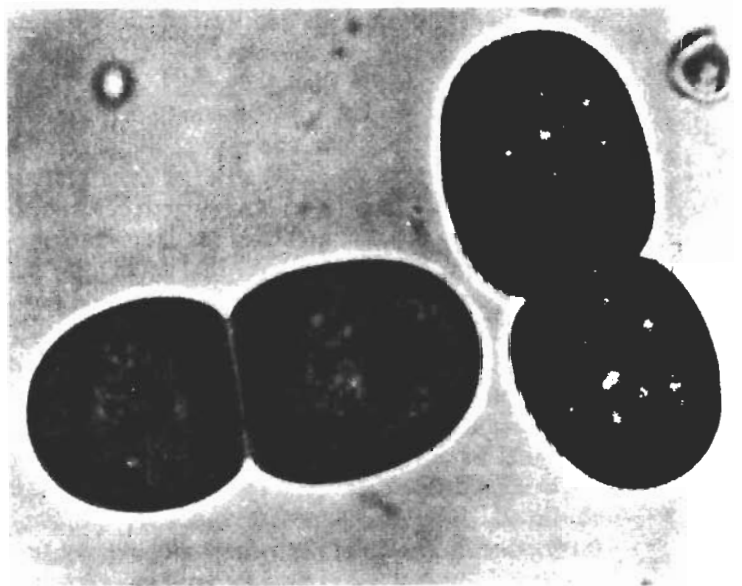
Die vor allem im Süßwasser verbreitete Familie enthält zahlreiche Vertreter des Seen- und Teichplanktons.

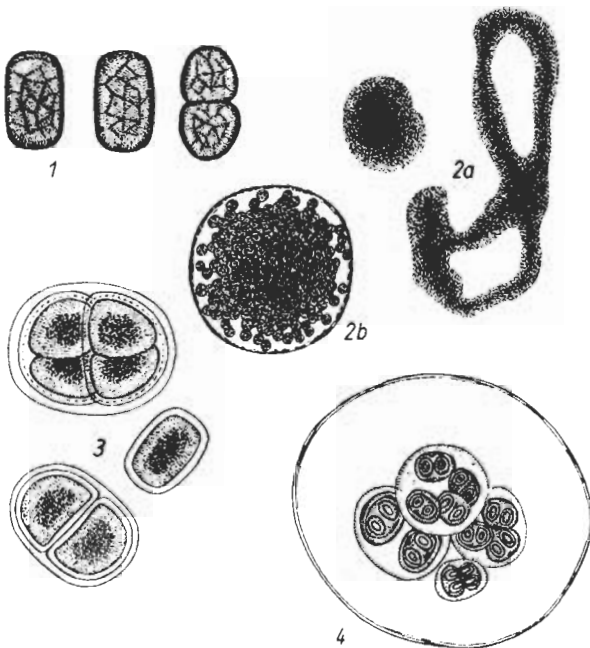
Die rund 20 Arten umfassende Gattung *Microcystis* ist kosmopolitisch verbreitet. Ihre Zellen sind in eine gemeinsame, strukturlose Gallerte eingelagert und formen netzartig durchbrochene Einbettungskolonien. Viele Arten sind typische Plankter in nährstoffreichen Gewässern. Hier treiben sie, besonders in der warmen Jahreszeit und zusammen mit Arten anderer Gattungen, frei an der Wasseroberfläche und rufen Wasserblüten hervor. Die bis über 1 mm großen Kolonien von *Microcystis aeruginosa*, *Microcystis flos-aquae* und die kleineren von *Microcystis viridis* werden dabei gelegentlich durch Wind und Wellenschlag an Seen- und Teichufer zusammengeschwemmt, so daß sich dort breite,

gelblichgrüne Säume bilden. Andere Arten, so *Microcystis ichthyoblabe* und *Microcystis toxica*, sind giftig für Fische und Rindvieh (Tränke!).

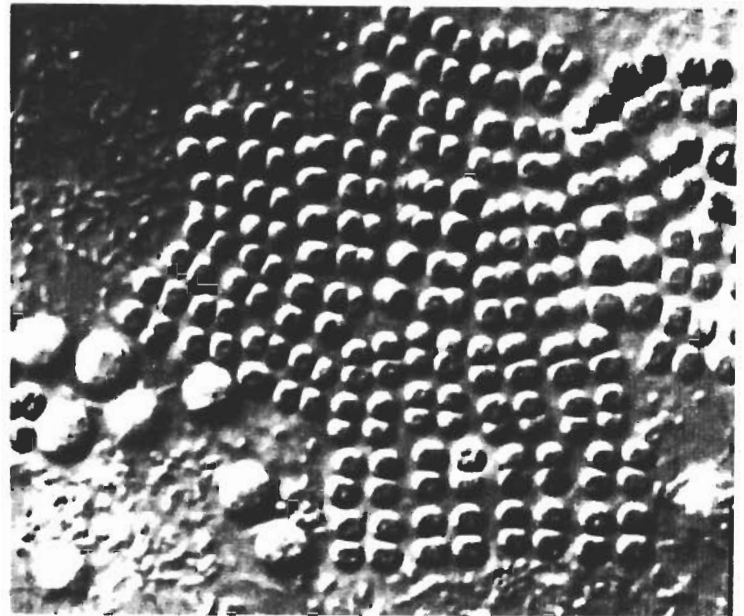
Auch unter den rund 25 Arten der Gattung *Chroococcus*, der Kugelblaualge, finden sich echte Plankter, so *Chroococcus limneticus*, der sogar im Brackwasser vorkommt. Die meisten Arten leben jedoch in der Uferregion der Seen, in Hochmooren (z. B. *Chroococcus turgidus*), Torfsümpfen und Thermen; andere überziehen feuchte Mauern oder Felsen (*Chroococcus rufescens*) mit ihren gefärbten Gallertlagern, in denen die Einzelzellen zu zweien, viere-

Synechococcus maximus aus Island, typische chroococcale Blaualge, deren Zellen von einer dünnen, farblosen Hülle umgeben sind.





Kokkale Blaualgen. 1 *Synechococcus aeruginosus*, 2 *Microcystis aeruginosa*, a Koloniehäbitus, b junge Kolonie. Zellen mit Gasvakuolen, 3 *Chroococcus turgidus*, 4 *Gloeocapsa ralfsiana* (nach Fott)



Das Teiltäfelchen (*Merismopedia punctata*) von Surtsey, dessen Einzelzellen durch gemeinsame Gallerte verbunden und in einschichtigen »Täfelchen« regelmäßig angeordnet sind.

oder mehreren in Kolonien mit dicht anliegenden, oft deutlich ineinandergeschachtelten Hüllen zusammenliegen.

Ausgedehnte epi- oder endopetrische Lager bilden viele der 40 Arten der Gattung *Gloeocapsa*, der »Gallertkapsel«. Wie bei *Chroococcus* umhüllt geschichtete, ineinandergeschachtelte, gefärbte Gallerte, die jedoch typisch blasig aufgetrieben ist, die kugligen Einzelzellen. *Gloeocapsa alpina* bildet an kalkberieselten Felswänden warzige, violette bis schwärzliche Krusten (»Zitzensinter«, »Tintenstriche«), *Gloeocapsa sanguinea* hingegen lebhaft rote, mit bloßem Auge sichtbare Gallertlager auf Silikat- und Kalkuntergrund.

Die regelmäßigen, flach tafelförmigen, gallertigen Kolonien von *Merismopedia*, dem »Teiltäfelchen«, finden sich am Grunde stehender oder fließender Gewässer und können bis über 1 mm groß werden; z. B. *Merismopedia convoluta*. *Merismopedia elegans* und *Merismopedia tenuissima* treten sekundär planktisch im Süß- und Brackwasser auf.

Familie Entophysalidaceae

Die meist kugligen oder ellipsoidischen Zellen wachsen fadenartig und fügen sich zu krustenförmigen Lagern zusammen. Sie bilden dabei aufrechte, radial angeordnete Reihen oder produzieren Schleimstiele. Planktische Formen sind nicht bekannt.

Die Einzelzellen der Krusten der Gattung *Entophysalis* erinnern mit ihren aufgeblähten Schleimhüllen

stark an die von *Gloeocapsa*. *Entophysalis granulosa* läßt die Wände der Uferfelsen der Binnenseen 20 cm über und unter der Wasserlinie braungestreift erscheinen. *Entophysalis deusta* färbt die im Flutbereich gelegenen Zonen heller Küstenfelsen schwarz. Sie kann in Formen auftreten, die Arten der Gattungen *Hyella* und *Scopulonema* ähneln.

Ordnung Rippenkapselartige, Pleurocapsales

In dieser etwa 20 Gattungen umfassenden Gruppe finden sich festsitzende, meist epiphytisch oder epipetrisch in stehenden und besonders fließenden, meist nährstoffarmen Gewässern lebende Formen, die sich von den Chroococcalen durch die Bildung von Endosporen unterscheiden. Die krusten- bis sohlenförmigen, pseudoparenchymatischen Lager sind aus *gloeocapsa*artigen Einzelzellen zusammengesetzt.

Familie Pleurocapsaceae

Die manchmal in Basis und Spitze differenzierten Zellen sind mit festen oder gallertigen Membranen umhüllt. Sie formen flache, krustenförmige Lager.

Die Gattung *Pleurocapsa*, die »Rippenkapsel«, umfaßt etwa 10 Arten. *Pleurocapsa cuprea* ist durch ihre kupferrotgefärbten Überzüge an Steinen in Gebirgsbächen leicht erkennbar; *Pleurocapsa fluvia-*

tilis bildet dicke, im Alter oft hohle Krusten aus kurzen Fäden. *Pleurocapsa fuliginosa* wächst an Küstenfelsen in der Ebberegion.

Familie Hyellaceae

Die typisch polarisierten Einzelzellen bringen Fäden mit Spitzenwachstum hervor, die sich verzweigen und pseudoparenchymatische, oft erhabene, halbkugelförmige Lager entwickeln.

Die Gattung *Hydrococcus*, die »Wasserkugel«, ist in schnellfließenden Gebirgsbächen zu Hause. Ihr anfänglich scheibenförmiges Lager setzt sich schließlich aus langen, aufrechten Fäden zusammen. *Hydrococcus rivularis* fällt durch kissenartige, höckerige, submerse Lager auf Steinen, an Wassermoose und Fadenalgen auf.

Bei der nahe verwandten Gattung *Xenococcus* bestehen die aufrechten Fäden nur aus 2 bis 4 Zellen, deren Endzelle deutlich vergrößert ist. Die dünnen, blau- bis olivgrünen Krusten von *Xenococcus rivularis* sind für kalkarme Mittelgebirgsbäche charakteristisch.

Die Arten der Gattung *Hyella* kriechen in Fäden auf steinigem Substrat oder auf Schneckenschalen; einige Fäden dringen in das Substrat ein. Die Einzelzellen sind in eine dicke, geschichtete, gallertige Membran eingehüllt. *Hyella fontana* lebt in kalkhaltigen Gebirgsbächen.

Ordnung Dermocarpales (Chamaesiphonales)

Die Dermocarpales sind eine relativ natürliche, 6 Gattungen umfassende Ordnung, die von den Chroococcales abgeleitet werden kann. Im Gegensatz zu diesen ist bei ihnen die einzelne Zelle stets deutlich in Basis und Spitze differenziert. Die Basis, mit der die Zelle untergetaucht auf Steinen oder größeren Algen festsetzt, ist meist als kurzer Gallertstiel ausgebildet. Die Einzelzelle wandelt sich mehr oder weniger vollständig in ein Sporangium um, das Endo- oder Exosporen hervorbringt. Die Sporen werden in der Regel durch Aufreißen oder Abschnüren des Spitzenteils des Sporangiums frei.

Familie Dermocarpaceae

Die polarisierten, meist einzelnlebenden Zellen sind vorwiegend auf anderen Algen im Meerwasser zu finden.

Bei den *Dermocarpa*-Arten entstehen die Endosporen durch sukzedane Zerteilung des in ein Sporangium umgewandelten Zellinneren. Die basale Zelle kann steril sein, im geöffneten Sporangium zurück-

bleiben und zu einem neuen Endosporangium werden. Die tütenförmige Wand des geöffneten Sporangiums wird Pseudovagina genannt. *Dermocarpa violacea* bildet ausgebreitete, rosenrote; *Dermocarpa prasina* polster- bis halbkugelförmige, blau- bis olivgrüne Lager auf anderen Meeresalgen.

Bei *Siphononema*, dem Scheidenfäden, führt der gleiche Teilungsmodus nur zu vegetativen Teilungsprodukten, die in der Pseudovagina verbleiben, ein mehrzelliges Lager bilden und schließlich aus der geöffneten Pseudovagina herauswachsen. Einzelne Zellen können sich aus dem Verband lösen und die Aufgabe von Sporen übernehmen. *Siphononema polonicum* kommt in Bergbächen vor, wo sie dicke, orange- bis rotbraune Krusten auf Steinen bildet.

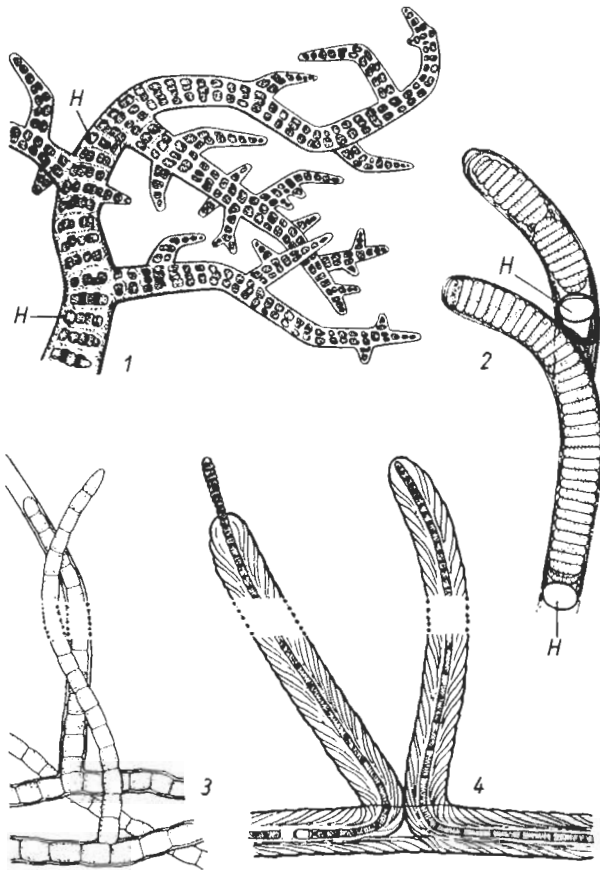
Familie Chamaesiphonaceae

Die polarisierten Zellen leben einzeln oder bilden Kolonien durch Exosporen, die mit der Mutterzelle verbunden bleiben. Sie leben vorwiegend epiphytisch oder epipetrisch im Süßwasser.

Die etwa 25 Arten der Gattung *Chamaesiphon*, der Zwergscheide, kommen vor allem in schnellfließenden Bächen untergetaucht auf Steinen, Moosen und Fadenalgen vor. Dabei können sie in solchen Massen gedeihen, daß die Bachbetten gefärbt erscheinen. Besonders bemerkenswert ist die Art der Fortpflanzung. Dabei wandeln sich die Zellen in Sporangien um und schnüren am apikalen Ende Ketten von Exosporen ab. Die entstehende Exospore kann sich am Rand der Pseudovagina niederlassen und festsetzen, selbst wieder eine Pseudovagina und Exosporen bilden und so stockwerkartige Zellschichten hervorbringen. Die Pseudovaginen sind bei *Chamaesiphon ferrugineus* durch Speicherung von ausgedehntem Eisenhydroxid rostrot gefärbt. Die gebildeten Krusten sind mit bloßem Auge sichtbar. Das gilt auch für die braunen, dünnen, einschichtigen Krusten von *Chamaesiphon fuscus*, einer Charakterart der katharoben Zone der Bäche.

Ordnung Schwingfadenartige, Oscillatoriales (Hormogonales)

Zu dieser großen, je nach Auffassung 13 bis 31 Familien umfassenden Gruppe werden diejenigen Blaualgen gerechnet, deren Lager aus ein- oder mehrreihigen Fäden gebildet werden. Dabei bestehen die Zellfäden (Filamente) aus der eigentlichen Zellreihe, dem Trichom, und der sie umhüllenden Scheide, der Vagina. Die Trichomzellen haben dünne, getüpfelte Zellwände und sind untereinander durch Plasmodesmen verbunden. Sie bilden morphologisch und physiologisch eine Einheit. Den Trichomen kann eine Scheide fehlen; sie sind dann »nackt«. Sie pflanzen sich durch Hormogonien oder



1 *Stigonema informe*, mehrreihige, unregelmäßig verzweigte Fäden mit seitlichen Heterozysten (H), 2 *Tolypothrix byssoidea*, Fadenstück mit unechter Verzweigung, 3 *Mastigocladus laminosus*, 4 *Scytonema myochrous*, unechte Verzweigung (nach Fott)

Tolypothrix spec. von Gran Canaria mit heller erscheinenden Grenzstellen, unterhalb deren sich die Fäden meist verzweigen.

Dauerzellen, selten durch Planokokken fort. Heterozysten werden hier und da, Sporen nur bei der marinen *Herpyzonema* entwickelt.

Familie Stigonemataceae

Ihre Vertreter bilden rasenartige oder filzig-schwammartige Lager, die aus gekrümmten, feinen, echt verzweigten Fäden bestehen. Die meist niederliegenden Hauptäste entwickeln oft Dauerzellen, die senkrecht aufsteigenden Seitenäste tragen Hormogonien. Die Grenzstellen liegen meist interkalar oder lateral. Die Familie ist weltweit verbreitet und bevorzugt saure Moorgewässer, feuchte Silikat- und Kalkgesteine sowie Thermen.

Die meist an Felsen und Mauern lebende Gattung *Stigonema* umfaßt rund 25 Arten. *Stigonema mammosum* entwickelt dunkelbraune, schwammige, bis 12 mm hohe amphibische Lager, während die von *Stigonema ocellatum*, einer typischen Hochmoorform, nur bis 3 mm hoch werden. Einige Arten bestimmen als Gonidien von Flechten (*Ephebe*) deren Erscheinungsbild.

Eine typische Thermalalge ist *Fischerella thermalis*, deren teppichartige, oliv- bis schwärzlichgrüne Lager bis 1 mm hoch werden.

Familie Mastigocladaceae

Die vor allem in Thermen verbreiteten Formen bilden häutige Gallertlager, die aus V-förmig scheinverzweigten Fäden bestehen. Die Äste treten als Hormogonien zwischen 2 benachbarten Zellen aus.

Mastigocladus laminosus ist in heißen Quellen weltweit verbreitet und entwickelt lederig-häutige, flach ausgebreitete, blaue bis blaugrüne Lager.

Familie Scytonemataceae

Auch hier sind die Fäden scheinverzweigt; die Äste treten meist in der Nachbarschaft von Grenzstellen aus. Die Fäden sind aus einzellreihigen Trichomen und Scheiden zusammengesetzt; sie laufen nicht in Schleimhaare aus.

Die Gattung *Tolypothrix*, der »Knäuffaden«, umfaßt etwa 20 Arten. *Tolypothrix tenuis* kommt untergetaucht an Wasserpflanzen, sowohl limnisch als marin, vor, *Tolypothrix byssoidea* lebt amphibisch an feuchten Felsen. *Tolypothrix lanata* fällt in stehenden Gewässern durch schwarze, büschelige, bis 2 cm lange Lager auf, *Tolypothrix cucullata* überzieht mit etwa 1 cm² großen, dunkel- bis braungrünen Polstern die faust- bis kopfgroßen Kalksteine in periodisch trockenfallenden Bergbächen.

Die Gattung *Scytonema*, der Lederfaden, bildet große, meist stark gebräunte, oft fellartige Lager



Rivularia atra, Bewuchs auf Steinen. Die auffällige Blaualge ist an der Wasserlinie der Meeresküsten weit verbreitet.

auf nassem, periodisch oder dauernd überschwemmtem Gestein. Die Scheiden ihrer paarig-scheinverzweigten Fäden sind parallel geschichtet und kaum dicker als die Fäden selbst. Besonders bekannt ist *Scytonema myochrous*, das Mäusefell, das auf feuchten Felsen an den schwärzlichen, in Richtung des herabfließenden Wassers ausgedehnten, streifigen Überzügen (»Tintenstrichen«) erkennbar ist.

Nur durch die auffälligen, trichterförmig-aufgequollen geschichteten Scheiden, die viel dicker als die Fäden selbst sind, unterscheiden sich die *Petalonema*-Arten von denen der Gattung *Scytonema*. *Petalonema alatum* entwickelt an nassen Felsen der Kalkgebirge etwa 1 cm große Lager mit vorn geröteten Fäden und innen gelbroten, außen farblosen Scheiden. *Petalonema crustaceum* besiedelt mit 1 cm dicken, dunklen Krusten stark verkalkte Tuffquellen.

Familie Rivulariaceae

Die immer einzellreihigen Trichome verzüngen sich meist zu verschleimenden Haaren. Frühzeitig polarisieren sich die Fäden in Spitze und Basis; die Spitze bildet das Haar, die Basis wird teilungsfähig und entwickelt oft Heterozysten. Aus der teilungsfähigen Mitte des Trichoms können Seitenäste entstehen. Die Trichome ordnen sich mehr oder weniger radiär an und formen festsitzende Halbkugelpolster oder pelagische Kugelpolster.

In stehenden und langsamfließenden, meist nährstoffreichen Gewässern fallen die Kugelpolster der Gattung *Gloeotrichia*, des Schleimigels, auf. *Gloeotrichia natans* sitzt anfangs als schmutzig-olivgrüne, meist 1 cm bis 1 dm große Gallertkugel an untergetauchten Wasserpflanzen fest, löst sich später ab und schwimmt an der Wasseroberfläche. Im Sommer entwickelt die kleinere *Gloeotrichia echinulata* griebliche Wasserblüten. *Gloeotrichia pisum* sitzt als harte, erbsengroße, schwärzlichgrüne Gallertkugel an Pflanzenteilen fest und löst sich nur selten ab.

Ähnliche Standorte bevorzugt die 20 Arten umfassende, nahverwandte Gattung *Rivularia*, die Bachflocke, die sich von *Gloeotrichia* nur durch das Fehlen von Dauerzellen unterscheidet. Die radial-strahligen, anfangs halbkugelig-polsterförmigen, später ausgebreitet-rasigen Gallertlager von *Rivularia haematites* verkalken stark, imprägnieren sich mit Eisenhydroxid, können 1 bis 3 cm dick werden, weisen Jahresschichten auf und kommen besonders in kalkreichen Bächen und Flüssen vor. Ungeschichtet und weniger stark verkalkt bleiben die höchstens 1 cm dicken Lager der rotbraunen *Rivularia rufescens* und der schwarzgrünen *Rivularia dura*. *Rivularia atra* ist auf Steinen, Holz und an Algen an der Wasserlinie der Meeresküsten weltweit verbreitet.

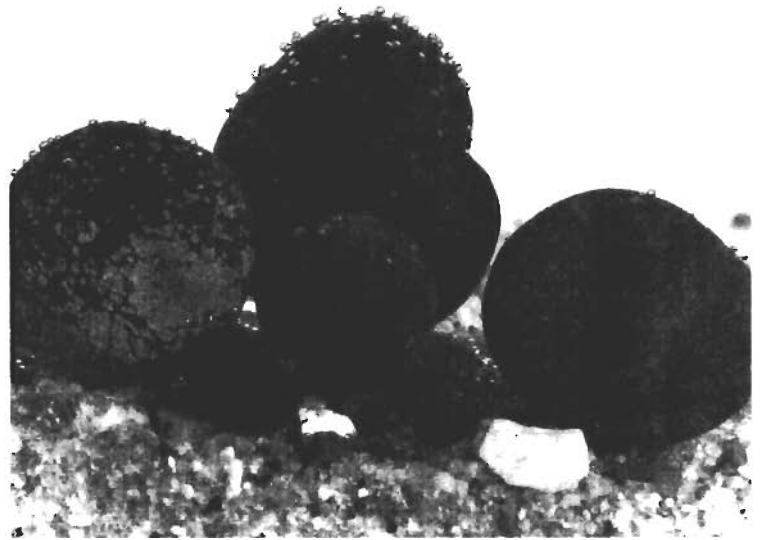
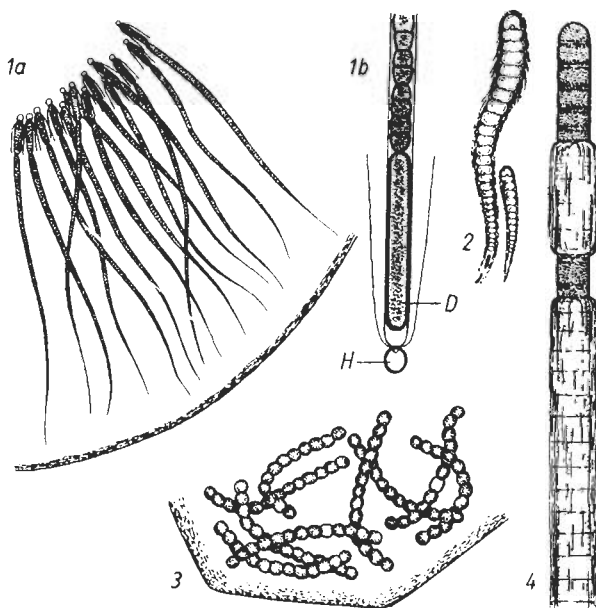
Die Trichome der 30 Arten umfassenden Gattung *Calothrix*, der Schönfaser, sind kaum verzweigt. Viele ihrer Arten sind thermophil, z. B. die besonders in Schwefelthermen blaugrüne Lager bildende

Calothrix thermalis. Temperaturen über 60°C erträgt *Calothrix calida*. Dünne, teilweise endopetrische, braunschwarze Krusten zeichnen *Calothrix parietina* aus, die in der Wellenschlagzone von Bächen und Seen, aber auch im Meerwasser lebt.

Familie Nostocaceae

In dieser Familie ist die Tendenz zur Gallertbildung sehr ausgeprägt, so daß oft große, mit bloßem Auge sichtbare Lager entstehen. Die Fäden sind einzellrig und fast stets unverzweigt, haben kugelige Grenzzellen und lagern, oft rosenkranzartig gewunden, in dicken, verquellenden Gallertscheiden. Haarbildung kommt nur bei *Aphanizomenon* vor. Die Typusgattung *Nostoc*, der »Schleimling« oder »Zittertang«, umfaßt rund 40 Arten, die ganz verschiedene Lebensstätten bewohnen. So kommt *Nostoc commune*, die »Sternschnuppe«, unter anderem an extrem trockenen Standorten, z. B. zwischen Ruderalpflanzen auf sonnenexponierten Schotterflächen, vor. Sein Lager ist dann blattartig-dünn und leicht bröckelig. Die Entwicklung zu gekröseförmigen, schwarzolivgrünen Lagern erfolgt meist nach gewittrigem Regen (»*Tremella meteorica nigra*«). Andere Arten, so *Nostoc zetterstedtii* oder *Nostoc kihlmannii*, können planktisch leben. Am Grunde der Seen (»epiphythmenisch«) siedeln die meist pflaumengroßen, glattberindeten Lager von *Nostoc pruniforme*, das regelrechte Entwicklungszyklen von planktischen Hormogonien über junge, epiphytische Lager bis zur benthischen, kugeligknolligen, olivgrünen, reifen »Seepflaume« durch-

1 *Gloeotrichia natans*, a Teil einer Kolonie, b Basalteil eines Fadens mit einer Heterocyste (H) und Dauerzelle (D), 2 *Calothrix parietina*, 3 *Nostoc commune*, Teil einer Kolonie, 4 *Lyngbya martensiana*, Faden mit fester Hülle (nach Fott)

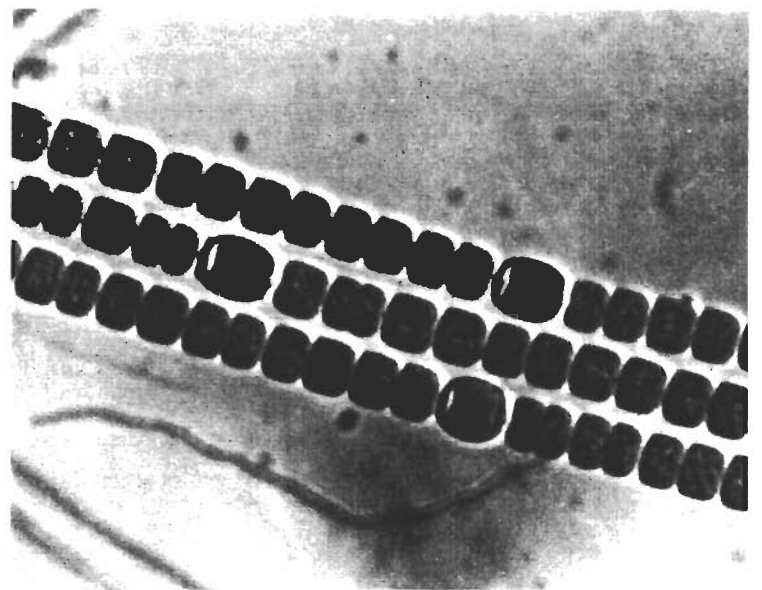


Die Wasserpflaume, *Nostoc pruniforme*, wächst am Grunde unserer Seen.

macht. Grobhöckerig »berindet« sind die bis 10 cm großen Lager von *Nostoc verrucosum*. *Nostoc sphaericum* lebt in den Höhlungen von Lebermoosen (Jungermanniales), *Nostoc punctiforme* in Wurzelknöllchen von *Cycas* und *Trifolium*. *Nostoc*-Lager können in sogenannte Gallertflechten umgewandelt werden.

Die Lager der rund 100 Arten umfassenden Gattung *Anabaena*, dem Schnurfaden, bestehen aus scheidenlosen, meist vereinzelt Fäden, deren Grenz- und Dauerzellen im Gegensatz zu denen von *Nostoc* nicht endständig sind. Oft entwickeln sie Wasserblüten, so *Anabaena flos-aquae*, deren mit bloßem Auge sichtbare Lager aus knäuelig verflocht-

Anabaena spec. von Gran Canaria in typischer »schnurfadenförmiger« Ausbildung mit Grenzzellen (Heterocysten)



tenen und oft mit Glockentierchen besetzten Fäden bestehen. Bei *Anabaena spiroides* sind die Fäden regelmäßig schraubig gewunden, bei *Anabaena elliptica* dagegen »schnurgerade«. Freien Stickstoff können viele *Anabaena*-Arten binden, z. B. *Anabaena cylindrica*, *Anabaena oryzae* – aus indischen Reisfeldern beschrieben – und *Anabaena variabilis*.

An Fichtennadeln erinnern die mit bloßem Auge sichtbaren und in nährstoffreichen Seen und Teichen massenhaft auftretenden Fäden von *Aphanizomenon flos-aquae*, der »Sichelalge«. Ihre Produktivität wird in der Teichwirtschaft durch Kalk- und Phosphatdüngung erhöht.

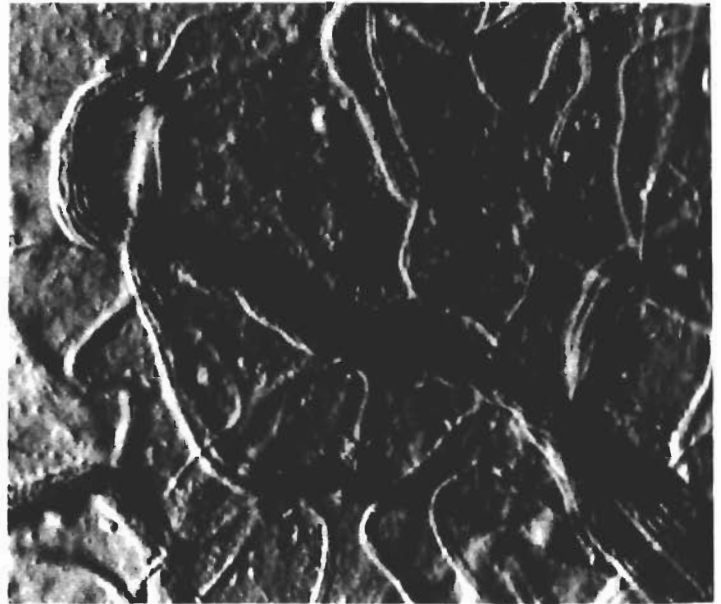
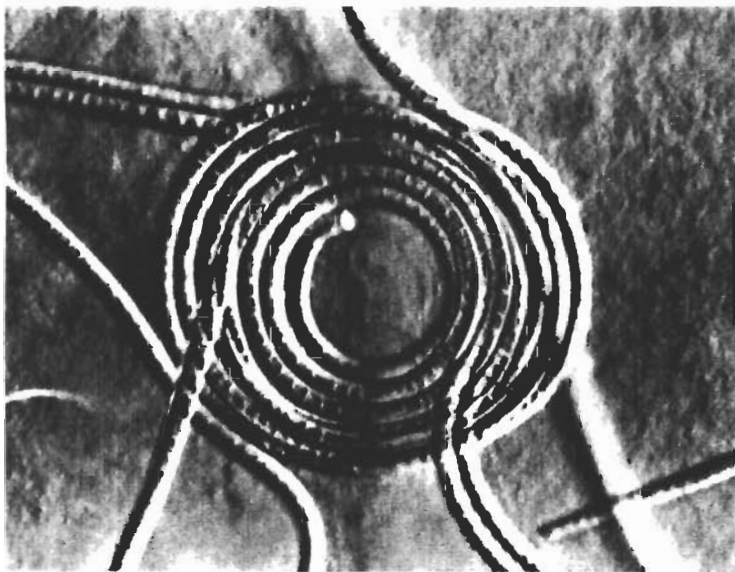
Die Knotenschnur, *Nodularia spumigena*, bildet in Teichen, aber auch im Salzwasser große, schaumige Massen. Eine Wasserblüte am Kleinen Jasmunder Bodden auf Rügen führte vor wenigen Jahren zu einem Entenmassensterben durch giftige Zersetzungsprodukte.

Familie Oscillatoriaceae

Die »Schwingfäden« bilden strang-, verhau- oder bündelförmige Lager aus unverzweigten, geraden Fäden, deren Zellen untereinander gleich oder bei denen nur die Endzellen von einer Art »Kalyptra« haubenförmig bedeckt sind und dadurch »kopfig« erscheinen. Die charakteristischen Kriech- oder Schwingbewegungen der scheidenlosen Formen haben der Familie den Namen gegeben.

Die Gattung *Oscillatoria* (mit mehr als 100 Arten) ist vielleicht ein sekundär vereinfachter Typ einer hormogonalen Blaualge. Sie pflanzt sich durch Hormogonien fort. Die Trichome bewegen sich durch charakteristische pendelartige Schwingungen

Phormidium autumnale von Surtsey mit typischer Aufrollung der Trichome



Schizothrix lardacea in *Microcoleus*-Wuchsform. Erstbesiedler der 1963 entstandenen Vulkaninsel Surtsey vor Island. Beachte die gedrahten, zu einem Strang vereinigten Trichomgruppen!

und Drehungen um ihre Längsachse, wodurch typisch strangförmige Lager entstehen. Im Stillwasser auf schlammigem oder festem Grunde, meist an der Oberfläche von H₂S-haltigem Schlamm, finden sich verhauartige Lager, in denen die Trichome locker und scheinbar regellos durcheinanderkriechen und durch dünnflüssigen Schleim im Verband gehalten werden. Typische Plankter sind *Oscillatoria agardhii*, *Oscillatoria sancta*, *Oscillatoria lacustris* und *Oscillatoria redekii*, die durch ihre blaugrüne Farbe hervorstechen. In der kühlen Jahreszeit entwickelt *Oscillatoria rubescens* rote Wasserblüten, das sogenannte Burgunderblut. An den Ufern von Alpenseen treten rotbraune bis braunviolette Überzüge von *Oscillatoria borneti* auf. Die schwärzlichen Flocken von *Oscillatoria nigra* leben in schwach verunreinigten Quellen und Brunnen. Dunkelstahlblaue Lager von *Oscillatoria boryana* finden sich in Thermen.

Nur durch ihre spiralig gewundenen Trichome unterscheidet sich die Gattung *Spirulina*, die Schraubenfaser, von *Oscillatoria*. In Natronseen, z. B. im Tschad (Afrika), lebt *Spirulina platensis*. Sie wird zu Algenkuchen verarbeitet und gegessen. Der hohe Eiweißgehalt der Zellen macht sie für Massenkulturen geeignet, die vor allem in Frankreich betrieben werden.

Die flachen, dem Substrat mehr oder weniger angehefteten, hautartigen Lager der Gattung *Phormidium*, der Wattenfaser, bestehen aus gallertig-verklebten Trichomen. Das dunkelblaugrüne *Phormidium favosum* lebt an Krustensteinen in Seen und Flüssen.

Trichodesmium kommt in den tropischen Meeren in großen Mengen vor. *Trichodesmium erythraeum* hat lebhaftrot gefärbte Trichombündel und erzeugt Vegetationsfärbungen. Das Rote Meer soll ihm seinen Namen verdanken.

Mit über 100 Arten gehört *Lyngbya* zu den artenreichsten Gattungen. Sie entwickelt feste, ausdauernde Scheiden, kommt untergetaucht im Süßwasser, im Meer und in Thermen vor; einige Arten leben aerophytisch.

An nassen oder feuchten Flächen wachsen die strangförmigen Lager von *Microcoleus*, dem Scheidenfaden, die durch ihre stark verschleimenden, viele Fäden enthaltenden Scheiden ausgezeichnet sind. Der dunkelblaugrüne *Microcoleus vaginatus* lebt auf periodisch nassen Böden, *Microcoleus steenstrupii* in Thermen. *Microcoleus lacustris*

kommt untergetaucht im Wasser von vielen Seen vor.

Sehr verbreitet am Ufer kalkreicher Gewässer, Seen oder Quellen sind die gelbroten bis violetten, kaum verkalkten Lager von *Schizothrix lateritia*. Die blaugrüne *Schizothrix fasciculata* besiedelt die Krusten- und Furchensteine im Litoral und Sublitoral kalkreicher Seen. Auffällig sind die schwärzlichen Lager von *Schizothrix friesii*, die mit ihren über 1 cm hohen, farblosen Scheiden über *Sphagnum* und anderen Moosen in feuchtschattigen Bergwäldern vorkommen.

Die farblosen Scheiden von *Symploca*, dem »Schopfbündel«, enthalten nur einen Faden. *Symploca borealis* bevorzugt feuchte Felsen, *Symploca thermalis* Thermen, und *Symploca muscorum* wächst in stehenden Gewässern und auf feuchter Erde.