

Die Steuerung des Produktionsprozesses des Phytoplanktons

Max M. Tilzer

Unter Plankton versteht man die Lebensgemeinschaft des freien Wassers, die nur in begrenztem Maße in der Lage ist, sich aktiv fortzubewegen. Schwache Wasserbewegungen reichen bereits aus, um die in ihrer überwiegenden Zahl mikroskopisch kleinen Planktonorganismen zu verfrachten. Unter Phytoplankton versteht man die pflanzliche Komponente der Planktonbiocoenose, die sich photoautotroph ernährt.

Das Plankton ist die am weitesten verbreitete Lebensgemeinschaft der Erde. Ihr potentieller Lebensraum, der Weltozean, bedeckt 71 % der Erdoberfläche und besitzt eine durchschnittliche Tiefe von etwa 3,8 km. Dennoch ist die Produktivität der Ozeane nur etwa ein Drittel der Gesamtproduktivität der Erde. Die Ursachen dafür liegen in den besonderen Lebensbedingungen des Planktons (KOBLENTZ-MISCHKE et al. 1970, in: Scientific Exploration of the South Pacific.-Nat. Acad. Sci. Washington, 1983).

Das Lebensmedium Wasser besitzt besondere Eigenschaften, die planktisches Leben überhaupt erst möglich machen. Die gegenüber der Luft um den Faktor 750 erhöhte Dichte bewirkt einen Auftrieb der Plankter, deren Dichte sich nur wenig von jener des Wassers unterscheiden, der sie zum passiven Schweben befähigt. Die hohe Viskosität des Wassers bewirkt überdies einen erhöhten Reibungswiderstand, der das Absinken des Planktons verlangsamt. Die hohe Dichte des Wassers bewirkt aber auch eine erhöhte Absorption von Wärme- und Lichtstrahlung. Seine hohe optische Dichte hat zur Folge, daß meist nur ein relativ kleiner Anteil des ins Wasser eindringenden Lichtes durch photosynthetische Pigmente absorbiert und energetisch genutzt werden kann. Sie ist der Hauptgrund für die relativ zu Landlebensräumen geringe Produktivität aquatischer Lebensräume (TILZER et al. 1975: Verh. Int. Verh. Limnol 19, 800; KIRK, 1983: Light and photosynthesis in aquatic ecosystems.-Cambridge Univ. Press.).

Die jahreszeitlichen Schwankungen in Gesamtbiomasse und Artenzusammensetzung des Phytoplanktons sind das Nettoergebnis von wachstums- und verluststeuernden Prozessen. Beide sind von abiotischen Umweltfaktoren und der Stoffwechsellaktivität der beteiligten Organismen abhängig (Abb. 1). Wir wollen in diesem Artikel beide Gruppen von Steuerungsfaktoren kurz behandeln und ihre Bedeutung für das Gesamtgeschehen beleuchten.

1. Die Steuerung des Produktionsprozesses durch wachstumssteuernde Faktoren

Der Produktionsprozeß photoautotropher Organismen wird als Primärproduktion bezeichnet. Er gliedert sich in zwei Teilprozesse:

Unter Photosynthese verstehen wir die Reduktion von CO_2 Kohlenhydraten unter Nutzung der Strahlungsenergie der Sonne (photosynthetisch aktive Strahlung PAR) in einem Spektralbereich zwischen 400 und 700 nm (d.h. $4 \cdot 10^{-7}$ bis $7 \cdot 10^{-7}$ m). Die Summenformel dieses Prozesses lautet:



Sauerstoff fällt als Abfallprodukt an und löst sich im Wasser. Meist wird etwas mehr O_2 frei als dem stöchiometrischen Äquivalentverhältnis zu CO_2 nach Gl. 1 entspricht, da (1) die ersten Photosyntheseprodukte stärker reduziert sind und neben CO_2 auch an-

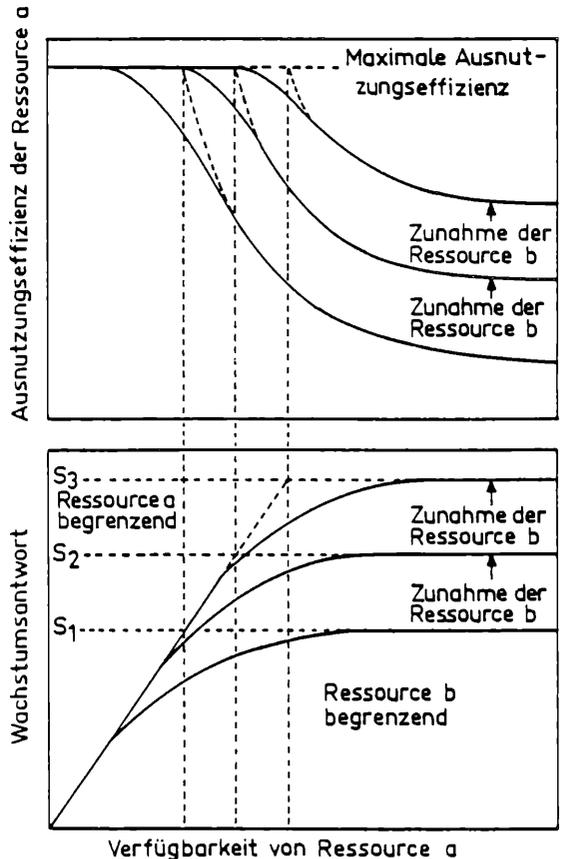
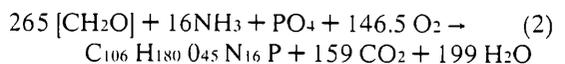


Abbildung 1: Flußschema der die Dynamik des Phytoplanktons steuernden Faktoren.

Die wichtigsten Ressourcen sind das Licht, das Kohlendioxid und gelöste Nährsalze. Der Produktionsprozeß wird durch die am wenigsten verfügbare Ressource begrenzt und ist überdies von der metabolischen Aktivität der beteiligten Organismen abhängig. Die für den Erhaltungsstoffwechsel und die Biosynthese erforderliche Energie wird durch Respiration gewonnen. Weitere Verluste entstehen durch Zooplanktonfraß (Grazing) und Sedimentation alternder und/oder absterbender Plankter. Im Gegensatz zum Wachstum erfolgt die Steuerung der Verluste durch mehrere Faktoren gleichzeitig.

dere Elektronenakzeptoren reduziert werden, vor allem Nitrat. Die Photosynthese liefert Kohlenhydrate, die als Kohlenstoff-Gerüste und als Brennstoff für den zweiten Teilschritt des Primärproduktionsprozesses dienen, der Biosynthese, die nach folgender Summenformel abläuft:



Die Biosynthese liefert die Vielfalt der zellulären Stoffkomponenten, vor allem die Proteine, Lipide und Nukleotide und natürlich auch die die Zellstrukturen aufbauenden Kohlenhydrate. Die dafür erforderliche Energie stammt aus der Verbrennung eines Teils der zunächst durch den Prozeß der Photosynthese gebildeten Kohlenhydrate. Nährstoffe werden aus dem umgebenden Medium aufgenommen. Es wird angenommen, daß der überwiegende Teil der Biosynthese während der Nachtstunden erfolgt. Dementsprechend besitzen die Zellen während des Tages einen höheren Anteil an Kohlenhydraten als während der Nachtstunden.

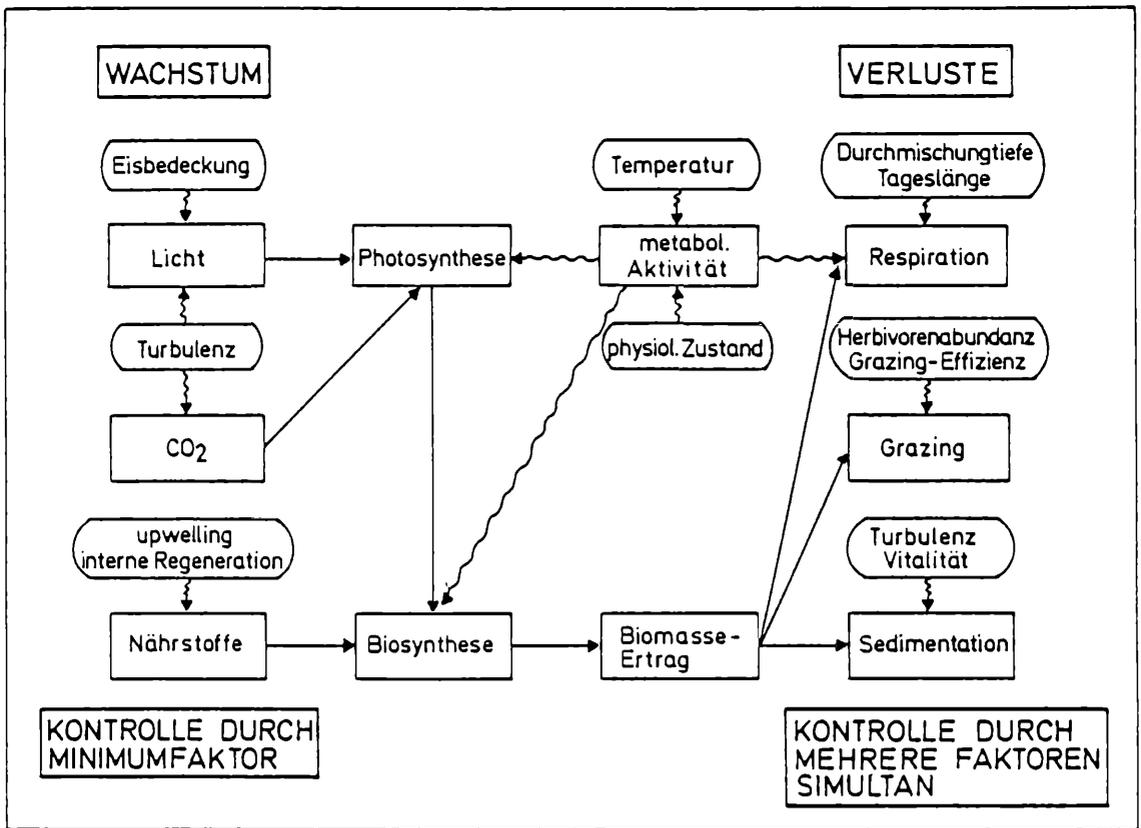


Abbildung 2: Steuerung des Wachstumsertrages durch das Verhältnis zweier essentieller Ressourcen zueinander nach dem Modell von LIEBIG und BLACKMAN unter Annahme einer kurvilinearen Übergangszone zwischen der Wachstumsantwort auf die begrenzende Ressource (in diesem Falle Ressource a) und ihrer Sättigung. Nimmt Ressource b zu, stellt sich das Sättigungsplateau bei einem höheren Ertragsniveau ein (unten). Die Ausnutzungseffizienz der Ressource a ist dann am größten, wenn sie begrenzend ist. Höhere Verfügbarkeit der Ressource b erhöht die Ausnutzungseffizienz der Ressource a bei Sättigung (oben) (nach TILZER 1986). Das Minimumgesetz läßt sich auch auf die Photosynthese-Lichtbeziehung anwenden. Der Ressource a entspricht dann die Lichtintensität. Eine Erhöhung der Wassertemperatur führt zu erhöhter Photosynthese bei Lichtsättigung, während diese bei Lichtbegrenzung temperaturunabhängig ist. Die Effizienz der Ressourcennutzung kann durch die Lichtquantenausbeute der Photosynthese ausgedrückt werden.

1.1. Das Minimum-Gesetz

Die wichtigsten Ressourcen für die Primärproduzenten sind Kohlendioxid, anorganische Nährsalze und kurzwellige Strahlung. Die Ausnutzungseffizienz der Ressourcen hängt von der Effektivität der Aufnahmemechanismen und der Ressourcenverfügbarkeit ab. Der Ertrag des Wachstums hängt von der in geringster Menge verfügbaren Ressource ab. Nimmt ihre Verfügbarkeit zu, kommt es zu einer linearen Zunahme des Wachstums. Diese kann sich so lange fortsetzen, bis die in steigenden Dosen zugegebenen Ressource im Überschuß vorhanden ist und eine andere Ressource die Funktion des Produktionsbegrenzers übernimmt. Welche Ressource in einem konkreten Fall wachstumsbegrenzend ist, hängt nicht so sehr von ihrer absoluten Menge als von dem Mengenverhältnis der Ressourcen zueinander ab, es sei denn, die Konzentrationen sind so niedrig, daß eine aktive Aufnahme der Nährstoffe nicht mehr möglich ist (vgl. 2.3.). Die jeweils begrenzende Ressource wird mit maximaler Effizienz genutzt. Alle übrigen Ressourcen sind im Überschuß vorhanden. Eine Steigerung ihrer Verfügbarkeit hat keinen Einfluß auf das Wachstum. Das Minimumgesetz wurde erstmals von Justus von Liebig im Zusammenhang mit der Nährstoff-Begrenzung formuliert, läßt sich aber auch auf

andere Ressourcen anwenden. Es ist eines der wichtigsten ökologischen Prinzipien da es aussagt, daß eine synergistische Wachstumssteuerung nicht möglich ist. (Abb. 2).

1.2. Die Produktivität als Funktion des Strahlungsenergie-Angebotes

1.2.1. Das Unterwasserlichtklima

Infolge der hohen optischen Dichte des Wassers nimmt die Strahlung mit der Tiefe exponentiell ab. Der vertikale Lichtabfall wird durch das Lambert-Beer'sche Gesetz beschrieben:

$$I_z = I_0 \cdot e^{-kz} \quad (3)$$

wobei I_z und I_0 die Lichtintensitäten (oder die Lichtquantenströme) in der Tiefe Z bzw. an der Wasseroberfläche und k der vertikale Lichtattenuationskoeffizient pro m Wasserschicht ist. Streng genommen ist das Lambert-Beer'sche Gesetz nur für monochromatisches Licht gültig, da die Lichtdurchlässigkeit des Wassers wellenlängenselektiv ist. In reinem Wasser wird blaues Licht am besten durchgelassen, im Wasser mit hohem Anteil an gelöstem organischen Stoffen („Gelbstoff“) wird blaues Licht stark abgeschwächt und die maximale Durchlässigkeit verschiebt sich in den Rotbereich. Anorganische Partikel absorbieren Licht aller Wellenlängen annähernd gleich, es sei denn, sie sind selber stark gefärbt (JAMES & BIRGE 1938: Trans. Wisc. Acad. Sci. Lett. 31: 1). Phytoplankton hat wegen der wellenlängenselektiven Lichtabsorption der Pflanzenpigmente ebenfalls großen Einfluß auf die spektrale Attenuation des Unterwasserlichtes. In phytoplanktonreichem Wasser ist in größerer Wassertiefe blaues und rotes Licht stark herabgemindert und die maximale Lichtmenge tritt im Grünbereich auf. (JEWSON et al. 1983: J. Plankton. Res. 6: 259; TILZER 1986, in: KUMAR, H.D. (ed.): Phycotalk. - Banaras Hindu University Varanasi, India).

Die Abschwächung des Lichtes unter Wasser gemäß Gl. 3 kann daher auf Wasser und nicht-photosyntheti-

sche Inhaltsstoffe k_w und auf die Biomasse (k_b) zurückgeführt werden (TALLING 1960: Wetter und Leben, 12: 133). Die Lichtattenuation durch das Phytoplankton ist von der Chlorophyllkonzentration (C) und der chlorophyllspezifischen Lichtattenuation (k_c) zurückzuführen:

$$k = k_w + k_c C \quad (4)$$

Der chlorophyllspezifische Lichtattenuationskoeffizient kann durch den Absorptionsquerschnitt des Chlorophylls ausgedrückt werden (Dimension: $m^2 \text{ mg}^{-1} \text{ Chla}$). Er hängt von der Größe und Gestalt der Chloroplasten ab. Er ist umso größer, je homogener das Chlorophyll im Wasser verteilt ist (KIRK 1983).

1.2.2. Steuerung der Photosynthese Lichtbeziehung

Wegen des vertikalen Lichtabfalles mit der Tiefe ist das in einer bestimmten Wasserschicht vorhandene Phytoplankton zu jedem beliebigen Zeitpunkt einem vertikalen Lichtgradienten ausgesetzt, der von der Lichtintensität an der Wasseroberfläche und dem vertikalen Lichtabfall in der Wassersäule abhängt. Die Verteilung der Photosynthese in Abhängigkeit von der Verteilung der Strahlungsintensität zeigt ein charakteristisches Muster, das von der photosynthetischen Antwort der Algen auf verschiedene Lichtquantenströme abhängt. Die photosynthetische Antwort auf verschiedene Lichtintensitäten läßt sich auch im Sinne des Minimum-Gesetzes interpretieren (vgl. Abb. 2).

Bei geringen Lichtintensitäten besteht eine lineare Beziehung zwischen Photosynthese und Lichtmenge. Die in einer bestimmten Wassertiefe beobachtete Photosyntheserate ist von der Menge der durch die Pigmente eingefangenen Lichtquanten und ihrer Ausnutzungseffizienz durch den Photosyntheseapparat abhängig. Aus stöchiometrischen Gründen sind zur Reduktion von einem Molekül CO_2 zu einer „Zuckereinheit“ mindestens 8 Lichtquanten erforderlich. Tatsächlich werden mindestens 11 bis 15 Quanten pro Zuckereinheit benötigt (BANNISTER und WEIDEMANN 1984: J. Plankton Res. 6: 275). Es entspricht dies einer energetischen Ausnutzungseffizienz von etwa 15-20%. Die Lichtquanten werden von photosynthetischen Reaktionszentren eingefangen und führen zur Oxydation der Photosysteme. Die dabei freigesetzten Elektronen werden zur Reduktion des CO_2 genutzt. So lange die Reaktionszentren sich in einem oxydierten Zustand befinden, führen naturgemäß weitere Lichtquanten zu keiner Freisetzung von Elektronen. Die Spaltung des Wassermoleküls liefert Elektronen, die zur Schließung der Elektronenlücken an den Photosystemen dienen. Die dafür erforderliche Zeit wird photochemische Turnoverzeit genannt. Bei geringen Lichtintensitäten muß das Zeitintervall zwischen dem Auftreffen von Lichtquanten länger als die photochemische Turnoverzeit sein. Unter solchen Bedingungen muß die Lichtquantenausbeute ihr Maximum erreichen. Nimmt die Zahl der Lichtquanten zu, nimmt die Photosyntheserate zunächst ebenfalls zu, bis das Zeitintervall zwischen dem Auftreffen der Lichtquanten auf die photosynthetischen Einheiten kürzer als ihre Regenerationszeit wird. Die Ausnutzungseffizienz der Lichtquanten nimmt dann ab und die Photosynthese erreicht ein Sättigungsplateau. Eine weitere Steigerung des Strahlungsangebotes führt dann zu keiner weiteren Steigerung der Photosyntheseleistung. Die Schwellenlichtintensität (I_k) ist danach durch einen Lichtquantenstrom charakterisiert, bei dem das Zeitintervall zwischen den Lichtquanten der photochemischen Turnoverzeit entspricht. Andere Faktoren z. B. die Wassertemperatur kontrollieren bei Lichtsättigung

die Photosyntheserate. Bei noch höheren Lichtintensitäten kann es sogar zu einer Hemmung der Photosynthese kommen (TALLING 1957: New Phytol. 56, 133; DUBINSKY 1980, in: FALKOWSKI, P. G. ed.: Primary Productivity in the sea. - Plenum Press New York, 83; TILZER 1984: Arch. Hydrobiol./Suppl. 69, 169).

An einem sonnigen Tag können in einem Vertikalprofil der Photosynthese gleichzeitig alle 3 Reaktionsmuster des Photosyntheseapparates beobachtet werden. Die Vertikalerstreckung der Photosynthese ist dabei eine Funktion der Lichtdurchlässigkeit des Wassers. Wegen der Lichthemmung in oberflächennahen Wasserschichten tritt die Maximalphotosynthese meist bei einer Lichtintensität von 25-50% des Oberflächenwertes ab. Fällt die Lichtintensität auf unter 10-20% des Oberflächenwertes, ist die Photosynthese auch bei maximalen Strahlungsenergiefluß an der Wasseroberfläche lichtbegrenzt.

1.2.3. Steuerung des Tiefenintegrals durch die Lichtdurchlässigkeit des Wassers

Wird die während eines bestimmten Zeitraumes in verschiedenen Wassertiefen auftretende Photosynthese integriert, so erhält man ein Maß für die Photosynthese pro Flächeneinheit. TALLING (1957) hat gezeigt, daß die Produktivität pro Flächeneinheit (π) eine Funktion der Photosynthese in der Tiefe mit optimalen Lichtbedingungen (A_{opt}), der Lichtdurchlässigkeit des Wassers und der einfallenden Strahlung (I_0) ist:

$$\pi = \frac{A_{opt}}{k} f(I_0) \quad (5a)$$

Die Photosynthese im Lichtoptimum ist von der Biomasse (Chlorophyllkonzentration C) und von der chlorophyll-spezifischen Photosynthese bei optimaler Lichtintensität (maximale Assimilationszahl P_{opt}) abhängig. Die Assimilationszahl wird durch die Zahl der photosynthetischen Einheiten und die photochemische Turnoverzeit (s.o.) bestimmt (FALKOWSKI 1981: J. Plankton Res. 3, 203). Sie ist temperaturabhängig (TALLING 1957, JEWSON 1976: Freshwat. Bio. 6, 551). Außerdem gibt es offensichtlich artspezifische Unterschiede, klare Beziehungen zur Zellgröße sind häufig vermutet, nicht aber überzeugend nachgewiesen worden.

Der vertikale Lichtgradient ist von optischen Eigenschaften des Wassers und Folge der Menge der Wasserinhaltsstoffe abhängig. Für die Produktivität des Phytoplanktons ist insbesondere der Anteil des Phytoplanktons an der Gesamt-Lichtattenuation von Interesse (Gl. 4). Wir können daher Gl. 5a umwandeln zu

$$\pi = \frac{P_{opt} \cdot C}{k_c C + k_w} f(I_0) \quad (5b)$$

Mit zunehmender Biomasse nimmt die Photosynthese bei Lichtsättigung zu, gleichzeitig wird das Profil vertikal komprimiert, da die Lichtdurchlässigkeit des Wassers abnimmt. Bei extrem hohen Biomassen und geringer Wassertrübung durch andere Wasserinhaltsstoffe als Phytoplankton wird die „Hintergrund-Attenuation“ durch nicht-photosynthetisches Material (k_w) vernachlässigbar klein. Unter diesen Umständen müßte das maximale Produktionspotential des Phytoplanktons erreicht werden, weil dann praktisch alles Licht durch photosynthetische Pigmente eingefangen würde:

$$\varphi = \frac{P_{opt}}{k_c} f(I_0) \quad (6)$$

BANNISTER (1974: Limnol. Oceanogr. 19, 1) hat theoretisch gezeigt, daß die Erreichung dieses Pro-

duktionspotentials vom Anteil der durch aktive Photosynthesepigmente eingefangenen Strahlung anhängt:

$$\frac{\pi}{\varphi} = \frac{k_c C}{k_c C + k_w} \quad (7)$$

Diese Beziehung wurde experimentell verifiziert (MEGARD et al. 1978: *Limnol. Oceanogr.* 24, 1038; TILZER 1983: *Limnol. Oceanogr.* 28, 833). Die Abhängigkeit der Produktivität von der Biomassedichte (und damit dem Anteil der chlorophyllbedingten Lichtattenuation) zeigt eine hyperbelförmige Sättigungsfunktion, die sich nach Art einer Michaelis-Menten-Beziehung beschreiben läßt:

$$\pi = \varphi \frac{C}{(k_w/k_c) + C} \quad (8)$$

(MEGARD et al. 1978).

Der Chlorophyllkonzentration kommt dabei die Funktion der Substratverfügbarkeit zu, da sie die Menge des eingefangenen Lichtes bestimmt, der Quotient k_w/k_c bestimmt jene Chlorophyllkonzentration, bei der 50% der in das Wasser eingedrungenen Strahlung durch aktive Photosynthesepigmente eingefangen werden ($k_c C = k_w$) und besitzt die Funktion einer Halbsättigungskonstante.

Das maximale Produktionspotential wird in hypereutrophen Gewässer wie einem hohe Mengen an häuslichen Abwässern erhaltenen Stausee (Hartbeespoort Dam, Südafrika) annähernd erreicht (ROBARTS 1984: *J. Plankt. Res.* 6, 91). Extrem geringe Produktionsraten treten immer dann auf, wenn der Anteil der durch Phytoplanktonpigmente eingefangenen Strahlung gering ist. Es sind dies einerseits extrem nährstoffarme klare ultra-oligotrophe (Lake Tahoe, USA; (GOLDMAN 1981: *Verh. Int. Verein. Ver. Limnol.* 21: 45; TILZER et al. 1975) oder Gewässer mit extrem hoher mineralischer Trübung (z. B. Hendrik Verwoerd Dam, Südafrika, der häufig Sichttiefen von unter 10 cm aufweist). In letzterem Falle kann auch ein relativ hohe Chlorophyllkonzentration zu keiner hohen Produktivität führen (GROBBELAAR 1985: *J. Plankton Res.* 7, 653). Diese lehrreichen Extremsituationen sind jedoch Ausnahmefälle. Die Vielfalt von Seen zeigt einen weiten Bereich von Lichtdurchlässigkeiten, mit stark wechselnden Anteilen des Phytoplanktons an der Gesamt-Lichtattenuation (unter 1-60%). Dementsprechend verändern sich auch die Photosynthese-Vertikalprofile (RODHE 1965: *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 18/Suppl., 134). Im Bodensee schwanken die euphotischen Chlorophyllkonzentrationen im Jahreslauf um den Faktor ca. 100, wodurch es zu weiten Schwankungen des Licht-Attenuationsanteils durch Phytoplankton und damit der Produktivität kommt (TILZER 1983: *Limnol. Oceanogr.* 28, 833).

1.2.4. Die Steuerung des Photosynthese-Tiefenintegrals durch die einfallende Strahlungsmenge

Zu jedem beliebigem Zeitpunkt ist die Lichtintensität auf der Erdoberfläche eine Funktion der Sonnenhöhe und der Bewölkung. Im Jahreslauf ändert sich zudem die Tageslänge. Daher ist die Vertikalverteilung der Photosynthese und damit das Photosynthese-Tiefenintegral raschen Schwankungen unterworfen. TALLING (1957) hat in seinem Modell die Lichtabhängigkeit präzisiert. In homogen verteiltem Plankton kann die integrale Photosynthese durch ein Rechteck beschrieben werden, das durch die Maximal-Photosynthese im Lichtoptimum und die Tiefe mit halbgesättigter Photosynthese (wo die Lichtintensität $0.5 I_k$ beträgt) definiert ist:

$$\pi = \frac{A_{opt}}{K} \ln \left(\frac{I_0}{0.5 I_k} \right) \quad (9)$$

Vorausgesetzt, daß sich die Lichtansprüche des Phytoplanktons nicht kurzfristig ändern, bedeutet diese Beziehung, daß das vertikale Photosyntheseintegral eine geringere Abhängigkeit von der einfallenden Strahlungsintensität besitzt, als man zunächst annehmen würde. Letztere steuert im wesentlichen die Vertikalausdehnung der Wasserschicht mit Lichtsättigung. In Abhängigkeit von der Jahreszeit ändert sich nicht nur die durchschnittliche Lichtintensität sondern auch die Tageslänge. Letztere wirkt sich stark auf die Tagesproduktionsleistung aus.

1.3. Die Produktivität als Funktion des Nährstoff-Angebotes

Wiederholt wurde die Vermutung geäußert, daß die lichtgesättigte Photosyntheserate (P_{max} oder A_{max}) vom Ernährungszustand der Algenzellen abhängig ist (z. B. FINDENEGG 1964: *Int. Rev. ges. Hydrobiol.* 49, 381). Experimentell wurde diese Abhängigkeit nur von SENFT (1978: *Limnol. Oceanogr.* 23, 709) in Chemostatkulturen sicher nachgewiesen.

Die geringe Abhängigkeit der Photosyntheseleistung von der Nährstoffversorgung läßt sich dadurch erklären, daß die Photosynthese nur der erste Schritt des Primärproduktionsprozesses ist, der Kohlenstoffgerüste und Energie für Nährstoffaufnahme und Biosynthese zur Verfügung stellt (vgl. Gl. 1 und 2). Die Nährstoffaufnahme ist daher von der Photosynthese abhängig, nicht aber die Photosynthese von der Ernährungslage. Nur unter extrem nährstofflimitierten Bedingungen könnte es zu einer Anreicherung von Kohlenhydraten in den Zellen kommen (HEALEY & HENDSEL 1975: *J. Phycol.* 11, 303), die durch eine Endprodukthemmung die photosynthetische Aktivität herabsetzt.

Phytoplankton lebt in einer stark verdünnten Nährlösung, aus der Nährstoffe nur durch aktive Aufnahme-prozesse gewonnen und durch aktive Transportprozesse gegen einen Konzentrationsgradienten in das Zellinnere befördert werden können. CAPERON (1967: *Ecology* 48, 715) und DUGDALE (1967: *Limnol. Oceanogr.* 12, 685) haben als erste gezeigt, daß die Nährstoff-Aufnahme im Sinne einer Michaelis-Menten Funktion von der Nährstoffkonzentration abhängig ist:

$$V = V_{max} \frac{S}{K_M + S} \quad (10)$$

Die maximale Aufnahmegeschwindigkeit (V_{max}) ist vor allem von der Oberflächen:Volumsrelation der Zellen abhängig, die die Gesamtmenge der Transportenzyme mitbestimmt. Der Anfangsanstieg V_{max}/K_M ist ein Maß für die Effizienz des Aufnahmesystems bei geringen Konzentrationen (HEALEY 1980: *Microbiol. Ecol.* 5, 281), wobei K_M die Halbsättigungskonstante ist, jene Substratkonzentration bei der die halbmaximale Aufnahmegeschwindigkeit erreicht wird.

Wenn die aufgenommenen Nährstoffe gleichmäßig auf Tochterzellen verteilt werden, müßte die Wachstumsrate ($\mu = (1/x) dx/dt$, wobei x die Zellzahl ist) in dientischer Weise wie die Aufnahmegeschwindigkeit von der Nährstoffkonzentration abhängen. MONOD stellte als erster eine derartige Beziehung auf:

$$\mu = \mu_{max} \frac{S}{K_s + S} \quad (11)$$

wobei K_s die Halbsättigungskonstante des Wachstums ist. Eine direkte Beziehung zwischen Nährstoffaufnahmegeschwindigkeit und Wachstumsrate wurde für Stickstoff nachgewiesen (EPPLEY & THOMAS 1969: *J. Phycol.* 5, 375), während Phosphor bei Überschuß in den Zellen gespeichert wird und daher die Halbsättigungskonstante der Nährstoffaufnahmerate meist höher als jene der Wachstumsrate ist

(FUHS et al. 1972: Limnol. Oceanogr. Special Symp. 1, 113).

DROOP (1974: J. Mar. Biol. Ass. U.K. 55, 541) hat die Nährstoffabhängigkeit der Wachstumsrate durch unterschiedliche zelluläre Nährstoffpools erklärt, die von den Nährstoffkonzentrationen abhängen sollen. Dabei ist der zelluläre Nährstoffpool über einem Minimalwert ($q - q_0$) entscheidend:

$$\mu = \mu_{\max} \frac{q - q_0}{K_q + q - q_0} \quad (12)$$

TILMAN & KILHAM (1976: J. Phycol. 12, 375) kämen zu der Auffassung, daß die Verschiebungen in zellulären Nährstoffpools nur dann auftreten, wenn ein Ungleichgewicht zur Umgebung besteht. RHEE (1978: Limnol. Oceanogr. 23, 10) hingegen konnten in Chemostat-Kulturen (in denen per Definitionen ein Gleichgewicht zwischen Nährstoffangebot und Zellvermehrung besteht) zeigen, daß zelluläre Stickstoff- und Phosphor pools vom N:P-Verhältnis in der Nährlösung abhängen. Die Aufnahme nicht-begrenzender Nährstoffe über den momentanen Bedarf hinaus müßte theoretisch zu ihrer Aufzehrung im Milieu führen. Tatsächlich werden meist nur produktionsbegrenzende Nährstoffe (Phosphor, zeitweise auch Silicium) während der Vegetationsperiode vollständig aufgezehrt. FUHS et al. (1972) haben überdies gezeigt, daß in Algen deren zellulärer P-Pool das sechsfache der Minimalpools ausmachte, 97 % der maximalen Wachstumsrate auftrat. In natürlichen Situationen besteht praktisch stets ein Ungleichgewicht zwischen Nährstoffangebot und Besiedlung, so daß die hier aufgezeigten Meinungsunterschiede von sekundärer Bedeutung sind (RICHARSON et al. 1982: Proc. Nat. Acad. Sci. 67, 1810; SOMMER 1983: Arch. Hydrobiol. 96, 399, und 1985: Bio. Science).

Die Frage, welche Nährstoffe in einer bestimmten Situation produktionsbegrenzend sind, hängt vom Mengenverhältnis ihrer Verfügbarkeit zu jenen des Bedarfs durch die Pflanzen ab, das sich aus ihrer Häufigkeitsverteilung in der Biomasse ergibt (vgl. Gl. 2). Während im Ozean meist Stickstoff der Haupt-Produktionsbegrenzer ist, wird diese Funktion in Binnengewässern meist durch den Phosphor übernommen. Hauptursachen für diesen Unterschied sind:

- (1) Feste Bindung des Phosphors an das Seebodensediment, während Stickstoffverbindungen leicht mobilisiert werden können. Da in Binnengewässern die Oberfläche des Bodensedimentes im Vergleich zum Wasservolumen meist wesentlich größer als im Ozean ist, kommt es in Seen zu vergleichsweise größeren Einträgen von Stickstoff vom Bodensediment in das Freiwasser als im Ozean.
- (2) Stärkerer terrestrischer Input des im Boden ebenfalls mobilen Stickstoffs in Binnengewässern, während Phosphor im Boden festgehalten wird.
- (3) Größerer Umfang von Stickstoff-Fixierung in Binnengewässern relativ zum Ozean durch Cyanobakterien.

Stickstoffbegrenzung kommt in Binnengewässern nur in extremen Situationen vor: in oligotrophen Seen mit extrem nährstoffreichem Einzugsgebiet (z. B. Lake Tahoe; GOLDMAN & CARTER 1965: J. Water Polut. Control. Vet. 37, 1044) und in hyper-eutrophen, durch häusliche Abwasser beeinflussten Seen.

In Anwendung des Liebig'schen Gesetzes des Minimums und der durchschnittlichen Elementarzusammensetzung der Biomasse (REDFIELD 1958: Am. Scient. 46, 205) läßt sich aus der Verfügbarkeit des begrenzenden Nährstoffes auf die maximal mögliche Biomasseakkumulation (Carrying Capacity) schlie-

ßen. Die von SAKAMOTO (1966: Arch. Hydrobiol. 62, 1), DILLON (1975: Limnol. Oceanogr. 29, 28) und VOLLENWEIDER (1976: Mem. Ist. Ital. Idrobiol. 33, 53) aufgestellten Beziehungen zwischen Phosphorbelastung und Chlorophyllkonzentration stellen im Gegensatz dazu empirische Beziehungen dar, die nicht auf stöchiometrischen Überlegungen beruhen. Außerdem stellt der Chlorophyllgehalt kein direktes Maß für die Biomasse dar. In der Realität sind stöchiometrische Umsetzungen begrenzender Nährstoffe in Biomasse ohnehin nicht zu erwarten, da die Biomasseakkumulation auch von Verlustprozessen abhängig ist (s.w.u.).

2. Die Steuerung der Massenbilanz der Phytoplanktonbiocoenose

Die Akkumulation von organischer Substanz in aquatischen Ökosystemen beruht meist zu einem wesentlichen Teil auf der Produktivität des Phytoplanktons. Die Weitergabe von Kohlenstoff und Energie in der pelagischen Naturkette wird in dem Artikel von Lampert ausführlich behandelt, weswegen hier nur allgemeine Gesichtspunkte, die für das Phytoplankton bedeutsam sind, behandelt werden sollen.

Produktionsmessungen können dazu dienen, das Wachstumspotential einer Population zu bestimmen. Ein Vergleich mit den gleichzeitig beobachteten Biomasseänderungen ermöglicht eine Abschätzung der aufgetretenen Gesamtverluste (TILZER 1972: Arch. Hydrobiol./Suppl. 40, 201, J. Plankt. Res. 6, 309; PETERSON 1978: Limnol. Oceanogr. 23, 178; REDALJE & LAWS 1981: Mar. Biol. 62, 73; FORSBERG 1985: Limnol. Oceanogr. 30, 807). Alle diese Analysen ergeben im Wesentlichen, daß beobachtete Biomasseänderungen relativ schlecht mit gemessenen Produktionsraten korrelieren. Dies bedeutet umgekehrt, daß Biomasseänderungen in stärkerem Maße durch Verluste als durch Produktionsraten beeinflusst zu sein scheinen. Dies trifft auch auf Einzelpopulationen zu, deren Wachstumsraten direkt bestimmt wurden (BRAUNWARTH, unveröff.).

Welche Schlüsse können wir aus der engen Korrelation zwischen Produktions- und Verlustraten ziehen?

1. Ein wesentlicher Anteil der neu gebildeten organischen Substanz geht verloren, noch ehe es zur Neubildung von Biomasse kommt.
2. Beobachtete Biomasseänderungen sind nicht so sehr von der absoluten Höhe der Produktionsraten abhängig, sondern von Verschiebungen in der Massenbilanz zwischen Produktion und Verlusten.
3. Biomassenspezifische Produktionsraten dürfen nicht so sehr zur Voraussage von Wachstumsraten einer Assoziation als vielmehr für ihre Turnovergeschwindigkeit herangezogen werden.

Die in der Nahrungskette weitergegebene Kohlenstoffmenge hängt vom Produkt Biomasse mal Turnoverrate ab. Die Turnoverrate ist im hohen Maße von der Energieversorgung des Phytoplanktons abhängig. Leider gibt es bisher nur ansatzweise Versuche, die Gesamtverluste mit Einzelprozessen in der nachfolgenden Nahrungskette zu vergleichen. Eine grobe Analyse im Bodensee hat gezeigt, daß immer dann, wenn ein Einzelprozeß (Grazing oder Sedimentation) eine dominierende Rolle als Verlustprozeß spielt, die Summe der Einzelverluste recht gut mit der Abschätzung der Gesamtverluste übereinstimmt. Ist dies nicht der Fall, macht die Summe von Grazing, Sedimentation und Auswaschung meist nur 50 - 70 % der Gesamtverluste aus (TILZER 1984).

Aus diesen Beobachtungen kann der Schluß gezogen werden, daß 30 - 50 % der zunächst gebildeten organischen Substanz veratmet werden und zu keiner Bio-

masse führen. Abschätzungen der nächtlichen Respi-
rationsverluste liegen zwischen 30 und 50 % der Pro-
duktion des vorangegangenen Tages. Diese Abschätz-
ungen sind noch niedrig gegriffen, da sie sich ledig-
lich auf die euphotische Zone beziehen (RY-
THER 1954: Deep Sea Res. 2, 134; TILZER &
HORNE 1979: Int. Rev. ges. Hydrobiol. 64, 157; PE-
TERSON 1978: Limnol. Oceanogr. 23, 179; Tilzer,
unpubl.).

Für die Effizienz der Weitergabe von Kohlenstoff und
Energie in der Nahrungskette hat dies weitreichende
Konsequenzen: Nur jener Anteil des Primärproduk-
tes der nicht veratmet wurde, kann von den Konsu-
menten genutzt werden. Der hohe Respiationsanteil
bedeutet, daß 30 - 50 % der zunächst gespeicherten
Energie für den Erhaltungsstoffwechsel und die Bio-
synthese investiert werden muß und die Transfer-Ef-
fizienz von den Produzenten zu den Konsumenten
insgesamt gering ist.

3. Die Steuerung des Jahreszyklus der Primärproduktion

Während das Wachstum des Phytoplanktons ent-
sprechend dem Minimumgesetz stets von einem ein-
zigen Faktor (dem jeweils begrenzenden Faktor) ge-
steuert wird, ist die Steuerung der Verlustprozesse
multiplikativ, d. h. mehrere Prozesse wirken gleich-
zeitig. Da die apparenten Verschiebungen in Dichte
und qualitativer Zusammensetzung der Bioce-
nose von Wachstums- und Verlustprozessen abhängen,
ist für den Jahreszyklus des Phytoplanktons eine in-
teraktive Steuerung anzunehmen, die eine Kausalanaly-
se sehr wesentlich erschwert. Im folgenden werden
nur einige wichtige Steuerungsfaktoren kurz disku-
tiert.

Für die pelagischen Bioce-
nosen ist der Wechsel von
Durchmischung und thermischer Schichtung der
wichtigste Steuerungsmechanismus. Er ist im wesent-
lichen von der Energiezufuhr und damit verbundenen
Verschiebungen in der Energiebilanz abhängig.
Energie wird dem System in Form von elektromagne-
tischer Strahlung und kinetischer Energie durch Win-
de zugeführt. Abstrahlung und Verdunstung führt zu
Energieverlusten. Durchmischungsphänomene tre-
ten bei negativer Wärmebilanz und hohen Inputs an
kinetischer Energie auf. Geschichtete Phasen werden
durch positive Wärmebilanzen und geringe Inputs an
kinetischer Energie begünstigt. Da Planktonorganismen
nur in sehr beschränktem Maße zur Eigenbewe-
gung befähigt sind, werden sie über die gesamte
durchmischte Wasserschicht verteilt und durchlau-
fen einen größeren Lichtgradienten mit geringeren
Durchschnittslichtintensitäten als in geschichteten
Wassermassen. Gleichzeitig werden Nährstoffe aus tieferen
Wasserschichten an die Oberfläche transportiert.
Während der Schichtung eines Gewässers erhalten
Phytoplankter hohe Mengen an photosynthetisch
verwertbare Strahlung, die Nährstoffzufuhr aus dar-
unter liegenden Wasserschichten wird aber unter-
bunden. Der Effekt der Durchmischungstiefe auf die
Strahlungsenergiezufuhr von Phytoplanktonpopula-
tionen wird durch die gleichsinnig schwankenden
Strahlungsenergieinputs an der Wasseroberfläche
noch verstärkt.

Als Ergebnis beider Effekte ergibt sich im allge-
meinen, daß während durchmischter Phasen die Energie-
zufuhr und während geschichteter Phasen die Nähr-
stoffzufuhr den Produktionsprozeß steuern. Auf der
Verlustseite ergeben sich während der Durchmi-
schungsphase erhöhte Respiationsanteile (SVER-
DRUP 1953: J. Cons. Explo. Meer. 18, 287) und wäh-
rend der Schichtungsphase Verluste vor allem durch
Sedimentation und Grazing (LAMPERT & SCHO-
BER 1978: Arch. Hydrobiol. 82, 364; STABEL

1985: STUMM W. (ed); Chemical Processes in La-
kes; - John Wiley & Son).

Der Übergang zwischen der durchmischten und der
geschichteten Phase bietet optimale Wachstumsbe-
dingungen für Phytoplankton infolge hohen Nähr-
stoffangebotes und rasch zunehmender Strahlungs-
energiezufuhr. Während dieser „Frühjahrs-
explosion“ zeigt das Phytoplankton seine maximale
Wachstumsphase, die durch Nährstoff-Aufzehrung
(Erreichen der Carrying capacity, PECHLANER
1970: Limnol. Oceanogr. 15, 113) oder durch Zoo-
planktonfraß ihr Ende findet (LAMPERT & SCHO-
BER 1978). Das Ende der Schichtungsphase führt zu
einer Abnahme der Biomasse durch Verdünnung
und Verringerung des Lichtangebotes. Die Zunahme
der Nährstoffe in oberflächennahen Wasserschichten
kann zu kurzfristigen herbstlichen Wachstumspha-
sen führen, wenn Phytoplanktonarten mit geringeren
Lichtansprüchen dominieren (SOMMER 1985).

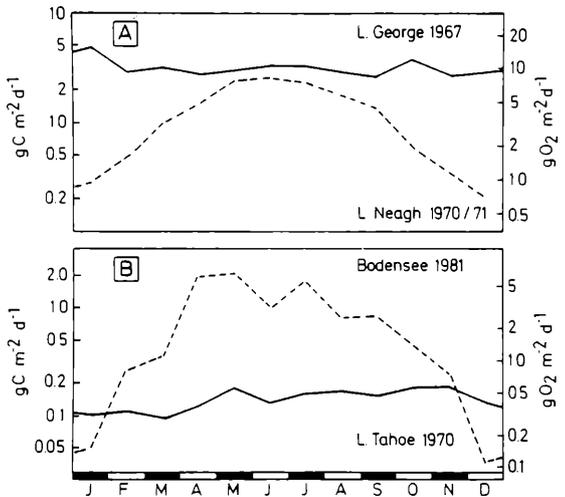


Abbildung 3: Vergleich von Produktivitäts-Jahresgangkurven verschiedener Seen, um den Einfluß verschiedener Faktoren auf den Jahresgang zu demonstrieren.

Gezeigt werden jeweils Monatsmittelwerte von Tages-
Produktionsraten, wodurch die Jahrgangskurven geglättet wer-
den. Lake George ist am Äquator, Lough Neagh ist in Nord-
irland. Beide Seen sind hocheutroph und flach. Der Bodensee
ist meso-eutroph, der Lake Tahoe ist ultra-oligotroph.
Beide Seen sind tief (mittlere Tiefe 100 m bzw. 313 m) (aus
TILZER 1986, leicht verändert). Tagesproduktionsraten
wurden in Lake George und Lake Neagh nach der Sauer-
stoffmethode, im Bodensee und Lake Tahoe nach der Rado-
carbonmethode gemessen. Die Umrechnung beider Ab-
schätzungen (Linke bzw. rechte Skala) erfolgte unter Zu-
grundelegung eines Produktionsquotienten (mol O₂ produ-
ziert: mol CO₂ aufgenommen) von 1.2.

Die jahreszeitlichen Amplituden der Schwankungen
von Produktionsraten und Biomassen sind vor allem
von folgenden Faktoren abhängig (vgl. Abb. 3).

- (1) Geographische Breite: Mit zunehmenden
Abstand vom Äquator vergrößern sich die jahres-
zeitlichen Schwankungen des Energieinputs. Eine
dramatische Steigerung ergibt sich durch winter-
liche Schnee- und Eisbedeckung (PECHLANER
1986: Arch. Hydrobiol. 62, 165 und 1967:
Arch. Hydrobiol. 63, 145).
- (2) Trophiegrad: Je höher der Trophiegrad, desto
größer die Carrying capacity des Systems, die die
maximale Biomasseakkumulation während der
Vegetationsperiode bestimmt. Während der Win-
termonate können die Biomassen ebenso gering
wie in oligotrophen Seen sein, da sie dann durch
Energiezufuhr und Verlustprozesse gesteuert
werden.
- (3) Mittlere Tiefe: Je tiefer ein See, desto stärker
der Verdünnungseffekt auf die Biomasse durch
tiefe Durchmischung. Dieser wird durch relative

Zunahme der Respirationsverluste (im Extremfall Überschreiten der kritischen Durchmischungstiefe bei der Respirationsverluste die Produktionsraten überwiegen, SVERDRUP 1953) verstärkt.

Literatur

- BANNISTER, T.T. (1974):
Production equations in terms of chlorophyll concentration, quantum yield, and upper limit to production. - *Limnol. Oceanogr.* 19: 1-12.
- BANNISTER, T.T. and WEIDEMANN, A.D. (1984):
The maximum quantum yield of phytoplankton photosynthesis in situ. - *J. Plankton Res.* 6: 275-294.
- CAPERON, J. (1967):
Population growth in micro-organisms limited by food supply. - *Ecology* 48: 715-722.
- DILLON, P.J. & Right, F.H. (1974):
The phosphorus-chlorophyll relationship in lakes. - *Limnol. Oceanogr.* 19: 767-773.
- DROOP, M.R. (1974):
The nutrient status of algal cells in continuous culture. - *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 55: 541-555.
- DUBINSKY, Z. (1980):
Light utilization efficiency in natural phytoplankton communities; In: Falkowski, P.G. (ed.): Primary productivity in the Sea; 83-98.
- DUGDALE, R.C. and GOERING, J.J. (1967):
Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity. - *Limnol. Oceanogr.* 12: 196-206.
- EPPLEY, R.W. and THOMAS, W.H. (1969):
Comparisons of half-saturation constants for growth and nitrate uptake of marine phytoplankton. - *J. Phycol.* 5: 375-379.
- FALKOWSKI, P.G. (1980):
Light-shade adaptation in marine phytoplankton; p. 99-120; in: Falkowski, P.G. (ed.): Primary Productivity in the Ocean. - Plenum Press
- FALKOWSKI, P.G. (1981):
Light-shade adaptation and assimilation numbers. *J. Plankton Res.* 3: 203-216
- FORSBERG, B.R. (1985):
The fate of planktonic primary production. - *Limnol. Oceanogr.* 30: 807-819.
- FUHS, G.W., DEMMERLE, S.D., CANELLI, E. and CHEN, M. (1972):
Characterization of phosphorus-limited plankton algae (with reflections on the limiting-nutrient concept); In: Likens, G.E. (ed.): Nutrients and Eutrophication: The limiting nutrient controversy. - *Spec. Symp. Amer. Soc. Limnol. Oceanogr.* 1: 113-133.
- GOLDMAN, C.R. and CARTER, R.C. (1965):
An investigation by rapid carbon-14 bioassay of factors affecting the cultural eutrophication of Lake Tahoe. *California-Nevada. - J. Water Pollut. Control Fed.* 37: 1044-1059.
- GROBBELAAR, J.V. (1985):
Carbon flow in the pelagic zone of a shallow turbid impoundment. - *Wuras Dam. Arch. Hydrobiol.* 103: 1-24.
- HEALEY, F.P. (1980):
Slope of the Monod equation as an indicator of advantage in nutrient competition. - *Microbiol. Ecol.* 5: 281-286.
- HEALEY, F.P. and HENDSEL, L.L. (1975):
Effect of phosphorus deficiency on two algae growing in chemostats. - *J. Phycol.* 11: 303-309.
- JAMES, H.R. and BIRGE, E.A. (1935):
A laboratory study on the absorption of light by lake waters. - *Trans. Wisc. Acad. Sci. Lett.* 31: 1-154.
- JEWSON, D.H. (1977):
Light penetration in relation to phytoplankton content of the euphotic zone of Lough Neagh, N. Ireland. - *Oikos* 28: 74-83.
- JEWSON, D.H., TALLING, J.F., DRING, M.J., TILZER, M.M., HEANEY, S.I. and CUNNINGHAM, C. (1984):
Measurements of photosynthetically available radiation in freshwater: Comparative tests of some current instruments used in studies of primary production. - *J. Plankton Res.* 6: 259-273.
- KIRK, J.T. (1983):
Light and photosynthesis in aquatic ecosystems. - Cambridge Univ. Press.
- KOBLENTZ-MISHKE, O.J., VOLKOVINSKY, V.V. and KABANOVA, J.G. (1970):
Plankton primary production of the world ocean, pp 183-193 in: Scientific exploration of the South Pacific. - *Nat. Acad. Sci. Wash.*
- LAMPERT, W. and SCHÖBER U. (1978):
Das regelmäßige Auftreten von Algenmaximum und „Klarwasserstadium“ im Bodensee als Folge von klimatischen Bedingungen und Wechselwirkungen zwischen Phyto- und Zooplankton. - *Arch. Hydrobiol.* 82: 364-386.
- MEGARD, R.O., COMBS, W.S., SMITH, P.D., KNOLL, A.S. (1979):
Attenuation of light and daily integral rates of photosynthesis attained by planktonic algae. - *Limnol. Oceanogr.* 24: 1038-1050.
- PECHLANER, R. (1970):
The phytoplankton spring out burst and its conditions in Lake Erken (Sweden). - *Limnol. Oceanogr.* 15: 113-130.
- PECHLANER, R.:
Die Finstertaler Seen. I, II. - *Arch. Hydrobiol.* 62: 165-230; 63:145-193.
- PETERSON, B.J. (1978):
Radiocarbon uptake: its relation to net particulate production. - *Limnol. Oceanogr.* 23: 179-184.
- RAVEN, J.A. & RICHARDSON, K. (1984):
Dinophyte flagella: A cost-benefit analysis. - *New Phytol.* 98: 259-276.
- REDALJE, D.G. and LAWS, E.A. (1981):
A method for estimating phytoplankton growth rates and carbon biomass. - *Mar. Biol.* 62: 73-79.
- RHEE, G.Y. (1978):
Effect N/P atomic ratios and nitrate limitation on algal growth, cell composition and nitrate uptake. - *Limnol. Oceanogr.* 23: 10-25.
- RHEE, G.Y. (1980):
Continuous culture in phytoplankton ecology; pp. 151-203 in: Droop, M.R. and JANNESCH, H.W. (eds.): Advances in aquatic microbiology; Vol. 2.-Academic Press.
- ROBARTS, R. (1984):
Factors controlling primary production in a hypertrophic lake (Hartbees proof Deam South Africa). - *J. Ecol.* 72:
- ROHDE, W. (1965):
Stanelarel corrections between pelagic photosynthesis and lighth. - *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 18/Suppl: 265-381.
- RYTHER, J. H. (1954):
The rate of photosynthesis to respiration in marine plankton algae and its effects upon measurement of productivity. - *Deep Sea Res.* 2: 134-139.
- SAKAMOTO, M. (1966):
Primary production of phytoplankton community in some Japanese lakes and its dependence on Lake depth. *Arch. Hydrobiol.* 62: 1-28.
- SENFT, W.H. (1978):
Dependence of light-saturated rates of algal photosynthesis on intracellular concentrations of phosphorus. *Limnol. Oceanogr.* 23: 709-718.
- SOMMER, U. (1983):
Nutrient competition between phytoplankton species in multispecies chemostat experiments. *Arch. Hydrobiol.* 96: 399-416.
- SOMMER, U. (1985):
Seasonal Succession of Phytoplankton in Lake Constance. *Bio Science* 351-357
- STABEL, H. H. (1985):
Mechanisms controlling the sedimentation sequence of various elements in prealpine lakes. p. 143-167 in W. Stumm (ed.), *Chemical Processes in Lakes*, John Wiley & Sons.
- SVERDRUP, H.U. (1953):
On conditions for the vernal blooming of phytoplankton. *J. Cons. Explor. Mer.* 18:287-295.
- TALLING, J.F. (1957 a):
Photosynthetic characteristics of some freshwater plankton diatoms in relation to underwater radiation. *New Phytol.* 56: 29-50.
- TALLING, J. F. (1957 b):
The phytoplankton population as a compound photosynthetic system. *New Phytol.* 56: 133-149.
- TALLING, J.F. (1960):
Self-shading effects in natural populations of a planktonic diatom. *Weit. Leben* 12: 133-149.

- TILMAN, D. and KILHAM S.S., (1976):
Phosphate and silicate growth and uptake kinetics of the diatom *Asterionella formosa* and *Cyclotella meneghiniana* in batch and semi-continuous cultures. — J..Phycol.12: 375-383.
- TILZER, M.M. (1972):
Dynamik und Produktivität von Phytoplankton und pelagischen Bakterien in einem Hochgebirgssee (Vorderer Finstertaler See, Österreich). — Arch. Hydrobiol. Suppl. 40: 201-273.
- (1983):
The importance of fractional light absorption by photosynthetic pigments for phytoplankton productivity in Lake Constance. — Limnol. Oceanogr. 28: 833-846.
- (1984):
The quantum yield as a fundamental parameter controlling vertical photosynthetic profiles of phytoplankton in Lake Constance. — Arch. Hydrobiol./Suppl. 69: 169-198.
- (1984 b):
Seasonal and diurnal shifts of photosynthetic quantum yields in the phytoplankton of Lake Constance. — Verh. int. Verein. Limnol. 22: 958-962.
- (1984 c):
Estimation of phytoplankton loss rates from daily photosynthetic rates and observed biomass changes in Lake Constance. — J. Plankton Res. 6: 309-324.
- (1986):
The productivity of phytoplankton and its control by resource availability; In: Kumar P.D., (ed.): Phytotalk. — Varanasi Hindi University, Barares, India.
- TILZER, M.M., GOLDMAN C.R., and de AMEZAGA E., (1975):
The efficiency of photosynthetic light energy utilization by lake phytoplankton. — Verh. int. Verein. Limnol. 19: 800-807.
- TILZER, M. M. u. HORNE A.J., (1979):
Diel patterns of phytoplankton photosynthesis and extracellular release in ultra-oligotrophic Lake Tahoe. — Int. Rev. ges. Hydrobiol. 64: 157-176.
- VOLLENWEIDER, R.A. (1976):
Advances in defining critical loading levels for phosphorus in lake eutrophication. — Mem. 1st. Ital. Idrobiol. 33:53-83.
- Anschrift des Verfassers:**
Prof. Dr. Max M. Tülzer
Direktor des Limnologischen Instituts
der Universität Konstanz
Postfach 5560
D-7750 Konstanz

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Laufener Spezialbeiträge und Laufener Seminarbeiträge \(LSB\)](#)

Jahr/Year: 1986

Band/Volume: [2_1986](#)

Autor(en)/Author(s): Tilzer Max M.

Artikel/Article: [Die Steuerung des Produktionsprozesses des Phytoplanktons 46-53](#)