©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

Der Einfluß der Nährstoffkonkurrenz auf die Artenzusammensetzung des Phytoplankton

Ulrich Sommer

Phytoplankter benötigen im wesentlichen dieselben mineralischen Nährstoffe (Ausnahme: der Si-Bedarf der Kieselalgen und einiger Chrysophyceae, sowie die Unabhängigkeit N_2-fixierender Blaualgen von Nitrat bzw. Ammonium), die sie aus einem gemeinsamen Resourcen-Pool (im Wasser gelöste Nährstoffionen) beziehen. Daher ist zu erwarten, daß es bei Zehrung eines oder mehrerer Nährstoffe zum Auftreten interspezifischer Konkurrenz kommt. Wegen ihrer leichten Kultivierbarkeit, ihrer kurzen Generationszeit und der Möglichkeit, sie in homogener Suspension zu kultivieren, boten sich die planktischen Algen als Modellorganismen für die Untersuchung des Phänomens der interspezifischen Konkurrenz an, das bereits seit Jahrzehnten die theoretische Ökologie beschäftigt. Dementsprechend standen bei der seit Tilman's Experimenten zur Si- und P-Konkurrenz zwischen *Asterionella* und *Cyclotella* (TILMAN, D. 1977: Ecology 58, 338) mit zunehmender Intensität betriebenen experimentellen Konkurrenzforschung theoretische Fragen im Vordergrund, insbesondere die Auseinandersetzung mit Hutchinson's „Paradoxon des Planktons" (HUTCHINSON, G. E. 1961: Am. Nat. 95, 137). Die konkrete Vorhersage des Erfolges von bestimmten Arten unter bestimmten Konkurrenzbedingungen war demgegenüber von untergeordneter Bedeutung. Dennoch kristallisierten sich einige eindeutige taxonomische Trends heraus, die im folgenden nach einer Einführung in die theoretischen Grundlagen dargestellt werden sollen.

Theorie: (vg. TILMAN, D. 1982: Resource competition and community structure, Princeton Univ Press)

1. Konkurrenz um einen Nährstoff im steady-state

Die von D. TILMAN, P. KILHAM und S. S. KILHAM entwickelte Konkurrenztheorie geht von Gleichgewichtsbeziehungen aus, wie sie experimentell in der Chemostatkultur (MONOD, J. 1950: Ann. Inst. Pasteur Lille 79, 390) verwirklicht werden. Dabei stellt sich ein Fließgleichgewicht zwischen der Neuproduktion und der Elimination von Organismen sowie zwischen der Aufnahme und der Nachlieferung von Nährstoffen ein. Zwischen der per capita Reproduktionsrate (μ) und der in der gelösten Phase verbleibenden Nährstoffkonzentration (S) besteht ein eindeutiger Zusammenhang:

$$\mu = \mu_{max} . S/(S+k_s) \quad \text{(Gl. 1)}$$

wobei μ_{max} und k_s artenspezifische Parameter sind. Unter zwei Arten, die um einen Nährstoff konkurrieren, setzt sich diejenige durch, die unter den gegebenen Bedingungen die externe (= verfügbare) Nährstoffkonzentration am tiefsten herabsetzen kann (Abb. 1). Diese Konzentration wird durch den Schnittpunkt der Monod-Kurve (Gl. 1) mit der Verlustrate (=Reproduktionsrate) definiert. Die andere Art kann bei dieser Nährstoffkonzentration nur mehr eine Reproduktionsrate erzielen, die unter der Verlustrate liegt, und wird daher verdrängt. Ein gemeinsamer limitierender Nährstoff erlaubt daher unter Gleichgewichtsbedingungen nur die Persistenz einer Art. Allerdings ist es möglich, daß sich der Konkurrenzvorteil bei veränderten Verlustraten verschiebt, vorausgesetzt die durch Gl. 1 definierten Kurven haben einen Schnittpunkt. Auch bei artenspezifisch verschiedenen Verlustraten setzt sich jeweils die Art durch, die die externe Nährstoffkonzentration unter den gegebenen Bedingungen am tiefsten herabsetzen kann (Abb. 2).

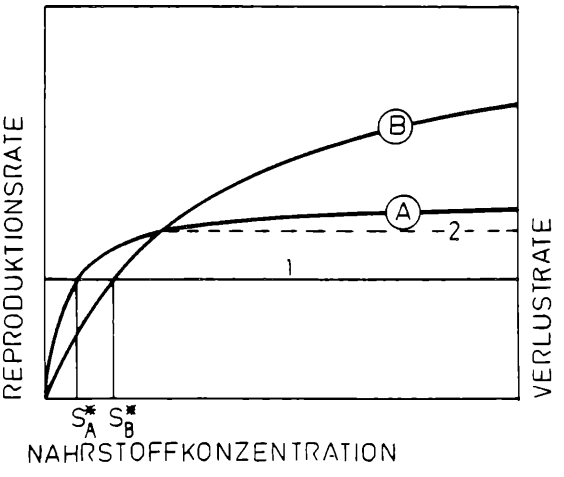

Abbildung 1

Konkurrenz der Arten A und B um einen gemeinsamen limitierenden Nährstoff bei einer gemeinsamen Verlustrate (1). Am Beginn der Besiedlung erzielen beide Arten eine Reproduktionsrate über der Verlustrate. Die Populationen nehmen zu, der limitierende Nährstoff wird gezehrt. Sinkt die Konzentration unter S^*_B fällt die Reproduktionsrate von B unter die Verlustrate. A kann zunächst noch zunehmen und erzielt sein Gleichgewicht bei S^*_A, B wird verdrängt. Steigt die Verlustrate über das Niveau 2, gewinnt A.

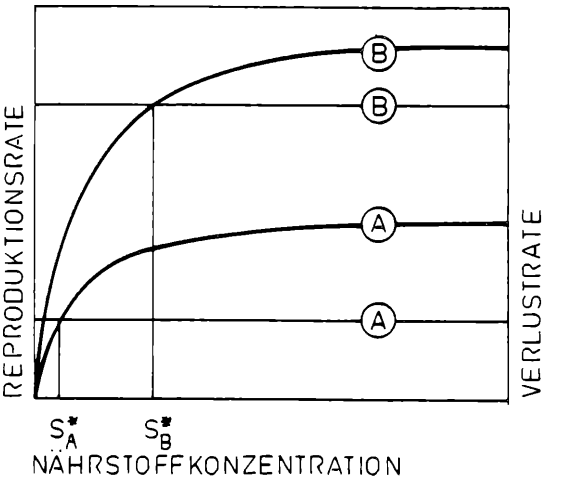

Abbildung 2

Konkurrenz der Arten A und B um einen gemeinsamen limitierenden Nährstoff bei verschiedenen Verlustraten. A gewinnt gegen B, obwohl es bei gleichen Verlustraten für beide Artren nie gewinnen kann (nach Abb. 11 in TILMAN, D. 1982).

2. Konkurrenz um zwei Nährstoffe

Die Reproduktionsrate einer Art wird in einem homogenen Medium stets von dem Nährstoff limitiert der in der gegenüber dem Bedarf relativ geringsten Konzentration verfügbar ist (Liebigs „Gesetz des Minimums"). Das stöchiometrische Verhältnis zweier Nährstoffe, bei dem der Übergang von Limitation durch den einen zu Limitation durch den anderen Nährstoff stattfindet, wird Optimalverhältnis genannt. In einem Koordinatensystem, in dem die beiden Achsen die Konzentrationen zweier potentiell limitierender Nährstoffe darstellen, läßt sich die Gleichgewichtsbeziehung zwischen Nährstoffkonzentration und Reproduktionsrate durch rechtwinke-

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

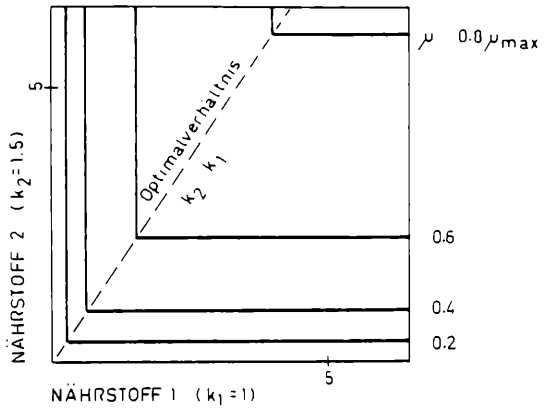

Abbildung 3

Isoplethen der Reproduktionsrate
in Abhängigkeit von 2 potentiell limitierenden, nicht substituierbaren Nährstoffen, Definition des Optimalverhältnisses der beiden Nährstoffe (nach Abb. 5 in TILMAN, D. 1982).

lige Isoplethen darstellen (Abb. 3). Das Optimalverhältnis der beiden Nährstoffe wird durch die Eckpunkte der Isoplethen definiert.

Für die Vorhersage des Konkurrenzerfolges unter Gleichgewichtsbedingungen kommt es dabei auf jene Isoplethe an, die einem Netto-Null-Wachstum entspricht, d. h. die eine Reproduktionsrate bezeichnet, welche mit der Verlustrate im Gleichgewicht ist (ZNGI, „zero net growth isocline"). Haben die ZNGI's zweier Arten keinen Schnittpunkt, ist stets diejenige der Gewinner, deren ZNGI näher bei den Achsen liegt. Haben die ZNGI's jedoch einen Schnittpunkt, bestehen drei Möglichkeiten (Abb. 4). In einem Bereich der kombinierten Nährstoffkonzentrationen (Maximalkonzentrationen vor jedem Konsum durch Organismen), der durch den Schnittpunkt der ZNGI's und zwei Vektoren begrenzt wird, deren Steigung den Optimalverhältnissen der beiden Nährstoffe für beide Arten entspricht, ist Koexistenz im Gleichgewicht möglich. Beide Arten sind dann jeweils durch einen anderen Nährstoff limitiert: d. h. zwei limitierende Nährstoffe ermöglichen die Koexistenz von zwei Arten. Die in Lösung verbleibenden Restkonzentrationen beider Nährstoffe werden durch den Schnittpunkt der ZNGI's definiert. Liegt die kombinierte Maximalkonzentration links vom Koexistenzbereich siegt diejenige Art, deren ZNGI näher bei der y-Achse liegt, rechts diejenige, deren ZNGI näher bei der x-Achse liegt. Es ist auch möglich, daß mehr als zwei Arten den Gradienten des Nährstoffverhältnisses teilen, vorausgesetzt die Rangordnungen der Konkurrenzfähigkeit um beide Nährstoffe sind genau umgekehrt (Abb. 5)

3. Abweichungen vom Gleichgewichtszustand

Unter zeitlich und/oder räumlich variabler Zufuhr von gelösten Nährstoffen bricht der von der Monod-Gleichung postulierte eindeutige Zusammenhang zwischen der Reproduktionsrate und der Nährstoffkonzentration zusammen. Unter sättigenden Bedingungen kann der inkorportierte Pool einiger Nährstoffe (z. B. P und N) schneller verdoppelt werden als die Biomasse und die Zellzahl. Es ist daher möglich einen intrazellulären Reservepool aufzubauen, der bei nachfolgender Abnahme der externen Nährstoffkonzentration für einige Zeit die Aufrechterhaltung einer Reproduktionsrate ermöglicht, die höher ist, als nach der Monod-Gleichung erwartet werden könnte (DROOP, M. R. 1973: J. Phycol. 9, 264; 1983: Botanica Marina 26, 99). Variable Nährstoffzufuhr ermöglicht daher eine größere Variabilität kompetitiver Strategien als ein konstantes Nährstoffregime: 1) Ausnutzung von Nährstoffpulsen für starke Populationszunahmen (bei hoher μ_{max}), 2) Ausnutzung von Nährstoffpulsen für den Aufbau von Resevepools, 3) Anpassung an Konkurrenz unter nährstoffarmen Bedingungen. Gleichzeitig kann es in einem System heterogener Nährstoffzufuhr auch zu zeitlicher Variabilität der Nährstoffverhältnisse kommen und damit zu zeitlichen Verschiebungen im Konkurrenzvorteil zwischen Arten, die einen Gradienten des Verhältnisses zweier Nährstoffe teilen. All dies führt dazu, daß unter zeitlich und/oder räumlich variablen Nährstoffbedingungen, mehr Arten koexistieren können, als es limitierende Resource gibt (ARMSTRONG, R. A. und McGEHEE, R. 1976: Theor. Pop. Biol. 9, 317; TILMAN, D. 1982: Resource competition and community structure; Princeton Univ. Press; SOMMER, U. 1984: Limnol. Oceanogr. 29, 633).

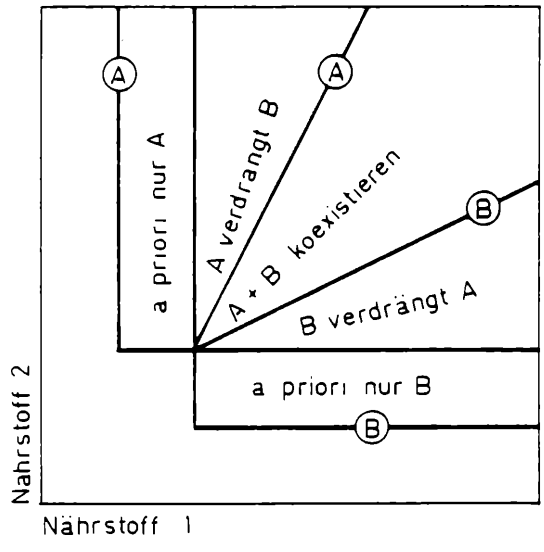

Abbildung 4

Konkurrenz der Arten A und B um zwei Nährstoffe.
A ist der bessere Konkurrent um Nährstoff 1, B um 2. Die rechtwinkeligen Linien sind die Netto-Nullwachstumslinien (ZNGI's), die diagonalen Vektoren haben die Steigung des Optimalverhältnisses der beiden Nährstoffe. Koexistenz bzw. Verdrängung hängen von der kombinierten Konzentration beider Nährstoffe vor jeglicher Zehrung durch Organismen ab (nach Abb. 24 in TILMAN, D. 1982).

Ergebnisse der Konkurrenzexperimente in kontinuirlicher Kultur:

4. Allgemeine Ergebnisse

Phytoplankton-Konkurrenzexperimente wurden entweder als 2-Art Experimente mit Algen aus Reinkulturen (z. B. TILMAN, D. 1977: Ecology 58, 338; 1981: Ecology 62, 802; HOLM, N. P. und ARMSTRONG, D. E. 1981: Limnol. Oceanogr. 26, 622; KILHAM, S. S. 1984: Verh. int. Ver. Limmol. 22, 433) oder mit natürlichem Mischplankton (z. B. SOMMER, U. 1983: Arch. Hyddobiol. 96, 399; TILMAN, D. und KIESLING, R. L. 1984, In: KLUG, M. I. und REDDY, C. A. (eds): Current perspectives in perspectives in microbial ecology. — Am. Soc. Microbiol. Washington, 314; KILHAM, S. S. 1986: Can. J. Fish. Aquat. Sci. 43, 351) durchgeführt. Dabei zeigte sich ein hohes Maß an Übereinstimmung zwischen den an verschiedenen Seen und von verschiedenen Labors durchgeführten Experimenten sowie zwischen den experimentellen Ergebnissen und den aus der Theorie abgeleiteten Erwartungen:

Unter strikten Gleichgewichtsbedingungen (Chemostatkultur) können tatsächlich nur soviele Arten koexistieren, wie es verschieden limitierende Resourcen gibt.

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

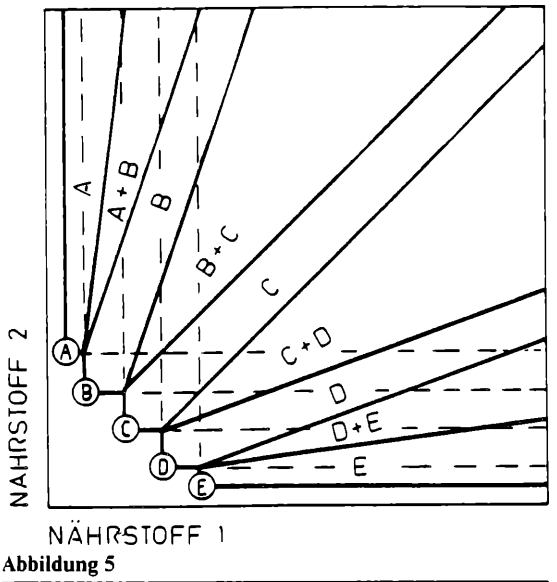

Abbildung 5

Fünf Arten konkurrieren um 2 Nährstoffe.
Die Rangordnungen der Konkurrenzfähigkeit um beide Nährstoffe sind umgekehrt (A ist der beste Konkurrent um 1, der schlechteste um 2, B der zweitbeste um 1, der zweitschlechteste um 2, . .). Die Regionen der Koexistenz und Dominanz der Arten sind entlang des Verhältnisses Nährstoff 1: Nährstoff 2 sortiert (nach Abb. 36 aus TILMAN, D. 1982).

Das Ergebnis von Konkurrenzversuchen folgt den Vorhersagen, die von den physiologischen Parametern der Monod-Gleichung hergeleitet werden können. Daraus folgt, daß die einzige stattfindende Interaktion der Konsum gemeinsam benötigter Resourcen ist (also keine Allelopathie).

Das Endergebnis eines Kokurrenzversuches ist unabhängig von der Anfangsabundanz der Konkurrenten; auch eine zunächst sehr kleine Population eines überlegenen Konkurrenten kann eine anfangs zahlen- oder biomassemäßig dominante Population eines unterlegenen Konkurrenten verdrägen (TILMAN, D. und STERNER, R. W. 1984: Oecologia 61, 197).

Viele der bisher untersuchten Arten zeigen weltweit ein konsistentes Verhalten, d. h. sie sind in gleicher Weise entlang konkurrenrelevanter Umweltgradienten sortiert.

5. Konkurrenzerfolg von Algenarten in Abhängigkeit vom Verhältnis der limitierenden Nährstoffe

Der bisher am besten untersuchte konkurrenzrelevante Gradient ist der Gradient des Si: P Verhältnisses. Die erste publizierte Versuchsserie waren TILMAN's (1977: Ecology 58, 338) Kobkurrenzversuche mit den Kieselalgen *Asterionella formosa* und *Cyclotella meneghiniana.* Dabei konnten die beiden Arten bei stöchiometrischen Si P Verhältnissen im Medium von 6 1 bis 90 : 1 koexistieren, mit steigendem Anteil von *Asterionella* bei steigendem Si : P Verhältnis. Oberhalb von Si : P = 90 : 1 setzte sich *Asterionella* als einzige Art durch, unterhalb von Si : P = 6 : 1 setzte sich *Cyclotella* durch. Auch bei allen folgenden Experimenten erwiesen sich pennate Kieselalgen aus der Familie Fragilariaceae als konkurrenzstärkste Phytoplankter bei hohen Si P Verhältnissen (dh. wenn nur mehr P limitierend war: *Asterionella formosa* gegen *Microcysts aeruginosa* (Holm, N. P. und Armstrong, D. E. 1981: Limnol. Oceanogr. 2, 622), *Synedra* sp. gegen *Stephanodiscus minutus* (KILHAM, S. S. 1984: Verh. int. Ver. Limnol. 22, 435), *Synedra acus* in einem natürlichen Planktongemisch aus dem Bodensee (SOMMER, U. 1983: Arch. Hydrobiol. 96, 39), *Synedra acus* in einem natürlichen Planktongemisch aus dem Lake Mephremaggog (SMITH, R. E. und KALFF, J. 1983: Limnol. Oceanogr. 28, 448) *Synedra filiformis* in einem natürlichen Planktongemisch aus dem Lake Michigan (KILHAM, S. S. 1986: Can. J. Fish. Aquat. Sci. 43, 351). Bemerkenswert ist vor allem die Tatsache, daß bei Konkurrenzexperimenten mit natürlichem Plankton sich stets *Synedra* spp. sich in Abwesenheit von Si-Limitation als stärkste Konkurrenten um Phosphor erwiesen.

Ein Vergleich der Angfangssteigungen der Monod-Funktionen (μ_{max}/k_s) für Si-limitiertes und P-limitiertes Wachstum mehrerer Kieselalgen (Abb. 6) zeigt daß für 5 von 6 untersuchten Arten die Rangordnung der Konkurrenzfähigkeit um Si und um P genau umgekehrt sind.

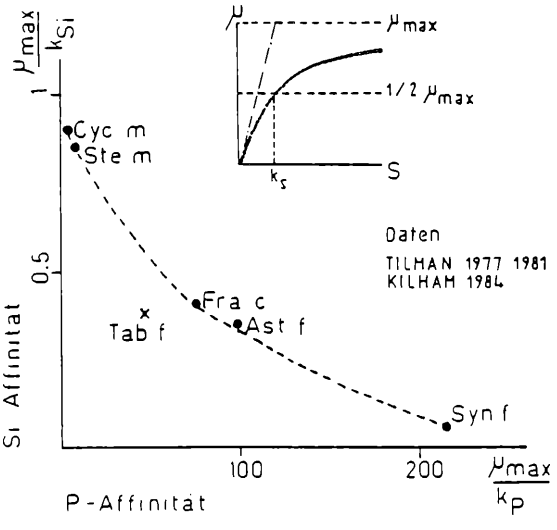

Abbildung 6

Anfangssteigungen der Monod-Funktion für Si- und P-limitiertes Wachstum von 5 Kieselalgen.
Fünf Arten zeigen die in Abb. 5 hypohetisch veranschaulichten umgekehrten Rangordnungen der Konkurrenzfähigkeit *(Cyclotella meneghiniana, Stephanodiscus minutus, Fragilaria crotonensis, Asterionella formosa, Synedra filiformis).* Nur *Tabellaria* tanzt aus der Reihe.

Bei sehr niedrigen Si P Verhältnissen (unter 4 1) setzten sich in Konkurrenzversuchen mit natürlichem Plankton Grünalgen durch: Bei 10° C und einem Inokulum aus dem L. Michigan eine unbestimmte einzellige Chlorococcale (KILHAM 1986: Can. J. Fish. Aquat. Sci. 43, 351), bei 18° C und einem Inokulum aus dem Bodensee *Mougeotia thylespora* (SOMMER 1983: Arch. Hydrobiol. 96, 399). Der Übergang von Grünalgen- zu Kieselalgen-Dominanz fand in beiden Versuchsserien bei annähernd gleichen Si : P Verhältnissen statt (Abb. 7).

Andere Paare potentiell limitierender Nährstoffe wurden bisher wesentlich seltener untersucht. TILMAN und KIESLING (1984: In: KLUG, M. I. und REDDY, C. A. (eds.): Current perspectives in microbial ecology. — Am. Soc. Microbiol., Washington) fanden, daß bei niedrigen N P Verhältnissen Blaualgen und bei hohen N P Verhältnissen Grünalgen dominieren. Die Kombination vo Si und N als potentiell limitierende Nährstoffe wurde bisher nur bei antarktischen, marinen Kieselalgen eingesetzt (SOMMER 1986: Marine Biol; im Druck). Ähnlich wie bei der Konkurrenz um Si und P erwiesen sich auch hier die stärksten Konkurrenten um Silikat als die schwächsten Konkurrenten um Phosphat und umgekehrt. Theoretisch können derartige Verhältnisse auch bei der Faktorenkombination Licht mit einem gelösten Nährstoff bestehen, da auch Licht eine aufzehrbare Resource ist („Selbstbeschattung"). Allerdings liegen dazu noch keine experimentellen Untersuchungen vor.

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

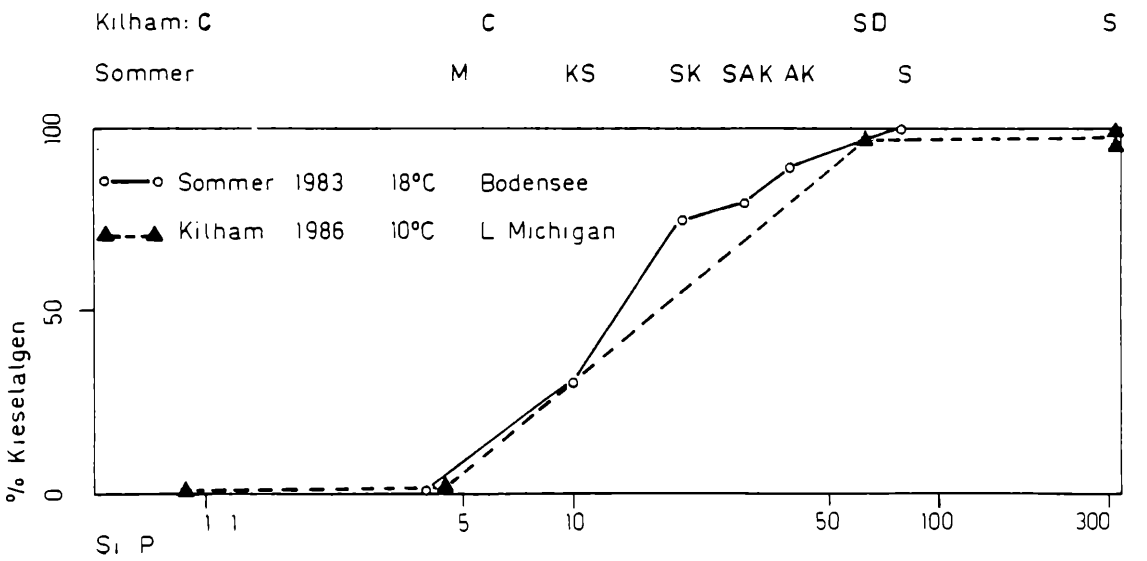

Abbildung 7

Chemostat-Konkurrenzexperimente mit natürlichem Phytoplankton bei verschiedenen Si : P Verhältnissen.
Biomasse-Anteil der Kieselalgen bei Beendigung der Experimente, der Rest waren fast ausschließlich Grünalgen. Abkürzungen in den beiden oberen Zeilen:
C: unbestimmte Chlorococcale, M: *Mougeotia*,
K: *Koliella*, S: *Synedra*, A: *Asterionella*,
D: *Diatoma*.

6. Konkurrenzerfolg von Algenarten in Abhängigkeit von der Durchflußrate

Chemostatversuche mit konstantem Nährstoffverhältnis, aber variabler Durchflußrate testen, ob die Monod-Kurven verschiedener Arten einen Schnittpunkt haben, d. h. ob Arten, die eine niedrigere maximale Wachstumsrate habe als andere, gleichzeitig eine höhere Anfangssteigung haben können. SMITH und KALFF (1983: Limnol. Oceanogr. 28, 448) führten derartige Experimente mit natürlichem Plankton aus dem Lake Mephremaggog und Phosphor als limitierenden Nährstoff durch und kamen zur Schlußfolgerung, daß es bei Durchflußraten von 0.06 d^{-1} bis 0.9 d^{-1} zu keiner Verschiebung in der kompetitiven Dominanz kam. Diese Schlußfolgerung wurde jedoch angezweifelt (SOMMER, U. und KILHAM, S. S. 1985: Limnol. Oceanogr. 30, 43), da es nach den publizierten Ergebnissen den Anschein hatte, als würde mit der biomassemäßig dominanten *Synedra acus* noch jeweils eine weitere Art koexistieren, was die Behauptung einheitlicher Limitation durch P in Frage stellte. Unter den subdominanten Arten kam es zu einer Aufteilung des Gradienten der Durchflußraten.

Später wiederholte ich dieses experimentelle Programm mit Material aus dem Bodensee (SOMMER 1986: Oecologia 68, 503). Dabei wurde in einer Versuchsserie wurde zum totalen Ausschluß von Si-Limitation ein sehr hohes Si : P Verhältnis (800 : 1) geboten; in der anderen Versuchserie wurde überhaupt kein Si geboten, um Kieselalgen total auszuschließen. In der Si-reichen Serie setzte sich *Synedra acus* bei allen Durchflußraten bis 1.6 d^{-1} als einzige Art durch, bei 2.0 d^{-1} setzte sich *Achnanthes minutissima* durch. In der Si-freien Serie setzten sich bei den Durchflußraten 0.3 und 0.5 d^{-1} *Mougeotia thylespora*, bei 0.7 und 0.9 d^{-1} *Scenedesmus acutus* und bei 1.2 und .6 d^{-1} *Chlorella minutissima* durch. Das heißt, verschiedene Algenarten können den Gradienten der Durchflußraten teilen, wenngleich die Aufteilung dieses Gradienten nicht so fein zu sein scheint, wie die Aufteilung des Gradienten des Si : P Verhältnisses.

7. Konkurrenz unter fluktierenden Nährstoffbedingungen

Für Abweichungen vom strengen Fließgleichgewicht, wie es idealtypisch in der Chemostatkultur verwirklicht ist, trifft die Konkurrenztheorie TILMAN's (1982: Resource competition and community structure. — Princeton Univ. Press) zwei Voraussagen: 1) Bei den Fluktuationen des Nährstoffangebots um einen langfristigen Durchschnitt können mehr Arten koexistieren, als es limitierende Resourcen gibt. 2) Die dominanten Arten bleiben dieselben wie bei einem konstanten Nährstoffregime mit identischem langfristigen Durchschnitt des Nährstoffangebots.

Konkurrenzexperimente mit natürlichem Plankton, bei denen ein (P) oder zwei (P und Si) Nährstoffe nicht kontinuierlich, sondern in diskreten, wöchentlichen Pulsen zugegeben wurdewn (SOMMER U. 1985: Limnol. Oceanogr. 30, 335), bestätigten zwar die erste, nicht aber die zweite Prognose. Tatsächlich nahm die Artenzahl gegenüber Steady-State Experimenten zu. Andererseits verschob sich jedoch der Übergang von Grünalgen- zu Kieselalgendominanz sehr deutlich entlang des Gradienten des Si P Verhältnisses (Abb. 8). Außerdem traten teilweise ganz andere Artren als erfolgreiche Konkurrenten auf, z. B. *Nitzschia acicularis*, die in den Steady-State Versuchen überhaupt keine Rolle gespielt hatte.

Die Unfähigkeit des Tilman'schen Konkurrenzmodelles, den Gewinner von Nährstoffkonkurrenz unter fluktuierenden Bedingungen korrekt vorherzusagen, liegt daran, daß eine der Ausgangsannahmen dieses Modells, nämlich die Existenz einer eindeutigen Beziehung zwischen der Reproduktionsrate und der Nährstoffkonzentration, bei fluktuierenden Bedingungen nicht zutrifft (siehe oben). Unter fluktuierenden Bedingungen muß das einstufige Monod-Modell durch ein mehrstufiges Modell ersetzt werden: Aufnahmeraten des limitierenden Nährstoffs als Sättigungsfunktion der externen Konzentration, Abnahme der externen Konzentration durch Aufnahme in die Zellen, Zunahme der Zellquote des limitierenden Nährstoffes durch Aufnahme, Wachstum als Sättigungsfunktion der Zellquote, Ausdünnung der Zellquote durch Wachstum, negative Rückkoppelung von der Zellquote auf die Aufnahmerate (DROPP, M. R. 1983: Botanica Marina 26, 99).

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

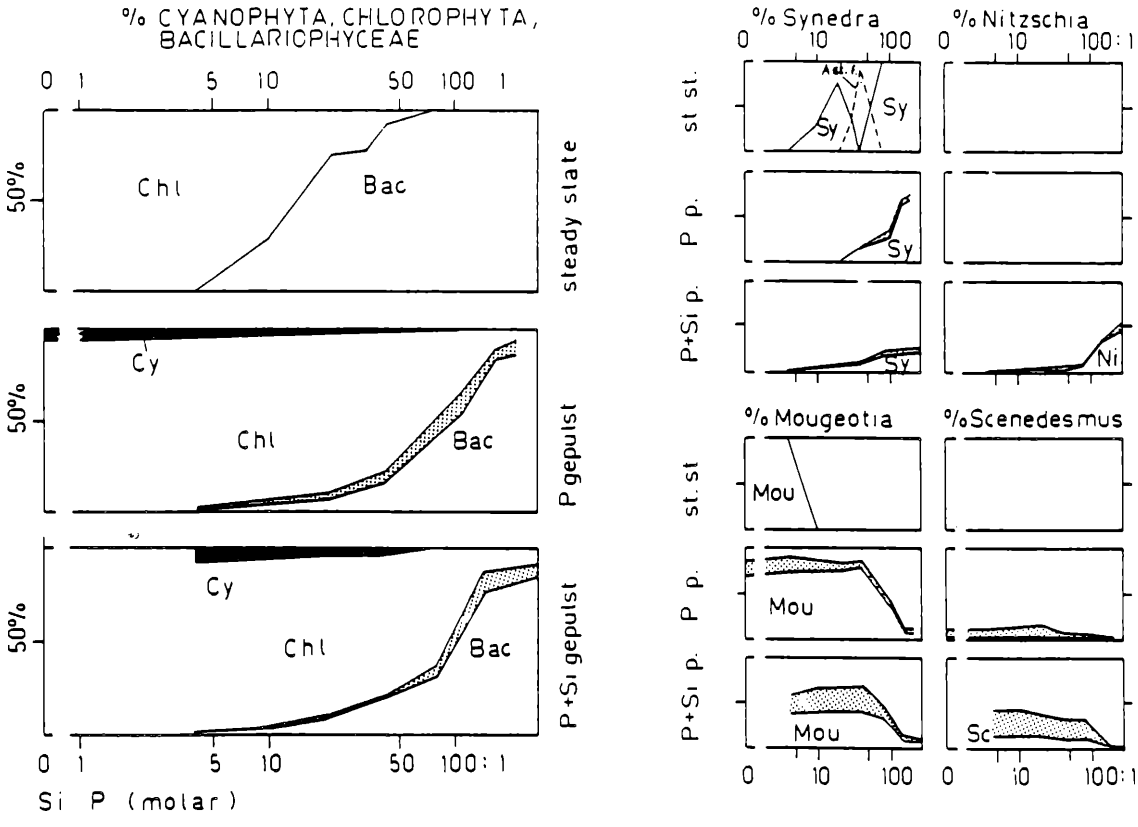

Abbildung 8

Verschiebung des taxonomischen Ergebnisses der Nährstoffkonkurrenz bei Übergang von Steady-State Bedingungen zu gepulster Zugabe von nur P oder von P und Si. Schattierung: Schwankungsbereich im Zeitintervall zwischen zwei Pulsen (7 Tage).

8. Vorhersage der Artenzusammensetzung in natürlichen Gewässern.

Konkurrenzexperimente in kontinuierlicher Kultur sind ein geeignetes Mittel zur vergleichenden Untersuchung der kompetitiven Fähigkeiten verschiedener Algenarten, vor der direkte Ableitung von Prognosen für die Artenzusammensetzung aus Nährstoffverhältnissen muß jedoch gewarnt werden.

Erstens wurden alle bisherigen Konkurrenzexperimente bei gleichen Verlustraten (= Durchflußrate des Chemostaten) für alle Konkurrenten durchgeführt, in situ sind die Verlustraten jedoch artspezifisch verschieden.

Zweitens kann mit Sicherheit angenommen werden, daß unter natürlichen Bedingungen keine zeitliche Konstanz der Nährstoffzufuhr besteht. Die Experimente mit gepulster Nährstoffzugabe haben eindeutige Verschiebungen im taxonomischen Ergebnis der Konkurrenz gegenüber Gleichgewichtsexperimenten gezeigt.

Drittens besteht im natürlichen Gewässer neben der zeitlichen Heterogenität auch eine räumliche Heterogenität der Umweltbedingungen. Die auffälligste Komponente davon ist der vertikale Gradient des Lichts, der Temperatur und der Nährstoffe. Bezeichnenderweise haben sich mobile Algenarten, die solche Vertikalgradienten durch Wanderung ausnützen können (SALONEN, K., JONES, R. I. und ARVOLA, L. 1984: Freshwat. Biol. 14, 431), unter den homogenen Bedingungen der Konkurrenzexperimente nie durchsetzen können.

Von allen Ergebnissen der Konkurrenzversuche lassen sich noch am ehesten die qualitativen Aussagen, daß hohe Si P Verhältnisse Verschiebungen zugunsten der Kieselalgen, insbesondere der Fragilariaceae, und niedrige N P Verhältnisse Verschiebungen zugunsten der Blaualgen fördern (SMITH, V. 1983: Science 221, 669). Andere Faktoren können jedoch ähnliche Ergebnisse haben: Große Durchmischungstiefen, niedrige Temperaturen und Lichtlimitation können Kieselalgen fördern, während eine geringe Durchmischungstiefe für diese relativ stark von Sedimentationsverlusten betroffenen Algen ungünstig ist (REYNOLDS, C. S. 1984: The ecology of freshwater phytoplankton, Cambridge Univ Press; SOMMER, U. 1984: J. Plankton R. 6, 1). Die zur Vertikalwanderung befähigten Blaualgen werden hingegen von starker vertikaler Schichtung gefördert. Gegen Grazingverluste sind die Blaualgen sehr resistent, die großen Kieselalgen zumindest relativ resistent.

LITERATUR

ARMSTRONG, R. A. & McGEHEE R., (1976):
Coexistence of species competing for shared resources. — Theor. Pop. Biol. 9: 317-28.

DROOP, M. R. (1973):
Some thoughts on nutrient limitation in algae. — J. Phycol. 9: 264-72.

— (1983):
25 years of algal growth kinetics. — Bot. Mar. 26: 99-112.

HOLM, N. P. & Armstrong, D. E. (1981):
Role of nutrient limitation and competition in controlling the populations of *Asterionella formosa* and *Microcystis aeruginosa* in semicontinuous culture. — Limnol. Oceanogr. 25: 622-34.

HUTCHINSON, G. E. (1961):
The paradox of the plankton. — Amer. Nat. 95: 137-45.

KILHAM, S. S. (1984):
Silicon and phosphorus growth kinetics and competitive interactions between *Stephanodiscus minutus* and *Synedra* sp. — Verh. int. Ver. Limnol. 22: 435-9.

— (1986):
Dynamics of Lake Michigan natural phytoplankton communities in continuous cultures along a Si/P loading gradient. — Can. J. Fish. Aquat. Sci. 43: 351-60.

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

MONOD, J. (1950):
La technique de la culture continue: theorie et applications. — Ann. Inst. Pasteur Lille 79: 390-410.

REYNOLDS, C. S. (1984):
The ecology of freshwater phytoplankton. — Cambridge University Press, 384 pp.

SALONEN, K., JONES R. I. & ARVOLA L. (1984):
Hyplimnetic phosphorus retrieval by diel vertical migrations of lake phytoplankton. — Freshwat. Biol. 14:431-8.

SMITH, R. E. & Kalff J. (1983):
Competition for phosphorus among co-occurring freshwater phytoplankton. — Limnol. Oceanogr. 28: 448-64.

SMITH, V. (1983):
Low nitrogen to phosphorus ratios favor dominance by blue-green algae in lake phytoplankton. — Science 221: 669-71.

SOMMER, U. (1983):
Nutrient competition between phytoplankton species in multispecies chemostat experments. — Arch. Hydrobiol. 969 399-416.

— (1984):
The paradox of the plankton: Fluctuations of phosphorus availability maintain diversity of phytoplankton in flow-through cultures. — Limnol. Oceanogr. 29: 633-6.

— (1984):
Sedimentation of principal phytoplankton species in Lake Constance. — J. Plankton R. 6: 1-15.

— (1985):
Comparsion between steady state and non-steady state competition: Experiments with natural phytoplankton. — Limnol. Oceanogr. 30: 335-46

— (1986):
Phytoplankton competition along a gradient of dilution rates. — Oecologia 68: 503-6.

— (1986):
Nitrate- and silicate-competition among antarctic phytoplankton. — Mar. Biol. 91: 345-51.

SOMMER, U. & KILHAM S. S., (1985):
Phytoplankton natural community competition experiments: A reinterpretation. — Limnol. Oceanogr. 30: 436-40.

TILMAN, D. (1977):
Resource competition between planktonic algae: an experimental and theoretical approach. — Ecology 58: 338-48.

— (1981):
Experimental tests of resource competition theory using four species of Lake Michigan algae. — Ecology 62: 802-15.

— (1982):
Resource competition and community structure. — Princeton Univ. Press, 296 pp.

TILMAN, D. & KIESLING R. L., (1984):
Freshwater algal ecology: taxonomic tradeoffs in the temperature dependence of nutrient availabilities; In: Klug M. J., & Reddy, C. A. (eds): Current Perspectives in Microbial Ecology. — Amer. Soc. Microbial. Ecol. 31: 4-9.

TILMAN, D. & STERNER, R. W. (1984):
Invasions of equilibria: Test of resource competition using two species of algae. — Oecologia 61: 197-200.

Anschrift des Verfassers:
Dr. Ulrich Sommer
Max-Planck-Institut für Limnologie
Abt. Ökophysiologie
Postfach 165
D-2320 Plön

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): Sommer Ulrich

Artikel/Article: Der Einfluß der Nährstoffkonkurrenz auf die Artenzusammensetzung des Phytoplankton 54-59