©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

Faktoren der Steuerung und der Regulation in Phytoplanktonpopulationen

Martin Dokulil

Wie hinlänglich bekannt, ist das Hauptproblem jeglicher Planktonorganismen das Verweilen im Schwebezustand bzw. das Aufsuchen günstiger Lebensbedingungen mit dem Ziel der Optimierung des Wachstums und des Lebenszyklus unter den gegebenen Umweltbedingungen (REYNOLDS 1984). Dies wird durch interne und externe Regulationsmechanismen und die Kombination verschiedener Strategien erreicht. Die Algenzelle integriert mehrere Einzelfaktoren zu einem für uns als Wachstum erkennbaren Gesamtergebnis. Die zeitlich-räumlichen Gradienten und Veränderungen von Umweltfaktoren werden aber von verschiedenen Algenarten unterschiedlich beantwortet (BONIN et al. 1981).

Ausschlaggebend für das Verhalten der Population ist also immer eine Kombination von Einflußgrößen. Einzelfaktoren erhalten nur unter bestimmten Umständen größeres Gewicht für das summarische Erscheinungsbild der Population. Weder das Gesetz der multiplikativen Faktorenwirkung noch das Liebigsche Minimum Gesetz haben sich als allgemeingültig erwiesen (STRASKRABA & GNAUCK 1983).

Die innere Struktur einer Phytoplanktongemeinschaft kann als kybernetisches Problem der Selbstoptimierung bzw. Selbstadaption betrachtet werden (RADTKE und STRASKRABA 1980). Veränderte Umweltbedingungen können von Algenzellen auf zweierlei Weise beantwortet werden. Echte „Anpassung" setzt Wachstum und Zellteilung unter den geänderten Verhältnissen voraus, benötigt also mindestens eine Generationszeit. Physiologische Änderungen hingegen können durch Regulationsmechanismen im Stoffwechsel kurzfristig, innerhalb einer Generation, vorgenommen werden (HARRIS 1978).

Vom Standpunkt der evolutionären Ökologie kommt noch eine dritte, über viele Generationen wirksame, gerichtete Adaptation hinzu. Hierher gehören so wesentliche Fragen, wie die Bedeutung der Zellgröße oder der Zellmorphologie für die Anpassung der Phytoplankton-Arten.

In Übereinstimmung mit anderen Referaten dieses Symposions werden zur Erläuterung von Regulationsmechanismen und Anpassungsstrategien folgende Faktoren gewählt:

1. Temperatur-Strahlungs Wechselwirkung
2. Turbulenzeinfluß
3. Lichtqualität
4. Positionierung (Auftrieb, aktives Schwimmen)
5. Zellgröße
6. Zellmorphologie

Da stets mehrere Mechanismen gleichzeitig auf die Population einwirken, ist eine getrennte Betrachtungsweise der Effekte eigentlich unzulässig, in der Praxis aber nicht zu umgehen.

1. Steuerungsfaktoren

Trotz der zahlreichen Resistenzuntersuchungen im Bereich extremer oder lethaler Temperaturen, bleibt die Art und Weise in der Algen ihr Wachstum an verschiedene Temperaturen anpassen, oft unklar. Häufig wird der Temperatureinfluß lediglich als Bereich möglicher oder maximaler Reaktion angegeben. Analysen der Temperaturabhängigkeit werden durch die gleichzeitige Lichtwirkung stark erschwert, so daß eine säuberliche Trennung der beiden Faktoren praktisch kaum möglich ist.

Am günstigsten läßt sich die Steuerung der Wachstumsrate durch Temperatur und Licht im Labor an Reinkulturen bzw. Mischpopulationen untersuchen. Für *Tabellaria flocculosa* var. *asterionelloides* sind derartige Ergebnisse in Abb. 1 dargestellt (KOFLER 1986). Bei 10°C sind die durchschnittlichen Wachstumsraten im Bereich der beiden niedrigsten Lichtintensitäten (10 und 25 µE $m^{-2}sec^{-1}$) deutlich erhöht, bei 10 µE sogar höher als bei allen anderen Temperaturen. Bei 25 µE ist die Wachstumsrate größer als bei 15°C und etwa gleich hoch wie bei 20 und 25°C. Temperaturen über 20°C sind für das Wachstum der Alge nicht weiter förderlich. Betrachtet man die maximalen Wachstumsraten, so ergibt sich ein ähnliches Bild mit dem Unterschied, daß im Bereich oberhalb von 50 µE die 15° und 20°C Werte nicht signifikant verschieden voneinander sind. Lichtsättigung des Wachstums wird bei allen Temperaturen zwischen 50 und 80 µE erreicht.

Aus dieser Beobachtung folgt, daß *Tabellaria flocculosa* seine Wachstumsrate in einer Weise reguliert, die optimales Wachstum bei 10°C im gesamten untersuchten Lichtbereich, insbesondere bei geringen Intensitäten ermöglicht und schon bei 15°C maximales Wachstum erlaubt.

Zwischen diesen Laborbefunden und dem Wachstum im Freiland besteht gute Übereinstimmung. Von den 56 positiven Nettozuwachsraten einer dreijährigen Untersuchungsperiode liegen 61% unter 15°C, wovon 83% in den Intensitätsbereich von <200 J $cm^{-2}d^{-1}$ (180 µE $m^{-2}s^{-1}$) fallen (Abb. 2A). Selbst bei Temperaturen unter 5°C kann im Freiland noch Wachstum stattfinden, ein Bereich der leider selten untersucht wird. Niedrige Temperaturen und relativ geringe Lichtintensitäten treten häufig während Perioden erhöhter Turbulenz auf. Tatsächlich zeigen die Ergebnisse (Abb. 2B) eine Häufung der Werte im mittleren Bereich des Korrelativs Stabilität/optische Tiefe. *Tabellaria* benötigt also ein gewisses Maß an Turbulenz, um wachsen zu können.

Turbulenz tritt neben Temperatur und Strahlung als drittes Regulativ für manche Arten hinzu. Trotz zahlreicher Arbeiten zur Regulation physiologischer Vorgänge durch die Turbulenz, wie etwa Photosynthese, Respiration und Nährstoffaufnahme sowie die Bedeutung für das Verweilen in Suspension (vergl. HARRIS 1978, REYNOLDS 1984), sind unsere Kenntnisse des Verhaltens von Algenarten in turbulentem Milieu nach wie vor unzureichend. Wie etwa sind die Wachstumsraten bei Zirkulation durch einen Temperatur-Licht-Gradienten? Welchen Einfluß haben vertikale Unterschiede in der Nährstoffkonzentration?

Neben der Intensität ändert sich aber auch die spektrale Zusammensetzung des Lichtes mit der Tiefe. Obwohl die chromatische Adaptation eines der ältesten Forschungsgebiete der Algologie ist, finden sich erstaunlich wenig Angaben über Süßwasserphytoplankton (WALL & BRIAND 1979). Bei *Tabellaria* führt Blaulicht zu erhöhten Wachstumsraten, die sogar die Werte im Weißlicht übertreffen (Abb. 3). Der Effekt ist sowohl in Kultur als auch bei Freilandmaterial nachweisbar. Im übrigen sind die Auswirkungen verschiedener Spektralbereiche bei gleicher Intensität auf die Wachstumsrate geringfügig bis vernachlässigbar.

Erhöhte Pigementkonzentration bei Bestrahlung mit Blaulicht, wie sie etwa WALLEN and GEEN (1971)

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

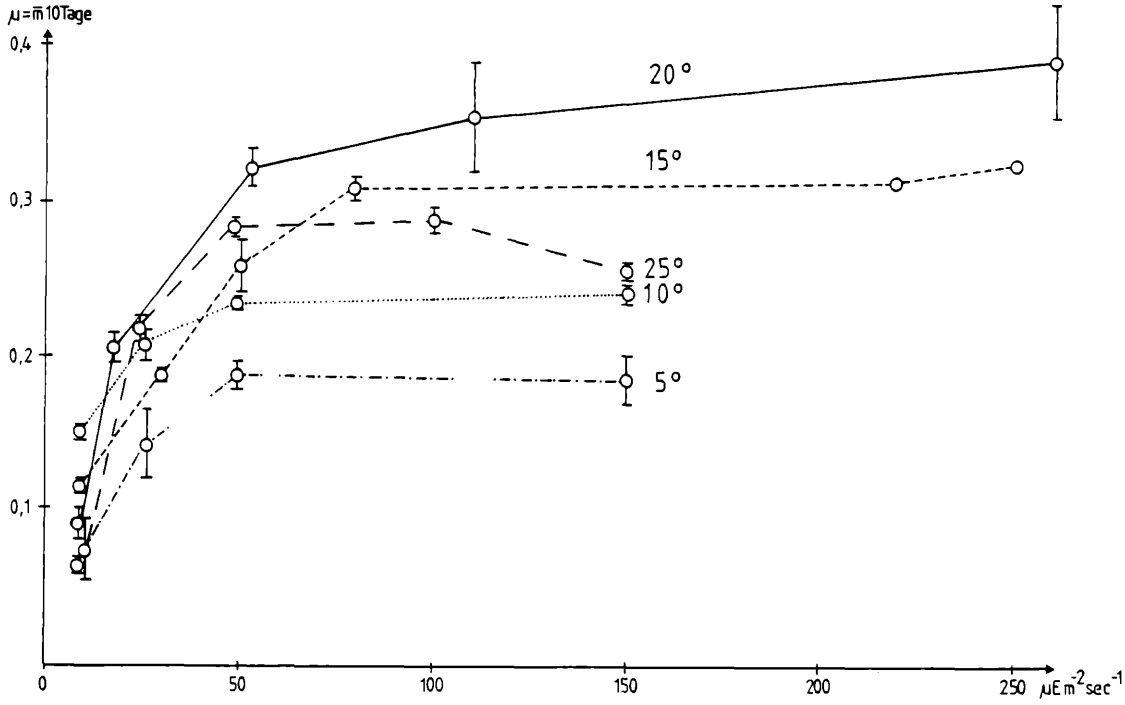

Abbildung 1

Durchschnittliche Wachstumsraten für *Tabellaria flocculosa* var. *asterionelloides* bei verschiedenen Temperaturen und Lichtintensitäten. Aus KOFLER (1986).

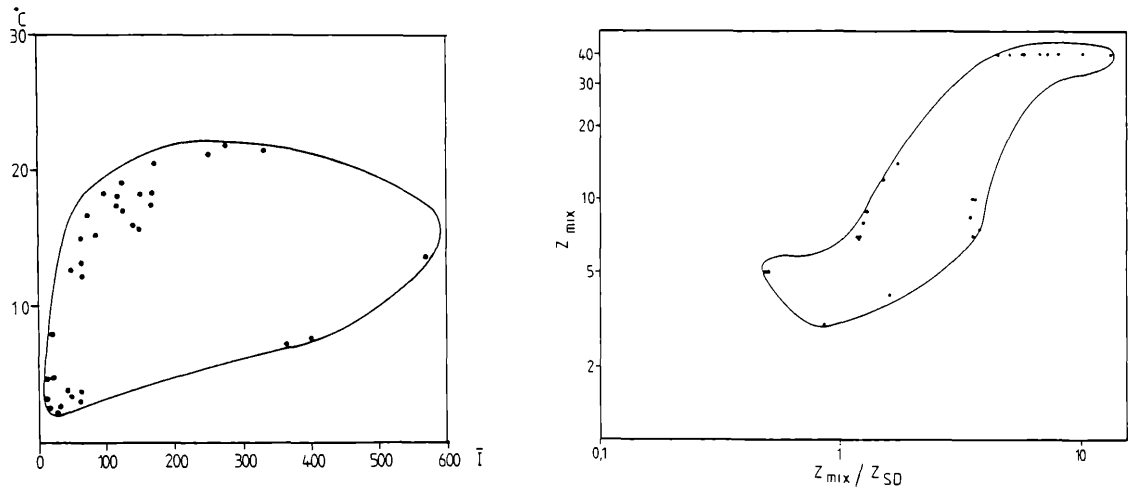

Abbildung 2

***Tabellaria flocculosa* var. *asterionelloides*, Mondsee, 1982-1984: Positive Nettozuwachsraten** im Untersuchungsintervall (8 Tage) gegen durchschnittliche Temperatur im Epilimnion und mittleres effektives Lichtklima im Untersuchungszeitraum (Linke Hälfte). Positive Nettozuwachsrate gegen Mischungstiefe und dem Verhältnis Mischungstiefe zu optischer Tiefe (Rechte Häfte). Original.

bei einer marinen Diatomee feststellten, traten bei *Tabellaria* nicht auf (Abb. 4). Hingegen wurden im Rot- und vor allem im Grünbereich hohe Chlorophyll-Konzentrationen festgestellt. Verschiedene Begleitpigmente, wie das Fucoxanthin, das 4-Keto-Myxol-2'Methylpentosid, das nur von Blaualgen bekannt ist, sind bei Bestrahlung mit Rot- bzw. Grünlicht in erheblich größeren Mengen vorhanden (Abb. 4) oder sie treten nur unter diesen Bedingungen auf, wie etwa das Astaxanthin. Diese Befunde lassen den Schluß zu, daß *Tabellaria* durch Änderung der Pigmentkonzentration und -zusammensetzung in der Lage ist, den grünen Spektralbereich, der ja in den meisten Binnengewässern die am tiefsten eindringende Strahlungskomponente darstellt, auszunützen und sogleich hohe Wachstumsraten erreicht wie im Weißlicht. Adaptationen ähnlicher Art wären insbesondere von Blaualgen zu erwarten, die mit Hilfe ihrer Gasvakuolen eine bestimmte Position im Lichtgradienten aufsuchen, wie etwa *Oscillatoria rubescens*. Schon GAIDUKOV (1902) beobachtete die Rotfärbung von *Oscillatoria rubescens* bei Wachstum in grünem Licht und BORESCH (1921) konnte nachweisen, daß es sich dabei um eine vermehrte Synthese der Biliproteine handelt. Meines Wissens ist aber die Bedeutung dieser Adaptation in keiner der zahlreichen Arbeiten über *Oscillatoria* weiter verfolgt worden. Ähnliches gilt für die gut untersuchte Art *Ceratium hirundinella*. Dieser bewegliche Dinoflagellat sucht optimale Lichtbedingungen auf und führt dabei tagesperiodische Wanderungen aus. Es scheint aber, daß noch niemand der Frage nachgegangen ist, ob und in welchem Umfang die spektrale Zusammensetzung des Unterwasserlichtes für die Wanderung von Bedeutung ist.

Ohne Zweifel gehören die kleinen, beweglichen Flagellaten zu den erfolgreichsten Gruppen des Phytoplanktons, sowohl wegen ihrer Fähigkeit, aktiv günstige Umweltbedingungen aufzusuchen, als auch als Folge ihrer geringen Zellgröße, welche hohe metabolische Aktivität ermöglicht. Von den zahlreichen

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

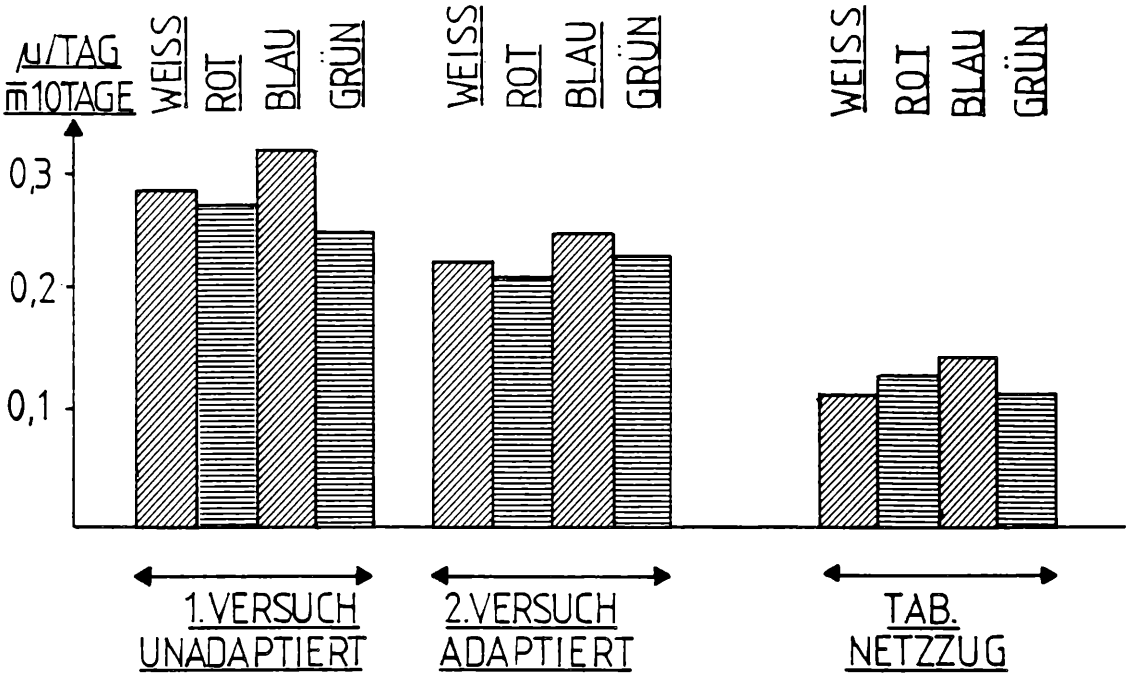

Abbildung 3

Einfluß verschiedener Lichtqualitäten auf die durchschnittliche Wachstumsrate von *Tab flocc.* var. *aster.* in Kultur und aus dem Freiland. Aus KOFLER (1986).

größeabhängigen Prozessen sei als Beispiel die spezifische Photosyntheserate dargestellt (Abb. 5). Mit abnehmendem Zellvolumen steigt die Photosyntheserate pro Biomasseeinheit stark an, allerdings bestehen große Diskrepanzen zwischen verschiedenen Autoren was den Gesamtverlauf insgesamt bzw. bestimmte Arten im speziellen anlangt. Trotzdem erhellt daraus, welche grobe Vereinfachungen wir in vielen Fällen anwenden ohne zu bedenken, daß die Größen der Untersuchungsobjekte um 3-4 Größenordnungen variieren. Keinem „terrestrischen Botaniker" würde es einfallen, über Gras, Büsche und Bäume zu integrieren.

Neben den Größenunterschieden sind auch die großen morphologischen Unterschiede, die jedem Algologen geläufig sind, nicht zu vergessen. Viele Formtypen dienen offenbar dazu, das Schwebevermögen zu erhöhen, Turbulenzen besser nützen zu können, oder die Oberfläche für Austauschvorgänge mit der Umgebung zu vergrößern. Bei *Tabellaria* etwa ist eine deutliche Abhängigkeit der Zellzahl pro Kolonie von der Temperatur zu beobachten (Abb. 6). Bei 10°C bestehen die Kolonien vorwiegend aus 10 und mehr Zellen, während bei einer Temperatur von 25°C die meisten Kolonien zweizellig sind. Dies kann als Antwort auf die geringere Dichte des Wassers bei höheren Temperaturen und damit als Strategie zur Erhaltung des Schwebezustandes angesehen werden.

In gleicher Weise müssen Beobachtungen zur Gallertbildung bei *Tabellaria* und anderen Algen gedeutet werden (KOFLER 1986). Im 10-tägigen Batch-Versuch stieg der Anteil der Zellen mit Gallerte zunächst auf 65 - 75% und pendelte sich gegen Ende des Versuches auf Werte um 50% ein. Die Prozentsätze unterscheiden sich nur wenig zwischen den beiden Untersuchungstemperaturen 10° und 20°C. Der Effekt ist reproduzierbar. Bei der mikroskopischen Überprüfung eines anderen Klones zeigten 80 - 95% der Zellen Gallertbildung.
Zur Überprüfung des Befundes wurde eine herbstliche Tabellariapopulation verschiedenen Temperaturen und Nährstoffverhältnissen, durch Verdünnen mit Nährlösung bzw. destilliertem Wasser ausgesetzt. Die Lichtintensität betrug einheitlich 25 µE bei einem Licht-Dunkel Wechsel von 14:10 Stunden. Unabhängig von Belichtung und Nährstoffsituation bildeten sich bei 6° und 10° keine Gallerten, während bei 15°C in beiden Fällen Gallertbildung festzustellen war. Auch andere Diatomeen dieser Mischpopulation wiesen nach der Inkubation Gallerten auf (*Asterionella* 90%, *Fragillaria* 10%).

Wie diese Diatomeen sind auch verschiedene Planktonalgen anderer taxonomischer Gruppen von Gallerthüllen umgeben. Diese Hüllen verringern die Sinkgeschwindigkeit bis zu einer optimalen Größe; darüber hinaus steigt die Sinkgeschwindigkeit wegen des größeren Durchmessers wieder.

Bei vielen Diatomeen wird Gallertbildung mit bevorstehender Auxosporenbildung in Zusammenhang gebracht (GEITLER 1977), welche aber bei *Tabellaria* weder in Kultur noch im Freiland direkt beobachtet wurde. Eine mögliche Bildung von Auxosporen kann lediglich aus dem Verlauf der mittleren Zellängen (Abb. 7) abgeleitet werden. Danach müßte zumindest ein Teil der Population im Frühjahr 1984 Auxosporen gebildet haben.

Ein weiterer Fragenkomplex, über dessen Bedeutung wir ungenügend unterrichtet sind, ist die Bildung von Dauerstadien. Auch über die Bedeutung von Cysten wissen wir nur bei wenigen Algen Bescheid, so z. B. bei *Ceratium hirundinella* (HEANEY et al. 1981). Tatsächlich dürften aber Dauerformen weiter verbreitet und von größerer Wichtigkeit sein, als bisher angenommen.

2. Schlußfolgerungen

Die Hauptfaktoren der Bildung phytoplanktonischer Biomasse durch Photosynthese und Nährstoffaufnahme, sowie der Verlustraten werden durch eine Reihe heute noch ungenügend bekannter Faktoren beeinflußt. Dazu zählt vor allem die Zellmorphologie und damit zusammenhängend, die Zellgröße und das Schwebevermögen bzw. die aktive Bewegung. Terrestrische Botaniker haben die Bedeutung morphologischer Strukturen schon seit langem erkannt. In der Algologie besitzen wir zwar umfangreiche Beschrei-

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

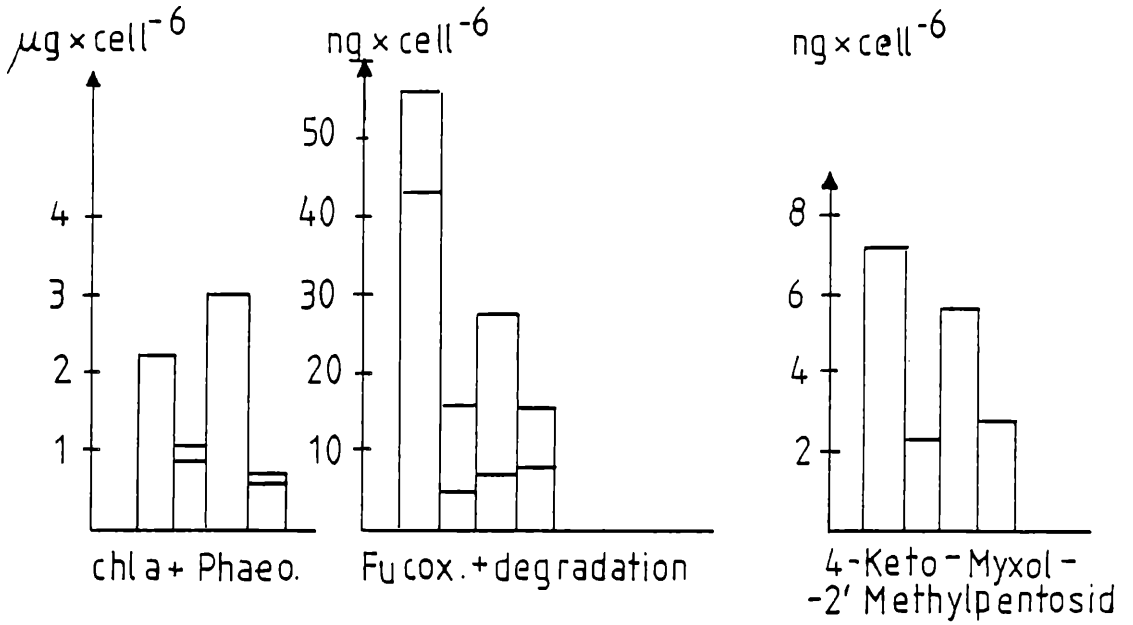

Abbildung 4

Beeinflussung der Pigmentkonzentrationen durch unterschiedliche Lichtqualitäten bei *Tab flocc.* var. *aster.* Lichtfarben von links nach rechts: rot, blaugrün, grün, weiß. Weitere Erklärung im Text. Aus KOFLER (1986).

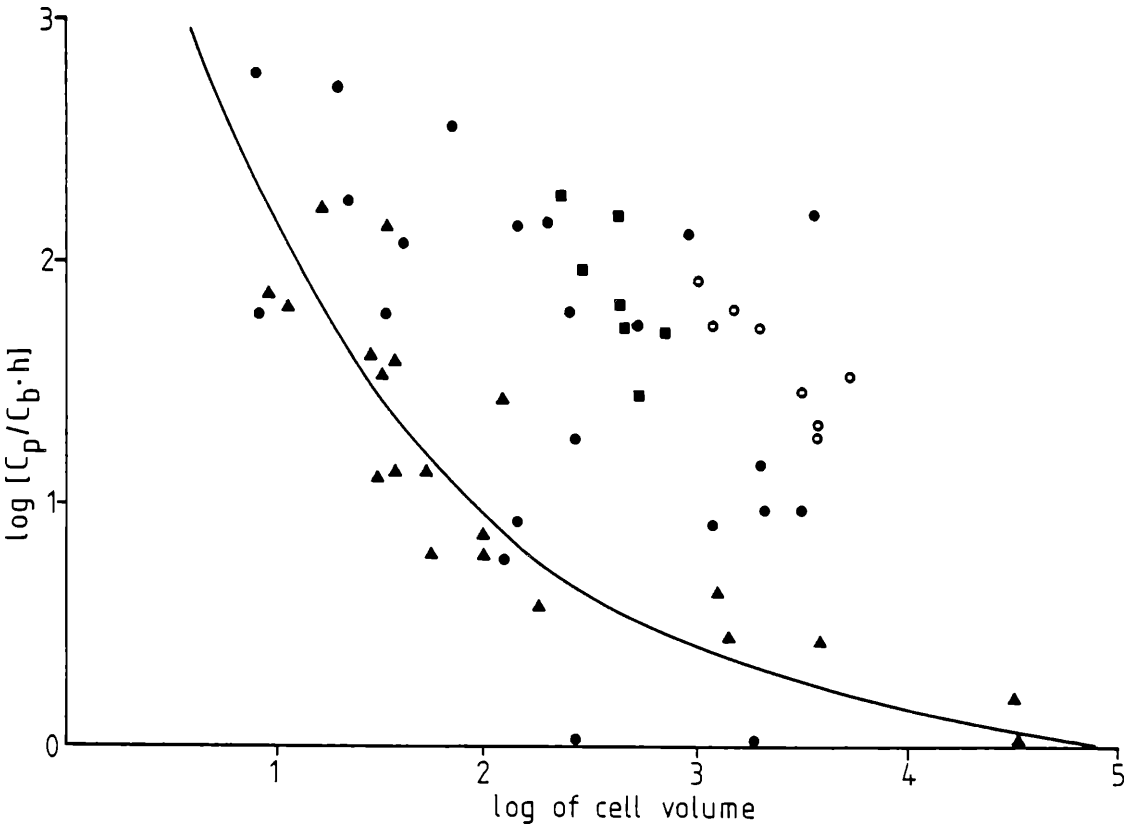

Abbildung 5

Spezifische Photosyntheserate in Abhängigkeit vom Zellvolumen.
Doppeltlogarithmische Darstellung. Nach Daten von DESERTOVA (1976), ▲. Kurve. STULL et al. (1973) ●. KNÖCHEL & KALFF (1978) ■, und GUTELMACHER & PETROVA (1982) O.

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

bungen und Kenntnisse der Morphologie, wissen aber über deren physiologische und ökologische Auswirkung nur wenig. Dies mag zum größten Teil an der Unfähigkeit liegen, Messungen in Größenordnungen durchzuführen, die den Algen adäquat sind. Die meisten unserer Daten integrieren über Bereiche, die um viele Größenordnungen verschieden sind. Angaben über Umweltparameter und algologische Ergebnisse (Zählungen, mikroskopische Beobachtungen) sind daher oft unvereinbar. (vergl. ALLEN 1977, PLATT & DENMAN 1977). Häufig werden aber auch Konzepte aus anderen Bereichen auf das Phytoplankton übertragen, die dort eigentlich nicht anwendbar sind. So scheint etwa die Betrachtung von Algengesellschaften im strengen Sinn auf das Phytoplankton nicht anwendbar (WILLIAMS et al. 1981), wohl aber gibt es gewisse Assoziationen (REYNOLDS 1984).

Es scheint mir daher besonders wichtig, den Konnex zwischen Ökologie und Morphologie in der Phytoplanktonforschung herzustellen, um durch einfache Fragestellungen die Bedeutung morphologischer Ausbildungen erkennen zu können. Wir brauchen eine Öko-Physio-Morphologie oder einfacher eine funktionelle Morphologie, wie dies bereits SOURNIA (1981) gefordert hat. Aus dem Nebeneinander verschiedener Wissenschaftszweige muß eine echte Zusammenarbeit zum besseren Verständnis der Regulationsmechanismen des Phytoplanktons werden.

Literatur

ALLEN, T.F.H. (1977):
Scale in microscopic algal ecology: a neglected dimension — Phycologia 16: 253-257.

BONIN, D.J., MAESTRINI, S.Y. & LEFTLEY, J.W. (1981):
Some processes and physical factors that affect the ability of individual species of algae to compete for nutrients partition; In: Physiological bases for phytoplankton ecology (Ed. T. PLATT). — Com. Bull. Fish. Aquat. Sci. 210: 292-301.

BORESCH, K. (1921):
Die komplementäre chromatische Adaptation. — Arch. Protistenk. 44: 1-170.

DESERTOVA, B. (1976):
Productivity of individual algal species in natural phytoplankton assemblage determined by means of autoradiography. — Arch. Hydrobiol. Suppl. 49 (Algological Studies 17): 415-449.

GAIDUKOV, N. (1902):
Über den Einfluß farbigen Lichts auf die Färbung lebender Oscillarien. — Abh. Preuss. Akad. Wiss. Berlin 5.

GEITLER, L. (1977):
Entwicklungsgeschichtliche Eigentümlichkeiten einiger Achnanthes-Arten (Diatomeae). — Plant. Syst. Evol. 126: 337-392.

GUTELMACHER, B.L. & PETROVA, N.A. (1982):
Production of individual species of algae and its role in the productivity of phytoplankton in Ladoga Lake. — Int. Revue ges. Hydrobiol. 67: 613-624.

HARRIS, G.P. (1978):
Photosynthesis, productivity and growth: The physiological ecology of phytoplankton. — Arch. Hydrobiol. Beih. (Ergebn. Limnol.) 10: 1-171.

HEANEY, S.I., CHAPMAN, D.V. & MORISON, H.R. (1981):
The importance of the cyst stage in the seasonal growth of the dinoflagellate *Ceratium hirundinella*, in a small, productive lake. — Br. Phycol. J. 18: 47 - 59.

KNOECHEL, R. & KALFF, J. (1978):
An in situ study of the productivity and population dynamics of five freshwater planktonic diatom species. — Limnol. Oceanogr. 23: 195-218.

PLATT, T. & DENMAN, K. (1977):
Organisation in the pelagic ecosystem. Helgoländer wiss. Meeresunters. 30: 575-581.

RADTKE, E. & STRASKRABA, M. (1980):
Selfoptimization in a phytoplankton. model. — Ecol. Modelling 9: 247-268.

REYNOLDS, C.S.R. (1984):
The ecology of freshwater phytoplankton; 384 pp; Cambridge Univ. Press, Campridge.

SOURNIA, A. (1981):
Morphological bases of competition and succession; In: Physiological bases of phytoplankton ecology; (Ed. T. PLATT). — Can. Bull. Fish. Aquat. Sci. 210: 339-346.

STRASKRABA, M. & GNAUCK, A. (1983):
Auqatische Ökosysteme. Modellierung und Simulation; 279 S; VEB G. Fischer Verlag, Jena.

STULL, E.A., de AMAZAGA, E. & GOLDMAN, Ch. R. (1973):
The contribution of individual species of algae to primary procuctivity of Castle Lake, California. — Verh. Internat. Verein. Limnol. 18: 1776 — 1783.

WALL, D. & BRIAND, F. (1979):
Response of lake phytoplankton communities to in situ manipulations of light intensity and colour. — J. Plankton Res. 1: 103-112.

WILLIAMS, W.T., BUNT, J.S., JOHN, R.D. & ABEL, D.J. (1981):
The community concept and the phytoplankton. — Mar. Ecol. — Progr. Ser. 6: 115-121.

Anschrift des Verfassers:
Universitätsdozent
Dr. Martin Dokulil
Geschäftsführer des Instituts für Limnologie
der Österreichischen Akademie der Wissenschaften
Gaisberg/Mondsee

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

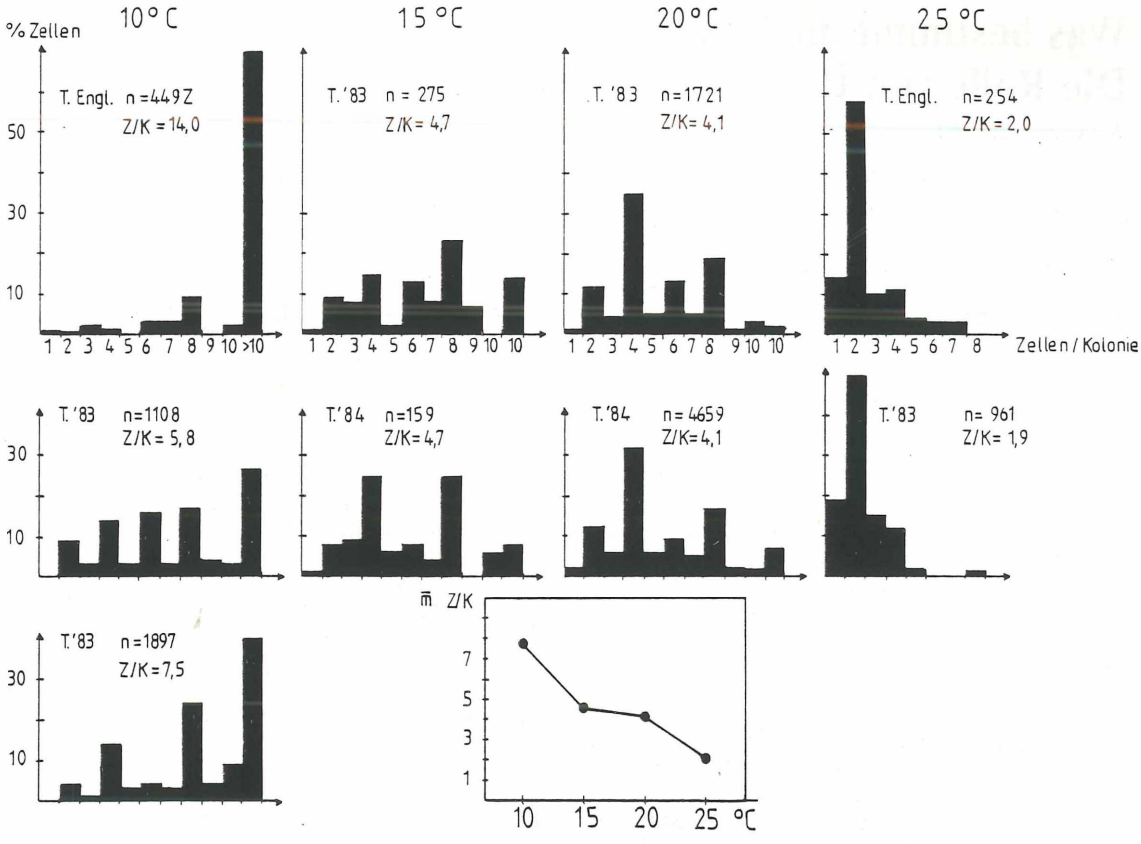

Abbildung 6

Koloniegrößenfrequenzdiagramm und mittlere Zellzahl pro Kolonie (Z/K) von *Tab. flocc.* var. *aster.* bei verschiedenen Temperaturen. Aus KOFLER (1986).

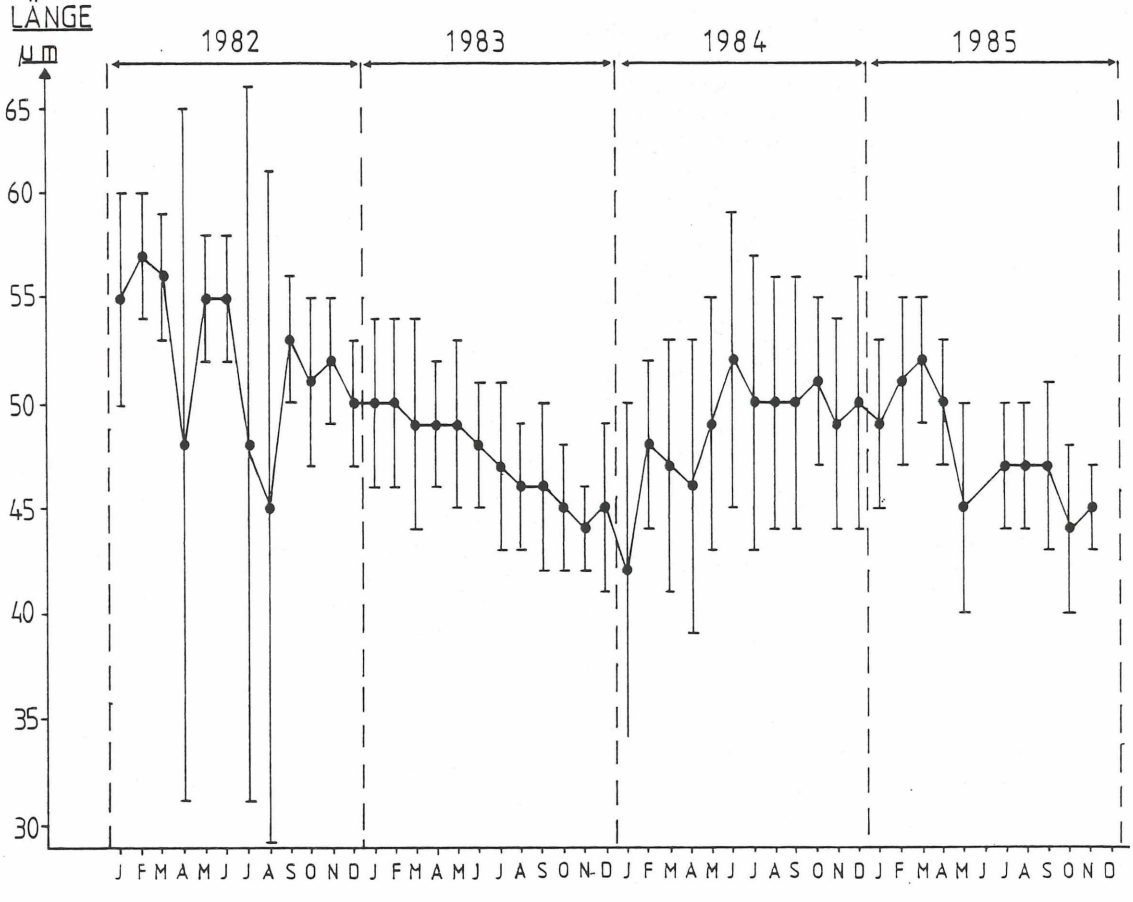

Abbildung 7

Tabellaria flocculosa var. asterionelloides, Mondsee, 1982-1985: **Monatlich mittlere Zellänge und deren Standardabweichung.** Aus KOFLER (1986).

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): Dokulil Martin T.

Artikel/Article: Faktoren der Steuerung und der Regulation in Phytoplanktonpopulationen 60-65