

Das Phytoplankton im Bodensee

Von Ulrich Sommer

1. Einleitung

Am limnologischen Institut der Universität Konstanz wird derzeit unter der Leitung von Prof. TILZER und Dr. STABEL ein von der Deutschen Forschungsgemeinschaft finanziertes Projekt mit dem Titel „Kohlenstoffkreislauf im Bodensee“ durchgeführt. Von der eingestrahnten Lichtenergie und der Photosynthese des Phytoplanktons über die Produktion des Zooplanktons bis zur Sedimentation und zum bakteriellen Abbau sollen wesentliche Komponenten der Nahrungskette (allerdings unter Ausschluß der Fische) erfaßt werden. Gleichzeitig werden auch die jahreszeitlichen Veränderungen innerhalb der einzelnen Glieder der Nahrungskette untersucht. Seit Projektbeginn (März 1979) zeigte sich für das Phytoplankton eine stark ausgeprägte Saisonalität des Auftretens und der Dominanz einzelner Arten. Die beiden bisher untersuch-

ten Jahrgänge (1979, 1980) zeigten eine überraschend große Ähnlichkeit, was den Versuch einer kausalen Erklärung stark erleichtert.

Der Bodensee ist mit 582 km² der zweitgrößte See Mitteleuropas. Die Maximaltiefe beträgt 250 m. Wegen des großen Wasservolumens erfolgt die herbstliche Abkühlung verhältnismäßig langsam, so daß der See nur äußerst selten (ca. einmal im Jahrhundert) mit Eis bedeckt ist und die Vollzirkulation in der Regel erst Ende Februar erreicht wird. Der Bodensee repräsentiert daher den Typ des warm-monomiktischen Sees. In den 60er Jahren durchlief der ursprünglich oligotrophe See einen Prozeß der rapiden Eutrophierung (ELSTER 1977), der sich erst Mitte der 70er Jahre, wahrscheinlich durch den Ausbau der Kläranlagen im Einzugsbereich, verlangsamte. Heute beträgt die Konzentration des Phosphors, des hauptsächlich wachstumsbegrenzenden Pflanzennährstoffes im Bodensee, während der Vollzirkulation ca. 100 µg · l⁻¹ Gesamt-Phosphor (STABEL & TILZER 1981).

2. Methodik

Die Proben wurden von der tiefsten Stelle des Überlinger Sees (Nordwestabschnitt des Bodensees) zwischen Überlingen und Wallhausen entnommen. Die Probennahme erfolgte wöchentlich, lediglich in den Wintermonaten seltener. Es wurden Proben aus 20 Tiefenstufen (0, 1, 2, 3, 4, 5, 6, 8, 10, 12,5,

15, 17,5, 20, 25, 30, 40, 50, 70, 100 und 140 m) entnommen. Sofort nach der Entnahme wurden die Phytoplanktonproben mit Lugol'scher Lösung (Jod-Kaliumjodid) fixiert. Die Zählung erfolgte einzeln nach der Anleitung von UTERMÖHL (1958) im umgekehrten Mikroskop. Von den 5—10 wichtigsten Arten wurden mindestens 500 Zellen bzw. Kolonien gezählt. Die Vermessung der Zellen zur Volumsberechnung wurde während der Hauptvegetationszeit einer Art jedesmal neu durchgeführt, für den Rest des Jahres wurden Durchschnittswerte herangezogen. Das Volumen wurde mit dem **Frischgewicht** gleichgesetzt, da sich das spezifische Gewicht der Organismen nur unwesentlich von 1 unterscheidet (bei den Diatomeen, die etwas schwerer sind als andere Algen, betrifft der dadurch entstehende Fehler nicht die organische Substanz). Summenwerte unter 1 m^2 wurden sowohl für die gesamte Wassersäule von 0—140 m als auch für die euphotische Zone berechnet, als deren Grenze die 1%-Lichteindringungstiefe angenommen wurde. Für 1979, als noch keine Lichtmessungen durchgeführt wurden, diente die 2,5-fache Secchi-Tiefe als Näherungswert.

Im folgenden bedeutet der Begriff „Biomasse“ immer Frischgewicht.

3. Ergebnisse

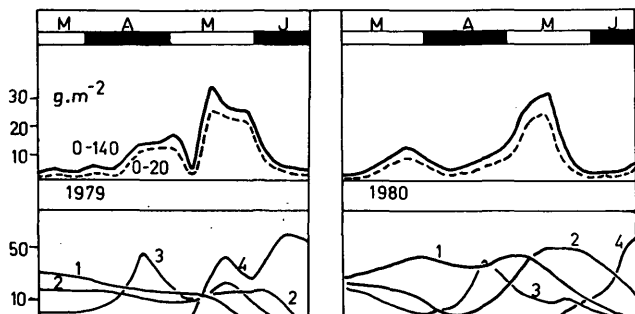
In seiner klassischen Arbeit über das Wachstum und Verschwinden von Algenpopulationen definiert

ROUND (1971) 4 Kardinalpunkte, die oft als Einschnitte in der jahreszeitlichen Entwicklung des Phytoplanktons erkennbar sind.

1. Den Beginn der thermischen Schichtung im Frühjahr;
2. das sommerliche Minimum der Nährstoffkonzentration im Epilimnion;
3. den Zusammenbruch der thermischen Schichtung im Herbst;
4. das winterliche Lichtminimum.

Zwischen diesen „Kardinalpunkten“ liegen die verschiedenen Wachstumsphasen des Phytoplanktons, die sich sowohl in der Biomasseentwicklung als auch in der Artenzusammensetzung voneinander unterscheiden. ROUND's Schema hat allerdings den Nachteil, daß die Wechselwirkungen zwischen Phytoplankton und Zooplankton nicht mitberücksichtigt werden. Gerade am Bodensee wird einer der markantesten und regelmäßigsten Einschnitte, das „Klarwasserstadium“, durch die fast vollständige Abweidung der Algen der Frühjahrsblüte durch das Zooplankton verursacht (LAMPERT & SCHÖBER 1978, GELLER 1980). Mit einer leichten Modifizierung des ROUND'schen Schemas kann man daher für das Phytoplankton im Bodensee drei Wachstumsperioden unterscheiden:

1. **Die Frühjahrsblüte** von der Vollzirkulation bis zum Klarwasserstadium (s. Abb. 1). In dieser Zeit sind die Nährstoffkonzentrationen hoch,



1. Phytoplanktonentwicklung während der Frühjahrsphase:

oberer Abschnitt: Biomasse (Frischgewicht) unter 1 m^2 von 0—140 und von 0—20 m

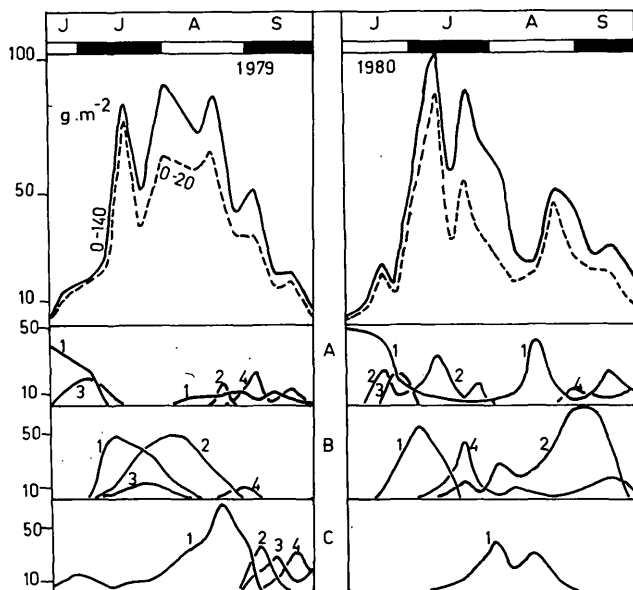
unterer Abschnitt: %-Anteil der dominierenden Algenarten an der euphotischen Zone. 1: *Rhodomonas lens* 2: *Rhodomonas minuta* 3: *Stephanodiscus hantzschii* 4: *Cryptomonas ovata*

die eingestrahlte Lichtenergie ist hoch und die Algen sind keinem Fraßdruck durch das Zooplankton ausgesetzt. Daß dennoch nicht während der ganzen Phase hohe Phytoplanktonkonzentrationen erreicht werden, liegt an der geringen Stabilität der thermischen Schichtung am Anfang dieser Phase. Wind- und Schlechtwetterperioden können schnell zu einer tiefen Durchmischung der Wassermassen führen, wodurch sich der durchschnittliche Lichtgenuß des Planktons in der durchmischten Zone (das „effektive Lichtklima“ nach RAMBERG 1979) trotz unter Umständen hoher Lichtintensität an der Oberfläche und großen Tageslänge verschlechtert. Erst

ab Mai kann mit einer dauerhaften Stabilisierung der thermischen Schichtung gerechnet werden. Dann kommt es zu einer explosiven Entfaltung des Phytoplanktons (ca. zehnfache Biomassenzunahme während einer Woche), der „Frühjahrsblüte“. Trotz des rapiden Wachstums kommt es zu keiner vollständigen Aufzehrung der gelösten Pflanzennährstoffe (das gelöste $\text{PO}_4\text{-P}$ sinkt auf ca. $10 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ ab, vgl. STABEL & TILZER 1981). Im Juni kommt es dann durch Zooplanktonfraß zum Zusammenbruch der Frühjahrsblüte.

Während der gesamten Frühjahrsphase dominieren die kleinen Flagellaten *Rhodomonas lens* PASCHER & RUTTNER, *Rhodomonas minuta* v. *nannoplanctonica* SKUJA und kleine zentrische Diatomeen, überwiegend *Stephanodiscus hantzschii* GRUN. Während der Frühjahrsblüte kommt noch *Cryptomonas ovata* EHRBG. hinzu, die während des „Klarwasserstadiums“ fast alleine dominiert. Alle anderen Arten spielen in dieser Phase nur eine untergeordnete Rolle.

2. **Die Sommerphase** (Abb. 2) beginnt mit dem ersten Planktonwachstum nach dem „Klarwasserstadium“ bis zum Beginn des Abbaues der thermischen Schichtung (der dritte „Kardinalpunkt“ ROUND's) im Frühherbst. Es kommt dabei zwar zu keinem totalen Zusammenbruch der thermischen Schichtung, aber doch zu einem rapiden Anstieg der Durchmischungstiefe, der



2. Phytoplanktonentwicklung während der Sommerphase (Erläuterung siehe Abb. 1)

Abschnitt A: 1: *Cryptomonas ovata* 2: *Cryptomonas rostratiformis* 3: *Pandorina morum* 4: *Rhodomonas minuta*

B: 1: *Asterionella formosa* 2: *Fragilaria crotonensis* 3: *Melosira granulata* 4: *Stephanodiscus binderanus*

C: 1: *Ceratium hirundinella* 2: *Anabaena flos-aquae* 3: *Aphanizomenon flos-aquae* 4: *Dinobryon sociale*

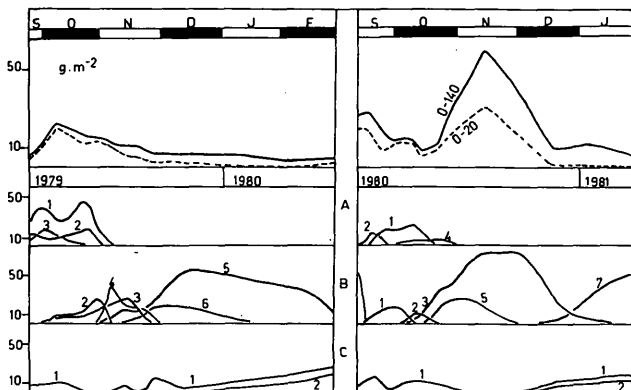
sowohl 1979 als auch 1980 ein Minimum in der Biomassekurve verursachte.

Die sommerliche Planktonentwicklung ist durch eine hohe Stabilität der Schichtung, hohe Lichteinstrahlung und starke Nährstoffzehrung in der

euphotischen Zone gekennzeichnet. Ab Juli 1979 war das gelöste Orthophosphat nicht mehr nachweisbar (d. h. $< 2 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ o- $\text{PO}_4\text{-P}$). Zeitweise war auch das gelöste Silikat nicht mehr nachweisbar. Ein weiterer Selektionsfaktor ist der Fraßdruck durch das herbivore Zooplankton (überwiegend *Daphnia galeata* und *D. hyalina*). Das sommerliche Algenwachstum beginnt noch unter sättigender Nährstoffversorgung ($20\text{--}30 \mu \cdot \text{l}^{-1}$ o- $\text{PO}_4\text{-P}$, $700\text{--}900 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ Si in der euphotischen Zone) mit den Flagellaten *Cryptomonas ovata* EHRBG. und *Pandorina morum* BORY. Daneben treten auch *Sphaerocystis Schroeteri* CHOD. und einige andere Grünalgen sowie *Cryptomonas rostratiformis* SKUJA und *Cryptomonas marssonii* SKUJA in diesem Stadium auf. Am Höhepunkt dieses „*Cryptomonas Pandorina*“-Stadiums (vgl. SOMMER 1981a) kommt es zur Aufzehrung des gelösten Phosphats und die genannten Algenarten werden durch weniger phosphatbedürftige Diatomeen abgelöst; Vor allem *Asterionella formosa* HASSAL; *Fragilaria crotonensis* KITTON, *Melosira granulata* (EHRBG.) RALFS und *Stephanodiscus (Melosira) binderanus* KG. Durch die zunehmende Aufzehrung des Silizium wird nun auch das Wachstum der Kieselalgen begrenzt und im August kommt es zur Dominanz des Dinoflagellaten *Ceratium hirundinella* (O. F. M.) Sch. Da 1980 die Si-Aufzehrung schwächer war als 1979, konnte es nach

der *Ceratium*-Blüte zu einem abermaligen Kieselalgenwachstum kommen, während 1979 das Ende des Sommers von einem Vorherrschen der Blaualgen *Anabaena flos-aquae* (LYNG.) BREB, *Anabaena spiroides* KLEBHAIN, *Anabaena planctonica* BRUNNTH., *Aphanizomenon flos-aquae* (L) RAFLFS. gemeinsam mit dem Flagellaten *Dinobryon sociale* EHRBG. gekennzeichnet war. 1980 traten diese Arten zwar zum selben Zeitpunkt auf, konnten jedoch keinen hohen Anteil an der Gesamtbiomasse erreichen ($< 5\%$).

3. Die Herbst- und Winterphase (Abb. 3). Die Abkühlung des Oberflächenwassers und herbstliche Winde führen ab September zu einer Erhöhung der Durchmischungstiefe des Wassers, die auf das Algenwachstum zwei entgegengesetzte Effekte hat: Einerseits verschlechtert sich mit erhöhter Durchmischungstiefe das effektive Lichtklima, was die Auswirkungen der sinkenden Tageslänge noch verschärft, andererseits kommt es zur Zuführung gelöster Pflanzennährstoffe aus tieferen Wasserschichten. Nach dem Biomasseminimum am Anfang der Herbstphase wird abermals ein Biomassemaximum erreicht. Im Winter führt dann die zunehmende Verschlechterung des Lichtklimas dazu, daß das Phytoplankton eine negative Produktionsbilanz aufweist. Im Gegensatz zu flacheren Seen gibt es im Bodensee kein wirkliches Winterplankton, das Phytoplankton dieser Jahreszeit muß als der passive Rest des Herbst-



3. Phytoplanktonentwicklung im Herbst und Winter (Erläuterungen siehe Abb. 1).

Abschnitt A: 1: *Mougeotia thylespora* 2: *Ulothrix subtilissima* 3: *Closterium aciculare* 4: *Staurastrum cingulum*

B: 1: *Stephanodiscus hantzschii* 2: *Stephanodiscus binderanus* 3: *Asterionella formosa* 4: *Diatoma elongatum* 5: *Fragilaria crotonensis* 6: *Melosira granulata* 7: *Stephanodiscus astraea*

C: 1: *Rhodomonas minuta* 2: *Rhodomonas lens*

planktons angesehen werden. Der Artenzusammensetzung nach lassen sich zwei Stadien der herbstlichen Entwicklung unterscheiden:

Ein Grünalgenstadium, dominiert von der fadenförmigen Jochalge *Mougeotia thylespora* SKUJA, daneben *Ulothrix subtilissima* RABENH. und die Desmidiaceen *Closterium aciculare* WEST und *Staurastrum cingulum* (WEST) SMITH. Die Grünalgen werden von Flagellaten aus der Klasse der Cryptophyceae begleitet.

Nach dem Grünalgenstadium wird das Plankton wieder von Kieselalgen dominiert, und zwar von denselben Arten wie im Sommer, zusätzlich spielen auch noch *Diatoma elongatum* AGARDH. und *Stephanodiscus astrea* EHRBG., (GRUN) eine wesentliche Rolle.

4. Diskussion

Die ersten Erklärungsversuche für die Sukzession des Phytoplanktons betonten vor allem die Rolle der Temperatur und des Lichts: FINDENEKG (1949) definiert die epilimnischen Phytoplankter des Frühjahrs als Starklicht-Kaltwasser-, die des Sommers als Starklicht-Warmwasser-, die des Herbstes als Schwachlicht-Warmwasser- und die des Winters als Schwachlicht-Kaltwasserformen. Während RAMBERG (1979) in zwei lichtlimitierten Humussees Schwedens gute Korrelationen zwischen Licht und Temperatur einerseits und dem Auftreten bestimmter Algen andererseits feststellen konnte, gibt es zahlreiche Befunde, die diesem Schema widersprechen: Im Zug der Eutrophierung unserer Seen traten oft Formen, die vorher dem Frühjahrsplankton angehörten, später im Jahr auf. Sind z. B. *Asterionella formosa* und *Fragilaria crotonensis* bei GRIM (1939) noch als Frühjahrsformen des Bodensees angeführt, so dominieren sie nun im Juli und im Herbst.

Auch die weitgehende artenmäßige Übereinstimmung des sommerlichen und des herbstlichen

Diatomeenstadiums spricht gegen die allgemeine Anwendbarkeit des FINDENEGG'schen Schemas. Gerade die Verschiebung des Auftretens ursprünglicher Frühjahrsformen in die Sommerstagnation mit ihrer Aufzehrung der gelösten Nährstoffe lenkt das Augenmerk auf das schon von PEARSALL (1932) vertretene Konzept der chemischen Kontrolle der Artenselektion. In letzter Zeit konnte die Bedeutung gelöster Nährstoffe für die Konkurrenz zwischen Algenarten auch experimentell nachgewiesen werden (TILMAN 1977). Derartige vereinfachte Modelle vernachlässigen jedoch die Bedeutung der Wechselbeziehungen zwischen den Organismen selbst, sei es den Einfluß des Zooplanktons auf die Artenselektion des Phytoplanktons, sei es das Auftreten symbiotischer und antibiotischer Wechselwirkungen zwischen verschiedenen Algenarten (LEFEVRE et al. 1951).

4.1. Nährstoffangebot und Artenzusammensetzung

In den folgenden Überlegungen wird vom MONOD'schen (1950) Modell der Beziehungen zwischen Nährstoffkonzentration und Wachstum ausgegangen:

$$\mu = \frac{\mu_{\max} \cdot S}{S + K_s}$$

μ = Wachstumsrate

S = Konzentration des limitierenden Nährstoffes

μ_{\max} = maximale Wachstumsrate

Konstanten einer bestimmten Art

K_s = Halbsättigungskonstante

Eine hohe K_s (und oft auch μ_{\max} bedeutet dabei Anpassung an ein nährstoffreiches Milieu („Nährstoffverschwender“), und eine niedrige K_s (und meist auch μ_{\max}) Anpassung an ein nährstoffarmes Milieu („Nährstoffsparer“). Bei Beginn der Frühjahrsblüte finden die Plankter ein reiches Angebot an gelösten Nährstoffen vor ($\text{PO}_4\text{-P}$: 75 — 78 $\mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$, $\text{NO}_3\text{-N}$: 600 — 700 $\mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$, $\text{SiO}_4\text{-Si}$: 1400 — 1500 $\mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$, vgl. STABEL & TILZER 1980). Trotz des hohen Nährstoffverbrauchs kommt es in der Frühjahrsblüte zu keiner vollständigen Aufzehrung der gelösten Nährstoffe, im Klarwasserstadium wird ein Teil wieder remineralisiert.

Entwicklung der Konzentration des gelösten Orthophosphats ($\text{PO}_4\text{-P}$) in 0 — 8 m Tiefe für 1979)

10.4. vor Beginn der Frühjahrsblüte

65 — 78 $\mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$

8.5. vor Beginn d. Hauptmaximums

der Frühjahrsblüte 70 — 78 $\mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$

29.5. Ende d. Frühjahrsblüte 2 — 25 $\mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$

12.6. Klarwasserstadium 16 — 28 $\mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$

Mit der Entfaltung des *Cryptomonas-Pandorina*-Stadiums am Sommeranfang kommt

es zum dramatischen Absinken der Konzentration an gelöstem Orthophosphat, das bereits am 16.6. bis 3 m Tiefe nicht mehr nachweisbar ist. Die Zone mit derartig niedrigen Konzentrationen wird schnell tiefer. Die Phosphatlimitation des Wachstums wird zu einem bestimmenden Auslesemechanismus der Artenzusammensetzung. Mit niedrigen Ks-Werten für gelöstes Orthophosphat ($0,6 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ für *Asterionella formosa* nach TILMAN 1977) sind die Vertreter des sommerlichen Diatomeenstadiums diesen Bedingungen offensichtlich gut angepaßt, bis die Aufzehrung des gelösten Silikats im Sommer 1979 auch ihrem Wachstum ein Ende setzte.

SiO₄ — Si Konzentration (gelöst) für 1979:
am 26.6. $700 - 900 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ in den obersten 5 m

am 17.7. $0 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ in den obersten 5 m

Die nachfolgenden Veränderungen in der Artenzusammensetzung lassen sich nur mehr teilweise mit Änderungen im Nährstoffangebot korrelieren: Das Diatomeenwachstum in 10 — 20 m Tiefe Ende August 1979 dürfte damit zusammenhängen, daß noch genügend gelöstes Silikat zur Verfügung steht und durch die Abnahme der Biomasse in den obersten Schichten das Lichtklima in dieser Tiefe besser wird. Im

Herbst kommt es durch die Einbeziehung tieferer Schichten in die durchmischte Zone zu einer Erhöhung des SiO_4 -Gehaltes, wodurch die Ausbildung des **herbstlichen Diatomeenmaximums** ermöglicht wird. Für die Entfaltung diatomeen-dominierter Algenassoziationen scheint eine Startkonzentration von $400 - 500 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ $\text{SiO}_4\text{-Si}$ Voraussetzung zu sein, was allerdings erheblich über der von TILMAN (1977) für *Asterionella formosa* angegebenen Halbsättigungskonstanten von $110 \mu \cdot \text{l}^{-1}$ liegt.

Die Wachstumsphase der **Blualgen** im Jahr 1979 folgte dem Minimum des gelösten $\text{NO}_3\text{-N}$ ($150 - 200 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ in den obersten 5 m am 10.9. gegenüber $300 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ und mehr davor und danach). Obwohl es sich größtenteils um Arten handelt, die zur Stickstofffixierung befähigt sind, kann nicht als gesichert angesehen werden, ob das der ausschlaggebende Faktor war, da sich Stickstoff gegenüber dem Phosphor immer noch im Überschuß befand.

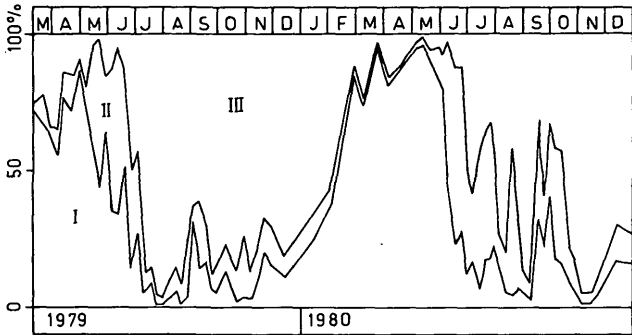
4.2. Zooplanktoneinfluß und Größenselektion

Da die Partikelgröße entscheidend für die Freßbarkeit des Phytoplanktons durch das herbivore Zooplankton ist (BURNS 1968, GELLER & MÜLLER 1980), ist zu erwarten, daß das Zooplankton einen Selektionsdruck zugunsten nichtingestierbarer großzel-

liger bzw. koloniebildender Algen ausübt. Andererseits haben kleine Organismen wegen ihres günstigen Oberflächen-Volumsverhältnisses in der Regel größere maximale Wachstumsraten und sind daher bei geringem Druck durch das Zooplankton und ausreichender Nährstoffversorgung im Wettbewerb überlegen. Das massenhafte Auftreten des herbivoren Zooplanktons im Gefolge der Frühjahrsblüte mußte daher eine Sukzession von den kleinen zu den großen Algenarten bewirken. Zur Überprüfung dieser Annahme wurde das Phytoplankton in drei Fraktionen geteilt.

- I: Sicher freßbar: Alle linearen Dimensionen unter $30\ \mu\text{m}$.
- II: Möglicherweise bzw. eingeschränkt freßbar: Schmale Zellen länger als $30\ \mu\text{m}$ und sehr fragile Fäden, bei denen oft Einzelzellen vorhanden sind (z. B. fadenförmige *Stephanodiscus*-Formen).
- III: Nicht freßbar: Einzelzellen oder Kolonien mit mehr als $30\ \mu\text{m}$ Länge und Breite, stabile Fäden.

Wie auf Abb. 4 gesehen werden kann, kommt es tatsächlich mit dem Ende der Frühjahrsblüte zu einem Übergang von der kleinen über die mittlere zur größten Fraktion.



4. Anteil der Größenklassen an der Gesamtbio­masse des Phytoplanktons in der euphotischen Zone.

I: Alle linearen Dimensionen < 30 µm.

II: Nur Länge > 30 µm sowie fragile Fäden.

III: Mindestens zwei lineare Dimensionen > 30 µm sowie stabile Fäden.

4.3. Verschiebung der Überlebensstrategie

In der terrestrischen Ökologie ist seit MAC ARTHUR & WILSON (1967) die Unterscheidung zwischen r- und K-Selektion ge­läufig:

r-Selektion fördert Organismen, die zum schnellen Populationswachstum und damit zur schnellen Besiedlung neuer Lebens­räume mit reichlicher Nährstoffversorgung befähigt sind. Andererseits sind diese Orga­nismen schlecht gegen Verluste geschützt, ihre Populationen brechen schnell zusam­men.

K-Selektion fördert Organismen, die lang­sam wachsen, gut gegen Verluste geschützt

sind und die an die Verwertung knapper Ressourcen angepaßt sind. Es hat sich eingebürgert von verschiedenen Arten als „r“- und „k-Strategien“ zu sprechen. Obwohl alle planktischen Algen im Vergleich zu den Organismen, für die das Konzept der r- und K-Selektion ursprünglich entwickelt wurde, extreme r-Strategien sind, kann diese Unterscheidung dennoch auf das Phytoplankton angewendet werden (SOMMER 1981b).

Nach einer weitverbreiteten Regel, die u. a. von TILZER (1972) für das Phytoplankton bestätigt werden konnte, sind kleinere Organismen zu schnellerer Vermehrung befähigt als größere. Andererseits müssen sie diesen Vorteil mit leichterem Freßbarkeit und damit höheren Verlustraten bezahlen. Ein eindruckvolles Bild davon bekommt man, wenn man die **Nettoveränderungsrate der Populationsdichte** berechnet (die tatsächliche Wachstumsrate μ ist leider der direkten Beobachtung nicht zugänglich).

$$k = \frac{\ln N_2 - \ln N_1}{t_2 - t_1}$$

N_1 : Individuenzahl in der euphotischen Zone zum Zeitpunkt t_1

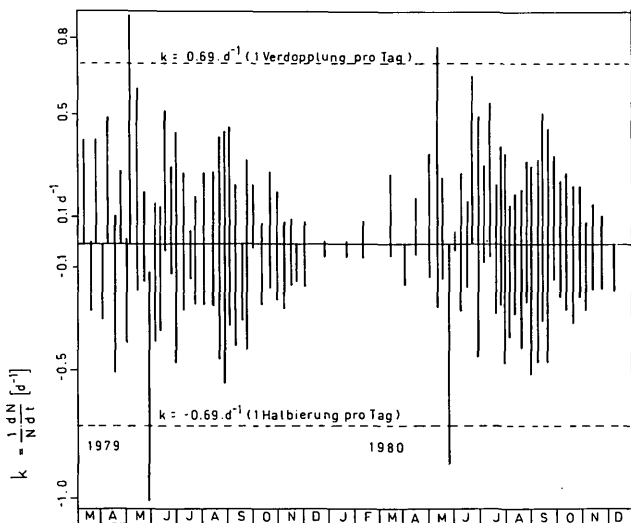
N_2 : Individuenzahl in der euphotischen Zone zum Zeitpunkt t_2

$k < 0$ = abnehmende Population, $k =$

$-0,69 \text{ d}^{-1}$ entspricht etwa 1 Halbierung pro Tag.

$k > 0 =$ zunehmende Population, $k = 0,69 \text{ d}^{-1}$ entspricht etwa einer Verdoppelung pro Tag.

Die Bedeutung von r- und K-Selektion kann sowohl am Beispiel einzelner Arten als auch am Beispiel der zeitlichen Sequenz (Abb. 5) der Werte für k demonstriert werden.



5. Zeitlicher Verlauf der Nettoveränderungsraten der Populationsdichte (k), die vertikalen Linien geben die Spanne zwischen der in einem Probenintervall am schnellsten wachsenden und am schnellsten verschwindenden Arten an.

Als Beispiel für r-Selektion soll auf die Hauptträger der Frühjahrsblüte verwiesen werden: *Stephanodiscus hantzschii* ($50 \mu\text{m}^3$ Zellvolumen), *Rhodomonas minuta* ($80 \mu\text{m}^3$) und *Rhodomonas lens* ($300 \mu\text{m}^3$) erzielen am Anfang der Frühjahrsblüte Nettozuwachs-raten zwischen $0,42$ und $0,56 \text{ d}^{-1}$ und am Ende der Frühjahrsblüte Nettoabnahmeraten von $-0,41$ bis $-1,01 \text{ d}^{-1}$. Alle drei Arten sind gut fressbar für das Zooplankton.

Als bestes Beispiel für K-Selektion dient das nicht nur im Bodensee im Hochsommer dominierende *Ceratium hirundinella* ($50\,000 \mu\text{m}^3$), das Nettozuwachs-raten von $0,16 \text{ d}^{-1}$ und Nettoabnahmeraten von $-0,17 \text{ d}^{-1}$ erzielte. Diese Art ist nicht fressbar und erzielte trotz langsamen Wachstums im Jahr 1979 von allen Algenarten die höchste Maximalbiomasse. Die Übereinstimmung zwischen Wachstums- und Abnahme-geschwindigkeit der Populationen gilt auch für die anderen Arten des Phytoplanktons. Auf der Basis einer log-log Regressionsanalyse ergab sich zwischen den maximal erzielten positiven und negativen Werten für k der einzelnen Arten ein Korrelationskoeffizient von $r = 0,77$ (SOMMER 1981 b).

Man kann nicht nur einzelne Arten hinsichtlich ihrer Einordnung in das Schema von

r- und K-Selektion unterscheiden, sondern auch Phasen innerhalb derer die verschiedenen Selektionstypen vorherrschen. Zu diesem Zweck wurden in Abb. 5 die Spannen zwischen maximalen positiven und negativen Nettoveränderungsraten der Populationsdichte für die einzelnen Probenintervalle aufgetragen. Deutlich zeigt sich ein weitgehend symmetrischer Verlauf d. h. daß Zeiten schnellen Populationswachstums auch Zeiten schnellen Populationsverfalls sind (überwiegen der r-Selektion), während in Phasen langsamen Populationswachstums auch der Abbau von Populationen langsam vor sich geht (überwiegen der K-Selektion). Von der Frühjahrsblüte bis zum *Ceratium*-Stadium im Sommer zeigt sich eine zunehmende Verschiebung von der r- zur K-Selektion, während am Beginn der Herbstphase wieder zunehmende Veränderungsdaten registriert werden können. Dies hängt mit dem Zusammenbruch der Sommerschichtung zusammen, der einerseits zum beschleunigten Verfall der Population des Sommerplanktons beiträgt (frühherbstliches Biomasseminimum) und andererseits durch erhöhtes Nährstoffangebot den Arten des ersten herbstlichen Stadiums die Möglichkeit zum schnellen Wachstum bietet. Die später folgende Verminderung der Veränderungsdaten

ist wohl nicht mehr auf eine Verschiebung im Selektionstyp, sondern eher auf den verminderten Input von Lichtenergie zurückzuführen.

5. Zusammenfassung

Das Phytoplankton des Bodensees zeigt drei ausgeprägte Wachstumsphasen im Jahresverlauf: Während der Frühjahrsphase dominieren kleinzellige Arten, die bei reichlicher Nährstoffversorgung hohe Wachstumsraten erzielen können (*r*-Selektion). Wegen ihrer geringen Größe können diese Arten gut vom herbivoren Zooplankton verwertet werden, wodurch es mit dem Aufkommen des Daphnienplanktons im Juni zum Zusammenbruch des Frühjahrsplanktons kommt (Klarwasserstadium). Für die nachfolgende Sommerphase sind der Fraßdruck durch das Zooplankton und die zunehmende Verknappung der wachstumslimitierenden Nährstoffe die entscheidenden Selektionsfaktoren. Dadurch verschiebt sich die Phytoplanktonzusammensetzung zunehmend zu Arten, die bei langsamen Wachstum eine hohe Resistenz gegen Verluste aufweisen (*K*-Selektion), bis der Zusammenbruch der sommerlichen Schichtung dieser Phase ein Ende setzt und durch Remobilisierung gelöster Nährstoffe aus tieferen Wasserschichten die Startbedingungen für das herbstliche Planktonwachstum schafft.

Zunehmende Lichtlimitation durch Erhöhung der Durchmischungstiefe führen abermals zu einer Verlangsamung des Algenwachstums bis im Winter praktisch kein Wachstum mehr möglich ist. Erst mit dem Aufbau der thermischen Schichtung im Frühjahr kann das Phytoplankton wieder mit seinem Wachstum starten.

Literaturverzeichnis

- BURNS, C. 1968: The relationship between body-size of filter feeding cladocera and the maximum size of particles ingested. *Limnol. Oceanogr.* 13, 656—678.
- ELSTER, H.-J. 1977: Der Bodensee — Bedrohung und Sanierungsmöglichkeiten eines Ökosystems. *Naturwiss.* 64, 207—215.
- FINDENEGG, I. 1949: Untersuchungen über die Ökologie und die Produktionsverhältnisse des Planktons im Kärntner Seengebiet. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 43, 193—315.
- GELLER, W. 1980: Stabile Zeitmuster in der Plankton-sukzession des Bodensees. *Verh. Ges. f. Ökologie* 8, 373—382.
- GELLER, W. & MÜLLER, H. 1981: Scanning electron microscope studies on the filtration apparatus of planktonic cladocera: Setulae distances and a discussion of food-size selectivity. *Oecologia* (im Druck).
- GRIM, J. 1939: Beobachtungen am Phytoplankton des Bodensees (Obersee) sowie deren rechnerische Auswertung. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 39, 193—315.
- LAMPERT, W. & SCHÖBER, U. 1978: Das regelmäßige Auftreten von Frühjahrsblüte und „Klarwasserstadium“ im Bodensee als Folge klimatischer Bedingungen und Wechselwirkungen zwischen Phyto- und Zooplankton. *Arch. Hydrobiol.* 82, 364—386.
- LEFEVRE, M. JACOB, H. & NISBET, U. 1951: Auto- et heteroantagonisme chez les algues d'eau douce. *Annls. St. Cent. Hydrobiol. appl.* 4, 5—197.
- MC ARTHUR, R. H. & WILSON, F. O. 1967: The theory of island biogeography. Princeton University Press. Princeton, N. J.

- PEARSALL, W. H. 1932: Phytoplankton in English lakes II: The composition of the phytoplankton in relation to dissolved substances. *J. Ecol.* 20, 241—262.
- RAMBERG, L. 1979: Relations between phytoplankton and light climate in two swedish forest lakes. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 64, 749—782.
- ROUND, F. E. 1971: The growth and succession of algal populations in freshwaters. *Mitt. internat. Verein Limnol.*, 19, 70—99.
- SOMMER, U. 1981: Phytoplanktonbiocoenosen und -sukzessionen im Bodensee/Überlinger See. *Verh. Ges. f. Ökologie*, 9, 33—41.
- SOMMER, U. 1981b: The role of r- and K-selection in the succession of phytoplankton in Lake Constance, *Acta Oecologica/Oecol. Gener.* 2, 327—342.
- STABEL, H.-H. & TILZER, M. M. 1981: Nährstoffkreisläufe im Überlinger See und ihre Beziehungen zu den biologischen Umsetzungen. *Verh. Ges. f. Ökologie*, 9, 23—32.
- TILZER, M. 1972: Dynamik und Produktivität von Phytoplankton und pelagischen Bakterien in einem Hochgebirgssee (Vorderer Finstertaler See, Österreich). *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 40, 201—273.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Schriften des Vereins zur Verbreitung naturwissenschaftlicher Kenntnisse Wien](#)

Jahr/Year: 1982

Band/Volume: [121](#)

Autor(en)/Author(s): Sommer Ulrich

Artikel/Article: [Das Phytoplankton im Bodensee. 99-122](#)