

Phytoplanktonbiozöosen und -sukzessionen im Bodensee / Überlinger See

Ulrich Sommer

In the Überlinger See (part of Lake of Constance) from spring-bloom until late summer nutrient depletion and zooplankton grazing are the main controlling factors for the seasonal succession of the phytoplankton. The spring-bloom is dominated by small, quickly growing species, which demand high concentrations of dissolved nutrients. Because of their small cell size they can easily be ingested by the zooplankton. After a breakdown of the phytoplankton caused by zooplankton grazing in June grazing pressure and nutrient depletion lead to a summer plankton dominated by species, which are adapted to the utilization of low concentrations of limiting nutrients and are protected against grazing by cell size and/or the formation of colonies.

Competition, food chain, Lake Constance, phytoplankton, succession, zooplankton.

1. Einführung

Die jahreszeitliche Sukzession des Phytoplanktons in stehenden Gewässern (HUTCHINSON 1967) scheint auf den ersten Blick Parallelen zum Aspektwechsel terrestrischer Ökosysteme aufzuweisen. Im Gegensatz zu diesem Aspektwechsel schließt die Sukzession des Phytoplanktons jedoch zahlreiche Generationen der einzelnen Arten ein, deren Populationsgrößen einem stetigen Wechsel unterworfen sind. Der einzige Widerspruch zu dem in der limnologischen Literatur nunmehr unumstrittenen Konzept der Sukzession (HUTCHINSON 1967; WETZEL 1975) scheint ihr zyklischer Charakter zu sein, der jedoch seine Grundlage im zyklischen Wechsel zwischen thermischer Schichtung und Zirkulation des Gewässers hat. Der Zirkulation kommt dabei die Funktion einer "Katastrophe" zu, da von einer gewissen Durchmischungstiefe an der durchschnittliche Lichtgenuß des Phytoplanktons zu gering für eine positive Produktionsbilanz ist, was zu einem Verfall der Biomasse führt. Die für fast alle Seen charakteristische Ausbildung der Frühjahrsblüte, die mit dem Beginn der thermischen Schichtung eintritt, kann durchaus mit einer Erstbesiedlung verglichen werden. Die nachfolgende Entwicklung zeigt die typischen Merkmale einer Sukzession: Zunahme des Artenreichtums, Verschiebung der Nährstoffe vom freien zum inkorporierten Pool, Verlangsamung des Turnovers der organischen Substanzen, Verschiebung von einer wachstumskontrollierten zu einer verlustkontrollierten Artenselektion.

Das DFG-Projekt "Kohlenstoffkreislauf im Bodensee" bietet die Möglichkeit, bei einem räumlich und zeitlich eng gelegten Netz der Probennahme exemplarisch die Phytoplankton Sukzession in einem großen, tiefen See zu untersuchen. Zugleich ergibt sich die Möglichkeit der Integration mit gleichzeitig laufenden Untersuchungen der Wasserchemie, der Primärproduktion, der Biomassezusammensetzung des Phytoplanktons, der Entwicklung des Phytoplanktons und des Bakterienplanktons (vgl. STABEL, TILZER 1981; RAUSCH 1981). Ein großer See wie der Bodensee bietet darüber hinaus den Vorteil, daß er auf kurzfristige, mehr oder weniger zufällige und unkontrollierbare Außeneinflüsse nur schwach reagiert und eine größere Regelmäßigkeit und Übereinstimmung der untersuchten Jahresgänge erwarten läßt.

Im folgenden sollen die Ergebnisse des ersten Jahresgangs von März 1979 bis Februar 1980 dargestellt werden.

2. Methodik

Die Proben wurden von der tiefsten Stelle des Überlinger Sees (Nordwestabschnitt des Bodensees) zwischen Überlingen und Wallhausen entnommen. Die Probenahme erfolgte wöchentlich, lediglich in den Wintermonaten seltener. Es wurden Proben aus 20 Tiefenstufen (0, 1, 2, 3, 4, 5, 6, 8, 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 Volumenberechnung 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 m² wurden sowohl für die gesamte Wassersäule von 0-140 m als auch für die euphotische Zone berechnet. Die Tiefe der Kompensationsebene wurde nach einer bekannten Faustregel als doppelte Sichttiefe der Secchi-Scheibe angenommen.

Die Berechnung von Biomasseanteilen einzelner Arten am Gesamtphytoplankton bezieht sich immer auf die euphotische Zone.

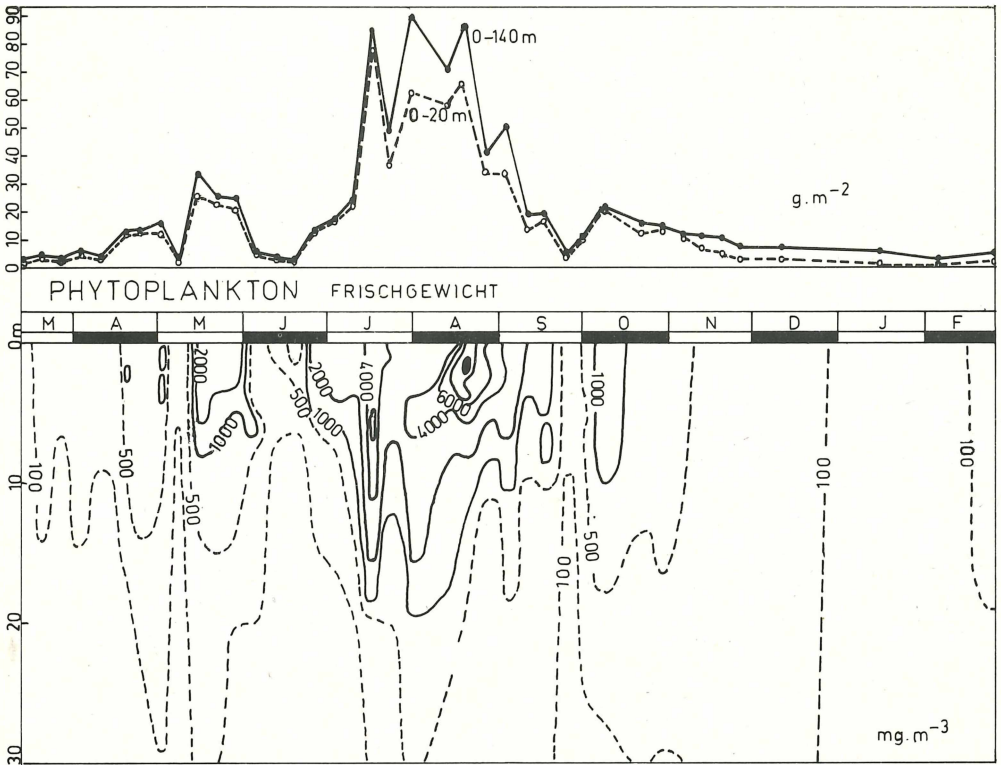


Abb. 1: Jahresverlauf der Phytoplanktonbiomasse (als Frischgewicht).

oberer Teil: Biomasse unter $1 m^2$ von 0-20 m und von 0-140 m

unterer Teil: Isoplethendarstellung (bis 30 m Tiefe)

strichlierte Isoplethen: 100 und 500 mg/m^3

ausgezogene Isoplethen: 1000, 2000, 4000, 6000 und 8000 mg/m^3

schwarze Fläche: über 10000 mg/m^3

3. Ergebnisse

3.1 Biomasseentwicklung

Mit dem Beginn der thermischen Schichtung (STABEL, TILZER 1981) kommt es zu einer explosionsartigen Entfaltung des Phytoplanktons ("Frühjahrsblüte"). Im Jahr 1979 zeigte die Frühjahrsblüte zwei voneinander getrennte Maxima. Das Minimum vom 8. Mai wurde durch einen Zusammenbruch der thermischen Schichtung infolge einer ungünstigen Wetterlage verursacht. Während dieser zweigipflige Verlauf nicht jedes Jahr beobachtet werden kann (1980 war z.B. das erste Maximum nur sehr undeutlich ausgeprägt), tritt der Zusammenbruch des Frühjahrsmaximums und das nachfolgende "Klarwasserstadium" (Biomasseminimum) Anfang Juni mit großer Regelmäßigkeit ein (LAMPERT, SCHÖBER 1978; GELLER 1980). Diese Entwicklung hat keine meteorologischen Ursachen, sondern ist die Folge der nahezu vollständigen Abweidung des Phytoplanktons durch das nun aufkommende Zooplankton. Erst in der zweiten Junihälfte kommt es zu einem neuerlichen Anwachsen der Phytoplanktonbiomasse. Während, gemessen am Chlorophyllgehalt, die sommerlichen Maxima nicht oder nicht deutlich das Frühjahrsmaximum überschreiten (RAUSCH 1981), zeigen sich sowohl bei den Frischgewichten pro Liter in der euphotischen Zone als auch unter $1 m^2$ Oberfläche deutlich höhere Werte als während der Frühjahrsblüte. Trotz einiger Minima in der Biomassekurve kommt es nicht mehr zur Ausbildung eines "Klarwasserstadiums". Im Herbst führt die Zunahme der Durchmischungstiefe zu einer Verschlechterung des "effektiven Lichtklimas" (= durchschnittliche Lichtintensität in der durchmischten Zone; RILEY 1957, RAMBERG 1979). Die Biomasse nimmt ab. Ab Dezember zeigt keine Art mehr einen Nettozuwachs ihrer Populationen.

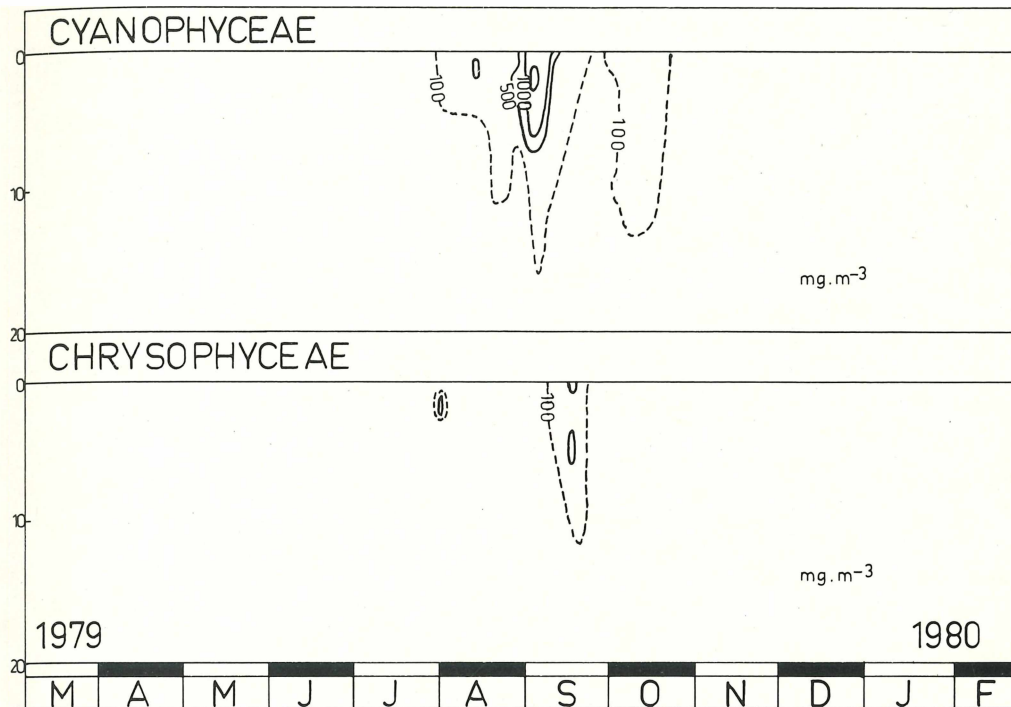


Abb. 2: Jahresverlauf der Biomasse der *Cyanophyceae* und der *Chrysophyceae* (bis 20 m Tiefe).

strichlierte Isoplethen: 100 mg/m³

ausgezogene Isoplethen: 500 und 1000 mg/m³

3.2 Auftreten der verschiedenen Algenklassen

CYANOPHYCEAE (Abb. 2)

Die Blaualgen spielen im Bodensee/Überlinger See nur im Spätsommer und Frühherbst eine nennenswerte Rolle. Am 3. und 10. September erreichten sie zwischen 35-60% der Gesamtbiomasse in der euphotischen Zone.

Die wichtigsten Formen sind die zur Stickstofffixierung befähigten Arten *Anabaena flos-aquae* (LYNBG.) BREB., *Anabaena spiroides* KLEBHAWN, *Anabaena planctonica* BRUNNTH., *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) RALFS. sowie die nicht dazu befähigte *Microcystis aeruginosa* KÜTZ.

CHRYSOPHYCEAE (Abb. 2)

Neben einem kurzzeitigen Auftreten von *Uroglena spec.* im Sommer spielt *Dinobryon sociale* EHR. gemeinsam mit den Blaualgen eine wichtige Rolle im Spätsommer-Frühherbstplankton. *Dinobryon* macht am 17. Sept. als dominierende Art ca. 30% der Gesamtbiomasse in der euphotischen Zone aus.

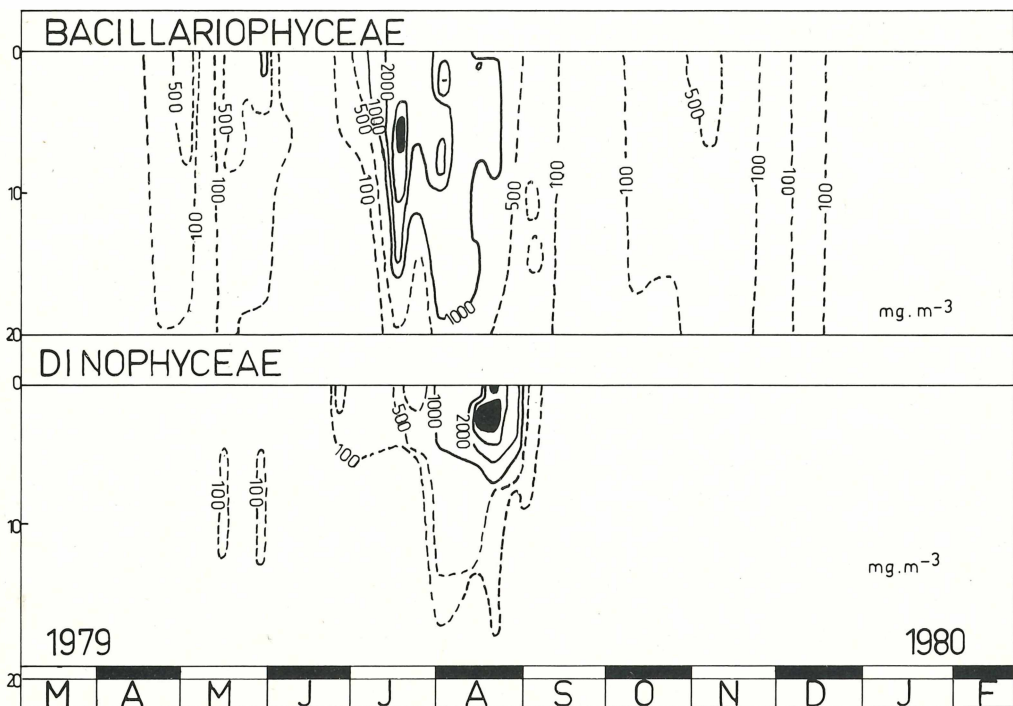


Abb. 3: Jahresverlauf der Biomasse der *Bacillariophyceae* und der *Dinophyceae* (bis 20 m Tiefe).
 strichlierte Isoplethen: 100 und 500 mg/m^3
 ausgezogene Isoplethen: 1000, 2000 und 4000 mg/m^3
 schwarze Fläche: mehr als 6000 mg/m^3 .

BACILLARIOPHYCEAE (Abb. 3)

Die Kieselalgen bilden 3 Maxima im Jahr. Eine kleinzellige Form (3-6 μm Durchmesser) von *Stephanodiscus hantzschii* GRUN. zählt zu den Hauptträgern der Frühjahrsblüte. Die sommerliche Diatomeenblüte wird überwiegend von *Asterionella formosa* HASSAL, *Fragilaria crotonensis* KITTON und *Melosira granulata* (EHR.) RALFS. gebildet. Nach der Beendigung dieser Blüte durch die Aufzehrung des gelösten Silikats kommt es im August in 10-20 m Tiefe abermals zum Wachstum von *Melosira granulata* und *Stephanodiscus binderanus*, das jedoch in der Isoplethendarstellung nicht sichtbar wird, da deren Biomasse durch die der absinkenden Diatomeen des Julimaximums überdeckt wird. Das herbstliche Diatomeenmaximum wird von denselben Arten wie das sommerliche gebildet, lediglich *Diatoma elongatum* AGARDH. kommt noch hinzu (1980 trat sie, wenn auch nur untergeordnet, auch im Sommer auf).

DINOPHYCEAE (Abb. 3)

Als einziger im Bodensee wichtiger Dinoflagellat dominiert *Ceratium hirundinella* (O.F.M.) Sch. das Biomassemaximum des Jahres mit 65% der Gesamtbiomasse am 20. August.

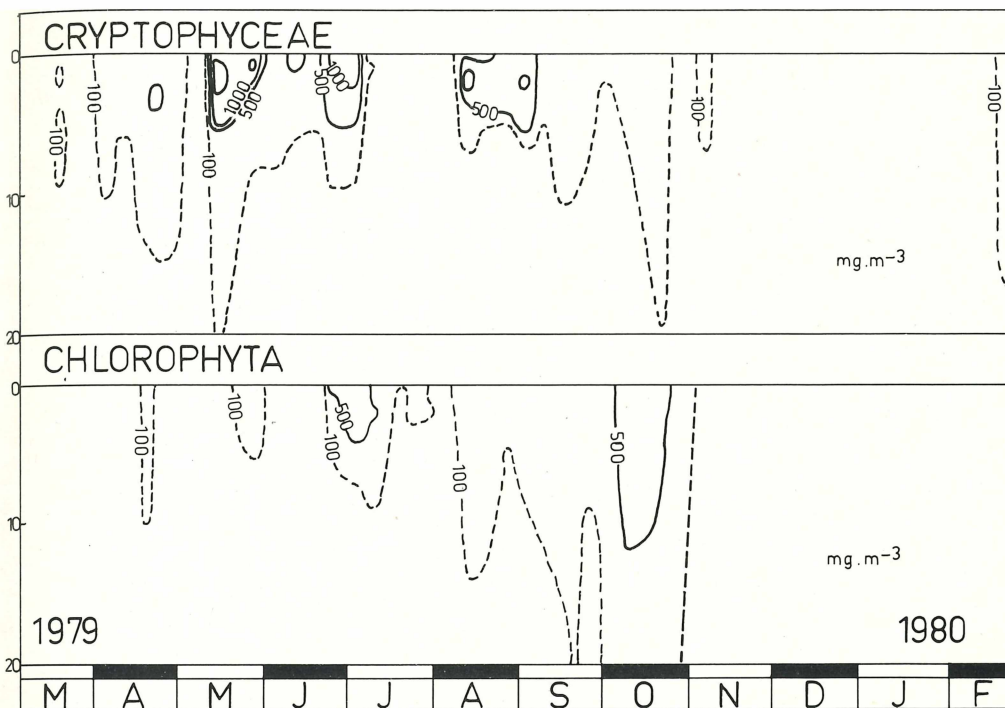


Abb. 4: Jahresverlauf der Biomasse der *Cryptophyceae* und der *Chlorophyta* (bis 20 m Tiefe).
 strichlierte Isoplethen: 100 mg/m³
 ausgezogene Isoplethen: 500, 1000 und 2000 mg/m³.

CRYPTOPHYCEAE (Abb. 4)

Rhodomonas lens RUTTNER & PASCHER und *Rhodomonas minuta* f. *nanoplanctica* SKUJA sind dominierende Formen der Frühjahrsblüte. Im zweiten Abschnitt der Frühjahrsblüte treten auch noch mehrere Arten der Gattung *Cryptomonas*, überwiegend *Cryptomonas ovata* EHRENB. auf, die während des Klarwasserstadiums bis zu 60% der Gesamtbiomasse bilden und dominierend am ersten Biomassemaximum danach beteiligt sind. *Cryptomonas ovata* und *Rhodomonas minuta* treten auch nachher regelmäßig im Plankton auf. Im Winterplankton nimmt dann der Anteil beider *Rhodomonas*-Arten wieder kontinuierlich zu.

CHLOROPHYTA (*Chlorophyceae* und *Coniugatophyceae*, Abb. 4)

Die Grünalgen spielen zweimal im Verlauf der Jahressukzession eine wesentliche Rolle: Im ersten Entwicklungsstadium des Sommers nach dem Klarwasserstadium mit *Pandorina morum* BORY (untergeordnet auch *Sphaerocystis Schroeteri* CHOD.). Von Ende September bis Ende Oktober wird das Plankton von den fadenförmigen Formen *Mougeotia thylespora* SKUJA (*Coniugatophyceae*) und *Ulothrix subtilissima* RABENH. sowie der Zieralge *Closterium aciculare* WEST dominiert.

3.3 Gliederung der Sukzession

In Abb. 5 ist der zeitliche Verlauf des prozentualen Anteils aller Phytoplankter, die irgendwann mehr als 10% der Gesamtbiomasse in der euphotischen Zone erreichen, dargestellt. Aus dieser Zeichnung wird ersichtlich, daß sich die Sukzession grob in Stadien (BRAUN-BLANQUET 1964) einteilen läßt. Ein Vergleich mit den bisher vorliegenden Ergebnissen von 1980 (bis Ende August) zeigt, daß die dominierenden Arten die Reihenfolge ihres Auftretens beibehielten. Die Artensukzession ist jedoch nicht ganz streng mit der Biomasseentwicklung gekoppelt: Während *Cryptomonas ovata* 1979 bereits im zweiten Teil der Frühjahrsblüte zu den dominierenden Arten zählte (bis zu 45% der Gesamtbiomasse), konnte sie sich 1980 erst im Klarwasserstadium durchsetzen. Fiel 1979 die maximale Dominanz von *Ceratium hirundinella* mit einem Biomassemaximum zusammen, so lag sie 1980 in einem Abschnitt sinkender Gesamtbiomasse.

Vereinfacht lassen sich folgende Stadien beschreiben:

1. *Rhodomonas* - *Stephanodiscus*-Stadium

Deckt sich mit Frühjahrsblüte, 1979 erzielte jedoch im zweiten Abschnitt auch *Cryptomonas ovata* hohe Biomasseanteile. *Rhodomonas lens*, *Rhodomonas minuta*, *Stephanodiscus hantzschii* (*Cryptomonas ovata*).

2. *Cryptomonas*-Stadium = Klarwasserstadium

Cryptomonas ovata, *Cr. marsonii*, *Cr. rostratiformis*, *Rhodomonas minuta*.

3. *Cryptomonas* - *Pandorina*-Stadium

Cryptomonas ovata, *Pandorina morum*, *Sphaerocystis Schroeteri*.

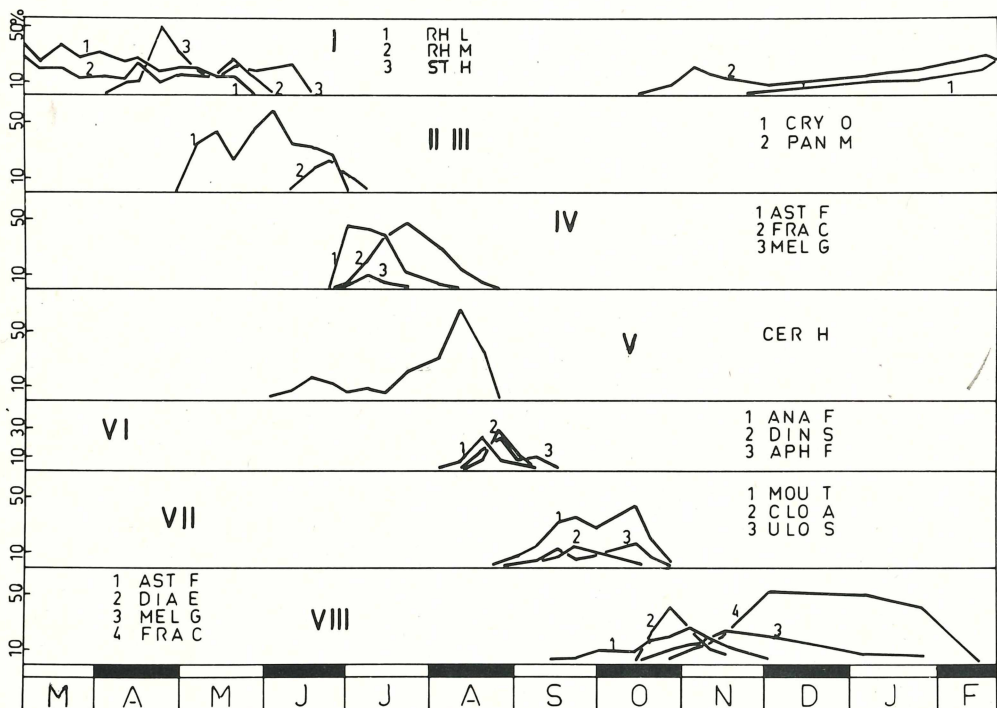


Abb. 5: Sukzession der wichtigsten Planktonalgen des Bodensee/Überlinger Sees. Dargestellt ist der %-Anteil am Frischgewicht des Gesamtplanktons in der euphotischen Zone. Zur Erläuterung der Stadien siehe Text.

Abkürzung der Arten: ANA F: *Anabaena flos aquae*, APH F: *Aphanizomenon flos-aquae*, AST F: *Asterionella formosa*, CER H: *Ceratium hirundinella*, CLO A: *Closterium aciculare*, CRY O: *Cryptomonas ovata*, DIA E: *Diatoma elongatum*, DIN S: *Dinobryon sociale*, FRA C: *Fragilaria crotonensis*, MEL G: *Melosira granulata*, MOU T: *Mougeotia thylespora*, PAN M: *Pandorina morum*, RH L: *Rhodomonas lens*, RH M: *Rhodomonas minuta*, ST H: *Stephanodiscus hantzschii*, ULO S: *Ulothrix subtilissima*.

4. Sommerliches Diatomeenstadium
1979 und 1980 zeigten die vorherrschenden Arten dieselbe Reihenfolge ihrer Biomassemaxima (*Asterionella formosa* - *Melosira granulata* - *Fragilaria crotonensis*). Sollte sich dies als Regelmäßigkeit erweisen, wäre eine weitere Untergliederung dieses Stadiums möglich.
5. Ceratium-Stadium
Ceratium hirundinella, *Peridinium spec.*, *Cryptomonas ovata*.
6. Blaualgen - *Dinobryon*-Stadium
Anabaena flos-aquae, *A. f. spiroides*, *A. planctonica*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Dinobryon sociale*.
7. *Mougeotia*-Stadium
Mougeotia thylespora, *Ulothrix subtilissima*, *Closterium aciculare*.
8. Herbstliches Diatomeenstadium
Die mit dem Sommerplankton gemeinsamen Arten zeigen dieselbe Reihenfolge ihres Auftretens. Die zusätzlich auftretende *Diatoma elongatum* schiebt sich vor die Gipfel von *Melosira granulata* und *Fragilaria crotonensis*.

Das Winterplankton kann nicht als Stadium der Sukzession aufgefaßt werden, sondern als mehr oder weniger passiver Überrest des herbstlichen Diatomeenstadiums. Der zunehmende Anteil der beiden *Rhodomonas*-Arten ist in der Regel nicht auf positive Wachstumsleistungen, sondern auf geringere Verluste zurückzuführen.

4. Diskussion

Die ersten Erklärungsversuche für die Sukzession des Phytoplanktons (vgl. HUTCHINSON 1967) betonten vor allem die Rolle der Temperatur und des Lichts: FINDENEKG (1943) 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) kürzlich in zwei lichtlimitierten Humusseen 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. BÜRGI (1976, 1977) konnte diese Tendenz auch für das Phytoplankton des Bodensee-Obersees und des Bodensee-Untersees an Hand der Entwicklung von 1961 bis 1973 feststellen. Außerdem spricht die weitgehende artenmäßige Übereinstimmung des sommerlichen und des herbstlichen Diatomeenstadiums gegen die allgemeine Anwendbarkeit des Schemas von FINDENEKG (1943). 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 (Mc CAULEY, BRIAND 1979), sei es das Auftreten symbiotischer und antibiotischer Wechselwirkungen zwischen verschiedenen Algenarten (LEFVRE et al. 1951; MARGALEF 1958; LAM, SILVESTER 1979).

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 Nährstoffs
 μ_{\max} = maximale Wachstumsrate
 K_s = Halbsättigungskonstante
- } Konstanten einer bestimmten Art

Eine hohe K_s (und meist auch μ_{\max}) bedeuten 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 ($\text{PO}_4\text{-P}$: 65-78 $\mu\text{g l}^{-1}$, $\text{NO}_3\text{-N}$: 600-700 $\mu\text{g l}^{-1}$, $\text{SiO}_4\text{-Si}$: 1400-1500 $\mu\text{g l}^{-1}$;

vgl. STABEL, TILZER 1981). Trotz des hohen Nährstoffverbrauchs kommt es in der Frühjahrsblüte zu keiner vollständigen Aufzehrung der gelösten Nährstoffe, im Klarwasserstadium wird ein Teil wieder remineralisiert. Die Organismen des *Cryptomonas* - *Pandorina*-Stadiums finden daher zu Beginn ihrer Entfaltung ebenfalls nichtlimitierende Nährstoffkonzentrationen vor:

Entwicklung der Konzentration des gelösten Orthophosphats ($PO_4\text{-P}$) in 0-8 m Tiefe:

10.4., vor Beginn der Frühjahrsblüte:	65-78 $\mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$
8.5., vor Beginn des Hauptmaximums der Frühjahrsblüte:	70-78 $\mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$
29.5., Ende der 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 kommt es zum dramatischen Absinken der Konzentration an gelöstem Orthophosphat, das bereits am 16. Juni bis in 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 K_s -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 auch ihrem Wachstum ein Ende setzt:

SiO_4 - Si Konzentration (gelöst):

am 26.6., in den obersten 5 m:	700-900 $\mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$
am 17.7., in den obersten 5 m:	0 $\mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$

Die nachfolgenden Veränderungen in der Artenzusammensetzung lassen sich nur noch teilweise mit Änderungen im Nährstoffangebot korrelieren: Das Diatomeenwachstum in 10-20 m Tiefe Ende August 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 $\mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ SiO_4 -Si Voraussetzung zu sein, was allerdings erheblich über der von TILMAN (1977) für *Asterionella formosa* angegebenen Halbsättigungskonstanten von 110 $\mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ liegt.

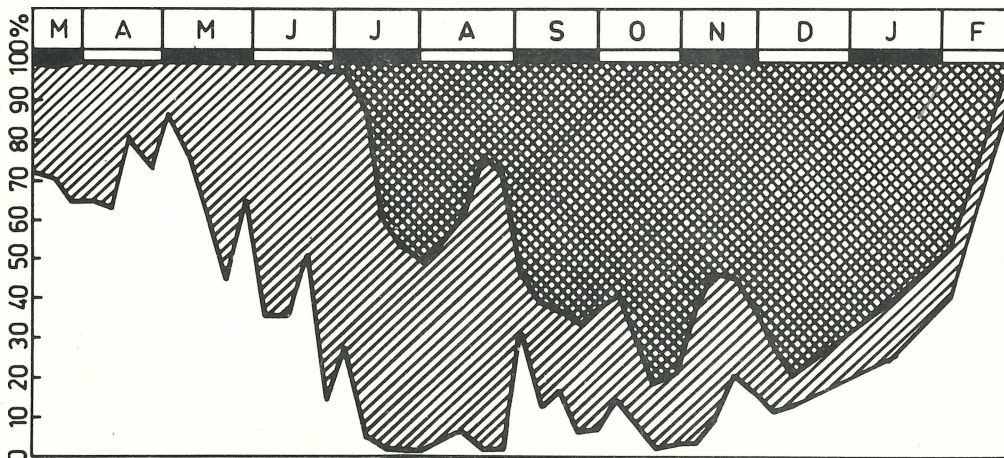


Abb. 6: Fraktionierung des Phytoplanktons nach Größenklassen.

Der %-Anteil bezieht sich auf das Frischgewicht des Gesamtphytoplanktons in der euphotischen Zone.

weiß: Fraktion I, Einzelzellen oder Coenobien kleiner als 30 μm

einfach schraffiert: Fraktion II, Einzelzellen oder Coenobien größer als 30 μm

kreuzschraffiert: Fraktion III, Fadenalgen oder Kolonien unbegrenzter Ausdehnung.

Die beiden Wachstumsphasen der Blaualgen folgten Minima in der Konzentration des gelösten $\text{NO}_3\text{-N}$ ($150\text{-}200 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ in den obersten 5 m am 10. September und 2. Oktober 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 dies 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 (GELLER, MÜLLER mündlich), ist zu erwarten, daß das Zooplankton einen Selektionsdruck zugunsten nichtingestierbarer großzelliger bzw. koloniebildender Algen ausübt. Andererseits haben kleine Organismen wegen ihres günstigen Oberflächen-Volumenverhältnisses 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 3 Fraktionen geteilt.

I. Einzeller oder Coenobien, deren größte lineare Abmessung weniger als $30 \mu\text{m}$ beträgt. Das ist die obere Grenze des ingestierbaren Partikelspektrums für die im Bodensee vorkommenden Cladoceren.

II. Einzeller oder Coenobien über $30 \mu\text{m}$.

III. Fadenförmige Algen, faden- oder kettenartige Kolonien, Kolonien unbestimmter Gestalt und Größe.

Tatsächlich zeigte sich im Verlauf des Jahres eine Verschiebung der Anteile dieser Fraktionen an der Gesamtbiomasse (siehe Abb. 6): Fraktion I dominiert das Frühjahrplankton, wird im Klarwasserstadium von Fraktion II ersetzt, während Fraktion III im Spätsommer und Herbst dominiert.

Mein Dank gilt der Deutschen Forschungsgemeinschaft, die das Projekt "Kohlenstoffkreislauf im Bodensee" finanziert. Insbesondere bin ich dem Projektleiter, Prof. M. Tilzer, zum Dank verpflichtet sowie allen Teilnehmern an diesem Projekt: H.-H. Stabel, W. Geller, H. Müller, T. Rausch, M. Simon, K. Wiedemann, G. Hauswald, B. Beese und Y. Mogg. Gruppenarbeit und das Ineinandergreifen der Ergebnisse verschiedener Disziplinen sind elementare Voraussetzungen sinnvoller ökologischer Forschung.

Literatur

- BRUN-BLANQUET J., 1964: Pflanzensoziologie. 3. Aufl. Wien (Springer): 865 S.
- BÜRGI H.-R., 1976: Die Phytoplanktonentwicklung im Bodensee in den Jahren 1961 bis 1963. Int. Gewässerschutzkommission f. d. Bodensee. Ber. 18: 87 S.
- BÜRGI H.-R., 1977: Die langjährige Entwicklung des Phytoplanktons im Bodensee (1963-1973), Teil 1, Untersee. Int. Gewässerschutzkommission f. d. Bodensee, Ber. 21: 42 S.
- FINDENEGG I., 1943: Untersuchungen über die Ökologie und die Produktionsverhältnisse des Planktons im Kärntner Seengebiet. Int. Rev. ges. Hydrobiol. 43: 193-315.
- GELLER W., 1980: Stabile Zeitmuster in der Planktonsukszession des Bodensees (Überlinger See). Verh. Ges. f. Ökol. 8: 373-382.
- GRIM J., 1939: Beobachtungen am Phytoplankton des Bodensees (Obersee) sowie deren rechnerische Auswertung. Int. Rev. ges. Hydrobiol. 39: 193-315.
- HUTCHINSON G.E., 1967: A treatise on limnology. 2. Aufl., New York (Wiley): 1115 p.
- LAM C.W.Y., SILVESTER W.B., 1979: Growth interactions among blue-green (*Anabaena oscillaroides*, *Microcystis aeruginosa*) and green (*Chlorella* sp.) algae. Hydrobiologia 63: 135-143.
- LAMPERT W., SCHÖBER u., 1978: Das regelmäßige Auftreten von Frühjahrsmaximum und "Klarwasserstadium" im Bodensee als Folge klimatischer Bedingungen und Wechselwirkungen zwischen Phyto- und Zooplankton. Arch. Hydrobiol. 82: 364-386.
- LEFEVRE M., JACOB H., NISBET M., 1951: Auto- et heteroantagonisme chez les algues d'eau douce. Ann. St. Cent. Hydrobiol. appl. 4: 5-197.
- MARGALEF R., 1958: Temporal succession and spatial heterogeneity in phytoplankton. In (Ed. BUZZATI-TREVERSO): Perspectives of marine biology: 323-349.
- MARGALEF R., 1977: Ecologia, Barcelona (Omega): 951 p.
- MC CAULEY E., BRIAND F., 1979: Zooplankton grazing and phytoplankton species richness. Limnol. Oceanogr. 24: 243-252.

- MONOD J., 1950: La technique de culture continue: theorie et applications. Ann. Inst. Pasteur Lille 79: 390-410.
- PEARSALL W.H., 1932: Phytoplankton in the 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. Rev. ges. Hydrobiol. 64: 749-782.
- RAUSCH T., 1981: Verschiebungen der biochemischen Zusammensetzung von Phytoplankton als Indikator physiologischer Zustände. Verh. Ges. f. Ökol. 9:
- RILEY G.A., 1957: Phytoplankton of the North Sargasso Sea 1950-52. Limnol. Oceanogr. 2: 252-270.
- STABEL H.H., TILZER M.M., 1981: Nährstoffkreisläufe im Überlinger See und ihre Beziehungen zu den biologischen Umsetzungen. Verh. Ges. f. Ökol. 9:
- TILMAN D., 1977: Resource competition between planctonic algae: an experimental and theoretical approach. Ecology 58: 338-348.
- UTERMÖHL H., 1958: Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. Mitt. Int. Ver. Limnol. 9: 1-38.
- WETZEL R.G., 1975: Limnology. Philadelphia (Saunders): 743 p.

Adresse

Dr. Ulrich Sommer
Limnologisches Institut
Fakultät für Biologie
Universität Konstanz
Mainaustr. 212
D-7750 Konstanz-Egg

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie](#)

Jahr/Year: 1981

Band/Volume: [9_1981](#)

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

Artikel/Article: [Phytoplanktonbiozöosen und -sukzessionen im Bodensee/Überlinger See 33-42](#)