

Verschiebungen der biochemischen Zusammensetzung von Phytoplankton als Indikator physiologischer Zustände

Thomas Rausch

In the North-Western part of Lake Constance (Überlinger See) concentrations of particulate chlorophyll *a*-, phaeopigment-, protein-, and carbohydrate content, together with ash-free dry weight were monitored weekly from March to December 1979 at 15 depths from 0 to 30 m. Expressed as percentage of ash-free dry weight the following ranges for chlorophyll *a* (0.1 - 1.6 %)-, phaeopigment (0.05 - 0.5 %)-, protein (20 - 72 %)-, and carbohydrate content (9 - 40 %) of phytoplankton were determined. The mean percentage of these parameters from 0 to 10 m exhibited strong and short-termed fluctuations during the year. Spring phytoplankton was characterized by simultaneously shifting and high percentages of protein (40 - 65 %) and chlorophyll *a* (0.5 - 0.8 %) with low carbohydrate values (< 20 %), whereas P-limited summer plankton revealed very low percentages of protein (30 - 40 %) together with high carbohydrate contents (20 - 35 %). Besides phosphorus limitation the biochemical composition of phytoplankton seems to be affected by wind-induced turbulence during spring time which markedly reduced percentages of protein and chlorophyll *a*.

Biochemical composition, Lake Constance, physiological state, phytoplankton.

1. Einführung

Es ist bekannt, daß die zelluläre Zusammensetzung von Mikroalgen in Abhängigkeit von Faktoren wie Nährstoffangebot, Lichtintensität, Temperatur usw. starken Schwankungen unterliegt (HEALEY 1975; HEALEY, HENDZEL 1975). Daneben kann auch die unterschiedliche Einflußdauer von Faktoren, wie z.B. verschiedene Verhältnisse zwischen Licht- und Dunkelperiode eine Rolle spielen (FOY, SMITH 1980). Für Algenkulturen existiert zu diesem Problembereich sowohl für Batch-, als auch für Chemostatkulturen ein umfangreiches Datenmaterial, während Messungen von solchen Verschiebungen in der biochemischen Zusammensetzung bei natürlich vorkommendem Phytoplankton selten sind. Die meisten Freilandarbeiten beschränken sich auf die Abschätzung der Algenbiomasse an Hand von gebräuchlichen Biomasse-Analogwerten wie Zellvolumen oder Chlorophyll *a*-Gehalt, während andere Größen, wie z.B. der Protein-, Kohlenhydrat- oder Lipidgehalt weniger häufig bestimmt werden.

Informationen über die jahreszeitlich abhängigen Schwankungen in der Zellzusammensetzung von natürlichem Phytoplankton beschränken sich fast ausschließlich auf den prozentualen Chlorophyllgehalt (NICHOLLS, DILLON 1978), der meist in Prozent des Algenfrischgewichts angegeben wird (AHLGREN 1970, ROTT 1978, TOLSTOY 1979). Jahreszeitliche Schwankungen anderer Parameter wie Protein, Lipid, Kohlenhydrat oder ATP sind meist nur als absolute Konzentrationen erfaßt (z.B. NIVAL et al. 1976; MAYZAUD, TAGUCHI 1979). Werden diese Zellbestandteile in Prozent des aschefreien Trockengewichts (HAUG et al. 1973) oder des Zellkohlenstoffs (SMETACEK, HENDRIKSON 1979) angegeben, so beziehen sich diese Daten über die zelluläre Zusammensetzung des Phytoplanktons meist nur auf eine oder wenige Wassertiefen. Da aber die Vertikalverteilung des aktiven Phytoplanktons und die mit dem Algenwachstum gekoppelten Abbauprozesse stark jahreszeitlich abhängige Verschiebungen mit der Wassertiefe zeigen, ist der Aussagewert solcher Untersuchungen eingeschränkt. Daher soll die wöchentliche Analyse der prozentualen Chlorophyll *a*-, Phaeopigment-, Protein- und Kohlenhydratgehalte des Phytoplanktons in 15 Tiefen von 0-30 m neben der Information über die jahreszeitlichen Schwankungen auch die tiefenabhängige Variation der Zellzusammensetzung erfassen. Hier kann jedoch zunächst nur der jahreszeitliche Aspekt der mittleren Phytoplankton-Zellzusammensetzung in den obersten 10 m betrachtet werden. Auch Probleme, die sich aus der Differenzierung zwischen Biomasse und Detritus ergeben, sollen in dieser Arbeit nicht berücksichtigt werden, da sie eng mit der tiefenabhängigen Variation der Zellzusammensetzung zusammenhängen.

2. Material und Methoden

Über der tiefsten Stelle des Bodensee-Überlingersees (Maximaltiefe: 147 m; Verbindungslinie Überlingen - Wallhausen) wurden von März bis Dezember 1979 in wöchentlichen Abständen mit lichtdichten PVC-van Dorn-Schöpfern (9 l) Wasserproben aus 0, 1, 2, 3, 4, 5, 6, 8, 10, 12.5, 15, 17.5, 20, 25 und 30 m Tiefe entnommen. Die Wasserproben wurden nach sofortiger Filtration auf dem Schiff und Lagerung bei -22 °C (1-5 Monate) auf folgende Größen untersucht: Aschefreies Trockengewicht, Chlorophyll *a* (Korrektur für Phaeopigmente), Phaeopigment, Protein und Kohlen-

hydrat. Größere Zooplankter wurden von März bis Juni durch Vorfiltration des Wassers über 250 μm -Gaze selektiert. Wegen der zunehmenden Durchmesser der Phytoplanktonformen entfiel diese Vorfiltration ab Juli, und das Zooplankton auf den Filtern wurde mit einer an Unterdruck angeschlossenen Pasteurpipette unter dem Binokular abgesaugt. Genaue Bedingungen der Entnahme, Filtration und Analyse sind in RAUSCH (1981a) angegeben.

Abweichend hiervon wurde für die Trockengewichtsbestimmung von Juli 1979 an eine Ultramikrowaage (Perkin Elmer, AD-2Z) benutzt. Ebenso wurde für die Chlorophyll a - und Phaeopigmentbestimmung eine veränderte Extraktions- und Meßmethode benutzt (RAUSCH 1981b). Die Winddaten wurden freundlicherweise von der Wetterwarte Konstanz zur Verfügung gestellt.

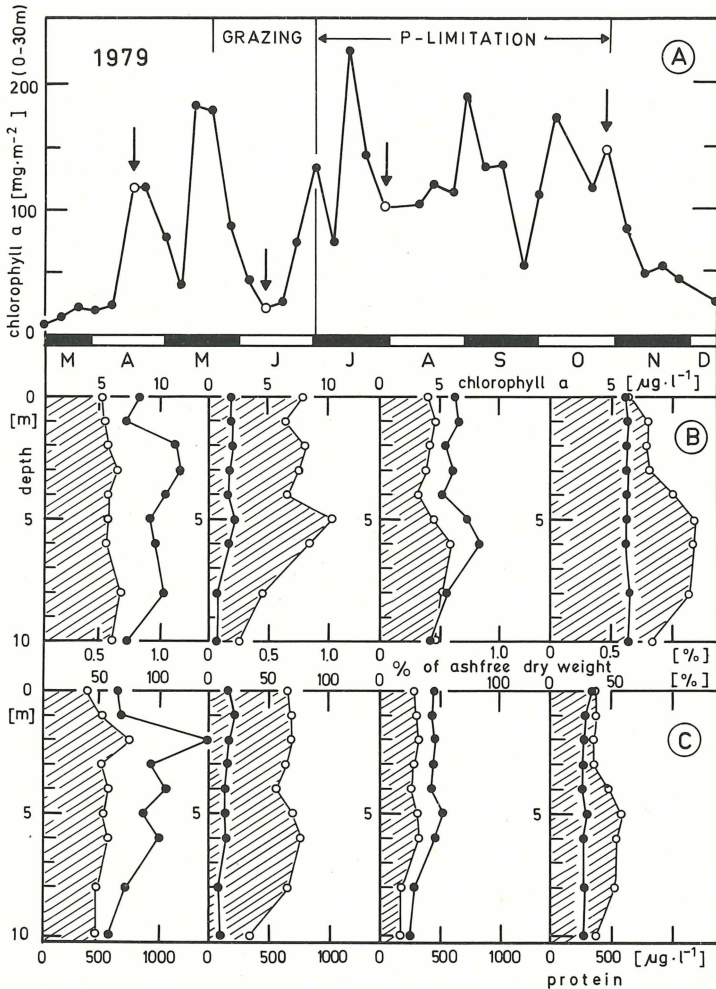


Abb. 1: A Jahresverlauf der Phytoplanktonbiomasse als Chlorophyll a (mg/m^2) integriert von 0-30 m von März bis Dezember 1979 (Bodensee/Überlinger See).

B,C ●—● = Chlorophyll a (B)- und Proteinkonzentration (C) des Phytoplanktons in $\mu\text{g}/\text{l}$ von 0-10 m zu vier verschiedenen Jahreszeiten (vgl. Pfeile in Abb. 1 A).

▨ = Entsprechende Anteile von Chlorophyll a und Protein am aschefreien Trockengewicht (%) von 0-10 m.

3. Ergebnisse

Um einen Überblick über den Jahresverlauf der Zellzusammensetzung des Phytoplanktons zu erhalten, werden nicht die absoluten Konzentrationen der vier Größen in $\mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ herangezogen, sondern jeweils der Chlorophyll a-, Phaeopigment-, Protein- und Kohlenhydratgehalt in Prozent des aschefreien Trockengewichts in der jeweiligen Tiefe angegeben. Wird im folgenden Text der Begriff 'Trockengewicht' benutzt, so ist damit immer das um den Ascheanteil (manchmal bis über 50 % des Trockengewichts) korrigierte aschefreie Trockengewicht bzw. die organische Substanz gemeint. Zur besseren Orientierung wird allen Abbildungen, die solche abgeleiteten Prozentwerte im Jahresverlauf enthalten, jeweils im oberen Teil A der Abb. 1, 2, 3 und 5 der absolute Verlauf der Phytoplanktonbiomasse, ausgedrückt als Chlorophyll a, gegenübergestellt.

Betrachtet man den Jahresverlauf der gelösten Nährstoffe (STABEL, TILZER 1981) und der Biomasseverteilung des Zooplanktons (LAMPERT, SCHÖBER 1978; GELLER 1980), so läßt sich die Phytoplanktonentwicklung auf Grund der vorliegenden Daten in vier deutlich unterscheidbare Phasen einteilen (vgl. Abb. 1):

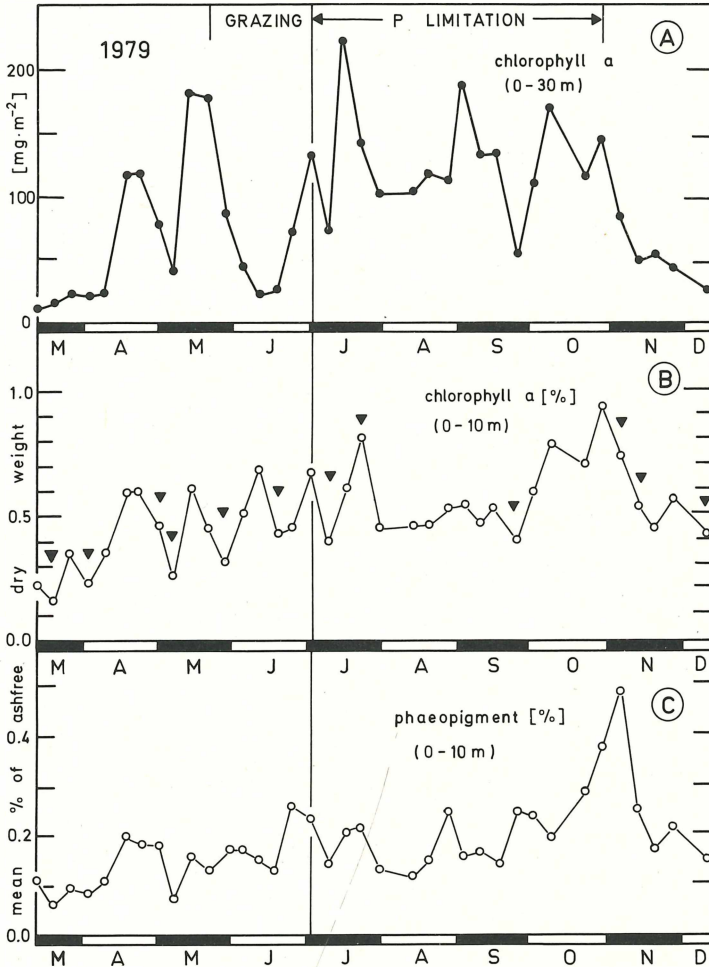


Abb. 2: A Vgl. Legende zu Abb. 1 A
 B,C Jahresverlauf des aktiven Chlorophyll a (B)- und Phaeopigmentgehaltes (C) des Phytoplanktons als mittlerer %-Anteil am aschefreien Trockengewicht in der Wassersäule 0-10 m von März - Dezember 1979.
 ▼ = Mittlere Windgeschwindigkeit über 2 m/s (vgl. Abb. 5 B).

- Phase 1 (März - Mai) : Nicht P-limitiertes Frühjahrsplankton, kein Grazing-Einfluß
 Phase 2 (Mai - Juni) : Intensives Zooplankton-Grazing, sogenanntes "Klarwasserstadium"
 Phase 3 (Juli - Okt.) : P-limitiertes Sommer- und Herbstplankton, in den obersten 10 m ist gelöstes Orthophosphat nicht nachweisbar
 Phase 4 (Nov. - Dez.) : Abbauphase, zunehmende Durchmischungstiefe durch starke Herbststürme.

Diese Einteilung der Phytoplanktonentwicklung läßt sich in den folgenden Ergebnissen wiederfinden: Bestimmten Entwicklungsphasen kann eine summarisch veränderte biochemische Zusammensetzung des Phytoplanktons zugeordnet werden.

Abb. 1 veranschaulicht exemplarisch an Hand von vier ausgewählten Einzelprofilen den Verlauf der absoluten Chlorophyll *a* (B)- und Proteinkonzentrationen (C) von 0 bis 10 m und die zugehörigen prozentualen Anteile Parameter am Trocken-gewicht für vier unterschiedliche Situationen der Phytoplanktonentwicklung. Darüber hinaus machen diese Einzelprofile die Einschränkung deutlich, mit der der jahreszeitliche Verlauf der vier Größen interpretiert werden muß, denn in den folgenden Abb. 2, 3 und 5 ist jeweils nur der mittlere prozentuale Anteil dieser Größen in der Wassersäule von 0 bis 10 m dargestellt. Je nachdem, ob also eine mehr ortho-

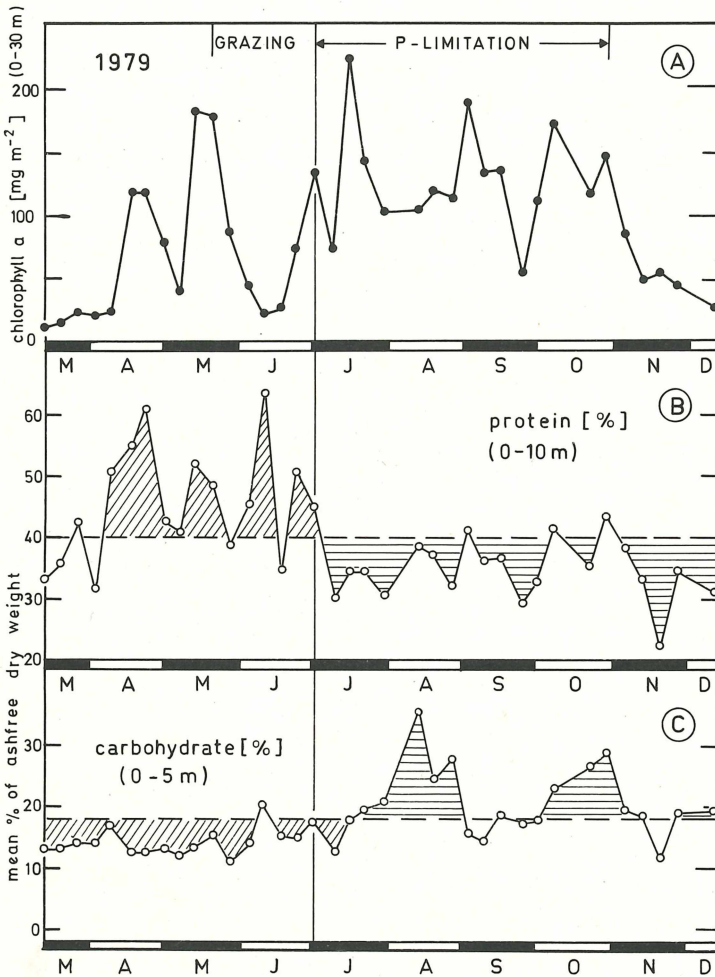


Abb. 3: A Vgl. Legende zu Abb. 1 A
 B,C Jahresverlauf des Protein (B)- und Kohlenhydratgehaltes (C) des Phytoplanktons als mittlerer %-Anteil am aschefreien Trockengewicht in der Wassersäule 0-10 m (B), bzw. 0-5 m (C) von März - Dezember 1979.

grade (April, Juli) oder eine mehr heterograde (Juni, Oktober) prozentuale Verteilung der Meßgröße im Profil vorliegt (vgl. Abb. 1), wird der aus 9 Einzelwerten gebildete Mittelwert mehr oder weniger repräsentativ für ein Einzelprofil sein.

Die prozentualen Chlorophyll a-Gehalte liegen zwischen 0.2 und 1.0 % des Trockengewichts und zeigen im Jahresverlauf drei deutlich zu unterscheidende Phasen (vgl. Abb. 2). Phase 1 (von März bis Juni) läßt sich dem nicht P-limitierten Frühjahrsplankton zuordnen. In diesem Zeitraum charakterisieren starke (bis zu 30 % gegenüber der Vorwoche) und kurzfristige (wöchentliche) Schwankungen der Prozentgehalte den Kurvenverlauf, der darüber hinaus einen Anstieg der Prozentwerte von 0.2 (März) auf 0.5 (Juni) zeigt. Auch das schon P-limitierte Diatomeenmaximum im Juli (SOMMER 1981) läßt sich noch dieser ersten Phase zuordnen. Daran schließt sich Phase 2 (Anfang August bis Ende September), die durch deutlich niedrigere (unter 0.5) und weniger schwankende Prozentwerte charakterisiert ist. Die wesentlichen Merkmale dieser Phase sind starke P-Limitierung und eine veränderte Artenzusammensetzung mit der Dominanz von *Ceratium hirundinella* und Cyano- und Chlorophyceenarten (SOMMER 1981), während das Frühjahrsplankton von Flagellaten und Diatomeen geprägt wird. Ab Anfang Oktober schließt sich die dritte Phase an, die noch während des Chlorophyceenmaximums mit stark ansteigenden Chlorophyll-Prozentwerten beginnt, ihr Maximum von 1.0 % zusammen mit dem herbstlichen Diatomeenmaximum (SOMMER 1981) erreicht und nach dem steilen Anstieg bis Mitte November innerhalb von drei Wochen wieder auf 0.5 % abfällt.

Der Jahresverlauf der Phaeopigment-Prozentwerte (Abb. 2 C) zeigt von März bis Oktober einen Anstieg von 0.1 auf 0.2, erreicht dann parallel zum prozentualen Chlorophyllmaximum des Herbstplanktons Anfang November einen Maximalwert von 0.5 % und fällt ebenso steil innerhalb von zwei Wochen wieder auf 0.2 zurück. Für den Phaeopigment-Gehalt läßt sich keine eindeutige Gliederung im Jahresverlauf erkennen, lediglich eine schwach ausgeprägte Parallelität zwischen den Biomassemaxima und entsprechend ansteigenden Phaeopigmentgehalten ist vorhanden.

Der Proteingehalt des Phytoplanktons nimmt im Jahresverlauf (Abb. 3 B) Werte zwischen 20 und 65 % des Trockengewichts an. Auffällig ist eine ausgeprägte Zweiteilung des Kurvenverlaufs, dessen Einschnitt durch den Beginn der P-Limitierung gekennzeichnet ist. Während in der nicht P-limitierten Phase von März bis Juni durchweg sehr hohe Proteingehalte zwischen 40 bis über 60 % des Trockengewichts vorherrschen, fallen die Prozentgehalte mit Beginn der P-Limitierung deutlich unter 40 und bleiben bis zum Jahresende unter dieser Marke (vgl. 40 %-Hilfslinie zur Veranschaulichung in Abb. 3 B). Lediglich das von Chlorophyceen und Diatomeen dominierte Biomassemaximum im Oktober (SOMMER 1981) führt noch einmal zu einem geringfügigen Anstieg der Proteingehalte über 40 %. Analog zum Verlauf der Chlorophyllgehalte zeigen sich auch für den Proteingehalt in der ersten Phase starke und kurzfristige Schwankungen, die zudem parallel zu den Fluktuationen des Chlorophyllgehalts verlaufen (vgl. Abb. 2 B). Dagegen sind die Amplituden der zweiten, P-limitierten Phase deutlich geringer.

Annähernd spiegelbildlich zum Verlauf der Proteingehalte verhält sich der Jahresgang der Kohlenhydrat-Prozentwerte (Abb. 3 C). Im Gegensatz zu den starken Fluktuationen der Proteingehalte zeigt der Kohlenhydratgehalt von März bis Juni relativ gleichmäßige und niedrige Werte um 15 %, während mit Einsetzen der P-Limitierung die Gehalte deutlich über 15 bis 35 % ansteigen. Maximale Prozentwerte werden im August mit der *Ceratium*-Blüte und im Oktober durch das Chlorophyceen- und Diatomeenmaximum erreicht.

4. Diskussion

Obwohl die biochemische Zusammensetzung von natürlichem Phytoplankton, ausgedrückt als Prozentanteil der betreffenden Substanzklasse am aschefreien Trockengewicht, sicherlich von einer Vielzahl von Faktoren unterschiedlich stark beeinflusst wird, soll hier der Versuch unternommen werden, die im Jahresverlauf gemessenen Schwankungen des Chlorophyll a-, Protein- und Kohlenhydratgehaltes an Hand ausgewählter Einzelfaktoren zu interpretieren. Darüber hinaus wird durch die Verbindung der drei Meßgrößen untereinander eine zusätzliche Interpretationsmöglichkeit geschaffen.

Die schon oben angedeutete Parallelität für den Verlauf der prozentualen Chlorophyll- und Proteinwerte im Zeitraum März bis Juli ist in Abb. 4 in Form einer Regressionsgerade dargestellt. Den beiden Phasen der Phytoplanktonentwicklung lassen sich zwei signifikant verschiedene Geraden mit unterschiedlicher Steigung zuordnen, die die Beziehung zwischen prozentualen Chlorophyll- und Proteingehalt für nicht limitiertes Frühjahrsplankton (März - Juni) und P-Limitiertes Sommer- und Herbstplankton (Juli - Okt.) beschreiben. Die gute lineare Korrelation zwischen den jeweiligen Prozentwerten für das Frühjahrsplankton macht zwei Dinge

deutlich: 1. Die auf den ersten Blick unregelmäßige Fluktuation der Chlorophyll- und Proteingehalte überdeckt eine sehr gleichmäßige und gleichzeitige Zu- und Abnahme beider Zellbestandteile, so daß zufallsmäßige methodische Fehlbestimmungen sehr an Bedeutung verlieren. 2. Darüber hinaus zeigen die gleichzeitig auftretenden hohen Prozentanteile beider Parameter an der Phytoplanktonbiomasse, daß es sich um physiologisch sehr aktive Zellen handelt. Die Parallelität zwischen hohen Protein- und Chlorophyllgehalten während der logarithmischen Wachstumsphase ist aus Kulturuntersuchungen hinreichend bekannt (z.B. HEALEY, HENDZEL 1975). Für die hohe physiologische Aktivität des Frühjahrsplanktons sprechen auch die in diesem Zeitraum parallel zur Phytoplanktonbiomasse zunehmende Sauerstoffsättigung und die starke Zehrung der gelösten Nährstoffe (STABEL, TILZER 1981), sowie die überdurchschnittlich hohen Nettozuwachsrate der einzelnen Arten während des Frühjahrs (SOMMER 1981).

Phosphor-limitierte Algenzellen zeigen in Kulturversuchen eine starke Abnahme des prozentualen Chlorophyll- und Proteingehaltes, während der Kohlenhydrat- und auch der Lipidgehalt entsprechend ansteigen (HEALEY 1975). Trotz der komplexen Bedingungen im Pelägiäl eines so großen Sees, die in keiner Weise mit den reduzierten und kontrollierten Bedingungen einer Laborkultur vergleichbar sind, wurde eine ähnliche Verschiebung der Protein- und Kohlenhydratgehalte auch in der Zellzusammensetzung des hier untersuchten natürlichen Phytoplanktons gefunden (vgl. Abb. 3 B, C). Inwieweit die erniedrigten Chlorophyll a-Gehalte im Zeitraum August bis September (vgl. Abb. 2 B) auch ein Ausdruck der P-Limitierung sind oder eine auf Grund der *Ceratium*-Dominanz artenabhängige Verringerung des Chlorophyllgehalts darstellen, kann hier nicht entschieden werden. Die jahreszeitliche Verschiebung der Zellfraktionen Protein und Kohlenhydrat wird hier erstmals für natürlich vorkommendes, Phosphor-limitiertes Phytoplankton dargestellt.

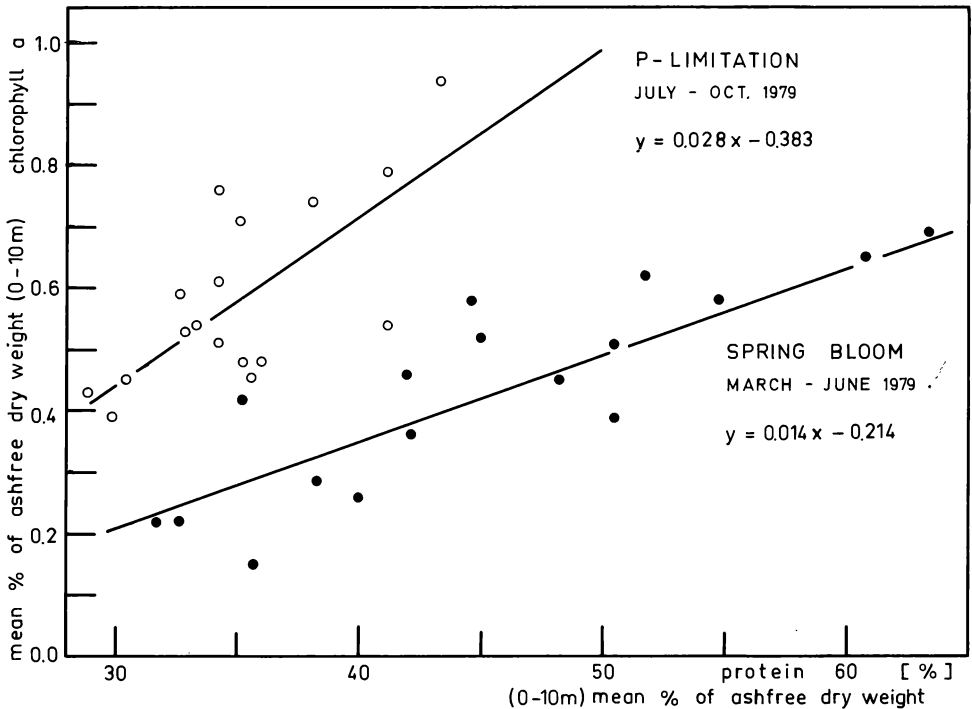


Abb. 4: Beziehung zwischen mittlerem Chlorophyll a- und Proteingehalt des Phytoplanktons (in % des aschefreien Trockengewichts) für zwei verschiedene Jahreszeiten in der Wassersäule 0-10 m.

13. März - 21. Juni: Nicht Phosphor-limitiertes Frühjahrsplankton (●)

3. Juli - 30. Oktober: Phosphor-limitiertes Sommer- und Herbstplankton (○).

Die gemessenen Größenordnungen der prozentualen Gehalte an Chlorophyll a (0.09 - 1.6), Protein (20 - 70) und Kohlenhydrat (9 - 40) in den Einzelprofilen stimmen gut mit den Angaben anderer Autoren überein. Eine Zusammenstellung von NICHOLLS, DILLON (1978) zeigt, daß die zellulären Chlorophyll a-Gehalte in einem Bereich von zwei Größenordnungen zwischen 0.1 - 9.7 % des Algenfrischgewichts, d.h. ungefähr 0.025 - 2.42 % des Trockengewichts schwanken können. Die von ROTT (1978) und TOLSTOY (1979) angegebenen Maxima der Häufigkeitsverteilung der Chlorophyll a-Prozentwerte liegen mit 0.5, bezogen auf das Frischgewicht (ungefähr 0.1 - 0.2, bezogen auf das Trockengewicht) im unteren Teil dieser Größenordnung. Für den Anteil des Proteins am Trockengewicht gibt HEALEY (1975) 10 - 40 % für P-limitierte und 30 - 70 % für nicht limitierte Kulturalgen an, während die entsprechenden Werte für den Kohlehydratgehalt zwischen 20 - 70, bzw. 5 - 30 % des Trockengewichts liegen.

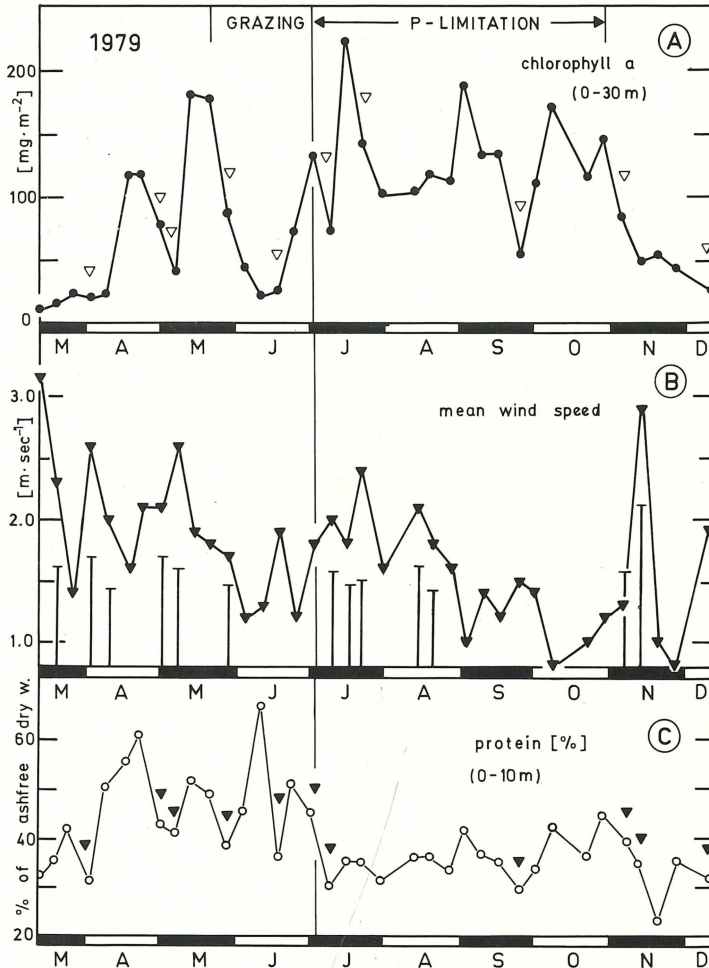


Abb. 5: A Vgl. Legende zu Abb. 1 A
 B Jahresverlauf der mittleren Windgeschwindigkeit (m/s) von März - Dezember 1979 (Wetterwarte Konstanz). Die angegebenen Werte sind Wochenmittel aus den 5-7 Tagesmitteln im Zeitraum vor der Probenentnahme. Werden 3 m/s als Tagesmittel überschritten, ist dies durch ein Säulensymbol gekennzeichnet.
 C Jahresverlauf des Proteingehaltes des Phytoplanktons als mittlerer %-Anteil am aschefreien Trockengewicht in der Wassersäule 0-10 m von März - Dezember 1979.

Neben dem Einfluß der Phosphorlimitierung auf die Zellzusammensetzung scheint auch die durch Wind induzierte stärkere Turbulenz des Wassers eine Rolle zu spielen. So weisen die Arbeiten von LUND (1971) und MOED et al. (1976) auf die wachstumssteuernde Rolle der Turbulenz für eine Massenentfaltung der Diatomee *Melosira italica* in natürlichen Planktonassoziationen hin, während die künstlich erzeugte Turbulenz in Laborkulturen erfahrungsgemäß bestimmte Werte für ein optimales Algenwachstum nicht überschreiten darf, wie z.B. Kulturversuche von FOGG, THAN-TUN (1960) mit *Anabaena cylindrica* zeigen.

In Abb. 5 ist der Jahresgang der mittleren Windgeschwindigkeiten (B) dem Verlauf der prozentualen Proteinwerte (C) gegenübergestellt. Besonders für den Zeitraum von März bis Mitte Juni fallen stärkere Winde mit abnehmenden Proteingehalten zusammen (vgl. Dreieckssymbole in Abb. 5 C), während die höchsten prozentualen Anteile am Trockengewicht in Perioden geringer Windeinwirkung erreicht werden.

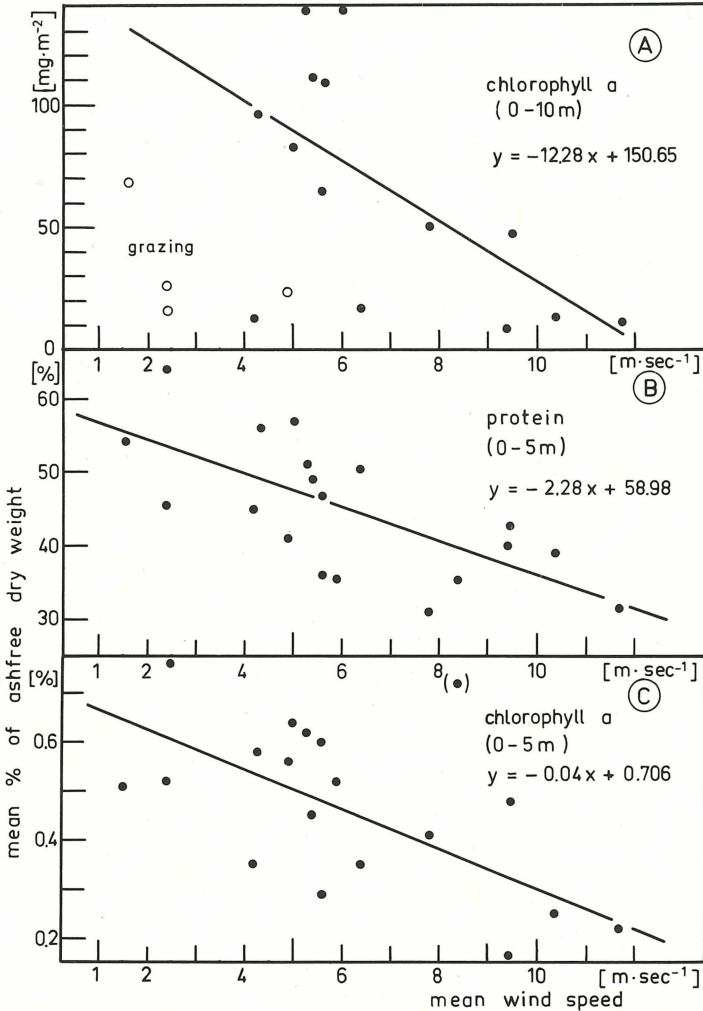


Abb. 6: Beziehung zwischen mittlerer Windgeschwindigkeit (m/s) und den drei Größen Algenbiomasse (A), prozentualer Proteingehalt (B) und prozentualer Chlorophyll a-Gehalt (C) des Phytoplanktons für den Zeitraum vom 13.3. - 10.7.1979.

A (Chlorophyll a (mg/m²) integriert von 0-10 m)

Weißer Kreissymbole: Chlorophyll a-Werte während der Grazing-Phase

B, C (in % des aschefreien Trockengewichts).

Die mittlere Windgeschwindigkeit aus Abb. 5 B ist hier durch Multiplikation mit dem jeweiligen Tagesmaximum der Windgeschwindigkeit gewichtet.

Für diesen umgekehrt proportionalen Zusammenhang zwischen mittlerer Windgeschwindigkeit und prozentalem Proteingehalt sollen folgende Erklärungsmöglichkeiten herangezogen werden: Zum einen besteht die schon oben angeführte generelle Beziehung zwischen Phytoplanktonaktivität bzw. Wachstum und der Turbulenz des Mediums, zum anderen ist bei stärkeren Winden eine Reduzierung der Photosyntheseleistung durch zunehmende Durchmischungstiefe und daraus resultierender Lichtlimitierung denkbar (TILZER, GOLDMAN 1978). In diesem Zusammenhang scheint auch die von vielen Autoren (vgl. FOGG 1975) beobachtete Tatsache von Bedeutung, daß eine Massenentfaltung des Frühjahrsplanktons an relativ windstille Schönwetterperioden geknüpft ist, wie es auch die hier vorliegenden Daten zeigen (vgl. Abb. 5 A und B). In Abb. 6 ist der Zusammenhang zwischen mittlerer Windgeschwindigkeit, der Biomasse (A)- und dem prozentualen Protein (B)- und Chlorophyll *a*-Gehalt (C) für den Zeitraum von März bis Juni dargestellt.

Die hier dargestellten starken und kurzfristigen Fluktuationen von Chlorophyll *a*, Protein und Kohlenhydrat hinsichtlich der Prozentgehalte am Trockengewicht deuten auf die Problematik einer zuverlässigen Bestimmung der Algenbiomasse mittels biochemischer Zellbestandteile hin. Auf der anderen Seite ermöglichen gerade diese Verschiebungen in Verbindung mit weiteren meteorologischen, chemischen oder physikalischen Größen eine Interpretation des physiologischen Zustands des Phytoplanktons in bestimmten Entwicklungsabschnitten bzw. Jahreszeiten.

Diese Arbeit wurde mit Mitteln der Deutschen Forschungsgemeinschaft (DFG) im Rahmen des Projektes Ti 115/3 durchgeführt. Frau B. Beese gilt besonderer Dank für die Durchführung zahlreicher Analysen. Die Wetterwarte Konstanz stellte freundlicherweise die Winddaten des Jahres 1979 zur Verfügung.

Literatur

- AHLGREN G., 1970: Limnological studies of Lake Norrviken, an eutrophicated Swedish lake. II. Phytoplankton and its production. Schweiz. Z. Hydrol. 32: 353-396.
- FOGG G.E., THAN-TUN, 1960: Interrelations of photosynthesis and assimilation of elementary nitrogen in a blue-green alga. Proc. Roy. Soc. B. 1953: 111-127.
- FOGG G.E., 1975: Algal cultures and phytoplankton ecology. 2nd ed. Madison (University of Wisconsin Press).
- FOY R.H., SMITH R.V., 1980: The role of carbohydrate accumulation in the growth of planktonic *Oscillatoria* species. Br. Phycol. J. 15: 139-150.
- GELLER W., 1980: Stabile Zeitmuster in der Planktonsuccession des Bodensees (Überlinger See). Verh. Ges. f. Ökol. 8: 373-382.
- HAUG A., MYKLESTAD S., SAKSHAUG E., 1973: Studies of the phytoplankton ecology of the Trondshemsfjord. 1. The chemical composition of phytoplankton population. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 11: 15-26.
- HEALEY F.P., 1975: Physiological indicators of nutrient deficiency in algae. Fish. Mar. Serv. Res. Dev. Tech. Rep. 585: 30 p.
- HEALEY F.P., HENDZEL L.L., 1975: Effect of phosphorus deficiency on two algae growing in chemostats. J. Phycol. 11: 303-309.
- LAMPERT W., SCHÖBER U., 1978: Das regelmäßige Auftreten von Frühjahrs-Algenmaximum und "Klarwasserstadium" im Bodensee als Folge von klimatischen Bedingungen und Wechselwirkungen zwischen Phyto- und Zooplankton. Arch. Hydrobiol. 82: 364-386.
- LUND J.W.G., 1971: An artificial alteration of the seasonal cycle of the plankton diatom *Melosira italica* subsp. subarctica in an English lake. J. Ecol. 59: 521-533.
- MAYZAUD P., TAGUCHI S., 1979: Spectral and biochemical characteristics of the particulate matter in Bedford Basin. J. Fish. Res. Board Can. 36: 211-218.
- MOED J.R., HOOGVELD H.L., APELDOORN W., 1976: Dominant diatoms in Tjeukemeer (The Netherlands) II. Silicon depletion. Freshwater Biol. 6: 355-362.
- NICHOLLS K.H., DILLON P.J., 1978: An evaluation of phosphorus-chlorophyll-phytoplankton relationships for lakes. Int. Rev. ges. Hydrobiol. 63: 141-154.
- NIVAL P., GOSTAN J., MALARA G., CHARRA R., 1976: Évolution du plancton dans la baie de Villefranche-sur-Mer a la fin du printemps (Mai et Juin 1971). II. Biomasse de phytoplankton, production primaire. Vie Milieu 26: 47-76.
- RAUSCH T., 1981a: The estimation of micro-algal protein content and its meaning to the evaluation of algal biomass. I. Comparison of methods for extracting protein. Hydrobiologia 78: 237-251.
- RAUSCH T., 1981b: Short-term variation of protein-, lipid-, and carbohydrate content in a phosphorus-limited Ceratium bloom. J. Plankt. Res.
- ROTT E., 1978: Chlorophyll-*a*-Konzentration und Zellvolumen als Parameter der Phytoplanktonbiomasse. Ber. nat.-med. Ver. Innsbruck 65: 11-21.

- SMETACEK V., HENDRIKSON P., 1979: Composition of particulate organic matter in Kiel Bight in relation to phytoplankton succession. *Oceanol. Acta* 2: 287-298.
- SOMMER U., 1981: Phytoplankton-Biozönosen und -sukzessionen im Bodensee/Überlingersee. *Verh. Ges. f. Ökol.* 9:
- STABEL H.-H., TILZER M.M., 1981: Nährstoffkreisläufe im Überlinger See und ihre Beziehungen zu den biologischen Umsetzungen. *Verh. Ges. f. Ökol.* 9:
- TILZER M.M., GOLDMAN C.R., 1978: Importance of mixing, thermal stratification and light adaptation for phytoplankton productivity in Lake Tahoe (California - Nevada). *Ecology* 59: 810-821.
- TOLSTOY A., 1979: Chlorophyll a in relation to phytoplankton volume in some Swedish lakes. *Arch. Hydrobiol.* 85: 133-151.

Adresse

Thomas Rausch
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): Rausch Thomas

Artikel/Article: [Verschiebungen der biochemischen Zusammensetzung von Phytoplankton als Indikator physiologischer Zustände 43-52](#)