

IV-9.2

Primärproduktion (autotrophe Produktion)

M. T. DOKULIL, K. TEUBNER und CH. KAIBLINGER

Inhalt

IV-9.2 Primärproduktion (autotrophe Produktion)

1	Grundlagen	3
2	Begriff und Definitionen	5
3	Pigmente	6
4	Methoden	10
5	Respiration	14
6	Produktion und Außenfaktoren	15
7	Photosynthetische Profile	20
8	Primärproduktion in Binnengewässern	23
9	Literatur	25

IV-9.2

Primärproduktion (autotrophe Produktion)

M. T. DOKULIL, K. TEUBNER und CH. KAIBLINGER

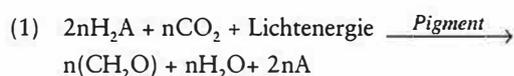
Die Primärproduktion, im Wesentlichen der grünen Pflanzen, bildet heute in nahezu allen Ökosystemen die Grundlage jedwedem Lebens auf der Erde. Sie bildet daher einen ganz wesentlichen Bestandteil der allgemeinen Ökologie. Entsprechend groß war seit langem das wissenschaftliche Interesse an der Erfassung, Analyse und dem Vergleich der Primärproduktion verschiedener Ökosysteme. Im aquatischen Bereich, speziell nach der Einführung verbesserter Messmethoden Anfang der 1950er-Jahre, hat dies zu einer kaum mehr überblickbaren Flut von Veröffentlichungen geführt. Im Verlauf der folgenden Ausführungen werden deshalb Literaturstellen meist nur beispielhaft aufgeführt. Wegen der konzeptuellen, methodischen und physiologischen Nähe der marinen Primärproduktion wird bei Zitaten keine Rücksicht auf die limnologische Natur des vorliegenden Handbuchs genommen. Für ein vertieftes Verständnis wird der Leser auf die zahlreichen Zusammenfassungen und die darin genannte Literatur verwiesen (Photosynthese: STEEMANN-NIELSEN (1975), HOFFMANN (1987), GEIDER & OSBORNE (1992), LAWLOR (1993), FALKOWSKI & RAVEN (1997), LARKUM et al. (2003); Algenphysiologie: PLATT (1981), HARRIS (1978); Methoden: VOLLENWEIDER (1969), LI & MAESTRINI (1993), SCHWOERBEL (1994); Primärproduktion allgemein: GESSNER (1959), WESTLAKE et al. (1998)).

Gute Übersichten über die Geschichte der Primärproduktionsforschung bieten LIETH (1975), PETERSON (1980) und BARBER & HILTING (2002).

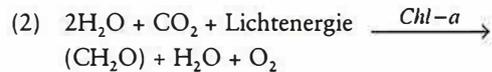
1 Grundlagen

Der Prozess, bei dem aus anorganischen Verbindungen organische Substanzen hergestellt werden (**Primärproduktion**) beruht auf dem biochemischen Vorgang der **Photosynthese** (HOFFMANN 1987), bei der Licht als Energiequelle dient. Zur Photosynthese sind im Gewässer alle höheren Pflanzen (sub- und emerse Makrophyten, Wassermoose), Algen, Cyanobakterien (Cyanoprokaroyten) sowie andere photosynthetische Bakterien befähigt. In jedem Fall ist ein vermittelndes Photosynthesepigment nötig.

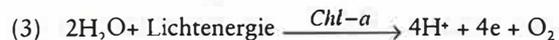
Der Ablauf der Photosynthese kann als Oxidations-Reduktions-Gleichung von folgender allgemeiner Form dargestellt werden:



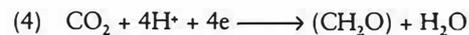
Grüne Pflanzen verwenden H_2O als Wasserstoff-Donator für die Reduktion von CO_2 und geben dabei Sauerstoff ab (*oxigene Photosynthese*):



Der Gesamtvorgang umfasst zwei Teilprozesse. Im ersten Schritt, der *Lichtreaktion*, katalysiert Chlorophyll-a eine Reihe von Reaktionen, bei denen die Lichtreaktion zur Oxidation von Wasser genutzt wird:



Im zweiten Schritt, der *Dunkelreaktion*, wird CO_2 reduziert:



Einzelheiten zu den beiden Reaktionen finden sich u.a. in HOFFMANN (1987) bzw. FALKOWSKI & RAVEN (1997).

In Abwesenheit von Sauerstoff und ausreichender Lichtenergie nutzen photosynthetische (gefärbte) Schwefelbakterien H_2S , H_2 , $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3$ oder organische Verbindungen als Elektronen- und H-Donatoren (*anoxigene Photosynthese*). Genauere Angaben zu den Reaktionsabläufen und beteiligten Organismen sind bei FRIEDRICH (1998) und WETZEL (2001) nachzulesen.

Grundlagen zum Licht

Die von der Sonne kommende Strahlung umfasst die Wellenlängen von 200 bis 4000 nm (**Globalstrahlung**, total incoming radiation, TIR), Ihre maximale Energie erreicht die Sonnenstrahlung im sichtbaren Bereich zwischen 400 und 700 nm, was in etwa der photosynthetisch aktiven Strahlung entspricht (PAR, Photosynthetic Available Radiation). Es ist dies jener Strahlungsbereich, der durch Absorption in photosynthetischen Organismen zu photochemischer Ladungstrennung führen kann. Tatsächlich reicht er bis 380 nm, umfasst also auch einen Teil des ultravioletten Anteils der Sonnenstrahlung (UV, 200-400 nm). Der infrarote Anteil des Sonnenlichtes (IR) oberhalb von 700 nm dient ausschließlich der Erwärmung der Gewässer. Der PAR-Anteil an der Gesamtstrahlung TIR beträgt 46 – 48 % (TALLING 1957b). Die flächenspezifische Strahlungsmenge ist für jeden Punkt der Erde eine Funktion der geographischen Breite, der Tageslänge und des Sonnenstandes. Gemessen wird die Strahlung in Energieeinheiten als W m^{-2} ($1 \text{ W} = 1 \text{ J s}^{-1}$) bzw. in Einstein ($1 \text{ E} = 1 \text{ mol Photonen} = 6,02 \times 10^{23} \text{ Photonen}$). Die **Photonenflussdichte** wird in $\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ angegeben.

Unter Wasser nimmt die Strahlung durch Absorption und Streuung an Partikeln quantitativ ab entsprechend

$$(5) \quad I_z = I_0 \cdot e^{-k_1 \cdot z}$$

mit I_0 = Lichtintensität unter der Wasseroberfläche, I_z = Lichtintensität in der Tiefe (z) und k_v = vertikaler Attenuationskoeffizient.

Die obige Formulierung der exponentiellen Lichtattenuation mit der Tiefe erfolgt mathematisch analog zum Lambert-Beer'schen Gesetz (DOKULIL et al. 2001). Die Tiefe, in der noch 1 % der PAR vorhanden ist, dient per Definition als Maß für die Untergrenze der euphotischen Zone (z_{eu}), derjenigen Zone des Gewässers, in der eine positive Energiebilanz aus der Photosynthese möglich ist. Diese Tiefe wird daher häufig, definitorisch nicht richtig, der Kompensationstiefe gleichgesetzt (siehe Abschn. 2 und Tab. 1). In vielen Gewässern haben die Pigmente der Phytoplankter einen entscheidenden Einfluss auf die Transparenz des Wassers und auf den vertikalen Attenuationskoeffizienten. Die Planktonmenge bestimmt letztlich auch die qualitativ optischen Unterschiede von Ge-

wässern. Die Auswirkungen des Phytoplanktons auf das Lichtklima unter Wasser lassen sich als **negative Rückkopplung** auffassen (SOMMER 1994).

Um Gewässer mit stark unterschiedlicher Licht-Attenuation vergleichen zu können, empfiehlt sich die tatsächliche Tiefe in eine optische Tiefe (z_{od}) umzurechnen, welche angibt, wie oft sich die Oberflächenintensität in einer bestimmten Tiefe halbiert hat (DOKULIL et al. 2001). Aus Gleichung (5) ergibt sich als Einheit der optischen Tiefe (Halbwerttiefe)

$$(6) \quad z = \frac{\ln 2}{k}$$

Zur Umrechnung der physikalischen Tiefe in optische Tiefe, muss die Tiefe in Meter durch die Halbwerttiefe dividiert werden. Aus dem Anteil der Strahlung in einer bestimmten Wassertiefe ($E_z/E_0 = n$) errechnet sich die optische Tiefe nach

Tab. 1: Erläuterung der Symbole, Definitionen und Einheiten (X = O₂ oder C)

Symbol	Definition	Einheit
k	Vertikaler Attenuationskoeffizient	ln m ⁻¹
DIC	Gelöster anorganischer Kohlenstoff (dissolved inorganic carbon)	mg C L ⁻¹
TCO ₂	Gesamt-Konzentration an CO ₂	mg C L ⁻¹ oder mg CO ₂ L ⁻¹
B	Biovolumen oder Biomasse als Frischmasse oder Trockengewicht	mm ³ L ⁻¹ mg FG oder TG L ⁻¹
P _B	Brutto-Photosynthese	mg X m ⁻³ h ⁻¹
P _{B,O₂}	Brutto-Sauerstoffabgabe	mg O ₂ m ⁻³ h ⁻¹
P _{B,C}	Brutto-Kohlenstoffinkorporation	mg C m ⁻³ h ⁻¹
R _p	Respiration	mg O ₂ m ⁻³ h ⁻¹
R _l	Photorespiration	mg O ₂ m ⁻³ h ⁻¹
P _N = P _B - R _l	Netto-Photosyntheserate	mg O ₂ m ⁻³ h ⁻¹
BPP	Brutto-Primärproduktion	g X m ² Tag ⁻¹
NPP	Netto-Primärproduktion	g X m ² Tag ⁻¹
R _c	Respiration der Gemeinschaft (community respiration)	mg O ₂ m ⁻³ h ⁻¹
P _B = R _p	Kompensationspunkt (P _N = 0)	
PQ	Photosynthesequotient	CO ₂ /O ₂
RQ	Respirationsquotient	O ₂ /CO ₂
PSU	Photosynthetische Einheit (photosynthetic unit)	1000-2500 Chl-a O ₂ ⁻¹
β'	Parameter der Lichthemmung	Mol X m ³ (mg Chl-a) ⁻¹ (mol Photonen) ⁻¹
P _m [*]	Photosyntheserate bei Lichtsättigung (= n τ ⁻¹)	mol X (mg Chl-a) ⁻¹ τ ⁻¹
E _k	Parameter der Lichtsättigung (= P _m [*] / α', = 1 / σ _{PSII} τ)	W m ⁻² oder mol Photonen m ⁻² τ ⁻¹
E _c	Lichtintensität in der Kompensationstiefe	mol Photonen m ⁻² τ ⁻¹
α'	Parameter der Lichtausnutzung	Mol X m ² (mg Chl-a) ⁻¹ (mol Photonen) ⁻¹
Φ _m	Maximaler Ertrag (yield) der Photosynthese	

$$(7) \quad z_{\text{od}} = \frac{\ln\left(\frac{1}{n}\right)}{\ln 2}$$

Die euphotische Tiefe ($n = 0,01$) entspricht demnach 6,6 Einheiten optischer Tiefe.

2 Begriff und Definitionen

Als Grund- oder Primärproduktion eines ökologischen Systems, einer Gemeinschaft oder eines Teiles davon wird die mit Hilfe der Photo- und Chemosynthese der Produzenten, im wesentlichen der grünen Pflanzen, in Form organischer Substanz gespeicherte Strahlungsenergie bezeichnet (ODUM 1983). Als **Produktion** ist dementsprechend das Gewicht der in einem bestimmten Zeitraum neugebildeten organischen Substanz zu verstehen.

Beträchtliche Verwirrung der Begriffe entstand allerdings innerhalb des Konzeptes der Produktivität durch zahllose verschiedene, oft unnötig komplexe Definitionen, die überdies zum Großteil, wie bereits ausgeführt, aus der Landwirtschaft oder der Ökonomie übernommen oder davon abgeleitet wurden (vgl. dazu die Diskussion bei FLYNN 1988, THIENEMANN 1956, S. 94ff und WILLIAMS 1993). Die Betrachtung der Produktion als maximales Wachstum und Entwicklung von Organismen unter optimalen Bedingungen, also als potenzielle Produktion durch THIENEMANN (1931) kam noch erschwerend hinzu.

Im Folgenden soll versucht werden, die vorhandenen Begriffe zu vereinheitlichen und daraus eine widerspruchsfreie Anzahl von Definitionen abzuleiten. Wir folgen dabei im wesentlichen WILLIAMS (1993), darin auch unterschiedliche Definitionen früherer Autoren), FALKOWSKI & RAVEN (1997, S. 263ff) sowie SAKSHAUG et al. (1997), die auch eine Vereinheitlichung der verwendeten Symbole anstreben wie sie in Tabelle 1 wiedergegeben ist.

Da die Photosynthese die Grundlage der Produktivität darstellt und in der Ökologie immer die Zeit zu berücksichtigen ist, muss von der Rate, d.h. der Menge der in einer gegebenen Zeit fixierten Energie, als Basis ausgegangen werden. Folgerichtig stellt die **Photosyntheserate** die Grundlage aller Überlegungen dar. Es ist allerdings zu beachten, dass nach der oben gegebenen Begriffsbestimmung Photosynthese nicht mit Produktion gleichgesetzt werden darf (TALLING 1984, VOLLENWEIDER 1969).

Die **Brutto-Photosynthese** (P_B) ist definiert als lichtabhängige Rate des Elektronenflusses von Wasser zum endgültigen Elektronenakzeptor (z.B. CO_2) in Abwesenheit von Atmungsverlusten (LAWLOR 1993). Sie ist direkt proportional zum linearen Elektronentransport und entspricht daher der **Brutto-Sauerstoffabgabe** (P_{B,O_2}). Der Begriff „Brutto-Photosynthese“ sollte daher auch stets nur für Messungen der O_2 -Bildung verwendet werden. Eine ausführliche Begründung findet sich in Fußnote 2 auf Seite 264 in FALKOWSKI & RAVEN (1997). Wird die Photosyntheserate hingegen über die Kohlenstoffaufnahme ermittelt, so ist entsprechend der Begriff **Brutto-Kohlenstoffinkorporation** ($P_{B,C}$) zu verwenden. Diese Rate deckt jedwede Festlegung von Kohlenstoff ab, gleichgültig ob die gebildeten organischen Verbindungen in den Organismus eingebaut oder als gelöste organische Substanzen oder anorganischen Atmungskohlenstoff wieder in die

Umgebung abgegeben werden. Die Rate der Brutto-Kohlenstoffinkorporation ist geringer als die Brutto-Sauerstoffabgabe, weil ein Teil der aufgenommenen Energie für andere Prozesse als die Inkorporation von Kohlenstoff verwendet wird. Das molare Verhältnis von gebildetem O_2 zu fixiertem CO_2 wird als „Photosynthese-Quotient“ bezeichnet und ist größer als 1.

Die **Respiration** photosynthetischer Organismen (R_P) wird allgemein definiert, als die Rate des Elektronenflusses von organischem Kohlenstoff zu O_2 bzw. zu einem anderen Elektronenakzeptor, wenn es sich um anaerobe photosynthetische Organismen handelt, bei gleichzeitiger Bildung von CO_2 . Diese Definition schließt alle Stoffwechselprozesse ein, die zur Oxidation von organischem Kohlenstoff beitragen, also auch die „Photorespiration“. Atmungsverluste im Licht (R_L) vermindern die Brutto-Photosyntheserate.

Die Differenz $P_B - R_L$ wird als **Netto-Photosyntheserate** (P_N) bezeichnet. Sie entspricht der Netto-Sauerstoffabgabe. Analog bezeichnet die **Netto-Kohlenstoffinkorporation** die C-Aufnahmerate abzüglich aller Verluste an CO_2 durch Oxidation organischen Kohlenstoffs im Licht. Die beiden „Netto-Raten“ sollten übereinstimmen, sofern etwaige extrazelluläre organische Produkte berücksichtigt werden. Die Netto-Photosynthese wird auch **apparente Photosynthese** oder **Netto-Assimilation** genannt.

Ist $P_B = R_P$, so ist der Kompensationspunkt erreicht und die **Nettophotosynthese** gleich Null. Die entsprechende Tiefe wird **Kompensationstiefe** genannt. Bei manchen Methoden (siehe Abschn. 4) wird sie in Ermangelung von Respirationswerten der euphotischen Tiefe gleichgesetzt.

Die Begriffe **Produktivität** und **Produktion** werden sehr häufig verwechselt, austauschbar verwendet oder gleichgesetzt (WETZEL 2001). Über kurze Zeiträume wird Produktivität oft mit Photosyntheserate gleichgesetzt, während 'Produktion' von manchen als Ausdruck für die Akkumulation über längere Zeiträume und unter Abzug verschiedener Verluste verstanden wird. Auch die Argumentation von FALKOWSKI & RAVEN (1997, Fußnote 3, S. 264), Produktivität sei eine zeitabhängiger Prozess mit der Einheit 'Masse pro Zeit' während 'Produktion' eine Quantität mit der Dimension 'Masse' sei, ist nicht wirklich schlüssig, weil auch eine Quantität letztlich auf einen Zeitraum, meist ein Jahr, bezogen sein muss (z.B. „...die Produktion betrug XX Tonnen“ – gemeint ist aber meist 'pro Jahr'). Zur Lösung dieses Dilemmas wurde vorgeschlagen einen der beiden Begriffe ganz fallen zu lassen oder 'Produktivität' nur mehr zur qualitativen Beschreibung der Produktionshöhe zuzulassen.

Wir schlagen folgende Definitionen vor:

Produktivität ist eine Brutto- oder Nettorate bezogen auf eine Pflanzen-Einheit; letzte kann eine Zelle, eine Biomasse-einheit oder ein Ersatzparameter wie z.B. Chlorophyll-a sein. Produktivität hat daher die Dimension 'Masse pro Einheit und Zeit', ist also eine normalisierte Photosyntheserate und entspricht in ihrer Größe der 'photosynthetischen Aktivität'. Häufig findet sich auch die Bezeichnung 'spezifische Photosyntheserate' (z.B. Biovolumen-spezifisch, Chlorophyll-spezifisch). Bezieht sich die Produktivität auf Chlorophyll, so wird sie auch als **Assimilationszahl** bezeichnet. Der Begriff **Produktion** bleibt dann für kumulative Prozesse über längere Zeiträume (24 Stunden und darüber) bzw. Gebiete reserviert und sollte im strengen Sinn immer als Massezuwachs in Raum und Zeit angegeben werden (FLYNN 1988).

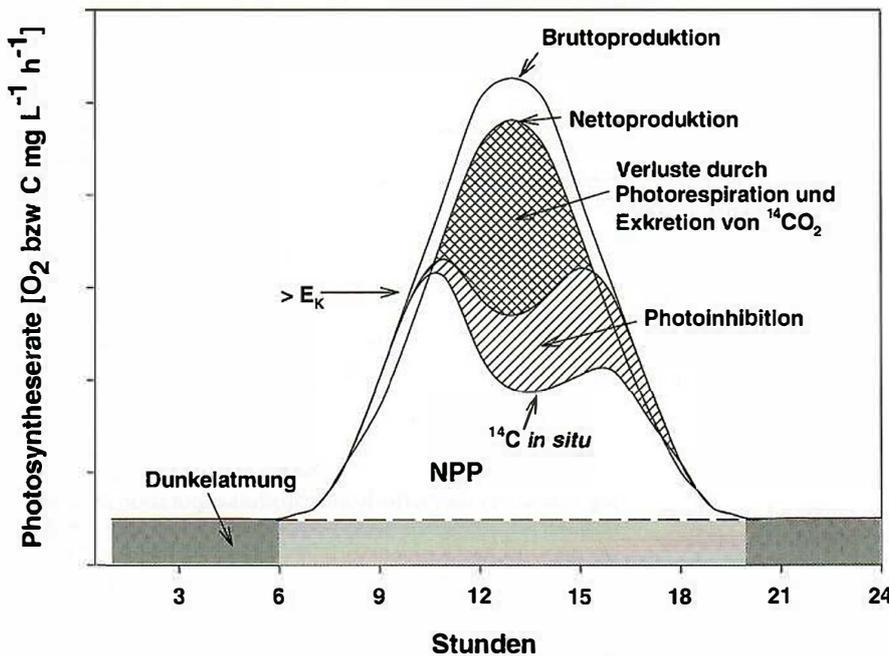


Abb. 1: Schematischer Tagesverlauf der Produktionsparameter (nach HARRIS 1987, verändert). Angegeben sind der Verlauf der Brutto- und Nettoproduktion, Verluste durch Photorespiration, Exkretion und Inhibition, die daraus resultierende Kohlenstoffinkorporation, die Nettoproduktion der Planktongemeinschaft (NPP) und die Dunkelatmung.

Als Brutto-Primärproduktion (BPP) wird häufig die verlustfreie Kohlenstoff- bzw. Sauerstoffproduktion über 24 Stunden verstanden. Hingegen repräsentiert die Netto-Primärproduktion (NPP) diejenige Zunahme organische Substanz pro Tag, die nach Abzug aller metabolischen Verluste während des Tages und der Nacht verbleibt und somit der nächsten trophischen Ebene zur Verfügung steht. Externe Verluste durch Fraß, Sedimentation, Tod etc. sind in dieser Definition nicht eingeschlossen. Hingegen sind die gelösten organischen Kohlenstoffverbindungen (DOC), welche von den Zellen in die Umgebung abgegeben werden, sowohl Teil der Netto-Photosynthese als auch der Netto-Primärproduktion. Die direkte Bestimmung der Nettoreaten ist allerdings meist unmöglich, da die gemessenen Atmungsverluste praktisch immer heterotrophe Prozesse mit einschließen, also eine **Respiration der Gemeinschaft** (R_C , community respiration) darstellen. Dementsprechend kann i.a. auch nur die Netto-Produktion der Gemeinschaft exakt ermittelt werden. Die Unterschiede und Beziehungen zwischen Brutto-, Nettophotosynthese, Respiration und Netto-Primärproduktion sind schematisch für eine 24-Stundenperiode in Abbildung 1 dargestellt. Die Netto-Primärproduktion steht in direkter Beziehung zur **Wachstumsrate**, welche als Nettoreate des partikulären Kohlenstoffumsatzes (carbon turnover rate) verstanden wird.

Ausgehend von den offensichtlichen Verlusten an produzierter Substanz durch Sedimentation, formulierten DUGDALE & GOERING (1967) für Stickstoffumsetzungen im Meer das Konzept der zweigeteilten Produktion: Zum einen Produktion, die aus im Epilimnion umgesetzten Nährstoffen entsteht (**Umsatzproduktion**, recycled production), zum anderen Produktion, die durch ins Epilimnion neu eingetragene Nährstoffe gebildet wird (**Neuproduktion**, new production). Dieser neue Ansatz wurde in der Limnologie weitgehend übersehen bzw. kaum angenommen, lässt sich aber, wie CARACO et al. (1992) zeigen konnten, auch auf limnische Systeme und Phosphor anwenden. PLATT et al. (1989) setzen die ^{14}C -Produktion der Gemeinschaft gleich der Neuproduktion, indem sie argumentieren, dass diese Messtechnik Nettoreaten misst (siehe aber Abschn. 4).

3 Pigmente

VON KATRIN TEUBNER

Die Pigmente der Algen und Cyanobakterien bilden eine wesentliche strukturelle Grundlage für die Lichtnutzung bei der Photosynthese. Entsprechend unterschiedlicher Gesichtspunkte lassen sie sich einteilen nach:

den chemischen Eigenschaften Chlorophylle Carotinoide Phycobiliproteide	Tetrapyrole meist mit einer Phytolkette Carotine und deren sauerstoffhaltige Derivate (Xanthophylle) Chromoproteide, offenkettige Anordnung der Tetrapyrole
der Löslichkeit fettlöslich (lipophil, hydrophob) wasserlöslich (lipophob, hydrophil)	Chlorophylle, Carotinoide Phycobiliproteide

ihrer Funktion im Photosyntheseapparat <i>herkömmliche Einteilung:</i> primäre Pigmente akzessorische Pigmente <i>heutige Klassifizierung:</i> lichtsammelnd lichtschützend	Chlorophyll a (Hilfspigmente; übrige Chlorophylle, Carotinoide, Phycobiliproteide) Chlorophylle, Phycobiliproteide, Fucoxanthin sowie dessen Derivate, Peridinin, Prasinoxanthin, Siphonaxanthin, α -Carotin übrige Carotinoide zu den o.g. lichtsammelnden Carotinoiden
dem Vorkommen bei den photo-autotrophen Organismen allgegenwärtiges Pigment Markerpigment (algengruppenspezifisch)	Chlorophyll a diverse Chlorophylle und Carotinoide

Weitere Details insbesondere zu den Absorptions- und Emissionspektren der einzelnen Pigmente sind in Tabelle 2 ergänzt.
 Besondere Aufmerksamkeit fand der Aspekt der unterschiedlichen Verbreitung der Pigmente im System der photo-auto-

trophen Organismen (ROWAN 1989). Chlorophyll-a ist streng genommen das einzige durchgängig in Algen und Cyanobakterien vorkommende Pigment. Es wird daher als Äquivalent zur Biomasse gewertet (s. Abschn. 2). Im Durchschnitt beträgt der Chlorophyll a-Gehalt 0,5 % der Frischgewichtsbiomasse.

Tab. 2: Vorkommen und spektrale Charakteristik von Pigmenten der Algen und Cyanobakterien (Tabelle verändert nach LARKUM 2003).

Pigment	Vorkommen in Cyanobakterien und Algen	Formen	Absorptionsbande [nm]	Fluoreszenzemission [nm]
Chlorophyll a	sämtliche Organismen	Chl a	430, 670-690	680 (bei 22 °C) 680-730 (unter 22 °C)
Chlorophyll b	Prochlorophytes Chlorophytes Euglenophytes	Chl b	455, 650-660	660-670
Chlorophyll c	Chromatophytes (ausser Eustigmatophytes)	Chl c ₁ Chl c ₂ Chl c ₃	442-444, 630	633 (640 unter 22 °C) 635
Phycobiliproteide	Prochlorophytes Cryptophytes	Allophycocyanin (APC) Phycocyanin (PC) Phycoerythrin	625-634 (APC) 610-635 (PC) 495-560 (PE)	570-650
Carotine	sämtliche Organismen	α , β , γ	420-470	425-490
Xanthophylle	sämtliche Organismen	viele Formen	410-500 (540)	415-505

Allerdings zeigen Freiland- und Kulturuntersuchungen, dass der zelluläre Chlorophyll a-Gehalt erheblich schwanken kann.

Der Anteil vom Chlorophyll a ist relativ		
abhängig von	hoch	niedrig
• der Organismengruppe	Chlorophyceen	Cyanobakterien
• der Zellgröße (allometrische Beziehung)	kleine Zellen	große Zellen
• der Akklimation (chromatische Adaptation)	Schwachlicht niedriges Verhältnis Carotinoide/Chl a	Starklicht hohes Verhältnis Carotinoide/Chl a

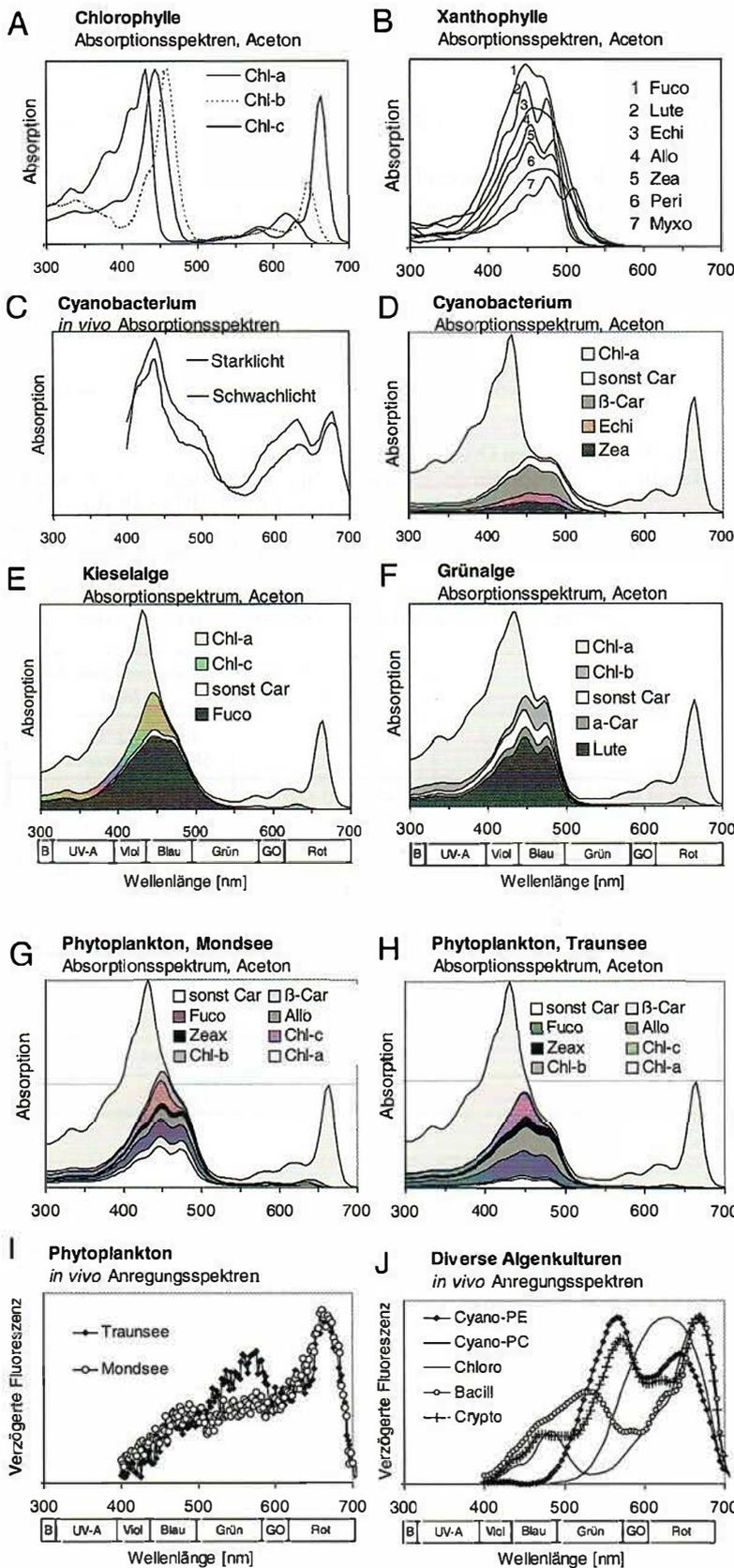


Abb. 2: Absorption- und Anregungsspektren einzelner Pigmente, Algentaxa und Algengemeinschaften. *In-vitro*-Absorptionsspektren von Chlorophyllen (A) und Xanthophyllen (B), Cyanobacterium *Planktothrix agardhii* (D), Kieselalge *Fragilaria ulna* (E), Grünalge *Scenedesmus armatus* (F); Algengemeinschaft nach langer Schönwetterperiode im Mondsee (G) bzw. Schlechtwetterperiode im Traunsee (H). *In-vivo*-Spektrum von *Planktothrix agardhii* unter Schwach- bzw. Starklicht; Anregungsspektren für die in G und H gezeigten Algengemeinschaften (I) sowie für einzelne Algengruppen (J).
Abkürzungen: Chl-a: Chlorophyll a, Chl-b: Chlorophyll b, Chl-c: Chlorophyll c, Fuco: Fucoxanthin, Lute: Lutein, Echi: Echinenone, Allo: Alloxanthin, Zea: Zeaxanthin, Peri: Peridinin, Myxo: Myxoxanthophyll, sonst Car: sonstige Carotinoide, β-Car: β-Carotin, a-Car: α-Carotin, Cyano-PE: Cyanobacterium phycoerythrinreich, Cyano-PC: Cyanobacterium phycocyaninreich, Chlora: Chlorophyceen, Grünalgen, Bacill: Bacillariophyceen, Kieselalgen, Crypto: Cryptophyceen.
A-B und D-F Absorptionsspektren von Acetonextrakten gemessen mittels HPLC, Grafik verändert nach TEUBNER 2001, G-H TEUBNER unveröffentlicht; C Absorption von lebenden Einzeltrichomen gemessen mit Hilfe eines Mikrospektrophotometers, Daten aus RÜCKER 1992; I-J Anregungsspektren gemessen mittels Verzögerter Fluoreszenz, Daten für I TEUBNER unpubliziert, für J Grafik verändert nach GERHARDT & BODEMER 1999, 2000.

Ein weit verbreitetes Carotinoid ist das β -Carotin, das mit Ausnahme der Cryptophyceen in den übrigen Algengruppen mit z.T. recht hohen Konzentrationen gegenüber anderen Carotinoiden vorliegt (Abb. 2 D). Dem gegenüber sind eine Vielzahl von Pigmenten nur in einigen Algengruppen vorhanden. Wenn das Vorkommen auf nur wenige Algengruppen eingeschränkt ist, lässt sich das Pigment gut als Markerpigment zum Quantifizierung einzelner Taxa anwenden. Aus der Konzentration der Markerpigmente und ihrem charakteristischen Mengenverhältnis zum Chlorophyll a werden mittels Korrelationsanalysen (lineare und multiple Regression, DESCY et al. 2000, TEUBNER et al. 2003, SCHAGERL et al. 2003, FIETZ & NICKLISCH 2004) die folgenden Taxa beispielsweise unterschieden:

Taxon	Markerpigment
Cyanobakterien	Echinenone, Zeaxanthin, Myxoxanthophyll
Oscillatoriales	Oscillaxanthin
Nostocales	Aphanizophyll
Chlorophyceen	Lutein, Chlorophyll b
Kieselalgen, Chrysophyceen	Fucoxanthin, Violaxanthin
Dinophyceen	Peridinin
Cryptophyceen	Alloxanthin, \pm -Carotin

Ein weiterer Aspekt ist die Reaktion der photosynthetischen Organismen auf unterschiedliche Lichtintensitäten und Lichtqualitäten. Es werden dabei drei Mechanismen in verschiedenen Zeitfenstern ablaufend unterschieden (RAVEN und GEIDER 2003):

Regulation	abgleichen über kinetische Eigenschaften innerhalb von Sekunden bis Minuten
Akklimation	Auf- und Abbau von Makromoleküle wie Pigmenten innerhalb von Minuten bis Tagen
Adaptation	Wechsel über genetische Veränderungen in Organismen in Zeiträumen bis zu Millionen von Jahren

Die Reaktionen auf das Licht, die hier im Kapitel Pigmente besprochen werden, betreffen damit die Akklimation. Diese physiologische Optimierung entsprechend der Lichtbedingungen zielt auf eine Balance zwischen dem Photosystem I und II hinsichtlich des nicht-zyklischen Elektronentransportes, d.h. einer Änderung des Absorptionsquerschnittes der Photosynthese. Die Änderung dieses Absorptionsquerschnittes ergibt sich im wesentlichen durch eine korrespondierende Verschiebung zwischen lichtsammelnden und lichtschützenden Pigmenten, wobei Chlorophylle und einzelne Carotinoide zu den ersteren, alle übrigen Carotinoide zu den letzteren zählen.

Damit werden häufig zwei Aspekte hinsichtlich der Pigmentausstattung von Freilandproben kombiniert, zum einen eine Abschätzung der Zusammensetzung der Algengemeinschaft bezogen auf den *Pigment-Status* (spezifische Taxa weisen ein charakteristisches Pigmentspektrum auf) und zum anderen einer Abschätzung der Akklimation bezogen auf die *Pigment-Variabilität* (wechselnder Anteil lichtsammelnder zu lichtschützenden Pigmenten, SAKSHAUG et al. 1997, TEUBNER et al. 2001, 2003).

In Abbildung 2 sind die Absorptionsspektren und Anregungsspektren für einzelne Chlorophylle (A), Xanthophylle (B), Taxa (C-F, J) und Algengemeinschaften (G-I) gezeigt.

Die Absorptionseigenschaften der Pigmente verändern sich leicht, je nachdem ob diese *in-vivo* (Abb. 2 C) oder *in-vitro*, hier meist extrahiert durch Aceton oder Ethanol, gemessen werden. Dennoch korrespondieren die Spektren. Das *in-vivo*-Spektrum vom phycocyaninreichen Cyanobakterium *Planktothrix agardhii* (Abb. 2 C) ergibt sich hauptsächlich aus den beiden Absorptionsmaxima bei 440 und 680 nm, welche sich auf das Chlorophyll a zurückführen lassen (Abb. 2 A). Die Absorptionsmaxima einer „Schulter“ im Bereich von 480 – 500 nm beruhen im wesentlichen auf den Carotinoiden (Abb. 2 B), das lokale Absorptionsmaximum bei 630 nm auf Phycocyanin (s. auch Tabelle 2). Die Akklimation kommt durch eine signifikante Verschiebung der Absorption zwischen dem blauen und rotem Wellenlängenbereiches des Lichtes zum Ausdruck. So zeigt das *in-vivo*-Spektrum des unter Schwachlicht kultivierten Cyanobakteriums eine verringerte Absorption im blauen Bereich (480-500 nm) bei einer zugleich erhöhten Absorption im roten Licht (630 nm) an, was im Zusammenhang mit in einer Erniedrigung des Gehaltes an lichtschützenden Carotinoiden bei zugleich erhöhten Gehalten an lichtsammelnden Phycocyaninen steht. Die detaillierte Zusammensetzung sämtlicher fettlöslicher Pigmente von *Planktothrix agardhii* wird in Abbildung 2 D gezeigt. Aufgrund der wasserlöslichen Eigenschaften der Phycobiliproteide bleibt bei Extraktionsverfahren mit organischen Lösungsmitteln (meist Aceton oder Ethanol) diese wesentliche Gruppe der lichtsammelnden Pigmente der Cyanobakterien, Rotalgen und Cryptophyceen unberücksichtigt. Gleiches gilt für Extrakte von Algengemeinschaften, bei denen diese Algengruppen mit vertreten sind. Dagegen spiegelt der Acetonextrakt der Kieselalge und Grünalge in Abb. 2 E, F das gesamte Absorptionsspektrum der Algen wieder, da weitere wasserlösliche Pigmente in diesen Algengruppen nicht vorkommen. Der Vergleich über verschiedene Algenkulturen als auch Algengemeinschaften zeigt, dass das Chlorophyll a immer einen hohen Anteil gegenüber allen anderen fettlöslichen Pigmenten, d.h. den übrigen Chlorophyllen und Carotinoiden einnimmt (Abb. 2 D-H). Diverse Fluoreszenzmethoden finden zunehmend Anwendung bei der Bestimmung von Chlorophyllkonzentrationen, der Photosynthese und der Rekonstruktion der Zusammensetzung von Algengemeinschaften. Diese Methoden beruhen auf Emissionsspektren der Pigmente, die ähnlich wie die Absorptionsspektren, wiederum sehr spezifisch für einzelne Pigmente bzw. Pigmentgruppen sein können (Tab. 2). Der Vorteil dieser *in-vivo* Emissionsmethoden ist, dass analog zur *in-vivo*-Absorption in Abb. 2 C die Reaktion auf veränderte Bedingungen wie Licht unmittelbar gemessen werden kann. Anregungsspektren der verzögerten Fluoreszenz, welche nur in lebenden Zellen auftritt (Delayed Fluoreszenz, GERHARDT & BODEMER 1999, 2000), werden hier für zwei Algengemeinschaften bzw. verschiedene Algentaxa gezeigt (Abb. 2 I, J). Mit der Kenntnis um die spezifischen Anregungsspektren für die einzelnen Taxa (Abb. 2 I), die hier beispielsweise als Kalibrations-Anregungsspektren dienen, lässt sich aus den Anregungsspektren der Algengemeinschaft der Anteil einzelner Taxa über mathematische Algorithmen der Kurvenanpassungen modellieren.

4 Methoden

Publikationen zur Methodik der Messung der Primärproduktion sind derartig zahlreich, umfangreich und vielfältig, dass im Folgenden nur ein exemplarischer Überblick gegeben werden kann. Die wichtigsten Methoden werden jedoch grundsätzlich dargestellt.

Am einfachsten zu verstehen ist die **Erntemethode**, die bei Landpflanzen, Makrophyten, Wassermoosen, Characeen und Makroalgen häufig verwendet wird (JANAUER 2001, KOHLER & JANAUER 1995, KVĚT et al. 1998).

Für viele einjährige Pflanzen, z.B. die meisten Kulturpflanzen, gilt $B \equiv NPP$. Eine Ernte am Höhepunkt der Biomasseentwicklung genügt daher meist zur Abschätzung. Hierbei werden die oberirdischen Pflanzenteile nur einmal am Höhepunkt der Vegetationsperiode geerntet. Diese zu einer bestimmten Zeit vorhandene Biomasse (stehende Ernte, standing crop oder standing stock) darf nicht mit Produktivität verwechselt werden. Möglich ist eine solche Vorgangsweise nur bei Pflanzen deren Lebenszeit lang genug ist bzw. deren Biomasseakkumulation groß ist. Das jährliche Verhältnis der Primärproduktion zur Biomasse (P/B) muss im Bereich von $1 \leq 50$ liegen (langsamer Umsatz). Da der Umsatz P/B bei Mikrophyten meist ≤ 1 ist, ist diese Methode daher nicht anwendbar. Eine Ausnahme bilden fädige, festsitzende Algenwatten, wie etwa *Cladophora*, die wegen ihrer Lebensdauer der Erntemethode zugänglich sind. Verluste durch Blattabwurf oder Verlust anderer Teile müssten berücksichtigt werden. Bei mehrjähriger Vegetation (z.B. Buschvegetation, Sträucher, Wälder) ist dies unerlässlich. In vielen Fällen kann es auch zweckmäßig sein, mehrmals während der Vegetationsperiode zu ernten.

Komplexere Vegetationseinheiten benötigen kompliziertere Techniken, die meist auf der Produktion verschiedener pflanzlicher Organe beruhen und sich oft auf methodische Beziehungen zwischen Wachstum und Größe stützen. Besonders große Probleme macht die Bestimmung der Produktion *unterirdischer* Pflanzenteile (EVANS 1972, KVĚT et al. 1998).

Zur Bestimmung der BPP dienen aufwendige Gaswechsellmessungen oder korrelative Beziehungen, wie BPP/Licht, BPP/Blattfläche, BPP/Chlorophyll etc. bzw. Änderungen von Inhaltsstoffen (Methoden 3 bis 6, s. unten).

Da Erntemethoden bei **Mikrophyten** im Allgemeinen nicht möglich sind, müssen in diesem Bereich Methoden eingesetzt werden, die dem raschen Umsatz angepasst sind. Aus der in Abschnitt 1 entwickelten Grundgleichung der Photosynthese grüner Pflanzen (Calvin-Benson Zyklus) lassen sich mögliche alternative Bestimmungsmethoden ableiten:

1. Kohlenstoffaufnahme
2. Wasserstoffaufnahme
3. Änderung von organischen Zellinhaltsstoffen (z.B. organischer Kohlenstoff, C_{org})
4. Änderung des Energieinhaltes
5. Änderung des Gehaltes pflanzlicher Pigmente (z.B. Chlorophyll-a)
6. Änderung des Protoplasmagewichtes
7. Sauerstoffabgabe

Nach ODUM (1983) wäre auch noch eine Abschätzung der Produktion aus den Aufnahmezeiten essenzieller Nährstoffe (z.B. Phosphor oder Stickstoff) möglich. Eine detaillierte Studie für Phosphor, welche auch das Problem der Neupro-

duktion relativ zur Gesamtproduktion anschnidet, liefern CARACO et al. (1992). MINAS & CODISPOTI (1993) diskutieren die Verwendung von Nitrat im Meer.

Die Methoden 3, 4 und 6 sind nur an Reinkulturen, gereinigten Isolaten oder in speziellen Fällen an Einzelpopulationen anwendbar. Am häufigsten werden daher heute Gaswechsellmessungen (Methode 1 bzw. 7) zur Bestimmung der Photosyntheserate bzw. Respiration eingesetzt. Abschätzungen der Produktion aus Messungen der Pigmente, vorwiegend des Chlorophylls (Methode 5), gewinnen zunehmend Bedeutung vor allem in der Fernerkundung (remote sensing) und bei mathematischen Modellen (SATHYENDRANATH & PLATT 1993).

Messtechnisch ist zu unterscheiden zwischen:

- a) Freiwasser-Methoden und
- b) Einschluss-Methoden (meist Flaschen, aber auch Spezialbehälter)

Änderung der O_2 -Konzentration im Freiwasser

Die Zu- bzw. Abnahme der Sauerstoffkonzentration im Wasser ist im allgemeinen proportional zur photosynthetischen bzw. respiratorischen Aktivität aller Organismen im Gewässer. Aus den meist chemisch mit Hilfe der Winkler-Methode (WINKLER 1888) oder elektrochemisch mit Sauerstoff-Elektroden (z.B. GEIDER & OSBORNE 1992) bestimmten Änderungen lässt sich die **Nettoproduktion der pflanzlichen Gemeinschaft** abschätzen sofern entsprechende Verlustkorrekturen für den Sauerstoffein- bzw. -austrag an der Gewässeroberfläche) angebracht werden; letzteres ist besonders wichtig bei flachen oder stark turbulenten Gewässern.

Die direkte Erfassung des Netto-Gaswechsels ohne Einschluss der Organismen und ihre Verwendung in allen Gewässertypen sind die größten Vorteile dieser Methode. Die Nachteile liegen in der geringen Empfindlichkeit, der Schwierigkeit zu bestimmende Diffusionskorrektur und dem großen zeitlichen Aufwand (mindestens 24 Stunden).

In stehenden Gewässern wird die NP des Planktons aus der Differenz der O_2 -Konzentrationen einer Serie vor Sonnenaufgang und am Mittag bestimmt. In ähnlicher Weise lässt sich die Respiration der Planktongemeinschaft aus der nächtlichen Sauerstoffabnahme abschätzen. Erste Untersuchungen dieser Art gehen auf BRUJEWICZ (1936) im Kaspischen Meer zurück. Eine detaillierte Darstellung aus neuerer Zeit ist in EMERSON et al. (1993) zu finden.

Nach ODUM (1956) lässt sich die Nettoproduktion für einen Abschnitt eines Fließgewässers aus O_2 -Tagesgänge an zwei Messstellen bestimmen. An einem homogenen Gewässerabschnitt ohne seitliche Zuflüsse werden stromauf bzw. stromab Sauerstoffkonzentrationen über 24 Stunden so gemessen, dass der zeitliche Unterschied zwischen den Stationen der mittleren Fließgeschwindigkeit entspricht. Aus den Differenzen der beiden Tagesgangkurven lässt sich die flächenbezogene Produktion berechnen aus:

$$(8) \quad Q = P - R + D + A$$

mit

Q = Änderung der Sauerstoffkonzentration pro Fläche

P = Produktion pro Fläche

R = Respiration pro Fläche

D = Diffusionsaustausch mit der Atmosphäre

A = Drainagen bzw. Zuflüsse

Ist A bekannt oder vernachlässigbar klein und dividiert man die Gleichung durch die Tiefe (z) ergibt sich für die volumenbezogenen Änderungen

$$(9) \quad q = p - r + d = Q/z$$

Das ODUM'sche Verfahren kann so modifiziert werden, dass nur ein Tagesgang an einer einzigen Stelle bzw. nur zwei Messungen zur Zeit des Minimums und Maximums des Tagesverlaufes nötig sind.

Änderung der CO₂-Konzentration im Freiwasser

Entsprechend den Änderungen der Sauerstoffkonzentration im Freiwasser kann man auch die Konzentrationsunterschiede der Kohlensäure verfolgen. Der Gehalt an TCO₂ wird rechnerisch aus dem pH-Wert und der Alkalinität abgeleitet (siehe weiter unten). Durch die photosynthetische CO₂-Fixierung kommt es zu einem Anstieg des pH-Wertes ohne Änderung der Alkalinität. Bei bekannter Karbonat-Alkalinität können die Netto-Änderungen des anorganischen Kohlenstoffes aus den Veränderungen des pH-Wertes berechnet werden (TALLING 1973, 1976). Allerdings ist dies wegen des komplexen Kalk/Kohlensäure-Systems in stark gepufferten Lösungen häufig sehr schwierig bis unmöglich. Eine ausführliche Diskussion der Messtechnik und der Probleme bei der Interpretation der Daten findet sich in GEIDER & OSBORNE (1992, S. 10ff) bzw. ROBERTSON & WATSON (1993).

Die Verwendung der beiden oben besprochenen Messtechniken setzt Homogenität des physikalischen Umfelds und der biologischen Gemeinschaft voraus. Überdies müssen die biologischen Prozesse die physikalischen Austauschprozesse übersteigen, da ansonsten kleine Fehler in deren Abschätzung große Irrtümer in der Berechnung der biologischen Raten nach sich ziehen.

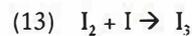
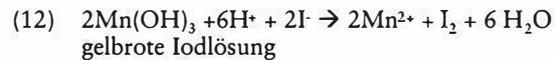
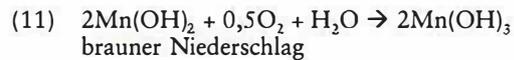
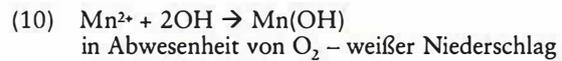
Gaswechsellmessungen in geschlossenen Systemen

Die einfachste Möglichkeit den Netto-Gaswechsel pflanzlicher Organismen zu erfassen besteht darin, Änderungen in der Konzentration des Sauerstoffs oder des gesamten CO₂ in einem geschlossenen System zu verfolgen. Dazu werden üblicherweise Bestimmungen zu Beginn und am Ende einer Inkubationszeit durchgeführt. Die Messungen erfolgen entweder an Ort und Stelle (in situ), an Deck (simulated in situ) oder im Labor unter konstanten Bedingungen (incubator). Das größte Problem dabei stellt die exakte Erfassung geringer Änderungen der Konzentration vor einem großen Hintergrund dar.

Sauerstoff-Methode (Gran-Methode)

Die ersten Messungen von Photosyntheseraten des Phytoplanktons in aquatischen Systemen wurden von GAARDNER & GRAN (1927) mit Hilfe der Sauerstoffmethode nach WINKLER (1888) im Oslo-Fjord ausgeführt. Teilproben einer frischen Schöpfprobe werden luftblasenfrei in helle bzw. abgedunkelte Glasflaschen mit Schliffstopfen überführt und in situ am Ort der Entnahme für eine bestimmte Zeit exponiert. Die Ermittlung der Sauerstoffkonzentration zu Beginn

des Versuches muss in parallel abgefüllten Flaschen erfolgen. Die quantitative Bestimmung des gelösten Sauerstoffs basiert auf der Oxidation von Mn(II) zu Mn(III) durch Sauerstoff in alkalischer Lösung. Im Anschluss wird I⁻ in saurer Lösung zu I₂ oxidiert und mit einer Lösung von Thiosulfat (S₂O₃²⁻) titriert. Die ablaufenden Reaktionen lassen sich wie folgt zusammenfassen:



Nachdem der Sauerstoff als Manganhydroxid im Niederschlag fixiert ist (Reaktion 11), können Proben bis zu einem Tag aufbewahrt werden bevor sie analysiert werden. Die Lagerung sollte vorzugsweise unter Wasser erfolgen, um Luftzutritt durch den austrocknenden Schliffstopfen und damit Nachfixierung von Sauerstoff zu vermeiden. Die Methode verwendet keinen Sauerstoffstandard sondern stützt sich zur Gänze auf die quantitative, stöchiometrische Umwandlung von O₂ zu I₂, dessen Menge durch Titration mit Thiosulfat bestimmt wird. Der Endpunkt wird entweder optisch mit Hilfe von Stärke als Umschlag nach farblos oder potentiometrisch bzw. amperometrisch ermittelt. Darüber hinaus existieren zahlreiche Modifikationen der ursprünglichen Winkler-Methode (TALLING 1973, GEIDER & OSBORNE 1992). Bei genauester Beachtung aller Fehlermöglichkeiten und präziser Kontrolle aller Volumina kann bei der Winkler-Methode eine Genauigkeit von 0,3 mmol m⁻³ erreicht werden. Ermöglicht wird dies durch die Befolgung exakter Verfahrensangaben, sogenannter ‚Protokolle‘ wie die von CARPENTER (1965), MÜLLER (1966) oder TÜMPLING (1999). Weitere methodische Verbesserungen werden durch automatische Titration unter Verwendung von photometrischen (WILLIAMS & JENKINSON 1982) oder potentiometrischen (CULBERSON & HUANG 1987) Endpunktverfahren erreicht. In neuerer Zeit kommen auch vermehrt verfeinerte elektrochemische Verfahren v.a. mit Mikroelektroden zum Einsatz. Am häufigsten werden Sauerstoffelektroden bei Laborkulturen von Mikroalgen, bei Fadenalgen bzw. bei Thalli von Makroalgen eingesetzt. Messungen von Änderungen der Sauerstoffkonzentration mit Elektroden stimmen im Allgemeinen innerhalb der analytischen Genauigkeit gut mit Bestimmungen nach der Winkler-Methode überein. Eine sorgfältig ausgeführte Winkler-Bestimmung ermöglicht aber immer noch eine größere Genauigkeit wie Tabelle 3 veranschaulicht, allerdings nur einmal, weil der Sauerstoff ja chemisch gebunden werden muss. Elektroden hingegen gestatten eine fortlaufende Registrierung von Änderungen der Sauerstoff-Konzentration.

Die Erfassung der Primärproduktion mit der Sauerstoffmethode bedient sich üblicherweise der Hell-Dunkel-Flaschenmethode. Die aus dem Gewässer aus verschiedenen Tiefen entnommenen Proben werden unverzüglich und sorgfältig in zumindest 6 Flaschen gefüllt. Zwei Flaschen dienen zur Bestimmung der aktuellen Sauerstoffkonzentration und werden daher sofort mit den Winkler-Reagenzien fixiert.

Tab. 3: Genauigkeit verschiedener Gaswechsel-Messverfahren (nach GEIDER & OSBORNE 1992, Tab. 1-2, wo auch die entsprechenden Referenzen angegeben sind).

Methode	Genauigkeit
O ₂ Elektrode, membranbedeckt	3-6 mmol m ⁻³
O ₂ Elektrode, gepulst	0,8 mmol m ⁻³
Winkler Titration, optischer Endpunkt	0,7 mmol m ⁻³
Winkler Titration, automatischer Endpunkt	0,3 mmol m ⁻³
Gesamt CO ₂ , pH und Alkalinität	5 mmol m ⁻³
Gesamt CO ₂ , potentiometrische Titration	2 mmol m ⁻³
Gesamt CO ₂ , Ansäuerung und IRGA ¹⁾	< 3-6 mmol m ⁻³
Gesamt CO ₂ , Caulometrische Titration	1 mmol m ⁻³

¹⁾ IRGA = Infrarotgasanalyse

Zwei Flaschen werden als Hellflaschen, die zwei anderen nach vollständiger Abdunklung in der Entnahmetiefe im Gewässer vorzugsweise horizontal exponiert. Die Expositionstiefen sollten sich am Lichtgradienten im Gewässer orientieren und jedenfalls die gesamte euphotische Zone erfassen, also meist bis zum 2-3 fachen der Sichttiefe. Die Dauer der Inkubation muss sich nach der Fragestellung und dem trophischen Niveau des Gewässers richten. Vier Stunden um den Sonnenhöchststand stellen oft einen günstigen Kompromiss dar.

Das Verfahren geht davon aus, dass in allen abgefüllten Flaschen zu Beginn des Versuchs dieselbe Sauerstoffkonzentration vorhanden ist. Der häufigste und schwerwiegendste Fehler entsteht daher meist beim Befüllen der Flaschen. Aus der Änderung der Sauerstoffkonzentration in den Hell- bzw. Dunkelflaschen lassen sich folgende Größen berechnen:

$$(14) \quad R_P = c_0 - c_D$$

$$(15) \quad P_N = c_H - c_0$$

$$(16) \quad P_B = (c_H - c_0) + (c_0 - c_D) = (c_H - c_D)$$

Darin bedeuten:

c₀ = Konzentration des Sauerstoffs zu Beginn

c_D = Konzentration des Sauerstoffs in der Dunkelflasche nach Exposition

c_H = Konzentration des Sauerstoffs in der Hellflasche nach Exposition

alle in mg L⁻¹.

CO₂-Methode

Änderungen der Konzentration des gesamten anorganischen Kohlenstoffs (TCO₂) können direkt durch Ansäuerung und anschließende Bestimmung des freigesetzten CO₂ mittels Infrarot-Gasanalyse (IRGA), Gaschromatographie oder caulometrische Titration durchgeführt werden. Wie Tabelle 3 zeigt, sind diese Verfahren zumindest um einen Faktor 3 weniger empfindlich als die beste Bestimmung des gelösten Sauer-

stoffs. Diese Methoden wurden nur in wenigen Fällen angewandt bzw. mit anderen verglichen (HOFLAGARE et al. 1985, DAVIES et al. 2003).

Als Alternative kann TCO₂ aus den Änderungen des pH-Wertes und der Alkalinität berechnet werden (HOFLAGARE et al. 1985). Wenn man annimmt, dass sich das Kohlenstoffsystem im Gleichgewicht befindet, ist der gesamte anorganische Kohlenstoff gegeben durch:

$$(17) \quad [TCO_2] = [CA] \frac{1 + K_2' / H^+ + H^+ / K_1'}{1 + 2K_2' / H^+}$$

mit:

[TCO₂] = Gesamt-Konzentration an Kohlenstoff

[CA] = Karbonat-Alkalinität

[H⁺] = Wasserstoffionen-Aktivität (10^{-pH})

K₁' = Erste Dissoziationskonstante der Kohlensäure in Wasser

K₂' = Zweite Dissoziationskonstante der Kohlensäure in Wasser

Sind die Konzentrationen an CO₂ in der Gas- und Flüssigphase im Gleichgewicht, dann kann die Gesamtmenge an anorganischem Kohlenstoff aus dem pH-Wert und dem pCO₂ der Gasphase ermittelt werden. Dieses Verfahren wurde in verschiedenen Modifikationen immer wieder mit unterschiedlichem Erfolg angewandt. Es ermöglicht ohne weitere Annahmen eine direkte Bestimmung der Nettoraten von Photosynthese, Respiration und damit auch der entsprechenden Quotienten, PQ und RQ (DAVIES et al. 2003).

Die Genauigkeit der meisten dieser Methoden hängt entscheidend ab von der Präzision mit der der pH-Wert gemessen werden kann. Hier spielen bereits geringe Unterschiede in der Ionenstärke des Mediums und der Pufferlösungen zur Eichung eine Rolle. Dieser Effekt verstärkt sich noch in Gewässern mit geringem Ionengehalt. Zudem verändern auch andere Stoffwechselprozesse, wie die Assimilation von anorganischem Stickstoff, die Kalkfällung und die Ausscheidung organischer Säuren den pH-Wert bzw. die Alkalinität. Eine ausführliche Diskussion dazu findet sich in GEIDER & OSBORNE (1992).

Gaswechsellmessungen mit Isotopen

Bei Photosynthese-Experimenten werden seit langem Isotope eingesetzt. Die Assimilation von ¹⁴C durch photosynthetische Mikroorganismen, eingeführt von STEEMAN-NIELSEN (1952) für marines Phytoplankton, ist inzwischen zu einer der Standardmethoden geworden (WETZEL & LIKENS 1991, KÖHLER et al. 1999). In oligotrophen Gewässern hat sie die Sauerstoffmethode fast gänzlich verdrängt.

Wie bei allen Tracer-Methoden muss die Menge an zugesetztem Isotopen-Indikator relativ zum gesuchten Parameter verschwindend klein sein. Im konkreten Fall wird eine sehr kleine Menge ¹⁴C dem DIC hinzugefügt. Beide Isotope, das natürliche ¹²C und das radioaktive ¹⁴C, werden bei der Photosynthese inkorporiert (i). Die Abbildung 3 veranschaulicht das Prinzip. Aus der Verhältnisgleichung (18) lässt sich die Kohlenstoffaufnahme ableiten.

$$(18) \quad {}^{12}C : {}^{14}C = {}^{12}C_i : {}^{14}C_i \rightarrow {}^{12}C_i = {}^{14}C_i / {}^{14}C \cdot {}^{12}C$$

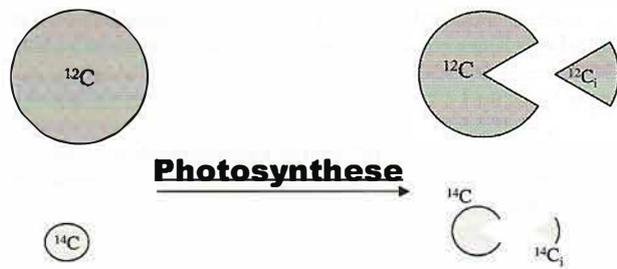


Abb. 3: Schematische Darstellung der ¹²C- und ¹⁴C-Aufnahme während der Photosynthese als Basis für die Bestimmung der Kohlenstoff-Aufnahme über Tracer Experimente. i = inkorporierter Kohlenstoff.

Die C-Assimilation von Phytoplankton wird üblicherweise wie bei der Sauerstoffmethode in Hell-Dunkel Flaschen *in situ* ermittelt. Nach der Inkubation werden die Proben sofort dunkel und kühl ins Labor transportiert und weiterverarbeitet. Für längere Transporte (> 15 min) müssen die Proben mit Formalin oder einem anderen Photosynthesehemmer fixiert werden und innerhalb von sechs Stunden bearbeitet werden (KÖHLER et al. 1999). Besser als Fixierung und langer Transport ist in jedem Fall eine unmittelbare Bearbeitung der Proben vor Ort.

Zur Bestimmung der Radioaktivität in den Algenzellen müssen diese durch Filtration (Porenweite 0,45 µm) bei geringem Unterdruck vom Wasser abgetrennt werden. Die Filtrationsmethode erlaubt auch eine Größenfraktionierung durch Vorfiltration über Filter größerer Porenweite (z.B. 2 µm zur Bestimmung der Produktion des Picoplanktons). Zur Erfassung gelöster organischer Kohlenstoff-Verbindungen (Exsudate), aber auch als Alternative zur Filtration, welche sehr fehleranfällig ist, werden die Proben angesäuert (pH 2,5-3) und das verbliebene anorganische ¹⁴C mit Druckluft ausgeblasen (acidification and bubbling method, ABM; SCHINDLER et al. 1972). Allerdings erlaubt die ABM nur eine Erfassung der Gesamtproduktion, da eine Fraktionierung nicht möglich ist. Bei beiden Methoden erfolgt die Messung anschließend im Flüssigkeitsszintillationszähler (LSC). Aus der absoluten Zerfallsrate pro Minute (dpm) der Proben und den Gesamtzerfällen des zugesetzten ¹⁴C-Bikarbonats berechnet sich der assimilierte Kohlenstoff entsprechend der Verhältnisgleichung (18) zu

$$(19) \quad C_{\text{assim}}^{12} = \frac{dpm_{\text{assim}}}{dpm_{\text{ges}}} \times DIC^{12} \times 1,06$$

mit C_{assim}^{12} = Kohlenstoffaufnahme in µg L⁻¹ ≡ mg m⁻³, dpm_{assim} = mittlere Zerfallsrate der Probe, dpm_{ges} = mittlere Zerfallsrate pro Milliliter der zugesetzten Lösung, DIC^{12} = Konzentration an gelöstem anorganischem Kohlenstoff in der Probe in µg L⁻¹ (z. B. berechnet aus pH und Alkalinität), 1,06 = Isotopenfaktor; berücksichtigt die um 6% langsamere Aufnahme des schwereren Isotops ¹⁴C. Die erhaltenen Werte müssen gegebenenfalls noch mit dem Verhältnis Flaschenvolumen zu filtrierter Menge korrigiert und durch die Expositionszeit dividiert werden, um die Photosyntheserate pro Stunde zu erhalten. Die Aufnahmearten im Licht (Hellflasche, C_{PH}) sind mit der Inkorporation im Dunkeln (Dunkelflasche, C_{PD}) zu korrigieren (WETZEL & LIKENS 1991).

$$(20) \quad C_p = C_{\text{PH}} - C_{\text{PD}}$$

Wird auch die Aktivität der Exsudate gemessen (C_F), so sind diese in gleicher Weise zu korrigieren. Daraus ergibt sich die Gesamtaufnahme zu

$$(21) \quad C_{\text{ges}} = C_p + C_F$$

Als Alternative zu Expositionen im Gewässer empfiehlt sich eine „simulierte *in situ*“-Inkubation vor allem dann, wenn mehrere Positionen in großen Seen oder Fließgewässern simultan ermittelt werden sollen und/oder wenn Schiffszeit kostbar ist (DOKULIL & HOLST 1990). Unter bestimmten Voraussetzungen und Annahmen können die Messungen auch ganz ins Labor, in Lichtinkubatoren verschiedener Bauart verlegt werden (z.B. LEWIS & SMITH 1983, DUBINSKY et al. 1987, BABIN et al. 1994). Die so ermittelten P-E Kurven lassen sich über Modelle in *in-situ*-Produktionen umrechnen (z.B. FEE 1969, HASE 1996, KABAS 2004).

In einer Weiterentwicklung der ¹⁴C-Methode wird das Chlorophyll-a in den Algenzellen radioaktiv markiert (labelled chlorophyll-a technique). Nach Bestimmung des ¹⁴C-Gehaltes des über HPLC eluierten Pigments kann daraus unter bestimmten Annahmen die Kohlenstoff-spezifische Wachstumsrate und die Kohlenstoffbiomasse berechnet werden (REDALJE 1993).

In einigen wenigen Fällen wurde die Aufnahme von Wasserstoff über H₂ bestimmt (MCKINLEY & WETZEL 1977). Statt des radioaktiven Isotops ¹⁴C kommt unter gewissen Umständen auch das stabile Isotop ¹³C zum Einsatz, wobei die relative Konzentration des ¹³C zum ¹²C (das Kohlenstoff-Isotopen Verhältnis ¹³C) sich für viele Fragestellungen als besonders aussagekräftig erwiesen hat (SLAWYK et al. 1984). Da das stabile Kohlenstoffisotop massenspektrometrisch nachgewiesen werden muss, ermöglicht diese Methode eine Kombination mit anderen stabilen Isotopen. So etwa mit dem stabilen Sauerstoffisotop ¹⁸O (SLAWYK et al. 1984), wodurch eine gleichzeitige Messung der Produktion und des Verbrauches von CO₂ und O₂ möglich wird (WEIS & BROWN 1959), oder aber eine Kombination mit ¹⁵N, um so die Kohlenstoff- und Stickstoffdynamik gleichzeitig verfolgen zu können (SLAWYK et al. 1989).

Die photosynthetische Aktivität individueller Algenzellen lässt sich mit ¹⁴C als Indikator über Mikroautoradiographie bestimmen. Das Verfahren wird in zahlreichen Modifikationen für alle Algengrößen angewandt (z.B. KNOEHEL & KALFF 1976, NIXDORF 1985), ist allerdings weitgehend eine nur qualitative Methode. Für große Algenzellen können quantitative Ergebnisse für isolierte Einzelzellen durch Szintillationszählung erhalten werden (RIVKIN & SELIGER 1981).

Dunkel-Inkorporation von ¹⁴C

Seit Einführung der Hell-Dunkel ¹⁴C-Methode durch STEEMANN-NIELSEN (1952) wird die Bedeutung der Kohlenstoffaufnahme im Dunkel immer wieder diskutiert. Erste Laborexperimente ergaben einen Dunkelanteil von etwa 1 %. Daraus zog STEEMANN-NIELSEN den Schluss, die Dunkelfixierung sei kein Problem, merkte aber kritisch an, dass „die ¹⁴C-Methode wegen der Dunkelaufnahme nicht für Messungen bei sehr niedrigen Lichtintensitäten geeignet ist“. Diese Aussage wurde später schlichtweg ignoriert und die Methode unter allen nur denkbaren Umständen angewandt. Trotzdem wurden Dunkelproben standardmäßig vorgeschlagen.

Die Dunkelfixierung beträgt in weiten Meeresteilen unter 10 % der Aufnahme im Licht und schwankt räumlich und zeitlich nur wenig (STEEMANN-NIELSEN (1960). Aus diesem Grund wird die Dunkelprobe bei vielen Untersuchungen im Meer überhaupt weggelassen, während sie in der Limnologie zum Standard gehört. Die wesentlichsten Komponenten radioaktiver Markierung im Dunkeln sind passive, physikalische Prozesse sowie nicht an die Photosynthese gebundene Karboxylierungs-Prozesse der Algen und Bakterien im Dunkel (MARKAGER 1998). Mehrere Autoren konnten zeigen, dass Bakterien einen wesentlichen Anteil an der Dunkelfixierung haben. Daraus wurden auch Methoden zur Bestimmung des Wachstums und der Produktion von Bakterien abgeleitet (z.B. ROMANENKO et al. 1972). Aus eignen Untersuchungen und einer detaillierter Analyse der umfangreichen Literatur zum Thema kommen BANSE (1993) und MARKAGER (1998) zum Schluss, dass Dunkelproben unter allen Umständen, auch bei niedrigen Temperaturen und geringem Licht, notwendig sind und von der Aufnahme im Licht abzuziehen sind. Dabei kann die Größe der Aufnahme im Dunkel durchaus in manchen Fällen die der Fixierung im Licht erreichen oder sogar leicht übersteigen. Da die Dunkelfixierung zu Beginn der Inkubation höher ist als später (time-zero value), muss besonders bei Kurzzeit-Inkubationen von weniger als einer Stunde (LEWIS & SMITH 1983) besondere Sorgfalt auf die korrekte Ausführung der Dunkelmessung gelegt werden (MARKAGER 1998).

Fluoreszenz-Methoden

von CHRISTINA KAIBLINGER

Messungen der Fluoreszenz werden seit langem als sensitive Methode zur Erfassung der Chlorophyll-Konzentration mit hoher Genauigkeit eingesetzt. Da Fluoreszenzmessungen eine Vielzahl von zusätzlichen Informationen über die Energieausnutzung photochemischer Prozesse beinhalten, werden sie zunehmend auch zur Aufklärung der Vorgänge verwendet, die zur Aufnahme von Kohlenstoff führen. Gegenüber herkömmlichen Methoden haben Fluoreszenztechniken den Vorteil, Parameter der Photosynthese zerstörungsfrei, ohne Einschluss, sensitiv und momentan („instantaneous“) zu erfassen. Einen Überblick über die komplexe Theorie der Fluoreszenz, die Probleme und die verschiedenen Messmethoden sowie ausführliche Literatur geben GEIDER & OSBORNE (1992) und FALKOWSKI & RAVEN (1997).

Die aktive Fluoreszenz ermöglicht eine rasche in-situ-Quantifizierung der Effizienz, mit welcher absorbiertes Licht für den photochemischen Elektronentransport durch das Photosystem II genutzt wird. Zur Bestimmung von Photosyntheseraten aus Fluoreszenz-Parametern existiert eine Reihe von Methoden. Dazu gehören nach SAKSHAUG et al. (1997) die natürliche, passive von der Sonne angeregte Fluoreszenz, das „Pump und Test Verfahren“ (pump and probe fluorometry, PPF) und die „gepulste amplituden-modulierte Fluoreszenz“ (pulse amplitude modulation, PAM). Für Produktionsuntersuchungen wird zunehmend die Technik der „Fast Repetition Rate Fluorometry (FRRF)“ genutzt. Bei dieser Methode wird das Photosystem II (PSII) durch mehrere, rasch aufeinander folgende Lichtblitze niedriger Intensität gesättigt. Aus der Sättigungskurve werden mit Hilfe der Anfangsfluoreszenz F_0 und der maximalen Fluoreszenz F_m Parameter

abgeleitet, welche Aufschluss über den physiologischen Zustand von Algengesellschaften im Tiefenprofil erlauben (Abb. 4). Unter Verwendung parallel gemessener Variablen, wie etwa Licht und Chlorophyll-Konzentration, können aus diesen Kurzzeitmessungen Photosyntheseraten abgeleitet werden (KOLBER & FALKOWSKI 1993). Im Vergleich mit der konventionellen ^{14}C -Methode wurde, trotz der großen Unterschiede in den Inkubationszeiten (ms bei FRRF gegen h bei ^{14}C), gute Übereinstimmung der beiden Messmethoden sowohl im marinen als auch im limnologischen Einsatz erzielt (FALKOWSKI & KOLBER 1993, KAIBLINGER et al. 2005). Die FRRF-Methode hat sich in situ bislang im marinen Bereich etabliert. Widersprüchliche Aussagen ergaben sich in Küstengewässern, die von phycoerythrocyanin-reichen Cyanobakterien dominiert werden (RAATEOJA et al. 2004).

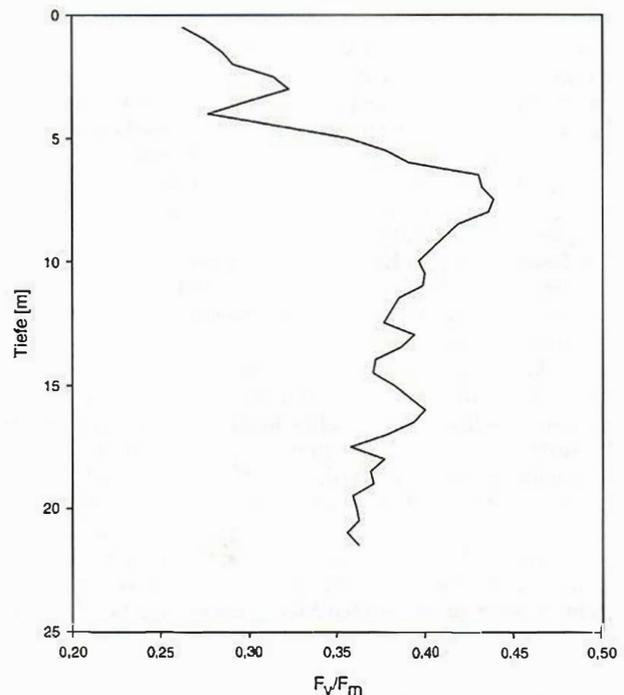


Abb. 4: Beispiel für das Verhältnis der variablen zur maximalen Fluoreszenz (F_v/F_m) im Tiefenprofil des Mondsees gemessen *in situ* mit Fast-Repetition Rate Fluorometry (FRRF) als Basis zur Berechnung von Momentanraten der Photosynthese (KAIBLINGER, Original).

5 Respiration

Viele der oben beschriebenen Methoden lassen nur eine Bestimmung der Brutto-Photosynthese zu. Um die Netto-Photosyntheserate abzuschätzen, muss das Ausmaß der Atmungsverluste der Algen bekannt sein. Dabei sind zwei Prozesse zu berücksichtigen (RAVEN & BEARDALL 2003):

- Dunkelatmung im Zuge der Glykolyse (= Mitochondrienatmung bei Eukaryoten)
 - Photorespiration in den Chloroplasten
- Photorespiration tritt vor allem bei hohem Sauerstoff- und geringem CO_2 -Partialdruck sowie bei hohen Lichtintensitäten auf. Sie kann die Dunkelatmung um das 5-20fache übersteigen. Ihre Größe kann mittels des stabilen Isotops

¹⁸O erfasst werden. Unter der Annahme, dass die Photorespiration im Dunkeln noch kurz weiter läuft, kann sie auch als O₂-Verbrauch von Algen unmittelbar nach dem Ende der Lichtphase gemessen werden.

Im Allgemeinen wird angenommen, dass die Dunkelatmung im Licht im selben Ausmaß weiterläuft. Tatsächlich lässt sich aber experimentell zeigen, dass das Verhältnis des Sauerstoffverbrauchs im Licht zum Verbrauch im Dunkeln in Abhängigkeit von der Algenart und den Bedingungen zwischen 0,5 und 10 variiert (GEIDER & OSBORNE 1992, Tabelle 2.5, S. 64). Weiters muss bei der Dunkelatmung zwischen (1) einer temperaturabhängigen Wachstumskomponente und (2) einer Grund- oder Erhaltungrespiration unterschieden werden. Letztere ist die minimale Atmung, die zur Aufrechterhaltung der Zellintegrität unter limitierenden Bedingungen notwendig ist, die aber kein Wachstum erlaubt. LANGDON (1993) gibt für mehrere marine Algenarten chlorophyll-spezifische Erhaltungsraten (R₀) von 0,002 – 0,068 μmol O₂ (mg Chl-a)⁻¹ h⁻¹ an. Atmungswerte sind aber auch großen räumlichen und zeitlichen Schwankungen unterworfen, vor allem in Algenmatten und höheren Wasserpflanzen, wo Sauerstoffminderungen bis hin zu anoxischen Zuständen vorkommen können.

Nach Angaben zahlreicher Autoren soll der Anteil der Dunkelatmung an der Photosynthese (R_p/P_m) unter optimalen Bedingungen etwa 10 % betragen. Nach LANGDON (1993) trifft dies aber nur für Cyanobakterien (0,10 ± 0,07) und Chlorophyceen (0,13 ± 0,07) zu. In allen anderen untersuchten Fällen wird die Dunkelatmung mehr oder weniger stark unterschätzt. Die Spannweite einzelner Arten (LANGDON 1993, Tabelle 1) reicht von 0,06 bis 0,6. Die größte Spannweite und die höchsten Anteile finden sich bei den Dinophyceen. Diese hohen Atmungsanteile fallen unter suboptimalen Strahlungsbedingungen noch stärker ins Gewicht (LANGDON 1993). Die Chlorophyll-spezifische Respirationsrate liegt nach REYNOLDS (1984) im Bereich von 0,1-2 mg O₂ (mg Chl-a)⁻¹ h⁻¹. Schwankungen im Tiefenprofil sind meist geringfügig. Die Abhängigkeit der Atmung von der Temperatur weist beim

Phytoplankton einen Q₁₀ von etwa 2,3 auf. Bei höheren Wasserpflanzen beträgt der Q₁₀ 2,0-2,2 bei einem Atmungsanteil von 4-25 % von P_m (KVĚT et al. 1998).

Unter Feldbedingungen lässt sich die Dunkelatmung praktisch nur bei Verwendung der Sauerstoff-Methode ermitteln. Frühe Versuche die Respiration aus der ¹⁴C-Aufnahme abzuleiten (STEEMANN-NIELSEN & HANSEN 1959) haben sich als ungeeignet erwiesen. Selbst dann ist eine Unterscheidung von Algenrespiration und Atmung die aus anderen Quellen stammt (Bakterien, Protozoen, Zooplankton) nicht möglich (R_C = R_A + R_B + R_Z). Damit ist eigentlich nur eine Netto-Gemeinschaftsproduktion erfassbar. Häufig ist aber R_C ≅ R_A, weil das Metazooplankton ausgeschlossen werden kann und die Bakterienatmung vernachlässigbar ist. Nur unter diesen Voraussetzungen ist der Kompensationspunkt und damit auch die Nettorate der Photosynthese einigermaßen verlässlich bestimmbar.

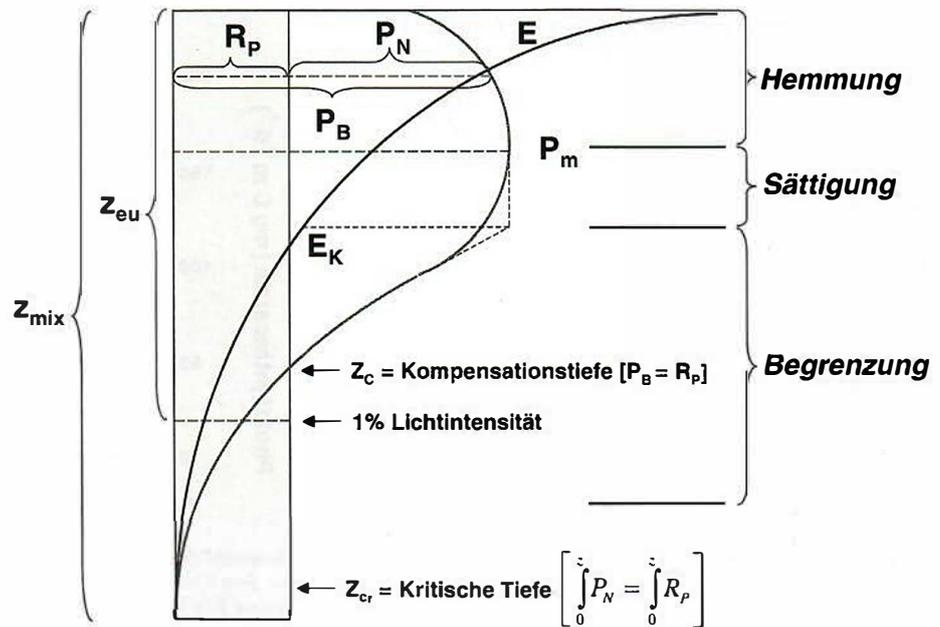
Wenn die durchmischte Tiefe (z_{mix}) größer als die euphotische Zone (z_{eu}) ist, verbringt das Phytoplankton im Durchschnitt mehr Zeit bei niedrigen Lichtintensitäten. Unter diesen Bedingungen kann die tiefenintegrierte Photosyntheserate geringer sein als die tiefenintegrierte Respirationsrate, womit ein Netto-Wachstum unmöglich wird. Die Tiefe in der die integrierte Tages-Bruttoproduktion gleich groß ist wie die integrierte Atmung pro Tag wird als *kritische Tiefe* (z_{cr}) bezeichnet (Abb. 5). Die kritische Tiefe ist immer größer als die Kompensationstiefe. Näherungsweise entspricht sie

$$(22) \quad E_{cr} = \frac{E_0}{K_D E_C}$$

6 Produktion und Außenfaktoren

Alle Produktion in Gewässern ist direkt abhängig von physikalischen und chemischen Umweltfaktoren, sowie der Biomasse der aktiven Produzenten und ihrer Fähigkeit zur Anpassung an die herrschenden Strahlungsbedingungen.

Abb. 5: Schematisches „Standard“-Tiefenprofil der Lichtattenuation (E) und der Photosyntheserate des Phytoplanktons in einem See. Dargestellt sind die euphotische Zone (z_{eu} = 1 % Lichtintensität), die Tiefe der Durchmischung (z_{mix}), die Parameter der Photosynthese P_m (= maximale Rate) und E_K (= Parameter der Lichtsättigung), die Brutto- und Nettoproduktion (P_B bzw. P_N) sowie die Atmung (Respiration, R_p). Die Bereiche der Lichthemmung, Sättigung und Begrenzung sind ebenso dargestellt wie die Tiefe der Kompensationsebene (z_c), wo P_B gleich ist R_p. Zusätzlich wird die kritische Tiefe z_{cr} definiert bei der kein Nettowachstum mehr stattfindet. Weitere Erklärung im Text.



Strahlung

Die Photosynthese des Phytoplanktons erfolgt im Pelagial in einem dreidimensionalen Strahlungsfeld (Lichtquantenstrom), welches sich quantitativ und in seiner spektralen Zusammensetzung qualitativ mit der Wassertiefe ändert. Die Raten hängen charakteristischerweise nicht linear von der Strahlungsintensität ab.

Im Vertikalprofil lassen sich bei höheren Lichtintensitäten mit zunehmender Wassertiefe drei unterschiedliche Bereiche erkennen (Abb. 5):

1. Lichthemmung: Bei überoptimalen Strahlungsintensitäten kommt es zu einer Hemmung der Photosynthese. Das Ausmaß der Lichthemmung kann, ähnlich wie die Lichtbegrenzung (siehe unten) durch einen strahlungsabhängigen Parameter (β') beschrieben werden. Ein Teil dieser sogenannten „Oberflächenhemmung“ ist physiologisch bedingt und kann verschiedene Ursachen haben. Die wesentlichste Rolle spielt

die Steigerung der Photorespiration sowie die Photo-Oxydation der Pigmente. Höhere Anteile an UV-Strahlung in den oberflächennahen Schichten sind häufig dafür verantwortlich (FRANKLIN et al. 2003). Da die Lichthemmung eine Funktion jener Zeit ist, während der die Algen hohen Lichtintensitäten ausgesetzt sind, spielt auch die Dauer der Inkubation eine nicht unerhebliche Rolle (FALKOWSKI & RAVEN 1997). Normalerweise durchlaufen Planktonalgen ständig einen Lichtgradienten als Folge der konvektiven und turbulenten Wasserbewegungen. In den oberflächennahen Produktionsproben werden sie hingegen unnatürlich lange überoptimalen Lichtintensitäten ausgesetzt. Verschiedene Experimente haben gezeigt, dass ein Teil der Oberflächenhemmung damit zu erklären ist (JEWSON & WOOD 1975, DOKULIL et al. 1978, GERVAIS et al. 1999). Höhere Wasserpflanzen und festsitzende Algen zeigen hingegen meist keine Lichthemmung (GOLDSBOROUGH & ROBINSON 1996, HILL 1996, KVT et al. 1998).

2. Lichtsättigung: Die Kombination optimaler Umweltbedin-

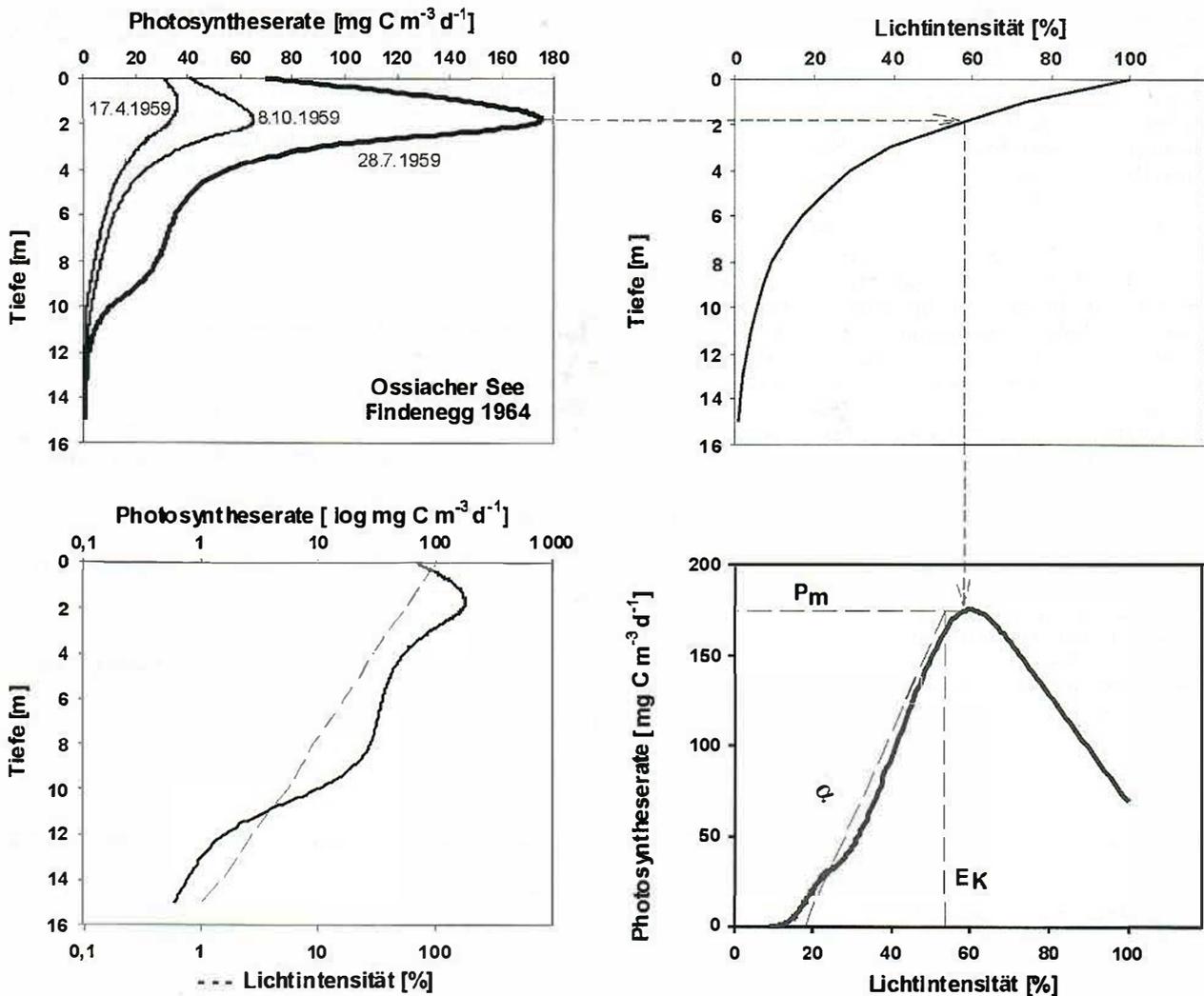


Abb. 6: Ableitung einer P-E-Beziehung (rechts unten) aus einem Tiefenprofil der Photosynthese (links oben) und der Lichtattenuation (rechts oben). Basierend auf Daten von FINDENEKG (1964) aus dem Ossiacher See in Österreich. Ergänzend ist links unten das Tiefenprofil in halblogarithmischem Maßstab dargestellt. Weiter Erklärung im Text.

gungen führt zur Lichtsättigung der photosynthetischen Strukturen der Planktongemeinschaft (P_m^*). Bei Lichtsättigung übersteigt die Absorptionsrate der Photonen diejenige des Gleichgewichtstransports von Elektronen vom Wasser zum CO₂. Die lichtgesättigte Photosyntheserate ist deutlich temperaturabhängig (siehe weiter unten). Sie ist von der Zahl (n) der photosynthetischen Einheiten (PSU) und der photochemischen Umsatzzeit (Turnover, \bar{A}) abhängig nach

$$(23) P_m^* = \frac{n}{\tau}$$

Bei Eukaryoten besteht eine PSU je nach Algengruppe aus 1500 – 2500 Chlorophyll-Molekülen. Bei Gruppen die Phycobilisom enthalten (Cyanobacteria und Rhodophyta) ist die PSU mit etwa 1000 Chl-a Molekülen signifikant niedriger (FALKOWSKI & RAVEN 1997). Die photochemische Umsatzzeit ist jene Zeit, die 4 Elektronen benötigen, um die Elektronentransportkette zu durchlaufen und dabei ein Molekül O₂/PSU freizusetzen.

Als Parameter der Lichtsättigung gilt der abstrakte, niemals gemessene Strahlungswert E_K , der den optimalen Schwellenwert bei Sättigung der Photosyntheserate repräsentiert (TALLING 1957a, Abb. 6).

3. Lichtbegrenzung: Im Bereich niedriger Lichtintensitäten bestimmt die Photonen-Absorptionsrate die Elektronentransportrate von Wasser zu Kohlendioxid. Es ist also die Verfügbarkeit von Lichtquanten begrenzend für die Photosyntheserate, welche mit steigender Lichtintensität linear zunimmt. Dieser lineare Anfangsanstieg wird als Parameter für die Lichtausnützung verwendet und mit α^* bezeichnet. Die Steigung ist zeitunabhängig und bezieht sich auf die einfallende Strahlung (E_0), nicht auf die absorbierte Strahlung (E_K). Der Anfangsanstieg ist *keine* Rate sondern proportional zur *maximalen* Photonen-Effizienz (Φ_m). Da die lichtbegrenzte Photosynthese von photochemischen Prozessen gesteuert wird, sind die Raten in diesem Bereich stark temperaturabhängig.

Allgemein lässt sich daraus ableiten, dass die Photosyntheserate mit zunehmender Lichtintensität zunächst fast linear ansteigt (Lichtbegrenzung, $E < E_K$), ein Plateau erreicht (Lichtsättigung, beginnt bei $E = E_K$) und bei weiterer Steigerung wieder abnimmt (Lichthemmung, $E > E_K$).

Beziehung Photosynthese – Strahlungsintensität

Da die Strahlung im Gewässer den wesentlichsten äußeren Einflussfaktor für die Photosynthese darstellt, lassen sich die drei in den Tiefenprofilen beobachtbaren Bereiche in ihrer Abhängigkeit vom Licht als Photosynthese-Licht Kurven (**P-E Kurven**) wiedergeben (Abb. 6). Die Bezugsgrößen der beiden Parameter variieren dabei stark von Autor zu Autor und beeinflussen die metrischen Größen der abgeleiteten Werte (Tabelle 4). Neben den absoluten Größen in verschiedenen Einheiten finden sich auch Relativdarstellungen, z.B. als P/P_m gegen E/E_0 . Als Standard für P-E Kurven hat sich heute weitgehend die auf Chlorophyll-a normierte Photosyntheserate (*spezifische Photosyntheserate, Assimilationszahl*) und der Photonenfluss, beide bezogen auf die Stunde als Zeiteinheit, etabliert. Andere häufig verwendete Bezugsgrößen sind das Biovolumen, das Zellvolumen oder der Kohlenstoffgehalt. Aus der P-E Beziehung lassen sich zahlreiche physiologisch

Tab. 4: Charakteristische Parameter der Photosynthese-Strahlungskurven (P-E) (nach GOLDSBOROUGH & ROBINSON 1996 und PADISÁK 2004, verändert, zusammengefasst und teilweise umgerechnet).

Parameter	Übliche Werte	Extreme
<i>Phytoplankton</i>		
E_K [$\mu E m^{-2} s^{-1}$]	60-100	7-300
E_m [$\mu E m^{-2} s^{-1}$]	200-800	130-1200
P_m^* [mg C (mg Chl-a) ⁻¹ h ⁻¹]	1-10	<1-15
α^* [mg C (mg Chl-a) ⁻¹ E ⁻¹ m ²]	6-18	2-37
<i>Epipelon</i>		
E_K [$\mu E m^{-2} s^{-1}$]	230-830	
P_m^* [mg C (mg Chl-a) ⁻¹ h ⁻¹]	0,8-3	
α^* [mg C (mg Chl-a) ⁻¹ E ⁻¹ m ²]	0,5-1,7	
<i>Epiphyton</i>		
E_K [$\mu E m^{-2} s^{-1}$]	200-660	
P_m^* [mg C (mg Chl-a) ⁻¹ h ⁻¹]	0,5-21	
α^* [mg C (mg Chl-a) ⁻¹ E ⁻¹ m ²]	2,2-4,4	
<i>Metaphyton</i>		
E_K [$\mu E m^{-2} s^{-1}$]	36-400	
P_m^* [mg C (mg Chl-a) ⁻¹ h ⁻¹]	0,2-2	
α^* [mg C (mg Chl-a) ⁻¹ E ⁻¹ m ²]		
<i>'Phytoplankton' Feuchtgebiete</i>		
E_K [$\mu E m^{-2} s^{-1}$]	235-400	
P_m^* [mg C (mg Chl-a) ⁻¹ h ⁻¹]	2-14	-79 (?)
α^* [mg C (mg Chl-a) ⁻¹ E ⁻¹ m ²]	7-25	

interpretierbare Parameter ableiten. Der Photosynthese bei Lichtsättigung P_m^* kann eine Lichtintensität E_m zugeordnet werden. Der Parameter der Lichtsättigung E_K ergibt sich graphisch aus dem Schnittpunkt des linearen Bereichs der P-E Kurve mit P_m^* bzw. kann berechnet werden aus

$$(24) E_K = \frac{P_m^*}{\alpha^*}$$

Darin ist α^* der Parameter der Lichtausnützung bei Lichtbegrenzung, der mathematisch dem Anstieg des linearen Bereiches der P-E Beziehung entspricht. Die Größe α^* lässt sich auch als ein Maß für die Effizienz der Lichtausnützung interpretieren. Eine wahre Effizienz wäre eine dimensionslose Zahl. Trotzdem lässt sie sich zur Beschreibung der Anpassung (**Akklimation**) von Planktongemeinschaften verwenden. Ein steiler Anstieg (ein hoher Wert für α^*) bedeutet eine gute Anpassung an niedrige Lichtintensitäten. Je geringer der Wert, desto ineffizienter wird das Licht im niedriger Bereich ausgenutzt, was sich umgekehrt als eine Akklimation an hohe Lichtintensitäten interpretieren lässt. Entsprechend den Parametern für die Lichtlimitation α^* und Lichtsättigung E_K können auch die strahlungsabhängigen Parameter β^* für die Lichthemmung und E_i für das Einsetzen der Hemmung definiert werden (TILZER 1978). Bestimmungen der Netto-Photosynthese, etwa bei der Sauerstoffmethode, ermöglichen die Angabe einer Intensität E_C , welche die Strahlung am

Kompensationspunkt beschreibt. Weitere Angaben betreffen die Halbsättigungs-Lichtintensität $0,5E_K$ bzw. die Lichtintensität unter der Wasseroberfläche E_0 . Charakteristische Werte für einige der genannten Parameter sind aus GOLDSBOROUGH & ROBINSON (1996) und PADISÁK (2004) in Tabelle 4 wiedergegeben (vgl. auch HARRIS 1978). Weitere ausführliche Angaben zu einzelnen Plankton-Arten in Kultur sowie Freiland finden sich in PADISÁK (2004, Tabelle 10.3, S. 257). Die Auswertung eines Tiefenprofils über ein P-E Diagramm zeigt Abbildung 7 an einem Beispiel aus der Alten Donau in Wien. Die abgeleiteten Parameter sowie einige weitere Variablen sind in Tabelle 5 wiedergegeben. Graphik und Tabelle sollen auch unterschiedliche numerische Werte der Parameter je nach gewählten Bezugsgrößen verdeutlichen. Mit $370 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ war die Strahlungsintensität an diesem Tag mäßig, jedoch hoch genug um eine Oberflächenhemmung zu erzeugen, welche aber nicht sehr stark ausgeprägt war wie der niedrige β -Wert erkennen lässt. Die höchste chlorophyll-spezifische Photosyntheserate pro Stunde ($11,65 \text{ mg O}_2$ bzw. $3,76 \text{ mg C}$; entspricht einem PQ von 1,16) wird bei einem Photonenfluss von $163 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ($= 585 \text{ mmol m}^{-2} \text{h}^{-1}$) erreicht, also bei etwa 44% der Oberflächenhelligkeit bzw. in einer optischen Tiefe von 1,1. Der relativ niedrige E_K -Wert von $45 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ und der vergleichsweise hohe α -Wert von $23 \text{ mg C (mg Chl-a)}^{-1} \text{ Mol}^{-1} \text{ m}^2$ weisen auf eine Anpassung an geringe Lichtintensitäten hin. Die Respiration gleicht die Bruttophotosynthese in 1,5 m Wassertiefe ($E_{\text{od}} = 5,6$) aus. Daraus resultiert eine Kompensationsintensität E_C von $8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, was 2,1 % E_0 entspricht. Daraus ist zu erkennen, dass die Kompensationstiefe nicht immer der 1 % Lichtgrenze, also der euphotischen Zone gleichgesetzt werden darf. Insgesamt lässt die Analyse dieses Beispiels den Schluss zu, dass das Phytoplankton der Alten Donau an diesem Tag an Schwachlichtbedingungen angepasst war, was

mit den stark trüben Gewässerbedingungen ($z_{\text{nu}} = 1,9 \text{ m}$, $\text{Chl-a} = 53 \mu\text{g l}^{-1}$) übereinstimmt. Der Anteil der Respiration an P_m von etwa 13 % passt zur Zusammensetzung der Gemeinschaft, die zu diesem Zeitpunkt überwiegend aus Cyanobakterien der fädigen Art *Cylindrospermopsis raciborskii* bestand (DOKULIL & MAYER 1996).

Die oben beschriebene Beziehung der Photosynthese zur Strahlung (P-E- bzw. P-I-Kurve) gilt in gleicher Weise auch für Aufwuchsalgen (HILL 1996) und Makrophyten (KVĚT et al. 1998, POKORNÝ & KVĚT 2004). In der angegebenen Literatur finden sich auch detaillierte Angaben zu den P-E Parametern, die für das Periphyton durchaus denen des Phytoplanktons entsprechen (vergl. Tabelle 4). Die wenigen Angaben über die Lichtintensität am Kompensationspunkt (E_C) liegen zwischen 10 und $40 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Die dynamische Beziehung zwischen Photosynthese und Licht ist abhängig von der Intensität der Strahlung. Damit ist aber auch das Konzept der P-E Kurven bis zu einem gewissen Grad künstlich. Trotzdem wurde intensiv versucht die Beziehung mathematisch zu fassen (z.B. FALKOWSKI & RAVEN 1997). Zur Beschreibung der P-E Kurven ist eine nicht-lineare mathematische Funktion notwendig um die Lichtsättigung richtig zu beschreiben. Von den verschiedenen Formulierungen (IWAKUMA & YASUNO 1983, AALDERINK & JOVIN 1997) wird die Tangens-Hyperbolicus-Funktion am häufigsten benützt (JASSBY & PLATT 1976).

$$(25) \quad P = P_m^* \tanh\left(\frac{E}{E_K}\right)$$

Dieses Modell ergibt meist die beste Anpassung an die Resultate bei Phytoplankton aber auch bei Aufwuchsalgen und Makrophyten. Zusätzlich kann, falls notwendig, ein Koeff-

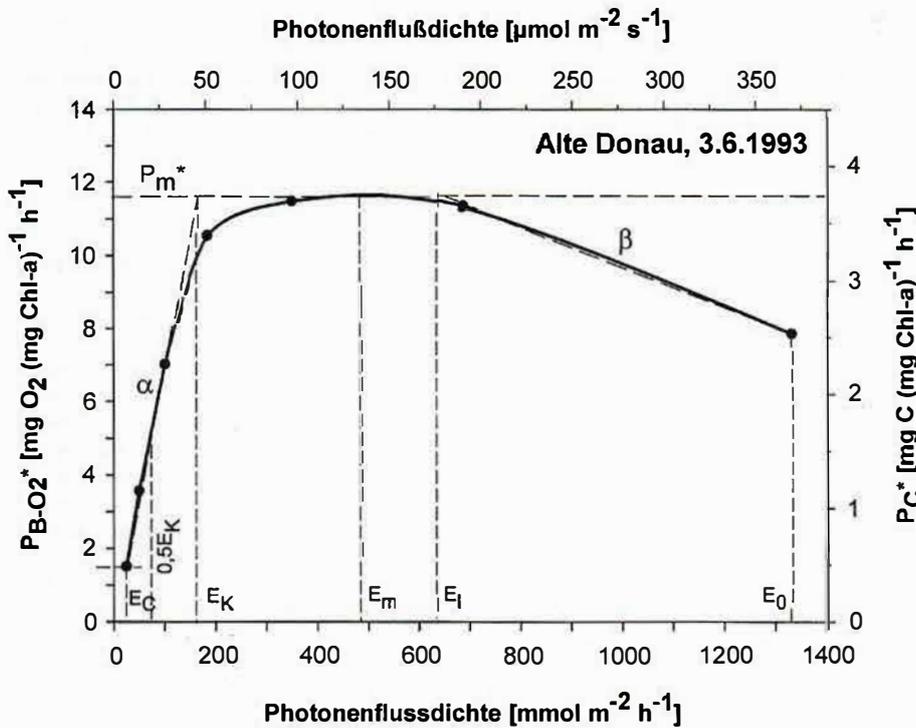


Abb. 7: Beispielhafte Auswertung einer P-E-Kurve für die Alte Donau in Wien, Österreich. Ausgangsdaten basierend auf der Sauerstoff Hell-Dunkel Methode (DOKULIL, unveröffentlicht). Vergleiche dazu auch Tabelle 5, in der die numerischen Werte der abgeleiteten Größen wiedergegeben sind. Erklärung der Symbole in Tabelle 1 und ausführlich mit Erläuterung im Text.

Tab. 5: Charakteristische Variable und berechnete Parameter einer Photosynthese-Strahlungskurve (P-E) abgeleitet aus dem Beispiel Alte Donau in Wien wiedergegeben in Abb. 7.

Parameter	mE m ⁻² h ⁻¹	μE m ⁻² s ⁻¹	%	Z _{co}
E ₀	1332	370	100,0	
E ₁	635	176	47,7	1,1
E _m	585	163	43,9	1,2
E _k	162	45	12,2	3,0
0,5 E _k	81	23	6,1	4,0
E _c	28	8	2,1	5,6
E _{1%}	13,32	3,70	1,0	6,6
k [ln m ⁻¹]	2,4			
z _{co} [m]	1,9			
P _m (O ₂) [mg O ₂ L ⁻¹ h ⁻¹]	0,61			
P _m (C) [mg C L ⁻¹ h ⁻¹]	0,20			
P _m [*] [mg O ₂ (mg Chl-a) ⁻¹ h ⁻¹]	11,65			
R _p [*] [mg O ₂ (mgChl-a) ⁻¹ h ⁻¹]	1,5		12,88	
α(O ₂) [mg O ₂ (mg Chl-a) ⁻¹ L.I. ⁻¹ m ²]	0,072	0,2592		
β(O ₂) [mg O ₂ (mg Chl-a) ⁻¹ L.I. ⁻¹ m ²]	-0,0053	-0,01908		
P _m [*] [mg C (mg Chl-a) ⁻¹ h ⁻¹]	3,76			
R _p [*] [mg C (mgChl-a) ⁻¹ h ⁻¹]	0,48		12,88	
α(C) [mg C (mg Chl-a) ⁻¹ L.I. ⁻¹ m ²]	23,226	83,6129032		
β(C) [mg C (mg Chl-a) ⁻¹ L.I. ⁻¹ m ²]	-1,710	-6,15483871		
ΣP(model) [mg O ₂ m ⁻² h ⁻¹]	7,12			
ΣP(calculated) [mg O ₂ m ⁻² h ⁻¹]	6,85			

fizient für die Lichthemmung eingeführt werden (PLATT et al. 1980).

Temperatur

Der Prozess der photosynthetischen Kohlenstoff-Fixierung wird enzymatisch kontrolliert, ist daher Temperatur-abhängig und lässt sich mittels der Arrhenius-Gleichung beschreiben (LI 1980). Daraus lassen Konstanten für Intervalle von 10 °C ableiten. Diese werden meist mit Q₁₀ bezeichnet und beschreiben den Temperatureffekt, welcher allerdings über einen weiteren Temperaturbereich nicht linear ist. Bei hohen oder sehr niedrigen Temperaturen kommt es zu einer Verringerung der Aktivität. BUTTERWICK et al. (2005) konnten zeigen, dass hier die Funktion von BÉLEHRÁDEK eine bessere Anpassung erlaubt.

Von den photosynthetischen Parametern ist P_m^{*} am stärksten abhängig von der Temperatur. Über 50 % der jahreszeitlichen Varianz dieses Parameters erklären sich aus der Temperatur (GEIDER & OSBORNE 1993). Bei einer abrupten Änderung der Temperatur um 10 °C sollte sich die maximale Photosynthese bei Lichtsättigung um den Faktor zwei ändern.

Hingegen ist der Anfangsanstieg α^{*} der P-E Kurve nur in einem sehr geringen Ausmaß von der Temperatur abhängig. Daraus kann abgeleitet werden, dass die Absorption der Strahlung und die primäre Ladungstrennung im Bereich der Lichtlimitation bestimmender sind als Elektronentransport zwischen den Systemen (FALKOWSKI & RAVEN (1997). Unklar bleibt, ob dadurch auch der maximale photosynthetische Ertrag (Φ_m) abhängig von der Temperatur sein könnte. Die Anpassung von Organismen an ein anderes Temperaturniveau verursacht zahlreiche zellinterne Modifikationen, wie etwa Änderungen der relativen Anteile verschiedener Zellbestandteile, was wiederum die Photosyntheserate in mannigfacher Weise beeinflusst. Hervorzuheben ist hier besonders die Verringerung des Chl-a : C Verhältnisses und des Chl-a Gehalts der Zellen bei niedrigen Temperaturen. Gleichzeitig steigt die Aktivität der photosynthetischen Enzyme (GEIDER & OSBORNE 1993).

Nährstoffe

Makro- und Mikro-Nährstoffe im weitesten Sinn sind die Basis für alles Wachstum und damit auch die Grundlage für

Tab. 6: Produktion, Biomasse und Chlorophyll-a des Phytoplanktons für verschiedene trophische Kategorien (aus WETZEL 2001 nach LIKENS 1975, verändert).

Trophieniveau	Produktion [mg C m ⁻² Tag ⁻¹]	Biomasse [mg C m ⁻³]	Chlorophyll-a [mg Chl-a m ⁻³]	Dominante Algengruppen
Ultra-Oligotroph	< 50	< 50	0,01-0,5	Chrysophyceae
Oligotroph	50-300	10-100	0,3-3,0	Cryptophyceae Bacillariophyceae
Mesotroph	250-1000	100-300	2-15	Dinophyceae
Eutroph	600-2500	250-600	15-30	Cyanobakteria
Hypertroph	> 2500	>600	> 30	Chlorophyceae Euglenophyceae
Dystroph	< 50-500	< 50-200	0,1-10	

Photosynthese und Primärproduktion, woraus sich letztlich die **Trophieklassen** von Gewässer-Ökosystemen ableiten lassen (Tab. 6).

Art und Quantität der Nährelemente beeinflusst die Photosynthese in mehrfacher Weise. So benötigt etwa die Assimilation von Nitrat bzw. Ammonium unterschiedlich viel Energie, was sich in unterschiedlichen Photosynthese-Quotienten niederschlägt. Wird Ammonium assimiliert so liegt der PQ bei 1,1 mol O₂ [mol CO₂]⁻¹, wird hingegen Nitrat aufgenommen so steigt er auf 1,4 (LAWS 1991). Wachstum von Algenzellen auf Nitratbasis benötigt also mehr photosynthetische Energie (~ 25 %) als Wachstum bei ausreichender Versorgung mit Ammonium.

Wenn Phosphor oder Stickstoff nur in geringen Mengen zur Verfügung stehen, also das Wachstum limitieren, verringert sich im Allgemeinen das Verhältnis Chlorophyll-a zu Kohlenstoff (Chl-a : C) linear mit abnehmenden Wachstumsraten. Daher nimmt auch die Kohlenstoff-spezifische, lichtgesättigte Photosynthese (P_m^C) bei Nährstoff-limitiertem Wachstum linear ab, hingegen fällt P_m^{*} erst dann stark ab, wenn das Wachstum (μ) gegen Null geht. Die Photosyntheseraten bei Lichtlimitation sind deutlich weniger von den Nährstoffverhältnissen beeinflusst als die Raten bei Lichtsättigung. Nach GEIDER & OSBORNE (1993) ist in P-limitierten Chemostat-Kulturen der Anfangsanstieg der P-E Kurven unabhängig von der Wachstumsrate. Je nach taxonomische Stellung der untersuchten Algen beeinflussen Art und Dauer der Limitation den intrazellulären Enzympool, die Effizienz der Lichtausnutzung und den Ertrag der Photosynthese in verschiedenster Weise.

Abschließend und zusammenfassend sei darauf hingewiesen, dass Licht, Temperatur und Nährstoffe ständig in unterschiedlichen Kombinationen einwirken. Die Auswirkungen mehrerer Außenfaktoren lassen sich daher letztlich nur über ein komplexes, kombiniertes und dynamisches Modell der Photoakklimation beschreiben. Ansätze dazu finden sich z.B. bei GEIDER et al. (1998), GEIDER & MACINTYRE (2002) und RAVEN & GEIDER (2003).

7 Photosynthetische Profile

Weltweit wurden bisher vermutlich mehrere Tausend Primärproduktionsmessungen in verschiedenen Gewässerökosystemen ausgeführt, die meisten davon wohl in den unter-

schiedlichsten Seetypen aller Breitengrade, Höhenlagen und Klimate. Vertikalprofile von Seen unterschiedlicher Regionen variieren in den absoluten Photosyntheseraten von etwa 0,1 bis über 1000 mg C m⁻³ h⁻¹ (Abb. 8a), was um mindestens eine Größenordnung mehr ist als im Meer (vgl. Abb. 9.5. in FALKOWSKI & RAVEN 1997). Dieser Befund ist nicht überraschend reicht doch die Spannweite von extrem Nährstoff armen (ultra-oligotrophen) bis zu stark überdüngten (hypertrophen) Gewässern einerseits, von extremen Flachseen (< 2 m) bis zu sehr tiefen Seen (> 100 m) andererseits. Entsprechend groß ist auch die Variationsbreite der durchschnittlichen täglichen Primärproduktion in der Wassersäule, welche von weniger als 50 mg C m⁻² Tag⁻¹ bis über 2500 mg C m⁻² Tag⁻¹ reicht (Tab. 6).

Die Hauptursache für die große Bandbreite der Photosyntheseraten ist in der Verteilung und Menge photoautotropher Biomasse zu suchen. Vereinfacht ausgedrückt, bestimmt die Dichte der photosynthetischen Organismen unter allen Strahlungsbedingungen den Elektronenfluss und steht in kausalem Zusammenhang mit der Konzentration an Pigmenten pro Volumeneinheit. Eine Normierung der Photosyntheseraten auf Chlorophyll-a als universelles Pigment aller Algenklassen sollte daher die Variabilität der Ergebnisse aus Abbildung 8a reduzieren. Normiert man gleichzeitig auf optische Tiefe, so ergeben sich die in Abbildung 8b dargestellten Tiefenprofile. Die Bandbreite der chlorophyll-spezifischen Photosyntheseraten ist mit 1-10 mg C mg Chl-a⁻¹ h⁻¹ deutlich niedriger als die Variabilität der absoluten Größen und entspricht weitgehend den Verhältnissen im marinen Bereich. Aus Abbildung 8b ergibt sich weiter, dass auch unterhalb der 1 % Lichttiefe noch Assimilation möglich ist. Deshalb steht auch die tägliche Produktion in der Wassersäule (ΣΣP) in tropischen und temperierten Seen in direkter Beziehung zur Biomasse in der Wassersäule ΣB(z_{en}) wie LEMOALLE (1981) zeigen konnte. Dieser Zusammenhang wiederum stellte eine der Grundlagen für die Fernerkundung von Flugzeugen und Satelliten dar (BEHRENFELD & FALKOWSKI 1997a).

Andere Profiltypen

Voraussetzung für ein reguläres „Standardprofil“ (Abb. 5) ist die turbulente Durchmischung der euphotischen Zone und damit das Fehlen größerer Temperatur-, Biomasse- oder Nährstoffgradienten, was in großen Seen; Flachseen und

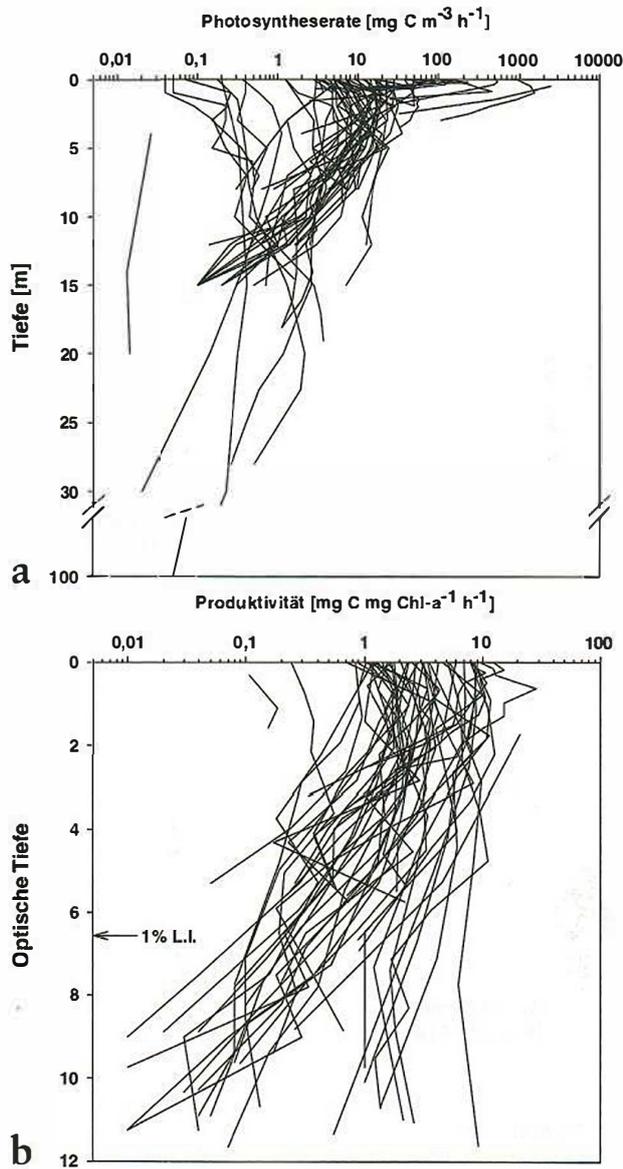


Abb. 8: Hundert Tiefenprofile der planktischen Photosynthese aus verschiedenen Seen der Erde zusammengestellt von DOKULLI (Original, Quellenangaben beim Autor). Oben: Absolute Photosyntheseraten in $\text{mg C m}^{-3} \text{h}^{-1}$ gegen absolute Tiefen. Unten: Chlorophyll-spezifische Produktivität im $\text{mg C mg Chl-a}^{-1} \text{h}^{-1}$ gegen optische Tiefe (zur Berechnung der optischen Tiefe vgl. den Text).

Flüssen häufig der Fall ist. Als Haupt-Einflussfaktoren bleiben dann der Strahlungsgradient im Vertikalprofil und die aktuelle Wassertemperatur. Andere, abweichende Profilformen sind in Binnengewässern häufig. Sie werden durch hohe Konzentrationen an Biomasse in bestimmten Schichten, Artenzusammensetzung, das Strahlungsfeld unter Wasser, den Gewässertyp oder Kombinationen dieser Einflussgrößen hervorgerufen.

Im Epilimnion können zwei oder mehrere Produktionsmaxima auftreten oder es ergibt sich ein unregelmäßiger Kurven-

verlauf in einem Großteil des Vertikalprofils (Abb. 9). Zahlreiche weitere Beispiele dazu finden sich u.a. in ELSTER (1965), FINDENEGG (1965a,b) und RODHE (1965). Ein weiteres Problem stellen metalimnetische Tiefenmaxima dar, die sowohl in holomiktischen Seen während der Sommerstagnation (Abb. 9) als auch ganzjährig in meromiktischen Seen auftreten (Abb. 10). Oft bestehen diese Tiefenmaxima hauptsächlich aus der Cyanobakterie *Planktothrix rubescens*, es gibt aber auch Maxima, die vom Picoplankton $< 2 \mu\text{m}$ gebildet werden. In meromiktischen Seen können nahe der Sauerstoffgrenze photosynthetisch Bakterien hinzu treten, welche zusammen mit dem Phytoplankton kleinräumige Schichtungen aufbauen (Höllerersee in Abb. 10). In Hochgebirgsseen wird das Maximum der Photosynthese häufig in tiefere Wasserschichten, oft knapp über Grund verlegt (Abb. 11). Ursachen ist hier die starke und tief ins Gewässer eindringende UV-Strahlung. Bei tieferen Seen kann es zu starken Schwerpunktverlagerungen des Photosynthese-Maximums als Folge der Wanderung aktiv beweglicher Phytoplankter in Abhängigkeit von der Einstrahlung kommen (Vorderer Finstertaler See, in Abb. 11).

Derartige Profile erschweren eine mathematische Formulierung des Photosyntheseprofils und machen eine P-E Auswertung schwierig bis unmöglich.

Primärproduktionsmodelle

Entscheidend für das nächst-höhere trophische Niveau ist die Menge des durch Photosynthese in der euphotischen Zone gebundenen Kohlenstoffs, also die täglichen Netto-Produktion in der Wassersäule. Dazu ist zunächst eine Integration des Photosyntheseprofils über die Tiefe notwendig. Bereits TALLING (1957a) konnte zeigen, dass unter homogenen Bedingungen und unter Vernachlässigung der Oberflächenhemmung dieses Integral angenähert werden kann durch ein Rechteck mit den Seiten Produktionsmaximum, P_m und der Tiefe der halben Lichtsättigung, $0,5 E_K$ (Abb. 5). Berechnet man die Halbwerttiefe aus dem Lambert-Beer'schen Gesetz, so ergibt sich nach Einsetzen und Umformen daraus die tiefenintegrierte Photosynthese unter dem Quadratmeter ΣP :

$$(26) \quad \Sigma P = \frac{P_m}{k} \ln \left(\frac{E_0}{0,5 E_K} \right)$$

Wird ΣP aus einer 24-Stunden-Inkubation bzw. aus der Summation mehrerer kürzerer über den Tag verteilter Expositionen berechnet, so gibt das Ergebnis unmittelbar die Netto-Tagesproduktion wieder. Bei kürzeren Zeiten wird ΣP üblicherweise pro Stunde angegeben und muss danach auf den Tag extrapoliert werden. Auch dafür steht eine Reihe von Berechnungsarten zur Verfügung. Im einfachsten Fall wird angenommen, dass die Photosynthese linear von der Lichtintensität abhängt. Die Tagesproduktion lässt sich dann aus dem Verhältnis der Einstrahlung während der Inkubation, E_0 zur gesamten Tageseinstrahlung, ΣE_0 berechnen:

$$(27) \quad \Sigma \Sigma P = \Sigma P \frac{\Sigma E_0}{E_0}$$

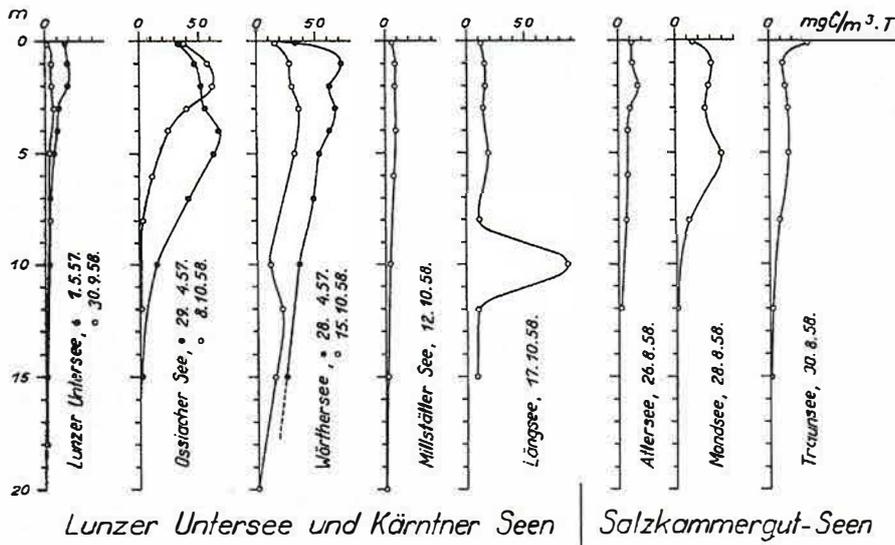


Abb. 9:
Tiefenprofile der Photosyntheseraten unterschiedlicher Form in österreichischen Seen verschiedenen Trophiegrades und Mischungstyps (Original aus FINDENEGG 1959).

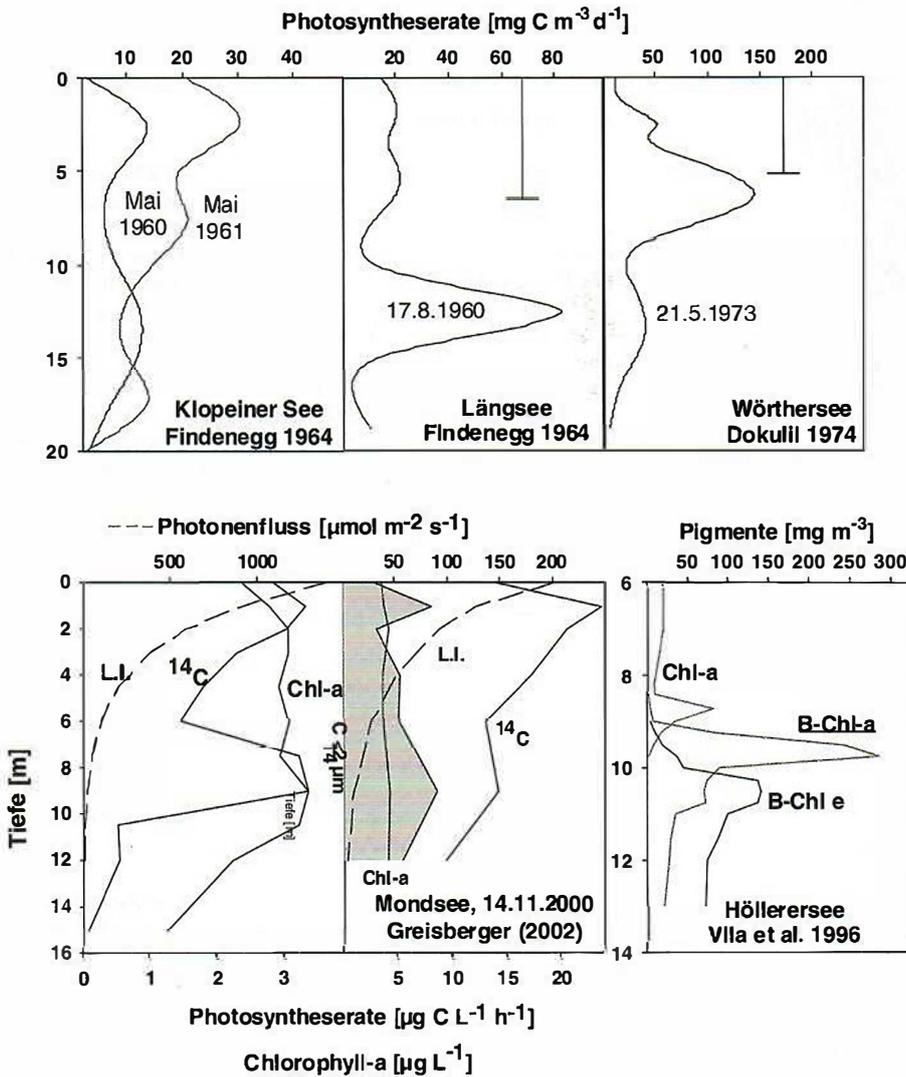


Abb. 10:
Besondere Formen von photosynthetischen Tiefenprofilen in tiefen geschichteten Seen. Oben für drei meromiktische Seen in Kärnten, Österreich (nach FINDENEGG 1964 und DOKULII 1974, verändert). Unten: Metalimnetisches Produktionsmaximum im Mondsee, Österreich (KAIBLINGER, Original), Anteil de Picoplanktons an der gesamten Photosynthese im Mondsee nach GREISBERGER (2002) und Schichtung photosynthetischer Bakterien im Höllerersee als Konzentration spezifischer Chlorophylle nach VILA et al. (1996).

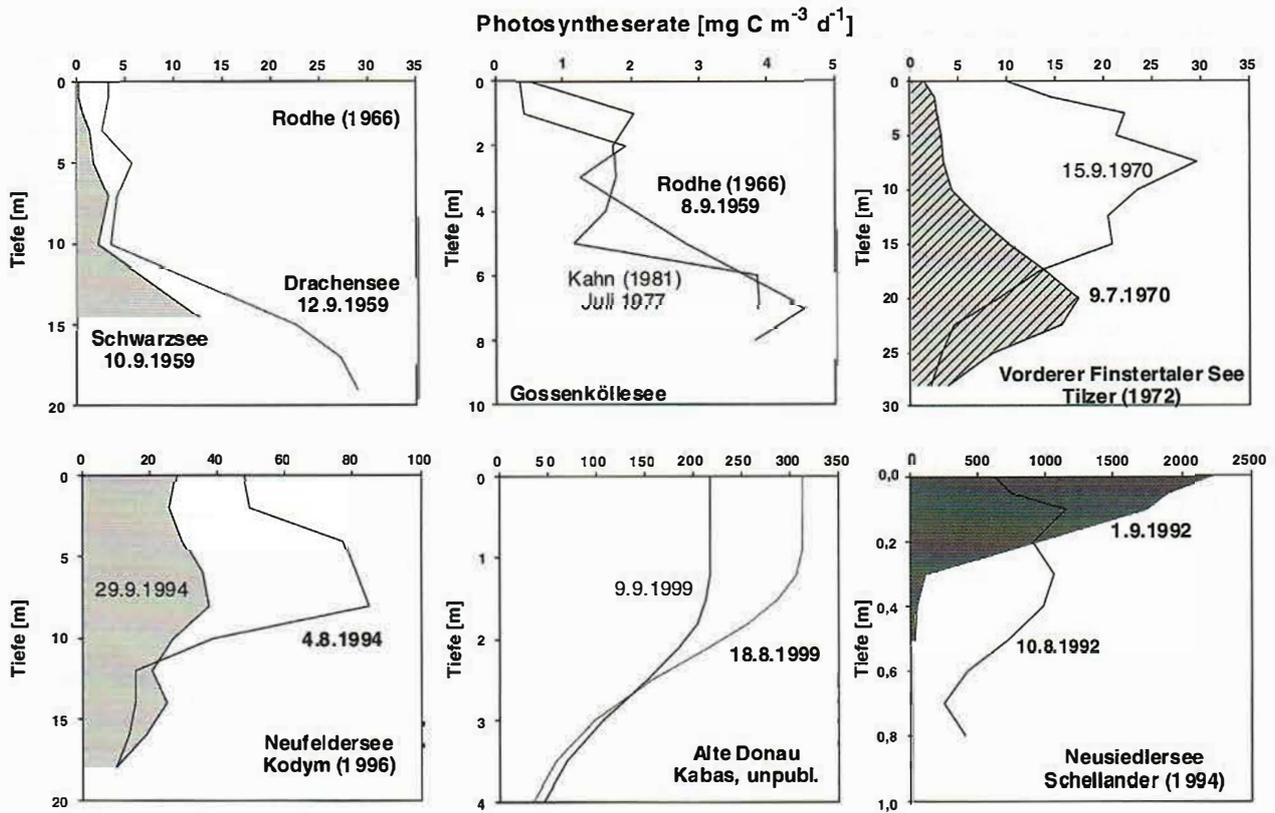


Abb. 11: Photosynthetische Tiefenprofile in Hochgebirgsseen und flachen Niederungsseen. Oben für vier hochgelegenen Seen in Tirol, Österreich nach RODHE et al. (1966), KAHN (1981) und TILZER (1972). Unten für einen geschichteten Abgrabungssee, den Neufeldersee in Österreich (KODYM 1996), für die Alte Donau in Wien als Modellrechnung nach KABAS (2004) sowie für den extrem flachen und trüben Neusiedlersee an der Grenze zu Ungarn aus SCHELLANDER (1994).

Da aber tatsächlich das Tiefenintegral der Photosynthese nicht-linear von der Lichtintensität abhängt solange $E_0 > E_k$ ist, ist die Integration über die Zeit nicht trivial. Eine relativ einfache Lösung entwickelte TALLING (1957a) aus Gleichung (26), indem er das Konzept der Licht-Teilungsstunden (light-division hours, L.D.H.) einführte. Er behandelt dabei das absolute Strahlungsintegral so, als würde eine mittlere Intensität E_0 über die Tageslänge Δ eingestrahlt. Das Verhältnis zu E_k wird sodann in optische Tiefe (siehe oben) umgerechnet. Das Tagesintegral berechnet sich danach analog zu (27) aus

$$(28) \quad \sum \sum P = \frac{P_m \ln 2}{k} \ln \left(\frac{E_0}{E_k} \right) \times \Delta \times 0,9$$

Der Faktor 0,9 stellt einen Erfahrungswert zur Korrektur dar. Auch diese Gleichung gilt nur solange $E_0 > E_k$ ist und sowohl k als auch E_k keinen wesentlichen Tagesschwankungen unterworfen sind. Komplexere Berechnungen finden sich in PATTEN (1968) und VOLLENWEIDER (1968, 1970). Im Laufe der Jahre wurden zahlreiche unterschiedliche mathematische Modelle vorgeschlagen und für verschiedene Fragestellungen benutzt. Eine Klassifikation der verschiedenen Modelle zur Berechnung der täglichen Primärproduktion (NPP) haben BEHRENFELD & FALKOWSKI (1997b) versucht.

Bei inhomogenen Bedingungen, niedrigen Lichtintensitäten ($E_0 < E_k$) oder unregelmäßigen Profiltypen sind mathematische Modelle oft nicht anwendbar. Es bleibt dann nur die direkte Integration des Tiefenprofils bzw. der Tages-Strahlungskurve durch Planimetrie oder die näherungsweise Berechnung über die Trapezformel. Zur Bestimmung der Tagesraten bietet sich auch eine Summation mehrerer über den Tag verteilter Inkubationen an (z.B. GÄCHTER 1972, DOKULIL 1984) oder aber eine einzige Exposition über 24 Stunden (vgl. dazu aber VOLLENWEIDER & NAUWERCK 1961, DRING & JEWSON 1982).

8 Primärproduktion in Binnengewässern

Basis des Wachstums photoautotropher Organismen ist deren Netto-Produktion. Damit steuert die Photosynthese auch die unter gegebenen Nährstoffbedingungen erzielbare Biomasse (Tabelle 6). Mit zunehmender Nährstoffversorgung nimmt die Algendichte im Pelagial zu, was zu einer Verminderung der Eindringtiefe des Lichtes führt. Daraus ergeben sich trophietypische Vertikalprofile der planktischen Primärproduktion (Abb. 12). Über die Tagesproduktion in der Wassersäule, die Biomasse bzw. die Menge an Chlorophyll-a lassen sich trophische Niveaus für Seen definieren (Tab. 6).

Aufwuchsalgen und höhere Wasserpflanzen können in manchen Gewässertypen einen erheblichen Anteil der Produktivität des Gewässers ausmachen. In kleineren Fließgewässern stellen die benthischen Algen, meist auf festem Substrat, die Primärproduzenten schlechthin dar. Je nach Nährstoffgehalt werden erhebliche Tagesproduktionen pro Quadratmeter erreicht (Tabelle 7). Nur in größeren Flüssen gewinnt das Potamoplankton an Bedeutung (HOLST & DOKULIL 1987, DOKULIL 1990). Die höchsten Tagesproduktionen und die größte Spannweite weisen in Seen die Algen an Wasserpflanzen, das Epiphyton auf (Tabelle 7). In manchen Fällen sind die Algenüberzüge auf dem Sediment und auf festem Substrat von größerer Bedeutung, vor allem weil sie gute Indikatoren der Wasserqualität darstellen (DOKULIL et al. 1997, SCHAGERL & DONABAUM, 1998).

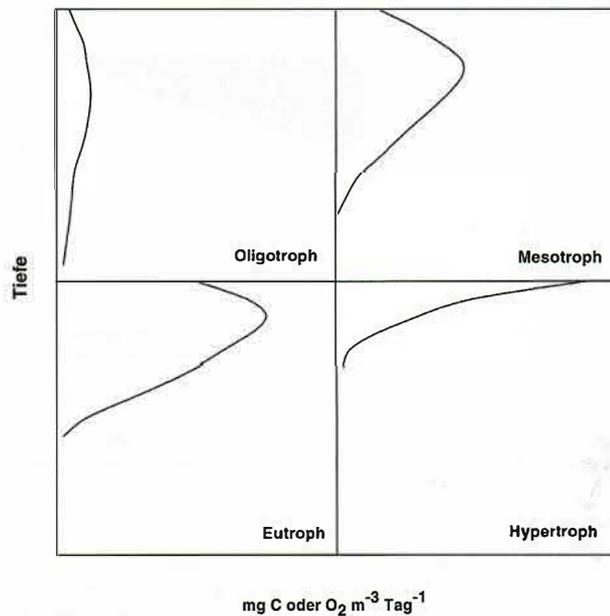


Abb. 12: Schematische „Standard“-Tiefenprofile der planktischen Primärproduktion für die trophischen Niveaus oligo-, meso-, eu- und hypertroph.

Die bei weitem größte Trockenmasseproduktion pro Quadratmeter und Jahr weisen die emersen Wasserpflanzen in Seen und Flüssen auf (Tabelle 8). Dazu gehören Schilfgürtel wie die im Donaudelta oder am Neusiedler See (Tabelle 9) aber auch tropische Papyrus- und Seggengürtel, sowie schwimmende Wiesen im Amazonas (TALLING & LEMOALLE 1998). Submerse Makrophyten haben auch unter nährstoffreichen Bedingungen vergleichsweise geringe Produktionsraten. Eine Ausnahme bildet die frei schwimmende Pflanze *Eichhornia*, die wegen ihrer hohen Produktion in vielen Ländern zum Problem wurde (DENNY 1985).

Ein Vergleich der mittleren Nettoproduktion verschiedener Primärproduzenten ist beispielhaft für einen gering produktiven Flachsee gemäßigt Breiten in Tabelle 9 wiedergegeben. Den größten Anteil an der gesamten Produktion des Neusiedlersees hat das Schilf *Phragmites australis* mit etwa 83 %. Dahinter folgen gleichauf das Phytoplankton des offenen Sees und die Schwimmpflanze *Utricularia* spp. mit je 7 %. Alle anderen Komponenten sind bei dieser Betrachtung

Tab. 7: Nettoproduktion von Aufwuchsalgen (*Periphyton*) in Seen und Fließgewässern verschiedener Klimate (nach WETZEL 2001; verändert, vereinfacht, kombiniert und teilweise umgerechnet).

Habitattyp	Mittlere Nettoproduktion [mg C m ⁻² Tag ⁻¹]
Aufwuchsalgen (<i>Periphyton</i>) in Seen:	
An Pflanzen (<i>Epiphyton</i>)	20-6000
Am Sediment (<i>Epipelton</i>)	0,5-468
Auf festem Substrat (<i>Epilithon</i>)	25-700
Benthische Algen in Fließgewässern	0,7-2200

Tab. 8: Produktionsraten von Makrophyten; TM = Trockenmasse (aus WETZEL 2001, verändert).

Pflanzentyp	Produktionsrate [g TM m ⁻² Jahr ⁻¹]
SEEN	
Emerse Wasserpflanzen (<i>Helophyten</i>)	1000-10.000
Schwimblattpflanzen mit Wurzeln	100-560
Frei schwimmende Pflanzen (<i>Pleustophyten</i>)	
Lemnaceae	300
<i>Eichhornia</i>	4000-5000
Submerse Makrophyten	
Nährstoffarm	5-385
Nährstoffreich	200-1500
Moose (<i>Bryophyten</i>)	40-400
FLÜSSE	
Temperierte Flüsse	
Emerse Wasserpflanzen	320-3.00
Submerse Makrophyten	8-400
Submerse, verunreinigt	1160
Tropische Flüsse	
Amazonas, „Schwimmende Wiesen“	2430-4050

Tab. 9: Mittlere Netto-Jahresprimärproduktion des Phytoplanktons, der Litoralalgen und der Makrophyten in einem Flachsee, Neusiedlersee Österreich (Nach KHONDKER & DOKULIL 1988).

Komponente	Jahresmittel [mg C m ⁻² Tag ⁻¹]	%	Anmerkung zum Neusiedlersee
Phytoplankton (offener See)	235	7,10	1,3 m mittlere Tiefe
Phytoplankton (Litoral, Schilfgürtel)	20	0,60	Fläche ~ 320 km ² (ca. 60 % <i>Phragmites</i> - Schilfgürtel)
Epiphytische Algen (auf Schilf)	11,6	0,35	
Epipelische Algen (auf dem Sediment)	50	1,51	
Submerse Makrophyten	12	0,36	
Pleustophyten (<i>Utricularia</i> spp.)	242	7,32	
Helophyten (<i>Phragmites australis</i>)	2740	82,75	

Tab. 10: Bereich der Netto-Primärproduktion in Gewässer-Ökosystemen verschiedener klimatischer Regionen im Durchschnitt pro Tag und als mittlere Jahresproduktion (nach LIKENS 1975, verändert und ergänzt JUNK 1997, DOKULIL 2004).

Ökosystem	mg C m ⁻² Tag ⁻¹	g C m ⁻² Jahr ⁻¹
Tropische Seen	100 - 7600	30 - 2500
Temperierte Seen	5 - 3600	2 - 950
Arktische Seen	1 - 170	< 1 - 35
Antarktische Seen	1 - 35	1 - 10
Alpine Seen	1 - 900	< 1 - 250
Temperierte Flüsse	< 1 - 3000	< 1 - 650
Tropische Flüsse	< 1 - 24.000	1 - 9000

unwesentlich. Rechnet man die Helo- und Pleustophyten sowie die Submersen weg und beschränkt sich auf die Algen-gemeinschaften, so stammt der größte Anteil der Produktion (74 %) vom Phytoplankton des offenen Sees. Von den verbleibenden 26 % werden fast 16 % von den epipelischen Algen geliefert.

Eine globale Betrachtungsweise der Produktivität von Binnengewässer-Ökosystemen verschiedener klimatischer Zonen ergibt die in Tabelle 10 wiedergegebenen Bereiche. Alle Ergebnisse werden als Netto-Aufnahmeraten des Kohlenstoffs dargestellt, weil dieser Parameter am besten die für andere, heterotrophe Organismen zur Verfügung stehende Energie abbildet. Zur Umrechnung der Produktionsangaben aus verschiedenen Methoden wurden angenommen, dass die ¹⁴C Methode Nettowerte liefert, der PQ im Mittel bei 1,15 liegt, der Kohlenstoffgehalt im Trockengewicht generell 50 % beträgt und die Atmung im Durchschnitt 40% der Bruttoproduktion ausmacht (LIKENS 1975).

Die niedrigsten und höchsten Werte jedes Bereiches repräsentieren jeweils relativ unproduktive beziehungsweise produktive (oligotrophe bzw. eutrophe) Verhältnisse (vgl. Tabelle 6). Allerdings kann ein hochproduktives Gewässer einer Zone weniger produzieren als ein gering produktives in einer anderen Region.

Fließgewässer haben häufig eine sehr geringe autochthone Produktion, weil Bäche stark beschattet und Flüsse stark getrübt sein können. Daraus resultieren Produktionsraten von unter 1 mg C m⁻² Tag⁻¹. Andererseits können Flüsse auch hoch produktiv sein, wenn sie entsprechende Nährstoffmengen enthalten. Sie zählen damit zu den höchst produktiven Ökosystemen der Welt (JUNK 1997). Die Jahresproduktion Arktischer und Antarktischer Seen bleibt hinter anderen Ökosystemen weit zurück. Ursachen dafür sind die kurze Wachstumsperiode, die lange Eisbedeckung sowie der geringe oder verzögerte Eintrag von Nährstoffen aus dem Einzugsgebiet. Ähnliche Verhältnisse finden sich in Hochalpinen Seen, während die Produktion in alpinen Seen tieferer Lagen je nach Nährstoffversorgung sehr variabel sein kann (TEUBNER & DOKULIL 2002, DOKULIL 2004). Tropische Seen sind hochproduktiv, da meist ausreichende Nährstoffmengen zur Verfügung stehen. Seit langem ist bekannt, dass flache tropische Kleingewässer, Reisfelder und Salzseen zu den höchstproduktiven Systemen der Welt gehören. Für einen Salzsee

in Australien werden sogar Höchstwerte um 17,5 g C m⁻² Tag⁻¹ angegeben (HAMMER 1970).

Globale Primärproduktion der Binnengewässer

Die globale Primärproduktion der Binnengewässer lässt sich nur größenordnungsmäßig schätzen, wie das bereits LIKENS (1975) versucht hat. MEYBECK (1995) gibt die Gesamtfläche aller Seen der Welt an mit $2,8 \times 10^6$ km². Eine mittlere Produktivität ist wegen der großen Spannweite nur äußerst schwer anzugeben. Berücksichtigt man, dass circa 31 % des Binnenwassers in wenigen Seen gebunden ist (Baikal, Grosse Nordamerikanische Seen) und bezieht man Makrophyten und Periphyton mit ein, so sind 400 g C m⁻² Jahr⁻¹ ein guter Schätzwert. Danach beliefe sich die gesamte Nettoproduktion auf etwas über 1×10^9 Tonnen Kohlenstoff bzw. 2×10^9 Tonnen Trockengewicht in Seen. Feuchtgebiete nehmen nach SHIKLOMANOV (1993) eine Fläche von etwa $2,7 \times 10^6$ km² ein. Nimmt man die mittlere Nettoproduktion zu 1500 g C m⁻² Jahr⁻¹ an, so ergibt sich daraus 4×10^9 Tonnen Kohlenstoff bzw. 8×10^9 Trockengewicht. Ohne Berücksichtigung der Flüsse, für die Angaben schwierig bis unmöglich sind, beläuft sich also die gesamte Primärproduktion in Binnengewässern auf etwa 5 Pg C pro Jahr, das sind 10 % der Produktion in den Weltmeeren, die aus Fernerkundungsdaten auf um die 50 Pg C pro Jahr geschätzt wird (BEHRENFELD et al. 2002).

5 Literatur

- AALDERINK, R.H., JOVIN, R. (1997): Estimation of the photosynthesis/irradiance (P/I) curve parameters from light and dark bottle experiments. – *J. Plankton Res.* 19, 1713-1742.
- BABIN, M., GAGNON, R., MOREL, A. (1994): An incubator designed for extensive and sensitive measurements of phytoplankton photosynthetic parameters. – *Limnol. Oceanogr.* 39, 694-702.
- BANSE, K. (1993): On the dark bottle in the ¹⁴C method for measuring marine phytoplankton production. – *ICES mar. Sci. Symp.* 197, 132-140.
- BARBER, R.T., HILTING, A.K. (2002): History of the study of plankton productivity. – In: WILLIAMS, P.J. LE B., THOMAS, D.N., REYNOLDS, C.S. (eds.), *Phytoplankton productivity. Carbon assimilation in marine and freshwater ecosystems*, Blackwell, Oxford, 16-43.
- BEHRENFELD, M.J., ESAIAS, W.E., TURPIE, K.R. (2002): Assessment of primary production at the global scale. – In: WILLIAMS, P.J. LE B., THOMAS, D.N., REYNOLDS, C.S. (eds.), *Phytoplankton productivity: Carbon assimilation in marine and freshwater ecosystems*, Blackwell, Oxford, 156-186.
- BEHRENFELD, M.J., FALKOWSKI, P.G. (1997a): Photosynthetic rates derived from satellite-based chlorophyll concentrations. – *Limnol. Oceanogr.* 42, 1-20.
- BEHRENFELD, M.J., FALKOWSKI, P.G. (1997b): A consumer's guide to phytoplankton primary productivity models. – *Limnol. Oceanogr.* 42, 1479-1491.
- BRUJEWICZ, S.W. (1936): Estimation of the organic matter production in the sea (Caspian Sea). – *Acad. Sci. USSR Moscow*, 281 – 300.
- BUTTERWICK, C., HEANEY, S.I., TALLING, J.F. (2005): Diversity in the influence of temperature on the growth rates of freshwater algae, and its ecological relevance. – *Freshwater Biology* 50, 291-300.
- CARACO, N.F., COLE, J.J., LIKENS, G.F. (1992): New and recycled primary production in an oligotrophic lake: Insights for summer phosphorus dynamics. – *Limnol. Oceanogr.* 37, 590-602.
- CARPENTER, J.H. (1965): The Chesapeake Bay Institute technique for the Winkler dissolved oxygen method. – *Limnol. Oceanogr.* 10, 141-143.

- CULBERSON, C.H., HUANG, S. (1987): Automated amperometric oxygen titration. – *Deep Sea Res.* 34, 875-880.
- DAVIES, J.-M., HESSLER, R.H., KELLY, C.A., HECKY, R.E. (2003): PCO_2 method for measuring photosynthesis and respiration in freshwater lakes. – *J. Plankton Res.* 25, 385-393.
- DENNY, P. (1985): The ecology and management of African wetland vegetation. A botanical account of African swamps and shallow waterbodies. – Junk Publ., Dordrecht, 344pp.
- DESCY J.-P., HIGGINS H.W., MACKEY D.J., HURLEY J.P. & T.M. FROST (2000): Pigment ratios and phytoplankton assessment in Northern Wisconsin lakes. – *Journal of Phycology* 36, 274-286.
- DOKULIL, M. (1973): Phytoplankton, Primärproduktion und Bakterien im Längsee. – *Carinthia II*, 163, 337-344.
- DOKULIL, M. (1974): Phytoplankton, Primärproduktion und Bakterien im Wörthersee. – *Carinthia II* 164, 199-203.
- DOKULIL, M. (1984): Assessment of components controlling phytoplankton photosynthesis and bacterioplankton production in a shallow, alkaline, turbid lake (Neusiedlersee, Austria). – *Int. Rev. ges. Hydrobiol.* 69, 679-727.
- DOKULIL, M. (1990): Chlorophyllkonzentration und Primärproduktion der freien Fließstrecke der Donau östlich von Wien (Str. km 1934.0 – 1895.3). – *Limnologische Berichte der 28. Tagung der IAD Varna, Bulgarien. Wissenschaftliche Kurzreferate 2*: 127-131. Verlag Bul. Akad. Wiss., Sofia.
- DOKULIL, M. (2004): European alpine lakes. – In: O'SULLIVAN, P.E., REYNOLDS, C.S. (eds.), *The Lakes Handbook*, Vol. 2, 159-178, Blackwell Publ., Malden.
- DOKULIL, M., HAMMER, L., JEWSON, D.H. (1978): Vergleichende Untersuchungen zur Primärproduktion des Phytoplanktons im Neusiedlersee. O_2 , ^{14}C und Experimente mit künstlicher Zirkulation. – *Ber. Biol. Forsch. Inst. Burgenland* 29, 60-73.
- DOKULIL, M.T., HAMM, A., KOHL, J.-G. (2001): Ökologie und Schutz von Seen. – *Facultas UTB, Wien*, 499 S.
- DOKULIL, M.T., HOLST, I. (1990): Methods of biological sampling. Phytoplankton – photosynthesis. – In: HUMPECH, U.H., ELLIOTT, J.M. (eds.): *Methods of biological sampling in a large deep river – the Danube in Austria. Wasser und Abwasser 2/90*, 17-23.
- DOKULIL, M.T., MAYER, J. (1996): Population dynamics and photosynthetic rates of a *Cylindrospermopsis – Limnothrix* association in a highly eutrophic urban lake, Alte Donau, Vienna, Austria. – *Algol. Studies* 83, 179-195.
- DOKULIL, M.T., SCHMIDT, R., KOHLER S. (1997): Benthic diatom assemblages as indicators of water quality in an urban flood-water impoundment, Neue Donau, Vienna, Austria. – *Nova Hedwigia* 65: 273-283.
- DRING, M.J., JEWSON, D.H. (1982): What does ^{14}C uptake by phytoplankton really measure? A theoretical modelling approach. – *Proc. R. Soc. Lond. B214*, 351-368.
- DUBINSKY, Z., FALKOWSKI, P.G., POST, A.F., VAN HES, U.M. (1987): A system for measuring phytoplankton photosynthesis in a defined light field with an oxygen electrode. – *J. Plankton Res.* 9, 607-612.
- DUGDALE, R.C., GOERING, J.J. (1967): Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity. – *Limnol. Oceanogr.* 12, 19-206.
- ELSTER, H.J. (1965): Absolute and relative assimilation rates in relation to phytoplankton populations. – In: Goldman, C.R. (ed.), *Primary productivity in aquatic environments. Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 18 Suppl., 77-104. Univ. California Press, Berkeley.
- EMERSON, S., QUAY, P., STUMP, C., WILBUR, D., SCHUDLICH, R. (1993): Determining primary production from the mesoscale oxygen field. – *ICES mar. Sci. Symp.* 197, 196-206.
- EVANS, G.C. (1972): The quantitative analysis of plant growth. – 734 S., Blackwell, Oxford.
- FALKOWSKI, P.G., KOLBER, Z. (1993): Estimation of phytoplankton photosynthesis by active fluorescence. – *ICES Mar. Sci. Symp.* 197, 92-103.
- FALKOWSKI, P.G., RAVEN, J.A. (1997): *Aquatic photosynthesis*. – 375 S., Blackwell, Malden.
- FEE, E.J. (1969): A numerical model for the estimation of photosynthetic production, integrated over time and depth, in natural waters. – *Limnol. Oceanogr.* 14, 906-911.
- FIETZ, S. & A. NICKLISCH (2004): An HPLC analysis of the summer phytoplankton assemblage in Lake Baikal. – *Freshwater Biology*, 49, 332-345.
- FINDENEGG, I. (1959): Die Gewässer Österreichs. Ein limnologischer Überblick. – *Festschrift zum 14. Int. Limnologenkongress in Österreich. Biologische Station Lunz, Österreich.*
- FINDENEGG, I. (1964): Produktionsbiologische Planktonuntersuchungen an Ostalpenseen. – *Int. Rev. ges. Hydrobiol.* 49, 381-416.
- FINDENEGG, I. (1965a): Factors controlling primary productivity, especially with regard to water replenishment, stratification, and mixing. – In: GOLDMAN, C.R. (ed.), *Primary productivity in aquatic environments. Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 18 Suppl., 105-120. Univ. California Press, Berkeley.
- FINDENEGG, I. (1965b): Relationship between standing crop and primary productivity. – In: GOLDMAN, C.R. (ed.), *Primary productivity in aquatic environments. Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 18 Suppl., 271-290. Univ. California Press, Berkeley.
- FLYNN, K.J. (1988): The concept of 'primary production' in aquatic ecology. – *Limnol. Oceanogr.* 33, 1215-1216.
- FRANKLIN, L.A.; OSMOND, C.B., LARKUM, A.W.D. (2003): Photo-inhibition, UV-B and algal photosynthesis. – In: LARKUM, A.W.D., DOUGLAS, S.E., RAVEN, J.A. (eds.): *Photosynthesis in algae*, 351-384. Kluwer Acad. Publ., The Netherlands.
- FRIEDRICH, C.G. (1998): Physiology and genetics of sulfur-oxidizing bacteria. – *Adv. Microb. Physiol.* 39, 235-289.
- GAARDNER, T., GRAN, H.H. (1927): Investigations of the production of plankton in the Oslofjord. – *Rapp. Cons. Explor. Mer.* 42, 3-48.
- GÄCHTER, R. (1972): Die Bestimmung der Tagesraten der planktischen Primärproduktion – Modelle und in-situ-Messungen. – *Schweiz. Z. Hydrol.* 34, 211-244.
- GEIDER, R.J., MACINTYRE, H.L. (2002): Physiology and biochemistry of photosynthetic and algal carbon acquisition. – In: WILLIAMS, P.J. LE B., THOMAS, D.N., REYNOLDS, C.S. (eds.), *Phytoplankton productivity: Carbon assimilation in marine and freshwater ecosystems*, Blackwell Publ., Oxford, 44-77.
- GEIDER, R.J., MACINTYRE, H.L., KANA, T.M. (1998): A dynamic regulatory model of phytoplankton acclimation to light, nutrients and temperature. – *Limnol. Oceanogr.* 43, 679-694.
- GEIDER, R.J., OSBORNE, B.A. (1992): *Algal photosynthesis*. – 1. Aufl., 256 S., Chapman & Hall, New York.
- GERHARDT, V. & U. BODEMER (1999): Indirekte Biomassebestimmung des Phytoplanktons durch in-vivo Fluoreszenz. – In: TÜMPLING, W.v. und FRIEDRICH, G. (Hrsg.): *Methoden der biologischen Wasseruntersuchung*, Bd. 2: *Biologische Gewässeruntersuchung*, Jena 1999, 375-398.
- GERHARDT, V. & U. BODEMER (2000): Delayed fluorescence excitation spectroscopy: a method for determining phytoplankton composition. – *Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol.* 55, 101-120.
- GERVAIS, F., HINTZE, T., BEHRENDT, H. (1999): An incubator for the simulation of a fluctuating light climate in studies of plankton primary productivity. – *Int. Rev. ges. Hydrobiol.* 84, 49-60.
- GESSNER, F. (1959): *Hydrobotanik, Die physiologischen Grundalgen der Pflanzenverbreitung im Wasser. II. Stoffhaushalt*. – 704 S., VEB, Berlin.
- GOLDSBOROUGH, L.G. & ROBINSON, G.G.C. (1996): Pattern in Wetlands. – In: STEVENSON, R.J., BOTHWELL, M.L., LOWE, R.L. (1996): *Algal Ecology. Freshwater benthic ecosystems*, 77-117, Academic Press, San Diego.
- GREISBERGER, S. (2002): *Picoplankton im Mondsee: Abundanz, Biomasse und Primärproduktion*. – Diplomarbeit Univ. Salzburg, 54 S.
- HAMMER, U.T. (1970): Primary production in saline lakes. – *Austral. Soc. Limnol. Bull.* 3, 20.

- HARRIS, G.P. (1978): Photosynthesis, productivity and growth: The physiological ecology of phytoplankton. – Arch Hydrobiol. Beih. (Ergebn. Limnol.) 10, 1–171.
- HÄSE, C. (1996): Die Vorhersage der Produktivität des Phytoplanktons im Bodensee unter Berücksichtigung der Temperatur sowie der spektralen Zusammensetzung des Unterwasser-Strahlungsfeldes. – Konstanzer Dissertationen 514, 1–182, Hartung-Gorre Verlag.
- HILL, W. (1996): Effects of Light. – In: Stevenson, R.J., Bothwell, M.L., Lowe, R.L. (1996): Algal Ecology. Freshwater benthic ecosystems, 131–148, Academic Press, San Diego.
- HOFFMANN, P. (1987): Photosynthese. – 428 S., Akademie Verlag, Berlin.
- HOFSLAGARE, O., SAMUELSSON, G., HÄLLGREN, J.E., PEJRYD, C., SJOBERG, S. (1985): A comparison between three methods of measuring photosynthetic uptake of inorganic carbon in algae. – Photosynthetica 19, 578–585.
- HOLST, I., DOKULIL, M.T. (1987): Die steuernden Faktoren der planktischen Primärproduktion im Stauraum Altenwörth an der Donau in Österreich. – 26. Arbeitstagung der IAD, Passau 1987, 133–137. BA Gewässerkunde Koblenz, BRD.
- IWAKUMA, T., YASUNO, M. (1983): A comparison of several mathematical equations describing photosynthesis-light curve for natural phytoplankton populations. – Arch. Hydrobiol. 97, 208–26.
- JANAUER, G.A. (2001): Makrophyten. – In: DOKULIL, M.T., HAMM, A., KOHL, J.-G. (2001): Ökologie und Schutz von Seen. S. 121–132., Facultas UTB, Wien.
- JASSBY, A.D., PLATT, T. (1976): Mathematical formulation of the relationship between photosynthesis and light for phytoplankton. – Limnol. Oceanogr. 21, 540–547.
- JEWSON, D.H., WOOD, R.B. (1975): Some effects on integral photosynthesis of artificial circulation of phytoplankton through light gradients. – Verh. Internat. Verein. Limnol. 19, 1037–1044.
- JUNK, W.J. (1997): The central Amazon floodplain. Ecology of a pulsing system. – Ecological Studies 126, Springer, Berlin.
- KABAS, W. (2004): Die Veränderungen der Primärproduktion in der Alten Donau in den Jahren 1995–2002. Mit einem Methodenvergleich. Dissertation Univ. Wien, 86 S.
- KABLINGER, C., TEUBNER, K., DOKULIL, M.T. (2005): Comparative assessment of phytoplankton photosynthesis using conventional ^{14}C -determination and Fast Repetition Rate Fluorometry in freshwaters. – Verh. Int. Verein. Limnol. 29, im Druck.
- KHONDKER, M., DOKULIL, M. (1988): seasonality, biomass and primary productivity of epipelagic algae in a shallow lake (Neusiedlersee, Austria). – Acta Hydrochim. Hydrobiol. 16, 499–515.
- KNOEHEL, R., KALFF, J. (1976): Track autoradiography: A method for the determination of phytoplankton species productivity. – Limnol. Oceanogr. 21, 590–596.
- KODYM, W. (1996): Die Limnologie des Neufelder Sees unter Besonderer Berücksichtigung des Phytoplanktons und der Primärproduktion. – Diss. Univ. Wien, 85 S.
- KOHLER, A., JANAUER, G.A. (1995): Zur Methodik der Untersuchungen von aquatischen Makrophyten in Fließgewässern. – In: STEINBERG, CH., BERNHARDT, H., KLAPPER, H. (1995): Handbuch Angewandte Limnologie, Kap. VIII-1.1.3, ecomed, Landsberg.
- KOHLER, J., KOSCHEL, R., ROSSBERG, R. (1999): Primärproduktionsmessungen mit der Radiokohlenstoffmethode. – In: TUMPLING, W.V., FRIEDRICH, G. (1999): Biologische Gewässeruntersuchung Band 2. 450–458, G. Fischer, Jena.
- KOLBER, S., FALKOWSKI, P.G. (1993): Use of active fluorescence to estimate phytoplankton photosynthesis in situ. – Limnol. Oceanogr. 38, 1646–1665.
- KVĚT, J., WESTLAKE, D.F., DYKYOVA, D., MARSHALL, E.J.P., ONDOK, J.P. (1998): Primary production in wetlands. – In: WESTLAKE, D.F., KVĚT, J., SZCZEPAŃSKI, A. (1998): The production ecology of wetlands, 78–168, University Press, Cambridge.
- LANGDON, C. (1993): The significance of respiration in production measurements based on oxygen. – ICES mar. Sci. Symp. 197, 69–78.
- LARKUM, W. D. (2003): Light-harvesting systems in algae. – In: LARKUM, W. D., DOUGLAS, S. E., RAVEN, J. A. (eds). Advances in photosynthesis and respiration. Photosynthesis in algae (Vol. 14), 277–304, Kluwer Acad. Publ., Dordrecht.
- LARKUM, A.W.D., DOUGLAS, S.E., RAVEN, J.A., Eds. (2003): Photosynthesis in algae. – In: GOVINDJEE, ser. Ed. (2003): Advances in photosynthesis and respiration, Vol. 14, 479pp., Kluwer Acad. Publ., Dordrecht.
- LAWLOR, D.W. (1993): Photosynthesis: molecular, physiological, and environmental processes. – 348 S., Longman, London.
- LAWS, E.A. (1991): Photosynthetic quotients, new production and net community production in the open ocean. – Deep-Sea Res. 38, 143–167.
- LEMOALLE, J. (1981): Photosynthetic production and phytoplankton in the euphotic zone of some African and temperate lakes. – Rev. Hydrobiol. trop. 11, 31–37.
- LEWIS, M.R., SMITH, J.C. (1983): A small volume, short incubation-time method for measuring of photosynthesis as a function of incident irradiance. – Mar. Ecol. Prog. Ser. 13, 99–102.
- LI, W.K.W. (1980): Temperature adaptation in phytoplankton: Cellular and photosynthetic characteristics. – In: FALKOWSKI, P.G. (ed.), Primary productivity in the sea, Plenum Press, New York, 259–279.
- LI, W.K.W., MAESTRINI, S.Y. (1993): Measurements of primary production from the molecular to the global scale. – ICES mar. Sci. Symp. 197, 1–287.
- LIETH, H. (1975): Historical survey of primary productivity research. – In: LIETH, H., WHITTAKER, R.H. (eds.), Primary productivity of the biosphere, 7–18. Springer, New York.
- LIKENS, G.E. (1975): Primary production of inland aquatic ecosystems. – In: LIETH, H., WHITTAKER, R.H. (eds.), Primary productivity of the biosphere, Springer Verlag, New York, 185–202.
- MARRAGER, S. (1998): Dark uptake of inorganic ^{14}C in oligotrophic oceanic waters. – J. Plankton Res. 20, 1813–1836.
- MCKINLEY, K.R., WETZEL, R.G. (1977): Tritium oxide uptake by algae: An independent measure of phytoplankton photosynthesis. – Limnol. Oceanogr. 22, 377–380.
- MEYBECK, M. (1995): Global distribution of Lakes. – In: LERMAN, A., IMBODEN, D., GAT, J. (eds.), Physics and Chemistry of Lakes, 2nd ed., Springer Verlag, Berlin, 1–36.
- MINAS, H.J., CODISPOTI, L.A. (1993): Estimation of primary production by observation of changes in the mesoscale nitrate field. – ICES mar. Sci. Symp. 197, 215–235.
- MÜLLER, W. (1966): Hell-Dunkel-Flaschenmethode. – Limnologica (Berlin) 4, 281–290.
- NIXDORF, B. (1985): Photosynthetic Activity of Dominant Algal Species in Eutrophic Shallow Lake (Grosser Müggelsee, Berlin) investigated by Microautoradiography. – Int. Rev. ges. Hydrobiol. 70, 237–246.
- ODUM, E.P. (1983): Grundlagen der Ökologie in 2 Bänden. Band 1: Grundlagen. Übersetzt und bearbeitet von J. Overbeck und E. Overbeck. – 2. unveränderte Auflage, 476 S., Thieme, Stuttgart
- ODUM, H.T. (1956): Primary production in flowing waters. – Limnol. Oceanogr. 1, 102–117.
- PADISÁK, J. (2004): Phytoplankton. – In: O'SULLIVAN, P.E., REYNOLDS, C.S. (2004): The Lakes Handbook. Limnology and Limnetic Ecology. Vol. 1, 251–308, Blackwell, Oxford.
- PATTEN, B.C. (1968): Mathematical models of plankton production. – Int. Rev. ges. Hydrobiol. 53, 357–408.
- PETERSON, B.J. (1980): Aquatic primary productivity and the ^{14}C - CO_2 method: A history of the productivity problem. Ann. Rev. Ecol. Syst. 11, 359–385.
- PLATT, T., ed. (1981): Physiological bases of phytoplankton ecology. – Can. Bull. Fish. Aquat. Sci. 210, 346 S., Fisheries & Oceans, Ottawa.
- PLATT, T., GALLEGOS, C.L., HARRISON, W.G. (1980): Photoinhibition of photosynthesis in natural assemblages of marine phytoplankton. – J. Mar. Res. 38, 687–701.

- PLATT, T., HARRISON, W.G., LEWIS, M.R., LI, W.K.W., SATHYENDRANATH, S., SMITH, R.E., VEZINA, A.F. (1989): Biological production in the oceans: the case for consensus. – *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 52, 77–88.
- POKORNÝ, J., KVĚT, J. (2004): Aquatic plants and lake ecosystems. – In: O'SULLIVAN, P.E., REYNOLDS, C.S. (2004): *The Lakes Handbook. Limnology and Limnetic Ecology*. Vol. 1, 309–340, Blackwell, Oxford.
- RAATOJA, M., SEPPÄLÄ, J., YLÖSTALO, P. (2004): Fast repetition rate fluorometry is not applicable to studies of filamentous cyanobacteria from Baltic Sea. – *Limnol. Oceanogr.* 49, 1006–1012.
- RAVEN, J.A., BEARDALL, J. (2003): Carbohydrate metabolism and respiration in algae. – In: A.W.D. LARKUM, S.E. DOUGLAS & J.A. RAVEN (eds.): *Photosynthesis in algae* (Vol 14.), 205–224. Kluwer Acad. Publ., Dordrecht.
- RAVEN, J.A., GEIDER, R.J. (2003): Adaptation, acclimation and regulation in algal photosynthesis. – In: LARKUM, W. D., DOUGLAS, S.E., RAVEN, J.A. (eds.): *Advances in photosynthesis and respiration. Photosynthesis in algae* (Vol. 14), 386–412. Kluwer Acad. Publ., Dordrecht.
- REDALJE, D.G. (1993): The labeled chlorophyll *a* technique for determining photoautotrophic carbon specific growth rates and carbon biomass. – In: KEMP, P.F., SHERR, B.F., SHERR, E.B., COLE, J.J. (eds.), *Handbook of methods in aquatic microbial ecology*, 563–572. Lewis, Boca Raton.
- RIVKIN, R.B., SELIGER, H.H. (1981): Liquid scintillation counting for ^{14}C uptake of single algal cells isolated from natural samples. – *Limnol. Oceanogr.* 26, 780–785.
- ROBERTSON, J.E., WATSON, A.J. (1993): Estimation of primary production by observation of changes in the mesoscale carbon dioxide field. – *ICES mar. Sci. Symp.* 197, 207–214.
- RODHE, W. (1965): Standard correlations between pelagic photosynthesis and light. – In: GOLDMAN, C.R. (ed.), *Primary productivity in aquatic environments*. Mem. Ist. Ital. Idrobiol. 18 Suppl., 365–382. Univ. California Press, Berkeley.
- RODHE, W., HOBBI, J.E., WRIGHT, R.T. (1966): Phototrophy and heterotrophy in high mountain lakes. – *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 16, 302–313.
- ROWAN, K. S. (1989): *Photosynthetic pigments of algae*. – Cambridge University Press.
- RÜCKER, J. (1992): Untersuchungen zur Bestimmung von Art und Grad von Wachstumslimitationen planktischer Cyanophyteen als Beitrag zur Kausalanalyse von Algenmassenentwicklungen. – Ph.D. thesis, Humboldt-Universität Berlin.
- SAKSHAUG, E., BRICAUD, A., DANDONNEAU, Y., FALKOWSKI, P.G., KIEFER, D.A., LEGENDRE, L., MOREL, A., PARLOW, J., TAKAHASHI, M. (1997): Parameters of photosynthesis: definitions, theory and interpretation of results. – *J. Plankton Res.* 19, 1631–1670.
- SATHYENDRANATH, S., PLATT, T. (1993): Remote sensing of water-column primary production. – *ICES mar. Sci. Symp.* 197, 236–243.
- SCHAGERL, M. & K. DONABAUM, 1998. Epilithic algal communities on natural and artificial substrata in the River Danube near Vienna (Austria). – *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 115/2, Large Rivers Vol. 11/2. p. 153–165.
- SCHAGERL, M., C. PICHLER & K. DONABAUM (2003): Patterns of major photosynthetic pigments in freshwater algae. 2. Dinophyta, Euglenophyta, Chlorophyceae and Charales. – *Ann. Limnol. Int. J. Lim.* 39: 49–62.
- SHELLANDER, A. (1994): Beeinflussung der planktischen Primärproduktion und der Phytoplanktonzusammensetzung durch mittelfristige Störungen in einem turbulenten, stark getriebenen Flachsee (Neusiedlersee). – Diplomarbeit Univ. Wien, 118 S.
- SCHINDLER, D.W., SCHMIDT, R.V., REID, R.A. (1972): Acidification and Bubbling as an Alternative to Filtration in Determining Phytoplankton Production by the ^{14}C method. – *J. Fish. Res. Board Canada* 29, 1627–1631.
- SCHWOERBEL, J. (1994): *Methoden der Hydrobiologie, Süßwasserbiologie*. – 4. Aufl., 368 S., Fischer, Stuttgart.
- SHIKLOMANOV, I.A. (1993): World fresh water resources. – In: GLEICK, P.H. (ed.), *Water in crisis. A guide to the world's fresh water resources*, 13–24. Univ. Press, Oxford.
- SLAWYK, G., HELGUEN, L., COLLOS, Y., FREIJE, H. (1989): Quantitative determination of particulate organic N and C in marine phytoplankton samples using mass-spectrometer signals from isotope-ratio analysis in ^{15}N - and ^{14}C -tracer studies. – *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 115, 187–195.
- SLAWYK, G., MINAS, M., COLLOS, Y., LEGENDRE, L., ROY, S. (1984): Comparison of radioactive and stable isotope tracer techniques for measuring photosynthesis: ^{13}C and ^{14}C uptake by marine phytoplankton. – *J. Plankton Res.* 6, 249–257.
- SOMMER, U. (1994): *Planktologie*. – Springer, Berlin.
- STEEMANN-NIELSEN, E. (1952): The use of radio-active carbon (^{14}C) for measuring organic production in the sea. – *J. Cons. Int. Explor. Mer.* 18, 117–140.
- STEEMANN-NIELSEN, E., HANSEN, V.K. (1959): Measurements with the carbon-14 technique of the rates of respiration in natural populations of phytoplankton. – *Deep Sea Res.* 5, 222–233.
- STEEMANN-NIELSEN, E. (1960): Dark fixation of CO_2 and measurements of organic productivity. With remarks on chemo-synthesis. – *Physiol. Plant.* 13, 348–357.
- STEEMANN-NIELSEN, E. (1975): *Marine photosynthesis with special emphasis on the ecological aspects*. – Elsevier Oceanogr. Ser. 13, 141 S., Elsevier, Amsterdam.
- TALLING, J.F. (1957a): Photosynthetic characteristics of some freshwater plankton dynamics in relation to underwater radiation. – *New Phytol.* 56, 29–50.
- TALLING, J.F. (1957b): The phytoplankton population as a compound photosynthetic system. – *New Phytol.* 56, 133–149.
- TALLING, J.F. (1973): The application of some electro-chemical methods to the measurement of photosynthesis and respiration. – *Freshwater Biol.* 3, 335–362.
- TALLING, J.F. (1976): The depletion of carbon dioxide from lake water by phytoplankton. – *J. Ecol.* 64, 79–121.
- TALLING, J.F. (1984): Past and contemporary trends and attitudes in work on primary productivity. – *J. Plankton Res.* 6, 203–217.
- TALLING, J.F., LEMOALLE, J. (1998): *Ecological dynamics of tropical inland waters*. – Cambridge Univ. Press., Cambridge.
- TEUBNER, K. (2001): Die Algengemeinschaften von Seen. – In: M. DOKULIL, A. HAMM, J.-G. KOHL (eds.), *Ökologie und Schutz von Seen*, 89–121. Fakultas, UTB, Wien.
- TEUBNER, K., SAROBE, A., VADRUCCI, M.R., DOKULIL, M.T. (2001): ^{14}C photosynthesis and pigment pattern of phytoplankton as size related adaptation strategies in alpine lakes. *Aquatic Sciences* 63: 310–325.
- TEUBNER, K., DOKULIL, M.T. (2002): ^{14}C -Photosynthesis of phytoplankton in an oligotrophic alpine lake and its response to turbidity caused by industrial tailings (Traunsee, Austria). – *Wat. Air Soil Pollut. Focus* 2: 181–190.
- TEUBNER, K., TOLOTTI, M., GREISBERGER, S., MORSCHIED, H., DOKULIL, M.T. (2003): Steady state phytoplankton in a deep pre-alpine lake: Species and pigments of epilimnetic versus metalimnetic assemblages. – *Hydrobiologia* 502, 49–64.
- THIENEMANN, A.F. (1931): *Der Produktionsbegriff in der Biologie*. – *Arch. Hydrobiol.* 22, 616–622.
- THIENEMANN, A.F. (1956): *Leben und Umwelt. Vom Gesamthaushalt der Natur*. – 1. Aufl., 153 S., Rowohlt, Hamburg.
- TILZER, M.M. (1972): *Dynamik und Produktivität von Phytoplankton und pelagischen Bakterien in einem Hochgebirgssee (Vorleder Finstertaler See, Österreich)*. – *Arch. Hydrobiol., Suppl.* 40, 201–273.
- TILZER, M.M. (1978): Predictions of productivity changes in Lake Tahoe at increasing phytoplankton biomass. – *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 20, 407–413.
- TÜMLING, W.v. (1999): Bioaktivität des Planktons im Sauerstoffhaushalt. – In: TÜMLING, W.v., FRIEDRICH, G. (1999): *Biologische Gewässeruntersuchung Band 2*. S. 414–425, G. Fischer Verlag, Jena.

- VILA, X., DOKULIL, M.T., GARCIA-GIL, L.J., ABELLA, C.A., BORREGO C.M. & BANERAS, L. (1996): Composition and distribution of phototrophic bacterioplankton in the deep communities of several central European lakes: The role of light quality. – Arch. Hydrobiol., Spec. Issues., Advanc. Limnol. 48, 183-196.
- VOLLENWEIDER, R.A. (1968): Calculation models of photosynthesis-depth curves and some implications regarding day rate estimates in primary production measurements. – In: GOLDMAN, C.R. (ed.), Primary productivity in aquatic environments. Mem. Ist. Ital. Idrobiol. 18 Suppl., 423–457.
- VOLLENWEIDER, R.A. (1969): A manual on methods for measuring primary production in aquatic environments. – IBP Handbook No. 12, 1. Aufl., 213 S., Blackwell, Oxford.
- VOLLENWEIDER, R.A. (1970): Models for calculating integral photosynthesis and some implications regarding structural properties of the community metabolism of aquatic systems. – In: MALEK I. (ed.), Prediction and measurement of photosynthetic productivity, 455–472, Agric. Publ., Wageningen.
- VOLLENWEIDER, R.A., NAUWERCK, A. (1961): Some observations on the C^{14} method for measuring primary production. – Verh. Internat. Verein. Limnol. 14, 134–139.
- WEIS, D., BROWN, A.H. (1959): Kinetic relationships between photosynthesis and respiration in the algal flagellate *Ochromonas malhamensis*. – Plant Physiol. 34, 235–239.
- WESTLAKE, D.F., KVĚT, J., SZCZEPAŃSKI, A. (1998): The production ecology of wetlands. – 568 pp., Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- WETZEL, R.G. (2001): Limnology: Lake and River Ecosystems. – 3. Aufl., 1006 pp., Academic Press, San Diego.
- WETZEL, R.G., LIKENS, G.E. (1991): Limnological analysis. – 2. Aufl., 393 pp., Springer, New York.
- WILLIAMS, P.J. LeB. (1993): On the definition of plankton production terms. – ICES mar. Sci. Symp. 197, 9–19.
- WILLIAMS, P.J. LeB., JENKINSON, N.W. (1982): A transportable micro-processor controlled Winkler titration suitable for field and ship-board use. – Limnol. Oceanogr. 27, 576–584.
- WINKLER, L.W. (1888): Die Bestimmung des im Wasser gelösten Sauerstoffs. – Chem. Ber. 21, 2843–2855.