

**Berichte aus dem  
Forschungs- und Technologiezentrum Westküste  
der Universität Kiel**



**Nr. 40**

**HEINER FABIAN**

**Zum Einfluss kleinskaliger Turbulenz auf Phytoflagellaten**

Kulturexperimente mit ausgewählten Arten

Berichte, Forsch.- u. Technologiezentrum Westküste d. Univ. Kiel,

Nr. 40, 161 S., 23 Tab., 32 Abb., Büsum 2007

ISSN 0940 – 9475

© 2007 by Forschungs- und Technologiezentrum Westküste der Universität Kiel in Büsum.

ISSN 0940 - 9475

Alle Rechte, auch die der auszugsweisen fotomechanischen Wiedergabe und der Übersetzung, vorbehalten.

Druck: Vervielfältigungsstelle, Christian-Albrechts-Universität Kiel.

# **Zum Einfluss kleinskaliger Turbulenz auf Phytoflagellaten**

**Kultorexperimente mit ausgewählten Arten**



Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades

der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der Christian-Albrechts-Universität

zu Kiel

vorgelegt von

**HEINER FABIAN**

Kiel

2007

Referent: Prof. Dr. F. Colijn  
Korreferent/in: Prof. Dr. U. Sommer  
Tag der mündlichen Prüfung: 07. Juni 2007  
Zum Druck genehmigt: Kiel, den ..... Juli 2007

Der Dekan

*Der, die, das  
Wer, wie, was?  
Wieso, weshalb, warum?  
Wer nicht fragt, bleibt dumm.*

*Tausend tolle Sachen  
gibt es überall zu sehn.  
Manchmal muss man fragen,  
um sie zu versteh'n.*

Titelsong der Sesamstraße

## Inhaltsverzeichnis

<b>1</b>	<b>Einleitung</b>	<b>1</b>
1.1	Algenblüten	1
1.2	Turbulenz	3
1.2.1	Definition	4
1.2.2	Die turbulente kinetische Dissipationsenergie	5
1.2.3	Kleinskalige Turbulenz, Kolmogorov-Skalenbereiche und Reynoldszahl	5
1.2.4	Turbulenz im Meer	8
1.3	Phytoplankton und Turbulenz	8
1.3.1	Meso- und Mikrokosmosexperimente (natürliche Artzusammensetzung)	10
1.3.2	Monokulturexperimente mit Phytoplanktern	11
1.3.2.1	Nicht-aktiv schwimmende Phytoplankter	12
1.3.2.2	Aktiv schwimmende Phytoplankter	13
1.4	Hypothetische Wirkmechanismen kleinskaliger Turbulenz auf das Phytoplankton	22
1.5	Konzeptioneller Ansatz und Fragestellung der Arbeit	24
<b>2</b>	<b>Material und Methoden</b>	<b>28</b>
2.1	Vorstellung der untersuchten Arten	28
2.1.1	Prymnesiophyta: <i>Prymnesium parvum</i>	29
2.1.2	Cryptophyta: <i>Pyrenomonas helgolandii</i>	29
2.1.3	Dinoflagellata: <i>Prorocentrum redfieldii</i> , <i>Alexandrium minutum</i> , <i>A. fundyense</i> und <i>A. tamarense</i>	30
2.2	Turbulenzzeugung mit der „Gridmaschine“	32
2.2.1	Aufbau	32
2.2.2	Berechnung der Turbulenz	34
2.2.3	Die Turbulenzintensitäten in den Experimenten	39
2.3	Kulturbedingungen	40
2.3.1	Pflege der Kultursammlung	40
2.3.2	Licht	40
2.3.3	Temperatur	41
2.3.4	Medium	41
2.4	Überblick über die Durchführung der Experimente und die erhobenen Parameter	41
2.5	Probennahme und Fixierung der Proben	43
2.5.1	Probennahme	43
2.5.2	Fixierung der Proben	43
2.6	Zellzählung	43
2.7	Ermittlung der Nettowachstumsrate	45
2.8	Zellvermessung	46
2.9	Kohlenstoff- und Stickstoffanalytik	48
2.10	Pigmentanalytik	48
2.11	Toxinanalytik	49
2.12	Mittelwertbildung, verwendete Einheiten und Statistikprogramme	50
<b>3</b>	<b>Ergebnisse</b>	<b>51</b>
3.1	Experiment mit <i>Prymnesium parvum</i>	51
3.1.1	Wachstum	51
3.1.2	Zellgröße	54
3.2	Experiment mit <i>Pyrenomonas helgolandii</i>	54
3.2.1	Wachstum	54
3.2.2	Zellgröße	57
3.2.3	Kohlenstoff- und Stickstoffgehalt	57
3.3	Experiment mit <i>Prorocentrum redfieldii</i>	59
3.3.1	Wachstum	59
3.3.2	Bodensatzbildung	61

3.3.3	Zellgröße	62
3.3.4	Kohlenstoff- und Stickstoffgehalt	63
3.3.5	Pigmente	63
3.4	Experiment mit <i>Alexandrium minutum</i>	66
3.4.1	Wachstum	67
3.4.2	Zellgröße	69
3.4.3	Pigmente	70
3.4.4	Toxine	72
3.5	Experiment mit <i>Alexandrium fundyense</i>	74
3.5.1	Wachstum	74
3.5.2	Zellgröße	76
3.5.3	Pigmente	77
3.5.4	Toxine	78
3.6	Experiment mit <i>Alexandrium tamarense</i>	81
3.6.1	Wachstum	81
3.6.2	Zellgröße	83
3.6.3	Pigmente	85
3.6.4	Toxine	87
3.7	Misslungene Experimente	89
3.8	Zusammenfassung der Ergebnisse	90
<b>4</b>	<b>Diskussion</b>	<b>91</b>
4.1	Bewertung der Methodik zur Berechnung der Turbulenzintensität für die „Gridmaschine“	91
4.2	Wachstum bei unterschiedlichen Turbulenzbedingungen	92
4.2.1	Bewertung der Methodik	92
4.2.2	Sind Turbulenzeffekte auf kleine Organismen während des exponentiellen Wachstums überhaupt möglich?	95
4.2.3	Bewertung der Wachstumsergebnisse	98
4.2.3.1	Experiment mit <i>Prymnesium parvum</i>	98
4.2.3.2	Experiment mit <i>Pyrenomonas helgolandii</i>	100
4.2.3.3	Experiment mit <i>Prorocentrum redfieldii</i>	102
4.2.3.4	Experiment mit <i>Alexandrium minutum</i>	103
4.2.3.5	Experiment mit <i>Alexandrium fundyense</i>	104
4.2.3.6	Experiment mit <i>Alexandrium tamarense</i>	106
4.3	Ablagerung von Zellmaterial bei unterschiedlichen Turbulenzbedingungen	108
4.4	Zellgröße bei unterschiedlichen Turbulenzbedingungen	111
4.5	Kohlenstoff- und Stickstoffgehalt bei unterschiedlichen Turbulenzbedingungen	112
4.6	Pigmentgehalt bei unterschiedlichen Turbulenzbedingungen	113
4.6.1	Bewertung der Methodik	113
4.6.2	Bewertung der Ergebnisse	115
4.7	Toxingehalt bei unterschiedlichen Turbulenzbedingungen	116
4.7.1	Bewertung der Methodik	116
4.7.2	Bewertung der Ergebnisse	118
4.7.2.1	Experiment mit <i>Alexandrium minutum</i>	118
4.7.2.2	Experiment mit <i>Alexandrium fundyense</i>	118
4.7.2.3	Experiment mit <i>Alexandrium tamarense</i>	119
4.7.3	Weitere Überlegungen zum Turbulenzeinfluss auf die Toxizität von Phytoplanktern	120
4.8	Fazit und Ausblick	121
<b>5</b>	<b>Zusammenfassung / Summary</b>	<b>126</b>
<b>6</b>	<b>Literatur</b>	<b>130</b>
<b>7</b>	<b>Anhang</b>	<b>141</b>

## Abbildungsverzeichnis

<b>Abb. 1</b>	Der Jahresverlauf der globalen Primärproduktion des Phytoplanktons in Abhängigkeit von Licht und Nährstoffen .....	2
<b>Abb. 2</b>	Bereiche der Reynoldszahl für Organismen verschiedener Größe bei der ihnen typischen Bewegungsgeschwindigkeit .....	7
<b>Abb. 3</b>	Margalefs' Mandala .....	9
<b>Abb. 4</b>	Die sechs in dieser Studie untersuchten Mikroalgen .....	28
<b>Abb. 5</b>	„Gridmaschine“ zur Erzeugung kleinskaliger Turbulenz mittels vertikal oszillierender Gitter .....	33
<b>Abb. 6</b>	Generelle Durchführung der Experimente .....	42
<b>Abb. 7</b>	Wachstum von <i>Prymnesium parvum</i> bei unterschiedlichen Intensitäten kleinskaliger Turbulenz ...	51
<b>Abb. 8</b>	Wachstum von <i>Pyrenomonas helgolandii</i> bei unterschiedlichen Intensitäten kleinskaliger Turbulenz .....	55
<b>Abb. 9</b>	Kohlen- und Stickstoffgehalt von <i>Pyrenomonas helgolandii</i> bei unterschiedlichen Intensitäten kleinskaliger Turbulenz .....	58
<b>Abb. 10</b>	Wachstum von <i>Proocentrum redfieldii</i> bei unterschiedlichen Intensitäten kleinskaliger Turbulenz	59
<b>Abb. 11</b>	„Bodensatz-“ und Flockenbildung am Ende des Experimentes mit <i>Proocentrum redfieldii</i> .....	61
<b>Abb. 12</b>	Kohlenstoff- und Stickstoffgehalt von <i>Proocentrum redfieldii</i> bei unterschiedlichen Intensitäten kleinskaliger Turbulenz .....	64
<b>Abb. 13</b>	Pigmentgehalt von <i>Proocentrum redfieldii</i> bei unterschiedlichen Intensitäten kleinskaliger Turbulenz .....	65
<b>Abb. 14</b>	Mittlerer Pigmentgehalt von <i>Proocentrum redfieldii</i> während der exponentiellen Wachstumsphase bei unterschiedlichen Intensitäten kleinskaliger Turbulenz .....	66
<b>Abb. 15</b>	Wachstum von <i>Alexandrium minutum</i> bei unterschiedlichen Intensitäten kleinskaliger Turbulenz	67
<b>Abb. 16</b>	Pigmentgehalt von <i>Alexandrium minutum</i> bei unterschiedlichen Intensitäten kleinskaliger Turbulenz .....	71
<b>Abb. 17</b>	Mittlerer Pigmentgehalt von <i>Alexandrium minutum</i> während der exponentiellen Wachstumsphase bei unterschiedlichen Intensitäten kleinskaliger Turbulenz .....	72
<b>Abb. 18</b>	Zellulärer Toxingehalt von <i>Alexandrium minutum</i> bei unterschiedlichen Intensitäten kleinskaliger Turbulenz .....	73
<b>Abb. 19</b>	Mittlerer Toxingehalt von <i>Alexandrium minutum</i> während der exponentiellen Wachstumsphase bei unterschiedlichen Intensitäten kleinskaliger Turbulenz .....	73
<b>Abb. 20</b>	Wachstum von <i>Alexandrium fundyense</i> bei unterschiedlichen Intensitäten kleinskaliger Turbulenz	74
<b>Abb. 21</b>	Gehalt an Chlorophyll <i>a</i> in den Zellen von <i>Alexandrium fundyense</i> bei unterschiedlichen Intensitäten kleinskaliger Turbulenz .....	77
<b>Abb. 22</b>	Mittlerer Pigmentgehalt von <i>Alexandrium fundyense</i> während der Phase des Zellzuwachses bei unterschiedlichen Intensitäten kleinskaliger Turbulenz .....	78
<b>Abb. 23</b>	Toxingehalt von <i>Alexandrium fundyense</i> bei unterschiedlichen Intensitäten kleinskaliger Turbulenz .....	79
<b>Abb. 24</b>	Mittlerer Toxingehalt während verschiedener Kulturphasen von <i>Alexandrium minutum</i> bei unterschiedlichen Intensitäten kleinskaliger Turbulenz .....	80
<b>Abb. 25</b>	Wachstum von <i>Alexandrium tamarensense</i> bei unterschiedlichen Intensitäten kleinskaliger Turbulenz	81
<b>Abb. 26</b>	Pigmentgehalt von <i>Alexandrium tamarensense</i> bei unterschiedlichen Intensitäten kleinskaliger Turbulenz .....	86
<b>Abb. 27</b>	Mittlerer Pigmentgehalt von <i>Alexandrium tamarensense</i> während der exponentiellen Wachstumsphase bei unterschiedlichen Intensitäten kleinskaliger Turbulenz .....	86
<b>Abb. 28</b>	Toxingehalt von <i>Alexandrium tamarensense</i> bei unterschiedlichen Intensitäten kleinskaliger Turbulenz .....	87
<b>Abb. 29</b>	Mittlerer Toxingehalt von <i>Alexandrium minutum</i> während der exponentiellen Wachstumsphase bei unterschiedlichen Intensitäten kleinskaliger Turbulenz .....	88
<b>Abb. 30</b>	Hypothetische Steigerung der Bruttowachstumsrate durch erhöhte Nährstoffaufnahme bei kleinskaliger Turbulenz .....	97
<b>Abb. 31</b>	Entstehung leerer Zellhüllen im Lebenszyklus von <i>Alexandrium</i> .....	110
<b>Abb. 32</b>	Strukturformel des Saxitoxins und einiger seiner Derivate .....	116



## Tabellenverzeichnis

<b>Tab. 1</b>	Die turbulente kinetische Dissipationsenergie .....	5
<b>Tab. 2</b>	Übersicht: Turbulenz- und Scherungsexperimente mit Phytoplanktern in Monokultur .....	17
<b>Tab. 3</b>	Übersicht über die in den Experimenten durchgeführte Analytik .....	42
<b>Tab. 4</b>	Methodik der Zellzählung .....	44
<b>Tab. 5</b>	Wachstumsparameter von <i>Prymnesium parvum</i> bei unterschiedlichen Turbulenzintensitäten	52
<b>Tab. 6</b>	Untersuchung auf signifikante Unterschiede zwischen den Nettowachstumsraten von <i>Prymnesium parvum</i> bei den verschiedenen Turbulenzintensitäten .....	53
<b>Tab. 7</b>	Zellvermessung und berechnetes Volumen von <i>Prymnesium parvum</i> .....	54
<b>Tab. 8</b>	Wachstumsparameter von <i>Pyrenomonas helgolandii</i> bei unterschiedlichen Turbulenzintensitäten .....	56
<b>Tab. 9</b>	Untersuchung auf signifikante Unterschiede zwischen den Nettowachstumsraten von <i>Pyrenomonas helgolandii</i> bei verschiedenen Turbulenzintensitäten .....	56
<b>Tab. 10</b>	Zellvermessung und berechnetes Volumen von <i>Pyrenomonas helgolandii</i> .....	57
<b>Tab. 11</b>	Wachstumsparameter von <i>Prorocentrum redfieldii</i> bei unterschiedlichen Turbulenzintensitäten	60
<b>Tab. 12</b>	Untersuchung auf signifikante Unterschiede zwischen den Nettowachstumsraten von <i>Prorocentrum redfieldii</i> bei verschiedenen Turbulenzintensitäten .....	60
<b>Tab. 13</b>	Zellvermessung und berechnetes Volumen von <i>Prorocentrum redfieldii</i> .....	62
<b>Tab. 14</b>	Wachstumsparameter von <i>Alexandrium minutum</i> bei unterschiedlichen Turbulenzintensitäten	68
<b>Tab. 15</b>	Untersuchung auf signifikante Unterschiede zwischen den Nettowachstumsraten von <i>Alexandrium minutum</i> bei den verschiedenen Turbulenzintensitäten .....	69
<b>Tab. 16</b>	Zellvermessung und berechnetes Volumen von <i>Alexandrium minutum</i> .....	70
<b>Tab. 17</b>	Wachstumsparameter von <i>Alexandrium fundyense</i> bei unterschiedlichen Turbulenzintensitäten	75
<b>Tab. 18</b>	Untersuchung auf signifikante Unterschiede zwischen den Nettowachstumsraten von <i>Alexandrium fundyense</i> bei den verschiedenen Turbulenzintensitäten .....	76
<b>Tab. 19</b>	Zellvermessung und berechnetes Volumen von <i>Alexandrium fundyense</i> .....	77
<b>Tab. 20</b>	Wachstumsparameter von <i>Alexandrium tamarense</i> bei unterschiedlichen Turbulenzintensitäten .....	83
<b>Tab. 21</b>	Untersuchung auf signifikante Unterschiede zwischen den Nettowachstumsraten von <i>Alexandrium tamarense</i> bei den verschiedenen Turbulenzintensitäten .....	83
<b>Tab. 22</b>	Zellvermessung und berechnetes Volumen von <i>Alexandrium minutum</i> .....	84
<b>Tab. 23</b>	Übersicht über die Experimente und deren Ergebnisse .....	90

## Liste der Abkürzungen

### Symbole mathematischer und physikalischer Größen

$\mu$	Bruttowachstumsrate
$A_G$	senkrecht zur Bewegungsrichtung stehende Fläche der Gitters
$b$	Achsenabschnitt einer Regressionsgeraden
$CV$	Variationskoeffizient
$c_W$	Widerstandsbeiwert
$E$	Energie
$F_{Zug}$	Zugkraft
$g$	Erdbeschleunigung ( $9,81 \text{ m s}^{-2}$ )
$L_{Hub}$	Hubweg oder Amplitude
$MW$	arithmetisches Mittel
$n$	Anzahl der vermessenen Organismen
$p$	Wahrscheinlichkeit
$pH$	negativer Logarithmus des Zahlenwertes der molaren Wasserstoff-Ionen-Konzentration in $\text{mol l}^{-1}$
$r$	Nettowachstumsrate
$R^2$	Bestimmtheitsmaß einer Regressionsgeraden
$Re$	Reynoldszahl
$Re_G$	Reynoldszahl des Gitters
$SD$	Standardabweichung
$T$	Periode
$t$	Zeit
$u$	Geschwindigkeit
$u_K$	Orbitalgeschwindigkeit des kleinstmöglichen Wirbels, nach Kolmogorov
$V$	Volumen
$\alpha$	Signifikanzniveau (diese Arbeit: $\alpha = 0,05$ )
$\gamma$	Scherrate
$\Gamma$	Scherung
$\varepsilon$	Turbulente kinetische Dissipationsenergie
$\eta$	dynamische Viskosität
$\lambda$	Verlustrate
$\lambda_K$	Kolmogorov-Länge
$\nu$	kinematische Viskosität
$\sigma$	Dichte des Mediums
$\tau_K$	Periode des kleinstmöglichen Wirbels, nach Kolmogorov
$\omega$	Winkelgeschwindigkeit

### SI-fremde Einheiten

$^{\circ}\text{C}$	Grad Celsius (Temperaturdifferenz: $1^{\circ}\text{C}$ entspricht $1 \text{ K}$ , absolut: $0^{\circ}\text{C}$ entspricht $273,15 \text{ K}$ )
d	Tag ( $8,64 \times 10^4 \text{ s}$ )
h	Stunde ( $3600 \text{ s}$ )
l	Liter ( $1 \text{ dm}^3$ )

### Sonderzeichen

[Einheit]	Die Einheit einer Größe in eckige Klammern gesetzt der Größe nachgestellt.
$\times$	Multiplikationszeichen: Zur Abtrennung zwischen zwei zu multiplizierenden Zahlen (bei Zehnerpotenzen und Vergrößerungen); aus dem Englischen übernommen.

### Akronyme

DSP	(„Diarrhetic Shellfish Poisoning“) diarrhöische Muschelvergiftung
FTZ	Forschungs- und Technologiezentrum Westküste
GTX	Gonyautoxin
HAB	(„Harmful Algae Bloom“) Algenblüte mit schädigender Wirkung
HPLC	(„High Performance Liquid Chromatography“) hochauflösende Flüssigkeitschromatographie
PAR	photosynthetisch aktiver Bereich des Lichtes ( $400\text{-}700 \text{ nm}$ )
PSP	(„Paralytic Shellfish Poisoning“) lähmende Muschelvergiftung
PSU	(„Practical Salinity Unit“) praktische Salzgehaltseinheiten von 1978. Ersetzt die früheren Angaben in ‰ oder $\text{kg m}^{-3}$ : $1 \text{ kg m}^{-3} \approx 1\text{‰} \approx 1 \text{ PSU}$ (Bei $15^{\circ}\text{C}$ und Standardluftdruck wird die elektrische Leitfähigkeit der Probe mit den Kalium <sup>15</sup> -Gehalt einer Kalium-Chlorid-Lösung (KCl) gleicher elektrischer Leitfähigkeit verglichen.)
STX	Saxitoxin
UK	Großbritannien
USA	Vereinigte Staaten von Amerika

### Lateinischen Ausdrücke, z. T. abgekürzt

<i>ca.</i>	( <i>circa</i> ) ungefähr
<i>cf.</i>	( <i>confer</i> ) vergleiche
<i>e. g.</i>	( <i>exempli gratia</i> ) zum Beispiel
<i>et al.</i>	( <i>et alii</i> ) und andere
<i>etc.</i>	( <i>et cetera</i> ) und so weiter
<i>i. e.</i>	( <i>id est</i> ) das ist, das heißt
<i>post hoc</i>	im Nachhinein
<i>sensu lato</i>	im weiteren Sinne
<i>sensu stricto</i>	im engeren Sinne

### Abkürzungen deutscher Wörter

bzw.	beziehungsweise
u. a.	und andere, unter anderem
z. T.	zum Teil
pers. Komm.	persönliche Kommunikation

(Weitere in Tabellen und Abbildungen vorgenommene Abkürzungen werden dort erklärt.)

# 1 Einleitung

Unter Plankton versteht man alle Organismen bzw. deren Lebensstadien die sich schwebend in limnischen oder marinen Wasserkörpern aufhalten (HENSEN 1887; aus dem Altgriechischen „πλαγκτόν“, das Dahintreibende). Plankton ist nicht oder nur mit sehr geringer Geschwindigkeit in der Lage, sich aktiv fortzubewegen. Daher wird es unweigerlich durch Meeresströmungen vertrieben bzw. wird im Süßwasser durch Flüsse Richtung Meer verfrachtet. Alle planktisch lebenden Organismen, die Photosynthese betreiben, werden unabhängig von ihrer taxonomischen Stellung als Phytoplankton bezeichnet. Das Phytoplankton ist der Hauptträger der Primärproduktion im Meer und bildet die Basis des marinen Nahrungsnetzes. Es handelt sich hierbei vor allem um einzellige Algen (Mikroalgen), deren begeißelte Vertreter als Phytoflagellaten bezeichnet werden.

Eine Vielzahl biotischer und abiotischer Umweltfaktoren nehmen als äußere Steuergrößen auf die Entwicklung des Phytoplanktons Einfluss. Der wichtigste biotische Umweltfaktor, der die Phytoplankton-Entwicklung bestimmt, ist der Wegfraß („Grazing“) durch Organismen höherer trophischer Ebenen des Nahrungsnetzes. Weitere biotische Faktoren sind Verluste durch Infektionskrankheiten, Schwächung durch Parasiten oder Konkurrenz um Nährstoffressourcen innerhalb des Phytoplanktons selbst. Zu den abiotischen Umweltfaktoren, die die Phytoplankton-Entwicklung steuern, zählen das Lichtangebot, die Temperatur, die Dichte des Wassers und seine physiko-chemischen Eigenschaften, wie der Salzgehalt und die häufig biogen beeinflussten Faktoren Nährstoffkonzentration, pH-Wert und Schadstoffbelastung.

Die mit Turbulenz einhergehenden Wasserbewegungen sind eng mit Fluktuationen in den physiko-chemischen Milieubedingungen des Phytoplanktons assoziiert. Daher wurden Turbulenzeffekte auf das Phytoplankton bislang häufig intermediär über Licht und Nährstoffverfügbarkeit interpretiert (e. g. im Konzept der kritischen Tiefe, SVERDRUP 1953). In der vorliegenden Arbeit wird kleinskalige Turbulenz als ein gesonderter Umweltfaktor betrachtet und sein Einfluss auf das Phytoplankton untersucht. So soll geklärt werden, inwieweit sich Turbulenzeffekte direkt mechanisch auf die Phytoplanktonzelle selbst oder auch über Veränderungen der physiko-chemischen Bedingungen in der die Zelle unmittelbar umgebenden Wasserhülle auswirken können. In Kulturexperimenten wurde der Turbulenzeinfluss auf die Entwicklung und Physiologie ausgewählter Blüten bildender Phytoplankton-Arten untersucht. Die Ergebnisse sollen zu einem besseren Verständnis sowie zu einer besseren Vorhersagbarkeit (Modellierung) bei der Entstehung von Phytoplanktonblüten beitragen.

## 1.1 Algenblüten

Obwohl Algen als Primär- und Sauerstoffproduzenten die Lebensgrundlage für die meisten Meerestiere bilden, können Algenblüten (Algenmassenvermehrungen und –ansammlungen) eine schädigende Wirkung für Mensch und Natur haben. Sie werden dann als „Harmful Algae Blooms“ (HABs) bezeichnet. Durch toxische Stoffe oder durch die Sauerstoffzehrung beim mikrobiellen Abbau einer abgestorbenen Algenblüte („Umkippen des Gewässers“) können sie Fischsterben auslösen. Ausgehend von giftigen HABs können sich über die Nahrungskette Toxine in Muscheln anreichern und nach Verzehr beim Menschen zu Vergiftungen führen. Weiterhin können HABs Badeverbote oder eine Störung des Badespaßes bedingen, wenn

Substanzen aus lebenden oder abgestorbenen Algenblüten einen unangenehmen Geruch verströmen, zu Hautreizungen oder zu Schaumansammlungen am Strand führen.

Seit Beginn der 80er Jahre wird immer häufiger über HABs berichtet. Als mögliche Gründe dafür werden die Eutrophierung der Küstengewässer und die damit verbundenen Veränderungen der Nährstoffverhältnisse sowie der Klimawandel angeführt (e. g. HALLEGRAEFF 1993). Kontrovers dazu wird eine erhöhte Wahrnehmung derartiger Phänomene, hervorgerufen durch ein stärkeres öffentliches Interesse und umfangreichere Untersuchungsprogramme, diskutiert („Observer Effect“, COLIJN 1992).

Zumindest sind derartige Phänomene bereits aus früheren Tagen bekannt. Die im alten Testament beschriebene erste Plage, die über die Ägypter herein brach, kann als eine das Wasser rot färbende Algenblüte („Red Tide“) angesehen werden: „Und alles Wasser im Strom (Nil) ward in Blut verwandelt. Und die Fische im Strom starben und der Strom ward stinkend, dass

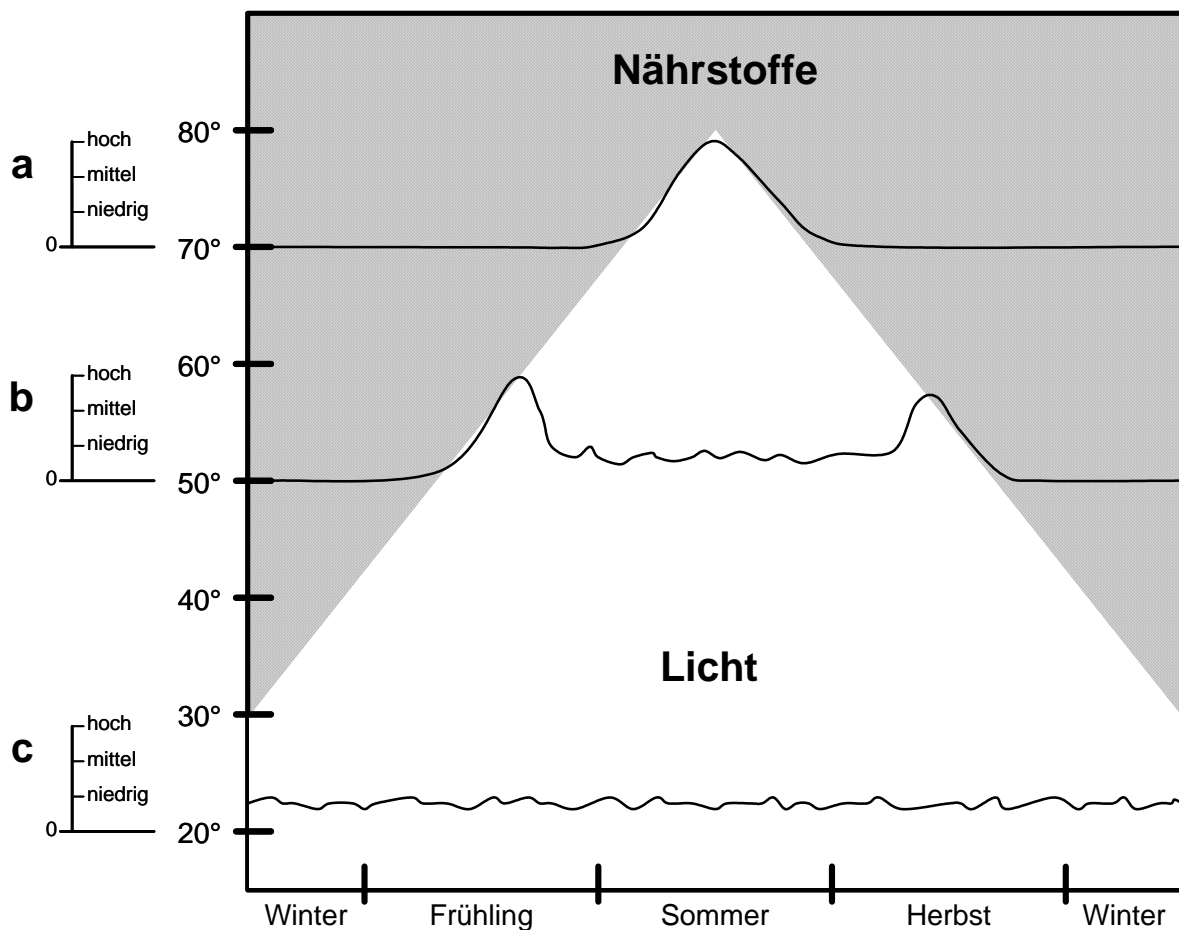


Abbildung 1

Der Jahresverlauf der globalen Primärproduktion des Phytoplanktons in Abhängigkeit von Licht und Nährstoffen

Das Vorherrschen von Licht- (unschattierter Bereich) oder Nährstoffverfügbarkeit (schattierter Bereich) an der Meeresoberfläche abhängig von der geographischen Breite (Ordinate) und der Jahreszeit (Abszisse). In dieses Diagramm integriert ist der typische Jahresgang der phytoplanktischen Primärproduktion für **a** polare Breiten, **b** mittlere Breiten, **c** niedere Breiten. Nach LALLI & PARSONS (1993), übersetzt und verändert.

die Ägypter nicht trinken konnten das Wasser aus dem Strom...“ (AT, 2. Buch Mose, Kapitel 7, Vers 20-21). Diese HAB wurde laut Bibel von Aaron, dem 83-jährigen Bruder Moses, auf Geheiß Gottes herbeigeführt, indem er mit einem „mystischen Stab“ ins Nilwasser schlug. Sie diente dem Zweck, Pharao Ramses die Allmacht Gottes zu demonstrieren, um dadurch eine „Ausreiseerlaubnis“ für das jüdische Volk zu erwirken.

Seit der Zeit der großen europäischen Entdecker im 15. und 16. Jahrhundert wurden Algenblüten mit den beobachteten Wasserbedingungen in Verbindung gebracht. In Schiffstagebüchern wurden Wasserverfärbungen, die aus heutiger Sicht eindeutig von Algenblüten herühren, zusammen mit Wind- und Seegangsaufzeichnungen beschrieben (cf. STEUER 1910, SCHLEE 1973). Erste Ergebnisse wissenschaftlicher Untersuchungen von Algenblüten, die diese als Massenansammlungen von Kleinstorganismen erkannten, wurden im ausgehenden 19. Jahrhundert veröffentlicht (e. g. DARESTE 1855, VON BOGUSLAWSKI 1884, ANONYMUS 1896). Quantitative Zeitreihen bei der Untersuchung des Phytoplanktons sowie erste Modelle, die die gefundenen Sukzessionen (zeitliche Veränderung einer Pflanzengesellschaft) zu erklären versuchten, wurden in der Mitte des 20. Jahrhundert durchgeführt bzw. erdacht (e. g. RILEY *et al.* 1949, SVERDRUP 1953).

Die wesentlichen Steuerfaktoren für den Jahresverlauf der Primärproduktion des Phytoplanktons sind aus heutiger Sicht die Lichtintensität und die Nährstoffkonzentration in der oberen Wasserschicht (LALLI & PARSONS 1993; Abb. 1). Der Einfluss von Wasserbewegung, Dichte und Temperatur spielt in dieser Darstellung nur eine indirekte Rolle. Jedoch steuern tiden- und windinduzierte Wasserbewegungen sowie vertikale Dichteströmungen die Durchmischung der Wassersäule und können dadurch eine Zufuhr von nährstoffreichen Tiefenwasser an die Oberfläche bewirken (Auftrieb). Die saisonalen Maxima in den Jahresgängen der Primärproduktion in den polaren und gemäßigten Breiten werden überwiegend durch Diatomeenblüten (Kieselalgen, *Bacillariophyceae*) gebildet (Abb. 1). Bei diesen saisonalen Blüten handelt es sich in der Regel nicht um HABs. HABs treten in den gemäßigten Breiten, unabhängig ob sie von begeißelten oder unbegeißelten Arten gebildet werden, eher in den Sommermonaten zwischen der Frühjahrs- und Herbstblüte auf (SMAYDA 1989). In tropischen Breiten können sie bei entsprechender Nährstoffversorgung über das ganze Jahr entstehen. Dasselbe gilt für Phytoflagellatenblüten allgemein, die als schwer vorhersagbare, zeitlich und lokal unregelmäßig auftretende Phänomene betrachtet werden.

Bevor der Forschungsstand zum Einfluss der Turbulenz (Kapitel 1.3) auf das Phytoplankton dargestellt wird, erfolgt eine kurze Abhandlung zur Definition des entscheidenden physikalischen Parameters dieser Arbeit, der Turbulenz.

## 1.2 Turbulenz

Jeder, der einmal aus einem Schornstein aufsteigenden Rauch beobachtet hat - wie er heraus quillt, Wirbel bildet, sich ausdehnt und letztendlich mit der Umgebungsluft vermischt, wird eine Vorstellung davon haben, was Turbulenz bedeutet. Dennoch ist es sehr schwierig eine präzise Definition für dieses Phänomen zu geben (TENNEKES & LUMLEY 1972). Turbulenz ist eine ungeordnete Bewegung von Gasen und Flüssigkeiten. Zum einfacheren Verständnis mag es dienlich sein, sich zum Vergleich eine nicht-turbulente Bewegung zu vergegenwärtigen. Das Gegenteil von „turbulent“ ist „laminar“. Beim laminaren Fluss sind die einzelnen Moleküle geordnet und bewegen sich schichtweise zueinander.

### 1.2.1 Definition

TENNEKES & LUMLEY (1972) listen zur Charakterisierung der Turbulenz sieben Eigenschaften auf:

1. **Zufälligkeit**

Turbulente Bewegung ist unvorhersagbar in ihrer unmittelbaren Geschwindigkeit und Richtung. Deshalb ist die Beschreibung von Turbulenz nicht deterministisch, sondern nur statistisch anhand von Durchschnittsgrößen möglich.

2. **Dreidimensionale Wirbel**

Turbulenz ist rotierend und dreidimensional. Dies geht mit einem hohen Grad an Geschwindigkeitsfluktuationen einher. Die sich bildenden Wirbel existieren nur für kurze Zeiträume. Im Gegensatz dazu stellen zweidimensionale Wirbel stabile Gebilde dar, die sich über längere Zeit (mehrere Umdrehungen) selbst erhalten.

3. **Turbulente Diffusion**

Turbulenz ist diffusiv, *i. e.* sie besitzt einen Ausbreitungsdrang. Sie bewirkt eine schnelle Vermischung der Gase oder Flüssigkeiten, die das Mehrfache der Vermischung durch molekulare Diffusion beträgt.

4. **Dissipation**

Turbulenz ist dissipativ, *i. e.* sie zerfällt sehr schnell. Innere Reibung bewirkt, dass kinetische Energie in Wärmeenergie übergeht. Um Turbulenz aufrecht zu erhalten muss ständig kinetische Energie zugeführt werden.

5. **Schwellenphänomen**

Turbulenz tritt abrupt beim Überschreiten eines Schwellenwertes auf. Ein Hindernis im laminaren Fluss oder eine Strömungserhöhung können Turbulenz auslösen. Turbulenzentstehung ist abhängig von den Interaktionen zwischen den viskosen Eigenschaften und den Trägheitseigenschaften des strömenden Mediums.

6. **Flusseigenschaft**

Turbulenz ist keine Eigenschaft von Gasen und Flüssigkeiten sondern eine Eigenschaft ihrer Bewegung. Die Gesetze der Mechanik gelten sowohl für die Bewegung von Flüssigkeiten als auch für die von Gasen. Die molekularen Eigenschaften des Mediums sind für die Turbulenz von untergeordneter Bedeutung.

7. **Kontinuum**

Turbulenz bildet innerhalb einer oberen und einer unteren Grenze ein Kontinuum, das von den Gesetzen der Mechanik beherrscht wird. Innerhalb dieses Kontinuums finden sich Wirbelstrukturen von unterschiedlicher Dimension. Wie beim „Apfelmännchen“ der Chaostheorie (MANDELBROT 1983) lässt sich eine Struktur in immer wieder ähnliche Strukturen kleinerer Größe auflösen.

Die obere Grenze des Kontinuums wird bestimmt durch eine äußere Begrenzung, die eine weitere Ausbreitung verhindert. Bei einem Fluss im geographischen Sinne bilden beispielsweise die Ufer, das Flussbett und die Wasseroberfläche die äußere Begrenzung. Die untere Grenze wird erreicht, wenn die aus den Gesetzen der Mechanik resultierenden Trägheitskräfte ihre Vorherrschaft verlieren, *i. e.* wenn sie durch Dissipation so klein werden, dass sie gegenüber den Kräften, die aus den molekularen Eigenschaften des Wassers resultieren, klein sind.

### 1.2.2 Die turbulente kinetische Dissipationsenergie

Die Größe, mit der die Turbulenzintensität quantitativ beschrieben werden kann, ist die turbulente kinetische Dissipationsenergie. Es handelt sich hierbei um eine skalare Größe, *i. e.* eine ungerichtete Größe, die durch Zahlenwert und Einheit vollständig charakterisiert ist. Als Formelzeichen wird das kleine griechische  $\varepsilon$  (Epsilon) verwendet<sup>1</sup>. Bei  $\varepsilon$  handelt es sich um eine Rate der Energieumwandlung von turbulenter kinetischer Energie in Wärme. Die vielleicht anschaulichste, jedoch nicht gebräuchliche Einheit für  $\varepsilon$  ist „J s<sup>-1</sup> kg<sup>-1</sup>“, da man sich  $\varepsilon$  als die Energiemenge (Joule) turbulenter Bewegungsenergie vorstellen kann, die in einem Kilogramm des Mediums (*e. g.* 1 kg Meerwasser) innerhalb einer Sekunde in Wärme übergeht. Gebräuchliche Einheiten für  $\varepsilon$  sind „W kg<sup>-1</sup>“, „cm<sup>2</sup> s<sup>-3</sup>“ und „m<sup>2</sup> s<sup>-3</sup>“. In dieser Arbeit wird ausschließlich die letztgenannte Einheit verwendet; zitierte Werte für  $\varepsilon$  wurden gegebenenfalls umgerechnet (Tab 1 a).

**Tabelle 1**

#### Die turbulente kinetische Dissipationsenergie ( $\varepsilon$ )

(a) Umrechnung der gebräuchlichsten Einheiten.

(b) Einige Messwerte aus dem Meer.

<b>a</b>	$\text{m}^2 \text{s}^{-3}$	$= \text{W kg}^{-1}$	$= 10^4 \text{ cm}^2 \text{s}^{-3}$
	$\text{cm}^2 \text{s}^{-3}$	$= 10^{-4} \text{ W kg}^{-1}$	$= 10^{-4} \text{ m}^2 \text{s}^{-3}$
<b>b</b>			
$\varepsilon$ [m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup> ]	<b>Wassertiefe</b>	<b>Ursache</b>	<b>Quelle</b>
$1-2 \times 10^{-4}$	2 m	3,0 m Dünung + 1,0 m Windsee	Anis & Moum 1995
$1-5 \times 10^{-6}$	2 m	2,0 m Dünung + 0,6 m Windsee	(Werte Profilen von
$4-9 \times 10^{-7}$	2 m	1,8 m Dünung + 0,3 m Windsee	2-30 m entnommen)
$10^{-7}$ bis $10^{-10}$	15-35 m	4 m s <sup>-1</sup> Wind	Hauray <i>et al.</i> 1990
$10^{-5}$ bis $10^{-6}$	1-20 m	12 m s <sup>-1</sup> Wind	
$1,7 \times 10^{-7}$	0-10 m	5 m s <sup>-1</sup> Wind	MacKenzie & Legget 1993
$8,5 \times 10^{-6}$	0-10 m	20 m s <sup>-1</sup> Wind	
typisch $10^{-5}$	durchm. Oberflächenschicht	turb. Bedingungen, offener Ozean	Gargett 1989
bis $10^{-2}$	Brandungszone, Tidenrinnen	turb. Bedingungen, Küstengewässer	Wesson & Gregg 1994
$10^{-5}$ bis $10^{-4}$	-	untersch. schwarmbildende Tiere	Huntley & Zhou 2004

### 1.2.3 Kleinskalige Turbulenz, Kolmogorov-Skalenbereiche und Reynoldszahl

Die Turbulenz erzeugende kinetische Energie wird in der Regel großskalig, im Bereich von Metern ins Meer eingebracht und dissipiert zu immer kleineren Wirbelstrukturen. Je kleiner die Wirbel werden, desto stärker werden sie durch die Viskosität des Wassers gedämpft. Schließlich werden die Wirbel bzw. deren Geschwindigkeit aufgrund der Reibung so klein, dass keine kleineren Wirbel mehr entstehen können. Die turbulente kinetische Energie ist in Wärmeenergie übergegangen. Dieser Bereich des restlosen Überganges wird durch die Kolmogorov-Skalenbereiche beschrieben („Kolmogorov micro Scales“ oder bei Übersetzungen aus der russischen Literatur häufig auch „Inner Scales“ genannt). Der Mathematiker

<sup>1</sup> Das Akronym „TKE“ ist eine weitere häufig verwendete Abkürzung für diese Größe. In dieser Arbeit wird  $\varepsilon$  der Vorzug gegeben, weil es nicht so leicht mit der turbulenten kinetischen Energie verwechselt werden kann, für die „TKE“ ebenfalls häufig steht.

und Physiker KOLMOGOROV (1941, 1958) hat dazu drei Gleichungen aufgestellt. Der kleinste Wirbel wird durch (Gleichung 1) seine Wirbelgröße  $\lambda_K$  (Kolmogorov-Länge), (Gleichung 2) seine Periode  $\tau_K$  und (Gleichung 3) seine Geschwindigkeit  $u_K$  beschrieben:

$$\lambda_K = \left( \frac{\nu^3}{\varepsilon} \right)^{1/4}, \quad \tau_K = \left( \frac{\nu}{\varepsilon} \right)^{1/2}, \quad u_K = (\nu\varepsilon)^{1/4}. \quad (1-3)$$

Die Kolmogorov-Skalenbereiche sind abhängig von der turbulenten kinetischen Dissipationsenergie  $\varepsilon$  und der kinematischen Viskosität des Mediums  $\nu$ . Die Skalenbereiche basieren auf einem theoretischen Ansatz, der auf einer rein funktionalen Beziehung basiert und nur eine grobe Abschätzung der Werte ermöglicht (GARGETT 1997, JIMÉNEZ 1997)<sup>2</sup>. Die Kolmogorov-Länge im Wasser liegt in der Regel im Bereich von einigen Zehntelmillimetern bis Zentimetern. Turbulenz im Kolmogorov-Skalenbereich wird *sensu stricto* (im engeren Sinne) als kleinskalige Turbulenz bezeichnet. Turbulenz mit Wirbelgrößen bis zu einigen Zentimetern wird *sensu lato* (im weiteren Sinne) ebenfalls als kleinskalige Turbulenz bezeichnet (PETERS 2001).

Die kinematische Viskosität  $\nu$  wird durch den Quotienten aus dynamischer Viskosität und Dichte gebildet:

$$\nu = \frac{\eta}{\sigma}, \quad (4)$$

wobei  $\eta$  für die dynamische Viskosität und  $\sigma$  für die Dichte steht. Im Wasser nimmt  $\eta$  bei einer Temperaturerhöhung deutlich ab, folglich nehmen  $\lambda_K$ ,  $\tau_K$  und  $u_K$  bei einer Erhöhung der Wassertemperatur ebenfalls ab.

Das Verhältnis zwischen den wirkenden Trägheitskräften und den aus den molekularen Eigenschaften des Mediums resultierenden viskosen Kräften beschreibt die Reynoldszahl  $Re$  (REYNOLDS 1894; cf. Kapitel 1.2.1, 5.):

$$Re = \frac{ul}{\nu}, \quad (5)$$

wobei  $u$  für die Relativgeschwindigkeit und  $l$  für die charakteristische Länge des Körpers steht. Die charakteristische Länge des Körpers ist *e. g.* bei einer Kugel oder bei einem Rohr der Radius. Bei komplizierten Formen oder gar veränderlichen Formen (*e. g.* bei einem sich schlängelnd fortbewegenden Fisch) kann es schwierig sein, die exakte charakteristische Länge zu bestimmen. Im Wasser ist auch  $Re$  deutlich temperaturabhängig; bei Erhöhung der Wassertemperatur nimmt  $Re$  zu.

In einem reibungsfreien System wird die Bewegung eines Körpers vollkommen von den Trägheitskräften bestimmt ( $Re \rightarrow \infty$ ). Ein einmaliger Impuls würde ausreichen, um einen Körper in eine fortwährende, geradlinige Bewegung mit konstanter Geschwindigkeit zu versetzen (Trägheitsprinzip). Eine konstant einwirkende Kraft würde hingegen zu einer gleichmäßig beschleunigten Bewegung führen.

<sup>2</sup> Ob es sich beispielsweise bei der Kolmogorov-Länge um den Durchmesser, den Radius oder den Umfang des kleinsten Wirbels handelt, lässt sich anhand der Gleichungen (1-3) nicht klären.



Das Gegenteil von einem reibungsfreien System ist ein vollkommen von viskosen Kräften bestimmtes System ( $Re \rightarrow 0$ ). Die Reibungskräfte zwischen Körper und Medium hängen insbesondere von der Viskosität des Mediums ab und werden deshalb als „viskose Kräfte“ bezeichnet. In einem solchen System würden die viskosen Kräfte den Effekt der Trägheit vollständig aufheben. Ein Kraftimpuls zeigte keinerlei Wirkung. Eine konstant einwirkende Kraft wäre notwendig, um einen Körper mit konstanter Geschwindigkeit zu bewegen.

Tatsächliche Bewegungen von Organismen durch Wasser oder Luft sind auf einem Kontinuum zwischen diesen beiden Polen anzusiedeln (Abb. 2). Die Position auf diesem Kontinuum wird durch die Reynoldszahl  $Re$  ausgedrückt. Je größer  $Re$ , desto größer ist der Einfluss der Trägheit. Bei „1“ entspricht der Einfluss der Trägheit dem der Viskosität. Je kleiner  $Re$  ist, desto größer ist der Einfluss der Viskosität.

Die Reynoldszahl für die in diesen Experimenten untersuchten Arten und für das Phytoplankton allgemein ist klein, *i. e.*  $Re$  ist stets  $<1$ . Phytoflagellaten sind langsam. Die Geschwindigkeit, die durch Geißelschlag erzielt werden kann, liegt in der Größenordnung von  $3-30 \text{ m d}^{-1}$  (CULLEN & HERRIGAN 1981). Sinkgeschwindigkeiten von Phytoplanktern sind noch geringer ( $0,01-10 \text{ m d}^{-1}$ , WALSBY & REYNOLDS 1980, BIENFANG 1981, PASSOW 1991). Phytoflagellaten sind klein. Die Länge der in dieser Arbeit untersuchten Arten liegt in der Größenordnung von  $5-50 \mu\text{m}$ . Bei diesen Geschwindigkeiten und Größen ist der Einfluss der spezifischen Form, ob kugelförmig, gestreckt, geschuppt oder mit Fortsätzen bewehrt, für die Reynoldszahl von untergeordneter Bedeutung.

Das Phytoplankton lebt in einer Umwelt in der die viskosen Kräfte gegenüber den Trägheitskräften von entscheidender Bedeutung sind. Um als Mensch eine derartige Umwelt besser

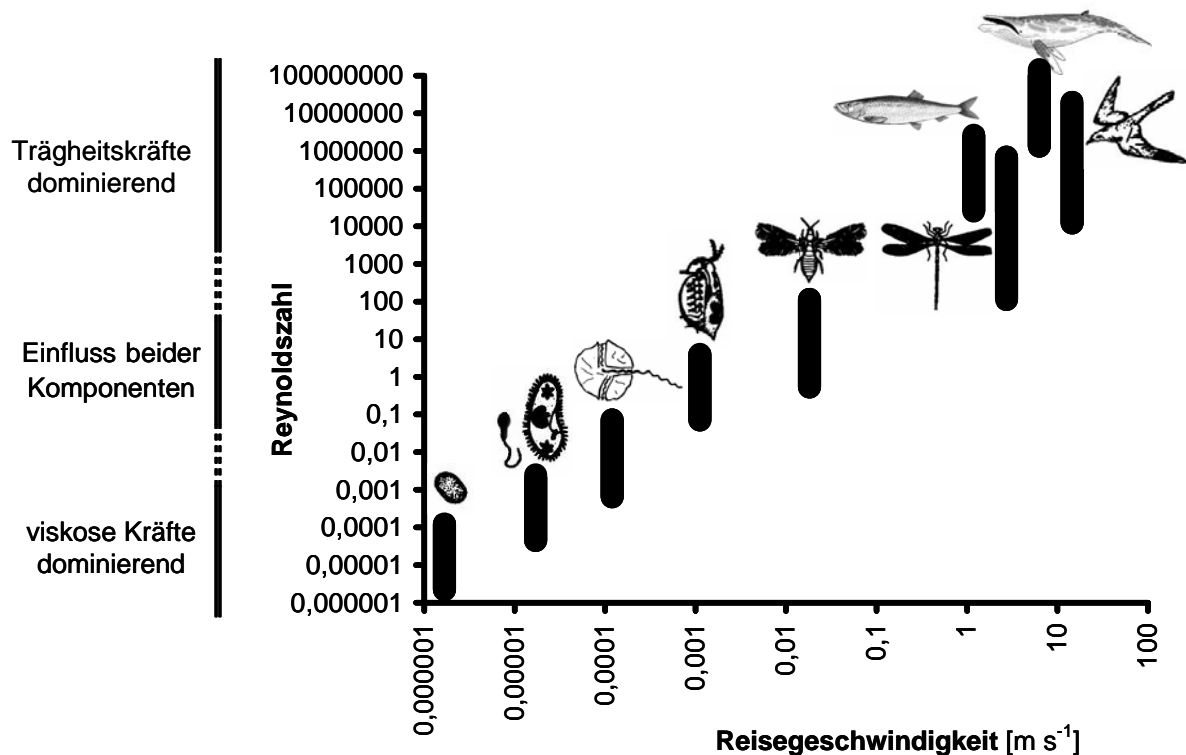


Abbildung 2

Bereiche der Reynoldszahl für Organismen verschiedener Größe bei der ihnen typischen Bewegungsgeschwindigkeit  
Nach NACHTIGALL (1977), abgeändert und ergänzt.

nach zu empfinden, kann man sich vorstellen, langsam in einem zähflüssigen Sirup zu schwimmen (PURCELL 1977). Bei einer Schwimgeschwindigkeit von höchstens  $1 \text{ cm s}^{-1}$  in einem solchen zähflüssigen Medium würde man fast ausschließlich von laminaren Strömungslinien umflossen. Ein großer Teil des umgebenden Sirups würde beim Schwimmen mitgeschleppt werden. Der unmittelbar am Körper haftende Sirup könnte auch durch heftige Bewegungen oder größere Schwimgeschwindigkeiten nur sehr langsam ausgetauscht werden. Für Organismen, die sich durch die Aufnahme gelöster Moleküle ernähren, wirkt sich die langsame Erneuerung des umgebenden Wassers nachteilig aus. Die Grenzschicht verarmt an Nährstoffen und wird ohne Turbulenz nur durch den sehr langsamen Prozess der molekularen Diffusion wieder aufgefüllt.

Große Reynoldszahlen spielen hingegen für einen methodischen Aspekt dieser Arbeit eine Rolle. Die zur Turbulenzerzeugung in den Experimenten verwendeten vertikal oszillierenden Gitter haben große Reynoldszahlen ( $Re \gg 1$ ) *i. e.* sie erzeugen bei ihrem Weg durchs Medium Wirbelschleppen.

### 1.2.4 Turbulenz im Meer

Einige exemplarische Messwerte von Turbulenz im Meer werden in Tabelle 1 b dargestellt. Sich brechende Wellen erzeugen sehr hohe Turbulenz, in der Brandungszone wurden Werte bis  $10^{-2} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$  gemessen (WESSON & GREGG 1994, TERRAY *et al.* 1996). Oberflächenwellen stellen die bedeutendste Eintragsquelle von Turbulenz im offenen Ozean dar (WESSON & GREGG 1994, ANIS & MOUM 1995). Die Werte in dessen Oberflächenschicht erstrecken sich über drei Größenordnungen von  $10^{-4}$  bis  $10^{-7} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$ . Eine Windzunahme von 5 auf  $20 \text{ m s}^{-1}$  kann innerhalb der oberen 10 m der Wassersäule eine 50-fache Zunahme der Turbulenz bedeuten (MACKENZIE & LEGGETT 1993). Die durch Wind und Wellen an der Oberfläche erzeugte Turbulenz pflanzt sich nur begrenzt in der Wassersäule nach unten fort, so dass sie ab *ca.* 100 m Wassertiefe zu vernachlässigen ist (TOLMAZIN 1985).

Turbulenz kann jedoch auch durch Bodenreibung entstehen. In Rinnen mit starker Tidenströmung wurden sehr hohe Werte von bis zu  $10^{-2} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$  gemessen (WESSON & GREGG 1994; RIPPETH *et al.* 2002). Weiterhin kann Turbulenz durch Reibung zwischen internen Wasserschichten entstehen (STACEY *et al.* 1999)<sup>3</sup>. Auch die Turbulenzerzeugung durch Schwarm bildende Organismen wurde untersucht. Innerhalb eines Schwarmes, unabhängig von der Körpergröße der Tiere (Krill-, Heringsschwärme oder Walschulen) wurden Turbulenzintensitäten im Bereich der Größenordnung von  $10^{-5}$  bis  $10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$  festgestellt (HUNLEY & ZHOU 2004; Tab. 1 b).

## 1.3 Phytoplankton und Turbulenz

Einer der bedeutendsten biologischen Ozeanographen und Ökologen des 20. Jahrhunderts, Ramon Margalef, maß im Laufe seines Schaffens der Turbulenz eine zunehmende Bedeutung als Steuergröße für biologische Prozesse bei: „I have myself been guilty of according too

---

<sup>3</sup> Strahlströme, wie der Golfstrom sind in sich turbulent; ein abgeschnürter Golfstromring ist ebenfalls in sich turbulent. Der Wirbel in seiner Gesamtstruktur ist jedoch nicht turbulent, da es sich bei ihm um eine zweidimensionale Struktur handelt. In Flüssen im geographischen Sinne ist häufig der gesamte Wasserkörper turbulent.

much importance to grazing, biochemical interaction, and other succession. It now seems to me that the sequence of populations is basically controlled by the physical environment, by advection and turbulence.“ (MARGALEF 1978).

Das als „Margalefs Mandala“ bekannte Diagramm (Abb. 3) zeigt ein konzeptionelles Model, welches wichtige funktionelle Phytoplanktongruppen in einen „ökologischen Raum“ setzt, der durch die Turbulenz und die Nährstoffkonzentration definiert ist. Diatomeen (*Bacillariophyceae*) bevölkern die Seite des Raumes mit hoher Turbulenz und hohen Nährstoffkonzentrationen. Ihnen diagonal gegenüber stehen die Dinoflagellaten; sie herrschen in Gewässern mit geringer Turbulenz und niedrigem Nährstoffgehalt vor. Von den Diatomeen zu den Dinoflagellaten verläuft fortschreitend über mehrere Beispielsgattungen die Sukzession im Gewässer, wobei Diatomeen vorwiegend den *r*-Strategen (hohes Wachstumspotential) und Dinoflagellaten den *K*-Strategen zugerechnet werden (hohe Nischenspezialisierung; MACARTHUR & WILSON 1967; STEARN 1976). „Red Tides“ verursachende Dinoflagellaten sind aus dieser Sukzession ausgenommen. Sie treten in Gewässern mit sehr hohen Nährstoffkonzentrationen und niedriger Turbulenz auf. Die vorwiegend im offenen Ozean vorkommenden Coccolithophoriden sind dagegen bei mittleren Nährstoffkonzentrationen über einen weiten Turbulenzbereich verbreitet. Seegebiete mit hoher Turbulenz und geringer Nährstoffkonzentration bleiben bei Margalef unbesiedelt.

Margalefs Ansatz, der Advektion in die Turbulenz mit einbezieht, zielt in erster Linie auf großskalige Mechanismen ab, die den Nährstoffgehalt in der Oberflächenschicht auffrischen (M. Estrada, Institut de Ciències del Mar, Barcelona, pers. Komm.). Dennoch war dieser Ansatz innerhalb der Planktologie für die Turbulenzforschung wegweisend. Weitere Konzept

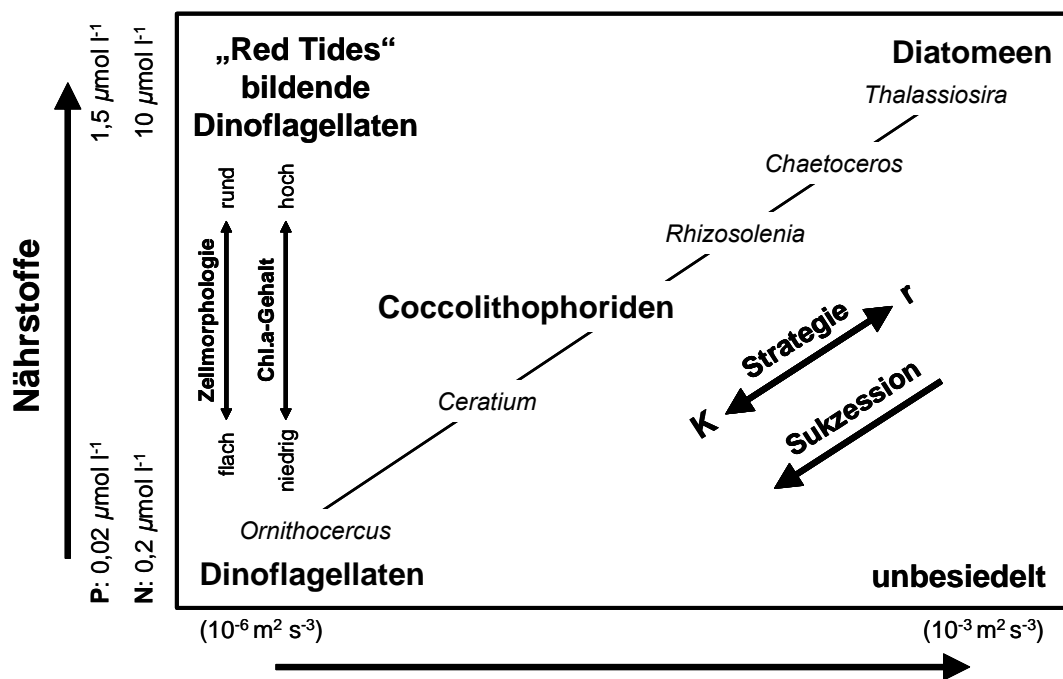


Abbildung 3

## Margalefs Mandala

## Turbulenz

Konzeptionelle Darstellung der Haupt-Lebensformtypen und einiger Beispielsgattungen des marinen Phytoplanktons in einem „ökologischen Raum“, gebildet durch die Nährstoffkonzentration (Werte bilden einen Anhaltspunkt für die Größenordnungen im Mittelmeer) und die Turbulenz. Übersetzt und nachgezeichnet nach MARGALEF (1978).

ionelle Modelle mit feineren Aufspaltungen folgten. Zum Beispiel unterscheiden SMAYDA & REYNOLDS (2001, 2003) in ihrem „Intaglio“ zwischen neun Dinoflagellatengruppen, denen sie ebenso viele, sich z. T. überschneidende Gewässertypen zuordnen. Eine Reihe von Wissenschaftlern stellen in Übersichtsartikeln heraus, dass ihrer Ansicht nach Turbulenz generell (SMAYDA 1989, 1997, 2002) und speziell im kleinskaligen Bereich von Millimetern bis wenigen Zentimetern die Entwicklung des Phytoplanktons beeinflussen kann (ESTRADA & BERDALET 1997, 1998; THOMAS & GIBSON 1990a; PETERS & REDONDO 1997; GIBSON 2000).

### 1.3.1 Meso- und Mikrokosmosexperimente (natürliche Artzusammensetzung)

Seit den 60er Jahren des vorigen Jahrhunderts werden in der Biologischen Ozeanographie Experimente in eingeschlossenen Wasserkörpern (Mesokosmen, „Enclosures“) zur Klärung ökologischer Fragestellungen durchgeführt. Mesokosmen umfassen häufig ein Volumen von mehreren Kubikmetern. Typischerweise sind es zur Wasseroberfläche offene, ins Meerwasser eingehängte Plastiksäcke, die mit Umgebungswasser befüllt werden. Licht und Temperatur werden durch die natürlich herrschenden Bedingungen bestimmt. Die ersten Experimente dieser Art zielten auf eine Quantifizierung der Photosyntheseleistung des Phytoplanktons im natürlichen Wasserkörper ab (STRICKLAND & TERHUNE 1961; ANITA *et al.* 1963). Weitere Experimente mit unterschiedlichen Forschungsschwerpunkten folgten, *e. g.* zum Einfluss des Sedimentes auf die Nährstoffverhältnisse in der Wassersäule und die resultierende Phytoplankton-Entwicklung (von BODUNGEN *et al.* 1976; SMETACEK *et al.* 1976).

Künstliche Turbulenzerzeugung bei Experimenten dieser Art wurde in den 70er Jahren bei einer Serie von Untersuchungen zur Auswirkung von Umweltverschmutzungen eingeführt (Controlled Ecosystem Pollution Experiment CEPEX; STEELE *et al.* 1977). In zwei der vier 68 m<sup>3</sup> fassenden, im Freiwasser verankerten Polyethylen-Mesokosmen wurde durch aufsteigende Luftblasen in unterschiedlichen Bereichen und Intensitäten Turbulenz erzeugt. Die Turbulenzerzeugung wurde nicht eingeführt, um gezielt den Turbulenzeinfluss zu untersuchen, sondern weil erkannt wurde, dass die Mesokosmen in früheren Experimenten nicht die natürlichen Verhältnisse des Umgebungswassers abbildeten. Viele der früheren Ergebnisse von Mesokosmos-Studien wurden daher als Artefakte verminderter Turbulenz angesehen (EPPLEY *et al.* 1978; DAVIS 1982; SANFORD 1997). In den beiden Mesokosmen mit Turbulenzerzeugung konnten während des sechswöchigen Experimentes große, zentrische, nicht-kettenbildende Diatomeen (*Coscinodiscus* spp.) persistieren; im Mesokosmos mit Turbulenzerzeugung innerhalb der gesamten Wassersäule entwickelten sie sich sogar zu den dominanten Arten (EPPLEY *et al.* 1978). Hingegen verschwanden diese *Coscinodiscus*-Arten in den Mesokosmen ohne Turbulenzerzeugung - vermutlich durch Sedimentation. Die durchschnittliche Zellgröße des Phytoplanktons nahm in diesen Mesokosmen ab, wobei der relative Anteil der Phytoflagellaten anstieg. Bei weiteren Turbulenzexperimenten in Mesokosmen konnten diese Ergebnisse bestätigt werden und der Einfluss des Fraßdrucks und der Nährstoffe, insbesondere der des Silikats wurden genauer untersucht (PARSONS *et al.* 1978; SONNTAG & PARSONS 1979 bzw. EGGE & AKSNES 1992).

Abweichend konnten in einer neueren Untersuchung keine signifikanten Unterschiede der Sedimentationsraten von Diatomeen und Phytoflagellaten in Abhängigkeit von der Turbulenz nachgewiesen werden (SVENSEN *et al.* 2001). Die durchschnittliche turbulente kinetische Dissipationsenergie in den oberen 5 m der drei Mesokosmen war jedoch für Turbulenzexperimente relativ gering ( $2 \times 10^{-7}$ ,  $6 \times 10^{-8}$  bzw.  $3 \times 10^{-8} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$ ).

Turbulenzexperimente in Mesokosmen sind wetterabhängig und aufwändig. Eine Größenfraktionierung des zu untersuchenden Planktons, *e. g.* um den Einfluss von „Grazern“ zu minimieren, ist bei den großen Volumina meist zu aufwändig. Eine Unterscheidung zwischen dem Einfluss kleinskaliger Turbulenz und dem größerer Skalenbereiche ist kaum möglich. Hingegen können Turbulenzexperimente in Mikrokosmen unter kontrollierten Bedingungen im Labor durchgeführt werden. Unter Mikrokosmen versteht man Experimentalgefäße bis ungefähr 100 l Inhalt.

In Mikrokosmos-Experimenten konnten ähnliche Sukzessionen wie in Mesokosmen beobachtet werden (ESTRADA *et al.* 1987, 1988; ARIN *et al.* 2002). Darüber hinaus wurde der Einfluss kleinskaliger Turbulenz auf das Nahrungsnetz untersucht (ALCARAZ *et al.* 1988; PETERS & GROSS 1994; PETERS *et al.* 1998, 2002). In der Studie von ESTRADA *et al.* (1987) wurde Seewasser 1 km vor der spanischen Mittelmeerküste entnommen und zur Reduzierung des Zooplanktons über 150  $\mu\text{m}$  Gaze in Mikrokosmen zu je 30 l filtriert. Ohne Zusatz von Nährstoffen wurde die Nährstoff- und Phytoplankton-Entwicklung über einen Zeitraum von 50 Tagen verfolgt. Dabei wurde Turbulenz mit unterschiedlichen Methoden und nicht quantifizierter Intensität in den einzelnen Ansätzen erzeugt. Innerhalb der ersten 20 Tage kam es generell zu einem Abundanzmaximum, gebildet durch zentrische Diatomeen (*Centrales*). Einhergehend mit dem Rückgang der Diatomeen, fielen im weiteren Verlauf die Nährstoffkonzentrationen bis an ihre Nachweisgrenze; hingegen nahmen die Abundanzen der Coccolithophoriden und Phytoflagellaten zu. Der Verlauf dieser Sukzession wurde durch den Einfluss der Turbulenz verstärkt, insbesondere der „Diatomeen-Peak“ erhöhte sich und trat früher auf.

In einer Folgestudie wurde Wasser von derselben Entnahmestelle mit Organismen derselben Größenfraktion ( $<150 \mu\text{m}$ ) in Mikrokosmen von 15 l Inhalt bei unterschiedlichen Nährstoffzugaben untersucht, *i. e.* es wurden unterschiedliche N:P-Verhältnisse eingestellt (ARIN *et al.* 2002). Bei einer kinetischen Dissipationsenergie von  $5,5 \times 10^{-6} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$  (vertikal oszillierenden Gitter) wurde die Konzentration von Chlorophyll *a* im Wasser als Surrogatparameter für die Menge des Phytoplanktons und zusätzlich die Bakterienkonzentration über einen Zeitraum von acht Tagen untersucht. Der Einfluss der Turbulenz erhöhte den relativen Anteil des Phytoplanktons gegenüber den Bakterien, während in den ungestörten Kontrollen das Verhältnis dieser beiden Organismengruppen annähernd konstant blieb. Sowohl der relative Anteil der Diatomeen als auch die durchschnittliche Zellgröße innerhalb des Phytoplanktons war unter Turbulenz höher, insbesondere wenn Stickstoff im Überschuss zugesetzt wurde oder wenn mit Stickstoff und Phosphor im atomaren Verhältnis von 16:1 nach REDFIELD (1958) gedüngt wurde.

### 1.3.2 Monokulturexperimente mit Phytoplanktern (Tab. 2)

Viele Publikationen zum Einfluss der Turbulenz basieren auf experimentellen Laboruntersuchungen an einzelnen, ausgewählten Phytoplankton-Arten. Solche Experimente werden üblicherweise in Experimentalgefäßen<sup>4</sup> von *ca.* 10 ml bis zu 100 Litern Inhalt durchgeführt. Dieser experimentelle Ansatz wurde auch in der vorliegenden Arbeit verfolgt.

Die Recherche der Originalliteratur zu solchen Studien ergab 35 Publikationen, die in Tabelle 2 nummeriert aufgeführt sind. Werden im Folgenden pro Satz mehrere dieser Studien zitiert,

<sup>4</sup> Bei Experimenten mit Monokulturen bevorzuge ich den Begriff „Experimentalgefäß“ gegenüber „Kosmos“ bzw. „Mikrokosmos“.

wird zur Platzersparnis lediglich Tab. 2 mit ihrer Nummer aus der ersten Spalte angegeben. Erfasst wurden auch Studien, die z. T. oder ausschließlich ohne Turbulenz bei laminaren Verhältnissen den Einfluss der Scherung untersuchten (*i. e.* Experimente in Couette-Kammern oder Durchflussapparaturen, *cf.* Kapitel 4.1; Tab. 2: 4, 6, 9, 11-12, 15-16, 18-19, 21-24, 29, 34). Zusammen mit zwei obligat heterotrophen Dinoflagellaten sowie drei in „Duokultur“ untersuchter Dinoflagellaten (Tab. 2: 25, 28 bzw. 25, 30) wurden so insgesamt 45 Arten in Turbulenz- und Scherungsexperimenten untersucht. Weiterhin wurde der Einfluss von Turbulenz und Scherung auf die Biolumineszenz von Dinoflagellaten untersucht (ANDERSON *et al.* 1988; LATZ *et al.* 1994, 1999; LATZ & ROHR 1999, 2005; CUSSATLEGRAS & GAL 2005, VON DASSOW *et al.* 2005). Diese Studien wurden jedoch nicht mit in Tabelle 2 erfasst.

### 1.3.2.1 Nicht-aktiv schwimmende Phytoplankter

Einige Phytoplanktongruppen sind immer oder während bestimmter Lebensstadien unbegeißelt und somit nicht in der Lage sich aktiv fortzubewegen. Aufgrund dieser Charakteristik spielen einige hypothetische Wirkungsmechanismen kleinskaliger Turbulenz bei ihnen keine Rolle (*cf.* Kapitel 1.4).

Die größte Gruppe des Phytoplanktons, die Diatomeen (*Bacillariophyceae*), ist unbegeißelt und nicht zur aktiven Fortbewegung fähig. Sechs Veröffentlichungen aus Tabelle 2 beschreiben Turbulenzexperimente mit insgesamt 8 Diatomeen-Arten (Tab. 2: 1, 7, 9, 16, 29, 32).

Einige an natürlichen Phytoplanktongemeinschaften durchgeführte Turbulenzexperimente legen nahe, dass sich der typische Jahresgang des Phytoplanktons, bei dem sich die Dominanz der Diatomeen und der Phytoflagellaten saisonal abwechseln, mit der Turbulenz als Steuergröße erklären ließe (*e. g.* ESTRADA *et al.* 1987; ARIN *et al.* 2002; *cf.* Kapitel 1.3.1). Der typische saisonale Jahresgang der Diatomeen gemäßigter Breiten zeigt einen Frühjahrs- und einen „Herbst-Peak“ (*cf.* Kapitel 1.1). Dies sind die windigsten und damit die turbulentesten Jahreszeiten. Im Winter wird unabhängig von der Turbulenz Licht als limitierender Faktor für das Wachstum angenommen (*e. g.* COLIJN & CADÉE 2003). Folglich sollte Turbulenz das Wachstum der unbegeißelten, häufig eine relativ hohe spezifische Dichte aufweisenden Diatomeen stimulieren.

Die Turbulenzexperimente zum Wachstum ausgewählter Diatomeen-Arten konnten diese Hypothese nicht bestätigen. Die Diatomeen *Skeletonema costatum*, *Thalassiosira weissflogii*, *T. sp.* und *Coscinodiscus sp.* zeigten gegenüber gleichzeitig durchgeführten Kontrollansätzen keine deutlichen Wachstumsunterschiede (Tab. 2: 1, 7 bzw. 32). Die für Diatomeen relativ kleine Art *Thalassiosira pseudonana* wuchs in der Stillkontrolle sogar etwas besser als unter Turbulenz (PETERS *et al.* 2006; Tab. 2). Auch Turbulenzexperimente, die im selben Projekt wie die vorliegende Arbeit durchgeführt wurden, konnten diese Hypothese nicht bestätigen (STAGINNUS 2005): Das Wachstum der großen solitären Diatomee *Coscinodiscus granii* (*ca.* 70-150  $\mu\text{m}$ ) wurde auf einem Schütteltisch einmal bei einer Frequenz von 50  $\text{min}^{-1}$  und einmal bei 100  $\text{min}^{-1}$  untersucht. Bei 50  $\text{min}^{-1}$  wurden erst bei den beiden letzten Messungen am 12. und 13. Tag Unterschiede mit geringer Zelldichten gegenüber der Stillkontrolle ermittelt. Bei 100  $\text{min}^{-1}$  wurden hingegen am 6. und 8. Tag deutlich höhere Zelldichten gegenüber der Stillkontrolle ermittelt. Allerdings sind Fehler bei der Zellzählung nicht auszuschließen, da die Zellen während der Experimente miteinander verklebten. Mit derselben Methodik wurden Experimente mit der kleineren solitären Diatomee *Thalassiosira punctigera* durchgeführt (*ca.* 25-75  $\mu\text{m}$ ). Bei 50  $\text{min}^{-1}$  wurden während der 9- bis 10-tägigen Phase mit einem Zuwachs der Zelldichte sowie während der anschließenden 6- bis 7-tägigen

Phase mit stagnierender oder abnehmender Abundanz unter Turbulenz meistens etwas niedrigere Zelldichten gegenüber denen der Stillkontrolle ermittelt. Bei  $100 \text{ min}^{-1}$  waren ab dem 4. Tag der 7-tägigen Zellzuwachs-Phase die Zelldichten gegenüber denen der Stillkontrolle ebenfalls erniedrigt. Auch während der Phase des Stagnation und des Rückgangs der Zelldichte waren die Zelldichten bei Turbulenz stets niedriger.

In weiteren Turbulenzexperimenten wurden die Kettenlänge und -rotation, die Koagulation und die Sinkgeschwindigkeit ausgewählter Diatomeen-Arten untersucht (Tab. 2: 16, 9, 29).

Neben den Diatomeen wurden 7 weitere nicht-aktiv schwimmende Phytoplankton-Arten der Klassen *Chlorophyceae*, *Cyanobacteria* (Synonym: *Cyanophyceae*) und *Prymnesiophyceae* in Abhängigkeit kleinskaliger Turbulenz untersucht (Tab. 2: 10, 15, 17, 24, 33, 35). Bei den *Prymnesiophyceae* wurden zudem auch aktiv schwimmende Arten bzw. Formen untersucht (cf. Kapitel 1.3.2.2).

Bei der Kultur der limnischen Chlorophycee *Scenedesmus quadricaula* zeigte sich bei Turbulenzintensitäten von  $10^{-4}$  bis  $10^{-5} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$  ein stärkerer Rückgang des Gehaltes an Chlorophyll *a* gegenüber der Kontrolle (Tab. 2: 15, 17). Dieser Rückgang setzte erst ein, als die Kultur die Stagnationsphase erreicht hatte. Die Koagulation der Organismen wurde durch Turbulenz begünstigt.

Bei den Cyanobakterien *Nodularia sphaerocarpa* und *N. spumiga* wurden neben der Filamentlänge, die nur bei der erstgenannten Art unter Turbulenzeinfluss abnahm, der Gehalt an Chlorophyll *a* und der pH-Wert im Medium sowie die physiologischen Parameter Nitrogenaseaktivität und Photosyntheserate untersucht (MOISANDER *et al.* 2002; Tab. 2). Bei beiden Arten nahm nach 2-4 Stunden Scherungseinfluss die Nitrogenaseaktivität ab (Scherrate entsprechend  $10^{-4}$  bis  $10^{-6} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$ ). Der pH-Wert des Mediums sank bei Scherung gegenüber den Ansätzen ohne Scherung; zwischen den Ansätzen mit unterschiedlichen Scherintensitäten blieb der Scherungseinfluss jedoch unklar. Da die Messung des Gehaltes an Chlorophyll *a* in der Kultur zu keinen plausiblen Ergebnissen führte, müssen auch die darauf bezogenen Photosyntheseraten als fraglich gelten.

An zwei nicht-aktiv schwimmenden Prymnesiophyceen wurden Turbulenzexperimente durchgeführt, zum Koagulationsverhalten und zur Sinkgeschwindigkeit: Im Koagulationsexperiment konnte bei einer niedrigen Turbulenzintensität von  $10^{-7} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$  weder bei jungen noch bei seneszenten Kolonien von *Phaeocystis pouchetii* ein Unterschied der Verklumpungseigenschaften festgestellt werden (PASSOW & WASSMANN 1994; Tab. 2). Die typische Schaumbildung beim Zusammenbruch von Blüten dieser Art in Verbindung mit Wind und Seegang trat bei der im Experiment gewählten Turbulenzintensität nicht auf. Im Experiment zur Sinkgeschwindigkeit erhöhte sich bei *Pleurochrysis* sp. in der unbeweglichen, trichalen Phase die Sinkgeschwindigkeit, nachdem die Organismen Turbulenzintensitäten von  $10^{-2}$  bis  $10^{-5} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$  ausgesetzt wurden (RUIZ *et al.* 2004; Tab. 2).

### 1.3.2.2 Aktiv schwimmende Phytoplankter

Unter den begeißelten Arten des Phytoplanktons wurden neben Vertretern der Dinoflagellaten eine Art der *Raphidophyceae*, *Olistodiscus luteus*, zwei Arten der *Prymnesiophyceae*, *Isochrysis galbana* und *I. sp.*, eine *Cryptophyceae*, *Storeatula major* sowie zwei Arten der *Chlorophyceae*, *Dunaliella tertiolecta* und *D. viridis* hinsichtlich kleinskaliger Turbulenz untersucht (Tab. 2: 7-8, 13, 25, 34). Bei *O. luteus*, *I. galbana* und *D. tertiolecta* konnten bezüglich des relativ ungenauen Surrogatparameters *In-vivo*-Fluoreszenz, bei *I. sp.* und *S.*

*major* bezüglich der Zelldichte kein Einfluss der kleinskaligen Turbulenz auf das Wachstum festgestellt werden (Tab. 2: 7, 25, 34).

Die Experimente mit der hypersaline Gewässer besiedelnden Alge *Dunaliella viridis* sind methodisch herausragend, weil sie als Isostat-Kulturen mit zeitlich konstanten physikochemischen Bedingungen durchgeführt wurden (Tab. 2: 8, 13). Die Zelldichte stieg mit zunehmender Turbulenzeinwirkung steiler an und erreichten ein höheres Niveau („Carrying Capacity“; AGUILERA *et al.* 1994; Tab. 2). Unter Turbulenzeinfluss war die Eingewöhnungsphase („Lag-Phase“) verkürzt und die maximale Wachstumsrate bis zu einem Schwellenwert erhöht. Die unterschiedlichen Turbulenzintensitäten im Bereich von  $5 \times 10^{-5}$  bis  $10^{-7} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$  wurden mit aufsteigenden Luftblasen erzeugt. Die Zellen wurden durch die Versuchsbedingungen nicht verletzt. Der zelluläre Kohlen- und Stickstoffgehalt stieg unter Turbulenz an. Der Gesamtpigmentgehalt blieb unverändert, während der Gehalt an Chlorophyll *a* und Karotinoiden anstieg. In einer methodisch abgewandelten Folgestudie (JIMÉNEZ *et al.* 1996; Tab. 2) mit derselben Zelllinie bei  $2 \times 10^{-5} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$  konnten die zuvor gefundenen Wachstumsparameter so generell nicht bestätigt werden. Der wesentliche Unterschied zur vorangegangenen Studie war die Verwendung verschiedener „Sorten Luft“ zur Turbulenzerzeugung. Ergebnisse, bei denen Luft ohne Kohlendioxid und Kulturmedien ohne Anreicherung mit einer Kohlenstoffquelle verwendet worden, legten nahe, dass in der Vorstudie und möglicherweise generell in Studien, bei denen Luft zur Turbulenzerzeugung eingesetzt wurde, eine Scheinkorrelation vorlag. Der entscheidende Faktor war nicht die Turbulenz sondern die Versorgung der pflanzlichen Organismen mit Kohlendioxid zur Photosynthese.

Arten aus der Gruppe der Dinoflagellaten, zu der viele „Red Tide“ bildende und toxische Vertreter zählen, wurden hinsichtlich ihrer Turbulenzsensibilität experimentell mit 22 Publikationen am intensivsten untersucht (Tab. 2: 2-7, 11-12, 14, 18-23, 25-31, 34). Neben der Beeinflussung von Wachstumsparametern wurden Turbulenzeffekte auf den DNA-Gehalt, den Toxingehalt, die Morphologie, die Schwimmrichtung, den pH-Gehalt des Mediums und auf Räuber-Beute-Beziehungen untersucht (Tab. 2: Wachstum, 2-7, 11-12, 14, 18, 20-22, 25-28, 30-31, 34; DNA, 5, 28; Toxine, 21; Morphologie, 12, 20, 26-27; Schwimmrichtung, 19; pH-Wert, 31; Räuber-Beute, 25, 30, 34).

Die 22 oben aufgeführten Veröffentlichungen befassen sich nur mit 23 Dinoflagellaten-Arten (inklusive der zwei obligat heterotrophen Dinoflagellaten *Oxyrrhis marina* und *Cryptothecodinium cohnii*; Tab. 2: 25 bzw. 28). Der „Red Tides“ verursachende Vertreter *Lingulodinium polyedrum* (Synonym: *Gonyaulax polyedra*) ist gewissermaßen die „Laborratte“ der experimentell arbeitenden Turbulenz-Phytoplanktologen. Vierzehn Publikationen untersuchten den Einfluss kleinskaliger Turbulenz auf diese Art unter verschiedenen Gesichtspunkten (Tab. 2: 4, 11-12, 14, 18, 22, 26-27; hinsichtlich seiner Biolumineszenz: ANDERSON *et al.* 1988; LATZ *et al.* 1994, 1999; LATZ & ROHR 1999, 2005; VON DASSOW *et al.* 2005)

Aufgrund einer dieser Untersuchungen an *Lingulodinium polyedrum* postulierten THOMAS & GIBSON (1990 a, b; Tab. 2) eine Schwelle der Turbulenzintensität im Bereich von  $4-16 \times 10^{-6} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$ , ab der die Zellteilung bei Dinoflagellaten unterbunden wird, jedoch noch eine Zunahme der Zellgröße stattfindet. Später relativierten die Autoren selbst diesen Schwellenwert, da sie für den Dinoflagellaten *Gymnodinium sanguineum* einen niedrigeren Schwellenwert ermittelten (THOMAS & GIBSON 1992; Tab. 2). Aufgrund dieser und anderer experimenteller Befunde an weiteren Dinoflagellaten-Arten wurde von einer Reihe von Wissenschaftlern eine generelle Beeinträchtigung der Dinoflagellaten durch hohe Turbu-



lenzintensitäten postuliert (Tab. 2: 2-3, 7, 11, 18 und THOMAS & GIBSON 1990a). Auch Turbulenzexperimente mit *Ceratium horridum*, die im selben Projekt wie die vorliegende Arbeit durchgeführt wurden, ergaben einen Rückgang der Zelldichte dieses Dinoflagellaten unter Turbulenzbedingungen (STAGINNUS 2005); bei einer Rotationsfrequenz von  $100 \text{ min}^{-1}$  auf dem Schütteltisch ging die Abundanz von *C. horridum* innerhalb von 23 Tagen sogar nahezu auf Null zurück. Das Postulat der allgemeinen Hemmung des Wachstums von Dinoflagellaten durch Scherkräfte, die von kleinskaliger Turbulenz im Medium hervorgerufen werden, wurde erstmals von SULLIVAN (1997) als das „Paradigma der Turbulenz-Phytoplanktologie“ bezeichnet. Die Sensitivität soll sich im Verlauf der Evolution in dieser stammesgeschichtlich alten und unter vielerlei Gesichtspunkten ursprünglichen Organismengruppe herausgebildet haben.

POLLINGER & ZEMEL (1981; Tab. 2) lieferten in einem für diesen Forschungszweig bahnbrechenden Experiment Hinweise zum physiologischen Mechanismus des erst später formulierten Paradigmas der Turbulenz-Phytoplanktologie. Sie untersuchten ein Phänomen im Jahreszyklus des Dinoflagellaten *Peridinium gatouense* im See von Galilea („Lake Kinneret“; POLLINGER & SERRUYA 1976, veröffentlicht unter dem Synonym *P. cinctum* forma *westii*). Die dort saisonal auftretende Blüte dieser limnischen Art konnte im Experiment mit Turbulenz in Zusammenhang gebracht werden (POLLINGER & ZEMEL 1981; Tab. 2). Es wurde gezeigt, dass bei der Population im See die Teilung des Zellkernes zwischen 23:00 und 02:00 stattfindet und die Zellteilung anschließend zwischen 02:00 und 04:00 ihren Höhepunkt erreicht. Die im Experiment mit Hell-Dunkel-Wechsel (14 h - 10 h) kultivierten Organismen konnte durch Erzeugung von Turbulenz während der Dunkelphase in ihrem Nettowachstum beeinträchtigt werden; Turbulenz während der Lichtphase blieb ohne Einfluss. Die ökophysiologische Kausalkette ergab: Im Februar bis März beginnt am See von Galilea eine Periode mit starken abendlichen und nächtlichen Winden (18:00-22:00,  $\geq 3,5 \text{ m s}^{-1}$ ). Die Winde führen zu erhöhter Turbulenz während dieses Zeitraumes. Die erhöhte Turbulenz stoppt die Kernteilung. Eine nicht vollständig vollzogene Kernteilung verhindert die Zellteilung. Daher bricht die jährliche Blüte von *P. gatouense* regelmäßig irgendwann im Februar oder März zusammen.

Beflügelt von diesen Ergebnissen wurden weitere Dinoflagellaten im Hinblick auf ihre Zellteilung untersucht. BERDALET (1992; Tab. 2) fand durch Untersuchungen des DNA-Gehaltes von *Gymnodinium nelsonii* Hinweise dafür, dass die Unterdrückung der Zellteilung auf eine Unterdrückung des Teilungsprozesses des Zellkerns zurückzuführen sei. Zum selben Ergebnis kam eine weitere, ähnliche Untersuchung an *Alexandrium minutum* (YEUNG & WONG 2003; Tab. 2). Diese Befunde sollen möglicherweise mit dem einzigartigen Spindelapparat der Dinoflagellaten in Verbindung stehen, der bei der geschlossenen Mitose der Dinoflagellaten innerhalb der nicht zurückgebildeten Kernhülle entsteht. Nach dieser Hypothese vermag während der Mitose der Spindelapparat die Chromatidenpaare der einzelnen Chromosomen ab einer gewissen Turbulenzintensität nicht mehr voneinander zu trennen.

Die Annahme einer generell hemmenden Wirkung der Turbulenz auf das Dinoflagellatenwachstum wird durch zahlreiche Feldbeobachtungen (Meeres- bzw. Seenbeobachtungen) gestützt. Es wurde beobachtet, dass Dinoflagellatenblüten häufig bei länger andauernden Perioden mit ruhigem Wetter auftreten (e. g. PRAKASH *et al.* 1971, POLLINGER & SERRUYA 1976, GILBRICHT 1983). Diese Beobachtungen lassen vermuten, dass der Übergang von turbulenten, nährstoffreichen hin zu ruhigen, geschichteten Bedingungen im Wasserkörper ein die Blütenbildung steuernder Faktor ist (MARGALEF 1978, 1997a, SMAYDA 1980). Ein direkter

Einfluss kleinskaliger Turbulenz, geschweige denn dessen physiologische Wirkungsweise, lässt sich jedoch aus derartigen Feldbeobachtungen nicht ableiten.

SULLIVAN *et al.* (1997; Tab. 2) brachten das Paradigma der Turbulenz-Phytoplanktologie ins Wanken. Sie untersuchten elf unterschiedliche Dinoflagellatenarten in z. T. mehreren Zelllinien derselben Art (Tab. 2: 14, 26-27). Drei der untersuchten Arten zeigten ein dem Paradigma entgegengesetztes Verhalten mit einer klar gesteigerten Nettowachstumsrate unter erhöhter kleinskaliger Turbulenz. Zu diesen Arten gehört die in der vorliegenden Arbeit ebenfalls untersuchte Art *Alexandrium fundyense* und der „Modellorganismus“ *Gonyaulax polyedra*. Die Nettowachstumsraten von mindestens vier der Arten zeigten sich als mehr oder weniger unbeeinflusst gegenüber kleinskaliger Turbulenz. Hinsichtlich dieses Parameters entsprachen höchstens vier Arten dem Turbulenz-Paradigma (*cf.* Tab. 2: 14, 26). Eine neuere Studie von HAVSKUM & HANSEN (2006; Tab. 2) stellte beim Dinoflagellaten *Heterocapsa triquetra* eine Wachstumsförderung durch Turbulenz fest. Sie führten diesen Effekt lediglich indirekt auf den Umweltfaktor Turbulenz zurück. Vielmehr zeigten sie, dass im Experiment die Turbulenz den Austausch von Kohlendioxid mit der Atmosphäre beschleunigt und so einem Anstieg des pH-Wertes in der Kultur entgegen wirkt. Der verminderte Anstieg des pH-Wertes bedinge das erhöhte Wachstum gegenüber der nicht-turbulenten Kontrolle.

Auch hinsichtlich der Zellgröße ergaben sich Zweifel am Paradigma der Turbulenz-Phytoplanktologie. Wendet man das Turbulenz-Paradigma *sensu strictu* an, müsste sich die Erniedrigung der Nettowachstumsrate wie folgt auf das Zellvolumen auswirken: Die Stärke der kleinskaligen Turbulenz überschreitet einen (artspezifischen) Schwellenwert. Es kann keine Zellteilung mehr stattfinden. Möglicherweise kommt es durch die fortwährende DNA-Produktion zu einem Anschwellen der Zellen und bei anhaltend hoher Turbulenz zum Tod (Tab. 2: 5, 7, 28). Eine fortwährende Exposition mit hohen Turbulenzstärken bewirkte nicht bei allen untersuchten Dinoflagellaten eine Vergrößerung des Zelldurchmessers (Tab. 2: 7, 12, 14, 20-21, 25-28, 31).

Über den Zelldurchmesser oder mechanische Zerstörungen, wie etwa Verlust der Geißel (Tab. 2: 4, 6), hinausführende morphologische Veränderungen infolge kleinskaliger Turbulenz berichten ZIRBEL *et al.* (2000; Tab. 2). Bei Turbulenz im Bereich von  $10^{-6} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$  nahm bei *Ceratocorys horrida* neben der Zelldichte die Länge ihrer Zellfortsätze gegenüber einer Kontrolle ohne Turbulenzerzeugung ab. Diese Verkürzung erwies sich in einem sich anschließenden „Erholungsexperiment“ als reversibel.

JUHL *et al.* (2001; Tab. 2) untersuchten als erste und bislang einzige den Einfluss der Turbulenz auf die Toxizität eines Phytoplankters. Die untersuchte Art, *Alexandrium fundyense*, ist Produzent von unterschiedlichen Neurotoxinen aus der Gruppe der Saxitoxine, die beim Menschen die Lähmende Muschelvergiftung (PSP) auslösen können. In den unter Lichtlimitierung durchgeführten Experimenten nahm der zelluläre PSP-Gehalt in den Ansätzen mit zunehmender täglicher Expositionsdauer der Turbulenz zu. Jedoch wurden in den Kontrollen ohne Turbulenz-Exposition vergleichbar hohe Werte festgestellt.

Tabelle 2 (Seiten 17 bis 22)

## Übersicht: Turbulenz- und Scherungsexperimente mit Phytoplanktern in Monokultur

<b>Klasse</b>		<b>Hfk</b>	Probennahmehäufigkeit des W'sparameters
<b>Baci</b>	Bacillariophyceae	<b>Exp</b>	Dauer der exponentiellen Wachstumsphase (in der Kontrolle)
<b>Chloro</b>	Chlorophyceae	(... <sup>self</sup> )	abweichende Einschätzung in Originalpublikation
<b>Crypto</b>	Cryptophyceae	<b>MP</b>	Messpunkte, während der exponentiellen Phase
<b>Cyano</b>	Cyanobacteria	(... <sup>self</sup> )	abweichende Ansicht in Originalpublikation
<b>Dino</b>	Dinoflagellata	<b>Morphologie und Zellgröße</b>	
<b>Prym</b>	Prymnesiophyceae	<b>G</b>	Zellgröße (Längen- Querschnittsflächen- oder Volumenmessungen der gesamten Zelle)
<b>Raphi</b>	Raphidophyceae	<b>H</b>	"Intaktheitsgrad" (e. g. Zustand der Zellwand, Geißelverlust)
<b>Spezies</b>		<b>KL</b>	Kettenlänge
<sup>a-d</sup>	in Originalpublikation unter Synonym veröffentlicht: <sup>a</sup> , <i>Gonyaulax excavata</i> ; <sup>b</sup> , <i>Peridinium cinctum</i> forma <i>westii</i> ; <sup>c</sup> , <i>Gonyaulax polyedra</i> ; <sup>d</sup> , <i>Gymnodinium nelsonii</i> ; <sup>e</sup> , <i>Alexandrium catanella</i>	<b>Kol</b>	Koloniebildung
<sup>h</sup>	heterotroph	<b>P</b>	Partikelbildung, Flockengröße
<sup>z12</sup> bzw. <sup>z13</sup>	Anzahl der Zelllinien derselben Art, die in separaten Experimenten untersucht wurden	<b>S</b>	Zellfortsätze
		<b>T</b>	Filament-Länge
		<b>ZK</b>	Morphologie und Größe des Zellkerns
<b>zum aktiven schwimmen befähigt</b>		<b>weitere Parameter in Abhängigkeit zu den hydrodynamischen Bedingungen</b>	
<sup>Kol</sup>	Kolonien untersucht	<b>Bew</b>	Bewegung der Organismen (e. g. Sinkgeschwindigkeit, Rotationsgeschwindigkeit, Vertikalverteilung)
<sup>tri</sup>	trichale Phase untersucht	<b>C</b>	zellulärer Kohlenstoffgehalt
<b>Erzg</b>	Erzeugung der hydrodynamischen Bedingungen	<b>Chl.a</b>	Chlorophyll a pro Zelle
<b>Co</b>	Couette-Kammer	<b>D</b>	Dimension der Experimentalgefäße
<b>GO</b>	oszillierende Gitter	<b>DCVJ</b>	9-(Dicyanovinyl)-Julolidin-Fluoreszenz
<b>UWL</b>	Unterwasserlautsprecher	<b>E</b>	Untersuchung auf Reversibilität der Turbulenzeffekte (Erholungsfähigkeit)
<b>Luft</b>	aufsteigenden Luftblasen	<b>Erzg</b>	Vergleich verschiedener Geräte zur Turbulenzerzeugung
<b>RO</b>	Vertikal oszillierende Stangen	<b>ETS</b>	Elektronentransportsystem
<b>FI</b>	Durchflussapparat	<b>i</b>	intermittierende Turbulenz
<b>S</b>	Schütteltisch (Spezifikation unbekannt)	<b>inaktiv</b>	Anteil der Inaktiven Zellen
<b>SO</b>	Schütteltisch mit Orbitalbewegung („Orbital Shaker“)	<b>Licht</b>	Lichtintensität während der Hellphase im Medium
<b>ST</b>	Schütteltisch mit Transversalbewegung	<b>Lum</b>	Biolumineszenz
<b>SW</b>	Rotationsrad („Phytoplankton Wheel“), Rolltisch	<b>M</b>	Mortalität
<b>*</b>	Taylor-Couette mit gegenläufig drehenden Zylindern	<b>N</b>	zellulärer Stickstoffgehalt
<b>**</b>	mit hoher Frequenz und kleiner Amplitude	<b>NA</b>	Nukleinsäuren (DNA, RNA)
<b>***</b>	Gerät baugleich zu dem in dieser Arbeit	<b>Ng</b>	Nitrogenaseaktivität
<b>Anzahl der Turbulenzstufen</b>		<b>Nu</b>	Nährstoffgehalt im Medium
<b>K</b>	Stillkontrolle	<b>pH</b>	pH-Wert im Medium
<sup>D</sup>	weitere Stufen durch unterschiedliche Dimensionen der Experimentalgefäße erzeugt, bzw. für Kontrollen Experimentalgefäßen mit abweichender Dimension verwendet	<b>Pigm</b>	weitere Pigmentgehalte pro Zelle (nicht Chl.a)
<sup>C:</sup>	in den Couette-Kammern	<b>Prot</b>	Proteingehalt der Zelle
<sup>i</sup>	weitere Stufen durch intermittierende Turbulenz	<b>O<sub>2</sub></b>	Sauerstoffgehalt im Medium
<sup>L</sup>	weitere Stufen durch Luft mit unterschiedlicher Zusammensetzung verwendet	<b>R-B</b>	Räuber-Beute-Beziehung
<sup>sp</sup>	Parallelansätze nacheinander durchgeführt (Kontrollen gegebenenfalls „gepoolt“)	<b>Tox</b>	Toxizitätsmessungen (zellulär)
<sup>sq</sup>	Stufen nacheinander gegen unterschiedliche Kontrollen durchgeführt	<b>W'ph</b>	Einfluss der Wachstumsphase
<b>Repl</b>	Anzahl der Parallelansätze pro Stufe	<b>ZI</b>	unterschiedliche Zelllinien einer Art
<sup>sp</sup>	Parallelansätze nacheinander durchgeführt (Kontrollen gegebenenfalls „gepoolt“)	<sup>14</sup> C	Photosyntheserate
<sup>sq</sup>	Parallelansätze nacheinander gegen unterschiedliche Kontrollen durchgeführt.	<b>Bemerkungen</b>	
<sup>z2</sup>	2 unterschiedliche Zelllinien derselben Art untersucht	<b>Allgemein</b>	
<b>Bereich der turbulenten kinetischen Dissipationsenergie</b>	(Mittelwert, höchste Stufe bis Mittelwert, niedrigste Stufe)	-	nicht untersucht
<sup>P&amp;M</sup>	von Peters & Marrasé 2000 abgeschätzt	?	unbekannt, aus Publikation nicht ersichtlich
<b>Qualität der Turbulenzabschätzung</b>		(...)	in Klammern gesetzt: einzelner Ansatz mit abweichenden Eigenschaften
<b>B</b>	Berechnung mit "guter Näherung"	"+"	untersuchter Parameter erhöht durch Turbulenz
<b>M</b>	Messwert („Partikeltracking“)	"-"	untersuchter Parameter erniedrigt durch Turbulenz
<b>S</b>	grobe Schätzung	"±"	untersuchter Parameter zeigt keine, keine eindeutige oder keine signifikante Reaktion auf Turbulenz
<b>Dauer des Experiments</b>		<b>t</b>	untersuchter Parameter weist eine Schwelle („Threshold“) gegenüber kleinskaliger Turbulenz auf, unterhalb derer (links) keine Effekte auftreten bzw. nach deren Überschreitung (rechts) keinerlei Zunahme mehr erfolgt.
<sup>E</sup>	im Anschluss " Erholungs-Experiment" durchgeführt		
<b>Wachstumsparameter</b>			
<b>Chl.a</b>	Chlorophyll a		
<b>Z</b>	Zelldichte (verschiedene Verfahren, mikroskopisch, „Coulter Counter“, Durchflusscytometrie etc.)		
<sup>14</sup> C	Photosyntheserate		
<sup>iv</sup>	grobe Abschätzung durch <i>in vivo</i> Fluoreszenz		

Publikation.....	Klasse	Spezies	aktiv	Turbulenz oder Scherung.....	Erzg	Stufen	Repl	Bereich [m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup> ]	Q
1 Schöne (1970)	Baci	<i>Chaetoceros</i> sp. <sup>in Duokultur</sup>	nein	Luft	2 <sup>(i)</sup>	1	?	-	
	Baci	<i>Skeletonema costatum</i>	nein	Luft	2 <sup>(i)</sup>	1	?	-	
			nein	S	1 <sup>i</sup> +K	1	?	-	
2 White (1976)	Dino	<i>Alexandrium tamarense</i> <sup>a</sup>	ja	SO	2+K	2	1×10 <sup>-2</sup> - 4×10 <sup>-3</sup> P&M	S	
				SO	1 <sup>i</sup> +K	2	4×10 <sup>-3</sup> P&M	S	
3 Pollinger & Zemel (1981)	Dino	<i>Peridinium gatouense</i> <sup>b</sup>	ja	SW	1 <sup>sq</sup> .1+K	3 <sup>sq</sup>	4×10 <sup>-3</sup> P&M	S	
4 Thomas & Gibson (1990b)	Dino	<i>Lingulodinium polyedrum</i> <sup>c</sup>	ja	Co	5 <sup>sq</sup> +K	1	2×10 <sup>-2</sup> - 5×10 <sup>-6</sup>	B	
5 Berdalet (1992)	Dino	<i>Gymnodinium sanguineum</i> <sup>d</sup>	ja	SO	1+K	3	?	S	
				GO	1	1	2,0×10 <sup>-3</sup> P&M	S	
6 Thomas & Gibson (1992)	Dino	<i>Gymnodinium sanguineum</i>	ja	Co	5 <sup>sq</sup> +K	1(2)	2×10 <sup>-3</sup> - 3×10 <sup>-7</sup>	B	
7 Berdalet & Estrada (1993)	Baci	<i>Thalassiosira weissflogii</i>	ja	SO	2+K	3	?	S	
	Baci	<i>Thalassiosira</i> sp.	ja	SO	1+K	3	?	S	
	Raphi	<i>Olisthodiscus luteus</i>	ja	SO	2+K	3	?	S	
	Prym	<i>Isochrysis galbana</i>	ja	SO	2+K	3	?	S	
	Dino	<i>Alexandrium minutum</i>	ja	GO	1 <sup>D</sup> (+K)	1	2×10 <sup>-3</sup> P&M	S	
	Dino	<i>Gymnodinium sanguineum</i> <sup>d</sup>	ja	SO	1+K	3	?	S	
				GO	1	1	2×10 <sup>-3</sup> P&M	S	
	Dino	<i>Prorocentrum micans</i>	ja	SO	1+K	3	?	S	
	Dino	<i>Prorocentrum triestinum</i>	ja	SO	2+K	3	?	S	
Dino	<i>Scrippsiella trochoidea</i>	ja	SO	1 <sup>D</sup> +K	3	?	S		
Chloro	<i>Dunaliella tertiolecta</i>	ja	SO	2+K	3	?	S		
8 Aguilera et al. (1994)	Chloro	<i>Dunaliella viridis</i>	ja	Luft	5 <sup>sp</sup> +K	1	5×10 <sup>-5</sup> - 7×10 <sup>-7</sup>	S	
9 Passow et al. (1994)	Baci	<i>Chaetoceros gracilis</i>	nein	Co	2	1	9×10 <sup>-4</sup> - 1×10 <sup>-5</sup>	B	
10 Passow & Wassmann (1994)	Prym	<i>Phaeocystis pouchetii</i>	nein <sup>Kol</sup>	SW	1	1	9×10 <sup>-8</sup>	S	
11 Gibson & Thomas (1995)	Dino	<i>Lingulodinium polyedrum</i> <sup>c</sup>	ja	Co	4 <sup>sq</sup> .1+K	1	5×10 <sup>-5</sup> - 2×10 <sup>-6</sup>	B	
12 Thomas et al. (1995)	Dino	<i>Lingulodinium polyedrum</i> <sup>c</sup>	ja	Co	2	1	7×10 <sup>-6</sup> - 8×10 <sup>-4</sup> P&M	B	
				SW	4 <sup>sq</sup> +K	2-6 <sup>sq</sup>	7×10 <sup>-6</sup> - 8×10 <sup>-4</sup> P&M	S	
				SW	2	1	7×10 <sup>-6</sup> - 8×10 <sup>-4</sup> P&M	S	
13 Jiménez et al. (1996)	Chloro	<i>Dunaliella viridis</i>	ja	Luft	1 <sup>L</sup> . <sup>sp</sup> +K	3	2×10 <sup>-5</sup>	S	
14 Sullivan et al. (1997)	Dino	<i>Alexandrium tamarense</i> <sup>Z12(e)</sup>	ja	RO	2+K	1	8×10 <sup>-5</sup> - 5×10 <sup>-8</sup>	M	
	Dino	<i>Ceratium fusus</i>	ja	RO	2+K	2	8×10 <sup>-5</sup> - 5×10 <sup>-8</sup>	M	
	Dino	<i>Gyrodinium sp</i>	ja	RO	2+K	1	8×10 <sup>-5</sup> - 5×10 <sup>-8</sup>	M	
	Dino	<i>Lingulodinium polyedrum</i>	ja	RO	2+K	2	8×10 <sup>-5</sup> - 5×10 <sup>-8</sup>	M	
	Dino	<i>Gymnodinium catenatum</i>	ja	RO	2+K	1	8×10 <sup>-5</sup> - 5×10 <sup>-8</sup>	M	
	Dino	<i>Pyrocystis fusiformis</i>	ja	RO	2+K	1	8×10 <sup>-5</sup> - 5×10 <sup>-8</sup>	M	
	Dino	<i>Pyrocystis noctiluca</i>	ja	RO	2+K	1	8×10 <sup>-5</sup> - 5×10 <sup>-8</sup>	M	
15 Hondzo et al. (1998)	Chloro	<i>Scenedesmus quadricauda</i>	nein	Co	7+K	1	3×10 <sup>-1</sup> - 1×10 <sup>-3</sup>	M	
16 Karp-Boss & Jumars (1998)	Baci	<i>Skeletonema costatum</i>	nein	Co*	1	-	2×10 <sup>-7</sup>	B	
	Baci	<i>Thalassiosira nordenskiöldii</i>	nein	Co*	1	-	2×10 <sup>-7</sup>	B	
17 Hondzo & Lyn (1999)	Chloro	<i>Scenedesmus quadricauda</i>	nein	GO**	3+K	1	1×10 <sup>-4</sup> - 2×10 <sup>-5</sup>	M	

### Bemerkungen (1-25)

- (1) Duokultur mit *S. costatum*; i: gleichmäßig aufsteigende Luftblasen (Stufe I), gleichmäßig aufsteigende Luftblasen unterbrochen von „heftigen“ Blasenintervallen (Stufe II).
- (2) i: gleichmäßig aufsteigende Luftblasen (Stufe I), gleichmäßig aufsteigende Luftblasen unterbrochen von „heftigen“ Blasenintervallen (Stufe II); eventuell Auxosporen-Bildung "-"
- (3) i: Einmalig 5 min heftiges Schütteln zum Beginn des Experimentes; eventuell Auxosporen-Bildung „-“.
- (4) Z, M: In der höchsten Stufe nach 6 d keine lebenden Zellen mehr nachweisbar.
- (5) i: 15 min Turbulenzexposition alle 2 bzw. 6 h; Z, M: Bei „alle 2 h“ waren in einer Parallele nach 24 d keine lebenden Zellen mehr nachweisbar.
- (6) i: 8 unterschiedliche Expositions-längen und -zeiten untersucht; Z, M: Zellen sind nachts sensibler gegenüber Turbulenz; E: Zellen, die das Schütteln überlebt haben „erholen sich wieder“ und erreichen wieder ähnliche Wachstumsraten wie nicht geschüttelte Zellen.
- (7) Z, Chl.a<sup>iv</sup>: Inhibitionsschwelle bei 4,1-16×10<sup>-6</sup> m<sup>2</sup> s<sup>-3</sup> lokalisiert, für alle „Dinos“ postuliert; H: Geißelabwurf, Zellerstörung ab 10<sup>-2</sup> - 10<sup>-3</sup> m<sup>2</sup> s<sup>-3</sup>.
- (8) NA: DNA „+“, RNA „+“, E: Reversibilität der Effekte festgestellt.
- (9) keine Kontrolle; H: nach 1 d Ansammlung von toten und bewegungsunfähigen, beige/weiß Zellen am Gefäßboden; M: nach 5 d alle Zellen tot.
- (10) Z, Chl.a<sup>iv</sup>: Inhibitionsschwelle bei 2,8×10<sup>-7</sup> m<sup>2</sup> s<sup>-3</sup> lokalisiert (niedriger als in Publikation Nr. 4); H: Geißelverlust; M: ab 10<sup>-2</sup> - 10<sup>-3</sup> m<sup>2</sup> s<sup>-3</sup>.
- (11) D, Z: im Experimentalgefäß mit abweichender Dimension hingegen Z „+“ gegenüber einer Kontrolle.
- (12) Chl.a<sup>iv</sup>, Z, M: spätestens nach 20 Tagen mit Turbulenzexposition sind alle Zellen tot; E: zuvor sind alle festgestellten Effekte reversibel.
- (13) D, Chl.a<sup>iv</sup>, Z: in Experimentalgefäßen mit abweichenden Dimensionen hingegen Chl.a<sup>iv</sup> „+“ und Z „±“.
- (14) Haline Art; Isostatkultur (Verdünnungsrate 0,27 d<sup>-1</sup>); Pigm: Pigmentgehalt, total „±“, Karotinoide „+“, Z: „Carrying Capacity“ höher und schneller erreicht, Lag-Phase kürzer, maximale Wachstumsrate bis zu einem Schwellenwert höher.

Dauer	Wachstum.....	Morphologie			weitere Parameter	Bem
	Parameter	Hfk [d]	Exp [d]	MP		
ca. 14 d	Z "-"	1	5	6	-	i (1)
10 d	Z "+"	1	4	5	KL "-"	- (2)
6 d	Z "±"	1	3	4	KL "-"	- (3)
24	Z "-"	3	12	6	-	M "+"
25	Z "-"	3	18	6	-	i, M "±"
45-57 d <sup>E</sup>	Z "-"	?	?	?	-	E, i, M "+"
4-6 d <sup>E</sup>	Chl.a <sup>iv</sup> "-t", Z "-t"	1	0-2	0-3	H "-"	- (7)
16 d <sup>E</sup>	Z "-"	0,5-7	1 (3 <sup>soff</sup> )	3 (7 <sup>soff</sup> )	G "-", ZK "±", H "-"	E, NA "+", W'Ph (8)
5 d	Z "-"	1-2	0	0	H "±"	M "+"
8-10 d	Chl.a <sup>iv</sup> "-t", Z "-t"	1	0-3	0-4	H "+"	- (10)
ca. 10 d	Chl.a <sup>iv</sup> "±"	1	?	?	-	-
ca. 10 d	Chl.a <sup>iv</sup> "±"	1	?	?	-	-
ca. 10 d	Chl.a <sup>iv</sup> "±"	1	?	?	-	-
ca. 10 d	Chl.a <sup>iv</sup> "±"	1	?	?	-	-
ca. 10 d	Z "-", ("+")	1	?	?	-	D, NA "+", M "+"
10 d <sup>E</sup>	Chl.a <sup>iv</sup> "±", Z "-"	1	?	?	-	E, M "+"
ca. 10 d	Z "-"	1	?	?	G "+", ZK "±"	-
ca. 10 d	Chl.a <sup>iv</sup> "±", Z "-"	1	?	?	-	-
ca. 10 d	Chl.a <sup>iv</sup> "±"	1	?	?	-	-
13-16 d <sup>E</sup>	Chl.a <sup>iv</sup> "±", Z "-"	1	7	8	-	Chl.a "±", D, ETS "±", NA "±", Prot "±" (13)
13-16 d	Chl.a <sup>iv</sup> "±"	1	?	?	-	-
14 d	Z "+"	ca. 1	8	10	H "±"	C "-", Chl.a "+", N "-", Pigm "±" (14)
20 min	-	-	-	-	P	W'ph (15)
0,5-1,5 d	-	-	-	-	P	W'ph (16)
10 d	Chl.a <sup>iv</sup>	1	2(5)	3(6)	-	i (17)
7 d	Chl.a <sup>iv</sup> "±"	1	0	0	-	-
2 h	<sup>14</sup> C "±, +"	-	-	-	-	- (18)
8 d	Z "-t"	1-3	0	0	G "+"	Chl.a "+", Pigm "±" (19)
15 d	Z "+"	1-2	ca. 3	8, 4	-	- (20)
?	Z "±, -"	1-2	?	?	G "±"	Zl (21)
?	Z "-"	1-2	?	?	G "+"	-
?	Z "±"	1-2	?	?	G "±"	-
7-8 d	Z "+"	2(1)	7-8	5	G "-"	-
?	Z "+"	1-2	?	?	G "-"	-
?	Z "±"	1-2	?	?	G "±"	-
?	Z "-t"	1-2	?	?	G "-"	-
6 d	Chl.a "±"	0,5-1	1,5	4	G "±", H "±", P "+t"	W'ph (22)
-	-	-	-	-	KL "±"	Bew (23)
-	-	-	-	-	KL "-"	Bew (24)
4 d	Chl.a "±"	0,5-1	1-2	3-4	G "±", P "+"	W'Ph (25)

- (15) P: Bildung transparenter exopolymerer Partikel (Anzahl und Flockengröße); W'ph: in stationärer Phase größte Flocken, Flockenbildung erfolgt innerhalb von Minuten, Flockengröße nach 3 min Initialphase wieder abnehmend.
- (16) P: Koagulationsexperiment mit unbegeißelter Kolonieform (Zeit bis sich Flocken von >1 mm gebildet haben); W'ph: kein Unterschied zwischen jungen und seneszenten Kolonien; bei verwendeter Turbulenzstärke keine Schaumbildung.
- (17) i: zunehmende Unterbrechungshäufigkeit der Scherung verstärkt den wachstumshemmenden Effekt, jedoch ist eine Mindestdauer der Scherung von 5-15 min für Effekte erforderlich.
- (18) Vorinkubation der Kulturen in einem Rotationsrad, das „biologisch auf das vorangegangene Couette-Experiment kalibriert wurde“; <sup>14</sup>C: Messung auf Rolltisch, Photosynthese pro Zelle nach 1 d Vorinkubation indifferent, nach 3 d stark erhöht; Photosynthese pro Chl.a nach 3 d jedoch erniedrigt.
- (19) Chl.a: Zunahme pro Zelle; Pigm: Anteile der einzelnen Pigmente in Relation zu Chl.a „±“, pro Zelle: Chl.a' „±“, nach 8 d „+“, Chl.c<sub>2</sub> „±“, Peridinin „±“, Diadinoxanthin „±“, β-Karotin „±“, nach 8 d „+“), HPLC-Analytik.
- (20) Haline Art; Isostatkultur (Verdünnungsrate 0,27 d<sup>-1</sup>); Turbulenzerzeugung mit 5 verschiedenen „Sorten“ Luft unterschiedlicher Zusammensetzung (variiertes Gehalt an anorg. Kohlenstoff, inkl. Ansatz mit CO<sub>2</sub>-freie Luft); Berechnung der Turbulenzstärke über Durchflussrate; in Medien mit HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>-Anreicherung kein Unterschied ob Luft mit oder ohne CO<sub>2</sub> zugeführt wurde.
- (21) Zl2, Z: Zelllinie CCMP115 „±“, Zelllinie CCMP1493<sup>6</sup> „-“.
- (22) In den hohen Stufen wurden turbulente Verhältnisse erreicht; P, W'ph: Flockenbildung fand vor allem beim Übergang von exponentieller Wachstumsphase zur stationären Phase statt; Flockengröße bis ca. 1×10<sup>-1</sup> m<sup>2</sup> s<sup>-3</sup> zunehmend, darüber abnehmend.
- (23) Bew: Rotationsgeschwindigkeit der Ketten „±“, keine Deformation der Ketten festgestellt, Längere Ketten drehen sich langsamer; KL: kein zerbrechen festgestellt.
- (24) Bew: Rotationsgeschwindigkeit der Ketten „+“, Deformation der Ketten „+“, Rotationsgeschwindigkeit mehr oder weniger unbeeinflusst von der Kettenlänge; KL: Ablösung einzelner Zellen von den Enden her.
- (25) W'Ph, Chl.a: Rückgang während der stationären Phase erfolgt rapider.

Publikation.....	Klasse	Spezies	aktiv	Turbulenz oder Scherung.....	Erzg	Stufen	Repl	Bereich [m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup> ]	Q
18 Juhl <i>et al.</i> (2000)	Dino	<i>Lingulodinium polyedrum</i>	ja	Co, ST	1 <sup>+</sup> K	(3, 3-4) <sup>SP</sup>	2x10 <sup>-5</sup> , ?	B, -	
					1 <sup>+</sup> K	(1-3, 2-4) <sup>SP</sup>	2x10 <sup>-5</sup> , ?	B, -	
					1 <sup>+</sup> K	1, 4 <sup>SP</sup>	2x10 <sup>-5</sup> , ?	B, -	
					1 <sup>+</sup> K	3-4 <sup>SP</sup>	?	-	
19 Karp-Boss <i>et al.</i> (2000)	Dino	<i>Alexandrium tamarense</i> <sup>d</sup>	ja	Co*	2+K	-	1x10 <sup>-6</sup> - 2x10 <sup>-7</sup>	B	
	Dino	<i>Glenodinium foliaceum</i>	ja	Co*	2+K	-	1x10 <sup>-6</sup> - 2x10 <sup>-7</sup>	B	
20 Zirbel <i>et al.</i> (2000)	Dino	<i>Ceratocorys horrida</i>	ja	SO	1	8, 4	1x10 <sup>-6</sup> - 2x10 <sup>-7</sup>	M	
21 Juhl <i>et al.</i> (2001)	Dino	<i>Alexandrium fundyense</i>	ja	Co	1 <sup>+</sup> K	1-2 <sup>sq</sup> (K: 8 <sup>sq</sup> )	9x10 <sup>-6</sup>	B	
22 Juhl & Latz (2002)	Dino	<i>Lingulodinium polyedrum</i>	ja	Co	3 <sup>+</sup> sq+K	2-4 <sup>sq</sup>	4x10 <sup>-4</sup> - 2x10 <sup>-5</sup>	B	
					1 <sup>+</sup> K	2	?	-	
					1 <sup>s</sup> , 1 <sup>+</sup> K	24-120	?	-	
23 Mallipattu <i>et al.</i> (2002)	Dino	<i>Lingulodinium polyedrum</i>	ja	Fl	4 <sup>sq</sup>	9 <sup>sq</sup>	6x10 <sup>-1</sup> - 4x10 <sup>-1</sup>	B	
24 Moisaner <i>et al.</i> (2002)	Cyano	<i>Nodularia sphaerocarpa</i>	nein	Co	3+K <sup>D</sup>	(2, 2, 7)+1 <sup>D</sup>	3x10 <sup>-4</sup> - 5x10 <sup>-6</sup>	B	
					3+K <sup>D</sup>	(2, 2, 7)+1 <sup>D</sup>	3x10 <sup>-4</sup> - 5x10 <sup>-6</sup>	B	
25 Havskum (2003)	Prym	<i>Isochrysis sp</i>	ja	GO <sup>***</sup>	4	2-3 <sup>SP</sup>	1x10 <sup>-4</sup> - 1x10 <sup>-8</sup>	B	
	Dino	<i>Oxyrrhis marina</i> <sup>h</sup> , in Duokultur	ja	GO <sup>***</sup>	2	3	1x10 <sup>-4</sup> - 1x10 <sup>-8</sup>	B	
					4	2 <sup>SP</sup>	1x10 <sup>-4</sup> - 1x10 <sup>-8</sup>	B	
26 Sullivan & Swift (2003)	Dino	<i>Alexandrium fundyense</i>	ja	RO	2+K	2 <sup>sq</sup>	3(5)x10 <sup>-4</sup> - 4(2)x10 <sup>-8</sup>	M, (B)	
	Dino	<i>Alexandrium tamarense</i> <sup>Z13(e)</sup>	ja	RO	2+K	3(2) <sup>SP</sup> , 2 <sup>sq</sup> , Z3	3(5)x10 <sup>-4</sup> - 4(2)x10 <sup>-8</sup>	M, (B)	
	Dino	<i>Ceratium fusus</i>	ja	RO	2+K	3 <sup>SP</sup> , 2 <sup>SP</sup>	3(5)x10 <sup>-4</sup> - 4(2)x10 <sup>-8</sup>	M, (B)	
	Dino	<i>Ceratium tripos</i> <sup>Z12</sup>	ja	RO	2+K	6 <sup>sq</sup> , Z2	3(5)x10 <sup>-4</sup> - 4(2)x10 <sup>-8</sup>	M, (B)	
	Dino	<i>Lingulodinium polyedrum</i>	ja	RO	2+K	3(2) <sup>SP</sup> , 2 <sup>sq</sup>	3(5)x10 <sup>-4</sup> - 4(2)x10 <sup>-8</sup>	M, (B)	
	Dino	<i>Gymnodinium catenatum</i>	ja	RO	2+K	2 <sup>sq</sup>	3(5)x10 <sup>-4</sup> - 4(2)x10 <sup>-8</sup>	M, (B)	
	Dino	<i>Gyrodinium sp.</i>	ja	RO	2+K	2 <sup>sq</sup>	3(5)x10 <sup>-4</sup> - 4(2)x10 <sup>-8</sup>	M, (B)	
	Dino	<i>Pyrocystis fusiformes</i>	ja	RO	2+K	2 <sup>sq</sup>	3(5)x10 <sup>-4</sup> - 4(2)x10 <sup>-8</sup>	M, (B)	
	Dino	<i>Pyrocystis noctiluca</i>	ja	RO	2+K	2 <sup>sq</sup>	3(5)x10 <sup>-4</sup> - 4(2)x10 <sup>-8</sup>	M, (B)	
27 Sullivan <i>et al.</i> (2003)	Dino	<i>Alexandrium tamarense</i> <sup>e</sup>	ja	RO	5+K, 6 <sup>SP</sup> +K	3 <sup>SP</sup> , 2-4 <sup>SP</sup>	1x10 <sup>-3</sup> - 4x10 <sup>-7</sup>	M	
	Dino	<i>Lingulodinium polyedrum</i>	ja	RO	5+K, 6 <sup>SP</sup> +K	3 <sup>SP</sup> , 2-5 <sup>SP</sup>	1x10 <sup>-3</sup> - 4x10 <sup>-7</sup>	M	
28 Yeung & Wong (2003)	Dino	<i>Cryptocodinium chonii</i> <sup>h</sup>	ja	SO	2 + K	1	2x10 <sup>-3</sup> - 4x10 <sup>-4</sup>	S	
	Dino	<i>Heterocapsa triquetra</i>	ja	SO	1 + K	1	2x10 <sup>-3</sup> - 4x10 <sup>-4</sup>	S	
29 Ruiz <i>et al.</i> (2004)	Baci	<i>Coscinodiscus sp.</i>	nein	Co <sup>(*)</sup> , GO <sup>***</sup>	viele <sup>C: D</sup>	1	5x10 <sup>-3</sup> - 5x10 <sup>-6</sup>	M	
	Baci	<i>Nitzschia sp.</i>	nein	Co <sup>(*)</sup> , GO <sup>***</sup>	viele <sup>C: D</sup>	1	5x10 <sup>-3</sup> - 5x10 <sup>-6</sup>	M	
	Dino	<i>Heterocapsa sp.</i>	ja	Co <sup>(*)</sup> , GO <sup>***</sup>	viele <sup>C: D</sup>	1	5x10 <sup>-3</sup> - 5x10 <sup>-6</sup>	M	
	Prym	<i>Pleurochrysis sp.</i>	nein <sup>trf</sup>	Co <sup>(*)</sup> , GO <sup>***</sup>	viele <sup>C: D</sup>	1	5x10 <sup>-3</sup> - 5x10 <sup>-6</sup>	M	
30 Havskum <i>et al.</i> (2005)	Dino	<i>Ceratium tripos</i>	ja	GO <sup>***</sup>	4	1	1x10 <sup>-4</sup> - 1x10 <sup>-8</sup>	B	
					4	2	1x10 <sup>-4</sup> - 1x10 <sup>-8</sup>	B	
					1	3	1x10 <sup>-4</sup>	B	
					1	1	1x10 <sup>-4</sup>	B	
	Dino	<i>Fragilidium subglobosum</i> <i>F. subglobosum</i> <sup>in Duokultur</sup>	ja	GO <sup>***</sup>	4	1	1x10 <sup>-4</sup> - 1x10 <sup>-8</sup>	B	
					4	3	1x10 <sup>-4</sup> - 1x10 <sup>-8</sup>	B	
31 Havskum & Hansen (2006)	Dino	<i>Heterocapsa triquetra</i>	ja	GO <sup>***</sup>	2	4	1x10 <sup>-4</sup> - 1x10 <sup>-8</sup>	B	
					3	4 <sup>(sp)</sup>	5x10 <sup>-6</sup> - 1x10 <sup>-8</sup>	B	
32 Peters <i>et al.</i> (2006)	Baci	<i>Coscinodiscus sp.</i>	nein	SO	1+K	4 <sup>(sq)</sup>	1x10 <sup>-3</sup>	M	
	Baci	<i>Thalassiosira pseudonana</i>	nein	SO	1+K	4 <sup>(sq)</sup>	1x10 <sup>-3</sup>	M	
33 Schapira <i>et al.</i> (2006)	Prym	<i>Phaeocystis globosa</i>	ja	GO	3+K	2	1x10 <sup>-4</sup> - 1x10 <sup>-6</sup>	M	
			nein <sup>Kol</sup>	GO	3+K	2	1x10 <sup>-4</sup> - 1x10 <sup>-6</sup>	M	
34 Stoecker <i>et al.</i> (2006)	Dino	<i>Pfiesteria piscicida</i> <sup>in Duokultur</sup>	ja	Co	3+K	4 <sup>(sq)</sup>	1x10 <sup>-4</sup> - 9x10 <sup>-7</sup>	M	
	Crypto	<i>Storeatula major</i>	ja	Co	4 <sup>(sq)</sup> +K	4 <sup>(sq)</sup>	1x10 <sup>-4</sup> - 9x10 <sup>-7</sup>	M	
35 Warnaars & Hondzo (2006)	Chloro	<i>Selenastrum capricornutum</i>	nein	UWL	5+K	1	1x10 <sup>-6</sup> - 1x10 <sup>-10</sup>	M	
				Co*	4+K	1	6x10 <sup>-3</sup> - 2x10 <sup>-4</sup>	B, (M)	

## Bemerkungen (26-42)

- (26) i: 1 h d<sup>-1</sup> Turbulenzerzeugung zu 3 verschiedenen Tageszeiten verabreicht, letzte h der Dunkelphase „-“; exp. Phase und MP lediglich exemplarisch dargestellt; gesamtes Experiment unter Lichtlimitierung (55 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) durchgeführt.
- (27) Licht, Z: hell: Z „±“, limitierend: Z „-“ (Bereich 45-100 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>); exp. Phase und MP lediglich exemplarisch dargestellt.
- (28) i: 1 h d<sup>-1</sup> Turbulenzerzeugung, verabreicht in der letzten h der Dunkelphase; W'ph: „späte exponentielle Wachstumsphase“ bzw. lineares Wachstum Z „-“, frühe Z „±“ (bei); gesamtes Experiment unter Lichtlimitierung (55 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) durchgeführt.
- (29) i: 1 h d<sup>-1</sup> Turbulenzerzeugung, verabreicht in der letzten h der Dunkelphase; W'ph: „späte exponentielle Wachstumsphase“ bzw. lineares Wachstum, Exudat-Konzentration „-“.
- (30) Bew: Schwimmrichtung im Verhältnis zur Scherrichtung, bei Einzelzellen „+“, bei Viererketten „+“, Einzelzellen reagieren stärker, in Kontrolle keine bevorzugte Schwimmrichtung zur Scherung festzustellen; Viererketten richten sich bevorzugt im Winkel von 135° zur Scherrichtung aus, Häufigkeit der Schwimmrichtungswechsel „+“; Viererketten schwimmen etwas schneller.
- (31) Bew: Schwimmrichtung im Verhältnis zur Scherrichtung „±“; Häufigkeit der Schwimmrichtungswechsel „+“.
- (32) S: Rückbildung der Zellfortsätze (kein Abbrechen); in Kontrollen werden Vakuolen größer; G: Zellvolumen bleibt bei Turbulenz konstant; E: der Zustand der Zellen bei nicht-turbulenten Verhältnissen stellt sich innerhalb eines Zeitraumes von mehreren Tagen wieder ein; Bew: Sinkgeschwindigkeit toter und narkotisierter Zellen ermittelt.

Dauer	Wachstum.....	Morphologie			weitere Parameter	Bem
	Parameter	Hfk [d]	Exp [d]	MP		
5-8 d	Z "-"	1-2	0 (7 <sup>self</sup> )	0 (5 <sup>self</sup> )	-	Erzg, i (26)
5-8 d	Z "±"	1-2	0 (7 <sup>self</sup> )	0 (5 <sup>self</sup> )	-	Erzg, i, Licht (27)
5-8 d	Z "-, ±"	1-2	0 (7 <sup>self</sup> )	0 (5 <sup>self</sup> )	-	Erzg, i, W'ph (28)
5-8 d	Z "-"	1-2	0 (7 <sup>self</sup> )	0 (5 <sup>self</sup> )	-	i, Nu "±", pH "±", W'ph (29)
-	-	-	-	-	H "±"	Bew (30)
-	-	-	-	-	H "±"	Bew (31)
10-40 d <sup>E</sup>	Z "-"	2-13	35	5	G "±", S "-"	Bew, E (32)
6-8 d	Z "-"	1-2	0 (7-13 <sup>self</sup> )	0 (5 <sup>self</sup> )	G "±"	i, Tox "+ (33)
5-8 d	Z "-"	1-2	?	?	H "-"	i, inaktiv "+", M "+ (34)
6 d	Z "-"	1-2	?	?	?	i, inaktiv "+t" (35)
5-6 d	Z "-"	1-2	?	?	?	i, inaktiv "+", M "± (36)
30 s	-	-	-	-	-	DCVJ "-", E (37)
1-3 d	(Chl.a)	ca. 0,25	-	-	T "-"	Ng "-", pH "-", <sup>14</sup> C "-" (38)
1-3 d	(Chl.a)	ca. 0,25	-	-	T "±"	Ng "-", pH "-", <sup>14</sup> C "-" (38)
7 d	Z "±"	1	?	?	-	pH "± (39)
7-9 d	Z "-"	1	1-3	2-4	-	R-B (40)
5-6 d	Z "t-"	1	?	?	G "±", P "+"	R-B (41)
7-14 d	Z "+"	ca. 2	?	?	G "±"	- (42)
7-14 d	Z "±"	2	8	5	G "±", Z "±"	ZI (42)
7-14 d	Z "-"	2-3	13	7	G "+"	- (43)
7-14 d	Z "t"	ca. 2	?	?	G "±"	ZI (44)
7-14 d	Z "+"	2	8	5	G "-"	- (45)
7-14 d	Z "+"	ca. 2	?	?	G "±"	- (45)
7-14 d	Z "±"	ca. 2	?	?	Z "±"	- (46)
7-14 d	Z "±"	ca. 2	?	?	Z "±"	- (46)
7-14 d	Z "t"	ca. 2	?	?	G "±"	- (46)
6 d	Z "t-"	2	6	4	G "+", KL "±"	- (46)
10 d	Z "+t"	2	10	6	G "t"	- (46)
4 d	Z "t-t"	1-0,5	1	3	G "+"	M "± (47)
6 d	Z "t"	0,5-3	2,5	3	G "+"	M "± (48)
53 ms	-	-	-	-	-	Bew, D, Erzg (49)
53 ms	-	-	-	-	-	Bew, D, Erzg (49)
53 ms	-	-	-	-	-	Bew, D, Erzg (49)
53 ms	-	-	-	-	-	Bew, D, Erzg (49)
14 d	Z "t-"	2	?	?	-	- (50)
2 d	-	-	-	-	P "+"	Bew (51)
2 d	-	-	-	-	P "+"	Bew (52)
23 h <sup>E</sup>	-	-	-	-	P "+"	Bew, E (53)
14 d	Z "±"	2	?	?	-	Bew, pH "± (54)
10 d	Z "±, +"	2	-	-	-	pH "±", R-B (55)
10 d	Z "±, +"	1	5-10	6-11	G "±"	pH "-" (56)
10 d	Z "±, t +"	1	5-10	7-11	-	C "±", pH "± (57)
4,8 d	Z "+"	ca. 1	0 (1,7 <sup>self</sup> )	-	G	M "+, Nu "± (58)
4,8 d	Z "-"	ca. 1	3,75	2	G	Nu "± (59)
13 d	Z "+"	0,5-1	5-6	6-7	-	Nu "±", O <sub>2</sub> "±", pH "-" (60)
13 d	-	0,5-1	-	-	Kol "+"	- (60)
2 d	Z "-"	1	?	?	-	R-B, W'ph "± (61)
2 d	Z "±"	1	0	0	-	- (62)
7-8 d	Z "+"	1	2-4	3-5	-	inaktiv "+t-", Nu "± (63)
5 d	Z "+t-"	1	?	?	-	- (64)

- (33) i: Turbulenz-Expositionsdauer von 1, 12, 16, 24 h d<sup>-1</sup>, vorwiegend während Dunkelphase ausgeführt; Z, Tox: Effekte mit zunehmender täglicher Expositionsdauer; Tox: PSP-Toxine mit Rezeptor-Bindungs-Technik am Ende des Experimentes bestimmt, Effekt ebenfalls von Wachstumsphase abhängig; alle Experimente unter Lichtlimitierung (ca. 30 μmol m<sup>-1</sup> s<sup>-1</sup>).
- (34) i: Turbulenzexpositionsdauer von 1, 2, 4, 24 h d<sup>-1</sup>, vorwiegend während Dunkelphase ausgeführt; inaktiv: bestimmt wurde der Anteil der sich täglich teilenden Zellen über DNA-Fluoreszenz am Ende des Experimentes; H, M: bei 24 h d<sup>-1</sup> einmalig untersucht.
- (35) i: Turbulenzexpositionsdauer von 1 h d<sup>-1</sup> Ende Dunkelphase
- (36) Einzelne Ind. in Multiwell-Platten; i: Turbulenzexpositionsdauer von 1, 2, 24 h d<sup>-1</sup>, vorwiegend während Dunkelphase ausgeführt; Mikroskopie.
- (37) über DCVJ-Fluoreszenz wird die Membranfluidität „+“ untersucht. E: Effekte bei der Dauer des Experimentes (30 s) reversibel; niedrigste Turbulenzstufe (4x10<sup>-1</sup> m<sup>2</sup> s<sup>-3</sup>) als Kontrolle.
- (38) 11 Turbulenzstufen zu 3 Stufen zusammengefasst; Ng: 2-4 h Mindestscherdauer für Effekt; pH: signifikant lediglich zur Kontrolle, nicht zwischen den einzelnen Scherintensitäten; für Chl.a keine plausiblen Werte gemessen, dies stellt Ergebnisse für <sup>14</sup>C in Frage.
- (39) Nettowachstumsraten für alle Turbulenzstufen ermittelt.
- (40) R-B: zwischen *O. marina* und niedriger Beutedichte (*Isochrysis sp.*), Ingestionsrate „±“.
- (41) R-B: zwischen *O. marina* und hoher Beutedichte (*P. sp.*), Schwelle für Wachstumserniedrigung oberhalb von 10<sup>-5</sup> m<sup>2</sup> s<sup>-3</sup>.
- (42) Repl: Unterschiede zwischen der Darstellung in Abb. und Tab.; KL: der Zelllinie CCMP1493.

**Bemerkungen (43-67)**

- (43) Repl: Unterschiede zwischen der Darstellung in Abb. und Tab.  
 (44) Gametenbildung beobachtet.  
 (45) Repl: Unterschiede in der Darstellung in Abb. und Tab.  
 (46) Stufe & Repl: Unterschiede zwischen Darstellung in Abb. und Tab.  
 (47) Z: Wachstumshemmung beginnt ab  $3,9 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$ , ab  $1,6 \times 10^{-3}$  Zellteilung vollständig unterbunden, anfangs halbtägliche Zellzählung (Flowcytometrie), dabei erstaunliche Abundanzsteigerung um das 9-Fache innerhalb von 12 h.  
 (48) Z „-“, Flowcytometrie: Schwelle für Unterbindung der Zellteilung  $1,6 \times 10^{-3} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$   
 (49) Bew, Erzg, D: Singeschwindigkeit (2 aufeinander folgende Fotos) „+“ nach mind. 5 min Tubulenz-Exposition, unabhängig ob C oder GO und dessen Dimension, GO\*\*\* mit ADV-Mimik ausgestattetes Experimentalfäß.  
 (50) Z: Wachstumshemmung beginnt ab  $10^{-7} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$ .  
 (51) P, Bew (Vertikalverteilung): Detritusflocken (lebend) sammeln sich ab  $5-50 \times 10^{-7} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$  auf dem Becherboden an.  
 (52) P, Bew (Vertikalverteilung): Durchführung bei geringer Zelldichte, 80-90 % der Zellen verhärten am Boden.  
 (53) P, Bew: Zellen stellen das aktive das Schwimmen ein (Einzug des Longitudinal-Flagellums), sie sinken innerhalb 1/2 h bis zum Boden ab, Aggregatbildung erst am Boden; E: einige min nach Abschalten der Turbulenz wird das Longitudinal-Flagellum wieder ausgefahren und Zellen versuchen wieder zu schwimmen.  
 (54) Bew: Vertikalverteilung der Organismen, Schwimmgeschwindigkeit ohne Turbulenz ermittelt.  
 (55) R-B, Z: bei hoher Beutedichte (*C. tripos*) Z „±“, Ingestion „±“, bei niedriger Beutedichte: Z „+“, Ingestion „+“.  
 (56) Z: die ersten 5 Tage Z „±“, ab Tag 6 Z „+“ (pH-abhängig); pH: Anstieg langsamer, mit Erreichen von pH 9 an Tag 5 sinkt die Wachstumsrate.  
 (57) Z die ersten 5 Tage Z „±“, ab Tag 6 Z „+“ (pH-abhängig); pH: Tagesgang, bei hoher Turbulenz zeigt sich gegen 18:00 ein tieferes Minimum als in den beiden Stufen mit geringerer Turbulenz.  
 (58) Z: lediglich an den letzten beiden Tagen ist das Wachstum unter Turbulenz stärker; Exp: Zellzählung beinhaltet leere Diatomeenschalen, werden nur lebende Organismen gezählt beträgt die exponentielle Wachstumsphase nach Ansicht der Autoren 1,7 nach meiner Ansicht wurde lediglich lineares Wachstum erzielt; Nu: Phosphatkonz. „±“; Bakterienkonzentration „±“.  
 (59) Z: leicht erhöhtes Wachstum in der Stillkontrolle, Zellzählung beinhaltet leere Diatomeenschalen; Phosphatkonzentration „±“; Bakterienkonzentration „±“.  
 (60) Innerhalb der ersten 2 Tage wurden halbtäglich Messungen durchgeführt; Z, Kol: gezählt wurden jedoch lediglich die Einzelzellen und die sich während des Experimentes bildenden Kolonien, Z „+“ insbesondere bei mittlerer Turbulenzstärke erreicht, ohne Turbulenz nahm die Zelldichte bereits nach 3 Tagen wieder ab; Kol: Bildung bei niedrigster Turbulenzstufe maximal; O<sub>2</sub>, pH: lediglich zeitliches Mittel über das gesamte Experiment dargestellt; Nu: NH<sub>4</sub><sup>+</sup> „±“, NO<sub>3</sub><sup>-</sup> „-“  
 (61) R-B: Nicht-toxischer Zelllinie von *P. piscicida* Z „-“ mit *S. major* als Beute (Z „+“).  
 (62) Z „±“: kein exponentielles Wachstum erreicht, keine signifikanten Unterschiede zwischen den Stufen, tendenziell Z „-“.  
 (63) Z: im Vergleich zur Kontrolle „+“, zwischen den einzelnen Turbulenzstufen eher „±“; inaktiv: als Dauer bis Hälfte der Zellen inaktiv geworden ist, bis ca.  $10^{-9} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$  länger, darüber verkürzt.  
 (64) Z: ab  $10^{-3} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$  kein positiver Effekt der Scherung auf das Wachstum.

## 1.4 Hypothetische Wirkmechanismen kleinskaliger Turbulenz auf das Phytoplankton

Es wurden bereits sehr viele unterschiedliche Parameter für das Phytoplankton in Abhängigkeit zur kleinskaligen Turbulenz untersucht (*cf.* Kapitel 1.3). Dabei konnten sowohl positive als auch negative Effekte für die untersuchten Arten nachgewiesen werden. Einige Ergebnisse waren widersprüchlich. Ausgehend vom bisherigen Forschungsstand und eigenen Überlegungen wurden mögliche Wirkmechanismen kleinskaliger Turbulenz auf das Phytoplankton, und wie sie sich auf den einzelnen Phytoplankter auswirken können, zusammengestellt. (Im Folgekapitel 1.5 wird daraus der methodische Ansatz dieser Arbeit hergeleitet.)

### 1. Wirkmechanismus: Mögliche Effekte kleinskaliger Turbulenz durch

#### Scherung der Phytoplanktonzelle können

- (a) im Extremfall zur mechanischen Zerstörungen und somit zum sofortigen Tod führen (*cf.* THOMAS & GIBSON 1992; Tab. 2).
- (b) eine mechanische Schädigung der Zelle hervorrufen (*e. g.* zum Verlust der Geißel führen, *cf.* THOMAS & GIBSON 1992; Tab. 2).
- (c) die Physiologie beeinträchtigen, (*e. g.* den Teilungsprozess des Zellkernes stören, *cf.* BERDALET 1992; Tab. 2) oder Energie zur Reparatur von „Scherungsschäden“ binden (*cf.* JUHL *et al.* 2000; Tab. 2).
- (d) Biolumineszenz auslösen (*cf.* ANDERSON *et al.* 1988).
- (e) weitere chemische Reaktionen innerhalb der Zelle durch eine Art „Massageeffekt“ beschleunigen und somit möglicherweise physiologische Prozesse positiv beeinflussen.



2. Wirkmechanismus: Mögliche Effekte kleinskaliger Turbulenz durch einen **erhöhten Austausch der Wasserhülle** (turbulente Diffusion), die den Phytoplankter unmittelbar umgibt, können
  - (a) die Kohlenstoff-Aufnahme verbessern (*cf.* JIMÉNEZ *et al.* 1996; Tab. 2).
  - (b) die Aufnahme von Nähr- und Spurenstoffen verbessern (*cf.* LAZIER & MANN 1989, KIØRBE 1993, KARP-BOSS *et al.* 1996).
  - (c) die Abgabe von Stoffwechsel-Endprodukten verbessern (*e. g.* am Tage: Sauerstoff).
  - (d) zu einem verstärkten Verlust wasserlöslicher Stoffe führen (*e. g.* Kohlenhydratverlust, möglicherweise Toxinverlust).
3. Wirkmechanismus: Mögliche Effekte kleinskaliger Turbulenz durch **Verwirbelung der Zellen** können es einem eigenbeweglichen Phytoplankter erschweren, entlang eines Licht-, Schwerkraft- oder Chemogradienten zu schwimmen (*cf.* KARP-BOSS *et al.* 2000; Tab. 2).
4. Wirkmechanismus: Mögliche Effekte kleinskaliger Turbulenz durch eine **suspendierende Wirkung** auf den Phytoplankter können
  - (a) die Gefahr des Absinkens in dunkle Wasserschichten vermindern. Dieser Gefahr sind besonders nicht-eigenbeweglichen Organismen ausgesetzt (*cf.* KIØRBOE 1993, ORLINS & GULLIVER 2003; *cf.* entgegen gesetzter Effekt in Punkt 6a). Eigenbewegliche Phytoplankter können so möglicherweise Energie für das Aufwärtsschwimmen einsparen.
  - (b) sich aktiv fortbewegenden Organismen die Möglichkeit nehmen, sich zur Nährstoffaufnahme gezielt in tiefere, nährstoffreichere Wasserschichten absinken zu lassen.
  - (c) bei incystierten, auf dem Meeresboden ruhenden Lebensstadien bewirken, dass sie wieder in die Wassersäule eingetragen werden. Dies könnte durch die einhergehende Änderung des Umgebungsmilieus ihre Keimung induzieren und so zu einer Neubesiedelung der Wassersäule führen (*cf.* NEHRING 1996).
5. Wirkmechanismus: Mögliche Effekte kleinskaliger Turbulenz bewirken eine **homogenere Verteilung der gelösten Stoffe im Wasserkörper. Chemogradienten werden „verwischt“**. Die Fähigkeit eines eigenbeweglichen Phytoplankters
  - (a) Bereiche mit erhöhter Nährstoffkonzentration aufzusuchen, verliert an Bedeutung.
  - (b) gezielt ungünstige Bereiche zu meiden, verliert an Bedeutung.
  - (c) gezielt Artgenossen aufzusuchen oder zu meiden, verliert an Bedeutung.
6. Wirkmechanismus: Mögliche Effekte kleinskaliger Turbulenz bewirken eine **erhöhte Zell-Zell-Kontaktrate**. Kontakte mit Artgenossen oder mit anderen im Wasser suspendierten Partikeln können
  - (a) zur Aggregation der Phytoplankter und so zu einer erhöhten Sedimentationsrate führen.
  - (b) die Bildung benthischer Dauerstadien induzieren, indem die Kontaktrate zwischen haploiden Schwärmern und somit deren Verschmelzung zu Zygoten und die Bildung von Dauercysten erhöht wird.
7. Wirkmechanismus: Mögliche Effekte kleinskaliger Turbulenz durch **beschleunigten Austausch des Wasserkörpers mit der Atmosphäre** können die Milieubedingungen des Phytoplankters verbessern, indem sie insbesondere am Tage die Kohlendioxid- und nachts die Sauerstoffkonzentration des Milieus erhöhen. Der Kohlendioxidgehalt ist nicht nur für die Versorgung des Phytoplankters mit Kohlenstoff von Bedeutung, sondern mindert über das Kalk-Kohlensäure-Gleichgewicht das Ansteigen des pH-Wertes im Wasser.

8. Wirkmechanismus: Mögliche Effekte kleinskaliger Turbulenz durch **beschleunigte Lösung partikulär gebundener Nährstoffe aus schwebenden Partikeln oder aus dem Sediment** können die Nährstoffversorgung des Phytoplankters verbessern (cf. JACKSON & BURD 1998, KIØRBOE *et al.* 2001).
9. Wirkmechanismus: mögliche Effekte kleinskaliger Turbulenz durch **Beeinflussung der Räuber-Beute-Beziehung**. Betrachtet man den Phytoplankter als Beute, kann
  - (a) sich die zufällige Kontaktrate mit einem Räuber erhöhen und somit die Mortalität des Phytoplankters ebenfalls erhöht werden (cf. ROTHSCHILD & OSBORN 1988, KIØRBE 1993).
  - (b) seine „Duftfahne verwischt“ und die Chance, einem sich chemotaktisch orientierenden Räuber zu entkommen, gesteigert werden. Die Mortalität des Phytoplankters wird somit erniedrigt (cf. KIØRBOE *et al.* 2001, VISSER & JACKSON 2004, cf. Punkt 4b).
  - (c) sich die Mortalität dadurch erniedrigen, dass viele filtrierende Räuber ab einer gewissen Turbulenzstärke ihre Filtriertätigkeit einstellen.

## 1.5 Konzeptioneller Ansatz und Fragestellung der Arbeit

Die Phytoflagellaten-Experimente dieser Arbeit wurden unter Laborbedingungen durchgeführt. Zur Untersuchung des Umweltfaktors kleinskalige Turbulenz sollten so die übrigen Umweltbedingungen kontrolliert auf einheitliche Initialbedingungen eingestellt werden, die günstige Lebensbedingungen für die zu untersuchenden Arten darstellen.

Zur Turbulenzerzeugung wurde ein System gewählt, dass die natürlich im Meer auftretende kleinskalige Turbulenz mit all ihren Charakteristika simuliert. Die Quantifizierbarkeit der gewählten Turbulenzintensitäten sollte gewährleistet sein. Es wurden Turbulenzintensitäten gewählt, die ein breites Spektrum der im natürlichen Lebensraum der Arten auftretenden Bedingungen abdecken. Um mögliche Beziehungen zwischen Turbulenzintensität und Stärke des Effektes aufdecken zu können, sollte der untersuchte Turbulenzbereich fein graduiert abgedeckt werden. Außerdem wurde durch die Wahl der Methode zur Turbulenzerzeugung eine Vergleichbarkeit mit Ergebnissen weiterer Studien angestrebt.

Um Interaktionen zwischen den gewählten Plankton-Arten auszuschließen, wurden die Experimente in Monokultur durchgeführt. Alle untersuchten Arten sollten in der Lage sein, sich selbsttätig fortzubewegen und aus einer „Welt“ stammen, in der die viskosen Kräfte vorherrschen ( $Re < 1$ , cf. Kapitel 1.1.3). Es wurden sechs Arten ausgewählt, zu denen neben Dinoflagellaten auch Vertreter anderer Klassen gehörten (eine *Prymnesiophyceae*, *Prymnesium parvum*, eine *Cryptophyceae*, *Pyrenomonas helgolandii*; cf. Kapitel 2.1). Von den vier untersuchten Dinoflagellaten (*Prorocentrum redfieldii* und *Alexandrium minutum*, *A. fundyense*, *A. tamarense*; cf. Kapitel 2.1) gehörten drei Arten der Gattung *Alexandrium* an.

Die Konzeption der Phytoplankton-Experimente zu dieser Arbeit legt einen Schwerpunkt auf die Untersuchung einiger der hypothetischen Wirkmechanismen kleinskaliger Turbulenz, während andere bewusst ausgeklammert wurden.

Zu 1-2. (Kapitel 1.4): Der methodische Ansatz dieser Arbeit zielt vor allem auf die beiden ersten hypothetischen Wirkmechanismen kleinskaliger Turbulenz ab. Es sind die Mechanismen, die mehr oder weniger direkt durch Scherung den Phytoplankter mechanisch schädigen

oder den Austausch der ihn unmittelbar umgebenden Wasserhülle beschleunigen<sup>5</sup>. Für diese Wirkmechanismen ist die Kleinskaligkeit der Turbulenz ausschlaggebend.

Zu 3. (Kapitel 1.4): Als Gradienten, denen Phytoflagellaten folgen könnten, sofern sie nicht durch Turbulenz von ihrem Weg abgebracht werden, kommen zu Beginn der Experimente Schwerkraftgradienten und Chemogradienten, die von den untersuchten Organismen selbst ausgehen, in Frage. Von Untergeordneter Bedeutung sollten Lichtgradienten sein, da die Experimentalgefäße bei den geringen Individuendichten am Beginn der Experimente recht homogen ausgeleuchtet waren. Erst im Verlauf des Experimentes könnten sich, ausgehend von abgestorbenen Organismen weitere Chemogradienten ausbilden.

Zu 4. (Kapitel 1.4): Die suspendierende Wirkung der Turbulenz sollte aufgrund des konzeptionellen Ansatzes dieser Arbeit von untergeordneter Bedeutung sein. Ein möglicher Effekt durch verminderte Sedimentation dürfte von geringer Relevanz sein, weil die untersuchten Arten eigenbeweglich sind und zudem ein Absinken nicht, wie im natürlichen Wasserkörper in die Dunkelheit, sondern maximal bis zum gut beleuchteten Becherboden führt (*cf.* 4 a., Kapitel 1.4). Ein Vertikalgradient, dem ein Organismus folgen könnte, indem er sich absinken lässt, könnte sich erst dann ausbilden, wenn sich auf dem Gefäßboden ein „Sediment“ gebildet hat (*cf.* 4 b., Kapitel 1.4). Die Dauer der Experimente könnte zwar für die Bildung von Dauercysten ausreichen, jedoch vermutlich nicht für deren Wiederauskeimung (*cf.* 8 c., Kapitel 1.4).

Zu 5. (Kapitel 1.4): Die „Verwischung“ von Chemogradienten durch den Einfluss der Turbulenz kann sich zu Beginn der Experimente nur auf Gradienten beziehen, die von den zu untersuchenden Organismen selbst verursacht werden. Die Versuchsbedingungen ließen keine weiteren Quellen für Chemogradienten zu. Im weiteren Verlauf können von abgestorbenen Organismen Chemogradienten ausgehen, vor allem Nährstoffgradienten (*cf.* 6. Kapitel 1.4.).

Zu 6. (Kapitel 1.4): Die Erhöhung der Zell-Zell-Kontaktrate durch die Turbulenz mag die Experimente von Beginn an beeinflussen, wird vermutlich jedoch erst mit steigender Organismendichte an Bedeutung gewinnen.

Zu 7-8. (Kapitel 1.4): Es handelt sich um Wirkmechanismen, die zu Beginn der Experimente zu vernachlässigen sind und erst bei anwachsenden Planktondichten an Bedeutung gewinnen können. Die Startbedingungen wurden so gewählt, dass „gute Bedingungen“ für die Entwicklung der Phytoplankter herrschten. Das Medium stand zum Beginn der Experimente mit der Atmosphäre im Gleichgewicht, so dass zumindest bei den niedrigen, anfänglichen Zelldichten die Versorgung der Organismen mit ausreichend Kohlenstoff und Sauerstoff gewährleistet war (*cf.* 6. Kapitel 1.4.). Außerdem wurde das mit Hydrogencarbonat angereicherte Medium auf einen für Meerwasser relativ niedrigen pH-Wert von 7,5 eingestellt. Partikel, aus denen sich Nährstoffe rüchlösen können, müssten von den Organismen der untersuchten Art selbst herrühren, da das Medium partikelfrei war. Angeimpft wurde mit lebenden, sich in der exponentiellen Wachstumsphase befindenden Phytoplanktern. Abgestorbene Organismen können somit erst im Verlauf des Experimentes als Nährstoffpartikel eine Bedeutung erlangen (*cf.* 7., Kapitel 1.4). Der Nährstoffgehalt sollte zumindest während der Anfangsphase im gesamten Experimentalgefäß einheitlich und nicht limitierend sein.

Zu 9. (Kapitel 1.4): Räuber-Beute-Beziehungen können in den Experimenten mit Sicherheit ausgeschlossen werden (*cf.* 9., Kapitel 1.4).

---

<sup>5</sup> Einen beschleunigten Austausch der Wasserhülle kann gedanklich mit einer Verringerung der Dicke der fest am Plankter anhaftenden Wasserhülle gleichsetzen.

Der Grundgedanke war, dass der Zeitpunkt, ab wann sich ein Turbulenzeffekt im Verlaufe eines Experimentes manifestiert, Hinweise auf den zugrunde liegenden hypothetischen Wirkmechanismus liefern kann. Sich früh abzeichnende Turbulenzeffekte deuten insbesondere auf den 1. und 2. Wirkmechanismus hin, obwohl der 3-6. Mechanismen nicht sicher ausgeschlossen werden kann. Sich spät manifestierende Effekte deuten auf den 7. und 8. Wirkmechanismus, obwohl alle zuvor genannten Mechanismen ebenfalls in Betracht gezogen werden müssen. Der 9. Wirkmechanismus kann explizit ausgeschlossen werden.

Das häufig postulierte Paradigma der Turbulenz-Phytoplanktologie, die Beeinträchtigung der Dinoflagellaten durch kleinskalige Turbulenz, wird bezweifelt (e.g. THOMAS & GIBSON 1990a, Tab. 2: 2-3, 7 bzw. 14, 26, 31). In der vorliegenden Arbeit soll es an vier Dinoflagellatenarten überprüft werden, wobei eine Art das erste Mal in Bezug auf Turbulenz untersucht wurde (*P. redfieldii*). Es stellt sich die Frage, in wieweit kleinskalige Turbulenz einen Einfluss auf weitere Flagellatengruppen ausüben kann. Werden weitere Gruppen durch Turbulenz in ihrer Entwicklung gehemmt, lässt sich vermuten, dass der negative Einfluss nicht grundsätzlich auf die Verhältnisse bei der Teilung des Zellkernes zurückzuführen ist (cf. 1c, Kapitel 1.4). Zu erwarten wäre eher eine Beeinträchtigung der zielgerichteten Fortbewegung im Wasser oder eine Störung des Geißelapparates (cf. 3. bzw. 1b., Kapitel 1.4.). Deshalb werden in dieser Studie Experimente mit zwei Arten aus bislang wenig untersuchten Flagellatengruppen durchgeführt (*P. parvum*, *P. helgolandii*). Dabei ist die untersuchte Cryptophyce (*P. helgolandii*) der zweite Vertreter ihrer Klasse in Turbulenzexperimenten überhaupt. In Hinblick auf die Überprüfung des Paradigmas der Turbulenz-Phytoplanktologie und dessen Ausweitung auf weitere Flagellatengruppen wurde bei allen untersuchten Arten das Wachstum und die Zellgröße in Abhängigkeit von der Turbulenzintensität untersucht. Um möglicherweise Hinweise auf die physiologischen Wirkmechanismen zu erhalten, wurden ferner bei einigen Arten Pigment-, Kohlenstoff- und Stickstoffgehalte gemessen.

Vier der ausgewählten Arten sind toxisch (*P. parvum*, *A. minutum*, *A. fundyense*, *A. tamarensense*). Algenblüten dieser Arten (HABs) sind daher von besonderer Relevanz für Mensch und Umwelt. Drei der in dieser Arbeit untersuchten Arten (*A. minutum*, *A. fundyense*, *A. tamarensense*) produzieren Gifte, die beim Menschen durch den Verzehr kontaminierter Muscheln Vergiftungen (PSP) auslösen können. Es wurden die wichtigsten PSP-Toxine aus den Zellen dieser Arten in Abhängigkeit von der Turbulenz qualitativ und quantitativ bestimmt.

Der in dieser Arbeit untersuchte Einfluss kleinskaliger Turbulenz auf Phytoflagellaten ist ökologische Grundlagenforschung im Bereich der Planktologie. Dennoch mag diese Arbeit Hinweise für die Biotechnologie geben. Die Kultivierung wirtschaftlich interessanter Arten und die Definition geeigneter Kulturbedingungen kommerziell von steigendem Interesse (S. Lippemeier, BlueBioTech GmbH, Büsum, pers. Komm.). Unter reproduzierbaren Bedingungen erzeugte Algen-Toxine werden als Vergleichsstandards bei der routinemäßigen Untersuchung von Muscheln, die für den menschlichen Verzehr freigegeben werden sollen, benötigt. Außerdem stellen Toxine häufig gleichzeitig auch Wirkstoffe mit pharmazeutischem Nutzen dar. Ferner werden inzwischen Nahrungsergänzungsmittel, die reich an sekundären Pflanzenstoffen sind, aus Mikroalgen produziert und Pigmente aus Mikroalgen als Zusatzstoffe Futtermitteln für die Aquakultur zugesetzt.

Zusammenfassend ergeben sich folgende Fragen.

1. Sind Effekte kleinskaliger Turbulenz auf das Wachstum der untersuchten Arten nachweisbar?
2. Werden die untersuchten Dinoflagellaten generell durch den Einfluss kleinskaliger Turbulenz in ihrem Wachstum beeinträchtigt?
3. Können auch Phytoflagellaten, die nicht zu den Dinoflagellaten zählen, durch den Einfluss kleinskaliger Turbulenz in ihrem Wachstum beeinflusst werden?
4. Gibt es Hinweise darauf, dass eine Beeinträchtigung der zielgerichteten Fortbewegung unter Turbulenz das Flagellatenwachstum hemmt?
5. Hat kleinskalige Turbulenz einen Einfluss auf die untersuchten Parameter Zellgröße, Kohlenstoff-, Stickstoff- und Pigmentgehalt?
6. Hat kleinskalige Turbulenz einen Einfluss auf die Toxizität der untersuchten *Alexandrium*-Arten?

## 2 Material und Methoden

Die Experimente zielten darauf ab die Entwicklung von sechs ausgewählten Phytoflagellaten (Kapitel 2.1, Abb. 4) in Experimentalgefäßen bei unterschiedlichen Turbulenzintensitäten (Kapitel 2.2) zu verfolgen. Dabei wurden unter kontrollierten Kulturbedingungen (Kapitel 2.3) verschiedene Parameter erhoben (Kapitel 2.4, Tab. 2).

### 2.1 Vorstellung der untersuchten Arten

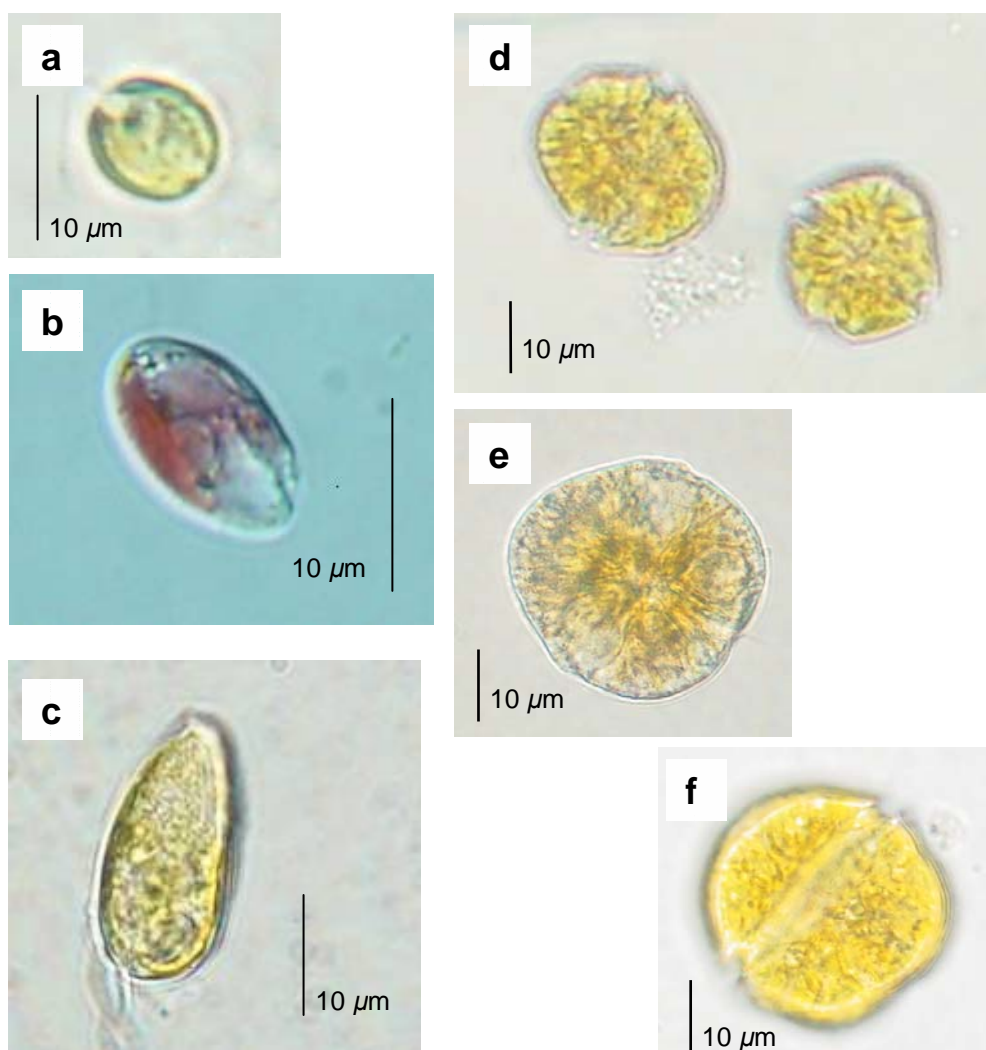


Abbildung 4

Die sechs in dieser Studie untersuchten Mikroalgen

Lebendaufnahmen bei 400-facher Vergrößerung

**a** *Prymnesium parvum* N. CARTER 1937 (SAG 122.79)

**b** *Pyrenomonas helgolandii* SANTORE 1984 (SAG 28.87)

**c** *Prorocentrum redfieldii* BURSA 1959 (erhalten von Dr. Malte Elbrächter)

**d** *Alexandrium minutum* HALIM 1960 (CS-324/12)

**e** *Alexandrium fundyense* BALECH 1985 (CCMP 1719)

**f** *Alexandrium tamarense* (LEBOUR) BALECH 1992 (CCMP 116)

Fotos: A. Frankenberg und H. Fabian

Bei allen sechs untersuchten Phytoflagellaten (Abb. 4) handelt es sich um *Eukaryota* der monadalen Organisationsstufe. Es sind einzellige, planktische, zur Photosynthese befähigte Algen aus dem marinen oder brackigen Milieu. Ihre Längen fallen in die Größenordnung von 5-50  $\mu\text{m}$ . Die ausgewählten Arten besitzen Geißeln, die sie zur aktiven Fortbewegung befähigen. Sie gehören drei verschiedenen Abteilungen der Eukaryoten an.

### 2.1.1 Prymnesiophyta: *Prymnesium parvum*

Die zu den *Prymnesiophyceae*, der einzigen Klasse der *Prymnesiophyta* (Synonym: *Haptophyta*) zählende Alge *Prymnesium parvum* N. CARTER 1937 ist ein Flagellat mit einer Länge von 6-10  $\mu\text{m}$  (Abb. 4 a). Den Prymnesiophyceen werden 75 Gattungen mit rund 500 Arten zugerechnet (VAN DEN HOEK *et al.* 1993). Bei der Mehrzahl von ihnen handelt es sich um einzellige Flagellaten, die überwiegend im marinen Milieu leben. Die Zelloberfläche der Haptophyceen ist mit Schüppchen aus Cellulose, die bei den Coccolithophoriden zusätzlich verkalkt sind, gepanzert. Typisch für diese Klasse ist das Haptonema, ein fadenförmiges Anhängsel, das sich durch seine submikroskopische Struktur mit 6 oder 7 sichelförmig angeordneten Mikrotubuli deutlich von der „9+2-Struktur“ der Geißeln der Eukaryota unterscheidet. Das Haptonema von *Prymnesium* ist relativ kurz (immer kürzer als die Geißeln). Es dient der Anheftung an Substrate und möglicherweise zum Nahrungserwerb (TILLMANN 2003).

Die untersuchte Art besitzt, typisch für die Prymnesiophyceen, zwei Geißeln. In den Chloroplasten von *P. parvum* kommen Chlorophyll *a* und verschiedene Varianten von Chlorophyll *c* vor, während Chlorophyll *b* fehlt. Das wichtigste akzessorische Pigment ist das Fucoxanthin, weiterhin kommen  $\beta$ -Karotin, Diadinoxanthin und Diatoxanthin vor. Wichtigster Reservestoff ist das Polysaccharid Chrysolaminarin.

*P. parvum* lebt nicht ausschließlich autotroph sondern kann sich durchaus räuberisch ernähren, in dem es sich an andere einzellige Organismen anheftet, diese durch Giftwirkung oder Verdauungsenzyme zur Lyse bringt und austretende Partikel phagotroph aufnimmt (TILLMANN 2003). Der sich besonders in brackigen Gewässern massenweise vermehrende Flagellat hat in norwegischen Fjorden mehrfach Lachssterben in Aufzuchtkäfigen verursacht. In deutschen Gewässern starben in der Ostsee sowie in einem brackigen Fischteich an der Westküste Schleswig-Holsteins Fische nach einem Massenvorkommen der Gattung *Prymnesium* (DIETRICH & HESSE 1990).

Die untersuchte Zelllinie („Strain“) SAG 122.79 wurde von der Algenkultursammlung Göttingen bezogen. Sie wurde bereits 1952 aus dem Brackwasserbereich des Flusses Blackwater in Essex, England (UK), isoliert und ist identisch mit der Zelllinie CCAP 946/1b (Culture Collection of Algae and Protozoa, UK).

### 2.1.2 Cryptophyta: *Pyrenomonas helgolandii*

Die untersuchte Alge *Pyrenomonas helgolandii* SANTORE 1984 (Abb. 4 b) gehört zu der Abteilung der *Cryptophyta*, der als einziger Klasse die *Cryptophyceae* angehören. Die Eigenständigkeit der untersuchten Gattung *Pyrenomonas* (SANTORE 1984) ist umstritten. *Pyrenomonas* wurde von HILL & WETHERBEE (1998) in die Gattung *Rhodomonas* KARSTEN 1898 eingebettet, während CLAY *et al.* (1999) sie nach wie vor als eigenständige Gattung ansehen. Die Vermischung verschiedener Genera im Artenkreis *Rhodomonas* hat bislang noch zu keiner Revision geführt (K. Hoef-Emden, Universität Köln, Köln, pers. Komm.). In dieser Arbeit wird der von der Algenkultursammlung Göttingen verwendete Namen der untersuchten Zelllinie (SAG 28.87) verwendet.

Die untersuchte Art ist wie die meisten Vertreter ihrer Klasse, ein ungepanzertes Flagellat mit zwei unterschiedlich langen Geißeln, von denen die Längere mit zwei Reihen relativ langer Seitenhaare, den Mastigonemen, ausgestattet ist. Die kürzere Geißel hat nur eine Reihe mit zierlicheren Mastigonemen.

Die Chloroplasten haben keine Gürtellamellen und besitzen Chlorophyll *a* und *c*<sub>2</sub>, während Chlorophyll *b* fehlt. Als akzessorische Pigmente kommen im Inneren der Thylakoide Phycocyanin und Phycoerythrin vor, die sonst nur bei den Abteilungen *Cyanobacteria*, *Glaucophyta* und *Rhodophyta* in den Phycobilisomen gefunden werden. Weitere akzessorische Pigmente sind  $\alpha$ -Karotin und verschiedene Xanthophylle. Die Chloroplasten werden als stark reduzierte eukaryote Endosymbionten aus der Verwandtschaft der *Rhodophyta* gedeutet (STIBITZ *et al.* 2000). Wichtigster Reservestoff ist Stärke; außerdem können Fetttropfen eingelagert werden. Die Klasse besteht aus rund 12 Gattungen, die zusammen beinahe 100 Süßwasserarten und 100 marine Arten umfassen.

### 2.1.3 Dinoflagellata: *Prorocentrum redfieldii*, *Alexandrium minutum*, *A. fundyense* und *A. tamarense*

Auch die Abteilung der *Dinophyta* besteht aus nur einer einzigen Klasse, den *Dinophyceae*. Die aus der botanischen Taxonomie stammenden Abteilungs- und Klassennamen sind in dieser Gruppe in gewisser Weise irreführend, da sie diese Organismengruppe im Pflanzenreich verankern. Deshalb wird in dieser Arbeit der zoologische Namen dieser Taxa: *Dinoflagellata* (eingedeutscht Dinoflagellaten) verwendet. Tatsächlich besitzen etwa die Hälfte der Arten keine Chloroplasten und ernähren sich ausschließlich heterotroph. Viele der photoautotrophen Formen können auch heterotroph leben; die Nahrungsaufnahme geschieht meist über Phagozytose, indem Bakterien und kleine Planktonalgen aufgenommen werden (VAN DEN HOEK *et al.* 1993).

Man kennt mehr als 2000 rezente und 2000 fossile Arten der Dinoflagellaten, die in etwa 130 Gattungen eingeordnet werden (VAN DEN HOEK *et al.* 1993). Die meisten Arten sind marine, einzellige Plankter. Die unter dem Begriff Zooxanthellen zusammengefassten kugeligen Endosymbionten verschiedener Meerestiere, wie *e. g.* den riffbildenden Korallen, sind ebenfalls Photosynthese treibende Dinoflagellaten. Außerdem gibt es einige Arten, die an Meerestieren parasitieren. Nur etwa 10 Prozent der Arten, vorwiegend aus der Ordnung *Peridinales*, leben im Süßwasser.

Die Chloroplastenwand besteht aus drei Membranen, die nicht mit dem endoplasmatischen Retikulum des Kernes in Verbindung stehen. Die Thylakoide liegen zu dritt in Stapeln und bilden keine periphere Gürtellamelle. Sie besitzen Chlorophyll *a* und *c* (*i. e.* Chl. *c*<sub>2</sub>), während Chlorophyll *b* fehlt. Akzessorische Pigmente sind Phycocyanin, Phycoerythrin,  $\alpha$ -Karotin und verschiedene Xanthophylle. Die gängige Endosymbionten-Hypothese erweiternd, stammen die Chloroplasten der Dinoflagellaten möglicherweise nicht direkt von blualgenartigen Zellen ab, sondern von Zellen verschiedener eukaryoter Algenabteilungen. Damit wären die Dinoflagellaten eine ursprünglich heterotrophe Gruppe, die die Fähigkeit zur Photosynthese relativ spät durch Aufnahme verschiedener photoautotropher eukaryoter Algen mehrmals in der Evolution erworben hat (STEIDINGER & COX 1980).

Wichtigste Reservestoffe sind Stärke und Lipid-Einlagerungen. Die Stärkekörner können auch außerhalb der Chloroplasten eingelagert werden. Typisch für die Dinoflagellaten ist ihr Zellkern (Dinokaryon), der durch einen Interphasenkern mit fast immer stark kontrahierten Chromosomen (Girlandenstruktur) gekennzeichnet ist. Die Kernhülle bleibt bei der Mitose



erhalten (geschlossene Mitose). Viele Arten sind mit Celluloseplatten bepanzert. Einige Arten besitzen Trichocysten, das sind längliche Säcke unter der Zelloberfläche, die jeweils einen Proteinstab enthalten. Bei einer Reizung, *e. g.* durch Temperaturänderung, schleudert die Trichocyste einen quergestreiften Faden aus, der aus Eiweiß besteht und möglicherweise der Feindabwehr dient.

Bei den Dinoflagellaten handelt es sich um eine evolutionsgeschichtlich sehr alte Gruppe. Fossile Cysten treten seit dem Trias (vor etwa 230 Millionen Jahren) häufig auf; älteste Cysten wurden im Silur (vor 410 Millionen Jahren), möglicherweise im Präkambrium (vor 600 Millionen Jahren) nachgewiesen.

Es wurden Experimente mit vier verschiedenen marinen Dinoflagellaten-Arten durchgeführt, welche alle photoautotroph, begeißelt und gepanzert waren:

*Prorocentrum redfieldii* BURSA 1959 (Abb. 4c) ist ein etwa 20  $\mu\text{m}$  langer, hellbrauner, länglich-ovaler Flagellat der Ordnung *Prorocentrales*. Die untersuchte Zelllinie wurde aus der Nordsee isoliert und von Dr. M. Elbrächter aus der Algenkultursammlung der Wattenmeerstation in List auf Sylt (Außenstelle des Alfred-Wegener Instituts) für die Experimente zur Verfügung gestellt. In der Nordsee wurde diese Art häufig fälschlich als *P. triestinum* SCHILLER 1918 ausgewiesen (ELBRÄCHTER 1999).

Es kann zu Massenvorkommen von *P. redfieldii* („Red Tides“) kommen. Im deutschen Wattenmeer wurde die Art erstmals 1992 nachgewiesen. Zur Gattung *Prorocentrum* gehören einige toxische Arten, die durch Produktion von Okada-Säuren diarrhische Muschelvergiftung („Diarrhetic Shellfish Poisoning“, DSP) verursachen können. *Prorocentrum redfieldii* wurde im Plankton des holländischen Wattenmeeres mit dem Vorkommen von DSP-Toxinen in Miesmuscheln in Verbindung gebracht; eine Toxinproduktion konnte bei neueren Untersuchungen jedoch nicht nachgewiesen werden. Offensichtlich trat eine giftige *Dinophysis*-Art zusammen mit *P. redfieldii* auf (ELBRÄCHTER 1994).

Von den vier untersuchten Dinoflagellaten-Arten gehörten drei zu der Gattung *Alexandrium*<sup>6</sup> aus der Ordnung der *Gonyaulacales*.

*Alexandrium*-Arten sind Produzenten von Toxinen aus der Gruppe der Saxitoxine. Wenn diese Arten in hohen Zelldichten auftreten und von filtrierenden Meerestieren, wie *e. g.* Miesmuscheln, akkumuliert werden, kann der Verzehr der Meerestiere bei Menschen zur lähmenden Muschelvergiftung („Paralytic Shellfish Poisoning“, PSP), einer lebensbedrohenden Krankheit führen. *Alexandrium*-Arten brauchen als Voraussetzung für Massenentwicklungen klares ruhiges Wasser; wohingegen das meist trübe Wattenmeerwasser offenbar für ihre Entwicklung abträglich ist. Möglich ist jedoch ein Einschwemmen aus benachbarten Küstengewässern. Gute Vermehrungsbedingungen können diese Arten in Ästuaren, Hafenbecken oder Lagunen vorfinden. So ist es wahrscheinlich, dass die Muschelvergiftungen mit Todesfolge in Wilhelmshaven um 1890 durch Arten der Gattung *Alexandrium* verursacht wurden (GERLACH 1985).

*Alexandrium minutum* HALIM 1960 (Abb. 4d) ist ein in den Meeren der tropischen und gemäßigten Zonen verbreiteter Dinoflagellat. In der Bretagne treten regelmäßig Blüten dieser Art auf und verursachen dort wirtschaftliche Schäden in der Austernkultur (LASSUS *et al.* 2004). Er ist bis zu 45  $\mu\text{m}$  groß. Die mit rund 20  $\mu\text{m}$  Zelldurchmesser kleinen Zellen der in dieser Arbeit untersuchten Zelllinie CS-324/12 (Synonym: AMAD12) wurden von der

<sup>6</sup> Für die untersuchte Gattung treten z. T. noch synonym die Namen *Gonyaulax*, *Protogonyaulax* und *Gessnerium* auf (BALECH, 1985).

„Collection of Living Microalgae“ der „Commonwealth Scientific & Industrial Research Organisation (CSIRO)“ in Hobart auf Tasmanien (Australien) zur Verfügung gestellt. Die Zelllinie wurde aus einer im Jahre 1988 aus dem Port River in Südaustralien (Australien) entnommenen Wasserprobe isoliert.

*Alexandrium fundyense*, BALECH 1985 (Abb. 4 e) ist ein mehr oder weniger kugelförmiger Dinoflagellat von 30-45  $\mu\text{m}$  Durchmesser. Die rund 30  $\mu\text{m}$  großen Zellen der untersuchten Zelllinie CCMP 1719 stammen vom „Provasoli-Guillard National Center for Culture of Marine Phytoplankton (CCMP)“, Bigelow in Maine (USA). Sie wurden 1984 aus einer Wasserprobe aus dem Golf von Maine in New Hampshire (USA) isoliert.

Die Art *Alexandrium tamarense* (LEBOUR) BALECH 1992 (Abb. 4 f) ähnelt bis auf das Vorhandensein einer Ventralpore der zuvor genannten Art. Der Durchmesser in der kultivierten Zelllinie beträgt ebenfalls rund 30  $\mu\text{m}$ . In Europa tritt *A. tamarense* vor allem in den Gewässern um Großbritannien und Irland auf. Weiterhin kommt sie an beiden Küsten Nordamerikas, in Argentinien, Japan und Korea vor. Die untersuchte Zelllinie CCMP 116 stammt ebenfalls vom CCMP und wurde 1984 aus der Ria de Vigo in Galizien (Spanien) isoliert.

## 2.2 Turbulenzerzeugung mit der „Gridmaschine“

Die Experimente wurden in Gefäßen durchgeführt, in denen mit Hilfe von vertikal oszillierenden Gittern („Grids“) Turbulenz erzeugt wurde. Die dafür verwendete „Gridmaschine“ wurde von F. Peters (Institut de Ciències del Mar, Barcelona) für das EU-Projekt „Nutrient Dynamics mediated through Turbulence and Plankton Interactions“ (NTAP) entwickelt und von einer Firma in Katalonien gebaut (Tallas Navals FERM, Blanes). Für die Projektpartner in NTAP wurden mehrere baugleiche Maschinen gebaut (*cf.* DOLAN *et al.* 2003, COLOMER *et al.* 2005, Tab. 2: 25, 30-31).

### 2.2.1 Aufbau (Abb. 5)

Die zylinderförmigen Experimentalgefäße haben einen Innendurchmesser von 12,7 cm und eine Füllhöhe von 15,0 cm. Das Kulturvolumen in den Experimentalgefäßen betrug zum Beginn aller Experimente zwei Liter. Die mit der Gridmaschine gelieferten Experimentalgefäße bestehen aus Plexiglas; die Böden wurden mit einem Spezialkleber eingeklebt. Für die Experimente mit den in der Kultur als empfindlich geltenden *Alexandrium*-Arten wurden diese Experimentalgefäße durch Bechergläser gleicher Abmessungen aus Duranglas (Firma: Schott) ersetzt. Glasgefäße haben den Vorteil, dass sie sich autoklavieren lassen.

Die Turbulenz erzeugenden kreisförmigen Gitter sind senkrecht zur Bewegungsrichtung ausgerichtet und haben einen Durchmesser von 12,1 cm. Das Gitter besteht aus Rundstäben aus rostfreiem Stahl, beschichtet mit Polyamid, einem inerten Kunststoff, der auch für Geschirrtäger in Spülmaschinen verwendet wird. Der Stabdurchmesser beträgt 3,5 mm, die „Maschenweite“ 14,2 mm, die Projektionsfläche senkrecht zur Vertikalbewegung, beträgt 46  $\text{cm}^2$  bzw. 9 % der Kreisfläche („Solid Area“).

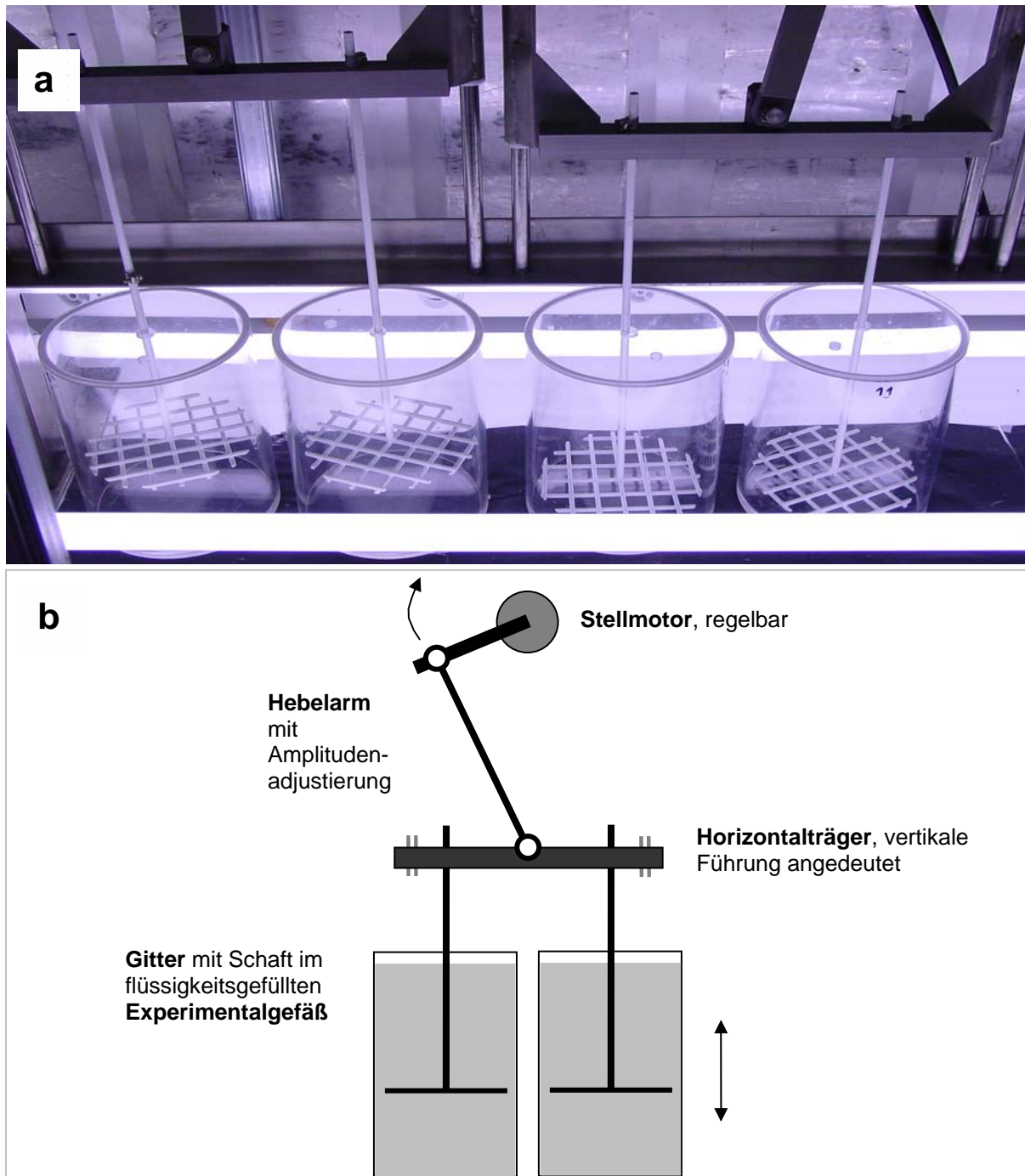


Abbildung 5

„Gridmaschine“ zur Erzeugung kleinskaliger Turbulenz mittels vertikal oszillierender Gitter

**a** Foto von 4 Experimentalfäßen (2 x 2 Parallelen, leer, abgedeckt) mit Gitterstempeln, verbunden mit Horizontalträgern auf Führungsschiene bei eingeschalteter Beleuchtung.

**b** Zwei Experimentalfäße (Parallelen) einer Turbulenzstufe mit Antrieb, schematisch, beschriftet.

Die Gitter sind über Gestänge und eine Führungseinrichtung mit einem Hebelarm verbunden, der über einen Exzenter eine Kreisbewegung mit konstanter Drehzahl vollführt. Die Kreisbewegung wird so in eine vertikale Auf- und Ab-Bewegung des Gitters umgesetzt. Für die Experimente wurden Hubwege von 10-14 cm gewählt. Die Gitter wurden stets so justiert, dass die Umkehrpunkte der Gitterbewegung mindestens 5 mm unterhalb der Oberfläche des Mediums und 5 mm oberhalb des Gefäßbodens lagen. Von den vier elektrischen Antriebsmotoren lässt sich in Zweien eine konstante Drehzahl im Bereich von 0,4-5,0  $\text{min}^{-1}$ , in den beiden anderen im Bereich von 2-20  $\text{min}^{-1}$  einregulieren. In den Experimenten wurden Drehzahlen von 1,5 bis 20 Umdrehungen pro Minute gewählt, gleichbedeutend mit einer Periode von 3-40 s. Der Hubweg lässt sich über den Ansatzpunkt des übertragenden Gestänges am Hebelarm justieren. Jeder der vier Motoren betreibt zwei Gitter. Insgesamt können zeitgleich in acht Experimentalgefäßen vier unterschiedliche Turbulenzintensitäten in jeweils zwei Parallelgefäßen erzeugt werden. Eine detaillierte Beschreibung einer baugleichen „Gridmaschine“ findet sich bei DOLAN *et al.* (2003).

### 2.2.2 Berechnung der Turbulenz

Die kleinskalige Turbulenz wird über die Dimensionen und Einstellungen der „Gridmaschine“ sowie über die Dichte- und Viskositätseigenschaften des verwendeten Mediums, dem mit Nährstoffen angereicherten und mit den Versuchsorganismen bevölkerten Meerwasser, abgeschätzt. Für das Medium wird eine dynamische Viskosität ( $\eta$ ) von  $0,001 \text{ kg m}^{-1} \text{ s}^{-1}$  und eine Dichte ( $\sigma$ ) von  $1024,9 \text{ kg m}^{-3}$  angenommen. Das sind die Werte von Meerwasser mit einem Salzgehalt von 35 PSU, einer Temperatur von  $20 \text{ }^\circ\text{C}$  und bei normalem Luftdruck (1023 hPa). Der Quotient aus dynamischer Viskosität ( $\eta$ ) und der Dichte ( $\sigma$ ) ist die kinematische Viskosität ( $\nu$ ; Gleichung 5). Für das Medium ergibt sich ein Wert von  $9,8 \times 10^{-7} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$ .

Der in dieser Arbeit gewählte Weg zur Abschätzung für die durchschnittliche turbulente kinetische Dissipationsenergie ( $\varepsilon$ ), die in den Experimentalgefäßen pro Zeit zu Wärme dissipiert, folgt in vielen Schritten dem von COLOMER *et al.* (2005), weist jedoch bei der Näherung für die Reynoldszahl und des Widerstandbeiwerts des Gitters einige Modifikationen auf. Für die turbulente kinetische Dissipationsenergie  $\varepsilon$  gilt:

$$\varepsilon = \frac{E}{\sigma VT} \quad , \quad (6)$$

wobei  $E$  die kinetische Energie, die während eines Zyklus des Gitters entsteht,  $\sigma$  die Dichte des Mediums,  $V$  das Volumen des Mediums und  $T$  die Periode der Gitterbewegung ist. Die Energie  $E$  ist nicht die augenblickliche Energie, sondern die, die während einer Periode (der Dauer eines gesamten Zyklus des Gitters), verteilt im gesamten Volumen des Mediums entsteht. Deshalb muss auch  $\varepsilon$  sowohl als räumlicher als auch zeitlicher Mittelwert verstanden werden ( $\varepsilon := \bar{\varepsilon}$ ).

Es wird ein Fließgleichgewicht angenommen, bei dem während eines Zyklus die ins Medium eingebrachte kinetische Energie mit der im selben Zeitraum zu Wärme dissipierenden Energie gleichgesetzt wird. Dabei wird nicht unterschieden, zu welchem Anteil die erzeugte Bewegungsenergie des Mediums turbulent bzw. laminar ist. Vielmehr wird die gesamte kinetische Energie im Wasserkörper als turbulent und kleinskalig *sensu lato* angenommen (PETERS 2001). Dies ist eine grobe Vereinfachung, da sicherlich ein nicht unerheblicher Teil der kinetischen Energie nicht auf turbulenten sondern auf laminaren Bewegungen des Wassers

basiert. Der laminare Anteil nimmt mit zunehmender Geschwindigkeit des Gitters ab. Der Einfluss dieser Vereinfachung sollte aus folgendem Grund von geringer Bedeutung sein: Die mit vertikal oszillierenden Gittern eingebrachte kinetische Energie baut keine dauerhaften, großräumigen, zweidimensionalen Nettobewegung im Experimentalgefäß auf, *i. e.* auch der Teil der kinetischen Energie, der auf laminarer Bewegung basiert wird genau wie der turbulente Teil auf schnellstem Wege (mit gleicher Rate) zu Wärme dissipieren<sup>7</sup>.

Die Energie ( $E$ ) lässt sich über die Integration des Produktes aus der Zugkraft ( $F_{Zug}$ ) und der Geschwindigkeit des Gitters ( $u$ ) über die dabei verstreichende Zeit ( $T$ ) nach der Zeit ( $t$ ) beschreiben. Um Komplikationen durch Vorzeichenwechsel zu vermeiden, wird zur Berechnung eines gesamten Zyklus nicht über die gesamte Periode ( $T$ ) integriert, sondern über eine viertel Periode und stattdessen das Ergebnis der Integration mit dem Faktor 4 multipliziert. Für die Energie  $E$ , die bei einem Zyklus des Gitters durch das Medium entsteht, gilt:

$$E = 4 \int_0^{T/4} F_{Zug}(t)u(t)dt \quad , \quad (7)$$

wobei  $F_{Zug}$  die Zugkraft,  $u$  die Geschwindigkeit Gitters,  $t$ , die Zeit und  $T$  die Periode ist. Sowohl die Zugkraft als auch die Geschwindigkeit sind zeitabhängige Größen. Bei der Berechnung der Energie geht es nur um die Relativbewegung zwischen Gitter und Medium in vertikaler Richtung, wobei die Richtung selbst (auf- oder abwärts) für die Betrachtung der skalaren Größen Energie und Turbulenz keine Rolle spielen. Deshalb werden bei dieser Herleitung der turbulenten kinetischen Dissipationsenergie die vektoriellen Größen Zugkraft ( $F_{Zug}$ ) und der später verwendete Hubweg des Gitters ( $L_{Hub}$ ) wie skalare Größen (*i. e.* wie ihre Beträge) verwendet. Man vergegenwärtige sich, dass die Energie und letztlich die Turbulenz, die durch die Gitterbewegung in einer Richtung erzeugt wird, nicht wieder durch die Rückbewegung in die andere Richtung aufgehoben wird, sondern weiter anwächst.

Die Zugkraft ( $F_{Zug}$ ) entspricht dem Strömungswiderstand des Gitters und ist unter turbulenten Bedingungen proportional zum Quadrat der Geschwindigkeit des Gitters. Für einen bestimmten Zeitpunkt  $t$  gilt für Zugkraft  $F_{Zug}(t)$  folgende Formel:

$$F_{Zug}(t) = \frac{1}{2} u(t)^2 c_W A_G \sigma \quad . \quad (8)$$

Dabei ist  $c_W$  der Widerstandsbeiwert des Gitters,  $A_G$  die Projektionsfläche der Gitterstäbe senkrecht zu dessen Bewegungsrichtung und  $\sigma$  die Dichte des Mediums.

Abweichend nehmen COLOMER (2005) in den Gleichungen (7) und (8) die Zugkraft ( $F_{Zug}$ ) nicht als zeitabhängige Variable an, *i. e.* sie begnügen sich damit die Zugkraft vereinfachend als konstante Größe anzusehen, die sie in Gleichung (8) mit der Durchschnittsgeschwindigkeit des Gitters berechnen. In Gleichung (7) wird daher bei ihnen lediglich die Geschwindigkeit des Gitters ( $u$ ) über eine viertel Periode nach der Zeit integriert.

Die Gitterbewegung leitet sich aus der gleichförmigen Kreisbewegung des Hebelarms der Gridmaschine ab (Abb. 4 b). Deshalb kann die Geschwindigkeit des Gitters ( $u$ ) über das

<sup>7</sup> Im Gegensatz dazu baut sich in einem Experimentalgefäß auf einem Schütteltisch mit Orbitalbewegung eine Netto-Rotationsbewegung des gesamten Wasserkörpers auf. Ein Großteil der kinetischen Energie der Flüssigkeit ist somit laminar.

Produkt der Maximalgeschwindigkeit und der Sinus-Funktion der Winkelgeschwindigkeit zu jedem beliebigen Zeitpunkt ( $t$ ) beschrieben werden. Für die Gittergeschwindigkeit  $u(t)$  gilt:

$$u(t) = \frac{\omega L_{Hub}}{2} \sin(\omega t) \quad , \quad (9)$$

wobei  $\omega$  die Winkelgeschwindigkeit,  $L_{Hub}$  der Hubweg (die doppelte Amplitude, „Stroke Length“) und  $t$  die Zeit ist. Das Produkt aus Winkelgeschwindigkeit und halben Hubweg bezeichnet die Maximalgeschwindigkeit des Gitters die über die Sinusfunktion moduliert wird.

Der Widerstandsbeiwert  $c_W$  (im Deutschen auch  $C_W$ -Wert, im Englischen „Drag Coefficient“) besitzt keine Einheit. Er ist abhängig von der Form des umströmten Körpers, also des Gitters. Je stromlinienförmiger die Form ist, desto kleiner wird  $c_W$ . Genau genommen ist  $c_W$  auch von der Geschwindigkeit abhängig. Da jedoch der Einfluss der Form über den Einfluss der Geschwindigkeit dominiert, ist es allgemein üblich, Widerstandsbeiwerte näherungsweise als zeitunabhängige Formkonstanten zu behandeln. Widerstandsbeiwerte gelten für einen weiten Bereich der Geschwindigkeit<sup>8</sup> und werden in der Regel empirisch ermittelt (KUCHLING 1991).

In grober Näherung lässt sich der Widerstandsbeiwert ( $c_W$ ) für Zylinder und „einfache Körper“, die aus Zylindern aufgebaut sind, über deren Reynoldszahl abschätzen. Die Zylinder müssen dabei mit ihrer Längsachse senkrecht zur Strömung stehen. Als weitere Voraussetzung müssen sowohl die Längsachsen der Zylinder als auch die Zwischenräume zwischen ihnen im Verhältnis zum Zylinderdurchmesser groß sein. Für solche Körper kann der Widerstandsbeiwert  $c_W$  nach folgender Formel abgeschätzt werden (TRUCKENBRODT 1995):

$$c_W \approx 1 - Re^{-2/3} \quad , \quad (10)$$

wobei  $Re$  die Reynoldszahl ist (cf. Kapitel 1.2.3).

Zur Berechnung der Reynoldszahl ( $Re$ , Gleichung 5) des Gitters wird für die charakteristische Länge des Gitters die Gesamtlänge aller Gitterstreben ( $L_G$ ) benutzt. Die Gesamtlänge des verwendeten Gitters ( $L_G$ ) von 1,286 m ist im Verhältnis zum Durchmesser der Gitterstreben von 3,5 mm um mehrere Größenordnungen größer. Das Verhältnis der „Maschenweite“ von 14,2 mm ist immerhin um mehr als das Vierfache größer.

Für die Reynoldszahl des Gitters  $Re_G$  gilt somit näherungsweise:

$$Re_G \approx \frac{\bar{u} L_G}{\nu} \quad , \quad (11)$$

wobei  $L_G$  die charakteristische Länge des Gitters,  $\bar{u}$  die Durchschnittsgeschwindigkeit des Gitters und  $\nu$  die kinematische Viskosität (Gleichung 4) des Mediums ist. Wie bei der Berechnung von Widerstandsbeiwerten üblich, wird in diesem Fall die Zeitabhängigkeit der Geschwindigkeit des Gitters vernachlässigt und die Durchschnittsgeschwindigkeit ( $\bar{u}$ ) angenommen. Für die Durchschnittsgeschwindigkeit des Gitters  $\bar{u}$  gilt:

<sup>8</sup> Der oben erwähnte „Weite Bereich der Geschwindigkeit“, in dem der Widerstandsbeiwert nahezu unbeeinflusst von der Geschwindigkeit ist, lässt sich durch Betrachtung der Grenzen einengen: Geht die Geschwindigkeit gegen Null, wird der Widerstandsbeiwert ebenfalls Null, da die Reynoldszahl gegen 1 strebt. Wird die Geschwindigkeit des Gitters so hoch, dass es an dessen Hinterseite zu Kavitation mit der Bildung von Wasserdampfblasen kommt, ist das Wasser nicht mehr durch eine einheitlich konstante Dichte und Viskosität zu beschreiben und der Widerstandsbeiwert müsste auf andere Art abgeschätzt werden.

$$\bar{u} = \frac{2L_{Hub}}{T} \quad , \quad (12)$$

wobei  $L_{Hub}$  der Hubweg und  $T$  die Periode der Gitterbewegung ist.

Durch einsetzen von Gleichung (11) und (12) in Gleichung (10) ergibt sich folgende Näherung für den Widerstandsbeiwert des Gitters  $c_W$ :

$$c_W \approx 1 - \left( \frac{2L_{Hub}L_G}{TV} \right)^{-2/3} \quad . \quad (13)$$

Die Reynoldszahl (Gleichung 11) und der Widerstandsbeiwert des Gitters (Gleichung 13) wurden abweichend zu COLOMER *et al.* 2005 berechnet.

Damit sind alle Terme der Gleichung (7) für die Energie eines Gitterzyklus bestimmt. Nach Einsetzen der Gleichungen (8) und (9) in Gleichung (7) kann zusammengefasst und die Konstanten vor das Integral gezogen werden. Für die Energie  $E$ , die bei einem Zyklus des Gitters durch das Medium entsteht, ergibt sich:

$$E = \frac{1}{4} \omega^3 L_{Hub}^3 c_W A_G \sigma \int_0^{T/4} \sin^3(\omega t) dt \quad , \quad (14)$$

wobei  $\omega$  die Winkelgeschwindigkeit,  $L_{Hub}$  der Hubweg des Gitters,  $c_W$  der Widerstandsbeiwert des Gitters,  $A_G$  die Projektionsfläche der Gitterstäbe senkrecht zu dessen Bewegungsrichtung,  $\sigma$  die Dichte des Mediums und  $t$  die Zeit ist.

Das Integral lässt sich lösen (*e. g.* nach BRONŠTEIN 1983). Für die Energie  $E$ , die bei einem Zyklus des Gitters durch das Wassers entsteht, ergibt sich:

$$E = \frac{1}{4} \omega^3 L_{Hub}^3 c_W A_G \sigma \left( \left[ -\frac{1}{\omega} \cos(\omega t) + \frac{1}{3\omega} \cos^3(\omega t) \right]_0^{T/4} \right) \quad . \quad (15)$$

Für die Winkelgeschwindigkeit  $\omega$  gilt:

$$\omega = \frac{2\pi}{T} \quad , \quad (16)$$

wobei  $T$  die Periode der Gitterbewegung ist.

Setzt man Gleichung (16) in Gleichung (15) ein, können die entsprechenden Grenzen für  $t$  eingesetzt, und die obere von der unteren Grenze subtrahiert werden. Für die Energie  $E$ , die bei einem Zyklus des Gitters durch das Wassers entsteht, ergibt sich:

$$E = 2 \frac{\pi^3 L_{Hub}^3 c_W A_G \sigma}{T^3} \left( \left( -\frac{T}{2\pi} \cos\left(\frac{\pi}{2}\right) + \frac{T}{6\pi} \cos^3\left(\frac{\pi}{2}\right) \right) - \left( -\frac{T}{2\pi} \cos(0) + \frac{T}{6\pi} \cos^3(0) \right) \right) \quad (17)$$

Die Kosinu lassen sich berechnen und die Gleichung zusammenfassen. Für die Energie  $E$ , die bei einem Zyklus des Gitters durch das Wassers entsteht, ergibt sich:

$$E = \frac{2}{3} \frac{\pi^2 L_{Hub}^3 c_W A_G \sigma}{T^2} \quad (18)$$

Setzt man die Näherung für den Widerstandsbeiwert des Gitters ( $c_W$ ) aus Gleichung (13) in Gleichung (18), ergibt sich für die Energie  $E$ , die bei einem Zyklus des Gitters durch das Wasser entsteht:

$$E \approx \frac{2}{3} \frac{\pi^2 L_{Hub}^3 A_G \sigma}{T^2} \left( 1 - \left( \frac{2L_{Hub} L_G}{T\nu} \right)^{-2/3} \right), \quad (19)$$

wobei  $L_G$  für die charakteristische Länge des Gitters und  $\nu$  für die kinematische Viskosität (Gleichung 4) steht.

Die turbulente kinetische Dissipationsenergie lässt sich näherungsweise durch Einsetzen von Gleichung (19) in Gleichung (6) berechnen. Es ergibt sich schließlich für die Umrechnung auf die turbulente kinetische Dissipationsenergie  $\varepsilon$ :

$$\varepsilon \approx \frac{2}{3} \frac{\pi^2 L_{Hub}^3 A_G}{T^3 V} \left( 1 - \left( \frac{2L_{Hub} L_G}{T\nu} \right)^{-2/3} \right), \quad (20)$$

wobei  $V$  für das Volumen des Mediums steht.

In dieser Arbeit wird ausschließlich die turbulente kinetische Dissipationsenergie ( $\varepsilon$ ) benutzt, um die Stärke der Turbulenz anzugeben. Zwei weitere Größen, die die Stärke der Turbulenz charakterisieren, sollten nicht unerwähnt bleiben.

Die Scherungsrate („Shear Rate“,  $\gamma$ ) mit der Einheit „pro Sekunde“ beschreibt ebenfalls, wie groß die verformenden Kräfte im Medium sind, die direkt auf die Algenzellen im Wasser einwirken. Untersuchungen, die anstatt oszillierender oder rotierender Körper Couette-Kammern verwenden (e. g. KARP-BOSS *et al.* 2000), bevorzugen häufig diese Größe. Um einen quantitativen Vergleich zu diesen Arbeiten herzustellen dient folgende Beziehung für die turbulente kinetische Dissipationsenergie  $\varepsilon$ :

$$\varepsilon = \gamma^2 \nu, \quad (21)$$

wobei  $\gamma$  die Scherungsrate und  $\nu$  die kinematische Viskosität des Mediums symbolisiert.

Weitere Studien (e. g. JUHL *et al.* 2000; Tab. 2) bevorzugen als „Turbulenzparameter“ die Scherung („Shear“, „Shear stress“,  $\Gamma$  [kg m<sup>-1</sup> s<sup>-1</sup>]), die in folgender Weise mit der Scherungsrate ( $\gamma$ ) in Beziehung steht.

$$\Gamma = \gamma \eta, \quad (22)$$

wobei  $\eta$  die dynamische Viskosität des Mediums ist.

Die turbulente kinetische Dissipationsenergie  $\varepsilon$  steht zur Scherung ( $\Gamma$ ) in folgender Beziehung:

$$\varepsilon = \frac{\Gamma^2}{\eta \sigma}, \quad (23)$$



wobei  $\sigma$  für die Dichte des Mediums steht. Zitierte Werte für die Scherungsrate ( $\gamma$ ) und die Scherung ( $\Gamma$ ) wurden soweit möglich mit den Gleichungen (21) und (23) auf die turbulente kinetische Dissipationsenergie ( $\epsilon$ ) umgerechnet.

### 2.2.3 Die Turbulenzintensitäten in den Experimenten

Die vier Turbulenzstufen werden mit römischen Ziffern von I bis IV bezeichnet, wobei die Turbulenzintensitäten von Stufe I bis Stufe IV zunehmen. In den Experimenten wurde jede der Stufen zeitgleich in zwei voneinander unabhängigen parallelen Ansätzen ausgeführt. Ergänzt werden diese Stufen durch eine weitere, gleichzeitig durchgeführte Stufe ohne Turbulenzerzeugung. Diese Stufe wird als „Kontrolle“, „Stufe 0“ oder mit „still“ bezeichnet. Sie wurde in den Experimenten in ein bis drei parallelen Ansätzen durchgeführt: In den drei Experimenten mit *Alexandrium*-Arten wurde die Kontrolle ebenfalls in zwei Parallelen durchgeführt; im Experiment mit *Pyrenomonas helgolandii* waren es drei Parallelen, bei *Prymnesium parvum* und *Prorocentrum redfieldii* wurde lediglich ein Kontrollansatz verwendet. Parallelansätze einer Turbulenzstufe werden mit „a“, „b“ oder „c“ gekennzeichnet (e. g. „Stufe IIIb“ steht für „in der Turbulenzstufe III der Ansatz b“).

Bei den Experimenten mit *P. parvum*, *P. helgolandii* und *P. redfieldii* wurden relativ geringe Probenvolumina entnommen, die im Laufe der Experimente zu einer leichten Abnahme des Volumens in den Experimentalgefäßen führten. Die Volumenabnahmen von Beginn bis zur vorletzten Probennahme betragen bei den Experimenten mit *P. parvum* und mit *P. helgolandii* 4%; beim Experiment mit *P. redfieldii* waren es 3% des Ausgangsvolumens. Weil Hubweg und Drehzahl konstant gehalten wurden, bewirkten die Abnahmen im Laufe der Experimente Anstiege der Turbulenzintensitäten mit denselben Prozent-Werten. Diese Zunahmen werden im Weiteren als geringfügig angesehen und somit eine zeitlich konstante mittlere Turbulenzintensität für jede Turbulenzstufe angenommen.

Auf eine signifikante Stelle gerundet waren die Turbulenzintensitäten in den Experimenten mit den Arten *P. parvum*, *P. helgolandii* und *P. redfieldii* identisch und erstreckten sich in den Turbulenzstufen I bis IV über vier Größenordnungen:

Stufe I:	$2 \times 10^{-7} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$
Stufe II:	$2 \times 10^{-5} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$
Stufe III:	$2 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$
Stufe IV:	$2 \times 10^{-3} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$

Bei den drei Experimenten mit *Alexandrium*-Arten waren die Probenvolumina im Vergleich zum Ausgangsvolumen (2 l pro Ansatz), vor allem aufgrund der durchgeführten Toxinanalytik größer. Die Volumenabnahme während eines Experimentes (bis zur vorletzten Probennahme) betrug bei *A. minutum* 10%, im Experiment mit *A. fundyense* 6% und bei *A. tamarensense* 8%. Um dem mit der Volumenabnahme einhergehenden Turbulenzanstieg entgegenzuwirken, wurden bei den Experimenten mit *Alexandrium*-Arten die Periode und der Hubweg z. T. mehrmalig verkleinert (Hubwegkorrektur e. g. bei ARIN *et al.* 2002). Um auszuschließen, dass die Gitter aus der Kultur auftauchen, wurde der Hubweg unmittelbar nach der Probennahme neu justiert, die zeitaufwendigere Justierung der Periode erfolgte 1-2 h später.

Auch hier waren die Intensitäten der einzelnen Turbulenzstufen in den Experimenten annähernd (auf eine signifikante Stelle gerundet) gleich. Sie erstreckten sich über etwas mehr als drei Größenordnungen:

Stufe I:  $2 \times 10^{-6} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$

Stufe II:  $2 \times 10^{-5} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$

Stufe III:  $2 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$

Stufe IV:  $6 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$

## 2.3 Kulturbedingungen

### 2.3.1 Pflege der Kultursammlung

Alle verwendeten Arten wurden zuvor im Forschungs- und Technologiezentrum Westküste (FTZ) in Gläschen aus Duranglas mit Schraubdeckeln (50 ml, Firmen: Schott und Roth) als nicht-akzenische „Batch-Kulturen“ (statische Kulturen) in der Kultursammlung kultiviert. Die Pflege dieser Kulturen erfolgte im Ein- bis Dreiwochenrhythmus unter sterilen Bedingungen („Clean Bench“). Nach Augenschein wurde zur Verdünnung ein gewisser Teil der Kultur verworfen und die restliche Kultur mit Kulturmedium aufgefüllt; in größeren Zeitintervallen wurden die Gefäße ersetzt.

### 2.3.2 Licht

Zur Beleuchtung der Gefäße während der Experimente sowie der Vorkultur und der Anzucht der Starterkultur dienten seitlich angebrachte, horizontal verlaufende Leuchtstoffröhren (Firma: Osram universalweiß, 25 mm Durchmesser). Vor und hinter den in einer Reihe stehenden Experimentalgefäßen (Abb. 5 a) verliefen jeweils zwei übereinander angeordnete Röhren. Der Abstand zur Standfläche der Experimentalgefäße betrug 4,5 und 12 cm, der Abstand zur Gefäßwand 9 cm. Die acht Experimentalgefäße mit Turbulenzerzeugung wurden auf diese Weise von vier Leuchtstoffröhren von 150 cm Länge (max. 58 W) beleuchtet. Die bis zu drei Experimentalgefäße der Kontrolle, sowie zuvor die Flaschen mit der Starterkultur wurden mit vier Röhren von 120 cm Länge (max. 36 W) beleuchtet. Um eine gleichmäßige Ausleuchtung auch der außen stehenden Gefäße zu erreichen, ragten die Röhren mindestens einen Gefäßdurchmesser (13 cm) über die in Reihe stehenden Experimentalgefäße hinaus; zu den Stirnseiten der Reihen wurden reflektierende Flächen angebracht.

Die Leuchtstoffröhren wurden „dimmbar“ mit elektronischen Vorschaltgeräten betrieben. Die Lichtintensität im photosynthetisch aktiven Bereich von 400-700 nm (PAR) betrug in allen Experimenten  $150 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . Dieser Wert wurde in den mit Leitungswasser gefüllten Experimentalgefäßen einreguliert. Die Photonen dieses Wellenlängenbereichs wurden mit einem Beleuchtungsmesser (Firma: Zemoko,  $4\pi$ -Sensor mit 0,5 cm Durchmesser in Verbindung mit einem „Datenlogger“, Firma: Licor, LI 1000) an mehreren Stellen im Inneren der Experimentalgefäße gemessen. Um einen leichten Vertikalgradienten der Lichtstärke mit niedrigeren Werten im unteren Bereich der Gefäße zu erzeugen standen diese auf einer matt-schwarzen Unterlage. Um eine Veränderung des Lichtspektrums der Leuchtstoffröhren durch Alterung auszuschließen, wurden diese vor Durchführung der letzten beiden Experimente (*Alexandrium minutum* und *A. tamarense*) durch Röhren desselben Typs ersetzt.

Alle Experimente wurden bei einem über Zeitschaltuhren gesteuerten 12:12-stündigen Hell-Dunkel-Rhythmus durchgeführt.

### 2.3.3 Temperatur

Alle Experimente wurden bei 18 °C ( $\pm 0,5$  °C) in einem Klimacontainer durchgeführt. Die Kultursammlung des FTZ, die Anzucht der Starterkultur und die Vorkultur erfolgte bei derselben Temperatur.

### 2.3.4 Medium

Als Medium für die Experimente mit Nicht-Dinoflagellaten diente das zur Phytoplankton-Kultur häufig verwendete f/2-Medium (GUILLARD & RYTHER 1962). Für die Experimente mit Dinoflagellaten wurde L1-Medium verwendet (GUILLARD & HARGRAVES 1993). Beide Medien wurden aus natürlichem Meerwasser hergestellt, wofür filtriertes ( $0,45 \mu\text{m}$ ) und autoklavierten Wattenmeerwasser mit etwa 22 PSU verwendet wurde. Das Wasser wurde mit Nährstoffen, Spurenelementen und Vitaminen angereichert. Aufgrund der Nährstoffanreicherung betrug der Nitratgehalt über  $883 \mu\text{mol l}^{-1}$ , der Phosphatgehalt über  $36,3 \mu\text{mol l}^{-1}$ . Ein zugesetzter Komplexbildner (Ethylendiamintetraessigsäure, EDTA) gewährleistete, dass große Metall-Ionen in Lösung gehalten wurden. In der Zusammensetzung der zugesetzten Schwermetalle unterschieden sich die Medien f/2 und L1. Abweichend zur Originalzusammensetzung wurden beide Medien mit Hydrogencarbonat ( $\text{HCO}_3^-$ ) als Kohlenstoffquelle angereichert. Auf eine Anreicherung mit Silikat wurde hingegen verzichtet. Der pH-Wert wurde mit Natronlauge und Salzsäure auf 7,5 ( $\pm 0,1$ ) eingestellt.

Für die Kultursammlung im FTZ wurde auf dieselbe Weise hergestelltes f/2-Medium verwendet, dem zusätzlich Silikat beigegeben wurde, da es auch zur Kultur von Bacillariophyceen verwendet wurde.

## 2.4 Überblick über die Durchführung der Experimente und die erhobenen Parameter

Abbildung 6 veranschaulicht die generelle Durchführung der Experimente von der Anzucht der Starterkultur über die Vorkultur bis zum eigentlichen Experiment (Experimentalphase). Sollten in einzelnen Ansätzen die Zellen während der Vorkultur nicht „angewachsen“ sein, wurden diese Ansätze wie bei JUHL *et al.* (2000) vor Beginn der Experimentalphase verworfen. Die Dauer der Experimente hing im allgemeinen davon ab, wie lange das Wachstums der Phytoflagellaten anhielt. Die Experimente wurden dann abgebrochen, wenn in der Mehrzahl der Ansätze kein deutlicher Zuwachs mehr stattfand, bzw. die Zelldichten abnahmen. Die Experimentalphase betrug bei den sechs Experimenten zwischen 8 und 18 Tagen.

Tabelle 3 zeigt im Überblick, welche Parameter während der Experimentalphase bei den untersuchten Arten erhoben wurden. In allen Experimenten wurde die Zelldichte in ein- oder zweitägigen Intervallen mikroskopisch ermittelt. Die Zelldichte dient als der Basisparameter, auf den die weiteren untersuchten Parameter bezogen werden („pro Zelle“).

Tabelle 3

Übersicht über die in den Experimenten durchgeführte Analytik

C/N-Analytik: Kohlenstoff und Stickstoff Elementaranalytik, *r*: Nettowachstumsrate, Chl.a: Chlorophyll a, Chl.c: Chlorophyll c, Diadx: Diadinoxanthin, GTX: Gonyautoxin 2 und 3, STX: Saxitoxin.

Spezies	Mikroskopie.....		C/N-Analytik.....			Pigmentanalytik.....			Toxinanalytik.....		
	Zell-dichte	<i>r</i>	Zellgröße	C-Gehalt	N-Gehalt	Chl.a	Peridinin	Chl.c	Diadx.	GTX	STX
<i>Prymnesium parvum</i>	X	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pyrenomonas helgolandii</i>	X	X	X	X	X	-	-	-	-	-	-
<i>Prorocentrum redfieldii</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	-	-
<i>Alexandrium minutum</i>	X	X	X	-	-	X	X	X	X	X	X
<i>Alexandrium fundyense</i>	X	X	X	-	-	X	-	-	-	X	X
<i>Alexandrium tamarense</i>	X	X	X	-	-	X	X	-	-	X	X

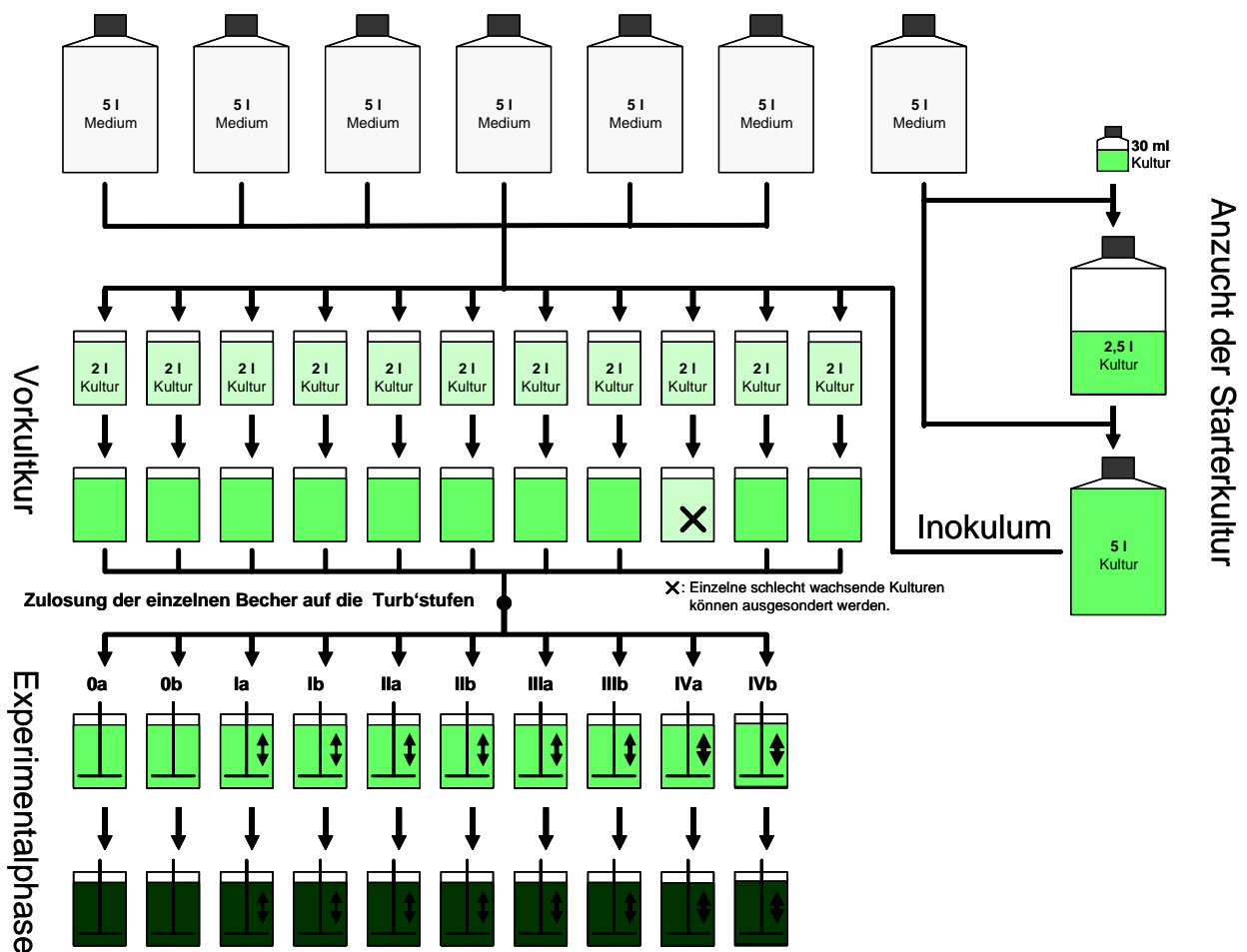


Abbildung 6

Generelle Durchführung der Experimente

Während der Vorkultur und der Experimentalphase erfolgen regelmäßige Probenahmen zur Ermittlung der Zelldichte. Weiterer Parameter werden während der Experimentalphase erfasst.

## 2.5 Probennahme und Fixierung der Proben

Die Probennahme erfolgte mittags im Zeitraum zwischen 11:00 und 13:00, *i. e.* in der 4. bis 6. Stunde der Lichtphase. Im Anschluss wurden die Proben fixiert oder auf andere Weise zur weiteren Analytik vorbereitet.

### 2.5.1 Probennahme

Nacheinander wurden innerhalb eines Zeitraums von rund 30 min aus allen Ansätzen die Proben entnommen. Bei den Ansätzen der Turbulenzstufen I-IV wurde die jeweilige Stufe während der Probennahme (*ca.* 5 min) abgeschaltet. Ähnlich wie in vielen anderen Turbulenzexperimenten (*e. g.* Tab. 2: 5, 21, 32) wurde unmittelbar vor der Probennahme die Algensuspension vorsichtig homogenisiert. Dafür wurden die „Grids“ mit der Hand langsam gedreht und gleichzeitig in den Experimentalgefäßen auf und ab bewegt.

Die Proben zur Ermittlung der einzelnen Parameter wurden mit verschiedenen Hilfsmitteln in unterschiedliche, beschriftete, verschließbare Gefäße überführt. Für die mikroskopischen Untersuchungen wurden die Proben (Probenvolumen: 10,5-12 ml) durch langsames Aufziehen mit einer Einwegspritze (ohne Kanüle, Firma: Henke-Sass-Wolf GmbH) entnommen und in PE-Röhrchen (15 ml) gefüllt. Für die C/N-Proben (Probenvolumen: 10 ml) wurden Glaspipette und Peleusball verwendet. Die Proben für die Pigmentanalyse (Probenvolumen: 1,5 ml) wurden durch zweimaliges Aufziehen mit einer Kolbenhubpipette entnommen und in Reaktionshütchen überführt. Für die Entnahme der Toxin-Proben dienten wiederum Glaspipette, Peleusball und Zentrifugenröhrchen (50 ml).

Während der gesamten Probennahme wurden dieselben Entnahmegерäte verwendet, *i. e.* sie wurden nicht für jeden Ansatz erneuert bzw. ausgewechselt. Zur Spülung wurde vor jeder Erstentnahme in einem Ansatz das jeweilige Gerät einmal aufgezogen und entleert.

### 2.5.2 Fixierung der Proben

Die Sammelprobe für die mikroskopischen Verfahren wurde nach Entnahme einer Unterprobe (Lebendmikroskopie oder „Backup“) fixiert. Dazu wurde dem verbliebenen Probenvolumen von 6 ml mit einer Kolbenhubpipette 80  $\mu$ l Lugolscher Lösung (30 g l<sup>-1</sup> KJ + 20 g l<sup>-1</sup> J<sub>2</sub>, Endkonzentration 1,3 %) zugesetzt. Die Fixierung erfolgte *ca.* 30 min nach der Probennahme. Die „Backup-Proben“ wurden zum Teil mit Lugolscher Lösung, zum Teil mit Glutardialdehyd fixiert.

Die Proben für die übrigen Verfahren wurden nicht fixiert sondern nach der Probennahme kurzzeitig kühl und dunkel (Kühlschrank, *ca.* 6 °C) gelagert und anschließend durch Zentrifugation oder Filtration konzentriert und bis zur Analyse durch Einfrieren oder Trocknen konserviert.

## 2.6 Zellzählung

Die Zellzählung wurde mit einem Umkehrmikroskop (Firma: Zeiss, Axiovert 35) nach UTERMÖHL (1931, 1958) in Zählkammern mit auswechselbarem Glasboden (Firma: Hydrobios, 3 ml Volumen) durchgeführt.

**Tabelle 4****Methodik der Zellzählung**

Aufgeführt sind die Werte bzw. deren Bereich während eines Experimentes. „Insgesamt gezählte Organismen“ schließt die während der Vorkultur gezählten Organismen mit ein (pro Gesichtsfeld rund 100 Organismen).

Spezies	Vergrößerung	Verd'faktor	Gesichtsfelder .....		CV %	Organismen, insges. gezählt
			Anzahl	Anordnung		
<i>Prymnesium parvum</i>	200x	1 bis 50	20	einreihig	24	189212
<i>Pyrenomonas helgolandii</i>	400x	1 bis 12	25	einreihig	23	159435
<i>Prorocentrum redfieldii</i>	100x	1 bis 6	20	zweireihig	17	231297
<i>Alexandrium minutum</i>	100x	1 bis 14	22	zweireihig	21	278770
<i>Alexandrium fundyense</i>	100x	1	24	zweireihig	35	41288
<i>Alexandrium tamarense</i>	100x	1	22	zweireihig	27	35645

Tabelle 4 führt auf, welche Vergrößerungen bei den einzelnen Arten zum Einsatz kamen, und gibt an bis zu welchem Grad die Proben im Laufe des Experimentes verdünnt wurden. Die Stärke der Verdünnung richtete sich nach der Zelldichte in den Proben. Wenn nach Augenschein oder Auszählen einer Unterprobe abzusehen war, dass die Zellzahl pro Gesichtsfeld 100 Organismen deutlich überschreiten würde, wurden die Proben mit Medium (Kapitel 2.3.4) verdünnt. Um Verzerrungen durch Verdünnungsfehler zwischen den Turbulenzstufen auszuschließen, wurden alle Proben eines Tages mit demselben Verdünnungsfaktor verdünnt.

Nach Einfüllen der Proben in die Zählkammern wurden diese für 30-60 min ruhen gelassen, damit sich die Zellen auf den Boden absetzen konnten. (Bei längeren Standzeiten wurden die befüllten Zählkammern vor Austrocknung geschützt.) Vor dem Zählvorgang wurde durch vertikales „Durchfokussieren“ der Probe überprüft, ob die Zellen vollständig sedimentiert waren.

Es wurde nicht das vollständige Probenvolumen (3 ml) der Zählkammern ausgezählt, sondern lediglich eine Anzahl von Gesichtsfeldern (Tab. 4). Die Verteilung der Organismen innerhalb der Zählkammern erwies sich nicht als homogen. Im zentralen Bereich befanden sich im Schnitt höhere Organismendichten. Um zu gewährleisten, dass während eines Experimentes immer dieselbe Menge randnaher und zentraler Gesichtsfelder ausgezählt wurde, wurden die Gesichtsfelder immer in derselben Weise über die Zählkammer verteilt. Sie erstreckten sich, durch den zentralen Bereich führend von Rand zu Rand. In einigen Experimenten wurden zwei sich senkrecht kreuzende Reihen von Gesichtsfeldern ausgewertet (Tab. 4).

Die Anzahl der Zellen pro Gesichtsfeld (rund 100) wurde mit einem Handzähler ausgezählt und in ein Zählprotokoll eingegeben. Aus diesen Zählwerten wurde über die Grundfläche des Gesichtsfeldes und die Höhe der Zählkammer die Zelldichte berechnet. Von den Zelldichten aller Gesichtsfelder einer Probe wurde der Mittelwert gebildet. Die mittleren Variationskoeffizienten bei den einzelnen Experimenten sind in Tabelle 4 aufgeführt. Da es sich bei den Gesichtsfeldern einer Probe um voneinander abhängige Parallelproben handelt, wurden in den grafischen Darstellungen weder die Varianzkoeffizienten als Fehlerbalken noch die Zelldichten der einzelnen Gesichtsfelder gezeigt. Für die statistischen Untersuchungen wurden ebenfalls lediglich die Mittelwerte herangezogen. (Stets dargestellt und in statistischen Untersuchungen berücksichtigt werden unabhängige Parallelen, die aus unterschiedlichen Experimentalgefäßen derselben Turbulenzstufe entstammen.) Die Spalte „gezählte Organismen“ (Tab. 4) veranschaulicht den Zählaufwand (insgesamt rund 936 000 Organismen).

## 2.7 Ermittlung der Nettowachstumsrate

Aus der zeitlichen Entwicklung der Zelldichte in den einzelnen Turbulenzstufen wurden Nettowachstumsraten berechnet.

Dafür wurde die mikrobiologisch-phytoplanktologische Terminologie mit der Bruttowachstumsrate  $\mu$  und der Verlustrate  $\lambda$  gewählt. Für die Nettowachstumsrate  $r$  gelten folgende Gleichungen:

$$r = \mu - \lambda \quad , \quad (24)$$

$$r = \frac{\ln \text{Zellzahl}_2 - \ln \text{Zellzahl}_1}{t_2 - t_1} \quad . \quad (25)$$

Die Zelldichten zum Zeitpunkt  $t_2$  und  $t_1$  werden unter Wegfall der Einheit in die betreffenden Zellzahlen transformiert<sup>9</sup>.

Für die Ermittlung der Nettowachstumsraten wurden ausgehend von der ln-transformierten Zelldichte über die Zeit (GUILLARD 1973) in drei bis vier Arbeitsschritten verschiedene lineare Regressionen durchgeführt (Methode der kleinsten Quadrate) und auf signifikante Unterschiede in ihren Steigungen untersucht. Die Steigungen der Regressionsgeraden entsprechen den Nettowachstumsraten. Der Vorteil dieser auf Gleichung (25) aufbauenden Methode zur Bestimmung der Nettowachstumsraten gegenüber dem direkten Einsetzen in Gleichung (25) besteht darin, dass mehr als zwei Messpunkte zur Ermittlung einer gemeinsamen Nettowachstumsrate verwendet werden können.

1. Im ersten Schritt wurden für die einzelnen Parallelen einer Turbulenzstufe Regressionsgeraden berechnet und die daraus resultierenden Nettowachstumsraten gegeneinander auf statistisch signifikante Unterschiede hin untersucht (cf. Tab. 5, 8, 11, 14, 17 und 20, jeweils die Spalten  $p$ ,  $t$  und  $df$ ). Konnten keine signifikanten Unterschiede festgestellt werden (Signifikanzniveau  $\alpha = 0,05$ ), wurden die Werte der Parallelen für den nächsten Arbeitsschritt vereinigt („gepoolt“).
2. Im Falle, dass „gepoolt“ werden durfte, wurde die Regressionsgerade aus dem vereinigten Datensatz neu berechnet (cf. Tab. 5, 8, 11, 14, 17 und 20, jeweils die Spalten  $n$ ,  $\mu$ ,  $b$  und  $R^2$ ). Wenn keine Parallelen existierten, wurden die Geradenparameter der einzelnen Ansätze verwendet.

---

<sup>9</sup> Zwei Anmerkungen:

- (1) Bei Einzellern, die sich in der Regel durch vegetative Zweiteilung vermehren, sind Bruttowachstumsrate und Reproduktionsrate gleichbedeutend.
- (2) In der biologischen Ozeanographie existieren zwei unterschiedliche Definitionen für Wachstumsraten. Hauptsächlich wird, wie in dieser Arbeit, der natürliche Logarithmus (ln), der die Eulersche Zahl  $e$  (2,718...) zur Basis hat, verwendet. Zum Teil wird eine ältere Definition, mit dem Logarithmus zur Basis 2 ( $\lg_2$ ) verwendet. Auf Verwendung dieser Definition kann der Zusatz „per capita“, also „pro Kopf“ hindeuten.

Der natürliche Logarithmus von 2 ist ca. 0,69, daher entspricht eine Nettowachstumsrate von  $0,69 \text{ d}^{-1}$  rund einer Verdopplung der Zelldichte pro Tag. Eine Nettowachstumsrate von  $-0,69 \text{ d}^{-1}$  entspricht ungefähr einer Halbierung der Zelldichte pro Tag. Die Verdopplungszeit einer wachsenden Population beträgt ca.  $0,69 \text{ d}^{-1}$ . Eine Nettowachstumsrate von  $2 \text{ d}^{-1}$  entspricht einem Anstieg um rund das 7,4-Fache pro Tag.

3. Im dritten Arbeitsschritt wurden die Nettowachstumsraten aller Turbulenzstufen auf signifikante Unterschiede hin untersucht (cf. Tab. 6, 9, 12, 15, 18 und 21).
4. Wurden signifikante Unterschiede zwischen den Nettowachstumsraten der Turbulenzstufen evident (Signifikanzniveau  $\alpha = 0,05$ ), folgte *post hoc* ein weiterer, vierter Arbeitsschritt, in dem alle Permutationen der Nettowachstumsraten zweier Stufen gegeneinander getestet wurden.

Zum Vergleich der Steigungen der Regressionsgeraden (Punkte 1. und 3.) wurde das von ZAR (1998) beschriebende statistische Verfahren verwendet. Abweichend zu einer Kovarianzanalyse (ANCOVA) werden lediglich die Steigungen der Geraden miteinander verglichen; Unterschiede im Achsenabstand der Geraden werden „herausgerechnet“. Die Nullhypothese zu dieser Analyse lautet: „Zwischen den Steigungen der zu vergleichenden Regressionsgeraden bestehen keine signifikanten Unterschiede.“ Als Mindestdatensatz sind drei Messungen zu drei unterschiedlichen Zeitpunkten (unterschiedliche X-Werte) pro Ansatz bzw. pro Turbulenzstufe erforderlich. Die Berechnung erfolgte mit einem von Dr. R. Mundry (Max Planck Institut für Evolutions-Anthropologie, Leipzig) entwickelten Programm. Wie in allen in dieser Arbeit durchgeführten statistischen Verfahren wurde ein Signifikanzniveau ( $\alpha$ ) von 0,05 für den Vergleich der Nettowachstumsraten (Steigungen) gewählt. Der Vorteil dieses Verfahrens gegenüber einer klassischen ANCOVA besteht darin, dass mögliche Unterschiede in den Ausgangsindividuedichten (Achsenabschnitte am „Tag 0“) nicht die Unterschiede zwischen ähnlichen Wachstumsraten (Steigungen) größer erscheinen lassen. Solche Abweichungen in der Ausgangszell-dichte (Achsenabschnitt) können leicht durch Ungenauigkeiten beim Animpfen der Kulturen entstehen.

Weil sich herausstellte, dass die Nettowachstumsraten während des Experimentes nicht konstant waren, wurde die oben beschriebene Prozedur für unterschiedliche Zeitspannen durchgeführt. Alle Zeiträume begannen mit Beginn des Experimentes („Tag 0“). Der erste Zeitraum umfasste zwei Messintervalle, der zweite drei Messintervalle, der dritte vier Messintervalle *etc.*, bis zum Ende des Experimentes. Als Basis für den Vergleich zwischen den Turbulenzstufen eines Experimentes wurde aus diesen Zeiträumen einheitlich Derjenige gewählt, in dem in allen Turbulenzstufen exponentielles Wachstum stattfand. Dies ist der Zeitraum vom Beginn des Experimentes bis zu dem Zeitpunkt, an dem noch in allen Turbulenzstufen (einschließlich der Kontrolle) mit einem Bestimmtheitsmaß von  $\geq 0,9$  sich das Wachstum als eine Exponentialfunktion (bzw. die ln-transformierten Zellzahlen als Geradengleichung) beschreiben ließ. Der so definierte Zeitraum wird als „exponentielle Wachstumsphase“ bezeichnet.

## 2.8 Zellvermessung

Die Zellvermessung wurde mit dem gleichen Umkehrmikroskop und in den gleichen Zählkammern durchgeführt wie die Zellzählung (Kapitel 2.6). Alle sechs untersuchten Arten wurden mikroskopisch vermessen und ihr Zellvolumen über einfache geometrische Formen, die die tatsächliche Zellform näherungsweise beschreiben, berechnet.

Für die Berechnung des Zellvolumens von *P. parvum*, *P. helgolandii* und *P. redfieldii* wurde als approximative Form ein gestreckter Sphäroid angenommen (HILLEBRAND *et al.* 1999), dessen Volumen sich über die Länge (größte Längserstreckung) und die Breite berechnen lässt:



$$V = \frac{\pi}{6} \text{Länge} \times \text{Breite}^2 \quad (28)$$

Bei den *Alexandrium*-Arten wurde die Kugelform angenommen und das Volumen über Messung des Zelldurchmessers bestimmt. Die Durchmesser wurden in zufälliger Richtung gemessen.

Die Vermessung erfolgte bei 630-facher Vergrößerung mit Immersionsöl (*Prymnesium parvum*, *Pyrenomonas helgolandii*, *Prorocentrum redfieldii*) oder bei 400-facher Vergrößerung (*Alexandrium*-Arten) mit einem geeichten Messokular. Es wurde auf einen Skalenstrich der Mikrometerskala gerundet. (Ein Skalenstrich entspricht bei „400×“ 2,4 µm, bei „630×“ 1,5 µm.) Für jeden vermessenen Organismus wurde das Volumen berechnet und daraus das mittlere Volumen bestimmt. Die Vermessung wurde innerhalb weniger Tage nach Fixierung der Proben durchgeführt; zum Teil wurden die Proben anschließend für die Zellzählung weiterverwendet.

Die Zellvermessung erfolgte bei allen untersuchten Arten, mit Ausnahme von *A. tamarense*, einmalig während des Experimentes. Bei *P. parvum*, *P. helgolandii* und *A. fundyense* wurde sie am letzten Tag, bei *A. minutum* am sechsten Tag des Experimentes durchgeführt. Abweichend wurden während des Experimentes mit *A. tamarense* drei Vermessungen am 4., 8. und 12. Tag durchgeführt, so dass an dieser Art exemplarisch der zeitliche Verlauf der Größenparameter Zelldurchmesser und Zellvolumen untersucht werden konnte.

Es wurden bei jedem Experiment grundsätzlich die fünf Turbulenzstufen vermessen. Bei *P. parvum*, *P. helgolandii* und *P. redfieldii* wurden dazu lediglich die a-Ansätze, bei *A. fundyense* zusätzlich der b-Ansatz der Kontrolle (0b) vermessen. Bei *A. minutum* und *A. tamarense* wurden sämtliche Ansätze vermessen. Die Anzahl vermessener Organismen betrug bei *P. parvum*, *P. helgolandii*, *P. redfieldii* und *A. tamarense* 50, bei *A. minutum* und *A. fundyense* 100 Individuen. Für jeden vermessenen Organismus wurde das individuelle Zellvolumen berechnet.

Für jede der sechs untersuchten Arten wurde jeweils ein Längenparameter (Zelllänge oder Zelldurchmesser) statistisch auf signifikante Unterschiede zwischen den Turbulenzstufen untersucht. Die Untersuchung dieses Parameters erfolgte in vier Schritten.

1. Im Falle, dass sowohl der a- als auch der b-Ansatz einer Turbulenzstufe vermessen wurde, wurden die Werte der Parallelansätze miteinander in einem ungepaarten zweiseitigen *t*-Test (Signifikanzniveau  $\alpha = 0,05$ ) auf signifikante Unterschiede hin untersucht. Konnten keine signifikanten Unterschiede festgestellt werden, wurden die Werte der Parallelen für den nächsten Arbeitsschritt „gepoolt“.
2. Erwiesen sich die Unterschiede zwischen den Parallelwerten als nicht signifikant, wurde aus den „gepoolten“ Werten der Parallelproben einer Turbulenzstufe ein gemeinsamer Mittelwert berechnet. Bei signifikanten Unterschieden zwischen den Parallelen wurde mit den Mittelwerten der einzelnen Ansätze weiter gerechnet.
3. Im dritten Arbeitsschritt wurden alle Turbulenzstufen mit einer Varianzanalyse (ANOVA, Signifikanzniveau  $\alpha = 0,05$ ) auf signifikante Unterschiede hin untersucht.
4. Zeigten sich signifikante Unterschiede zwischen den Turbulenzstufen, wurde *post hoc* ein Tukey-Test (Signifikanzniveau  $\alpha = 0,05$ ) durchgeführt, in dem paarweise in allen Permutationen die Turbulenzstufen gegeneinander auf signifikante Unterschiede hin untersucht wurden.

## 2.9 Kohlenstoff- und Stickstoffanalytik

Bei den Arten *Pyrenomonas helgolandii* und *Prorocentrum redfieldii* wurde eine Elementaranalyse zur Quantifizierung der Elemente Kohlenstoff und Stickstoff durchgeführt.

Dazu wurden jeweils 10 ml Probe spätestens 1 h nach der Probennahme über vorgeglühte und vorgewogene Glasfaserfilter (Firma: Whatman, GF/C, Nennporenweite 1,2  $\mu\text{m}$ ) filtriert. Die im Trockenschrank bei 60 °C über Nacht getrockneten Filter mit den abfiltrierten Organismen wurden bis zur Analyse im Exsikkator aufbewahrt.

Zur Analyse wurden die Filter in Zinnfolie verschlossen in einem CHN-Elementar-Analysegerät mit automatischem Probeneinwurf (Firma: EuroVector Instruments, CHN-Euro EA Elemental Analyzer; Software, Firma: Callidus) zur Messung der Mengen der Elemente Kohlenstoff und Stickstoff unter kontrollierten Bedingungen (1021 °C Oxidationsofen, Reduktionsmittel Kupferspäne, 680 °C Reduktionsofen, 50 °C Säule, mit 12 ml Sauerstoff und Helium als Trägergas) verbrannt. Zur Kalibrierung des Elementar-Analysegerätes wurden Acetanilid-Proben mit bekanntem C-, H- und N-Gehalt abgewogen, in Zinnfolie verschlossen und analysiert. Als Blindwerte wurden vorgeglühte und vorgewogene Filter aus derselben Charge wie die Probenfilter analysiert. Die Analyse erfolgte am Elementar-Analysegerät der Abteilung für Biologische Ozeanographie (Leitung Prof. Dr. K. Lochte) des IFM-GEOMAR - Leibniz-Institut für Meereswissenschaften in Kiel.

## 2.10 Pigmentanalytik

In den Experimenten mit Dinoflagellaten wurde eine Pigmentanalyse durchgeführt. Bei *Alexandrium fundyense* wurde Chlorophyll *a*, bei *A. tamarense* zudem Peridinin und bei *Prorocentrum redfieldii* und *A. minutum* darüber hinaus die Pigmente Chlorophyll *c* und Diadinoxanthin quantifiziert.

Die Vorbereitung der Proben für die HPLC-Analytik („High Performance Liquid Chromography“) folgte in den wesentlichen Schritten der Methode von WILTSHIRE (2000).

Die Reaktionshütchen mit 1,5 ml Probe wurden nach der Probennahme kühl und dunkel gelagert (Kühlschrank). Spätestens 2 h später wurden die Organismen in der Probe durch Zentrifugation (3800 g, 30 min ohne Bremse) sedimentiert. Der Überstand (1,4 ml) wurde mit einer Kolbenhubpipette abpipettiert und das verbliebene Zentrifugat in den Reaktionshütchen vor Licht geschützt bei –80 °C bis zur weiteren Aufarbeitung und Analyse für maximal zwei Monate eingefroren.

Die Pigmente wurden mit Aceton extrahiert. Dazu wurde das Zentrifugat mit 1,0 ml reinem Aceton versetzt (Endkonzentration ca. 90 %) und zum weiteren Aufschluss der Zellen und zur Extraktion der Pigmente mit Quarzsand versetzt und im Dunkeln unter Eiskühlung für 90 min mit Ultraschall behandelt. Anschließend wurden die im Aceton gelösten Pigmente mit Einwegspritzen über Filter in Braunglasfläschchen mit Schraubdeckel überführt. (Quarzsand 0,5 g, 200 bis 800  $\mu\text{m}$ ; Ultraschallbad, Firma, Bandelin Elektronik, RK100H, 35 kHz, 80 W; Filter 0,2  $\mu\text{m}$ , PTFE; Fläschchen: „HPLC-Vials“).

Die Methode zur Trennung und Quantifizierung der Pigmente über HPLC und Spektrophotometrie basiert auf MANTOURA & LEWELYN (1983) und wurde von BARLOW *et al.* (1990) modifiziert.

In der mit einem automatischen Probenwechsler ausgestatteten HPLC (Firma: Thermo Separation Products) erfolgte die Auftrennung in einer Nucleosil-Säule (ein Kieselgel, Spezifikationsnummer: C18) über einen Polaritätsgradienten. Der Gradient wurde durch ein sich mit der Zeit (14 min) verschiebendes Mischungsverhältnis zweier Lösungsmittel von unterschiedlicher Ionenstärke und Polarität mit Methanol als Laufmittel gebildet (Laufmittel A: 80 % Methanol, 10 % 1 mol<sup>-1</sup> Amoniumacetat, 10 % Wasser; B: 60 % Methanol, 40 % Aceton).

Die Messung erfolgte über Spektralphotometrie (Firma: Thermo Separation Products, Spectra Focus Forward optical Scanning Detector) im Bereich von 400 bis 700 nm. Anhand ihres Spektrums und ihrer Retentionszeit wurden die Pigmente identifiziert, bei einer Wellenlänge von 432 nm über die Peakfläche quantifiziert. Der gesamte Messvorgang für eine Probe betrug 25 min. Die Kalibrierung erfolgte mit 19 Pigmentstandards, die die Analyse folgender Pigmente ermöglichte: Chlorophyllid, Chlorophyll *c*, Peridinin, Fucoxanthin, 19-Hexa-Fucoxanthin, Neoxanthin, Prasincoxanthin, Violacanthin, Diadinoxanthin, Myxoxanthophyll, Alloxanthin, Lutein, Zeaxanthin, Chlorophyll *b*, Chlorophyll *a*, Echinone,  $\alpha$ -Karotin,  $\beta$ -Karotin und Phaeophytin (Reihenfolge der Pigmente nach zunehmender Retentionszeit bzw. abnehmender Ionenstärke und Elektronegativität; Pigmente von Firma: DHJ Water & Environment Byproducts).

## 2.11 Toxinanalytik

In den drei Experimenten mit *Alexandrium*-Arten wurden die lähmende Muschelvergiftung („Paralytic Shellfish Poisoning“, PSP) verursachenden Toxine Gonyautoxin (summierend dessen Stereoisomere 2 und 3) und Saxitoxin quantifiziert.

Die Analytik wurde zum Nachweis und zur Quantifizierung der genannten Toxine aus Muschelfleischextrakt entwickelt (LAWRENCE & MENÁRD 1991, LAWRENCE *et al.* 1995, LAWRENCE *et al.* 2004). Der wesentliche Schritt vor der Auftrennung der Probe mittels HPLC ist die Derivatisierung der Toxine zu Purinen, die sich mit Fluoreszenzspektroskopie analysieren lassen. Die Analytik wurde für die Untersuchung von Mikroalgen-Zentrifugat modifiziert (N. Helle, TeLa GmbH, Bremerhaven, pers. Komm. mit B. Egge, FTZ, Büsum).

Die Proben in den Zentrifugenröhrchen wurden nach der Probennahme kühl und dunkel gelagert (Kühlschrank) und spätestens 3 h später zentrifugiert (3 000 g, 30 min ohne Bremse). Der Überstand wurde verworfen (Überstand abgekippt und Röhrchen kurzzeitig über Kopf auf saugfähigem Papier abgestellt) und das Zentrifugat in den Röhrchen bis zur weiteren Aufarbeitung und Analyse für maximal zwei Monate bei -20 °C eingefroren.

Die Proben wurden mit Natronlauge und Wasserstoffperoxyd im Dunkeln aufgeschlossen und derivatisiert (760  $\mu$ l 1-normale NaOH bzw. 100  $\mu$ l 10 % H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, mit einem Vortex gut durchmischt). Dieser Vorgang wurde nach genau 2 min durch Zugabe von Eisessig gestoppt (60  $\mu$ l HAc, mit einem Vortex gut durchmischt). Das über Spritzenfilter gewonnene Filtrat wurde in Braunglasfläschchen im Kühlschrank bis zur Analyse für maximal zwei Tage gelagert (Filter: Nylon 0,45  $\mu$ m; Fläschchen: „HPLC-Vials“).

Zur Auftrennung der Toxine wurde die gleiche HPLC wie für die Pigmentanalytik (Kapitel 2.10) mit einer Supelcosil-Säule (ein Kieselgel, Spezifikationsnummer: LC-18) eingesetzt. Die PSP-Toxine wurden in einem Gradienten der Polarität und Ionenstärke (Acetonitrilgradient) des Laufmittels aufgetrennt. Der Gradient wurde durch ein sich mit der Zeit (Gesamtdauer 35 min) verschiebendes Mischungsverhältnis zweier bezüglich Polarität und Ionen-

stärke unterschiedlicher wässriger Lösungen bei pH 4,2 erzeugt (Laufmittel A: 0,1 mol l<sup>-1</sup> Ammoniumformiat; B: 20 % Acetonitril, 80 % 0,1 mol l<sup>-1</sup> Ammoniumformiat, pH jeweils mit Eisessig eingestellt).

Die Analyse erfolgte mit einem Fluoreszenzdetektor (Firma: Thermo Separation Products, FL2000, Ex. 330 nm, Em. 390 nm); die Toxinmengen wurden über die Peakfläche berechnet. Zur Kalibrierung wurden Toxinstandards der untersuchten PSP-Toxine des derzeit weltweit einzigen Anbieters (Firma: NRC, CRM-GTX2&3-b, CRM-STX-d) auf dieselbe Weise gemessen.

## 2.12 Mittelwertbildung, verwendete Einheiten und Statistikprogramme

Werte, die in mehr als drei Einzelmessungen ermittelt wurden, werden in der Regel als arithmetische Mittelwerte *MW* angegeben:

$$MW = \frac{\sum x}{n} \quad , \quad (29)$$

wobei *n* die Anzahl der Messwerte *x* darstellt. Ihnen nachgestellt ist der Variationskoeffizient *CV* als Prozentangabe:

$$CV = 100 \frac{SD}{MW} \% \quad , \quad (30)$$

wobei *SD* für die Standardabweichung steht, die sich wie folgt berechnet:

$$SD = \sqrt{\frac{n \sum x^2 - (\sum x)^2}{n(n-1)}} \quad , \quad (31)$$

wobei *n* die Anzahl der Messwerte *x* darstellt. *SD* besitzt dieselbe Einheit wie der Mittelwert. *MW* ( $\pm CV$ ) beschreibt den Bereich, in dem *ca.* 68 % aller Messwerte zu erwarten sind. In der graphischen Darstellung als Fehlerbalken sind *CV* und *SD* identisch. Die Werte für *CV* werden auf ganze ein Prozent gerundet angegeben. Wird ein Mittelwert aus lediglich zwei oder drei Werten gebildet, wird keine *SD* berechnet, sondern die ihm zugrunde liegenden Einzelwerte sind aus Text, Tabellen oder Abbildungen ersichtlich.

Mit fünf Ausnahmen sind alle verwendeten Einheiten Basiseinheiten des SI (Système International d'Unités von 1960), kohärent von diesen (sieben) Basiseinheiten abgeleitete Einheiten (*e. g.* m<sup>2</sup>s<sup>-3</sup>) oder dezimale Vielfache und Teile (*e. g.* μm) der vorgenannten Einheiten. Die fünf SI-fremden Einheiten die in dieser Arbeit Verwendung finden entsprechen der DIN 1301 und gelten somit ebenfalls als gesetzliche Einheiten. Es sind das Liter, der Grad Celsius, die Stunde, die Minute und der Tag.

Die statistische Auswertung erfolgte mit Systat 8.0 (Firma: SPSS, *cf.* Kapitel 2.7, 2.8, 4.6 und 4.7), mit Excel 2000 (*t*-Test, *cf.* Kapitel 2.8) oder mit einem Programm, dass von Dr. R. Mundry als Makro für das Datenverarbeitungsprogramm Excel programmiert wurde (*cf.* Kapitel 2.7).

### 3 Ergebnisse

#### 3.1 Experiment mit *Prymnesium parvum*

Es wurden 11 Ansätze mit jeweils 150 ml Inokulum aus der Starterkultur angeimpft und das Wachstum der Ansätze während der zweitägigen Vorkultur verfolgt. Zwei Ansätze wurden vor dem Beginn des Turbulenzexperimentes verworfen, weil sie aus ungeklärten Umständen am „Tag 0“ eine deutlich geringere Zelldichte als die übrigen Kulturen aufwiesen (Becher 5 und 10; cf. Kapitel 2.4; cf. JUHL *et al.* 2000). Die verbliebenen neun Ansätze wurden den einzelnen Turbulenzstufen zugeteilt, so dass die Stufen I, II, III und IV in zwei unabhängigen Parallelen durchgeführt werden konnten, während die Kontrolle ohne Turbulenzerzeugung als einzelner Ansatz ausgeführt wurde. Das Turbulenzexperiment wurde über einen Zeitraum von 18 Tagen, vom 04. bis 22.10.2002 mit zwei- bzw. dreitägigen Messintervallen der Zelldichte durchgeführt.

##### 3.1.1 Wachstum (Abb. 7)

Abbildung 7 zeigt die Entwicklung der Zelldichte von *Prymnesium parvum* in den ausgeführten Turbulenzstufen während der zweitägigen Vorkultur und während des Turbulenzexperimentes. Zum Beginn („Tag 0“) lag die Ausgangszelldichte im Mittel in den 9 für das Experiment ausgewählten Ansätzen bei rund  $99\,000\text{ ml}^{-1}$  ( $\pm 8\%$ ).

Auch mit fortschreitender Dauer des Experimentes konnten keine signifikanten Unterschiede zwischen den Nettowachstumsraten der als Parallelen durchgeführten Stufen I bis IV mit Turbulenzerzeugung festgestellt werden (Tab. 5). Da einer der Ansätze der niedrigsten Turbu

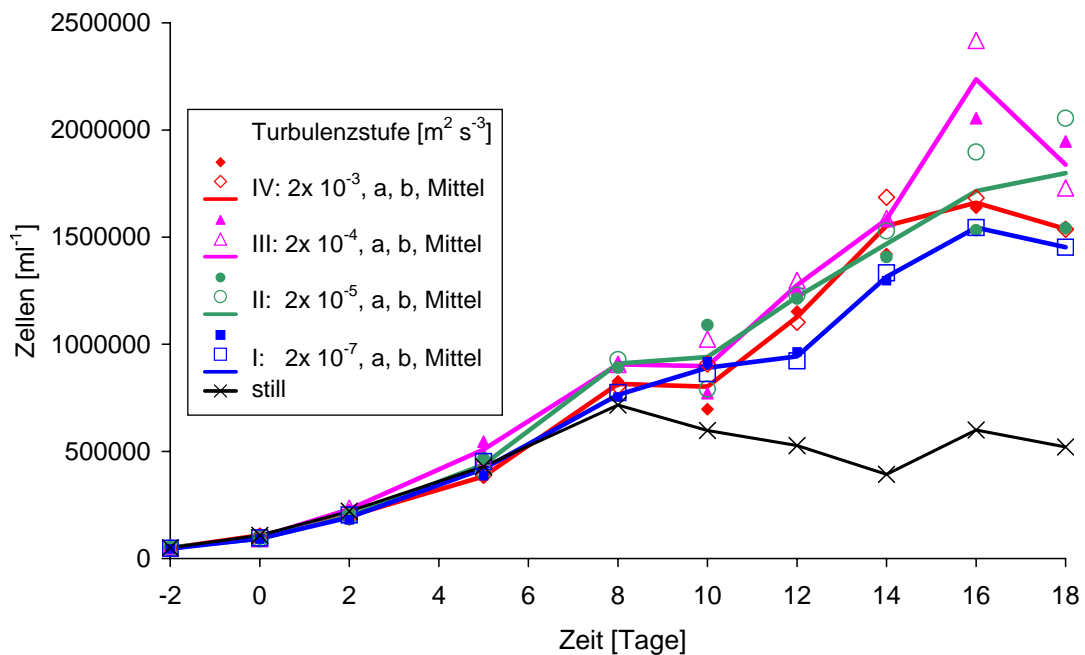


Abbildung 7 Wachstum von *Prymnesium parvum* bei unterschiedlichen Intensitäten kleinskaliger Turbulenz  
Zeitlicher Verlauf der Zelldichte. Der „Tag 0“ bezeichnet den Beginn des Turbulenzexperimentes. (Ordinate schneidet Abszisse nicht bei Null.)

**Tabelle 5****Wachstumsparameter von *Prymnesium parvum* bei unterschiedlichen Turbulenzintensitäten**

**p**: Wahrscheinlichkeit der 0-Hypothese: „Es bestehen keine signifikanten Unterschiede zwischen den Steigungen der Regressionsgeraden durch die ln-transformierten Parallelansätze (a, b).“ Signifikanzniveau: 0,05; **t**: t-Wert; Freiheitsgrad im Zähler: 1; **df**: Freiheitsgrade im Nenner.

**n**: Anzahl der Datenpunkte für die lineare Regression; **r**: Steigung der Regressionsgeraden (Einheit:  $d^{-1}$ , entspricht der Nettowachstumsrate); **b**: Achsenabschnitt der Regressionsgeraden; **R<sup>2</sup>**: Bestimmtheitsmaß der Regressionsgeraden.

Zeitraum	<b>p</b>	<b>t</b>	<b>df</b>	<b>n</b>	<b>r</b>	<b>b</b>	<b>R<sup>2</sup></b>
Tage	a, b	Turb'stufe IV			$(2 \times 10^{-3} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3})$		
0 bis 5	0,79278	0,29955	2	6	0,251	11,627	0,983
0 bis 8	0,86945	0,17518	4	8	0,248	11,631	0,994
0 bis 10	0,68329	0,42843	6	10	0,210	11,720	0,952
0 bis 12	0,90225	0,12678	8	12	0,194	11,768	0,954
0 bis 14	0,75678	0,31833	10	14	0,184	11,805	0,959
0 bis 16	0,86305	0,17623	12	16	0,170	11,871	0,950
0 bis 18	0,96608	0,04329	14	18	0,151	11,973	0,916
Tage	a, b	Turb'stufe III			$(2 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3})$		
0 bis 5	0,93075	0,09818	2	6	0,322	11,576	0,975
0 bis 8	0,88886	0,14887	4	8	0,272	11,657	0,970
0 bis 10	0,60557	0,54474	6	10	0,222	11,770	0,918
0 bis 12	0,64849	0,47352	8	12	0,202	11,832	0,922
0 bis 14	0,71316	0,37824	10	14	0,186	11,893	0,924
0 bis 16	0,61155	0,52144	12	16	0,178	11,932	0,934
0 bis 18	0,82760	0,22190	14	18	0,158	12,037	0,903
Tage	a, b	Turb'stufe II			$(2 \times 10^{-5} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3})$		
0 bis 5	0,61025	0,59852	2	6	0,308	11,487	0,985
0 bis 8	0,96056	0,05261	4	8	0,281	11,529	0,989
0 bis 10	0,65919	0,46372	6	10	0,237	11,630	0,947
0 bis 12	0,85311	0,19123	8	12	0,213	11,705	0,938
0 bis 14	0,96477	0,04528	10	14	0,193	11,782	0,929
0 bis 16	0,74956	0,32665	12	16	0,175	11,862	0,917
0 bis 18	0,54654	0,59330	14	18	0,158	11,955	0,895
Tage	a, -b-	Turb'stufe I			$(2 \times 10^{-7} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3})$		
0 bis 5	0,66169	0,50842	2	6	0,297	11,488	0,982
0 bis 8	0,93428	0,08777	4	8	0,260	11,547	0,982
0 bis 10	0,73138	0,35972	6	10	0,227	11,623	0,963
0 bis 12	0,72894	0,35892	8	12	0,195	11,720	0,929
0 bis 14	0,76111	0,31246	10	14	0,180	11,779	0,930
0 bis 16	-	-	-	15	0,172	11,818	0,927
0 bis 18	-	-	-	16	0,158	11,892	0,903
Tage	a	Turb'stufe 0			(Kontrolle)		
0 bis 5	-	-	-	3	0,271	11,656	0,982
0 bis 8	-	-	-	4	0,232	11,719	0,976
0 bis 10	-	-	-	5	0,178	11,842	0,884
0 bis 12	-	-	-	6	0,135	11,973	0,764
0 bis 14	-	-	-	7	0,094	12,130	0,551
0 bis 16	-	-	-	8	0,083	12,181	0,560
0 bis 18	-	-	-	9	0,069	12,258	0,512

lenzstufe I nach der Probennahme am 14. Tag ausgelaufen ist, lagen in dieser Stufe für die restlichen Tage keine Parallelwerte mehr vor. Um Verzerrungen bei den Nettowachstumsraten der Stufe auszuschließen, wurden die Einzelwerte für den 16. und 18. Tag doppelt gewichtet.

Bis zum 8. Tag des Experimentes war in allen Stufen ein stetiger Zuwachs der Zelldichte zu verzeichnen (Abb. 7), der sich mit hohem Bestimmtheitsmaß von  $>0,97$  als exponentielles Wachstum beschreiben ließ (Tab. 5). Die Nettowachstumsraten lagen im Bereich von  $0,23$  bis  $0,28 \text{ d}^{-1}$ .

Die Zelldichte der Kontrolle stagnierte ab dem 8. Tag bis zum Ende des Experimentes mehr oder weniger. Das Bestimmtheitsmaß, das Maß für die Güte der Beschreibung des Wachstums als Exponentialfunktion, sank ab den 10. Tag unter  $0,90$  und lag für den gesamten Zeitraum des Experimentes lediglich bei  $0,51$  (Tab. 5).

Die Turbulenzstufe I zeigte vom 8. zum 10., die Stufen II-IV bis zum 12. Tag lediglich geringe Zuwächse oder eine Stagnation in der Zelldichte. Danach fanden in den Stufen I, III und IV wieder Zuwächse bis zum 16. Tag, in Stufe II bis zum Ende des Experimentes statt. Die Zelldichten der Stufen I, III und IV erreichten am 16. Tag ihr Maximum. Das Maximum der zweitstärksten Turbulenzstufe (Stufe III) war mit einer Zelldichte von rund  $2,2$  Millionen  $\text{ml}^{-1}$  das Höchste von allen Turbulenzstufen (Abb. 7).

In allen Turbulenzstufen nahmen die Nettowachstumsraten mit zunehmender Dauer des Experimentes sukzessive ab und lagen in den Stufen mit Turbulenzerzeugung (Stufen I-IV), berechnet über die gesamte Dauer des Experimentes, mit einem Bestimmtheitsmaß von  $0,90$  und mehr im Bereich von  $0,15$  bis  $0,16 \text{ d}^{-1}$  (Tab. 5).

**Tabelle 6**

**Untersuchung auf signifikante Unterschiede zwischen den Nettowachstumsraten von *Prymnesium parvum* bei verschiedenen Turbulenzintensitäten**

**p:** Wahrscheinlichkeit der 0-Hypothese: „Es bestehen keine signifikanten Unterschiede zwischen den Steigungen der Regressionsgeraden der fünf Turbulenzstufen.“ (Kursivsetzung hebt signifikante Unterschiede hervor.)  
Signifikanzniveau:  $0,05$ . **F:** F-Wert; **df<sub>Z</sub>:** Freiheitsgrade im Zähler; **df<sub>N</sub>:** Freiheitsgrade im Nenner; **n:** Anzahl der Datenpunkte.

Zeitraum	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>df<sub>Z</sub></i>	<i>df<sub>N</sub></i>	<i>n</i>	Post-hoc-Vergleiche
Tage	0, I, II, III, IV					signifikante Relationen ( <i>p</i> -Wert in Klammern)
0 bis 5	0,18316	1,76154	4	17	27	-
0 bis 8	0,28186	1,33973	4	26	36	-
0 bis 10	0,50008	0,85551	4	35	45	-
0 bis 12	0,16685	1,70113	4	44	54	-
0 bis 14	<i>0,00843</i>	3,81901	4	53	63	<i>0 &lt; I (0,01746), 0 &lt; II (0,00965), 0 &lt; III (0,01447), 0 &lt; IV (0,00785)</i>
0 bis 16	<i>0,00168</i>	4,90721	4	62	72	<i>0 &lt; I (0,00595), 0 &lt; II (0,00432), 0 &lt; III (0,00236), 0 &lt; IV (0,00257)</i>
0 bis 18	<i>0,00209</i>	4,67415	4	71	81	<i>0 &lt; I (0,00402), 0 &lt; II (0,00231), 0 &lt; III (0,00187), 0 &lt; IV (0,00222)</i>

Der Vergleich zwischen den Nettowachstumsraten der einzelnen Turbulenzstufen (Tab. 6) ergab bis zum 12. Tag keine signifikanten Unterschiede. Für die restlichen untersuchten Zeiträume bis zum Ende des Experimentes wurden signifikante Unterschiede zwischen den Turbulenzstufen festgestellt (Tab. 6), die sich *post hoc* auf eine signifikant niedrigere Nettowachstumsrate der Kontrolle gegenüber allen übrigen Turbulenzstufen zurückführen ließen.

Nach dem 5. Tag war in den 4 Ansätzen der beiden höchsten Turbulenzstufen (Stufen III und IV) etwas Bodensatz zu erkennen; ab den 8. Tag fiel er auch in den Stufen mit niedrigerer Turbulenzintensität und in der Kontrolle auf. Durch des vorsichtige Umrühren der Proben vor den Probennahmen wurden die Zellfragmente stets wieder in Suspension gebracht (cf. Kapitel 2.5.1).

Zusammenfassend: Bei *Prymnesium parvum* zeigte sich nach einer Expositionsdauer von 8 Tagen eine wachstumsfördernde Wirkung der kleinskaligen Turbulenz gegenüber der Stillkontrolle. Nach diesem Zeitpunkt stagnierte die Zelldichte in der Stillkontrolle. Zwischen den Nettowachstumsraten der turbulenten Ansätze unterschiedlicher Intensität (Bereich  $2 \times 10^{-7}$  bis  $2 \times 10^{-3} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$ , Stufen I-IV) wurden keine Unterschiede deutlich.

### 3.1.2 Zellgröße (Tab. 7)

Eine mikroskopische Vermessung von jeweils 50 zufällig ausgewählten Individuen von *Prymnesium parvum* erfolgte aus Proben vom letzten Tag des Experimentes (18. Tag). Von jeder Turbulenzstufe wurde eine Parallele ( $n = 50$ ) vermessen. Bezüglich der Zelllänge konnten keine signifikanten Unterschiede zwischen den einzelnen Turbulenzstufen nachgewiesen werden (Signifikanzniveau  $\alpha = 0,05$ ). Die Zelllänge der einzelnen Stufen lag im Bereich von 7,6 bis 7,7  $\mu\text{m}$  ( $\pm 10$  bzw.  $\pm 9\%$ ). Das über die Zelllänge und -breite berechnete durchschnittliche Zellvolumen lag im Bereich von 125 bis 135  $\mu\text{m}^3$  ( $\pm 32$  bzw.  $\pm 35\%$ ;  $1 \mu\text{m}^3 = 1 \text{ fl}$ ).

**Tabelle 7**

#### Zellvermessung und berechnetes Volumen von *Prymnesium parvum*

Ermittelt für den 8. Tag des Experimentes, nur a-Ansätze untersucht, approximative Form: gestreckter Sphäroid, Vergrößerung: 630x (Öl-Immersion),  $n = 50$ .

Turb'stufe	Länge		Breite		Volumen	
	[ $\mu\text{m}$ ]	CV	[ $\mu\text{m}$ ]	CV	[ $\mu\text{m}^3$ ]	CV
IVa	7,7	$\pm 8\%$	5,6	$\pm 13\%$	130	$\pm 28\%$
IIIa	7,7	$\pm 9\%$	5,5	$\pm 14\%$	125	$\pm 32\%$
IIa	7,6	$\pm 10\%$	5,6	$\pm 14\%$	125	$\pm 30\%$
Ia	7,7	$\pm 9\%$	5,7	$\pm 14\%$	135	$\pm 34\%$
0a	7,7	$\pm 9\%$	5,7	$\pm 13\%$	133	$\pm 28\%$

## 3.2 Experiment mit *Pyrenomonas helgolandii*

Die Turbulenzstufen I-IV wurden in zwei, die Kontrolle (Stufe 0, still) in drei voneinander unabhängigen Parallelen durchgeführt. Die Inokula für die 11 Ansätze bestanden aus jeweils 250 ml Starterkultur. Die Vorkultur zur Akklimatisation und zur Kontrolle des ungestörten Wachstums erstreckte sich über einen Zeitraum von drei Tagen, das Experiment, beginnend mit „Tag 0“ über 10 Tage, vom 04. bis 14.08. 2003.

### 3.2.1 Wachstum (Abb. 8)

Zum Beginn des Experimentes mit *Pyrenomonas helgolandii* („Tag 0“) betrug die Zelldichte in den Experimentalgefäßen im Schnitt rund 58 900  $\text{ml}^{-1}$  ( $\pm 22\%$ ).



Zwischen den Nettowachstumsraten der Parallelen der einzelnen Turbulenzstufen konnten mit einer Ausnahme keine signifikanten Unterschiede festgestellt werden (Tab. 8). Die Ausnahme bildete in der Turbulenzstufe III der Zeitraum vom „Tag 0“ bis zum 6. Tag. Die durch die Steigung des Ansatzes IIIa ermittelte Nettowachstumsrate betrug in diesem Intervall  $0,41 \text{ d}^{-1}$  und war signifikant niedriger als die des Ansatzes IIIb mit  $0,50 \text{ d}^{-1}$ .

Die Zelldichte stieg während der 10 Tage des Experimentes in allen Turbulenzstufen stetig an. Lediglich ein Ansatz der Kontrolle (0c) verzeichnete vom 8. auf den 10. Tag eine Abnahme der Zelldichte (Abb. 8). Ab den 4. Tag wurden in der höchsten Turbulenzstufe (Stufe IV) etwas höhere Zelldichten gegenüber den anderen Stufen erreicht. Sie gipfelten in einer maximalen Zelldichte von rund 2,8 Millionen Zellen pro Milliliter am Ende des Experimentes (Abb. 8). In der Kontrolle wurde mit durchschnittlich 1,3 Millionen Zellen pro Milliliter die geringste Enddichte erreicht. Die Unterschiede zwischen den Nettowachstumsraten der einzelnen Turbulenzstufen erwiesen sich in keiner der untersuchten Zeitspannen als signifikant (Tab. 9). Die weiterhin positiven Nettowachstumsraten der einzelnen Turbulenzstufen, ermittelt ab Experimentbeginn, nahmen spätestens ab dem 6. Tag in allen Turbulenzstufen stetig ab (Tab. 9). Für die weiteren Untersuchungen wurde für das gesamte Experiment als exponentielle Wachstumsphase mit hohem Bestimmtheitsmaß der Zeitraum vom „Tag 0“ bis zum 8. Tag festgelegt (cf. Kapitel 2.7).

Zum Ende des Experimentes waren mit bloßem Auge am Boden aller Experimentalgefäße wenige Zellbestandteile zu erkennen. Durch das vorsichtige Umrühren der Proben vor den Probennahmen wurde er stets wieder in Suspension gebracht (cf. Kapitel 2.5.1).

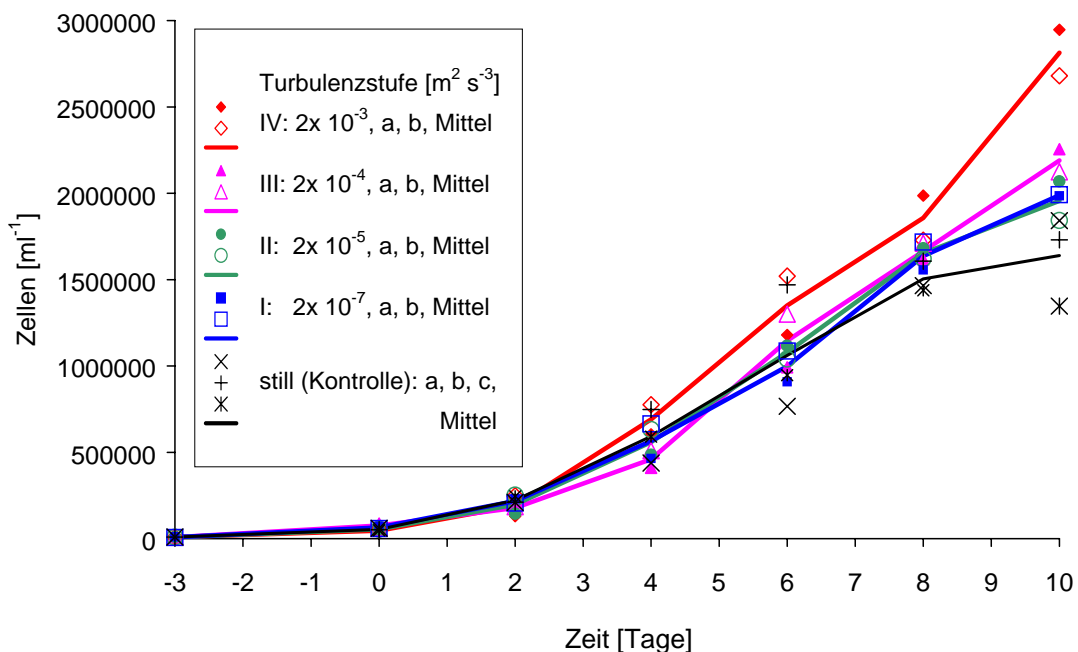


Abbildung 8 Wachstum von *Pyrenomonas helgolandii* bei unterschiedlichen Intensitäten kleinskaliger Turbulenz

Zeitlicher Verlauf der Zelldichte. Der „Tag 0“ bezeichnet den Beginn des Turbulenzexperimentes. (Ordinate schneidet Abszisse nicht bei Null.)

Tabelle 8

**Wachstumsparameter von *Pyrenomonas helgolandii* bei unterschiedlichen Turbulenzintensitäten**

**p**: Wahrscheinlichkeit der 0-Hypothese: „Es bestehen keine signifikanten Unterschiede zwischen den Steigungen der Regressionsgeraden durch die In-transformierten Parallelansätze (a, b, -c).“ Signifikanzniveau: 0,05; **t**: t-Wert, **F**: F-Wert (Stufe 0); Freiheitsgrade im Zähler: 1 bzw. 2 in Stufe 0, **df**: Freiheitsgrade im Nenner.

**n**: Anzahl der Datenpunkte für die lineare Regression; **r**: Steigung der Regressionsgeraden (Einheit:  $d^{-1}$ , entspricht der Nettowachstumsrate); **b**: Achsenabschnitt der Regressionsgeraden; **R<sup>2</sup>**: Bestimmtheitsmaß der Regressionsgeraden.

Zeitraum	<i>p</i>	<i>t</i>	<i>df</i>	<i>n</i>	<i>r</i>	<i>b</i>	<i>R</i> <sup>2</sup>
Tage	a, b		<b>Turb'stufe IV</b>		$(2 \times 10^{-3} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3})$		
0 bis 4	0,80202	0,28564	2	6	0,677	10,736	0,961
0 bis 6	0,74489	0,34870	4	8	0,573	10,874	0,956
0 bis 8	0,52991	0,66644	6	10	0,471	11,080	0,923
0 bis 10	0,47432	0,75071	8	12	0,404	11,258	0,908
Tage	a, b		<b>Turb'stufe III</b>		$(2 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3})$		
0 bis 4	0,05840	3,95444	2	6	0,451	11,215	0,978
0 bis 6	0,01250	4,31469	4	a: 4 b: 4	0,409 0,500	11,313 11,108	0,996 0,999
0 bis 8	0,39270	0,92074	6	10	0,402	11,315	0,975
0 bis 10	0,77174	0,30011	8	12	0,350	11,455	0,953
Tage	a, b		<b>Turb'stufe II</b>		$(2 \times 10^{-5} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3})$		
0 bis 4	0,54648	0,71964	2	6	0,575	10,954	0,964
0 bis 6	0,78640	0,28976	4	8	0,498	11,056	0,965
0 bis 8	0,66827	0,45035	6	10	0,426	11,201	0,949
0 bis 10	0,62893	0,50238	8	12	0,356	11,386	0,913
Tage	a, b		<b>Turb'stufe I</b>		$(2 \times 10^{-7} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3})$		
0 bis 4	0,17973	2,02812	2	6	0,538	11,123	0,975
0 bis 6	0,35154	1,05350	4	8	0,457	11,232	0,964
0 bis 8	0,52326	0,67763	6	10	0,399	11,347	0,956
0 bis 10	0,75268	0,32615	8	12	0,339	11,506	0,928
Tage	a, b, c	<i>F</i>	<b>Turb'stufe 0</b>		(Kontrolle)		
0 bis 4	0,36466	1,43877	3	9	0,594	10,967	0,967
0 bis 6	0,39307	1,09540	6	12	0,490	11,106	0,938
0 bis 8	0,82819	0,19252	9	15	0,399	11,347	0,956
0 bis 10	0,95540	0,04580	12	18	0,334	11,469	0,873

Tabelle 9

**Untersuchung auf signifikante Unterschiede zwischen den Nettowachstumsraten von *Pyrenomonas helgolandii* bei den verschiedenen Turbulenzintensitäten**

**p**: Wahrscheinlichkeit der 0-Hypothese: „Es bestehen keine signifikanten Unterschiede zwischen den Steigungen der Regressionsgeraden der Turbulenzstufen“; Signifikanzniveau: 0,05. **F**: F-Wert; **df<sub>Z</sub>**: Freiheitsgrade im Zähler; **df<sub>N</sub>**: Freiheitsgrade im Nenner; **n**: Anzahl der Datenpunkte.

Zeitraum	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>df<sub>Z</sub></i>	<i>df<sub>N</sub></i>	<i>n</i>
Tage	0, I, II, III (0-6: IIIa und IIIb), IV				
0 bis 4	0,06314	2,59487	4	23	33
0 bis 6	0,28764	1,30228	5	32	44
0 bis 8	0,63272	0,64582	4	45	55
0 bis 10	0,60448	0,68626	4	56	66

In der Zusammenfassung: Obwohl während des Experimentes mit *P. helgolandii* in der höchsten Turbulenzstufe auch die höchste maximale Zelldichte erreicht wurde und sich bei den übrigen Stufen, abgestuft mit abnehmender Turbulenzintensität niedrigere Maximalwerte ergaben, wurde kein wachstumsfördernder Einfluss der kleinskaligen Turbulenz während der 8-tägigen exponentiellen Wachstumsphase signifikant.

### 3.2.2 Zellgröße (Tab. 10)

In der durchschnittlichen Zelllänge von *Pyrenomonas helgolandii* bestanden zwischen den Turbulenzstufen keine signifikanten Unterschiede. Sie lag im Bereich von 11,3 bis 11,7  $\mu\text{m}$  (jeweils  $\pm 12\%$ ), das berechnete Volumen im Bereich von 214 bis 233  $\mu\text{m}^3$  ( $\pm 30$  bzw.  $\pm 34\%$ ).

**Tabelle 10**

#### **Zellvermessung und berechnetes Volumen von *Pyrenomonas helgolandii***

Ermittelt für den 8. Tag des Experimentes, nur a-Ansätze untersucht, approximative Form: gestreckter Sphäroid, Vergrößerung: 630x (Öl-Immersion),  $n = 50$ .

Turb'stufe	Länge		Breite		Volumen	
	[ $\mu\text{m}$ ]	CV	[ $\mu\text{m}$ ]	CV	[ $\mu\text{m}^3$ ]	CV
IVa	11,4	$\pm 12\%$	6,0	$\pm 14\%$	223	$\pm 35\%$
IIIa	11,3	$\pm 11\%$	5,9	$\pm 11\%$	214	$\pm 30\%$
IIa	11,7	$\pm 12\%$	6,1	$\pm 13\%$	233	$\pm 34\%$
Ia	11,5	$\pm 11\%$	6,0	$\pm 12\%$	220	$\pm 31\%$
0a	11,5	$\pm 12\%$	5,9	$\pm 14\%$	219	$\pm 36\%$

### 3.2.3 Kohlenstoff- und Stickstoffgehalt (Abb. 9)

Bezogen auf die mikroskopisch ermittelten Zellzahlen schwankten die Kohlenstoffwerte im Verlauf des Experimentes mit *Pyrenomonas helgolandii* zwischen 17 und 36 pg pro Zelle. Die Stickstoffwerte variierten im Bereich von 3 bis 7 pg pro Zelle. Die atomaren Verhältnisse von Kohlenstoff zu Stickstoff, berechnet aus den Messpaaren der einzelnen Ansätze, lagen im Bereich von 5,8 bis 7,4. Bei Mittlung aller gefundenen Verhältniswerte ergab sich ein durchschnittlicher Wert von 6,43 ( $\pm 7\%$ ), der nur wenig unter dem von REDFIELD (1958) ermittelten Verhältnis für Phytoplankton von 6,625 (106:16) lag. Mit Ausnahme des Ansatzes c der Kontrolle (Stufe 0c) lagen zu Beginn des Experimentes alle C:N-Verhältnisse etwas oberhalb des von Redfield ermittelten Wertes und fielen dann zur folgenden Messung am 2. Tag auf Werte etwas unterhalb des Redfield-Verhältnisses ab. Zum Teil stieg das Verhältnis während des Experimentes wieder an. Eine klare Abhängigkeit zur Turbulenzintensität ergab sich jedoch nicht.

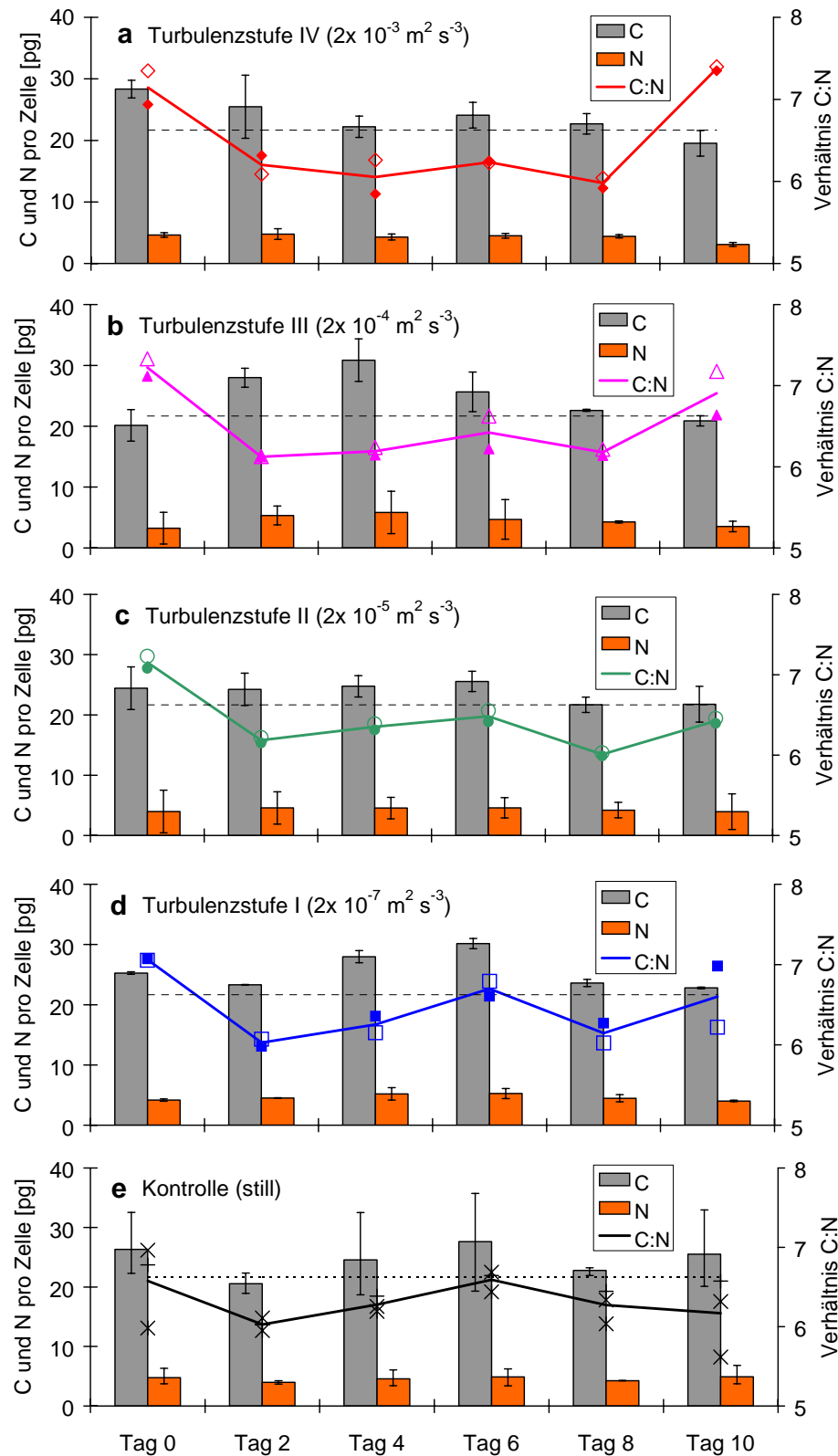


Abbildung 9

Kohlen- und Stickstoffgehalt von *Pyrenomonas helgolandii* bei unterschiedlichen Intensitäten kleinskaliger Turbulenz

**linke Ordinate** (Säulen): Gewicht der untersuchten Elemente pro Zelle. Die Fehlerindikatoren bezeichnen die Spannweite zwischen den Parallelen.  
**rechte Ordinate** (Linien und Punkte): Die durchgezogene Linie stellt das gemittelte atomare Verhältnis von Kohlenstoff zu Stickstoff dar. Die Punkte zeigen die Verhältnisse, wie sie sich aus der a-, b- bzw. c-Probe (Kontrollen) ergeben. Die gestrichelte Linie zeigt das Verhältnis nach Redfield (106:16).

### 3.3 Experiment mit *Prorocentrum redfieldii*

Dem Turbulenzexperiment mit dem Dinoflagellaten *P. redfieldii* ging eine Eingewöhnungsphase von sechs Tagen voran (Abb. 10, Inokula je 150 ml). Am Ende der Vorkultur wiesen, aus nicht geklärten Gründen, zwei Ansätze (Becher 5 und 6) deutlich geringere Zelldichten als die übrigen Ansätze auf. Wie bei JUHL *et al.* (2000) wurden diese Ansätze verworfen, bevor die übrigen Ansätze den einzelnen Turbulenzstufen zugelost wurden (*cf.* Kapitel 2.4). Im anschließenden Turbulenzexperiment wurde über einen Zeitraum von acht Tagen vom 04. bis 12.06.2002 die Entwicklung von *P. redfieldii* bei vier unterschiedlichen Turbulenzintensitäten in jeweils zwei Parallelansätzen gegenüber einem einzelnen Kontrollansatz verfolgt.

#### 3.3.1 Wachstum (Abb. 10)

Vergleicht man die Zellzuwächse von *Prorocentrum redfieldii* an den beiden ersten Tagen des Experimentes mit denen der beiden letzten Tagen der Vorkultur, fällt auf, dass die Zuwächse zu Beginn des Experimentes im Ansatz IIa und im Kontrollansatz relativ gering ausfielen. Beim Start der „Grids“ („Tag 0“) lag die Zelldichte in den 9 Experimentalgefäßen im Mittel bei rund  $9400 \text{ ml}^{-1}$  ( $\pm 16\%$ ). Ausgehend vom Beginn des Experimentes gab es zu keiner Zeit signifikante Unterschiede zwischen den Nettowachstumsraten von Parallelansätzen (Tab. 11).

In allen Turbulenzstufen kam es in den ersten 6 Tagen zu einem stetigen Zellzuwachs. In den Stufen I und II nahmen die Zellzuwächse bereits vom 4. auf den 6. Tag des Experimentes etwas ab, die Zelldichte stieg jedoch bei diesen Turbulenzintensitäten bis zum 8. und letzten Tag des Experimentes stetig an. In den übrigen Turbulenzstufen 0, III und IV erreichte die Zelldichte bereits am 6. Tag ihren Höhepunkt. Die höchste Zelldichte wurde in Stufe III mit ungefähr  $43\,500 \text{ ml}^{-1}$  erreicht. Signifikante Unterschiede zwischen dem Nettowachstum der

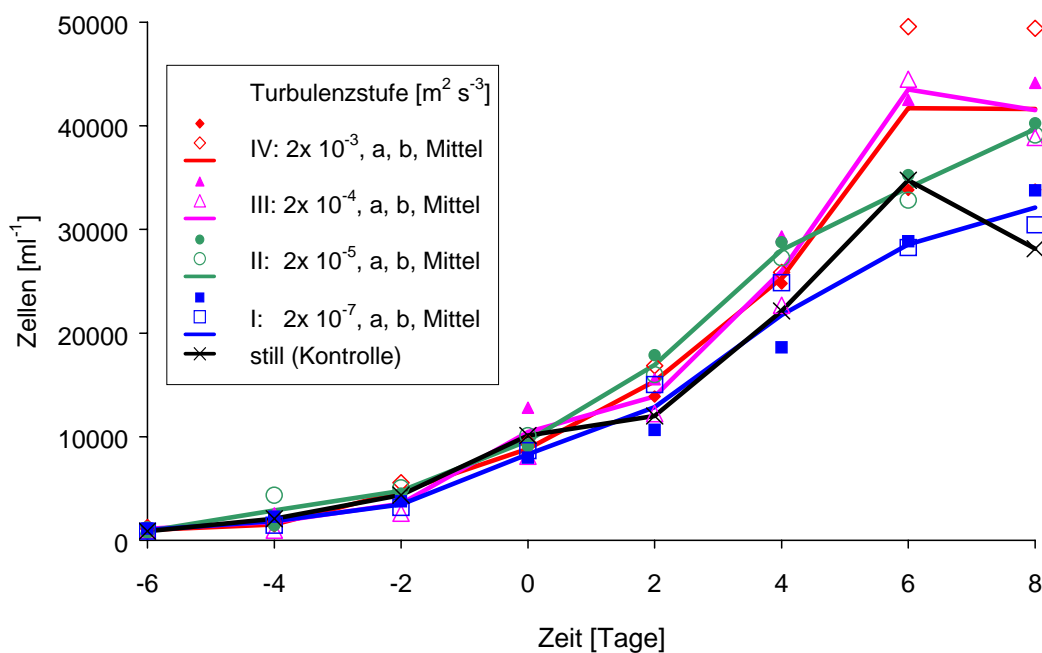


Abbildung 10 Wachstum von *Prorocentrum redfieldii* bei unterschiedlichen Intensitäten kleinskaliger Turbulenz  
Zeitlicher Verlauf der Zelldichte. Der „Tag 0“ bezeichnet den Beginn des Turbulenzexperimentes. (Ordinate schneidet Abszisse nicht bei Null.)

Tabelle 11

**Wachstumsparameter von *Prorocentrum redfieldii* bei unterschiedlichen Turbulenzintensitäten**

**p**: Wahrscheinlichkeit der 0-Hypothese: „Es bestehen keine signifikanten Unterschiede zwischen den Steigungen der Regressionsgeraden durch die ln-transformierten Parallelansätze (a, b).“ Signifikanzniveau: 0,05; **t**: t-Wert; Freiheitsgrad im Zähler: 1; **df**: Freiheitsgrade im Nenner.

**n**: Anzahl der Datenpunkte für die lineare Regression; **r**: Steigung der Regressionsgeraden (Einheit:  $d^{-1}$ , entspricht der Nettowachstumsrate); **b**: Achsenabschnitt der Regressionsgeraden; **R<sup>2</sup>**: Bestimmtheitsmaß der Regressionsgeraden.

Zeitraum	<b>p</b>	<b>t</b>	<b>df</b>	<b>n</b>	<b>r</b>	<b>b</b>	<b>R<sup>2</sup></b>
Tage	a, b	<b>Turb'stufe IV</b>			$(2 \times 10^{-3} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3})$		
0 bis 4	0,54858	0,71544	2	6	0,264	9,091	0,974
0 bis 6	0,29701	1,19809	4	8	0,256	9,102	0,962
0 bis 8	0,48421	0,74538	6	10	0,203	9,208	0,892
Tage	a, b	<b>Turb'stufe III</b>			$(2 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3})$		
0 bis 4	0,54858	0,71544	2	6	0,232	9,175	0,811
0 bis 6	0,10449	2,09291	4	8	0,249	9,153	0,922
0 bis 8	0,36349	0,98317	6	10	0,198	9,255	0,880
Tage	a, b	<b>Turb'stufe II</b>			$(2 \times 10^{-5} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3})$		
0 bis 4	0,32264	1,30214	2	6	0,268	9,179	0,988
0 bis 6	0,63249	0,51690	4	8	0,215	9,250	0,953
0 bis 8	0,79150	0,27642	6	10	0,177	9,326	0,923
Tage	a, b	<b>Turb'stufe I</b>			$(2 \times 10^{-7} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3})$		
0 bis 4	0,31768	1,31994	2	6	0,238	9,007	0,894
0 bis 6	0,67012	0,45892	4	8	0,212	9,042	0,934
0 bis 8	0,37116	0,96642	6	10	0,176	9,114	0,913
Tage	a	<b>Turb'stufe 0</b>			(Kontrolle)		
0 bis 4	-	-	-	3	0,196	9,149	0,904
0 bis 6	-	-	-	4	0,216	9,122	0,961
0 bis 8	-	-	-	5	0,155	9,243	0,841

Turbulenzstufen konnten nicht nachgewiesen werden (Tab. 12). Die Bestimmtheitsmaße der Nettowachstumsraten aller Turbulenzstufen lagen für den Zeitraum vom „Tag 0“ bis zum 6. Tag über einen Wert von 0,92 (Tab 11). Gemessen über die Dauer des gesamten Experimentes von 8 Tagen lagen die Bestimmtheitsmaße in den drei Turbulenzstufen, die ihr Maximum bereits am 6. Tag erreicht hatten (Stufen 0, III und IV) unter 0,90. Innerhalb der ersten 6 Tage des Experimentes lagen die Nettowachstumsraten im Bereich von 2,2 bis 2,6  $d^{-1}$ , für den gesamten Zeitraum von 8 Tagen bei 1,6 bis 2,0  $d^{-1}$  (Tab. 11).

Tabelle 12

**Untersuchung auf signifikante Unterschiede zwischen den Nettowachstumsraten von *Prorocentrum redfieldii* bei den verschiedenen Turbulenzintensitäten**

**p**: Wahrscheinlichkeit der 0-Hypothese: „Es bestehen keine signifikanten Unterschiede zwischen den Steigungen der Regressionsgeraden der fünf Turbulenzstufen“; Signifikanzniveau: 0,05. **F**: F-Wert; **df<sub>Z</sub>**: Freiheitsgrade im Zähler; **df<sub>N</sub>**: Freiheitsgrade im Nenner; **n**: Anzahl der Datenpunkte.

Zeitraum	<b>p</b>	<b>F</b>	<b>df<sub>Z</sub></b>	<b>df<sub>N</sub></b>	<b>n</b>
Tage	0, I, II, III, IV				
0 bis 4	0,80019	0,40825	4	17	27
0 bis 6	0,55537	0,76866	4	26	36
0 bis 8	0,72558	0,51437	4	35	45

Zusammenfassend: Obwohl in den drei höchsten Turbulenzstufen gegenüber der Kontrolle und der niedrigsten Turbulenzstufe etwas größere maximale Zelldichten erzielt wurden, konnten während der sechstägigen exponentiellen Wachstumsphase keine signifikanten Unterschiede zwischen den Nettowachstumsraten unterschiedlicher Turbulenzstufen nachgewiesen werden.

### 3.3.2 Bodensatzbildung

Beim Experiment mit *Prorocentrum redfieldii* kam es, stärker als bei den anderen fünf untersuchten Arten, zur Bildung von Bodensatz. Bereits nach einem Tag wurde in den beiden stärksten Turbulenzstufen (III und IV) mit bloßem Auge ein bräunlicher Bodensatz sichtbar, dessen Farbe der der Starterkultur ähnelte. Im Verlauf des Experimentes konnte auch in den Stufen 0, I und II Bodensatz beobachtet werden.

Das vorsichtige Umrühren unmittelbar vor der Probennahme (Kapitel 2.5.1) erzielte schon bald keine vollständige Suspension des Bodensatzes mehr. Die Homogenisierungsbemühungen wurden nicht intensiviert. Stattdessen wurde bei der Probennahme (Aufziehen mit einer Einwegspritze) darauf geachtet, keine im Medium flottierenden Aggregate einzusaugen.

Nach Abbruch des Experimentes, nach 8-tägiger Turbulenzexposition (14. Tag, insgesamt), wurden abgeschabte Plaques und suspendierte Aggregate mikroskopisch untersucht (Abb. 11a, b). Sie bestanden aus Zellen und Zellbestandteilen von *P. redfieldii*. Ob die noch in Takt erscheinenden Zellen noch lebten, noch schlagende Geißeln besaßen oder ob sie die Geißeln

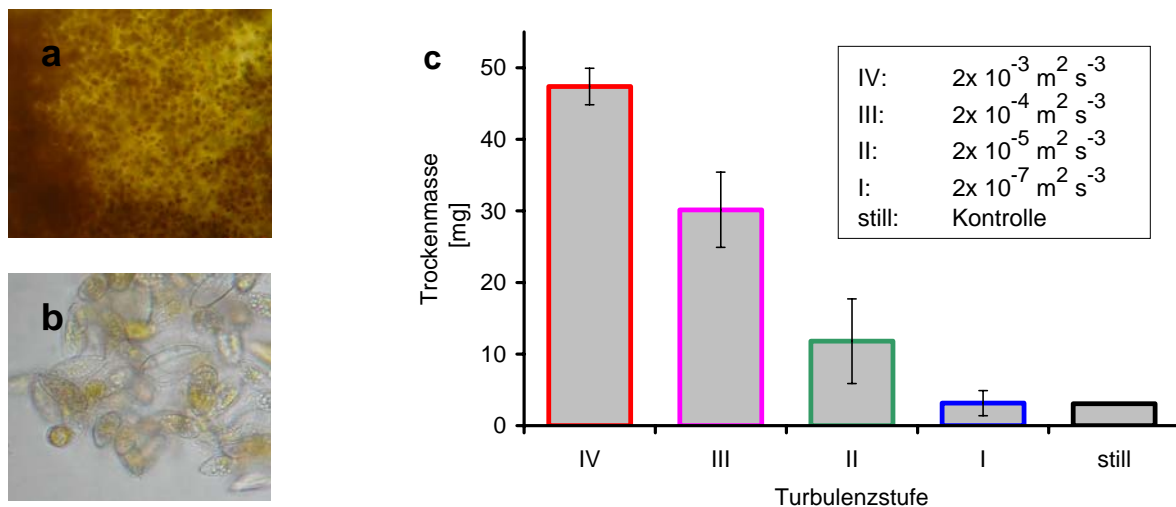


Abbildung 11

„Bodensatz-“ und „Aggregatbildung“ am Ende des Experimentes mit *Prorocentrum redfieldii*

**a** Ausschnitt aus dem abgeschabten Bodensatz (Ansatz IVa, „Tag 8“, optische Vergrößerung: 200x). Zu Erkennen Kompaktheit, Aufbau aus einzelnen Zellen und die noch vorhandene natürliche Färbung der Zellen.

**b** Aggregat aus verklumpten Zellen (Ansatz IVa, „Tag 8“ optische Vergrößerung: 400x). Zu erkennen, die Zusammensetzung sowohl aus pigmentierten Zellen als auch aus leeren Zellhüllen.

**c** Quantifizierte Trockenmasse des Bodensatzes und der Flocken (>100 µm). Die Fehlerbalken markieren die Spannweite zwischen den a- und b-Proben. Die Kontrolle (still) beruht auf einer Einzelmessung.

abgeworfen bzw. verloren hatten, konnte nicht mit Sicherheit geklärt werden. Zumindest waren viele der Zellen dem Augenschein nach natürlich pigmentiert und zeigten in Übereinstimmung zu dieser Beobachtung in der Epifluoreszenz-Mikroskopie (Zeiss Axiovert 35) bei Grünlichtanregung (525 nm) Rotfluoreszenz, welche auf noch nicht zersetztes Chlorophyll *a* hindeutet.

Weiterhin wurde am 8. Tag eine Quantifizierung des Bodensatzes durchgeführt. Dazu wurden die Ansätze nochmals, wie im Methodenteil beschrieben (Kapitel 2.5.1), leicht aufgerührt und durch ein Sieb mit einer Maschenweite von 200  $\mu\text{m}$  filtriert. Der Siebrückstand wurde anschließend mit Medium auf vorgewogene Glasfaserfilter gespült und das Medium abgesaugt. Anschließend wurde der Bodensatz aus den Experimentalgefäßen geschabt und ebenfalls auf die Filter gespachtelt. Im Verhältnis zum Siebrückstand bildete der abgeschabte Bodensatz augenscheinlich die weitaus größere Menge aggregierten Materials. Das Ganze wurde für ca. 48 h im Trockenschrank bei 60 °C getrocknet, im Exsikkator aufbewahrt und einige Monate später zur Ermittlung der Trockenmasse gewogen.

Geht man vom Ausgangsvolumen der Kultur (2 l) aus und nimmt das für diese Art ermittelte mittlere Zellvolumen von 1 515  $\mu\text{m}^3$  (Kapitel 3.3.3), eine durchschnittliche Dichte für unverkieselte Phytoplankter von 1,03  $\text{g ml}^{-1}$  und einem Wasseranteil von 80 % in Phytoplanktonzellen an (SOMMER 1994 bzw. PARSONS *et al.* 1983) und setzt weiterhin voraus, dass das gesamte aggregierte und abgesetzte Material auf *P. redfieldii* zurückzuführen sei, so lässt sich die Anzahl verklumpeter Zellen abschätzen. Diese Werte beziehen sich auf das gesamte Experiment, einschließlich der Vorkultur, also auf einen Zeitraum von 14 Tagen. Während dieses Zeitraumes wären dann in den einzelnen Stufen folgende Zellmengen zu Aggregaten verklebt: In Stufe 0 4 930  $\text{ml}^{-1}$ , in Stufe I 5 050  $\text{ml}^{-1}$ , in Stufe II 18 900  $\text{ml}^{-1}$ , in Stufe III 48 300  $\text{ml}^{-1}$  und in Stufe IV 75 900  $\text{ml}^{-1}$ . Diese Werte entsprechen folgenden Anteilen an den erreichten Zelldichten am Ende des Experimentes (8. Tag): In Stufe 0 das 0,2-Fache, in Stufe I das 0,2-Fache, in Stufe II das 0,5-Fache, in Stufe III das 1,2-Fache und in Stufe IV das 1,8-Fache. In den beiden höchsten Turbulenzstufen wären folglich nach dieser Berechnung während der 14 Tage des Experimentes mehr Zellen verklebt, als zum Ende des Experimentes noch frei suspendiert waren.

### 3.3.3 Zellgröße (Tab 18)

Für den letzten Tag des Experimentes mit *Prorocentrum redfieldii* wurde eine mikroskopische Vermessung der Zellen aus den a-Ansätzen durchgeführt ( $n = 50$ ). Es ergaben sich Längen von 22,5 bis 23,1  $\mu\text{m}$  (jeweils  $\pm 6\%$ , im Mittel 22,7  $\mu\text{m}$ ) und Zellvolumina von 1 438 bis 1 583  $\mu\text{m}^3$  ( $\pm 26$  bzw.  $\pm 25\%$ , im Mittel 1 515  $\mu\text{m}^3$ ). In den Zelllängen bestanden keine signifikanten Unterschiede zwischen den einzelnen Turbulenzstufen.

**Tabelle 13**

#### **Zellvermessung und berechnetes Volumen von *Prorocentrum redfieldii***

Ermittelt für den 8. Tag des Experimentes, nur a-Ansätze untersucht, approximative Form: gestreckter Sphäroid, Vergrößerung: 630x (Öl-Immersion),  $n = 50$ .

Turb'stufe	Länge		Breite		Volumen	
	[ $\mu\text{m}$ ]	CV	[ $\mu\text{m}$ ]	CV	[ $\mu\text{m}^3$ ]	CV
IVa	22,7	$\pm 5\%$	11,1	$\pm 9\%$	1479	$\pm 22\%$
IIIa	22,5	$\pm 6\%$	11,0	$\pm 10\%$	1438	$\pm 26\%$
IIa	23,1	$\pm 6\%$	11,3	$\pm 10\%$	1583	$\pm 25\%$
Ia	22,7	$\pm 5\%$	11,5	$\pm 10\%$	1581	$\pm 24\%$
0a	22,7	$\pm 5\%$	11,1	$\pm 10\%$	1496	$\pm 24\%$



### 3.3.4 Kohlenstoff- und Stickstoffgehalt (Abb. 12)

Die Kohlenstoffwerte pro Zelle im Experiment mit *Prorocentrum redfieldii* schwankten bei Berücksichtigung aller Turbulenzstufen während des Experimentes in einem Bereich von 251 bis 508 pg, die Stickstoffwerte in einem Bereich von 46 bis 80 pg.

Die atomaren Verhältnisse von Kohlenstoff zu Stickstoff, berechnet aus den Messpaaren der einzelnen Ansätze, lagen im Bereich von 4,9 bis 7,4. Bei Mittlung aller gefundenen Verhältnisse ergab sich ein Wert von 6,67 ( $\pm 9\%$ ), der mit dem von REDFIELD (1958; 6,625 bzw. 106:16) für die Gesamtheit des Phytoplanktons ermittelten Wert nahezu identisch war. Im Verlauf des Experimentes war in allen Turbulenzstufen bzw. in fast allen Ansätzen (Ausnahme: Stufe I, Ansatz b) ein Trend hin zu einem etwas höheren Kohlenstoffanteil im Verhältnis zum Stickstoff zu erkennen. Unterschiede zwischen den einzelnen Turbulenzstufen wurden nicht deutlich, *i. e.* waren größtenteils geringer als zwischen den Parallelen derselben Stufe. Die größten Unterschiede zwischen den einzelnen Messungen zeigten sich am „Tag 0“, *i. e.* vor Beginn der Turbulenzexposition.

### 3.3.5 Pigmente

Im Verlaufe des Experimentes mit *Prorocentrum redfieldii* stieg der Gehalt an Chlorophyll *a* pro Zelle (Abb. 13 a) in der Kontrolle von 7 auf 11 pg an. In den Turbulenzstufen I und II fielen am zweiten Tag die Unterschiede zwischen den a- und b-Proben auf, die größer waren als die Unterschiede zwischen den einzelnen Turbulenzstufen. Insgesamt zeigte der Gehalt an Chlorophyll *a* bei unterschiedlicher Turbulenzintensität einen ähnlichen Verlauf und die ermittelten Werte von 1,5 bis 12 pg lagen innerhalb einer Größenordnung. Die größten Unterschiede einzelner Turbulenzstufen zum Verlauf der Kontrolle bestanden am 2. Tag in den Stufen III und II sowie am 6. Tag in der Stufe IV. Die Werte erreichten den 1,4-Fachen (+2,4 pg), den 0,8-Fachen (-1,7 pg) bzw. den 0,6-Fachen (-3,7 pg) Wert der Kontrolle. Sonst betrug die Abweichungen zur Kontrolle weniger als 20 % (Abb. 13 a).

Auch die Pigmentgehalte von Peridinin, Chlorophyll *c* und Diadinoxanthin verzeichneten in der Kontrolle einen leichten Anstieg während des Experimentes. Beim Peridinin (Abb. 13 b) fanden sich die größten Differenzen zwischen den a- und b-Proben, ähnlich wie beim Chlorophyll *a*, am zweiten Tag in den Turbulenzstufen I und II, sowie am 6. Tag in der Stufe IV. Die Abweichungen der Turbulenzstufen zur Kontrolle betrug alle weniger als 40 %; die absoluten Peridiningehalte lagen mit 0,5-2,7 pg pro Zelle alle innerhalb derselben Größenordnung. Der Gehalt an Chlorophyll *c* (Abb. 13 c), mit Werten in der Größenordnung von 0,1-1 pg, schwankte bis zu 50 % um den Kontrollwert. Beim Diadinoxanthin (Abb. 13 d) erstreckten sich die Pigmentgehalte über etwas mehr als eine Größenordnung (0,1-1,5 pg) und erreichten maximal das 2,8-Fache (+0,2 pg, 2. Tag, Stufe II) der Kontrolle. Qualitativ nachgewiesene akzessorische Pigmente, die jedoch in zu geringen Konzentrationen vorlagen um quantitativ erfasst zu werden, wurde der Wert  $0,03 \mu\text{g l}^{-1}$  zugewiesen. Dieser Wert entspricht bei der verwendeten Analytik der halben theoretischen Nachweisgrenze für Chlorophyll *a* im Kulturmedium (*cf.* Kapitel 4.6.1).

Da sich in den stark streuenden Pigmentgehalten keine klaren Trends ergaben, aus deren unterschiedlichen Steigungen sich verlässliche Turbulenzeffekte hätten ableiten lassen, wurde eine andere Methode zur Untersuchung der exponentiellen Wachstumsphase gewählt.

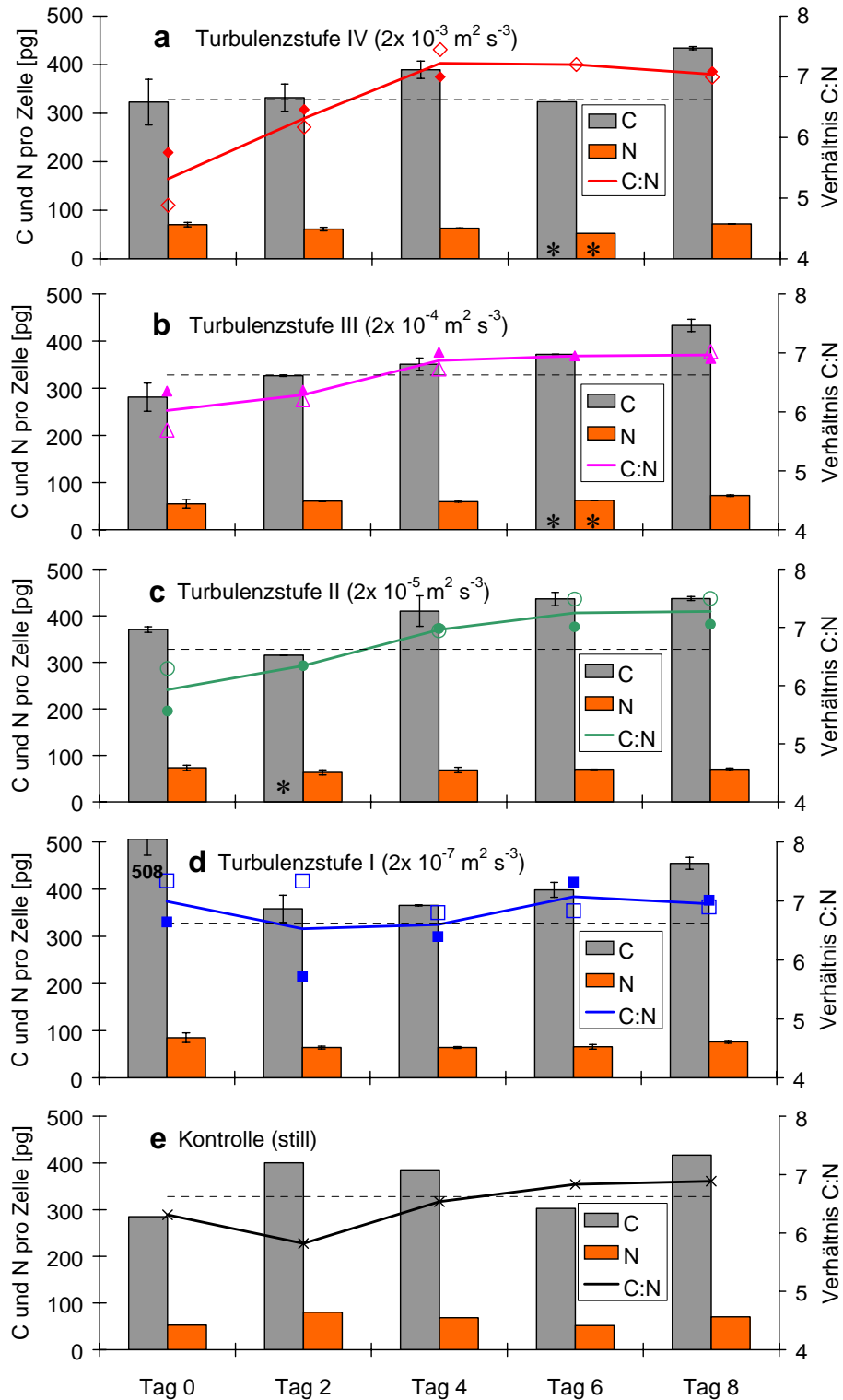


Abbildung 12

Kohlen- und Stickstoffgehalt von *Procentrum redfieldii* bei unterschiedlichen Intensitäten kleinskaliger Turbulenz

**linke Ordinate** (Säulen): Gewicht der untersuchten Elemente pro Zelle. Die Fehlerindikatoren bezeichnen die Spannweite zwischen der a- und der b-Probe, die Säulenhöhen die Mittelwerte. Mit Sternchen (\*) bezeichnete Säulen sowie die Kontrolle (e) beruhen auf Einzelwerten.

**rechte Ordinate** (Linien und Punkte): Die durchgezogene Linie stellt das gemittelte atomare Verhältnis von Kohlenstoff zu Stickstoff dar. Die gefüllten und offenen Symbole zeigen das Verhältnis der a- bzw. b-Probe. Die gestrichelte Linie zeigt das Verhältnis nach Redfield (106:16).

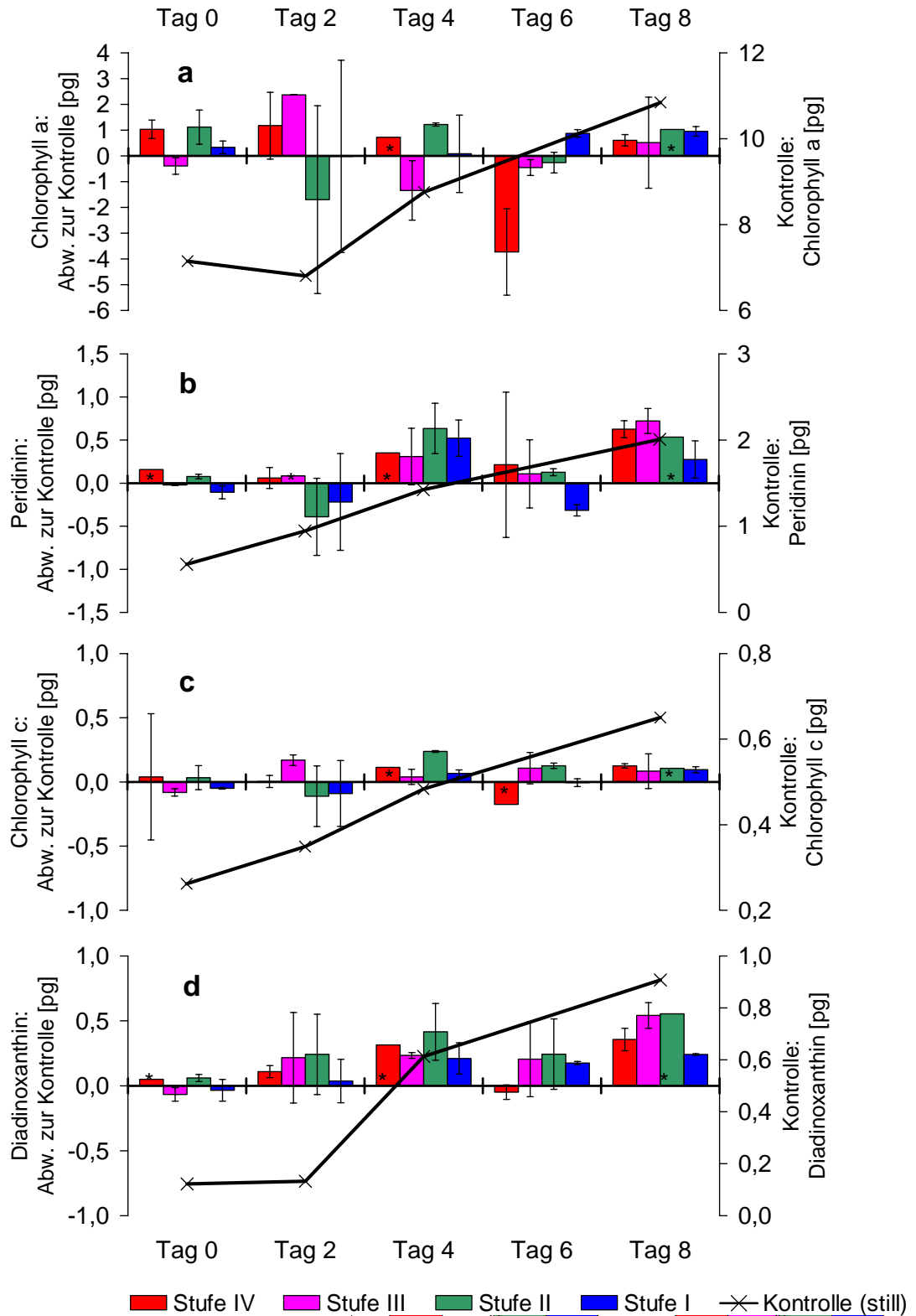


Abbildung 13

Pigmentgehalt von *Prorocentrum redfieldii* bei unterschiedlichen Intensitäten kleinskaliger Turbulenz

**a:** Chlorophyll a pro Zelle; **b:** Peridinin pro Zelle; **c:** Chlorophyll c pro Zelle; **d:** Diadinoxanthin pro Zelle. (Ordinaten unterschiedlich skaliert.)

**linke Ordinate** (Säulen): Abweichung zum Pigmentgehalt der Kontrolle. Die Fehlerindikatoren bezeichnen die Spannweite zwischen den Parallelen. Mit einem Sternchen (\*) markierte Werte beruhen auf einer Einzelmessung. **rechte Ordinate** (Linie, Punkte): Verlauf des Pigmentgehaltes der Kontrolle.

Zugunsten einer Verbreiterung der Datenbasis wurde von der Untersuchung des zeitlichen Verlaufs abgesehen und für jedes untersuchte Pigment ein mittlerer Pigmentgehalt gebildet, der die exponentielle Wachstumsphase repräsentieren soll (Abb. 14).

Bei *P. redfieldii* wurden jeweils die Messwerte der einzelnen Pigmente der a- und b-Proben vom 2., 4. und 6. Tag gemittelt<sup>10</sup>. Der auf diese Weise verdreifachte Datensatz wurde einer Varianzanalyse unterzogen (Signifikanzniveau  $\alpha = 0,05$ ). Bei den die exponentielle Wachstumsphase repräsentierenden Pigmentgehalten konnte weder für Chlorophyll *a* noch für Peridinin, Chlorophyll *c* und Diadinoxanthin ein Turbulenzeffekt zwischen den unterschiedlichen Stufen nachgewiesen werden (ANOVA,  $df = 4$ ,  $n = 25$  bzw. jeweils 24 bzw. 23,  $p = 0,926, 0,935, 0,679$ , bzw.  $0,581$ ).

Zusammenfassend: Bei *Prorocentrum redfieldii* schwankten im Verlauf des Experimentes die zellulären Gehalte aller bei dieser Art untersuchten Pigmente recht stark. Ein leichter turbulenzunabhängiger Trend, hin zu höheren Pigmentkonzentrationen war im Verlauf des Experimentes zu erkennen. Auch bei der gesonderten Untersuchung der exponentiellen Wachstumsphase ließ sich keine Turbulenzabhängigkeit im zellulären Gehalt an Chlorophyll *a*, Peridinin, Chlorophyll *c* oder Diadinoxanthin nachweisen.

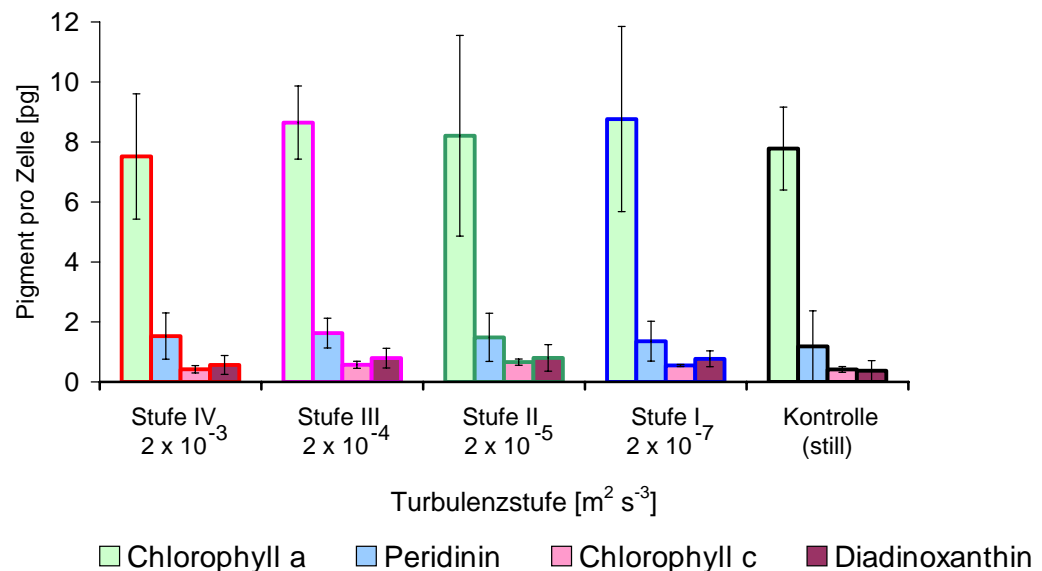


Abbildung 14

Mittlerer Pigmentgehalt von *Prorocentrum redfieldii* während der exponentiellen Wachstumsphase bei unterschiedlichen Intensitäten kleinskaliger Turbulenz  
(Werte vom 2. bis 6. Tag gemittelt; Fehlerbalken: SD)

### 3.4 Experiment mit *Alexandrium minutum*

Die Kultur dieser und der anderen beiden in dieser Studie untersuchten *Alexandrium*-Arten erfolgte in L1-Medium (cf. Kapitel 2.3.4). Nach einer zweitägigen Vorkultur (10 Ansätze, angeimpft mit je 200 ml Starterkultur) wurde das Experiment mit allen 10 Experimentalgefäßen über einen Zeitraum von neun Tagen vom 21.03. bis zum 30.03. 2004 durchgeführt.

<sup>10</sup> Die Pigmentwerte vom „Tag 0“ sind zwar ebenfalls der exponentiellen Wachstumsphase zuzurechnen, gehen aber nicht in den Mittelwert ein, weil sie keinem Turbulenzeinfluss unterlagen.

### 3.4.1 Wachstum (Abb. 15)

Beim Start des Experimentes mit *Alexandrium minutum* („Tag 0“) lag in den Experimentalgefäßen die Zelldichte im Schnitt bei  $5\,170\text{ ml}^{-1}$  ( $\pm 13\%$ ). Zwischen den Nettowachstumsraten der Parallelansätze konnten in keiner Turbulenzstufe und in keinem der untersuchten Zeiträume signifikante Unterschiede festgestellt werden (Tab. 14).

Alle Turbulenzstufen zeigten einen stetigen Anstieg der Zelldichte bis zum 8. Tag des Experimentes (Abb. 15); lediglich in zwei einzelnen Parallelen unterschiedlicher Stufen war eine Abnahme der Zelldichte vom 5. zum 6. Tag zu verzeichnen (Stufen Ib und 0b). Vom 8. zum 9. Tag brach der Zuwachs in allen Ansätzen stark ein; in den Stufen I-IV nahm die Zelldichte sogar ab. Die höchste Zelldichte des Experimentes wurde am 8. Tag in der Turbulenzstufe III erreicht (rund  $102\,000\text{ ml}^{-1}$ ). Alle über die Steigungen der linearen Regressionsgeraden ermittelten Nettowachstumsraten wiesen in den untersuchten Zeiträumen bis zum 8. Tag des Experimentes ein Bestimmtheitsmaße von  $>0,90$  auf (Tab. 14). Über den gesamten Zeitraum des Experimentes gesehen (9 Tage), fiel das Bestimmtheitsmaß für die Regressionsgerade von Stufe I unter diesen Wert (0,87). Für weitere Untersuchungen wird als exponentielle Wachstumsphase für dieses Experiment der Zeitraum vom „Tag 0“ bis zum 8. Tag angenommen (cf. Kapitel 2.7). In allen Stufen nahmen die Nettowachstumsraten spätestens ab den 5. Tag des Experimentes stetig ab. Für den Zeitraum vom Beginn bis zum vierten Tag lagen sie beispielsweise zwischen  $0,47$  und  $0,53\text{ d}^{-1}$ , bis zum achten Tag zwischen  $0,34$  und  $0,39\text{ d}^{-1}$  (Tab. 14). Signifikante Unterschiede zwischen den untersuchten Turbulenzstufen ergaben sich nicht (Tab. 15).

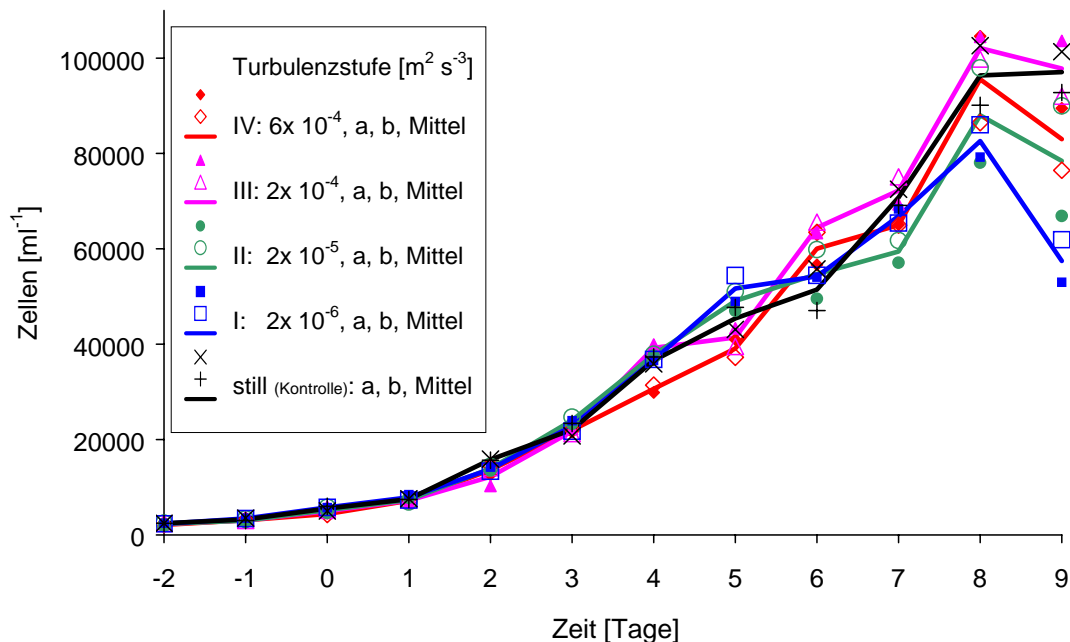


Abbildung 15

Wachstum von *Alexandrium minutum* bei unterschiedlichen Intensitäten kleinskaliger Turbulenz

Zeitlicher Verlauf der Zelldichte. Der „Tag 0“ bezeichnet den Beginn des Turbulenzexperimentes. (Ordinate schneidet Abszisse nicht bei Null.)

**Tabelle 14****Wachstumsparameter von *Alexandrium minutum* bei unterschiedlichen Turbulenzintensitäten**

**p**: Wahrscheinlichkeit der 0-Hypothese: „Es bestehen keine signifikanten Unterschiede zwischen den Steigungen der Regressionsgeraden durch die ln-transformierten Parallelansätze (a, b).“ Signifikanzniveau: 0,05; **t**: t-Wert; Freiheitsgrad im Zähler: 1; **df**: Freiheitsgrade im Nenner.

**n**: Anzahl der Datenpunkte für die lineare Regression; **r**: Steigung der Regressionsgeraden (Einheit:  $d^{-1}$ , entspricht der Nettowachstumsrate); **b**: Achsenabschnitt der Regressionsgeraden; **R<sup>2</sup>**: Bestimmtheitsmaß der Regressionsgeraden.

Zeitraum	<i>p</i>	<i>t</i>	<i>df</i>	<i>n</i>	<i>r</i>	<i>b</i>	<i>R</i> <sup>2</sup>
Tage	a, b	<b>Turb'stufe IV</b>		$(6 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3})$			
0 bis 2	0,26257	1,54402	2	6	0,564	8,365	0,985
0 bis 3	0,40852	0,92240	4	8	0,546	8,377	0,993
0 bis 4	0,58268	0,58054	6	10	0,500	8,423	0,987
0 bis 5	0,96769	0,04179	8	12	0,450	8,489	0,974
0 bis 6	0,80177	0,25783	10	14	0,430	8,523	0,978
0 bis 7	0,90529	0,12152	12	16	0,392	8,598	0,965
0 bis 8	0,78746	0,27483	14	18	0,374	8,640	0,967
0 bis 9	0,71764	0,71764	16	20	0,337	8,740	0,940
Tage	a, b	<b>Turb'stufe III</b>		$(2 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3})$			
0 bis 2	0,40203	1,05506	2	6	0,442	8,489	0,911
0 bis 3	0,62788	0,52414	4	8	0,494	8,454	0,962
0 bis 4	0,32420	1,07376	6	10	0,524	8,424	0,980
0 bis 5	0,34566	1,00206	8	12	0,465	8,502	0,964
0 bis 6	0,40480	0,86980	10	14	0,442	8,541	0,971
0 bis 7	0,59325	0,54873	12	16	0,404	8,615	0,961
0 bis 8	0,53595	0,63456	14	18	0,383	8,665	0,962
0 bis 9	0,52023	0,65747	16	20	0,349	8,756	0,943
Tage	a, b	<b>Turb'stufe II</b>		$(2 \times 10^{-5} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3})$			
0 bis 2	0,64113	0,54374	2	6	0,497	8,499	0,938
0 bis 3	0,67289	0,45472	4	8	0,526	8,480	0,974
0 bis 4	0,55688	0,62191	6	10	0,517	8,488	0,986
0 bis 5	0,79618	0,26706	8	12	0,478	8,541	0,982
0 bis 6	0,90189	0,12644	10	14	0,424	8,630	0,958
0 bis 7	0,93336	0,08539	12	16	0,374	8,731	0,931
0 bis 8	0,78439	0,27892	14	18	0,351	8,784	0,934
0 bis 9	0,67580	0,42597	16	20	0,314	8,884	0,906
Tage	a, b	<b>Turb'stufe I</b>		$(2 \times 10^{-6} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3})$			
0 bis 2	0,77187	0,33136	2	6	0,438	8,614	0,959
0 bis 3	0,69143	0,42690	4	8	0,470	8,592	0,980
0 bis 4	0,92718	0,09530	6	10	0,478	8,585	0,990
0 bis 5	0,40864	0,87195	8	12	0,460	8,608	0,991
0 bis 6	0,68020	0,42449	10	14	0,410	8,692	0,969
0 bis 7	0,81172	0,24351	12	16	0,372	8,767	0,956
0 bis 8	0,72896	0,35353	14	18	0,344	8,833	0,949
0 bis 9	0,71872	0,36660	16	20	0,291	8,975	0,874
Tage	a, b	<b>Turb'stufe 0</b>		(Kontrollen)			
0 bis 2	0,64248	0,54139	2	6	0,528	8,539	0,934
0 bis 3	0,84731	0,20537	4	8	0,491	8,564	0,962
0 bis 4	0,79123	0,27679	6	10	0,487	8,568	0,980
0 bis 5	0,62416	0,50551	8	12	0,447	8,621	0,976
0 bis 6	0,62416	0,50551	10	14	0,398	8,703	0,955
0 bis 7	0,59441	0,54700	12	16	0,371	8,757	0,956
0 bis 8	0,47651	0,73156	14	18	0,354	8,796	0,960
0 bis 9	0,51085	0,67252	16	20	0,327	8,869	0,949

**Tabelle 15****Untersuchung auf signifikante Unterschiede zwischen den Nettowachstumsraten von *Alexandrium minutum* bei den verschiedenen Turbulenzintensitäten**

**p**: Wahrscheinlichkeit der 0-Hypothese: „Es bestehen keine signifikanten Unterschiede zwischen den Steigungen der Regressionsgeraden der fünf Turbulenzstufen“; Signifikanzniveau: 0,05. **F**: F-Wert; **df<sub>Z</sub>**: Freiheitsgrade im Zähler; **df<sub>N</sub>**: Freiheitsgrade im Nenner; **n**: Anzahl der Datenpunkte.

Zeitraum	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>df<sub>Z</sub></i>	<i>df<sub>N</sub></i>	<i>n</i>
Tage	0, I, II, III, IV				
0 bis 2	0,49548	0,87641	4	20	30
0 bis 3	0,51612	0,83098	4	30	40
0 bis 4	0,55487	0,76413	4	40	50
0 bis 5	0,86660	0,31502	4	50	60
0 bis 6	0,68556	0,56976	4	60	70
0 bis 7	0,77993	0,43909	4	70	80
0 bis 8	0,58402	0,71514	4	80	90
0 bis 9	0,38505	1,05203	4	90	100

Im Verlauf des Experimentes wurde am Boden aller Experimentalgefäße eine geringe Menge von Bodensatz mit bloßem Auge sichtbar. Er bestand vorwiegend aus leeren Zellhüllen und aus Teilen dieser Hüllen. Pigmentierte Bestandteile, die auf tote, noch Cytoplasma enthaltende Zellen hindeuteten, konnten in den Proben nur vereinzelt beobachtet werden. Mit höherer Turbulenzintensität schien sich etwas mehr Bodensatz zu bilden. Durch das vorsichtige Umrühren der Proben vor den Probennahmen wurde er stets wieder in Suspension gebracht (cf. Kapitel 2.5.1). Die Zellhüllen wurden jedoch nicht als Zellen mitgezählt (cf. Kapitel 2.6).

Zusammenfassend: Im Experiment mit *A. minutum* ergaben sich während der 8-tägigen exponentiellen Wachstumsphase keine signifikanten Unterschiede zwischen den ermittelten Nettowachstumsraten der untersuchten Turbulenzstufen. Die höchste maximale Zelldichte wurde nach 8 Tagen bei einer Turbulenzintensität von  $2 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$  erreicht. Während des Experimentes sammelten sich, verstärkt in den Ansätzen mit höherer Turbulenzintensität, leere Zellhüllen in den Gefäßen an.

**3.4.2 Zellgröße** (Tab. 16)

Bei *Alexandrium minutum* erfolgte die Zellvermessung am 6. Tag des Experimentes für jeden der 10 Ansätze (jeweils  $n = 100$ ). In der Turbulenzstufe I ergaben sich für den Durchmesser signifikante Unterschiede zwischen der a- und der b-Probe (*t*-Test,  $n = 200$ ,  $p = 0,037$ ). Diese beiden Parallelen wurden in den anschließenden Varianzanalysen (ANOVA) getrennt untersucht, während die Werte für die Parallelen der übrigen Turbulenzstufen für die nachfolgenden Vergleiche „gepoolt“ wurden.

Für die Zellen der untersuchten Turbulenzstufen ergab sich hinsichtlich ihres Durchmessers und des daraus berechneten Volumens folgende Beziehung:

$$\text{III} < \text{Ib} < 0 < \text{IV} < \text{II} < \text{Ia} \quad .$$

Die für die Zelllängen durchgeführte ANOVA ergab signifikante Unterschiede zwischen den Zelldurchmessern der Turbulenzstufen ( $n = 1000$ ,  $p = 0,004$ ). Der *Post-hoc*-Test (Tukey) ergab keinen Unterschied zwischen einer Turbulenzstufe und der Kontrolle. Jedoch erwies

sich der Zelldurchmesser in Stufe III ( $18,4 \mu\text{m} \pm 14\%$ ) als signifikant niedriger gegenüber den Durchmessern in den Stufen II und Ia ( $n = 1000$ ,  $19,2 \mu\text{m} \pm 14\%$ ,  $p = 0,024$  bzw.  $19,5 \mu\text{m} \pm 15\%$ ,  $p = 0,006$ ).

**Tabelle 16****Zellvermessung und berechnetes Volumen von *Alexandrium minutum***

Ermittelt für dem 6. Tag des Experimentes, approximative Form: Kugel, Vergrößerung: 630x (Öl-Immersion),  $n = 200$  (für Ia und Ib:  $n = 100$ ).

Turb'stufe	Durchmesser		Volumen	
	[ $\mu\text{m}$ ]	CV	[ $\mu\text{m}^3$ ]	CV
IV	<b>19,1</b>	$\pm 14\%$	<b>3876</b>	$\pm 42\%$
III	<b>18,4</b>	$\pm 14\%$	<b>3429</b>	$\pm 42\%$
II	<b>19,2</b>	$\pm 14\%$	<b>3937</b>	$\pm 41\%$
Ia	<b>18,7</b>	$\pm 15\%$	<b>3642</b>	$\pm 43\%$
Ib	<b>19,5</b>	$\pm 15\%$	<b>4170</b>	$\pm 43\%$
0 (Kontrolle)	<b>19,0</b>	$\pm 15\%$	<b>3841</b>	$\pm 42\%$

**3.4.3 Pigmente**

Während des Experimentes mit *Alexandrium minutum* fiel in der Kontrolle der Gehalt von Chlorophyll *a* bis zum 3. Tag um 1 pg auf ein Minimum von 14 pg ab (Abb. 16 a). Bis zum Ende des Experimentes folgte ein stetiger Wideranstieg bis auf 20 pg pro Zelle. Den größten Unterschied zur Kontrolle zeigte die niedrigste Turbulenzstufe, die am 9. Tag einen 1,5-fach höheren Wert aufwies (+9,1 pg, Stufe I). Die zweitgrößte Abweichung bestand bereits zu Beginn des Experimentes („Tag 0“), folglich zu einem Zeitpunkt, bevor ein Turbulenzeinfluss wirksam werden konnte. Der Wert der höchsten Turbulenzstufe war um das 1,3-Fache gegenüber dem der Kontrolle erhöht (+4,3 pg, Stufe IV). Sonst wichen die zellulären Konzentrationen von Chlorophyll *a* nie um mehr als 20 % von denen der Kontrolle ab (Abb. 16 a).

Die zellulären Gehalte von Peridinin, Chlorophyll *c* und Diadinoxanthin stiegen während des Experimentes in der Kontrolle stetig an. Beim Peridinin und Diadinoxanthin offenbarten sich am „Tag 0“ große Unterschiede zur Kontrolle. Der Peridiningehalt (Abb. 16 b) war in den Stufen IV und III um das 1,7- bzw. 1,8-Fache gegenüber dem Kontrollwert erhöht (+2,9 pg bzw. +3,1 pg). Der Diadinoxanthin-Gehalt (Abb. 18 d) betrug an diesem Tag in den Stufen IV, III und II das 2,5-, 1,7- bzw. 2,1-Fache der Kontrolle (+1,1 pg, +0,5 pg bzw. +0,8 pg). Während der weiteren Messintervalle sowie bei allen Messungen des Gehaltes an Chlorophyll *c* (Abb. 16 c) wichen die Stufen mit Turbulenzerzeugung nie um mehr als 50 % von den Kontrollwerten ab.

Genau wie im Experiment mit *Prorocentrum redfieldii* (cf. Kapitel 3.3.5) wurden *A. minutum* Mittelwerte gebildet, die die Pigmentgehalte der einzelnen Turbulenzstufen während der 8-tägigen exponentiellen Wachstumsphase bei den unterschiedlichen Turbulenzintensitäten repräsentierten (Abb. 17). Auch anhand der auf diese Weise verdoppelten Datenbasis konnten keine signifikanten Turbulenzeffekte bezüglich des Pigmentgehalts von Chlorophyll *a*, Peridinin, Chlorophyll *c* oder Diadinoxanthin nachgewiesen werden (Werte vom 3. und 6. Tag; ANOVA:  $df = 4$ ,  $n = 20$ ,  $p = 0,601$ ,  $0,531$ ,  $0,499$  bzw.  $0,878$ ).

Zusammenfassend: Es konnte im Experiment mit *A. minutum* kein Einfluss der Turbulenz auf die untersuchten Pigmentgehalte, die z. T. schon vor dem Beginn der Turbulenzexposition stark streuten, nachgewiesen werden.



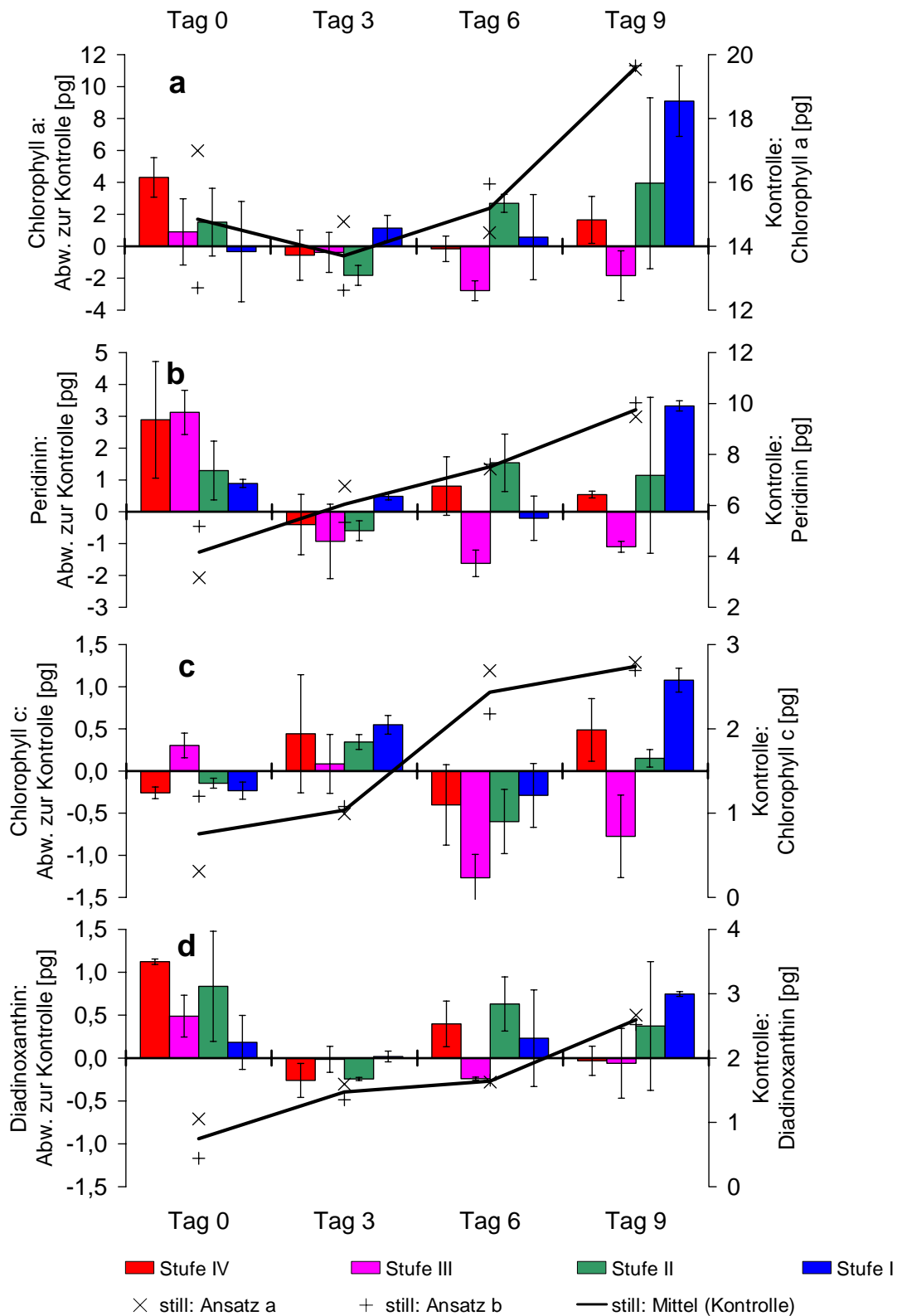


Abbildung 16

Pigmentgehalt von *Alexandrium minutum* bei unterschiedlichen Intensitäten kleinskaliger Turbulenz

a: Chlorophyll a pro Zelle; b: Peridinin pro Zelle; c: Chlorophyll c pro Zelle; d: Diadinoxanthin pro Zelle. (Ordinaten unterschiedlich skaliert.)

**linke Ordinate** (Säulen): Abweichung zum Pigmentgehalt der Kontrolle. Die Fehlerindikatoren bezeichnen die Spannweite zwischen den Parallelen. **rechte Ordinate** (Linie, Punkte): Verlauf des Pigmentgehaltes der Kontrolle.

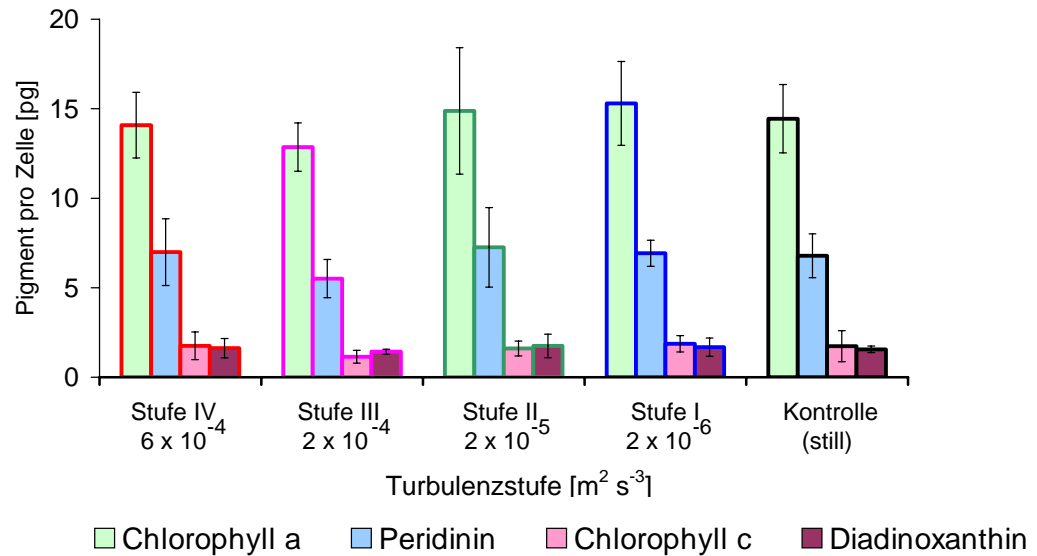


Abbildung 17

Mittlerer Pigmentgehalt von *Alexandrium minutum* während der exponentiellen Wachstumsphase bei unterschiedlichen Intensitäten kleinskaliger Turbulenz  
(Werte vom 3. bis 6. Tag gemittelt; Fehlerbalken: SD)

### 3.4.4 Toxine

Bei *Alexandrium minutum* überwogen die beiden, in ihrer Summe bestimmten, Stereoisomere 2 und 3 des Gonyautoxins (GTX) gegenüber dem Saxitoxin (STX).

In der Kontrolle sank der GTX-Gehalt von 1,1 pg bis zum 6. Tag des Experimentes auf ein Minimum von 0,4 pg pro Zelle ab und stieg zur letzten Messung am 9. Tag wieder etwas an (Abb. 18 a). In der Turbulenzstufe IV waren am „Tag 0“, folglich vor Beginn der Turbulenzerzeugung, sowohl die Abweichungen zwischen den beiden Parallelen (Differenz 1,1 pg) als auch die gemittelte Abweichung zur Kontrolle größer (um das 1,8-Fache, +0,9 pg) als im weiteren Verlauf des Experimentes unter Turbulenzeinfluss. An den folgenden drei Tagen mit Toxinmessungen wurden maximal 0,7 und minimal 0,2 pg GTX ermittelt (Stufe I, 3. Tag bzw. Stufe III, 9. Tag). Die Abweichungen zwischen den Parallelen waren während der Turbulenzexposition, bis auf eine Differenz von 0,5 pg in Stufe II am 9. Tag, relativ gering (Abb. 18 a).

STX kam bei *A. minutum* mit rund 6%, anteilig zum GTX-Gehalt, nur in sehr geringen Mengen vor. In der Kontrolle stieg der zelluläre Gehalt dieses Toxins stetig an (Abb. 18 b). Die Toxingehalte der a- und b-Proben wichen häufig um mehr als 1 pg voneinander ab. Dennoch ließ sich im Verlauf des Experimentes, unabhängig von der Turbulenzintensität, ein Trend mit zunehmenden STX-Gehalt erkennen.

Da sich kein Turbulenzeinfluss auf die Entwicklung des GTX- und STX-Gehaltes in den Zellen von *A. minutum* feststellen ließ, wurde genau wie bei den Pigmentuntersuchungen in den anderen Experimenten (cf. Kapitel 3.3.5) vom ursprünglichen Konzept abgewichen und der zeitliche Verlauf vernachlässigt. Stattdessen wurde für jede Turbulenzstufe ein Mittelwert, der den Toxingehalt der 8-tägigen exponentiellen Wachstumsphase repräsentiert gebildet (3. und 6. Tag, Verdopplung des Datensatzes).

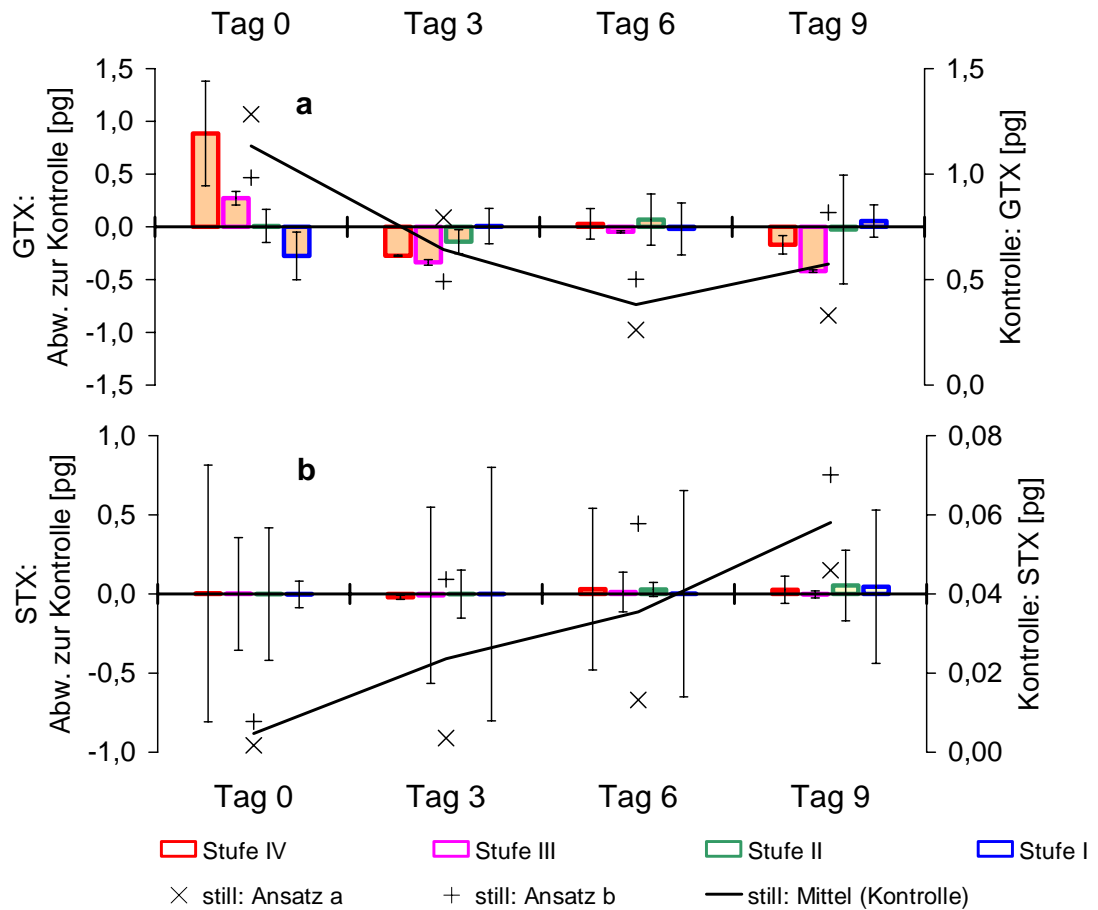


Abbildung 18

Zellulärer Toxingehalt von *Alexandrium minutum* bei unterschiedlichen Intensitäten kleinskaliger Turbulenz  
a: Gonyautoxin pro Zelle; b: Saxitoxin pro Zelle. (Ordinaten untersch. skaliert.)  
**linke Ordinate** (Säulen): Abweichung zum Toxingehalt der Kontrolle.  
Die Fehlerindikatoren bezeichnen die Spannweite zwischen den Parallelen.  
**rechte Ordinate** (Linie und Punkte): Verlauf des Toxingehaltes in der Kontrolle.

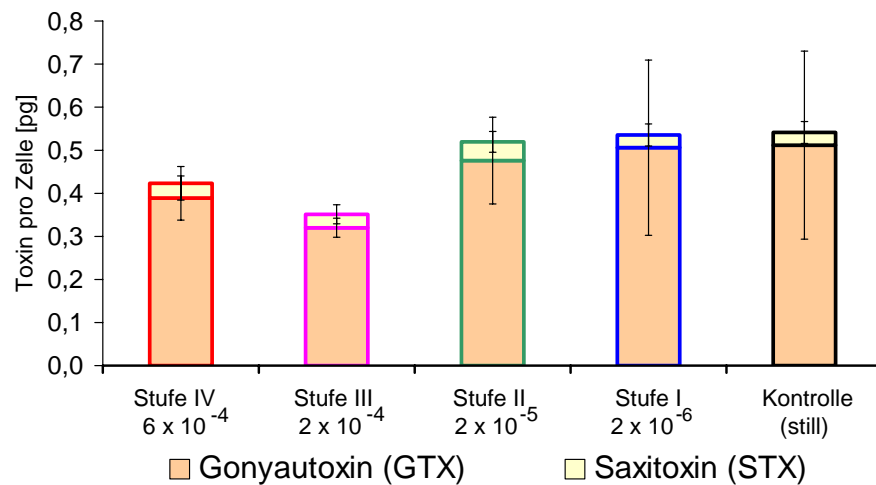


Abbildung 19

Mittlerer Toxingehalt von *Alexandrium minutum* während der exponentiellen Wachstumsphase bei unterschiedlichen Intensitäten kleinskaliger Turbulenz  
(Werte vom 3. bis 6. Tag gemittelt; Fehlerbalken: SD)

Tendenziell ist während der exponentiellen Wachstumsphase der GTX-Gehalt in der Stillkontrolle und bei den beiden Stufen mit den niedrigsten Turbulenzintensitäten höher als bei den beiden Stufen mit hoher Turbulenzintensität (Abb. 19). Diese Zweiteilung erwies sich jedoch nicht als signifikant (ANOVA,  $n = 20$ ,  $df = 4$ ,  $p = 0,300$  bzw.  $0,290$ ). Das anteilig in nur sehr geringen Mengen vorkommenden STX erreichte bei allen Turbulenzintensitäten nahezu identische Werte (ANOVA,  $n = 20$ ,  $df = 4$ ,  $p = 0,900$ ).

In der Zusammenfassung: Es konnte kein Einfluss der Turbulenz auf die Toxizität von *A. minutum* nachgewiesen werden.

### 3.5 Experiment mit *Alexandrium fundyense*

Das Experiment wurde nach zweitägiger Vorkultur (je 350 ml Inokulum, 11 Ansätze) über einen Zeitraum von acht Tagen vom 03. bis 11.07.2003 mit zweitägigen Messintervallen in insgesamt 10 Ansätzen durchgeführt (cf. Kapitel 2.4).

#### 3.5.1 Wachstum (Abb. 20)

Zum Beginn des Experimentes mit *Alexandrium fundyense* („Tag 0“) betrug die Zelldichte im Schnitt  $816 \text{ ml}^{-1}$  ( $\pm 14\%$ ). Über den gesamten Verlauf des Experimentes waren in der Turbulenzstufe IV die Zelldichten der a-Proben deutlich gegenüber denen der b-Proben erhöht. Zwischen den Nettowachstumsraten der einzelnen Turbulenzstufen bestanden jedoch in keinem der untersuchten Zeiträume signifikante Unterschiede.

Auffällig im Verlauf des Wachstums war, dass, mit Ausnahme der Kontrolle, bereits nach vier Tagen in allen Turbulenzstufen keine deutlichen Zuwächse in der Zelldichte mehr stattfanden. Vom 4. zum 6. Tag nahm die Zelldichte in den Stufen I und IV nur noch geringfügig

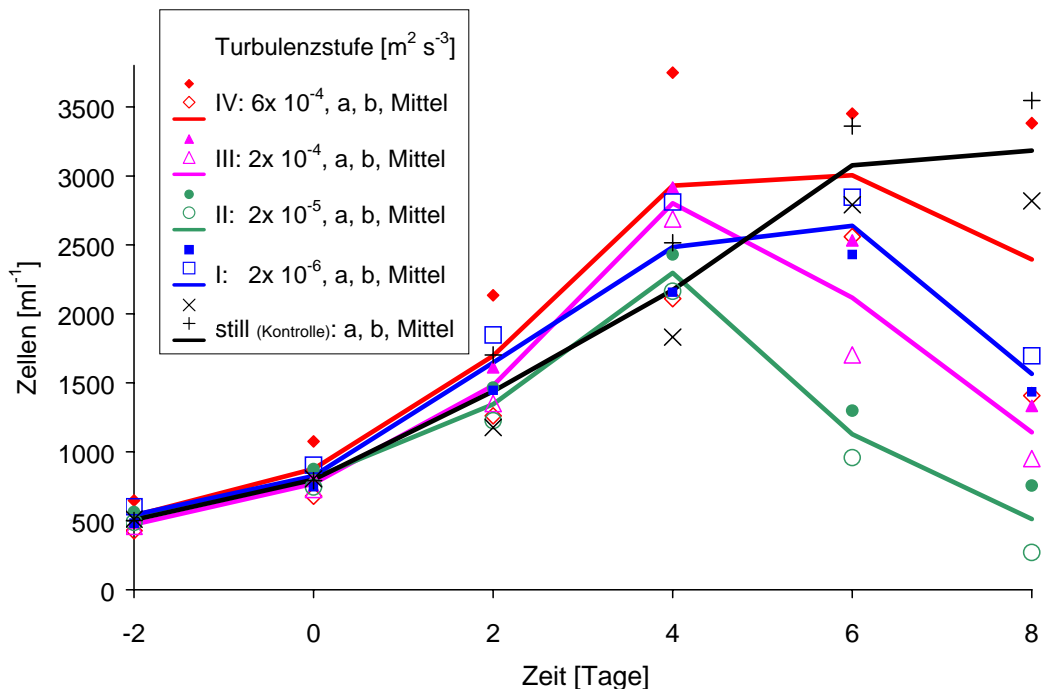


Abbildung 20

Wachstum von *Alexandrium fundyense* bei unterschiedlichen Intensitäten kleinskaliger Turbulenz

Zeitlicher Verlauf der Zelldichte. Der „Tag 0“ bezeichnet den Beginn des Turbulenzexperimentes. (Ordinate schneidet Abszisse nicht bei Null.)

zu; in den Stufen II und III ging sie deutlich zurück. Vom 6. zum 8. Tag nahm sie in allen Stufen mit Ausnahme der Kontrolle ab. Die in den einzelnen Stufen erreichten maximalen Zelldichten lagen zwischen 2 000-3 000 ml<sup>-1</sup>.

Das Bestimmtheitsmaß, als Maß der Güte, für die durch lineare Regression bestimmte Nettowachstumsrate, erreichte in der Kontrolle im Zeitraum von „Tag 0“ bis zum 6. Tag und in den Turbulenzstufen I, II und III bis zum 4. Tag Werte über 0,90 (Tab. 17). Jedoch lag das Bestimmtheitsmaß in Stufe IV stets unterhalb von 0,80, weil der a-Ansatz von Beginn an höhere Zelldichten gegenüber dem b-Ansatz aufwies. Es existierte also kein Zeitraum, in dem sich der Verlauf der Zelldichte in allen Turbulenzstufen (einschließlich der Kontrolle) mit einem Bestimmtheitsmaß von  $\geq 0,9$  als exponentielles Wachstum beschreiben ließ. So konnte für die weiteren Untersuchungen zu diesem Experiment keine exponentielle Wachstumsphase definiert werden. Stattdessen wurde als „Phase des Zellzuwachses“ der Zeitraum vom Beginn bis zum 4. Tag des Experimentes festgelegt (cf. Kapitel 2.7).

**Tabelle 17**

**Wachstumsparameter von *Alexandrium fundyense* bei unterschiedlichen Turbulenzintensitäten**

**p:** Wahrscheinlichkeit der 0-Hypothese: „Es bestehen keine signifikanten Unterschiede zwischen den Steigungen der Regressionsgeraden durch die ln-transformierten Parallelansätze (a, b).“ Signifikanzniveau: 0,05. **t:** t-Wert; Freiheitsgrad im Zähler: 1; **df:** Freiheitsgrade im Nenner.

**n:** Anzahl der Datenpunkte für die lineare Regression; **r:** Steigung der Regressionsgeraden (Einheit: d<sup>-1</sup>, entspricht der Nettowachstumsrate); **b:** Achsenabschnitt der Regressionsgeraden; **R<sup>2</sup>:** Bestimmtheitsmaß der Regressionsgeraden.

Zeitraum	<i>p</i>	<i>t</i>	<i>df</i>	<i>n</i>	<i>r</i>	<i>b</i>	<i>R</i> <sup>2</sup>
Tage	a, b		<b>Turb'stufe IV</b>	(6 × 10 <sup>-4</sup> m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup> )			
0 bis 4	0,34305	1,23230	2	6	0,298	6,769	0,774
0 bis 6	0,77823	0,30126	4	8	0,214	6,881	0,739
0 bis 8	0,74156	0,34543	6	10	0,124	7,062	0,420
Tage	a, b		<b>Turb'stufe III</b>	(2 × 10 <sup>-4</sup> m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup> )			
0 bis 4	0,71501	0,42047	2	6	0,323	6,647	0,985
0 bis 6	0,76099	0,32569	4	8	0,181	6,836	0,671
0 bis 8	0,79287	0,27456	6	10	0,055	7,088	0,110
Tage	a, b		<b>Turb'stufe II</b>	(2 × 10 <sup>-5</sup> m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup> )			
0 bis 4	0,36773	1,15412	2	6	0,261	6,688	0,968
0 bis 6	0,77868	0,32095	4	8	0,075	6,936	0,185
0 bis 8	0,55562	0,62395	6	10	-0,067	7,221	0,103
Tage	a, b		<b>Turb'stufe I</b>	(2 × 10 <sup>-6</sup> m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup> )			
0 bis 4	0,77868	0,32095	2	6	0,274	6,757	0,917
0 bis 6	0,95699	0,05739	4	8	0,195	6,863	0,840
0 bis 8	0,94622	0,07032	6	10	0,088	7,078	0,336
Tage	a, b		<b>Turb'stufe 0</b>	(Kontrollen)			
0 bis 4	0,26602	1,52835	2	6	0,247	6,708	0,885
0 bis 6	0,51461	0,71412	4	8	0,223	6,741	0,925
0 bis 8	0,73778	0,35073	6	10	0,176	6,834	0,874

Die Nettowachstumsraten für die ersten vier Tage des Experimentes lagen in den untersuchten Turbulenzstufen im Bereich von 0,25 bis 0,32 d<sup>-1</sup>, wobei tendenziell etwas höhere Werte in den beiden höchsten Turbulenzstufen III und IV ermittelt wurden (Tab. 17). Diese Unter-

schiede erwiesen sich jedoch nicht als signifikant (Tab. 18). Über den gesamten Zeitraum des Experimentes ergaben sich signifikante Unterschiede zwischen den ermittelten Nettowachstumsraten, die z. T. Verlustraten darstellten (Stufe II). Aufgrund des geringen Bestimmtheitsmaßes über diesen 6-tägigen Zeitraum (alle  $<0,50$ ) stellte die lineare Regression in diesen Fall jedoch kein geeignetes Modell der Beschreibung des Verlaufs der Zelldichte dar.

**Tabelle 18**

**Untersuchung auf signifikante Unterschiede zwischen den Nettowachstumsraten von *Alexandrium fundyense* bei den verschiedenen Turbulenzintensitäten**

*p*: Wahrscheinlichkeit der 0-Hypothese: „Es bestehen keine signifikanten Unterschiede zwischen den Steigungen der Regressionsgeraden der fünf Turbulenzstufen.“ (Kursivsetzung hebt signifikante Unterschiede hervor.) Signifikanzniveau: 0,05. *F*: F-Wert; *df<sub>z</sub>*: Freiheitsgrade im Zähler; *df<sub>N</sub>*: Freiheitsgrade im Nenner; *n*: Anzahl der Datenpunkte.

Zeitraum	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>df<sub>z</sub></i>	<i>df<sub>N</sub></i>	<i>n</i>	Post-hoc-Vergleiche
Tage	0, I, II, III, IV					signifikante Relationen (p-Wert in Klammern)
0 bis 4	0,80028	0,40860	4	20	30	-
0 bis 6	0,21444	1,54537	4	30	40	-
0 bis 8	0,02311	3,18556	4	40	50	II < 0 (0,00466), II < 0 (0,04342)

Ab dem zweiten Tag des Experimentes mit *A. fundyense* war, ähnlich wie im Experiment mit *A. minutum* (cf. Kapitel 3.4.1), am Boden aller Experimentalgefäße Ablagerungen von Zellbestandteilen zu erkennen. Sie wurden nicht quantifiziert, bestanden aber vorwiegend aus leeren Zellhüllen und Zellhüllenfragmenten. Nach Augenschein traten zunehmend mit der Turbulenzintensität größere Mengen dieser Ablagerungen in den Ansätzen auf. Durch das vorsichtige Umrühren der Proben vor den Probennahmen wurden diese Ablagerungen stets wieder zur Suspension gebracht (cf. Kapitel 2.5.1).

In der Zusammenfassung: Es konnten während der ersten vier Tage des Experimentes, der Phase des Zellzuwachses, keine signifikanten Unterschiede im Wachstum zwischen den Turbulenzstufen nachgewiesen werden. In der höchsten Turbulenzstufe und in der Stillkontrolle wurden die höchsten maximalen Zelldichten erreicht, die bei  $3\,000\text{ ml}^{-1}$  lagen. Das Wachstum der Kontrolle brach gegenüber den Stufen mit Turbulenzerzeugung erst zwei Tage später und weniger drastisch ein.

### 3.5.2 Zellgröße (Tab. 19)

Bei der Zellvermessung von *A. fundyense* am letzten Tag des Experimentes (Tag 8,  $n = 100$ ) wurden in der Kontrolle Organismen aus beiden Parallelen vermessen. Zwischen den Kontrollansätzen (0a und 0b) bestanden keine signifikanten Unterschiede im Zelldurchmesser. Die Messwerte wurden für den nachfolgenden Vergleich der Turbulenzstufen vereinigt. Von den Stufen I–IV wurden lediglich die a-Ansätze vermessen. Zwischen allen Turbulenzstufen konnten bezüglich des Zelldurchmessers keine signifikanten Unterschiede festgestellt werden. Die Durchmesser lagen im Bereich von  $29,2$  bis  $29,7\ \mu\text{m}$  (jeweils  $\pm 12\%$ ). Die über das Kugelvolumen berechneten Volumina erstreckten sich von  $13\,612$  bis  $14\,264\ \mu\text{m}^3$  ( $\pm 36\%$  bzw.  $\pm 37\%$ ).

Tabelle 19

**Zellvermessung und berechnetes Volumen von *Alexandrium fundyense***

Ermittelt für den 8. Tag des Experimentes, mit Ausnahme der Kontrolle nur a-Ansätze untersucht, approximative Form: Kugel, Vergrößerung: 630x (Öl-Immersion),  $n = 100$  (Kontrolle:  $n = 200$ ).

Turb'stufe	Durchmesser		Volumen	
	[ $\mu\text{m}$ ]	CV	[ $\mu\text{m}^3$ ]	CV
IVa	29,6	$\pm 12\%$	14143	$\pm 35\%$
IIIa	29,7	$\pm 12\%$	14264	$\pm 37\%$
IIa	29,2	$\pm 12\%$	13612	$\pm 36\%$
Ia	29,5	$\pm 13\%$	14139	$\pm 38\%$
0 (Kontrolle)	29,6	$\pm 12\%$	14189	$\pm 36\%$

**3.5.3 Pigmente**

Der Gehalt von Chlorophyll *a* (Abb. 21) in den Zellen von *Alexandrium fundyense* zeigte im Verlauf des Experimentes in der Kontrolle einen leicht abfallenden Trend. Zum Beginn lag der Gehalt bei 15 pg, am Ende des Experimentes (8. Tag) ergaben die beiden relativ weit voneinander abweichenden Parallelansätze einen mittleren Gehalt von rund 12 pg. Bis zum 2. Tag des Experimentes waren die Abweichungen der Turbulenzstufen zur Kontrolle noch relativ gering (weniger als 20%). Bei den drei folgenden Untersuchungen fielen sie z. T. deutlich größer aus und die Werte lagen stets höher als die der Kontrolle. Am 6. Tag wurde in Stufe IV mit dem 2,6-Fachen des Kontrollwertes (+19,2 pg) der größte Gehalt an Chlorophyll *a* pro Zelle während des Experimentes gemessen. Zu diesem Zeitpunkt befand sich diese Turbulenzstufe bereits in der stationären Wachstumsphase (Abb. 20).

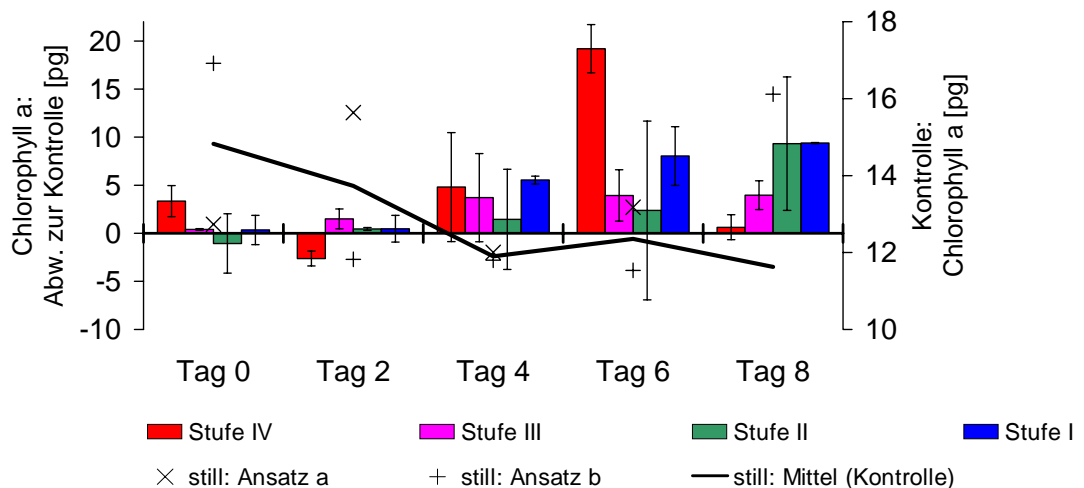


Abbildung 21

Gehalt an Chlorophyll *a* in den Zellen von *Alexandrium fundyense* bei unterschiedlichen Intensitäten kleinskaliger Turbulenz

**linke Ordinate** (Säulen): Abweichung zum Gehalt der Kontrolle.

Die Fehlerindikatoren bezeichnen die Spannweite zwischen den Parallelen.  
**rechte Ordinate** (Linie und Punkte): Verlauf des Gehaltes an Chlorophyll *a* in der Kontrolle.

Chlorophyll *c* und Diadinoxanthin konnten ebenfalls in den Proben aller Turbulenzstufen qualitativ nachgewiesen werden. Da die Quantifizierung jedoch nur vereinzelt gelang, wurde auf eine Darstellung der Werte verzichtet.

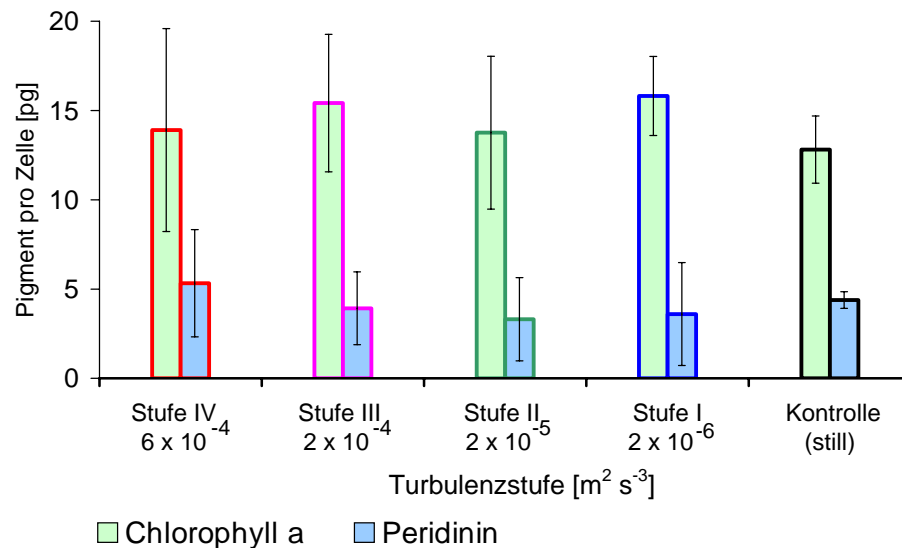


Abbildung 22 Mittlerer Pigmentgehalt von *Alexandrium fundyense* während der Phase des Zellzuwachses bei unterschiedlichen Intensitäten kleinskaliger Turbulenz (Werte vom 2. bis 4. Tag gemittelt; Fehlerbalken: SD)

Auch während der Phase des Zellzuwachses, unter Verzicht der Untersuchung des zeitlichen Verlaufs zugunsten einer Verdopplung des Datensatzes, konnte kein Turbulenzeinfluss auf den Gehalt von Chlorophyll *a* in den Zellen nachgewiesen werden (Werte vom 2. und 4. Tag gemittelt, cf. Kapitel 3.3.5; ANOVA,  $n = 20$ ,  $df: 4$ ,  $p = 0,793$ ; Abb. 22). Beim Peridiningehalt wurde wegen des kleinen Datensatzes keine Varianzanalyse (ANOVA) durchgeführt, die Unterschiede zwischen den Turbulenzstufen erscheinen jedoch auch bei diesem Pigment als gering.

### 3.5.4 Toxine

Bei *Alexandrium fundyense* bildeten die Gonyautoxine 2 und 3 (GTX) gegenüber dem Saxitoxin (STX) mit rund 85 % den Hauptanteil der quantifizierten PSP-Toxine.

In der Kontrolle stieg der GTX-Gehalt (Abb. 23 a) bis zum 2. Tag auf ein Maximum von 18 pg pro Zelle an. Im weiteren Verlauf nahm der Gehalt bis zum 4. Tag wieder leicht, bis zum 6. Tag steil auf 4 pg ab. Die Abweichungen der Turbulenzstufen I-IV zur Kontrolle (Abb. 23 a) betragen während der 4-tägigen Phase des Zellzuwachses stets weniger als 12 pg (relativ <30%). Am 6. und 8. Tag des Experimentes überschritten die GTX-Gehalte der Stufe IV die der Kontrolle um rund das 10-Fache (+31,5 pg bzw. +35,7 pg), die der Stufe III um das 5- bis 6-Fache (+13,3 pg bzw. +23,3 pg). An diesen Tagen fanden in den Stufen I-IV bereits keine Zellzuwächse mehr statt (Abb. 20).

Der Verlauf des STX-Gehaltes (Abb. 23 b) in der Kontrolle spiegelte den des GTX mehr oder weniger auf niedrigerem Niveau wieder. Das Maximum wurde mit 2,5 pg ebenfalls am 2. Tag erreicht. Am 6. und 8. Tag überschritt der STX-Gehalt in der Stufe IV den der Kontrolle um



das 7- bzw. 4-Fache (+10,4 pg bzw. +5,7 pg. Die Stufe III erreichte an diesen Tagen den 5- bzw. 4-fachen Wert der Kontrolle (+4,9 pg bzw. +3,3 pg).

Weiterhin wurden die gemittelten Toxinwerte von *A. fundyense* während der Phase des Zellzuwachses untersucht, bei der in allen Turbulenzstufen die Zelldichte eher linear als exponentiell anstieg (Werte vom 2. und 4. Tag, Verdopplung des Datensatzes; Abb. 24). Dabei konnten im GTX-Gehalt in den Zellen keine signifikanten Unterschiede festgestellt werden (ANOVA,  $n = 19$ ,  $df = 4$ ,  $p = 0,879$  bzw.  $0,985$ ; Abb. 24 a).

Hingegen ergaben sich beim STX signifikante Unterschiede (ANOVA,  $n = 19$ ,  $df = 4$ ,  $p = 0,000$ ; Abb. 24 a) mit folgender Relation zwischen den Turbulenzstufen:

$$0 < I < II < III < IV$$

*Post hoc* konnte nachgewiesen werden, dass der STX-Gehalt der Kontrolle signifikant niedriger war als der der Stufen III und IV (Tukey,  $p = 0,008$  bzw.  $0,000$ ). In den der Stufen I und II war der Gehalt dieses Toxins ebenfalls signifikant gegenüber dem der Stufe IV

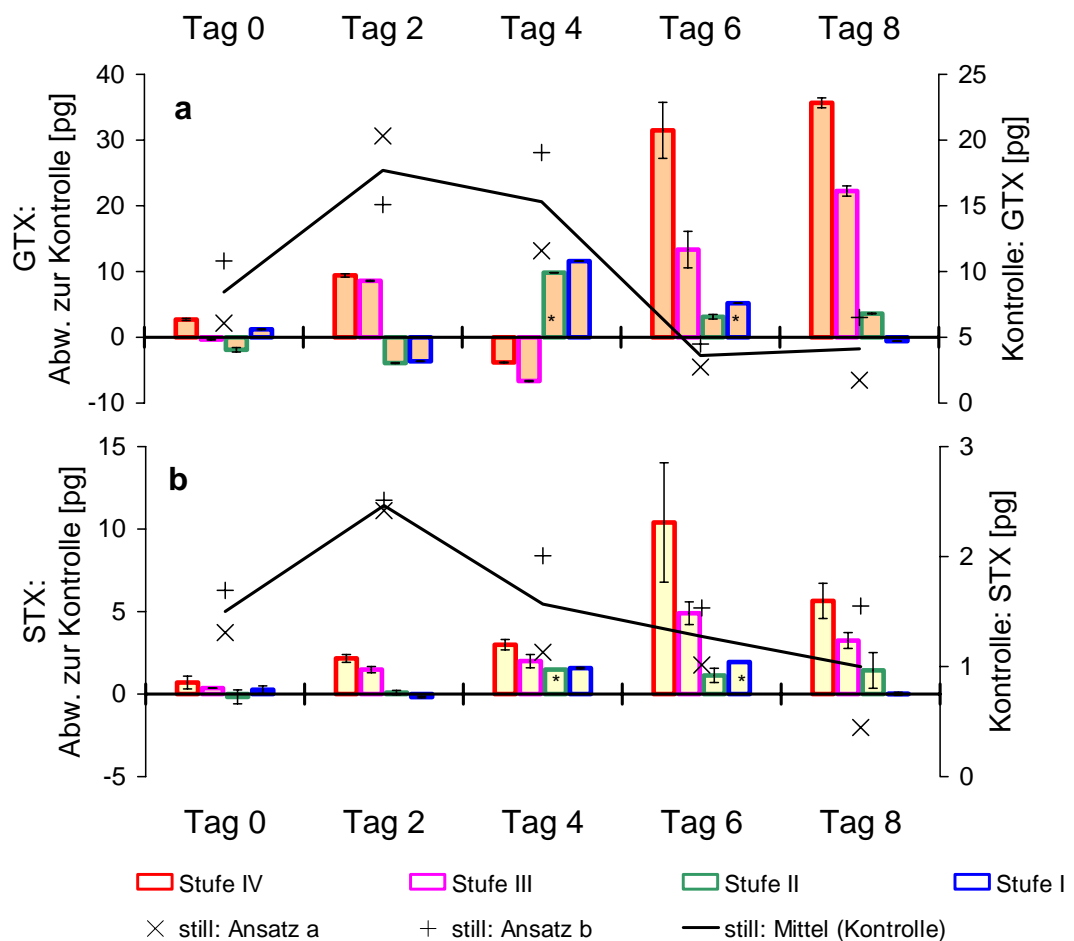


Abbildung 23

Zellulärer Toxingehalt von *Alexandrium fundyense* bei unterschiedlichen Intensitäten kleinskaliger Turbulenz

**a:** Gonyautoxin pro Zelle; **b:** Saxitoxin pro Zelle. (Ordinaten untersch. skaliert.)

**linke Ordinate** (Säulen): Abweichung zum Toxingehalt der Kontrolle.

Die Fehlerindikatoren bezeichnen die Spannweite zwischen den Parallelen. Mit einem Sternchen (\*) markierte Werte beruhen auf einer Einzelmessung.

**rechte Ordinate** (Linie und Punkte): Verlauf des Toxingehaltes der Kontrolle.

erniedrigt (Tukey,  $p = 0,004$  bzw.  $0,008$ ). Demnach wurde während der Phase des Zellzuwachses der STX-Gehalt durch den Einfluss der Turbulenz erhöht (Abb. 24). Das Saxitoxin trägt jedoch nur bis zu maximal 20 % zum Gesamt-Toxingehalt von GTX und STX bei.

Da in Abbildung 23 am 6. und 8. Tag die stark erhöhten Toxingehalte der beiden höchsten Turbulenzstufen gegenüber der Kontrolle herausstachen, wurde auch für die Toxingehalte an diesen Tagen ein Mittelwert gebildet (Abb. 24 b). Sie repräsentieren die Toxingehalte während der Phase der Stagnation und des Zusammenbruchs der Zelldichte. In diesem Zeitraum, indem lediglich noch die Zelldichte in der Kontrolle leicht anstieg, wurden starke Unterschiede des zellulären Toxingehaltes zwischen den Turbulenzstufen mit folgender Relation deutlich:

$$0 < I < II < III < IV$$

Diese Relation mit zunehmendem Toxingehalt bei zunehmender Turbulenzintensität gilt sowohl für den GTX- als auch für den STX-Gehalt. Innerhalb dieser Relation konnten signifikante Unterschiede zwischen einzelnen Turbulenzstufen festgestellt werden (ANOVA,  $n = 19$ ,  $df = 4$ , GTX:  $p = 0,000$ , STX:  $p = 0,002$ ; Abb. 24 b).

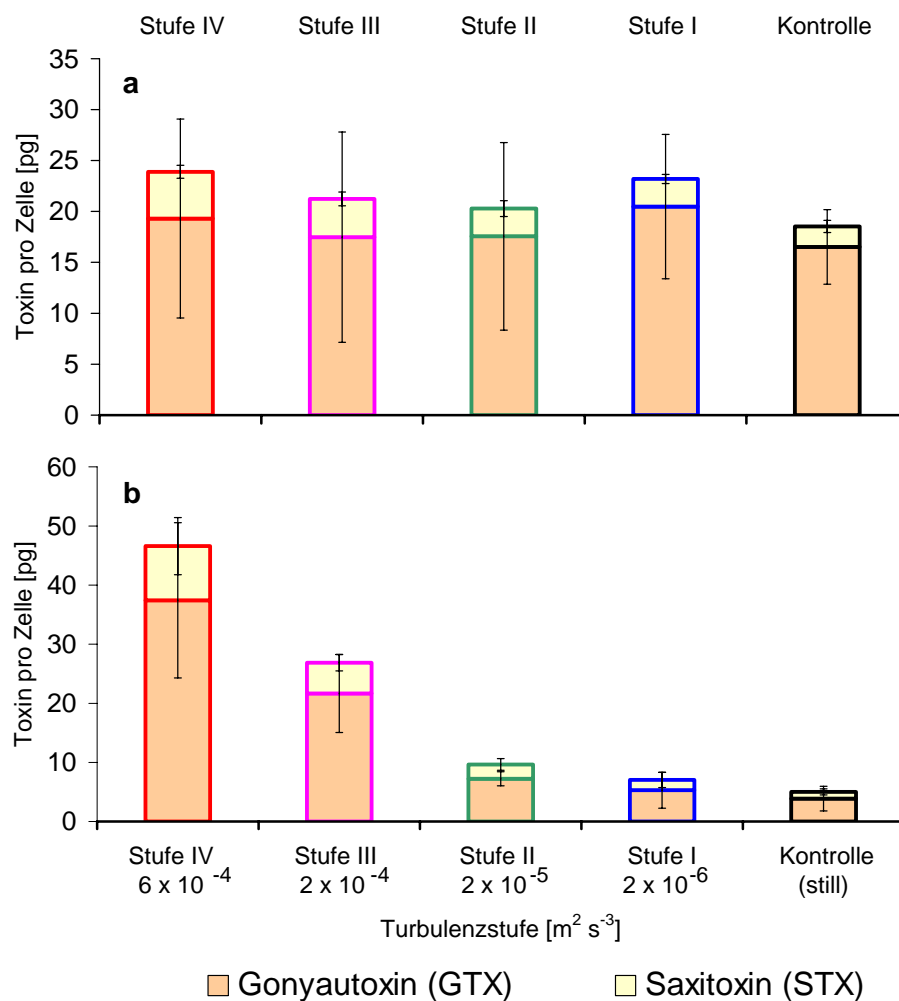


Abbildung 24

Mittlere Toxingehalte während verschiedener Kulturphasen von *Alexandrium fundyense* bei unterschiedlichen Intensitäten kleinskaliger Turbulenz (Fehlerbalken: SD)

a: Phase des Zellzuwachses (Werte vom 2. bis 4. Tag gemittelt)

b: Stagnations- und Absterbephase (Werte vom 6. bis 8. Tag gemittelt)

In den *Post-hoc*-Tests konnten eine Reihe dieser Signifikanzen zwischen Paaren einzelner Turbulenzstufen nachgewiesen werden. (Tukey, GTX:  $0 < \text{III}$ ,  $p = 0,021$ ;  $0 < \text{IV}$ ,  $p = 0,000$ ;  $\text{I} < \text{IV}$ ,  $p = 0,000$ ;  $\text{II} < \text{IV}$ ,  $p = 0,000$ ;  $\text{III} < \text{IV}$ ,  $p = 0,044$ . Tukey, STX:  $0 < \text{IV}$ ,  $p = 0,003$ ;  $\text{I} < \text{IV}$ ,  $p = 0,010$ ;  $\text{II} < \text{IV}$ ,  $p = 0,011$ .)

In der Zusammenfassung: Im Experiment mit *A. fundyense* bildete GTX gegenüber STX die Hauptkomponente der untersuchten PSP-Toxine. Während der 4-tägigen Phase des Zellwachstums konnte lediglich auf den zellulären Gehalt von STX ein Einfluss der Turbulenz nachgewiesen werden. Der STX-Gehalt in den Zellen war in der Kontrolle und den beiden niedrigsten Turbulenzstufen gegenüber dem in den beiden höchsten Stufen signifikant erniedrigt. Während der Phase der Stagnation und des Zusammenbruchs der Kultur ließ sich ein klarer Trend zu einem zunehmendem Toxingehalt mit steigender Turbulenzintensität erkennen. Dieser Trend bestand sowohl beim GTX als auch beim STX.

### 3.6 Experiment mit *Alexandrium tamarens*

Das Experiment wurde nach viertägiger Vorkultur (je 200 ml Inokulum, 11 Ansätze) über einen Zeitraum von 12 Tagen vom 30.04. bis 12.05. 2004 mit zweitägigen Messintervallen in insgesamt 10 Ansätzen durchgeführt (cf. Kapitel 2.4).

#### 3.6.1 Wachstum (Abb. 25)

Zum Beginn des Experimentes mit *Alexandrium tamarens* („Tag 0“) betrug die Zelldichte im Schnitt  $500 \text{ ml}^{-1}$  ( $\pm 5\%$ ). Zwischen den Nettowachstumsraten der Parallelansätze gab es keine statistisch signifikanten Unterschiede (Tab. 21).

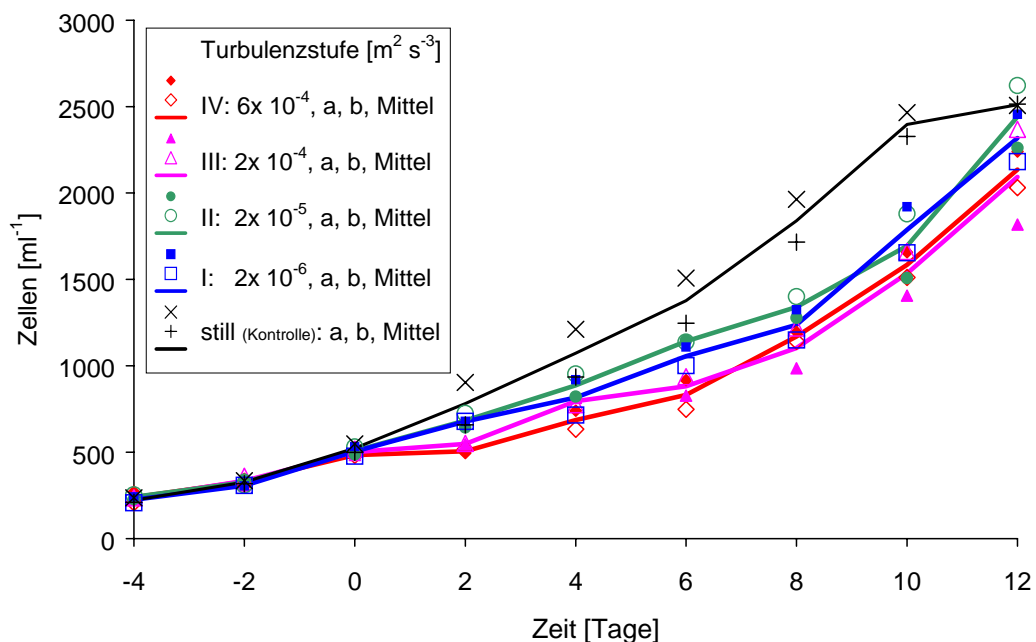


Abbildung 25

Wachstum von *Alexandrium tamarens* bei unterschiedlichen Intensitäten kleinskaliger Turbulenz

Zeitlicher Verlauf der Zelldichte. Der „Tag 0“ bezeichnet den Beginn des Turbulenzexperimentes. (Ordinate schneidet Abszisse nicht bei Null.)

Auffällig während des ersten Messintervalls des Experimentes war eine Aufspaltung der Wachstumsverläufe. Die Zelldichten der beiden höchsten Turbulenzstufen IV und III stagnierten mehr oder weniger bis zum 2. Tag, während in den Stufen I und II, sowie insbesondere in der Kontrolle, ein deutlicher Anstieg der Zelldichte zu verzeichnen war. Die Nettowachstumsraten für dieses Messintervall ließen sich jedoch aufgrund der zu geringen Anzahl an Datenpunkten nicht mit der in dieser Arbeit verwendeten statistischen Methode vergleichen.

Tabelle 20

**Wachstumsparameter von *Alexandrium tamarens* bei unterschiedlichen Turbulenzintensitäten**

**p:** Wahrscheinlichkeit der 0-Hypothese: „Es bestehen keine signifikanten Unterschiede zwischen den Steigungen der Regressionsgeraden durch die ln-transformierten Parallelansätze (a, b).“ Signifikanzniveau: 0,05; **t:** t-Wert; Freiheitsgrad im Zähler: 1; **df:** Freiheitsgrade im Nenner.

**n:** Anzahl der Datenpunkte für die lineare Regression; **r:** Steigung der Regressionsgeraden (Einheit:  $d^{-1}$ , entspricht der Nettowachstumsrate); **b:** Achsenabschnitt der Regressionsgeraden; **R<sup>2</sup>:** Bestimmtheitsmaß der Regressionsgeraden.

Zeitraum	p	t	df	n	r	b	R <sup>2</sup>
<b>Turb'stufe IV</b> ( $6 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$ )							
Tage	a, b						
0 bis 4	0,59840	0,62015	2	6	0,087	6,139	0,770
0 bis 6	0,22736	1,42472	4	8	0,093	6,121	0,879
0 bis 8	0,51523	0,69129	6	10	0,113	6,082	0,927
0 bis 10	0,56863	0,59446	8	12	0,124	6,052	0,952
0 bis 12	0,58494	0,56436	10	14	0,131	6,030	0,967
<b>Turb'stufe III</b> ( $2 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$ )							
Tage	a, b						
0 bis 4	0,66632	0,50058	2	6	0,116	6,168	0,878
0 bis 6	0,85852	0,19005	4	8	0,103	6,185	0,911
0 bis 8	0,32201	1,07907	6	10	0,102	6,187	0,929
0 bis 10	0,23511	1,28390	8	12	0,111	6,164	0,949
0 bis 12	0,11030	1,75214	10	14	0,119	6,138	0,955
<b>Turb'stufe II</b> ( $2 \times 10^{-5} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$ )							
Tage	a, b						
0 bis 4	0,17059	2,09967	2	6	0,139	6,236	0,933
0 bis 6	0,36269	1,02647	4	8	0,135	6,242	0,970
0 bis 8	0,65623	0,46811	6	10	0,123	6,266	0,969
0 bis 10	0,56274	0,60374	8	12	0,118	6,278	0,967
0 bis 12	0,69753	0,50137	10	14	0,124	6,259	0,975
<b>Turb'stufe I</b> ( $2 \times 10^{-6} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$ )							
Tage	a, b						
0 bis 4	0,51355	0,78738	2	6	0,119	6,242	0,841
0 bis 6	0,64212	0,50188	4	8	0,120	6,241	0,923
0 bis 8	0,59854	0,55565	6	10	0,112	6,257	0,940
0 bis 10	0,58407	0,57040	8	12	0,120	6,236	0,959
0 bis 12	0,68596	0,41634	10	14	0,126	6,216	0,968
<b>Turb'stufe 0</b> (Kontrollen)							
Tage	a, b						
0 bis 4	0,32230	1,30335	2	6	0,178	6,271	0,849
0 bis 6	0,64232	0,50157	4	8	0,161	6,293	0,900
0 bis 8	0,89452	0,13831	6	10	0,154	6,306	0,937
0 bis 10	0,35372	0,98447	8	12	0,150	6,319	0,959
0 bis 12	0,29388	1,10782	10	14	0,134	6,370	0,948

Bis zum 10. Tag des Experimentes lagen die Zelldichten der Kontrolle höher als die aller anderen Turbulenzstufen. Signifikante Unterschiede ergaben sich dabei bis zum 6. Tag zu den Stufen III und IV, bis zum 8. Tag zu den Stufen I, III und IV und bis zum 10. Tag zu den

Stufen I, II und III (Tab. 21). Während der letzten beiden Tage glichen sich die Zelldichten wieder an. Über die gesamten 12 Tage des Experimentes gesehen, ergaben sich keine signifikanten Unterschiede zwischen den Turbulenzstufen. Die Nettowachstumsraten lagen über diesen Zeitraum im Bereich von 0,12 bis 0,13 d<sup>-1</sup>, die dazugehörigen Bestimmtheitsmaße im Bereich von 0,95 bis 0,98 (Tab. 20). Ein sukzessiver Rückgang der Nettowachstumsraten mit fortschreitender Dauer des Experimentes, wie er in den fünf voran beschriebenen Experimenten auftrat, ergab sich bei *A. tamarense* lediglich in der Kontrolle. Für die weiteren Untersuchungen wurde das gesamte Experiment bis zum 12. Tag als exponentielle Wachstumsphase mit hohem Bestimmtheitsmaß festgelegt (cf. Kapitel 2.7).

**Tabelle 21**

**Untersuchung auf signifikante Unterschiede zwischen den Nettowachstumsraten von *Alexandrium tamarense* bei den unterschiedlichen Turbulenzintensitäten**

**p:** Wahrscheinlichkeit der 0-Hypothese: „Es bestehen keine signifikanten Unterschiede zwischen den Steigungen der Regressionsgeraden der fünf Turbulenzstufen.“ (Kursivsetzung hebt signifikante Unterschiede hervor.)  
**Signifikanzniveau:** 0,05. **F:** F-Wert; **df<sub>z</sub>:** Freiheitsgrade im Zähler; **df<sub>N</sub>:** Freiheitsgrade im Nenner; **n:** Anzahl der Datenpunkte.

Zeitraum	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>df<sub>z</sub></i>	<i>df<sub>N</sub></i>	<i>n</i>	Post-hoc-Vergleiche
Tage	0, I, II, III, IV					signifikante Relationen ( <i>p</i> -Wert in Klammern)
0 bis 4	0,20314	1,64105	4	20	30	-
0 bis 6	0,04230	2,82339	4	30	40	III < 0 (0,04479), IV < 0 (0,03270)
0 bis 8	0,01640	3,44658	4	40	50	I < 0 (0,02495), III < 0 (0,00826), IV < 0 (0,03629)
0 bis 10	0,02223	3,13901	4	50	60	I < 0 (0,02741), II < 0 (0,01625), III < 0 (0,00662)
0 bis 12	0,57793	0,72560	4	60	70	-

Im Verlauf des Experimentes mit *A. tamarense* waren genau wie in den Experimenten mit den anderen beiden *Alexandrium*-Arten, am Boden der Experimentalgefäße geringe Mengen von Zellbestandteilen zu erkennen. Sie bestanden zu einem großen Teil aus leeren Zellhüllen, wurden jedoch nicht quantifiziert. Nach Augenschein schienen sich bei höherer Turbulenzintensität größere Mengen abzulagern. Das vorsichtige Umrühren der Kulturen vor den Probenahmen brachte diese Zellbestandteile kurzzeitig wieder in Suspension (cf. Kapitel 2.5.1).

Zusammenfassend: Es wurde bereits während der ersten beiden Tage des Experimentes ein hemmender Effekt der Turbulenz auf das Wachstum von *A. tamarense* deutlich. Über 10 Tage wuchsen die Zellen in der Kontrolle besser als in den vier Stufen, in denen Turbulenz generiert wurde. Nach 10 Tagen näherten sich die Zelldichten und Nettowachstumsraten einander wieder an.

### 3.6.2 Zellgröße (Tab. 22)

Um den zeitlichen Verlauf in der Entwicklung der Zellgröße von *Alexandrium tamarense* untersuchen zu können, wurde während des Experimentes dreimal (4., 8. und 12. Tag) der Durchmesser der Zellen bestimmt (*n* = 50). Dazu wurden alle 10 Ansätze ausgewertet.

Zwischen den Parallelansätzen der einzelnen Turbulenzstufen bestanden am 4. Tag und 8. Tag keine signifikanten Unterschiede (*t*-Test). Bei der Zellvermessung am 12. Tag des Experimentes unterschieden sich in der Turbulenzstufe III die Zelldurchmesser der beiden Parallelen signifikant voneinander (*t*-Test, *p* = 0,020). Deshalb wurden sie für diesen Zeitpunkt in der anschließenden Varianzanalyse getrennt behandelt (cf. Kapitel 2.8).

**Tabelle 22****Zellvermessung und berechnetes Volumen von *Alexandrium tamarens***

Ermittelt an drei unterschiedlichen Tagen des Experimentes, approximative Form: Kugel, Vergrößerung: 630x (Öl-Immersion),  $n = 100$  (IIIa und IIIb am Tag 12:  $n = 50$ ).

Turb'stufe	Durchmesser		Volumen	
	[ $\mu\text{m}$ ]	CV	[ $\mu\text{m}^3$ ]	CV
<b>Tag 4</b>				
IV	<b>31,9</b>	$\pm 19\%$	<b>18865</b>	$\pm 58\%$
III	<b>31,3</b>	$\pm 16\%$	<b>17248</b>	$\pm 50\%$
II	<b>30,2</b>	$\pm 16\%$	<b>15521</b>	$\pm 49\%$
I	<b>30,3</b>	$\pm 16\%$	<b>15589</b>	$\pm 49\%$
0 (Kontrolle)	<b>31,4</b>	$\pm 17\%$	<b>17599</b>	$\pm 52\%$
<b>Tag 8</b>				
IV	<b>31,6</b>	$\pm 13\%$	<b>17276</b>	$\pm 38\%$
III	<b>31,8</b>	$\pm 18\%$	<b>18519</b>	$\pm 56\%$
II	<b>31,0</b>	$\pm 18\%$	<b>16057</b>	$\pm 54\%$
I	<b>28,5</b>	$\pm 16\%$	<b>13022</b>	$\pm 51\%$
0 (Kontrolle)	<b>29,3</b>	$\pm 15\%$	<b>14191</b>	$\pm 53\%$
<b>Tag 12</b>				
IV	<b>32,4</b>	$\pm 17\%$	<b>19249</b>	$\pm 51\%$
IIIa	<b>32,8</b>	$\pm 16\%$	<b>19791</b>	$\pm 49\%$
IIIb	<b>30,3</b>	$\pm 17\%$	<b>15737</b>	$\pm 41\%$
II	<b>29,4</b>	$\pm 16\%$	<b>14463</b>	$\pm 59\%$
I	<b>30,5</b>	$\pm 14\%$	<b>15803</b>	$\pm 45\%$
0 (Kontrolle)	<b>30,2</b>	$\pm 16\%$	<b>15656</b>	$\pm 55\%$

Am 4. Tag (Tab. 22) galt für die Zellgrößen der Turbulenzstufen hinsichtlich des Zelldurchmesser und des daraus berechneten Zellvolumens folgende Beziehung:

$$\text{II} < \text{I} < \text{III} < \text{0} < \text{IV} .$$

Jedoch konnten innerhalb dieser Beziehung keine signifikanten Unterschiede zwischen den Zellgrößen der Turbulenzstufen nachgewiesen werden ( $n = 500$ ,  $p = 0,069$ ). Die Zelldurchmesser lagen im Bereich von 30,2 bis 31,9  $\mu\text{m}$  ( $\pm 16\%$  bzw.  $\pm 19\%$ ), die Zellvolumina im Bereich von 15 521 bis 18 865  $\mu\text{m}^3$  ( $\pm 49\%$  bzw.  $\pm 58\%$ ).

Am 8. Tag (Tab. 22) galt für den Zelldurchmesser und das Zellvolumen der Turbulenzstufen folgende Beziehung:

$$\text{I} < \text{0} < \text{II} < \text{IV} < \text{III} .$$

Für die Zelldurchmesser ergaben sich signifikante Unterschiede zwischen den fünf Stufen (ANOVA,  $n = 500$ ,  $df = 4$ ,  $p = 0,000$ ). Der *Post-hoc*-Vergleich konnte mehrere signifikante Relation zwischen jeweils zwei Stufen nachweisen, wobei stets die Stufe mit niedrigerer Turbulenzintensität den kleineren Zelldurchmesser aufwies (Tukey,  $n = 500$ :  $0 < \text{III}$ ,  $p = 0,002$ ;  $0 < \text{III}$ ,  $p = 0,010$ ;  $\text{I} < \text{II}$ ,  $p = 0,046$ ;  $\text{I} < \text{III}$  und  $\text{I} < \text{IV}$ , jeweils  $p = 0,000$ ).

Am Tag 12 (Tab. 22), für den die Parallelen der Turbulenzstufe III getrennt untersucht wurden, ergab sich für Zelldurchmesser und Zellvolumen der Turbulenzstufen folgende Beziehung:

$$II < 0 < IIIa < I < IV < IIIb$$

Die für die Zelldurchmesser durchgeführte Varianzanalyse an diesem Tag ergab signifikante Unterschiede zwischen den Turbulenzstufen (ANOVA,  $n = 500$ ,  $df = 5$ ,  $p = 0,000$ ). *Post-hoc* konnten diese zwischen einer Reihe von Stufenpaaren nachgewiesen werden, wobei wiederum die Stufe mit der niedrigeren Turbulenzintensität den kleineren Zelldurchmesser aufwies (Tukey,  $n = 500$ :  $0 < IV$ ,  $p = 0,029$ ;  $0 < IIIb$ ,  $p = 0,034$ ;  $II < IV$ ,  $p = 0,000$ ;  $II < IIIb$ ,  $p = 0,001$ ).

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass im Experiment mit *A. tamarense* der Zelldurchmesser am 4. Tag keiner Beeinflussung durch die Turbulenz unterlag. Am 8. und 12. Tag des Experimentes zeigten sich eine Reihe signifikante Unterschiede zwischen den Zellgrößen der einzelnen Turbulenzstufen. Tendenziell waren an diesen Tagen die Zellgrößen in der Stillkontrolle und in den Stufen mit den beiden niedrigsten Turbulenzintensitäten (I und II) geringer als in den Stufen mit den beiden höchsten Turbulenzintensitäten (III und IV). Jedoch ergaben sich bei der Zellvermessung am letzten Tag des Experimentes (12. Tag) ebenfalls signifikante Unterschiede des Zelldurchmessers zwischen den beiden Parallelansätzen einer Turbulenzstufe (III).

### 3.6.3 Pigmente

Bei *Alexandrium tamarense* stieg in der Kontrolle der Gehalt von Chlorophyll *a* (Abb. 26 a) im ersten Messintervall von 16 pg auf 28 pg pro Zelle an. Obwohl der weitere Anstieg bis zum 12. Tag nur noch gering ausfiel, stieg der Gehalt an Chlorophyll *a* über den gesamten Zeitraum des Experimentes um mehr als das Doppelte an. Die Werte für das Chlorophyll *a* in den übrigen Turbulenzstufen wichen während des Experimentes nicht mehr als 30 % von den Werten der Kontrolle ab.

Der Peridiningehalt (Abb. 26 b) der Kontrolle erreichte am 8. Tag mit 0,7 pg pro Zelle ein Maximum. Die Werte der anderen Turbulenzstufen streuten stark um den Verlauf der Kontrolle. Qualitativ nachgewiesenes Peridinin, das jedoch in zu geringen Konzentrationen vorlag, um quantitativ erfasst zu werden, wurde der Wert  $0,03 \mu\text{g l}^{-1}$  zugewiesen (halbe Nachweisgrenze von Chlorophyll *a*, cf. Kapitel 4.6.1). Chlorophyll *c* und Diadinoxanthin konnten ebenfalls in allen Turbulenzstufen qualitativ nachgewiesen werden. Da die Quantifizierung jedoch nur in wenigen Proben gelang, wurde auf eine Darstellung der Werte verzichtet.

Da sich im zeitlichen Verlauf kein klarer Turbulenzeinfluss auf die untersuchten Pigmentgehalte nachweisen ließ, wurden zur weiteren Analyse für die einzelnen Turbulenzstufen zeitliche Mittel gebildet, die die während der 12-tägigen exponentiellen Wachstumsphase unter Turbulenzeinfluss gemessenen Pigmentdaten repräsentieren (4., 8. und 12. Tag, Verdreifachung des Datensatzes; cf. Kapitel 3.3.5; Abb. 27). Jedoch konnte auch auf diese Weise kein Turbulenzeinfluss nachgewiesen werden, weder auf den Gehalt von Chlorophyll *a* noch auf den von Peridinin (ANOVA,  $n = 30$ ,  $df = 4$ ,  $p = 0,092$  bzw.  $0,380$ ).

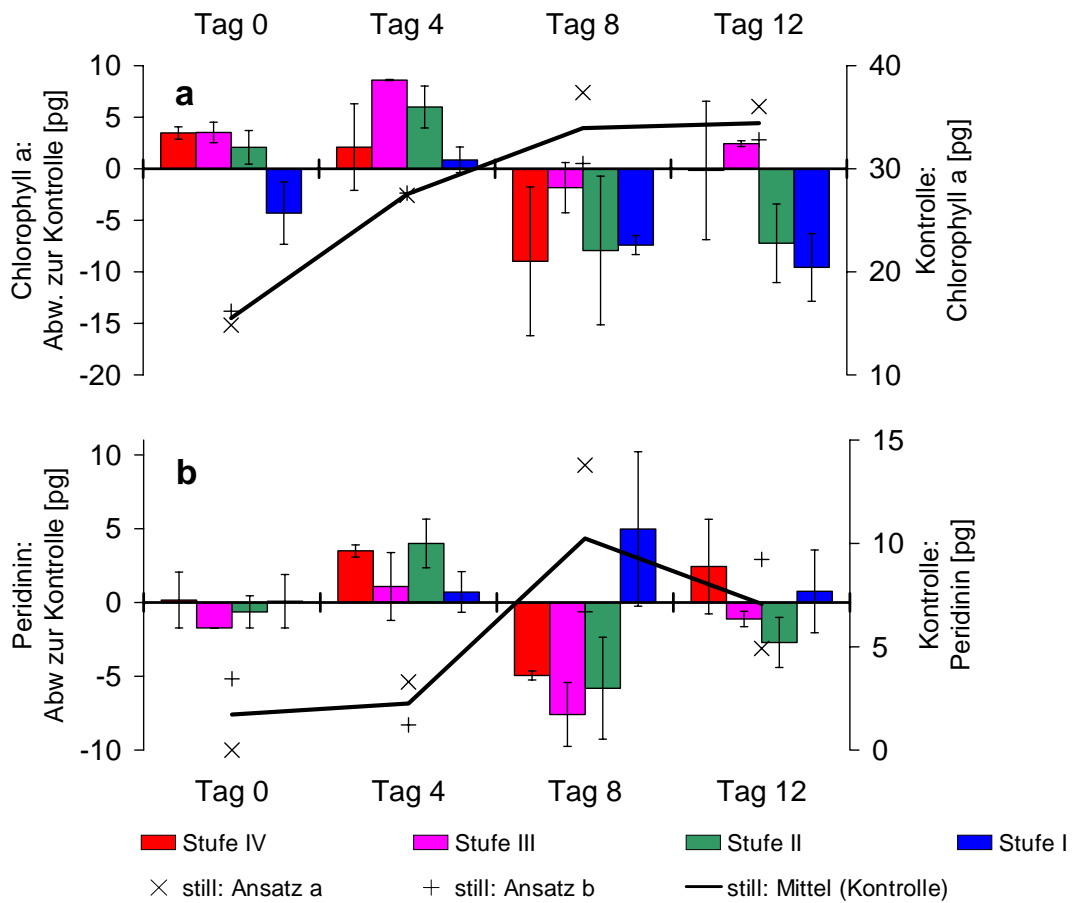


Abbildung 26

Pigmentgehalt von *Alexandrium tamarense* bei unterschiedlichen Intensitäten kleinskaliger Turbulenz

**a:** Chlorophyll a pro Zelle; **b:** Peridinin pro Zelle. (Ordinaten untersch. skaliert.)  
**linke Ordinate** (Säulen): Abweichung zum Pigmentgehalt der Kontrolle. Die Fehlerindikatoren bezeichnen die Spannweite zwischen den Parallelen.  
**rechte Ordinate** (Linie, Punkte): Verlauf des Pigmentgehaltes in der Kontrolle.

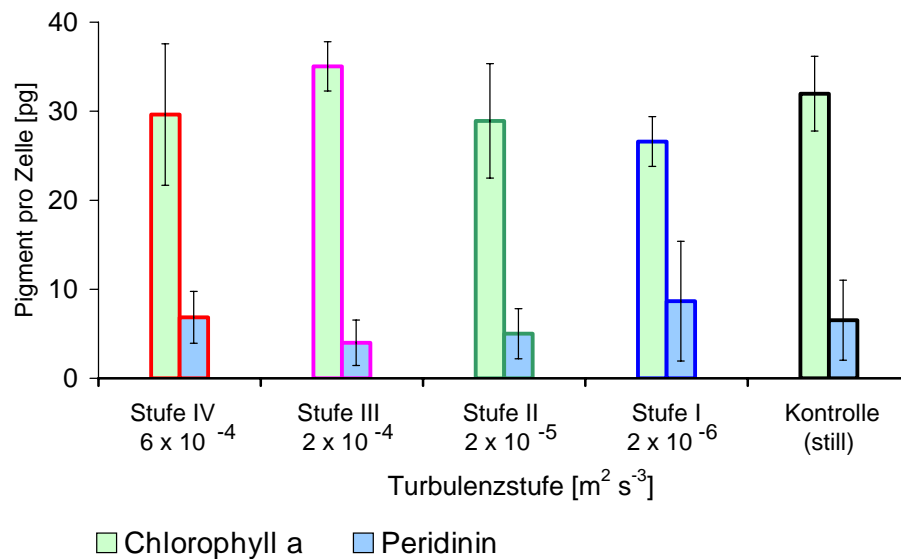


Abbildung 27

Mittlerer Pigmentgehalt von *Alexandrium tamarense* während der exponentiellen Wachstumsphase bei unterschiedlichen Intensitäten kleinskaliger Turbulenz  
 (Werte vom 4. bis 12. Tag gemittelt; Fehlerbalken: SD).



### 3.6.4 Toxine

Im Gegensatz zu den anderen beiden untersuchten *Alexandrium*-Arten (Kapitel 3.4.4 und 3.5.4) überwog bei *A. tamarense* mit rund 74% das Saxitoxin (STX) gegenüber den Gonyautoxinen 2 und 3 (GTX).

In der Kontrolle verlief der GTX-Gehalt (Abb. 28 a) der Zellen zickzackförmig zwischen 9 und 12 bzw. 14 pg. Dabei lag der zelluläre GTX-Gehalt in dieser Stufe ohne Turbulenzerzeugung häufig um mehrere Pikogramm höher (maximal 9 pg) als die entsprechenden Toxingehalte in den Stufen I bis IV. In den Fällen, in denen der GTX-Gehalt der Kontrolle gegenüber den Stufen mit Turbulenzerzeugung niedriger war, betrug die Abweichung nicht mehr als 1 pg.

Der STX-Gehalt (Abb. 28 b) in den Zellen von *A. tamarense* lag in der Kontrolle bereits zu Beginn des Experimentes („Tag 0“), bevor in den Turbulenzstufen I-IV mit der Turbulenzerzeugung begonnen wurde, höher als in den Zellen dieser Stufen. Im Verlauf des Experi-

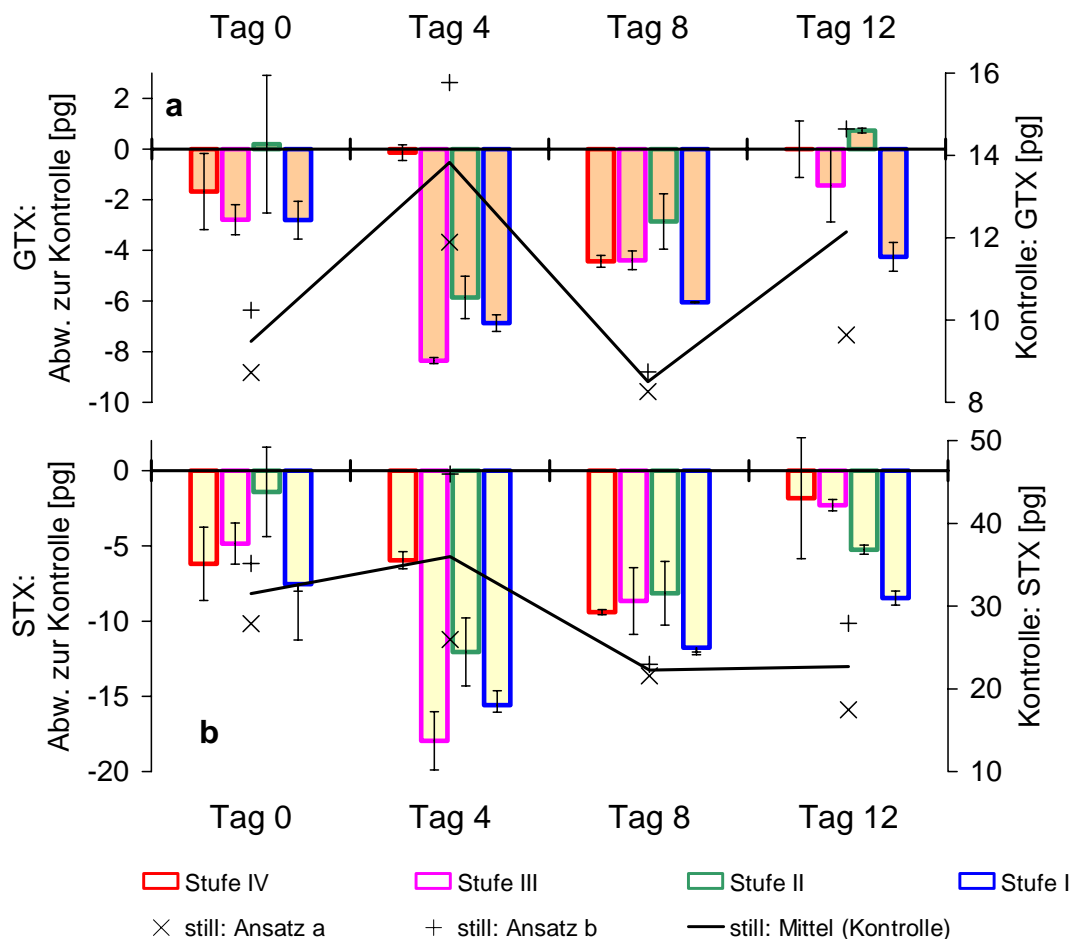


Abbildung 28

Zellulärer Toxingehalt von *Alexandrium tamarense* bei unterschiedlichen Intensitäten kleinskaliger Turbulenz

**a:** Gonyautoxin pro Zelle; **b:** Saxitoxin pro Zelle. (Ordinaten untersch. skaliert.)  
**linke Ordinate** (Säulen): Abweichung zum Toxingehalt der Kontrolle.

Die Fehlerindikatoren bezeichnen die Spannweite zwischen den Parallelen.  
**rechte Ordinate** (Linie, Punkte): Verlauf des Toxingehaltes in der Kontrolle.

menten bewegten sich die STX-Werte in der Kontrolle im Bereich von 22 bis 36 pg und lagen stets höher als die in den Stufen I-IV (maximal 17 pg). Die Unterschiede im zellulären STX-Gehalt in den Stufen I-IV wiesen im Verhältnis zu denen der Kontrolle keine einheitliche Rangfolge auf.

Es wurde jeweils für den GTX- und STX-Gehalt ein zeitliches Mittel aus den während der 12-tägigen exponentiellen Wachstumsphase unter Turbulenzeinfluss gemessenen Werten gebildet (Toxinmessungen am 4., 8. und 12. Tag, Verdreifachung des Datensatzes; cf. Kapitel 3.4.4; Abb. 29 a). Folgende Reihenfolge ergab sich sowohl beim zellulären GTX- als auch beim STX-Gehalt:

Stufe I < Stufe III < Stufe II < Stufe IV < Stufe 0 .

Während der exponentiellen Wachstumsphase konnten jedoch beim GTX keine signifikanten Unterschiede zwischen den Turbulenzstufen festgestellt werden (ANOVA,  $n = 30$ ,  $df = 4$ ,  $p = 0,056$ ). GTX bildete rund ein Drittel des Gesamtgehaltes, der in den Zellen quantifizierten Toxine. Signifikante Unterschiede ergaben sich hingegen für den STX-Gehalt (ANOVA,  $n = 30$ ,  $df = 4$ ,  $p = 0,046$ ), wobei der Gehalt der Stufe I jeweils signifikant gegenüber dem der Kontrolle erniedrigt war (*post-hoc* Tukey,  $n = 30$ ,  $p = 0,035$ ).

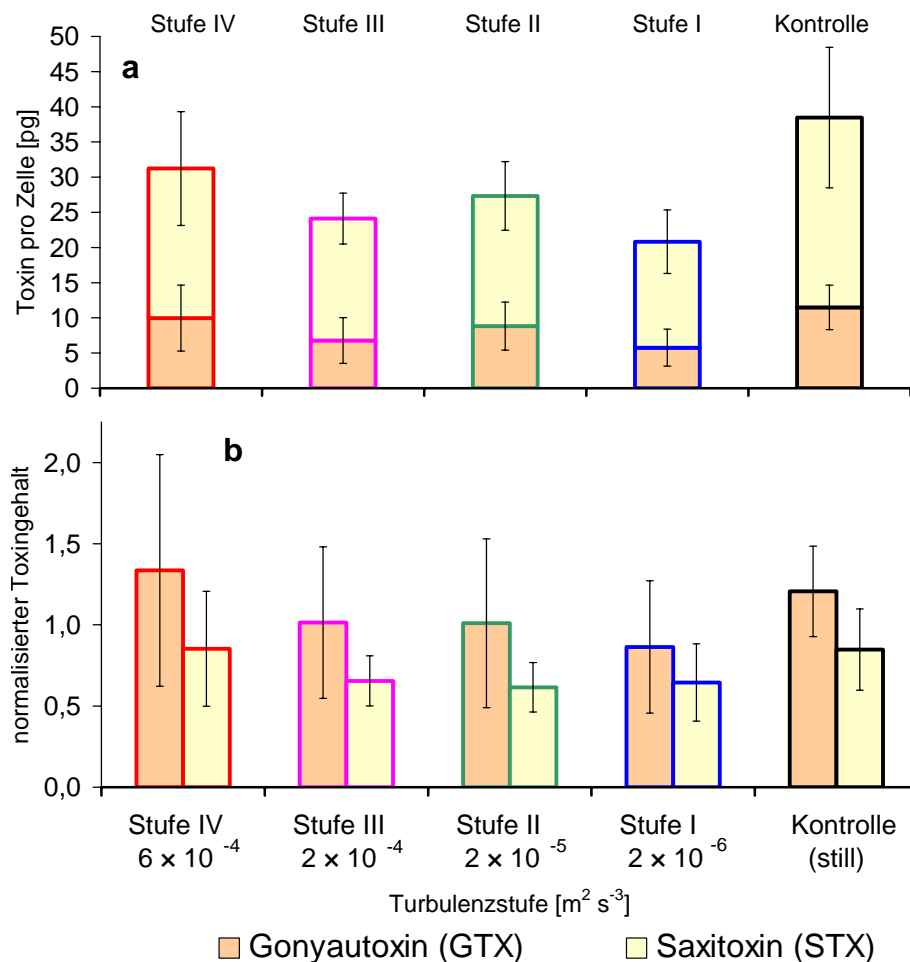


Abbildung 29

Mittlerer Toxingehalt von *Alexandrium tamarense* während der exponentiellen Wachstumsphase bei unterschiedlichen Intensitäten kleinskaliger Turbulenz (Werte vom 4. bis 12. Tag gemittelt; Fehlerbalken: SD) **a**: absolute Werte; **b**: auf „Tag 0“ normalisierte Werte.

Da in der Ausgangssituation am „Tag 0“ bereits die Toxinwerte mit einer Ausnahme (GTX, Stufe II) in der Kontrolle höher waren als die Werte der übrigen Stufen (Abb. 28), wurde zur weiteren Analyse des Turbulenzeinflusses mit den zellulären Toxingehalte von *A. tamarense* während der 12-tägigen exponentiellen Wachstumsphase eine Normalisierung durchgeführt (Abb. 29vb). Die GTX- und STX-Gehalte der einzelnen Turbulenzstufen, einschließlich der Kontrolle, wurden jeweils auf ihren Ausgangswert zu Beginn des Turbulenzexperimentes normalisiert. Das heißt, alle am „Tag 0“ sowie dem 4., 8. und 12. Tag in den einzelnen Ansätzen gemessenen Toxinwerte wurden durch ihren jeweiligen Ausgangswert am „Tag 0“ geteilt. Folglich besitzen die normalisierten Toxingehalte am „Tag 0“ alle den Wert „1“.

Im Gegensatz zu den nicht normalisierten Daten (Abb. 29 a) konnten anhand der auf diese Weise normalisierten Daten (Abb. 29 b) auch für zellulären STX-Gehalt keine signifikanten Unterschiede zwischen den Toxingehalten in den untersuchten Turbulenzstufen mehr festgestellt werden (ANOVA,  $n = 30$ ,  $df = 4$ , GTX,  $p = 0,258$ ; STX,  $p = 0,544$ ).

In der Zusammenfassung: Der beobachtete Effekt, dass leichte Turbulenzintensität von  $2 \times 10^{-6} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$  während der exponentiellen Wachstumsphase den Toxingehalt in den Zellen, insbesondere der des STX gegenüber der Kontrolle, erniedrigt, beruht vermutlich darauf, dass die Zellen bereits zu Beginn des Experimentes höhere Toxinwerte aufwiesen.

### 3.7 Misslungene Experimente

Neben den bereits beschriebenen Verlusten einzelner Ansätze während der Vorkultur (cf. Kapitel 2.4) ist es vorgekommen, dass sämtliche Ansätze der Vorkultur aus ungeklärten Umständen nicht „anwachsen“. Auf diese Weise sind erste bzw. Wiederholungsexperimente mit den untersuchten *Alexandrium*-Arten gescheitert (*A. minutum* im November und Dezember 2003, *A. fundyense* 2 mal im Januar 2004 und *A. tamarense* im Oktober und November 2003).

Das ursprüngliche Konzept dieser Arbeit sah ferner vor, das Artenspektrum der untersuchten Dinoflagellaten um eine Art der Gattung *Ceratium* zu erweitern, weil *Ceratium* mit seinen langen Zellfortsätzen deutlich größer als die anderen in dieser Arbeit untersuchten Arten ist. Außerdem sollte eine Hypothese von MARGALEF (1997a, b) überprüft werden, dass die besagten Fortsätze dieser Gattung „Turbulenzfühler“ darstellen. Die Arten *Ceratium horridum* (SAG2016) von der Algenkultursammlung Göttingen und *C. arietinum* von M. Hoppenrath (BAH, Helgoland) wurden wiederholt beschafft und ihre Kultivierung im FTZ versucht. Um die Kultur am FTZ zu ermöglichen, wurden verschiedene Bemühungen unternommen, um die Kulturbedingungen zu optimieren: Reduzierung der Temperatur von 18 auf 16 °C, Beschaffung küstenferneren Seewassers aus dem Seegebiet um Helgoland zur Herstellung des f/2-Mediums, „Aufsälzung“ des f/2-Mediums mit einer Meersalzmischung (Firma: Tropic Marin) auf 35 PSU, Erhöhung des pH-Wertes von 7,5 auf 8,2, Herstellung des f/2-Mediums, anstatt aus am FTZ hergestellten Stammlösungen der einzelnen Komponenten, aus einem f/2-Fertigkonzentrat (Firma: AlgaBoost), Aufrüsten des f/2-Mediums zu L1-Medium, Ersetzen der Experimentalgefäße aus Plexiglas mit eingeklebten Boden gegen Gefäße aus Duranglas. Die Bemühungen waren jedoch ohne Erfolg.

Vorversuche mit *Thalassiosira punctigera* ergaben, dass die Gridmaschine nicht für große Bacillariophyceen mit relativ hoher Dichte geeignet ist, da diese Organismen zwar z. T. in den Experimentalgefäßen gedeihen, sich jedoch selbst bei höheren Turbulenzintensitäten auf dem Boden der Experimentalgefäße absetzen. Vorversuche mit der kleinen Bacillariophycee

*T. pseudonana* waren viel versprechend, wurden aber nach Fokussierung der Fragestellungen dieser Arbeit auf Flagellaten nicht weiter verfolgt.

In der ursprünglichen Konzeption zu dieser Arbeit sollten weiterhin Konkurrenz-Experimente mit mehreren Arten durchgeführt werden. Dazu waren drei Experimente vorgesehen, angeimpft mit Phytoplankton natürlicher Artzusammensetzung von der Terminstation Büsum, je eines zur Zeit der Frühjahrsblüte, eines während einer ruhigen Sommersituation, nach der im Wattenmeer vor Büsum häufig auftretenden *Phaeocystis*-Blüte, und eines zur Zeit der Herbstblüte. Im Jahr 2003 wurden zwei Versuche vorgenommen, Experimente mit natürlicher Artzusammensetzung durchzuführen, der erste zur Zeit der Frühjahrsblüte (April), der zweite zur Zeit der Herbstblüte (Oktober). Beide mussten wegen starker Schleimbildung abgebrochen werden. Binnen weniger Tage lagerten sich an den Wänden aller Experimentalgefäße und an den Gittern hyaline Schleimschichten an. Die wenigen überlebenden Algen waren benthische oder bestenfalls tychopelagische pennate Diatomeen (*Pennales*).

Die Ermittlung weitere Parameter zur Untersuchung des Turbulenzeinflusses wurde getestet (extrazelluläre Polysaccharide, mit Flowcytometrie durchgeführte Zellzählung und Vitalkontrolle, optische Dichte, Trockenmasse, unterschiedliche PAM-Verfahren). Sie sind jedoch wegen der geringeren Bedeutung für die hier vorgestellten Arten, wegen methodischer Schwierigkeiten, oder aufgrund des zusätzlichen Zeitaufwandes bei den in dieser Arbeit vorgestellten Experimenten nicht erhoben worden.

### 3.8 Zusammenfassung der Ergebnisse

In Tabelle 23 werden die Ergebnisse aus den Turbulenz-Experimenten mit den sechs untersuchten Phytoflagellaten-Arten im Überblick dargestellt.

**Tabelle 23**  
**Übersicht über die Experimente und deren Ergebnisse**

Turbulenzexperimente mit vertikal oszillierenden Gittern an ausgewählten aktiv schwimmenden Phytoflagellaten. (Siehe Legende in Tab. 2, Seite 17.)

Klasse	Spezies	Turbulenz		Bereich [m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup> ]	Q	Dauer [d]	Wachstum			weitere Parameter	Bem	
		Stufe	Repl				Para	Hfk [d]	Exp [d]			MP
Prym	<i>Prymnesium parvum</i>	4+K	2	2x10 <sup>-3</sup> - 2x10 <sup>-7</sup>	B	18	Z "+"	1-3	8	4	G "±"	(1)
Crypto	<i>Pyrenomonas helgolandii</i>	4+K	2(3)	2x10 <sup>-3</sup> - 2x10 <sup>-7</sup>	B	12	Z "±"	2	4-6	3-4	G "±", Chl.a "±", C "±", N "±"	(2)
Dino	<i>Prorocentrum redfieldii</i>	4+K	2(1)	2x10 <sup>-3</sup> - 2x10 <sup>-7</sup>	B	8	Z "±"	2	6	4	G "±", M "+", P "+", C "±", N "±", Chl.a "±", Pigm "±"	(3)
Dino	<i>Alexandrium minutum</i>	4+K	2	6x10 <sup>-4</sup> - 2x10 <sup>-6</sup>	B	9	Z "±"	1	4	5	G "±", Chl.a "±", Pigm "±", Tox "±"	(4)
Dino	<i>Alexandrium fundyense</i>	4+K	2	6x10 <sup>-4</sup> - 2x10 <sup>-6</sup>	B	8	Z "±"	2	4	3	G "±", Chl.a "±", Pigm "±", Tox "±, +"	(5)
Dino	<i>Alexandrium tamarense</i>	4+K	2	6x10 <sup>-4</sup> - 2x10 <sup>-6</sup>	B	12	Z "-"	2	10	6	G "+", Chl.a "±", Pigm "±", Tox "±"	(6)

#### Bemerkungen

- (1) Z: Wachstumsfördernder Turbulenzeinfluss gegenüber der Kontrolle erst nach 8 Tagen evident, zwischen den Stufen mit Turbulenz-erzeugung keine deutlichen Unterschiede.
- (2) Z: Auch wenn keine signifikante Beeinflussung der Nettowachstumsrate nachgewiesen werden konnte, wurden in der höchsten Stufe die höchsten, in der Kontrolle die niedrigsten Zelldichten erreicht; C, N: Quotient „±“, nahe Redfield-Verhältnis.
- (3) M, P: Bodensatzbildung aus fest verklumpten Zellen, die Chl.a enthielten; C, N: Quotient „±“, gleicht Redfield-Verhältnis.
- (4) G: Unterschiede zwischen einzelnen Turbulenzstufen evident, jedoch ebenfalls zwischen einzelnen Parallelansätzen.
- (5) Z: Zusammenbruch des Wachstums der Kontrolle erfolgte später und weniger drastisch; Tox: während der Phase der Zellzuwaches GTX „±“ und STX „+“, während der Stagnations- und Absterbephase GTX „+“ und STX „+“.
- (6) Z: Aufspaltung nach Turbulenzintensität Innerhalb der ersten 2 Tage, Kontrolle wächst besser als turbulente Stufen, zwischen denen keine Unterschiede deutlich werden; nach 10 Tagen gleichen sich Zelldichten der Kontrolle und der turbulenten Stufen wieder einander an; Tox: bei nicht-normalisierten Daten STX „-±“, wobei die Schwelle bei  $2 \times 10^6 \text{ m}^2 \text{ s}^3$  liegt, GTX „±“; bei normalisierten Daten STX „±“, GTX „±“.

## 4 Diskussion

### 4.1 Bewertung der Methodik zur Berechnung der Turbulenzintensität für die „Gridmaschine“

Mit den 4 Turbulenzstufen wurden Turbulenzintensitäten im Bereich von  $10^{-3}$  bis  $10^{-7} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$  generiert. Dieser Bereich deckte fein graduiert nahezu die gesamte Bandbreite der Turbulenzintensität ab, die ein Phytoplankter in seinem Lebensraum, der Oberflächenschicht des Meeres, erfahren kann (Tab. 1).

Die kleinskalige Turbulenz im Meer wurde mit oszillierenden Gittern nachgebildet. Der in dieser Arbeit verwendete Ansatz zur Berechnung der mittleren kinetischen Dissipationsenergie ( $\varepsilon$ ) gleicht dem von COLOMER *et al.* (2005) und dem von PETERS & GROSS (1994). Es wird ein Fließgleichgewicht angenommen. Die Energie, die bei Gitterbewegung als Flüssigkeitsbewegung in das Medium übertragen wird, wird mit der kinetischen Dissipationsenergie gleichgesetzt (Gleichung 6).

Die weitere Herleitung von  $\varepsilon$  folgt bis auf drei Abweichungen dem Weg von COLOMER *et al.* (2005), der seine Näherung für eine baugleiche „Gridmaschine“ entwickelt hat:

1. In der vorliegenden Arbeit werden in Gleichung (7) sowohl die durch das Gitter ausgeübte Zugkraft ( $F_{\text{Zug}}$ ), als auch die Geschwindigkeit des Gitters ( $u$ ) als zeitabhängige Variablen angesehen, während Colomer *et al.* (2005)  $F_{\text{Zug}}$  vereinfachend als konstante Größe annehmen, die sie mit einer mittleren Gittergeschwindigkeit berechnen.
2. Für die Abschätzung der Reynoldszahl (Gleichung 5) des Gitters wird als charakteristische Länge dessen Gesamtlänge angenommen, *i. e.* die Summe der Längen der einzelnen Gitterstreben (1,286 m; Gleichung 11). Stattdessen verwenden COLOMER *et al.* (2005) den Durchmesser des Gitters als charakteristische Länge (12,1 cm).
3. Zur Abschätzung des Widerstandsbeiwertes wird eine andere Näherung (Gleichung 10) als bei COLOMER *et al.* (2005) verwendet.

Der Widerstandsbeiwert des Gitters liegt bei den in dieser Arbeit durchgeführten Experimenten und den in dieser Arbeit verwendeten Näherungen bei 1,0, nach COLOMER *et al.* (2005) bei 1,1. Beide Näherungen hängen von der Durchschnittsgeschwindigkeit des Gitters ab. Die Unterschiede zwischen der kleinsten Durchschnittsgeschwindigkeit in Stufe I und der größten in Stufe IV führten lediglich zu geringfügigen Unterschieden des jeweiligen Widerstandsbeiwertes. PETERS & GROSS (1994) und PETERS & MARRASÉ (2000) nehmen hingegen einen konstanten Wert von 0,7 für den Widerstandsbeiwert an. Der Bereich der kleinskaligen Turbulenzintensität, der in den vorgestellten Experimenten erzeugt wurde, liegt nach der verwendeten eigenen Näherung bei  $1,88 \times 10^{-7}$  bis  $1,50 \times 10^{-3} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$  (Werte für Stufe I und Stufe IV der Arten *P. parvum*, *P. helgolandii* und *P. redfieldii* bei 2 l Kulturvolumen), nach COLOMER *et al.* (2005) bei  $2,15 \times 10^{-7}$  bis  $1,53 \times 10^{-3} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$ , nach PETERS & GROSS (1994) bei  $1,32 \times 10^{-7}$  bis  $1,05 \times 10^{-3} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$  und nach PETERS & MARRASÉ (2000) bei  $1,60 \times 10^{-7}$  bis  $1,28 \times 10^{-3} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$ .

Widerstandsbeiwerte für Zylinder mit Strömung quer zur Längsachse liegen in einem Bereich von 0,6-1,0 und für Platten, deren Fläche entgegen der Strömung steht, gelten Werte von *ca.* 1,1 (KUCHLING 1991). Ob man sich nun ein Gitter eher als eine Anordnung von zylinder-

förmigen Streben oder als Platte mit Löchern vorstellt sei dahin gestellt, der abgeschätzte Widerstandsbeiwert für das Gitter der Gridmaschine ist jedenfalls im Bereich der oben genannten Werte anzusiedeln.

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass die Unterschiede, die sich aus den unterschiedlichen Berechnungen der turbulenten kinetischen Dissipationsenergie ergeben, so gering sind, dass sie für die Interpretation der Ergebnisse keine Rolle spielen.

## 4.2 Wachstum bei unterschiedlichen Turbulenzbedingungen

Bei allen sechs für diese Studie ausgewählten Arten wurde das Wachstum untersucht.

### 4.2.1 Bewertung der Methodik

Die Wachstumsraten für die einzelnen Turbulenzstufen wurden über lineare Regressionen der logarithmisch transformierten Zelldichten ermittelt und auf signifikante Unterschiede untersucht (ZAR 1998). Beim Berechnen der Nettowachstumsraten aus den in den Experimenten ermittelten Zelldichten ergab sich das Problem, dass die Wachstumsraten in den stationären Kulturen („Batch-Kulturen“) nur über einen relativ kurzen Zeitraum konstant waren und dann sukzessive oder abrupt abfielen. Würde man die Wachstumsraten über den gesamten Verlauf des Experimentes ermitteln, ergäben sich weitaus geringere Nettowachstumsraten, die wesentlich vom Zeitpunkt und der Stärke des Zusammenbruchs abhängen.

Diese Beobachtungen sind dadurch bedingt, dass während einer „Batch-Kultur“ verschiedene Wachstumsphasen durchlaufen werden (FOGG & TAKE 1987):

#### 1. Lag-Phase

Das Bruttowachstum stagniert, während sich die Organismen an die Kulturbedingungen anpassen.

In den Experimenten der vorliegenden Studie entsprach diese Phase der Vorkultur. Das heißt, sie erfolgte einheitlich unter Stillbedingungen.

#### 2. Exponentielle Phase<sup>11</sup>

Die Zellen teilen sich mit konstanter Bruttowachstumsrate (MONOD 1949). In Zellkulturen sind in der Regel Brutto und Nettowachstumsrate identisch. Die Zelldichte wächst dann mit der Zeit exponentiell an.

Das Hauptaugenmerk galt in der vorliegenden Arbeit dem Effekt der kleinskaligen Turbulenz während der exponentiellen Wachstumsphase. Turbulenzeffekte während dieser Phase sind in erster Linie auf die ersten beiden aufgestellten hypothetischen Wirkmechanismen zurückzuführen (Kapitel 1.4):

„1. Wirkmechanismus: Mögliche Effekte kleinskaliger Turbulenz durch Scherung der Phytoplanktonzelle.“

„2. Wirkmechanismus: Mögliche Effekte kleinskaliger Turbulenz durch einen erhöhten Austausch der Wasserhülle, die den Phytoplankter umgibt.“

---

<sup>11</sup> Sie wird auch Log-Phase genannt, weil sich in der halb $\log$ arithmischen Darstellung der Verlauf der Zelldichte mit einer Gerade beschreiben lässt.

Mit zunehmender Zelldichte und Partikelbildung (aus toten Zellen) sind auch die hypothetischen Wirkmechanismen 3. bis 6. in Betracht zu ziehen. Sie üben einen Einfluss auf die Bewegung der Plankter und der weiteren im Wasser suspendierten Partikel aus oder sie verteilen die im Wasser gelösten Stoffe (Kapitel 1.4, *cf.* 1.5). Um die Kultur über einen relativ langen Zeitraum in der exponentiellen Wachstumsphase zu halten, wurden als Initialbedingungen niedrige Zelldichten, ein für Seewasser niedriger pH-Wert von 7.5, hohe Nährstoffkonzentrationen und eine relativ hohe Lichtintensität gewählt.

### 3. Übergangsphase

Die Bruttowachstumsrate nimmt sukzessive ab, weil die Organismen selbst zur fortschreitenden Verschlechterung ihrer Lebensbedingungen beitragen. Benötigte Nährstoffe, Vitamine und Spurenelemente oder die Verfügbarkeit einer anorganischen Kohlenstoffquelle für die Photosynthese nehmen ab und stehen nicht mehr im ausreichenden Umfang zur Verfügung. Außerdem können manche Organismen Substanzen produzieren, die für sie selbst giftig sind (Autoinhibition) und ihre Entwicklung hemmen. Von den im Medium gelösten Stoffen mehr oder weniger unabhängig ist das Lichtangebot für die Zellen. Infolge gegenseitiger Abschattung der Zellen untereinander nimmt jedoch das Lichtangebot pro Zelle mit anwachsender Zelldichte ab (Eigenabschattung).

Treten Turbulenzeffekte erst während der Übergangsphase auf, sind neben den ersten sechs bereits während der exponentiellen Wachstumsphase relevanten Wirkmechanismen, zwei weitere Mechanismen in Betracht zu ziehen (Kapitel 1.4):

„7. Wirkmechanismus: Mögliche Effekte kleinskaliger Turbulenz durch beschleunigten Gasaustausch zwischen Wasserkörper und Atmosphäre.“

Besonders bei hohen Zelldichten und einer hohen Bruttowachstumsrate könnte dieser Wirkmechanismus ausschlaggebend sein. Wenn unter Stillbedingungen oder niedriger Turbulenzintensität Kohlendioxid nicht schnell genug aus der Atmosphäre in das Wasser nachgelöst wird, kann der zur Photosynthese benötigte anorganische Kohlenstoff zum limitierenden Faktor für das Wachstum der Organismen werden. Im Meerwasser liegt der verfügbare anorganische Kohlenstoff vorwiegend als Hydrogencarbonat vor. Obwohl der pH-Wert von Meerwasser aufgrund seiner hohen Konzentration an Erdalkalien gepuffert ist, kann fortdauernde Kohlenstoffzehrung zu einem Anstieg des pH-Wertes führen (*e. g.* HAVSKUM & HANSEN 2006; Tab. 2). Ein erhöhter pH-Wert kann sich wiederum ungünstig auf das Wachstum der Organismen auswirken. Ferner könnte Sauerstoff unter Stillbedingungen oder niedriger Turbulenzintensität nicht schnell genug aus der Atmosphäre in das Wasser nachgelöst werden. Dieser Prozess könnte während der Dunkelphase bei hohen Zelldichten auftreten, wenn die kultivierten Organismen durch Respiration Sauerstoff verbrauchen. Sauerstoffzehrung durch Bakterien in den nicht akzenischen Kulturen könnte diesen Prozess verstärken.

„8. Wirkmechanismus: Mögliche Effekte kleinskaliger Turbulenz durch beschleunigte Freisetzung partikulär gebundener Nährstoffe.“

Sollten Nährstoffgradienten von abgestorbenen Zellen ausgehen, erhöht sich zudem die Bedeutung der 3. bis 5. hypothetischen Wirkmechanismen, da sie einen Einfluss auf die Nährstoffgradienten selbst oder auf die Bewegung der Plankter entlang dieser Gradienten ausüben (Kapitel 1.4, *cf.* 1.5).

### 4. Stationäre Phase

Die Zelldichte ist konstant, *i. e.* die Nettowachstumsrate ist gleich Null. Die Höhe der erreichten Zelldichte hängt vom limitierenden Faktor ab (Minimumgesetz, SPRENGEL

1828, LIEBIG 1858). In einer „Batch-Kultur“ hängt die maximale Zelldichte in der Regel vom Ausgangswert des limitierenden Faktors ab.

Zusätzlich wurden die maximal erreichten Zelldichten zwischen den einzelnen Turbulenzstufen miteinander verglichen. Da die Initialbedingungen in allen Ansätzen gleich waren, würden Unterschiede in diesem Wert darauf hindeuten, dass kleinskalige Turbulenz eine Limitierung verstärken bzw. abschwächen kann.

### 5. Absterbephase

Die Zelldichte fällt ab. Im Extremfall geht die Kultur zugrunde.

Turbulenzeffekte während dieser Phase wurden nicht untersucht, da sie für die Bildung von Algenblüten nicht mehr relevant sind. Mit Erreichen dieser Phase wurden die Experimente abgebrochen.

Einzelne Wachstumsphasen können so verkürzt sein, dass sie schwer zu identifizieren sind (FOGG & TAKE 1987). Zum Teil erfolgte der Zusammenbruch des Wachstums in den einzelnen Turbulenzstufen unterschiedlich früh. Theoretisch müssten die Ansätze mit den höchsten anfänglichen Wachstumsraten diejenigen sein, deren exponentielle Wachstumsphasen als erste in die stationäre Phase übergehen. Trotz hoher Initialkonzentrationen an Nährstoffen und der starken Puffereigenschaften des Seewassers gegenüber dem pH-Wert, war die exponentielle Wachstumsphase in den Experimenten recht kurz. Der Untersuchung dieser Phase stand demnach nur ein begrenzter Zeitraum zur Verfügung, so dass es schwierig war, über den Zeitpunkt der Manifestation von Turbulenzeffekten eindeutige Rückschlüsse auf den zugrunde liegenden Wirkmechanismus zu ziehen.

Im Prinzip können Planktonblüten im Freiwasser alle Wachstumsphasen einer „Batch-Kultur“ durchlaufen. Dies kann der Fall sein, wenn während der Blüte keine größeren Mengen von Nährstoffen zugeführt werden und „Grazing“ eine untergeordnete Rolle spielt.

Es muss hervorgehoben werden, dass die Kultivierung von Dinoflagellaten im Labor schwierig ist. Einige Versuche, *Alexandrium fundyense* für ein Turbulenzexperiment heranzuziehen, sind aus unbekanntem Gründen gescheitert, da die Organismen noch während der Lag-Phase abstarben (Kapitel 3.7). Das heißt, sie waren unter den herrschenden Bedingungen nicht in der Lage, sich zu akklimatisieren. Ein Versuch, eine genügend große Vorkultur von *Ceratium arietinum* heranzuziehen, scheiterte ebenfalls, weil die Kultur plötzlich abstarb. Das heißt, die Absterbephase trat früher als erwartet ein. Die Gründe hierfür konnten nicht ermittelt werden. Zu berücksichtigen ist, dass die Medien mit natürlichem Meerwasser hergestellt wurden, so dass darin enthaltene wachstumshemmende Substanzen nicht auszuschließen sind.

FRANKLIN *et al.* (2006) bringen bislang unerklärliche Populationszusammenbrüche in Verbindung mit programmiertem Zelltod und halten dies für ein „Markenzeichen“ vieler Blütenzusammenbrüche bei Dinoflagellaten. Versuche zur „Vorhersage“ durch Quantifizierung der Zellproduktion und der Verlusten in Form von Fraßdruck und Sedimentation waren bei dieser Organismengruppe nicht erfolgreich (SANDERSON & FROST 1996). Die noch nicht ausreichend verstandenen Aspekte im Wachstum vieler Dinoflagellaten-Arten erschwerten zum einen die Kultur dieser Arten in den Experimenten, zum anderen waren sie Motivation, mit der vorliegenden Untersuchung zum Verständnis des Dinoflagellatenwachstums beitragen zu können.



### 4.2.2 Sind Turbulenzeffekte auf kleine Organismen während des exponentiellen Wachstums überhaupt möglich?

Die kleinskalige Turbulenz bewegt die im Wasser gelösten Stoffe und suspendierten Partikel hin und her und trägt damit zu einer homogeneren Verteilung dieser Stoffe und Partikel im Wasserkörper bei<sup>12</sup>.

Weiterhin übt kleinskalige Turbulenz auf alle im Wasser suspendierten Partikel Scherkräfte aus. (Zu diesen Partikeln zählen auch die Phytoplankter.) Wenn die suspendierten Partikel wesentlich kleiner als die Kolmogorov-Länge sind (*i. e.* viel kleiner als die kleinsten Wasserwirbel; Kapitel 1.2.3), ist der Einfluss der Scherkräfte möglicherweise so gering, dass er vernachlässigt werden kann (LAZIER & MANN 1989, KIØRBOE 1993, KARP-BOSS *et al.* 1996). Sowohl LAZIER & MANN (1989) als auch KIØRBOE (1993) halten bei den im Meer herrschenden Turbulenzbedingungen, erst ab einer Zellgröße von über 100  $\mu\text{m}$ , eine signifikante Steigerung der Nährstoffversorgung eines Phytoplankters für möglich. Sie bezweifeln, dass bei kleineren Zellen durch den Einfluss der Turbulenz das „Nachdiffundieren“ von Nährstoffen aus der ferneren Umgebung in die Wasserhülle hinein signifikant gesteigert werden kann. Nach einer anderen Abschätzung liegt die Mindestzellgröße mit 60  $\mu\text{m}$  für diesen Effekt etwas niedriger (KARP-BOSS *et al.* 1996), jedoch immer noch über den Zellgrößen der in der vorliegenden Arbeit untersuchten Arten.

Die Zelllänge der untersuchten Art *Prymnesium parvum* betrug rund 8  $\mu\text{m}$ , die von *Pyrenomonas helgolandii* rund 12  $\mu\text{m}$  und die von *Prorocentrum redfieldii* rund 23  $\mu\text{m}$  (Kapitel 3.1.2, 3.2.2, 3.3.3). Die in den Experimenten erzeugte mittlere Kolmogorov-Länge (Kapitel 1.2.3) der niedrigsten Turbulenzstufe (Stufe I,  $2 \times 10^{-7} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$ ) betrug 1468  $\mu\text{m}$ , die der höchsten Stufe betrug 147  $\mu\text{m}$  (Stufe IV,  $2 \times 10^{-3} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$ ). Die letztgenannte Länge beschreibt die Größe des kleinsten Wasserwirbels, dem die Organismen dieser drei Arten während der Experimente in den Ansätzen mit höchster Turbulenzintensität ausgesetzt waren (Stufe IV). Diese kleinste in den Experimenten erzeugte Kolmogorov-Länge beträgt immer noch mehr als das 6-Fache der Länge von *P. helgolandii*, der größten der drei genannten Arten. Bei den untersuchten *Alexandrium*-Arten waren die Verhältnisse ähnlich. Der Durchmesser von *A. minutum* betrug rund 19  $\mu\text{m}$ , der von *A. fundyense* rund 29  $\mu\text{m}$  und der von *A. tamarensense* rund 31  $\mu\text{m}$  (Kapitel 3.4.2, 3.5.2, 3.6.2). In der niedrigsten Turbulenzstufe (Stufe I,  $2 \times 10^{-6} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$ ) betrug die Kolmogorov-Länge 826  $\mu\text{m}$ , in der höchsten 198  $\mu\text{m}$  (Stufe IV,  $6 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$ ). Der kleinere der beiden Längenwerte ist ebenfalls noch mehr als das 6-Fache länger als der Durchmesser von *A. tamarensense*.

Geht man von der Annahme aus, dass die im Meer vorkommende kleinskalige Turbulenz tatsächlich nicht in der Lage ist, den Austausch der Wasserhülle eines 60-100  $\mu\text{m}$  großen Phytoplankters, signifikant zu beschleunigen (LAZIER & MANN 1989, KIØRBOE 1993, KARP-BOSS *et al.* 1996), würde das für die vorliegende Arbeit Folgendes bedeuten:

Bei den untersuchten Arten mit Längen in der Größenordnung von 5-50  $\mu\text{m}$  und bei den mit der „Gridmaschine“ generierten Turbulenzintensitäten fand kein beschleunigter Austausch der Wasserhüllen statt. Dies bedeutet zum Einen, wie oben beschrieben, dass es zu einer Nährstoffverarmung in der Wasserhülle kommt, die nicht durch Turbulenz gemindert werden kann. Zum Anderen bedeutet es, dass kleinskalige Turbulenz die Anreicherung der Wasserhülle mit abgegebenen Stoffwechselprodukten nicht vermindern kann. Die Transportprozesse

<sup>12</sup> Für gelöste Stoffe, die dazu neigen miteinander chemische Verbindungen einzugehen und für suspendierte Partikel, die dazu neigen miteinander Aggregate zu bilden sind die Verhältnisse komplizierter.

zwischen Wasserhülle und Medium erfolgen nach dieser Annahme ausschließlich turbulenzunabhängig durch molekulare Diffusion. Der zweite der in Kapitel 1.4 aufgestellten hypothetischen Wirkmechanismen kleinskaliger Turbulenz auf das Phytoplankton wäre damit belanglos („2. Wirkmechanismus: Mögliche Effekte kleinskaliger Turbulenz durch einen erhöhten Austausch der Wasserhülle, die den Phytoplankter umgibt.“)

Die oben formulierte Annahme (LAZIER & MANN 1989, KIØRBOE 1993, KARP-BOSS *et al.* 1996) impliziert eine weitere Konsequenz:

Ist die eingesetzte Turbulenzintensität tatsächlich nicht in der Lage, den Austausch der Wasserhülle des Phytoplankters signifikant zu steigern, wird sie auch nicht in der Lage sein, die Zellen direkt mechanisch durch Scherung zu beeinflussen, zu schädigen oder gar zu zerstören. Der erste in Kapitel 1.4 aufgestellte hypothetische Wirkmechanismus kleinskaliger Turbulenz auf das Phytoplankton wäre damit ebenfalls gegenstandslos („1. Wirkmechanismus: Mögliche Effekte kleinskaliger Turbulenz durch Scherung der Phytoplanktonzelle.“)

Demnach wären die ersten beiden hypothetischen Wirkmechanismen, die *sensu stricto* von der kleinskaligen Turbulenz im Kolmogorov-Skalenbereich abhängen, bedeutungslos (*cf.* Kapitel 1.2.3). Damit wäre lediglich der 3-6. Wirkmechanismus während der exponentiellen Wachstumsphase in Betracht zu ziehen. Diese Mechanismen üben einen Einfluss auf die Bewegung der Plankter und auf andere im Wasser suspendierte Partikel aus oder sie verteilen die im Wasser gelösten Stoffe (Kapitel 1.4).

Dennoch wurden bei experimentellen Studien an Phytoplanktern des fraglichen Größenbereiches immer wieder mechanische Schädigungen, morphologische Veränderungen und Beeinflussungen des Wachstums beschrieben und auf die Scherkräfte des Wassers zurückgeführt (Tab. 2: 1-7, 11-12, 14-15, 17-18, 20-22, 26-28, 32-33, 35)<sup>13</sup>.

Geht man davon aus, dass die Scherkräfte kleinskaliger Turbulenz einen Einfluss gemäß der beiden ersten hypothetischen Wirkmechanismen auf Phytoplankter der Größenordnung 5-50  $\mu\text{m}$  ausüben könnten, so sind beim ersten Wirkmechanismus, der Scherung der Zelle in erster Linie schädigende und wachstumshemmende Effekte zu erwarten. Durch den zweiten Wirkmechanismus, dem beschleunigten Austausch der Wasserhülle des Phytoplankters, ist in erster Linie eine Wachstumsförderung durch eine Verbesserung der Nährstoffaufnahme zu erwarten.

Die Experimente wurden mit hohen Initialkonzentrationen der Nährstoffe begonnen (f/2-Medium, Kapitel 2.3.4). Zur Beschreibung des Einflusses des limitierenden Nährstoffes auf die Bruttowachstumsrate von Mikroorganismen wird häufig das von MONOD (1949) aufgestellte Modell verwendet (Abb. 30). Es basiert auf dem Michaelis-Menten-Modell der Enzymkinetik (MICHAELIS & MENTEN 1913), ist jedoch im Gegensatz zu diesem rein empirisch. Auch wenn zwischenzeitlich eine thermodynamische Interpretation vorgeschlagen wurde, bleibt die theoretische Basis des Modells unklar (LIU *et al.* 2003). Die Reaktionsgeschwindigkeit der enzymatischen Reaktion des Michaelis-Menten-Modells wird im Monod-Modell mit der Bruttowachstumsrate  $\mu$  gleichgesetzt und es ergibt sich:

$$\mu = \frac{\mu_{\max} S}{S + k_S} \quad (32)$$

<sup>13</sup> In der vorliegenden Arbeit wird diesen empirischen Befunden zumindest insoweit Glauben geschenkt, dass die ersten beiden in Kapitel 1.4 aufgestellten hypothetischen Wirkmechanismen bei der Diskussion der Ergebnisse ebenfalls Berücksichtigung finden.

wobei  $\mu_{\max}$  für die maximale Bruttowachstumsrate und  $S$  für die Konzentration des limitierenden Nährstoffes oder sonstiger von der Zelle benötigter Substrate und  $K_S$  für die Halbsättigungskonstante steht.  $K_S$  bezeichnet die Konzentration des untersuchten Substrates, bei der  $0,5 \mu_{\max}$  erreicht ist.

Die von Monod aufgestellte Beziehung (Gleichung 32) gilt nur, wenn  $S$  der Faktor ist, der das Wachstum limitiert. Vereinfachend wird in diesem Modell die Annahme gemacht, dass der Nährstoffgehalt im Medium zeitlich konstant ist, *i. e.* die Abnahmegeschwindigkeit der Nährstoffkonzentration im Medium zu vernachlässigen sei. Auch wenn dieses Modell nicht geeignet ist, das Wachstum in „Batch-Kulturen“ zu beschreiben, sollte es aufgrund der niedrigen Anfangszellichten in den vorgestellten Experimenten zum Beginn der exponentiellen Wachstumsphase annähernd gelten<sup>14</sup>. Ist der Nährstoffrückgang im Medium nicht mehr zu vernachlässigen, befindet sich die Kultur bereits in der Übergangsphase und das Modell ist nicht mehr anwendbar.

Sollte kleinskalige Turbulenz in der Lage sein, den Austausch der Wasserhülle zu erhöhen und somit einer Nährstoffverarmung der unmittelbaren Umgebung des Phytoplankters entgegenwirken, würde dies zu einer Erniedrigung von  $K_S$  führen (Abb. 30). Auch eine Erhöhung von  $\mu_{\max}$  muss in Betracht gezogen werden (Abb. 30). Nicht notwendigerweise ist  $\mu_{\max}$  eine art- oder genotypspezifische Konstante; sie kann durchaus von abiotischen Randbedingungen abhängen, *e. g.* von der Temperatur (SOMMER 1994, 2005). Kleinskalige Turbu-

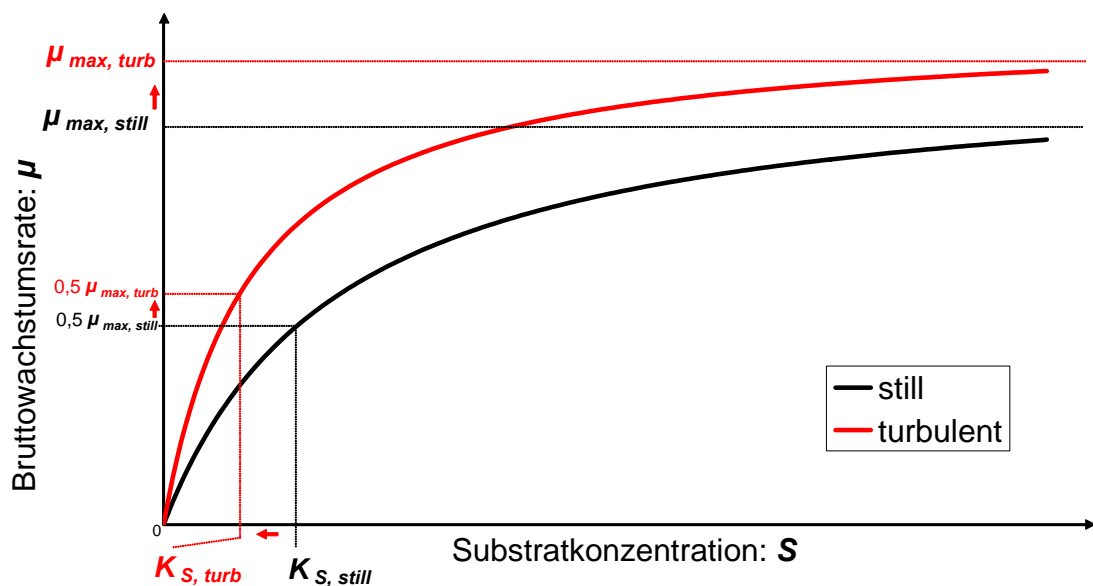


Abbildung 30

### Hypothetische Steigerung der Bruttowachstumsrate durch erhöhte Nährstoffaufnahme bei kleinskaliger Turbulenz

Konzeptionelle Darstellung der Verhältnisse während der exponentiellen Wachstumsphase anhand der Monod-Gleichung.  $\mu_{\max, \text{still}}$ : Maximale Bruttowachstumsrate ohne Turbulenz.  $\mu_{\max, \text{turb}}$ : Maximale Bruttowachstumsrate bei Turbulenz.  $K_{S, \text{still}}$ : Halbsättigungskonstante ohne Turbulenz.  $K_{S, \text{turb}}$ : Halbsättigungskonstante bei Turbulenz. Rote Pfeile: Richtung der Veränderung des dargestellten Parameters bei Erhöhung der Turbulenzintensität.

<sup>14</sup> Will man alle Wachstumsphasen einer „Batch-Kultur“ modellieren, müssen andere Modelle verwendet werden, die die Zellquote mit einbeziehen (*e. g.* DROOP 1968). Für die konzeptionelle Darstellung des Turbulenzeinflusses auf die Wachstumsrate erschien jedoch das Monod-Modell geeigneter.

lenz beschleunigt aller Wahrscheinlichkeit nach nicht den direkten Prozess der Nährstoffaufnahme durch die Zellmembran hindurch. Dieser Prozess erfolgt zumindest für die Makronährstoffe aktiv und ist vermutlich sehr schnell. Daher ist wahrscheinlich das „Nachdiffundieren“ von Nährstoffen aus dem Medium in die Wasserhülle selbst bei gesättigten Nährstofflösungen gegenüber der aktiven Nährstoffaufnahme durch die Zellmembran der limitierende Prozess.

Diese Studie postuliert: Wie Temperaturerhöhung die molekulare Diffusion beschleunigt, beschleunigt die Erhöhung der Turbulenzintensität die turbulente Diffusion, so dass  $K_S$  erniedrigt und  $\mu_{max}$  erhöht wird. Beide Effekte führen zu einem steileren Anfangsanstieg ( $\mu_{max} K_S^{-1}$ ) bei der Auftragung der Bruttowachstumsrate  $\mu$  gegen die Nährstoffkonzentration  $S$ , gemäß der Monod-Gleichung (Abb. 30).

### 4.2.3 Bewertung der Wachstumsergebnisse

Signifikante Unterschiede zwischen den Nettowachstumsraten der Stufen unterschiedlicher Turbulenzintensität werden als Turbulenzeffekt auf das Wachstum angesehen. Von den 8 hypothetischen Wirkmechanismen kleinskaliger Turbulenz (Kapitel 1.4) werden diejenigen diskutiert, die zu einer Wachstumshemmung bzw. Wachstumsförderung führen können. Ferner werden Unterschiede in den maximal erreichten Zelldichten ebenfalls als Effekt auf das Wachstum diskutiert. Die Wachstumsergebnisse werden mit denen anderer Studien verglichen.

#### 4.2.3.1 Experiment mit *Prymnesium parvum*

Bei der Prymnesiophyceae *P. parvum* wurde das Wachstum durch Turbulenzexposition gefördert (Abb. 7, Tab. 6, Kapitel 3.1.1). Der Effekt trat erst nach einer Expositionsdauer von 8 Tagen ein und manifestierte sich darin, dass im Gegensatz zu den turbulenten Ansätzen die Zelldichte in der Kontrolle nicht mehr weiter anstieg.

Höhere Zelldichten unter dem Einfluss kleinskaliger Turbulenz ließen sich folgendermaßen erklären:

1. Die Aufnahme von Nähr- und Spurenstoffen oder einer Kohlenstoffquelle für die Photosynthese wird durch kleinskalige Turbulenz verbessert und die Abgabe von für die Zelle schädlichen Stoffwechselendprodukten an das Medium wird erhöht (2. Wirkmechanismus, Kapitel 1.4., cf. 1.5).
2. Durch die suspendierende Wirkung der kleinskaligen Turbulenz können die Phytoflagellaten Energie für das Aufwärtsschwimmen einsparen (4. Wirkmechanismus (a), Kapitel 1.4, cf. 1.5).
3. Durch kleinskalige Turbulenz auftretende Scherkräfte auf die Zellen beschleunigen durch eine Art „Massageeffekt“ die physiologischen Prozesse in der Zelle und somit ihr Wachstum (1. Wirkmechanismus (e), Kapitel 1.4., cf. 1.5).
4. Ein erhöhter Gasaustausch zwischen Medium und Atmosphäre bewirkt, dass Kohlendioxid aus der Luft verstärkt im Medium gelöst und Sauerstoff an die Luft abgegeben wird (7. Wirkmechanismus, Kapitel 1.4, cf. 1.5).
5. Eine durch Turbulenz erhöhte Freisetzung von Nährstoffen aus abgestorbenen Zellen verbessert die Nährstoffsituation für die lebenden Organismen (8. Wirkmechanismus, Kapitel 1.4, cf. 1.5).

Zu 1.: Sollte eine durch Turbulen erhöhte Aufnahme für Nähr- oder Spurenstoffen zu der Wachstumsförderung geführt haben, stellt sich die Frage: Warum hat sich der Effekt erst nach acht Tagen manifestiert, *i. e.* erst nach durchschnittlich 2,5 Zellteilungen? Zum Einen könnte die Zelle die benötigten Stoffe gespeichert haben, so dass eine niedrigere Aufnahme unter Stillbedingungen erst zum Tragen kam, nachdem die gespeicherten Stoffe aufgebraucht waren. Zum Anderen spricht die 8-tägige Verzögerung eher für eine turbulenzbedingte Erniedrigung der Halbsättigungskonstanten  $K_S$ , nicht jedoch für eine Erhöhung der maximalen Bruttowachstumsrate  $\mu_{max}$  (*cf.* Kapitel 4.4.2; Abb. 30). Eine Erhöhung von  $\mu_{max}$  wirkt sich bereits bei einer hohen Konzentration des Nährstoffes aus, eine Erniedrigung von  $K_S$  kommt erst zum Tragen, wenn die Konzentration des Nährstoffes zurückgeht.

Zu 2.: Der Energiebedarf für Schwimmbewegungen wird bei Flagellaten als eher gering angesehen (PURCELL 1977). Die suspendierende Wirkung der Turbulenz sollte eher für unbegeißelte Phytoplankter mit relativ hoher Dichte, wie *e. g.* Diatomeen ausschlaggebend sein.

Zu 3.: Dieser hypothetische Effekt ist, soweit es die Literaturrecherche ergab, nicht belegt.

Zu 4-5.: Die beiden letzten Punkte beruhen auf Wirkmechanismen, die auf Konzentrationsänderungen der im Wasser gelösten Stoffe basieren (7-8. Wirkmechanismus, Kapitel 1.4). In einer „Batch-Kultur“ gehen diese Änderungen mit dem Durchlaufen der verschiedenen Wachstumsphasen einher und können frühestens mit Erreichen der Übergangsphase auftreten. Insofern liefern die beiden letzten Punkte eine plausible Erklärung für die mehrtägige Zeitverzögerung, mit der sich der Effekt auf die Nettowachstumsrate manifestierte.

Zu 4.: Wie in dem Turbulenzexperiment von HAVSKUM & HANSEN (2006; Tab. 2) mit dem Dinoflagellaten *Heterocapsa triquetra*, hat auch im in dieser Arbeit vorgestellte Experiment mit *P. parvum* die exponentielle Wachstumsphase unter Turbulenzeinfluss länger andauert als in der Stillkontrolle (um 8 Tage). In der Kontrolle könnte die bis zum achten Tag des Experimentes relativ hohe Wachstumsrate (Nettowachstumsrate  $>0,2 \text{ ml}^{-1}$ ) und die hohen zu diesem Zeitpunkt erreichten Zelldichten von über  $700\,000 \text{ ml}^{-1}$  dazu geführt haben, dass nicht genügend Kohlendioxid aus der Atmosphäre in das Medium „nachdiffundieren“ konnte und der sich erhöhende pH-Wert die Organismen geschädigt hat (7. Wirkmechanismus, Kapitel 1.4, *cf.* 1.5).

Zu 5.: Im Verlaufe des Experimentes sammelte sich Zellmaterial in den Experimentalgefäßen an. In ihnen waren Nährstoffe gespeichert, denn die Zellen enthielten meist noch Cytoplasma (*cf.* Kapitel 4.3). Die Turbulenz könnte zu einer verstärkten Freisetzung dieser Nährstoffe geführt haben, so dass die exponentielle Wachstumsphase bei höheren Turbulenzintensitäten potentiell länger andauerte. Jedoch haben sich in den Experimentalgefäßen der höheren Turbulenzstufen mehr Zellbestandteile angesammelt, so dass hier zunächst eine größere Menge der anfänglich verfügbaren Nährstoffe partikulär gebunden und aus dem Medium „gefällt“ wurde. In den nicht-akzenischen Kulturen könnten auch heterotrophe Bakterien um die freiwerdenden Nährstoffe konkurriert haben (BRATBAK & THINGSTAD 1985). Es ist zu vermuten, dass sich diese Bakterien aufgrund der ebenfalls frei werdenden organischen Verbindungen während der Experimente stark vermehren konnten.

Weitere Turbulenzexperimente mit *P. parvum* wurden im selben Projekt wie die Experimente zur vorliegenden Arbeit durchgeführt (STAGINNUS 2005). Die Experimente, die auf „Orbital-Schütteltischen“ durchgeführt wurden, zeichneten sich durch ungewöhnlich lange Lag-Phasen aus. Bei einer Frequenz der horizontalen Orbitalbewegung von  $50 \text{ min}^{-1}$  nahm die Zelldichte nach einer 17-tägigen Lag-Phase während der beiden letzten Messintervalle gegenüber der

Stillkontrolle deutlich zu. Hingegen nahm bei  $100 \text{ min}^{-1}$  nach einer 16-tägigen Lag-Phase die Zelldichte gegenüber der Kontrolle deutlich ab. In diesen Experimenten wurde bereits während der Lag-Phase mit der Turbulenzexposition begonnen, während in den Experimenten zur vorliegenden Arbeit die Lag-Phase grundsätzlich ohne Turbulenzerzeugung durchgeführt wurde (Vorkultur). Außerdem wurden Experimente, in denen nicht binnen weniger Tage ein Anstieg der Zelldichte zu verzeichnen war abgebrochen, weil sichergestellt sein sollte, dass zu Beginn der Experimente gute Lebensbedingungen für die Organismen herrschten (cf. Kapitel 3.7). In einem Experiment in Couette-Kammern wurde in allen Ansätzen ohne Lag-Phase ein mehr oder weniger lineares Wachstum erzielt, wobei unter Schereinwirkung (entsprechend  $4,0 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$  und  $1,6 \times 10^{-3} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$ ) etwas höhere Zelldichten gegenüber der Stillkontrolle erzielt wurden (STAGINNUS 2005). Die hydromechanische Förderung des Wachstums von *P. parvum* in diesem Experiment deckt sich qualitativ mit den Wachstumsergebnissen der vorliegenden Arbeit.

Mit planktischen Prymnesiophyceen wurden Wachstumsexperimente zur Untersuchung des Turbulenzeinflusses auf drei weitere Arten durchgeführt. Bei solitär lebenden Zellen von *Phaeocystis globosa* wurde bei Turbulenzintensitäten im Bereich von  $10^{-4}$  bis  $10^{-6} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$  bereits innerhalb der ersten 3 Tage des Experimentes die Zelldichte dieser Organismen erhöht; bei  $10^{-6} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$  setzte zudem verstärkt Koloniebildung ein (SCHAPIRA *et al.* 2006; Tab. 2). Weiterhin wurden *Isochrysis*-Arten untersucht. *I. galbana* wurde bei unquantifizierter Turbulenz auf einem Schütteltisch kultiviert (BERDALET & ESTRADA 1993). *I. sp.* wurde im Turbulenzbereich von  $10^{-4}$  bis  $10^{-8} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$  in einer Gridmaschine untersucht (HAVSKUM 2003; Tab. 2). Weder konnte bei *I. galbana* ein Turbulenzeinfluss auf den grob abgeschätzten Gehalt an Chlorophyll *a* in der Kultur, noch konnte bei *I. sp.* ein Turbulenzeinfluss auf die mikroskopisch ermittelte Zelldichte nachgewiesen werden (Tab. 2: 7 bzw. 25).

#### 4.2.3.2 Experiment mit *Pyrenomonas helgolandii*

Beim Experiment mit *Pyrenomonas helgolandii* konnte zu keinem Zeitpunkt ein signifikanter wachstumsfördernder Effekt der Turbulenz auf die Nettowachstumsrate nachgewiesen werden. Dennoch zeigte sich in den maximal erreichten Zelldichten am 10. und letzten Tag des Experimentes eine graduierte Abstufung von hohen Werten bei hoher Turbulenz hin zu niedrigen Werten bei niedriger Turbulenz (Abb. 8, Tab. 9). Zu diesem Zeitpunkt war das Wachstum erst in einer der drei Parallelen der Kontrolle in die stationäre Phase übergegangen. Die Unterschiede zwischen den Abundanzmaxima in den einzelnen Turbulenzstufen waren relativ gering, da die Werte alle innerhalb einer Größenordnung lagen (Kontrolle: rund  $1\,300\,000 \text{ ml}^{-1}$ , Stufe IV: rund  $2\,800\,000 \text{ ml}^{-1}$ ).

Interpretiert man die bei stärkerer Turbulenz höheren Zelldichten zum Ende des Experimentes jedoch nicht als zufällige Streuung, sondern als einen Turbulenzeffekt, müssen hierfür dieselben fünf Punkte wie im Experiment mit *Prymnesium parvum* diskutiert werden:

1. Die Aufnahme von Nähr- und Spurenstoffen oder einer Kohlenstoffquelle für die Photosynthese wird durch kleinskalige Turbulenz verbessert und die Abgabe von für die Zelle schädlichen Stoffwechselendprodukten an das Medium wird erhöht (2. Wirkmechanismus, Kapitel 1.4., cf. 1.5).
2. Durch die suspendierende Wirkung der kleinskaligen Turbulenz können die Phytoflagellaten Energie für das Aufwärtsschwimmen einsparen (4. Wirkmechanismus (a), Kapitel 1.4, cf. 1.5).

3. Durch kleinskalige Turbulenz auftretende Scherkräfte auf die Zellen beschleunigen durch eine Art „Massageeffekt“ die physiologischen Prozesse in der Zelle und somit ihr Wachstum (1. Wirkmechanismus (e), Kapitel 1.4., cf. 1.5).
4. Ein erhöhter Gasaustausch zwischen Medium und Atmosphäre bewirkt, dass Kohlendioxid aus der Luft verstärkt im Medium gelöst und Sauerstoff an die Luft abgegeben wird (7. Wirkmechanismus, Kapitel 1.4, cf. 1.5).
5. Eine durch Turbulenz erhöhte Freisetzung von Nährstoffen aus abgestorbenen Zellen verbessert die Nährstoffsituation für die lebenden Organismen (8. Wirkmechanismus, Kapitel 1.4, cf. 1.5).

Zu 1.: Sollten die bei stärkerer Turbulenzintensität höheren erreichten Zelldichten auf eine erhöhte Aufnahme eines Nährstoffes oder anderer von der Zelle benötigter Stoffe zurückzuführen sein, stellt sich die Frage: Warum hat der Effekt sich nicht in signifikant höheren Nettowachstumsraten in den höheren Turbulenzstufen gegenüber der Kontrolle manifestiert? Zum einen könnten die Zellen wiederum benötigte Nährstoffe gespeichert haben, so dass eine niedrigere Aufnahme unter Stillbedingungen erst zum Tragen kam, nachdem die Speicher in den Zellen aufgebraucht waren. Zum anderen spricht die achttägige Verzögerung wie bei *P. parvum* eher für eine turbulenzbedingte Erniedrigung der Halbsättigungskonstanten  $K_S$ , die sich erst wachstumssteigernd auswirkt, wenn die Konzentration des betreffenden Nährstoffes gering wird (cf. Kapitel 4.4.2; Abb. 30).

Zu 2.: Siehe entsprechende Erläuterung zum Experiment mit *P. parvum* in Kapitel 4.2.3.1 .

Zu 3.: Siehe entsprechende Erläuterung zum Experiment mit *P. parvum* in Kapitel 4.2.3.1 .

Zu 4-5.: Siehe entsprechende Erläuterung zum Experiment mit *P. parvum* in Kapitel 4.2.3.1 .

Zu 4.: Wie in dem Turbulenzexperiment von HAVSKUM & HANSEN (2006; Tab. 2) mit dem Dinoflagellaten *Heterocapsa triquetra*, hat bei *P. helgolandii* in der vorgestellten Arbeit die exponentielle Wachstumsphase mit Turbulenzeinfluss zwei Tage länger andauert als ohne. In der Stillkontrolle könnten möglicherweise die bis zum achten Tag des Experimentes hohe Wachstumsrate (Nettowachstumsrate  $\geq 0,4 \text{ ml}^{-1}$ ) und die hohen zu diesem Zeitpunkt erreichten Zelldichten (rund  $1\,500\,000 \text{ ml}^{-1}$ ) dazu geführt haben, dass nicht genügend Kohlendioxid aus der Atmosphäre in das Medium „nachdiffundieren“ konnte und der sich erhöhende pH-Wert die Organismen geschädigt hat (7. Wirkmechanismus, Kapitel 1.4, cf. 1.5).

Zu 5.: Im Verlaufe des Experimentes sammelten sich nur wenige Zellbestandteile in den Experimentalgefäßen an; nach Augenschein lag kein Turbulenzeinfluss auf deren Menge vor (cf. Kapitel 4.3). Möglicherweise könnte die Turbulenzexposition zu einer verstärkten Freisetzung von Nährstoffen aus diesen Partikeln geführt haben, so dass die exponentielle Wachstumsphase unter Turbulenz länger andauerte.

Innerhalb der Klasse *Cryptophyta* wurde neben den in dieser Arbeit vorgestellten Ergebnissen von *P. helgolandii* lediglich eine weitere Art, *Stoeratulula major*, in Abhängigkeit zu den Turbulenzbedingungen untersucht. Bei der 2-tägigen Untersuchung welche nicht die exponentielle Wachstumsphase erfasste, wurden mit der Turbulenzintensität abnehmende Zelldichten beobachtet, die sich jedoch nicht als signifikant erwiesen.

#### 4.2.3.3 Experiment mit *Prorocentrum redfieldii*

Auf die Nettowachstumsraten während der 6-tägigen exponentiellen Wachstumsphase ließ sich kein Turbulenzeinfluss erkennen (Tab. 12). Dennoch ergaben sich, wenn auch weniger klar als im Experiment mit *Pyrenomonas helgolandii*, tendenziell höhere maximale Zelldichten bei höherer Turbulenzintensität. Die am 6. oder 8. Tag des Experimentes erreichten Maximalwerte waren in den drei höchsten Turbulenzstufen mit Intensitäten im Bereich von  $10^{-3}$  bis  $10^{-5} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$  höher als in der Kontrolle und der niedrigsten Turbulenzstufe (Abb. 10). Die Unterschiede zwischen den Abundanzmaxima waren jedoch relativ gering, da die Werte alle innerhalb einer Größenordnung lagen (niedrigster und höchster Maximalwert: Stufe I, rund 32 100  $\text{ml}^{-1}$ ; Stufe III, rund 43 500  $\text{ml}^{-1}$ ).

Interpretiert man die bei stärkerer Turbulenz höheren Zelldichten zum Ende des Experimentes jedoch nicht als zufällige Streuung, sondern als einen Turbulenzeffekt, müssen hierfür dieselben fünf Punkte wie im Experiment mit *Prymnesium parvum* und *Pyrenomonas helgolandii* diskutiert werden:

1. Die Aufnahme von Nähr- und Spurenstoffen oder einer Kohlenstoffquelle für die Photosynthese wird durch kleinskalige Turbulenz verbessert und die Abgabe von für die Zelle schädlichen Stoffwechselendprodukten an das Medium wird erhöht (2. Wirkmechanismus, Kapitel 1.4., cf. 1.5).
2. Durch die suspendierende Wirkung der kleinskaligen Turbulenz können die Phytoflagellaten Energie für das Aufwärtsschwimmen einsparen (4. Wirkmechanismus (a), Kapitel 1.4, cf. 1.5).
3. Durch kleinskalige Turbulenz auftretende Scherkräfte auf die Zellen beschleunigen durch eine Art „Massageeffekt“ die physiologischen Prozesse in der Zelle und somit ihr Wachstum (1. Wirkmechanismus (e), Kapitel 1.4., cf. 1.5).
4. Ein erhöhter Gasaustausch zwischen Medium und Atmosphäre bewirkt, dass Kohlendioxid aus der Luft verstärkt im Medium gelöst und Sauerstoff an die Luft abgegeben wird (7. Wirkmechanismus, Kapitel 1.4, cf. 1.5).
5. Eine durch Turbulenz erhöhte Freisetzung von Nährstoffen aus abgestorbenen Zellen verbessert die Nährstoffsituation für die lebenden Organismen (8. Wirkmechanismus, Kapitel 1.4, cf. 1.5).

Zu 1.: Sollten die tendenziell höheren erreichten Zelldichten bei stärkerer Turbulenzintensität auf eine erhöhte Aufnahmerate eines Nährstoffes oder anderer von der Zelle benötigter Stoffe zurückzuführen sein, stellt sich die Frage: Warum hat der Effekt sich nicht in signifikant höheren Nettowachstumsraten in den höheren Turbulenzstufen gegenüber der Kontrolle manifestiert? Die Zellen könnten wiederum benötigte Nährstoffe gespeichert haben, so dass eine niedrigere Aufnahmerate unter Stillbedingungen erst zum Tragen kam, nachdem die gespeicherten Nährstoffe aufgebraucht waren.

Zu 2.: Siehe entsprechende Erläuterung zum Experiment mit *P. parvum* in Kapitel 4.2.3.1 .

Zu 3.: Siehe entsprechende Erläuterung zum Experiment mit *P. parvum* in Kapitel 4.2.3.1 .

Zu 4-5.: Siehe entsprechende Erläuterung zum Experiment mit *P. parvum* in Kapitel 4.2.3.1 .

Zu 4.: Möglicherweise wurden während des 8-tägigen Experiments mit höherer Turbulenz tendenziell höhere Abundanzmaxima erreicht, weil durch diese Bedingungen mehr Kohlendioxid aus der Atmosphäre ins Kulturmedium „nachdiffundieren“ konnte und der Anstieg des



pH-Wertes gedämpft wurde. Die erreichten Zelldichten in der Kontrolle waren jedoch gering ( $\leq 35\,000\text{ ml}^{-1}$ ). Selbst wenn man zusätzlich von rund  $5\,000\text{ ml}^{-1}$  abgestorbenen Zellen ausgeht (Kapitel 3.3.2) ist es fraglich, ob es hier zu einer Erschöpfung der Pufferkapazität des Kulturmediums und einem Anstieg des pH-Wertes gekommen ist. Durch Sauerstoffzehrung beim Abbau der abgestorbenen Zellen in den nicht-akzenischen Kulturen könnte es besonders während der Dunkelphase, wenn keine Photosynthese stattfindet, zu Sauerstoffdefiziten gekommen sein. Unter diesen Bedingungen könnte ein durch Turbulenz beschleunigtes „Nachdiffundieren“ von Luft-Sauerstoff ins Medium eine Rolle gespielt haben.

Zu 5.: Siehe entsprechende Erläuterung zum Experiment mit *P. parvum* in Kapitel 4.2.3.1 .

Zwei weitere Arten der Gattung *Prorocentrum* wurden bereits in Abhängigkeit zur kleinskaligen Turbulenz untersucht (BERDALET & ESTRADA 1993; Tab. 2). Abweichend zu der in der vorliegenden Arbeit untersuchten Art, wuchsen *P. triestinum* und *P. micans* bei nicht-quantifizierter Turbulenzintensität auf einem Schütteltisch mit Orbitalbewegung schlechter als in einer Stillkontrolle. Für die letztgenannte Art wurde die Biomasse nur über den Gehalt an Chlorophyll *a* ermittelt, der grob über *In-vivo*-Fluoreszenz bestimmt wurde.

Turbulenzexperimente mit einem „Orbital-Schütteltisch“, die im selben Projekt wie die vorliegende Arbeit ebenfalls an *P. redfieldii* durchgeführt wurden, ergaben bei Frequenzen von 50 und  $100\text{ min}^{-1}$  unterschiedlich ausgeprägte Wachstumseffekte der kleinskaligen Turbulenz gegenüber der jeweiligen Kontrolle (STAGINNUS 2005, publiziert unter Verwendung des Artnamens *P. triestinum*): Bei  $50\text{ min}^{-1}$  nahm nach einer 7-tägigen Lag-Phase die Zelldichte gegenüber der Kontrolle deutlich zu. Bei  $100\text{ min}^{-1}$  nahm nach einer 4-tägigen Lag-Phase hingegen die Zelldichte der Kontrolle deutlich zu, während unter Turbulenz lediglich geringe Zellzuwächse zu verzeichnen waren. Möglicherweise liegt zwischen den beiden erzeugten Turbulenzintensitäten ein Schwellenwert, ab dem die wachstumshemmenden Faktoren überwiegen. Die Turbulenzintensitäten, die durch Schüttelfrequenzen von 50 bzw.  $100\text{ min}^{-1}$  erzeugt wurden liegen vermutlich über  $10^{-3}\text{ m}^2\text{ s}^{-3}$ , *i. e.* über den höchsten, die in der vorliegenden Arbeit erzeugt wurden.

#### 4.2.3.4 Experiment mit *Alexandrium minutum*

Im Experiment mit *A. minutum* ergaben sich während der 8-tägigen exponentiellen Wachstumsphase keine signifikanten Unterschiede zwischen den untersuchten Turbulenzstufen (Tab. 15). Auch zwischen den maximalen Zelldichten, die am 8. oder 9. Tag erreicht wurden, ergab sich keine Abstufung, die auf einen Einfluss der kleinskaligen Turbulenz schließen ließ (Abb. 15).

Die bislang erste Untersuchung des Turbulenzeinflusses (BERDALET & ESTRADA 1993; Tab. 2) auf das Wachstum einer anderen Zelllinie von *A. minutum* ergab widersprüchliche Ergebnisse. In zwei Experimentalgefäßen unterschiedlicher Dimension wurde bei Turbulenzexposition hoher Intensität (Gridmaschine, *ca.*  $10^{-3}\text{ m}^2\text{ s}^{-3}$ , PETERS & MARRASÉ 2000) das Wachstum der Art über 10 Tage verfolgt. In einem der durchgeführten Kulturexperimente wurde im Wachstumsverlauf ein Rückgang der Zelldichte in Verbindung mit Mortalität beobachtet. Gleichzeitig wurde ein Anstieg der zellulären DNA- und RNA-Konzentrationen festgestellt. Diese Ergebnisse stehen im Einklang mit dem als „Paradigma der Turbulenz-Phytoplanktologie“ (SULLIVAN 1997; Tab. 2). Es besagt, dass Turbulenz bei Dinoflagellaten generell das Wachstum hemmt (THOMAS & GIBSON 1990 a, b; Tab. 2). Das andere Experiment von BERDALET & ESTRADA (1993) wurde in einem größeren Experimentalgefäß durchgeführt. Hier wurde abweichend eine Zunahme der Zelldichte gegenüber der Stillkontrolle

festgestellt. Die Autoren vermuten, dass sich *A. minutum* im größeren Gefäß dem Turbulenzeinfluss entziehen konnte. Die Synthese der Ergebnisse der vorliegenden Arbeit mit denen von BERDALET & ESTRADA (1993) ergibt, dass sich kleinskalige Turbulenz auf das Wachstum von *A. minutum* ganz unterschiedlich auswirken kann.

#### 4.2.3.5 Experiment mit *Alexandrium fundyense*

Selbst in der Anfangsphase des Experimentes mit *A. fundyense* fand eher ein linearer als ein exponentieller Anstieg der Zelldichte statt. Ein linearer Anstieg weist auf eine Lichtlimitierung hin (FOGG & TAKE 1987); bei einer Beleuchtungsintensität von  $150 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  und Zelldichten  $< 3 500 \text{ ml}^{-1}$  ist diese Erklärung jedoch nicht plausibel. Die erreichten Zelldichten lagen um rund eine Größenordnung unter den Erwartungswerten. Bei einer solch geringen Abundanz sollte bei dem zu L1-Medium aufgerüsteten Seewasser (Kapitel 2.3.4) eine Nährstofflimitierung auszuschließen sein. Die geringen Abundanzmaxima zeigten vielmehr, dass die Kultivierung dieses Dinoflagellaten im Labor schwierig ist und seine Kulturansprüche noch ungenügend bekannt sind. Zwei Wiederholungsexperimente scheiterten bereits während der Vorkultur (Kapitel 3.7). Möglicherweise ist es während der Kultur zu einer Autoinhibition gekommen, bei der die Entwicklung der Organismen von selbst produzierten Substanzen gehemmt wird.

Während der ersten 4 Tage des Experimentes, in denen in allen Turbulenzstufen ein stetiger Zuwachs der Zelldichte stattfand, zeigten sich keine signifikanten Unterschiede zwischen den Nettowachstumsraten der einzelnen Turbulenzstufen (Tab. 18). Wenn es bei der geringen Datenmenge ( $n = 30$ , Tab. 18 bzw.  $n = 6$  pro Turbulenzstufe, Tab. 17) zu Signifikanzen kommen sollte, müssten bei dem verwendeten konservativen statistischen Verfahren (Kapitel 2.7) die Unterschiede zwischen den Zelldichten sehr groß sein. Um die Datenbasis in künftigen Experimenten mit dieser Zelllinie zu vergrößern, könnte die Abundanz täglich ermittelt werden.

Die Phase des Zellzuwachses dauerte in der Kontrolle länger an als in den Stufen mit Turbulenzerzeugung, in denen bereits am 4. oder 6. Tag die maximalen Zelldichten erreicht wurden (Abb. 20). In den beiden höchsten Turbulenzstufen wurden höhere Abundanzmaxima erreicht als in den beiden Stufen mit geringerer Turbulenzintensität. Dennoch erreichte die Kontrolle ohne Turbulenzerzeugung am 8. und letzten Tag des Experimentes eine noch etwas höhere Zelldichte. Die Abundanzmaxima in den unterschiedlichen Turbulenzstufen lagen jedoch während des 8-tägigen Experimentes alle auf ähnlichem Niveau (niedrigster und höchster Maximalwert: Stufe II, rund  $2 300 \text{ ml}^{-1}$ , Stufe 0 rund  $3 200 \text{ ml}^{-1}$ ).

Das in den turbulenten Ansätzen gegenüber der Kontrolle um zwei bis vier Tage frühere Erreichen der stationären Phase und der Absterbephase könnte durch die oben angesprochene Autoinhibition oder durch einen zeitlich verzögert auftretenden Turbulenzeffekt durch Scherung bedingt sein. Ein solcher Scherungseffekt dürfte sich erst nach einer viertägigen Expositionsdauer manifestieren und sollte auf einer mechanischen Schädigung oder physiologischen Beeinträchtigung der Zelle beruhen („1. Wirkmechanismus, Kapitel 1.4). Die Generationszeit in den Stufen mit Turbulenzerzeugung betrug im Experiment mit *A. fundyense* 2,1 bis 2,5 Tage, so dass innerhalb der 4 Tage, in denen noch keine das Wachstum hemmende Wirkung offensichtlich wurde, im Schnitt ein bis zwei Zellteilungen stattgefunden haben.

Geht man von der 4-tägigen Phase mit Zellzuwachsen in allen Ansätzen aus, ließe sich mit folgenden drei Punkten erklären, weshalb die Nettowachstumsraten bei höherer Turbulenz wenn auch nicht signifikant, so doch tendenziell erhöht waren. Außerdem bieten diese Punkte

eine Erklärung dafür, weshalb die maximalen Zelldichten unter Turbulenzeinfluss früher erreicht wurden:

1. Die Aufnahme von Nähr- und Spurenstoffen oder einer Kohlenstoffquelle für die Photosynthese wird durch kleinskalige Turbulenz verbessert und die Abgabe von schädlichen Stoffwechselendprodukten an das Medium wird ebenfalls beschleunigt (2. Wirkmechanismus, Kapitel 1.4., cf. 1.5).
2. Durch die suspendierende Wirkung der kleinskaligen Turbulenz können die Phytoflagellaten Energie für das Aufwärtsschwimmen einsparen (4. Wirkmechanismus (a), Kapitel 1.4, cf. 1.5).
3. Durch kleinskalige Turbulenz auftretende Scherkräfte auf die Zellen beschleunigen durch eine Art „Massageeffekt“ die physiologischen Prozesse in der Zelle und somit ihr Wachstum (1. Wirkmechanismus (e), Kapitel 1.4., cf. 1.5).

Zu 1: Die tendenziell höheren Nettowachstumsraten mit zunehmender Turbulenzintensität könnten auf eine beschleunigte Aufnahme von Nährstoffen oder anderer von der Zelle benötigten Stoffes zurückzuführen sein. Eine unter Turbulenz erhöhte Nettowachstumsrate deutete sich bereits während des ersten Messintervalls an. Die höhere Rate könnte sowohl auf einer durch Turbulenz erniedrigten Halbsättigungskonstanten als auch auf einer erhöhten maximalen Bruttowachstumsrate beruhen (cf. Kapitel 4.4.2; Abb. 30). Zudem könnte bei einer Autoinhibition eine unter Turbulenz beschleunigte Abgabe von Stoffwechselendprodukten, die für die Zelle schädlich sind, eine Rolle gespielt haben.

Zu 2.: Siehe entsprechende Erläuterung zum Experiment mit *P. parvum* in Kapitel 4.2.3.1 .

Zu 3: Siehe entsprechende Erläuterung zum Experiment mit *P. parvum* in Kapitel 4.2.3.1 .

Da die Phase des Zellzuwachses in der Stillkontrolle länger anhielt als in den anderen Stufen mit Turbulenzerzeugung sollten die hypothetischen Wirkmechanismen, die auf Konzentrationsänderungen der im Wasser gelösten Stoffe basieren (7-8. Wirkmechanismus, Kapitel 1.4) im Experiment mit *A. fundyense* keine Rolle spielen.

Zwei weitere Studien untersuchten den Einfluss kleinskaliger Turbulenz bzw. den Einfluss der Scherwirkung auf das Wachstum dieser Art (Tab. 2: 21, 26).

SULLIVAN & SWIFT (2003; Tab. 2) untersuchten dieselbe Zelllinie von *A. fundyense* (CCMP 1719), bei sehr ähnlichen Bedingungen und ermittelten bei einer Turbulenzintensität von  $10^{-8} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$ , in Übereinstimmung mit den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit, keinen Einfluss auf die Nettowachstumsrate. Jedoch konnten sie bei einer höheren Turbulenzintensität von  $10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$  eine signifikante Erhöhung der Nettowachstumsrate gegenüber der Kontrolle erzielen. Diese Turbulenzintensität liegt in der Größenordnung, wie sie in den Experimenten der vorliegenden Arbeit in den Turbulenzstufen III und IV verwendet wurden und keinem signifikanten Effekt auf das Wachstum ausübten. Die Nettowachstumsraten in der Kontrolle bei SULLIVAN & SWIFT (2003) lagen bei  $0,38 \text{ d}^{-1}$ , in der vorliegenden Arbeit wurden lediglich Werte um  $0,23 \text{ d}^{-1}$  erzielt (Tab. 17). Bei hoher Turbulenzintensität erreichten die genannten Autoren  $0,53 \text{ d}^{-1}$ , während in den vorliegenden Experimenten maximal eine Nettowachstumsrate von  $0,32 \text{ d}^{-1}$  erzielt wurde (Tab. 17). Obwohl in der vorliegenden Arbeit keine signifikanten Wachstumsunterschiede nachgewiesen werden konnten, ist tendenziell sowohl bei SULLIVAN & SWIFT (2003) als auch in der vorliegenden Arbeit ein fördernder Effekt

kleinskaliger Turbulenz bei einer Intensität von  $10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$  auf das Wachstum von *A. fundyense* beobachtet worden. Die etwas höheren Wachstumsraten lassen vermuten, dass bei SULLIVAN & SWIFT (2003; Tab. 2) etwas bessere Kulturbedingungen für diese Zelllinie geschaffen wurden.

JUHL *et al.* (2001; Tab. 2) arbeiteten unter laminaren Bedingungen mit einer einzigen Intensität von rund  $10^{-5} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$  und intermittierender Scherung. Die unterschiedlichen Stufen wurden bei ihnen durch verschieden lang andauernde Expositionsintervalle von 0 (Kontrolle) bis 24 h pro Tag erzeugt, wobei die Schereinwirkung in den dazwischen liegenden Stufen (1, 12, 16 und 24 h) einmal täglich während der Dunkelphase verabreicht wurde. Die Experimente wurden bei Lichtlimitation durchgeführt (*ca.*  $30 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). Mit zunehmender Einwirkdauer der Scherung wurde ein negativer Effekt auf das Wachstum dieser Art festgestellt. JUHL *et al.* (2001; Tab. 2) haben außerdem bei ihrer Untersuchung an *A. fundyense* als erste den Turbulenzeinfluss auf den zellulären Gehalt an PSP-Toxinen untersucht (*cf.* Kapitel 4.7.2).

#### 4.2.3.6 Experiment mit *Alexandrium tamarense*

Im Experiment wurde bereits innerhalb des ersten Messintervalls ein hemmender Turbulenzeffekt auf das Wachstum ersichtlich: Der Anstieg der Zelldichte fiel mit zunehmender Turbulenzintensität geringer aus. Während sich im weiteren Verlauf zwischen den einzelnen Stufen mit Turbulenzerzeugung keine signifikanten Unterschiede in den Nettowachstumsraten ergaben, war die Rate in der Stillkontrolle während der ersten 10 Tage signifikant erhöht. Während des letzten Messintervalls näherten sich die Zelldichten und Nettowachstumsraten zwischen turbulenten und nicht-turbulenten Ansätzen wieder einander an (Abb. 25, Tab. 21).

Der beobachtete hemmende Turbulenzeffekt auf das Wachstum könnte zwei Ursachen haben:

1. Scherung bewirkt eine mechanische Zerstörung, Schädigung oder physiologische Beeinträchtigung von *A. tamarense* (1. Wirkmechanismus (a-c), Kapitel 1.4, *cf.* 1.5)
2. Die Verwirbelungen im Medium erschweren *A. tamarense* sich entlang eines Licht-, Schwerkraft- oder Chemogradienten zu bewegen. Chemogradienten werden zudem „verwischt“ (3. Wirkmechanismus (e) und 5. Wirkmechanismus, Kapitel 1.4, *cf.* 1.5)

Zu 1.: Eine schädigende Wirkung auf die Zellen, wie sie erstmals von THOMAS & GIBSON (1990a, b; Tab. 2) für Dinoflagellaten postuliert wurde, würde die frühe Aufspaltung der Zelldichten mit niedrigeren Werten bei höheren Turbulenzintensitäten erklären. Da sich die Unterschiede im Verlauf des Experimentes nicht weiter verstärkten fand möglicherweise bei *A. tamarense* eine Gewöhnung an die Turbulenzbedingungen statt.

Zu 2.: Diese Ursache ist vermutlich von untergeordneter Bedeutung, da die Experimentalgefäße sehr gleichmäßig ausgeleuchtet waren und Lichtgradienten vermutlich zu vernachlässigen sind (*cf.* Kapitel 2.3.2). Auch Chemogradienten sollten zu Beginn der Experimente von untergeordneter Bedeutung gewesen sein, da das Medium homogen und bis auf die kultivierten Zellen selbst partikelfrei war (mit Membranfilter filtriert,  $0,45 \mu\text{m}$ , Kapitel 2.3.4). Jedoch könnten Chemogradienten, die von den Organismen selbst ausgehen, bei Stillbedingungen eine Rolle gespielt haben - möglicherweise im Zusammenhang mit der sexuellen Fortpflanzung. Zumindest wurde in Stillkulturen von *A. tamarense* beobachtet (auch bei *A. minutum* und *A. fundyense*), dass sich die Organismen in den Morgenstunden häufig in horizontalen Schichten ansammeln, die nur wenige Zentimeter dick sind. Ein solches Verhalten wäre schon bei geringen Turbulenzintensitäten nicht mehr möglich.

Zum Ende des Experimentes haben sich die höheren Zelldichten und Nettowachstumsraten der Stillkontrolle wieder den Werten in den Stufen mit Turbulenzerzeugung angenähert. Zum einen könnte, wie oben erwähnt, in den turbulenten Ansätzen eine Gewöhnung an die hydrodynamischen Verhältnisse stattgefunden haben. Zum anderen könnten wieder Prozesse, die von den Konzentrationsänderungen im Medium während einer statischen Kultur abhängen, zu der Angleichung geführt haben (7-8. Wirkmechanismus, Kapitel 1.4). Hierfür spricht, dass diese Prozesse, die durch Turbulenz reduziert werden, erst am Ende der exponentiellen Wachstumsphase stattfinden können. Unter turbulenten Bedingungen könnte ein erhöhter Gasaustausch zwischen Medium und Atmosphäre die Versorgung mit anorganischem Kohlenstoff zur Photosynthese verbessert haben (7. Wirkmechanismus, Kapitel 1.4, cf. 1.5). Ein mit der Photosynthese einhergehender Anstieg des pH-Wertes ist jedoch bei der geringen Nettowachstumsrate in der Kontrolle ( $<0,18 \text{ d}^{-1}$ ) und dem niedrigen Abundanzmaximum (rund  $2500 \text{ ml}^{-1}$ ) unwahrscheinlich. Auch eine durch Turbulenz beschleunigte Freisetzung von Nährstoffen, aus abgestorbenen Zellen könnte die Nährstoffsituation für *A. tamarensis* in den turbulenten Ansätzen verbessert haben (8. Wirkmechanismus, Kapitel 1.4, cf. 1.5)

Auf einer Untersuchung an *A. tamarensis*, für die damals das Synonym *Gonyaulax excavata* verwendet wurde, ist der Forschungszweig der experimentellen Untersuchung kleinskaliger Turbulenzeffekte bei Phytoflagellaten begründet (WHITE 1976; Tab. 2). Bei Turbulenz, die mit Hilfe eines Schütteltisches in hoher Intensität verabreicht wurde (ca.  $10^{-2}$  bis  $10^{-3} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$ , PETERS & MARRASÉ 2000), fand ein eindeutiger Rückgang der Zelldichte im Vergleich zur Stillkontrolle statt. Der Rückgang stand im Zusammenhang mit erhöhter Mortalität. Dieser wachstumshemmende Effekt steht im Einklang zu den Befunden der vorliegenden Arbeit, die bei Turbulenzintensitäten im Bereich von  $2 \times 10^{-6} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$  bis  $6 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$  einen Rückgang der Nettowachstumsraten gegenüber der Stillkontrolle verzeichneten. Jedoch scheint bei den in der vorliegenden Arbeit beschriebenen Experiment Mortalität keine entscheidende Rolle gespielt zu haben (cf. Kapitel 4.3).

Weitere Untersuchungen an *A. tamarensis* lieferten mehrfach widersprüchliche Ergebnisse. Bei zwei Zelllinien (CCMP 1493 und CCMP 115), die sich von der in der vorliegenden Arbeit verwendeten unterscheiden (CCMP 116), konnte im Bereich von  $10^{-4}$  bis  $10^{-8} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$  nur bei der ersten Zelllinie eine Hemmung des Nettowachstums um 15 % festgestellt werden (SULLIVAN *et al.* 1997; Tab. 2, CCMP 1493 unter dem Synonym *A. catanella*). Bei einer erneuten Untersuchung der ersten sowie zwei weiterer Zelllinien (CCMP 1493, CCMP 1771 und GTCN 16) konnte bei gleicher Methodik im selben Intensitätsbereich weder in der bereits untersuchten Zelllinie noch in den beiden neu untersuchten Zelllinien signifikante Unterschiede zwischen den Nettowachstumsraten festgestellt werden (SULLIVAN & SWIFT 2003; Tab. 2, CCMP 1493 unter dem Synonym *A. catanella*). In einer weiteren Studie mit *A. tamarensis* blieb die Nettowachstumsrate während der ersten 5 Tage, die in etwa der exponentiellen Wachstumsphase entsprachen, durch Turbulenzintensitäten im Bereich von  $10^{-3}$  bis  $10^{-7} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$  unbeeinflusst (SULLIVAN *et al.* 2003, unter dem Synonym *A. catanella*). In der Übergangsphase vom 6. bis zum 9. Tag konnte ein wachstumsfördernder Einfluss festgestellt werden. Ab dem 10. Tag, mit Erreichen von pH 9, gingen die Nettowachstumsraten aller Turbulenzstufen zurück.

### 4.3 Ablagerung von Zellmaterial bei unterschiedlichen Turbulenzbedingungen

Im Verlauf aller durchgeführten Experimente setzte sich Zellmaterial der kultivierten Arten in den Experimentalgefäßen ab. Für statische Kulturen („Batch-Kulturen“) sind solche Ablagerungen auf den Gefäßböden häufig beschrieben worden (e. g. für *Alexandrium minutum*, TARONCHER-OLDENBURG *et al.* 1997).

Folgende fünf Beobachtungen zur Entstehung dieses Zellmaterials wurden in den 6 Experimenten gemacht:

1. In den Experimenten mit *Prymnesium parvum*, *Pyrenomonas helgolandii* und den drei *Alexandrium*-Arten setzten sich Zellmaterial auf den Gefäßböden ab. Es wurde durch vorsichtiges Umrühren der Kulturen vor der Probennahme wieder aufgewirbelt.
2. Im Experiment mit *P. helgolandii* konnte nach Augenschein kein Einfluss der kleinskaligen Turbulenz auf die Menge der Ablagerungen beobachtet werden. Im Vergleich zu den anderen Experimenten bildete sich hier am wenigsten Bodensatz.
3. Bei *P. parvum*, *P. redfieldii* und den 3 *Alexandrium*-Arten wurde das sich absetzende Material in den höheren Turbulenzstufen früher sichtbar. Nach Augenschein bildete sich in den Ansätzen mit größerer Turbulenzintensität verstärkt Bodensatz.
4. Bei *P. redfieldii* bildete sich am meisten Bodensatz. Am Ende des Experimentes konnte auch quantitativ nachgewiesen werden, dass sich mit zunehmender Turbulenzintensität vermehrt aggregiertes Zellmaterial gebildet hatte (Trockengewichtsbestimmung, Kapitel 3.3.2; Abb. 11 c). Das abgesetzte Material bestand zu einem großen Teil aus pigmentierten Zellen (Kapitel 3.3.2). Es bildete feste Plaques aus mehreren Organismenschichten am Gefäßboden (Abb. 11 a). Vereinzelt flottierten mit bloßem Auge sichtbare Aggregate im Medium (Abb. 11 b). Durch vorsichtiges Umrühren der Kulturen vor der Probennahme wurden die Plaques nicht vom Boden abgelöst; flottierende Aggregate lösten sich nicht auf.
5. Das Zellmaterial, das in den Experimenten mit den 3 *Alexandrium*-Arten beobachtet wurde, bestand vorwiegend aus leeren Zellhüllen.

Zu 1-5.: Wegen der geringeren Wassertiefe bzw. Füllhöhe lässt sich Sedimentation im Experimentalgefäß nur schwer auf die Verhältnisse im Meer übertragen. Der Absinkvorgang im Experimentalgefäß (15 cm Füllhöhe) führt sehr viel schneller zum Bodenkontakt. Am Boden der Gefäße herrschen jedoch gute Lichtverhältnisse. Für Wachstumsexperimente mit schnell sedimentierenden Phytoplanktern ist die in dieser Arbeit verwendete Gridmaschine nicht geeignet (e. g. nicht für große Diatomeen mit relativ hoher Dichte).<sup>15</sup>

Zu 1.: Dass sich selbst bei hoher Turbulenzintensität Partikel am Boden absetzten, zeigt, dass die erzeugten hydrodynamischen Verhältnisse nicht ausreichend in der Lage waren, die Partikel in Suspension zu halten. Diese Beobachtung wirkt paradox, weil sie nicht mit den alltäglichen Erfahrungen übereinstimmt. Beispielsweise bewirkt die kurzzeitige Turbulenzerzeugung beim Schütteln einer Flasche Orangensaft, dass das am Boden abgesetzte

---

<sup>15</sup> Auch bei Turbulenzerzeugung auf Schütteltischen mit horizontaler Orbitalbewegung (cf. PETERS *et al.* 2006; Tab. 2) oder unter laminaren Scherstress in Couette-Kammern mit vertikal angeordneter Rotationsachse sedimentieren diese Arten sehr schnell.

Zellmaterial vor dem Einschenken wieder in Suspension gebracht wird (4. Wirkmechanismus, Kapitel 1.4). Eine Erklärung wäre, dass es im Experimentalgefäß Bereiche ohne „echte“ Turbulenz gibt, die Ablagerungszonen darstellen.

Zu 2.: Da bei *Pyrenomonas helgolandii* keine Unterschiede zwischen der Menge der Ablagerungen in den Turbulenzstufen ins Auge fielen, beruht das entstandene Zellmaterial in diesem Experiment vermutlich auf einer geringen turbulenzunabhängigen „natürlichen“ Mortalität.

Zu 3.: Wahrscheinlich kann andauernde Turbulenz im Gegensatz zu dem oben angeführten Beispiel mit dem Orangensaft auch der suspendierenden Wirkung der Turbulenz entgegen wirken. Eine erhöhte Kontaktrate zwischen den suspendierten Partikeln kann zur Aggregation führen (6. Wirkmechanismus, Kapitel 1.4). Hierbei spielt die „Klebrigkeit“ der Zellen eine Rolle, die ebenfalls aufgrund der mit der Turbulenz einhergehenden mechanischen Beanspruchung der Zellen erhöht sein könnte (1. Wirkmechanismus, Kapitel 1.4). In Systemen, die von viskosen Kräften dominiert werden, sinken größere Partikel, wie Zellaggregate schneller ab (cf. Kapitel 1.2.3).

Zu 3. – fortgesetzt: Die Bildung von Aggregaten aus Phytoplanktern konnte in anderen Studien in Abhängigkeit zur Scherung bzw. zur kleinskaligen Turbulenz experimentell nachgewiesen werden (Tab. 2: 9-10). In einer Untersuchung zum Einfluss der hydrodynamischen Bedingungen auf die Sinkgeschwindigkeit von künstlichen Partikeln und toten Zellen wurde unter anderem eine baugleiche Gridmaschine verwendet, die zusätzlich mit einem Experimentalgefäß mit ADV-Mimik ausgestattet war (RUIZ *et al.* 2004, Tab. 2). Nach einer 5-minütigen Turbulenzexposition im Bereich von  $5 \times 10^{-3}$  bis  $5 \times 10^{-6} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$  erhöhte sich die Sinkgeschwindigkeit der untersuchten Phytoflagellaten. Die Phytoflagellaten waren kurz vor dem Experiment abgetötet worden.

Zu 4.: Im Experiment mit *P. redfieldii* konnte die verstärkte Aggregatbildung auch quantitativ nachgewiesen werden. Zum Teil waren in den Aggregaten leere Zellhüllen zu erkennen (Abb. 11 b). *P. redfieldii* teilt sich unter Desmochisis (M. Elbrächter, Alfred-Wegener-Institut, Wattenmeerstation, List, pers. Komm.), wobei die Zellhülle bei der vegetativen Zellteilung jeweils zur Hälfte an die beiden entstehenden Tochterzellen „vererbt“ und nicht abgeworfen wird. Bei den leeren Zellhüllen in Abbildung 11 b sollte es sich deshalb um tote Zellen handeln, deren Cytoplasma ausgelaufen ist oder bakteriell und autolytisch abgebaut worden ist. Letztlich sollten Aggregations-, Mortalitäts- und Sedimentationsrate gleichzusetzen sein. Die Reihenfolge, ob tote Zellen aggregiert und dann sedimentiert sind, oder ob noch lebende Zellen verklebt und daran gestorben sind, bleibt unklar. Sollten tote Zellen aggregiert sein, läge die Vermutung nahe, dass diese zuvor durch Turbulenz mechanischer Schädigung und Zerstörung erlegen sind (1. Wirkmechanismus, Kapitel 1.4). Für diese Reihenfolge spricht die frühe Manifestation des Effekts, da dieser Wirkmechanismus sich nicht durch steigende Zelldichten verstärkt. Sollten lebende Organismen aggregiert sein, läge die Vermutung nahe, dass eine durch Turbulenz erhöhte Zell-Zell-Kontaktrate der entscheidende Wirkmechanismus war (6. Wirkmechanismus, Kapitel 1.4). Wahrscheinlich verstärken sich beide Prozesse gegenseitig.

Zu 4. – fortgesetzt: Nach einer Abschätzung (Kapitel 3.3.2) sind in den beiden höchsten Turbulenzstufen während der vierzehntägigen Kultur (Vorkultur + Experiment) mehr Zellen zugrunde gegangen als am Ende noch als Einzelzellen am Leben waren. Die Bruttowachstumsrate in den höheren Turbulenzstufen muss deshalb deutlich höher als die ermittelten Nettowachstumsraten gewesen sein. Geht man davon aus, dass beim Animpfen der

Vorkultur noch keine toten Zellen vorlagen (cf. Kapitel 2.4) und macht die grobe Vereinfachung, dass der Anstieg der toten Zellen in der Kontrolle linear erfolgte, ergibt sich für den Beginn des Experimentes („Tag 0“) eine Ausgangsdichte toter Zellen von rund  $2\,100\text{ ml}^{-1}$ . So lässt sich für das 8-tägige Turbulenzexperiment in der Kontrolle eine Verlustrate ( $\lambda$ ) von  $0,04\text{ d}^{-1}$  und eine Bruttowachstumsrate ( $\mu$ ) von  $0,19\text{ d}^{-1}$  berechnen. Nimmt man diesen Anfangsdichte für alle Turbulenzstufen an, so ergibt sich in Stufe I:  $\lambda = 0,04\text{ d}^{-1}$ ,  $\mu = 0,22\text{ d}^{-1}$ , in Stufe II:  $\lambda = 0,26\text{ d}^{-1}$ ,  $\mu = 0,44\text{ d}^{-1}$ , in Stufe III:  $\lambda = 0,39\text{ d}^{-1}$ ,  $\mu = 0,58\text{ d}^{-1}$  und in Stufe IV:  $\lambda = 0,44\text{ d}^{-1}$ ,  $\mu = 0,65\text{ d}^{-1}$ . Auch wenn diese Werte auf einer sehr groben Abschätzung beruhen, wird plausibel, dass kleinskalige Turbulenz bei *P. redfieldii* nicht nur einen steigernden Effekt auf die Mortalität, sondern auch auf die Bruttowachstumsrate hatte.

Zu 5.: Die beobachteten leeren Zellhüllen in den drei Experimenten mit den *Alexandrium*-Arten könnten auf zwei grundsätzliche verschiedenen Wegen entstanden sein – entweder durch Mortalität oder sie werden im Lebenszyklus von den Organismen einfach abgeworfen. Bei Mortalität müsste es sich um tote Zellen handeln, deren Cytoplasma ausgelaufen ist oder bakteriell und durch Autolyse abgebaut worden ist. Gegen diesen Prozess spricht, dass während der Lebendkontrollen im Experiment zwar Zellen beobachtet wurden, die sich nicht bewegten, aber sonst vollständig intakt erschienen (100-Fache Vergrößerung), jedoch keine

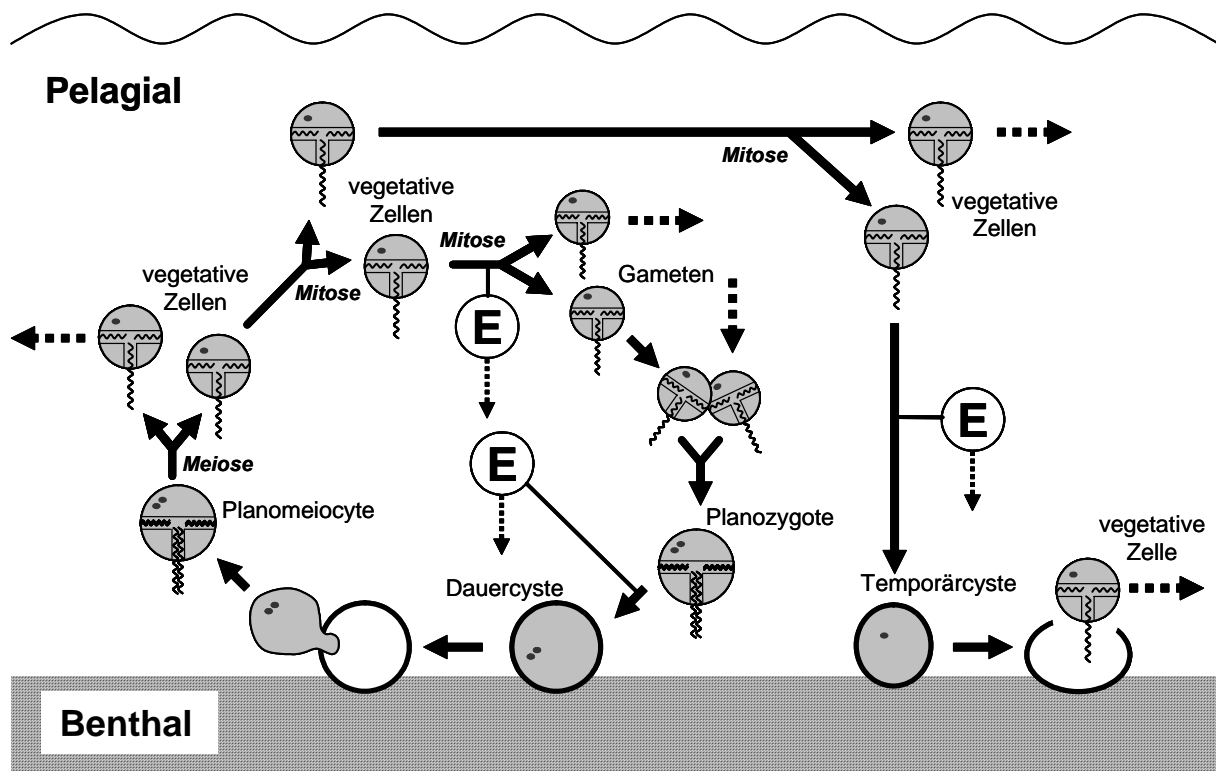


Abbildung 31

### Entstehung leerer Zellhüllen im Lebenszyklus von *Alexandrium*

Mit einem „E“ sind die Prozesse bezeichnet, bei denen die Zelle ihre Zellhülle abwirft (Eleutherochisis). Weiterhin bleiben bei der Keimung der Cysten Zellhüllen zurück. Linke Seite: Bildung und Keimung einer diploiden Dauercyste. Rechte Seite: Bildung und Keimung einer haploiden Temporärcyste. Die vegetativen Zellen sind haploid. Mit Ausnahme der Gametenbildung erfolgt die mitotische Zellteilung unter Aufteilung der Zellhülle auf die beiden Tochterzellen (Desmochisis).



weiteren Abbaustadien hin zur leeren Zellhülle gefunden wurden. Bei exemplarischen Untersuchungen sich nicht bewogender Zellen mit Fluoreszenzmikroskopie zeigten alle Zellen bei Grünlichtanregung Rotfluoreszenz. Das bedeutet, sie besaßen noch intaktes, fluoreszierendes Chlorophyll *a* und waren möglicherweise am Leben. Befindet sich Chlorophyll *a* im Abbau, verliert es seine Rotfluoreszenz.

Zu 5. – fortgesetzt: Leere Zellhüllen entstehen auf verschiedene Weise im Lebenszyklus der Gattung *Alexandrium*. Bei der Bildung von Cysten kommt es zu einem Abwurf der Zellhüllen (Abb. 30). Zellhüllen werden außerdem bei der Keimung von Cysten zurückgelassen. Das gilt für Bildung und Keimung sowohl von Temporär- als auch von Dauercysten. Bei der „normalen“ mitotischer Zellteilung der vegetativen Zellen entstehen hingegen bei *A. minutum* und wahrscheinlich bei der gesamten Gattung keine leeren Zellhüllen (M. Elbrächter, Alfred-Wegener-Institut, Wattenmeerstation, List, pers. Komm.). Deshalb sind leere Zellhüllen ein Indiz dafür, dass sich Cysten gebildet haben, möglicherweise sogar verstärkt unter erhöhter Turbulenz. Jedoch konnten keine Cysten in den Proben mit Sicherheit nachgewiesen, geschweige denn quantifiziert werden. In den Proben von *A. minutum* und *A. fundyense* fielen einige etwas größere kugelförmige Zellen auf. Sie wurden nicht gesondert gezählt, ihr Anteil lag schätzungsweise unter einem Prozent. Anhand von Fotos einiger dieser auffälligen Zellen konnten diese jedoch nicht als Cysten identifiziert werden. Jedoch handelte es sich bei einem Foto von *A. fundyense* wahrscheinlich um eine Planozygote (S. Nehring, AeT Umweltpflege, Koblenz, pers. Komm.). Aus Planozygoten bilden sich Dauercysten (NEHRING 1996), wobei es zum Abwurf der Zellhülle kommt (Abb. 31). Obwohl leere Zellhüllen auf Cystenbildung hindeuteten bleibt unklar, ob in den Experimenten mit den *Alexandrium*-Arten tatsächlich Cystenbildung im größeren Umfang stattfand.

#### 4.4 Zellgröße bei unterschiedlichen Turbulenzbedingungen

Für alle 6 untersuchten Arten wurde die Zellgröße in Abhängigkeit zur Turbulenz ermittelt. Bei den Arten *Prymnesium parvum*, *Pyrenomonas helgolandii*, *Prorocentrum redfieldii* und *Alexandrium fundyense* konnte auf die Zellgröße, die am Ende der Experimente bestimmt wurde, keinerlei Turbulenzeinfluss festgestellt werden (Kapitel 3.1.2, 3.2.2., 3.3.3 bzw. 3.5.2)

Auch beim Zelldurchmesser von *Alexandrium minutum* bestanden keine Unterschiede zwischen den Stufen mit Turbulenzgeneration und der Stillkontrolle (Kapitel 3.4.2). Zwischen den Durchmessern der Turbulenzstufen II und III trat hingegen eine Signifikanz auf. Jedoch ist Der Größenunterschied wahrscheinlich nicht über einen Turbulenzeinfluss zu erklären, sondern beruht vielmehr auf methodischen Schwierigkeiten. Dafür spricht, dass sich die Zelldurchmesser in den beiden Parallelansätzen der Turbulenzstufe I ebenfalls signifikant voneinander unterschieden. Es wird vermutet, dass Zellen, deren Teilungsprozess schon weitgehend abgeschlossen war, irrtümlich als Einzelzellen gewertet und vermessen wurden, da ihre gemeinsame Zellhülle noch intakt erschien. Eine Ungleichverteilung dieser wenigen sehr viel größeren Zellen in den einzelnen Proben könnte zu den Signifikanzen geführt haben. Zukünftig sollten derartige Zellen unter den sonst zufällig ausgewählten Zellen von der Vermessung ausgeschlossen werden.

Für *Alexandrium tamarense* wurde bei den Zellvermessungen ab dem 8. Tag eine Reihe von signifikanten Unterschieden zwischen der Kontrolle und einigen Turbulenzstufen, sowie zwischen einigen Turbulenzstufen selbst beobachtet. Daraus lässt sich ein vager Trend hin zu größeren Zelldurchmesser mit zunehmender Turbulenzintensität ableiten.

Die Zellgröße wurde im Phytoplankton schon häufiger in ihrer Abhängigkeit zur kleinskaligen Turbulenz und zur Scherrate bei laminaren Verhältnissen untersucht (Tab. 2: 5, 7, 12, 14-15, 17, 20-21, 25-28, 31-32). Übereinstimmend mit den Befunden der vorliegenden Arbeit bei *A. fundyense*, konnte in zwei Untersuchungen an dieser Art ebenfalls kein Einfluss durch Scher- oder Turbulenzeinwirkung nachgewiesen werden (Tab. 2: 21, 26). Abweichend zu den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit konnte für *A. tamarensis* in zwei Studien kein Einfluss kleinskaliger Turbulenz auf die Größe festgestellt werden, in einer dritten Studie führte Turbulenzeinfluss ebenfalls zu größeren Zellen (Tab. 2: 14, 26 bzw. 27)<sup>16</sup>.

Die Hypothese, dass bei Dinoflagellaten durch Turbulenz die Kernteilung unterbunden wird und die nicht mehr teilungsfähigen Zellen deshalb in ihrer Größe anschwellen (BERDALET 1992; Tab. 2) wird weder durch die Befunde bei den vier untersuchten Dinoflagellaten gestützt noch kann sie auf die untersuchte Prymnesiophyceae oder die untersuchte Cryptophyceae ausgeweitet werden.

#### 4.5 Kohlenstoff- und Stickstoffgehalt bei unterschiedlichen Turbulenzbedingungen

Der Kohlenstoff- und Stickstoffgehalt wurde in Abhängigkeit zu kleinskaliger Turbulenz unterschiedlicher Intensität bei der Cryptophyceae *Pyrenomonas helgolandii* und dem Dinoflagellaten *Prorocentrum redfieldii* ermittelt (Kapitel 3.2.3, 3.3.4).

Der Kohlenstoff- und der Stickstoffgehalt sowie das Verhältnis dieser beiden Elemente zueinander unterlagen bei keiner der beiden Arten einem erkennbaren Turbulenzeinfluss. Bei *P. helgolandii* blieb das C/N-Verhältnis nahezu konstant, bei *P. redfieldii* ergab sich unabhängig von der Turbulenz ein leichter Anstieg des Kohlenstoff-Anteils im Verlauf des Experimentes (Kapitel 3.2.3 bzw. 3.3.4). Im Mittel, lagen die für beide Arten gemessenen atomaren C/N-Verhältnisse sehr dicht bei dem von REDFIELD (1958) ermittelten Wert von 106:16 (6,625) für das Phytoplankton (*P. helgolandii*: 6,43 ± 7 %, *P. redfieldii*: 6,67 ± 9 %).

Ausgehend von den ermittelten Zellvolumina, einer durchschnittlichen Dichte für unverkieselte Phytoplankter von 1,03 g ml<sup>-1</sup> und einem Wasseranteil von 80 % in Phytoplanktonzellen (SOMMER 2005 bzw. PARSONS *et al.* 1983), lässt sich der Kohlenstoffgehalt einer Zelle auf die Trockenmasse umrechnen (Kapitel 3.2.2, 3.3.3). Für *P. helgolandii* ergibt sich ein durchschnittlicher Kohlenstoffgehalt von 55 %, für *P. redfieldii* von 22 %. Geht man als Richtwert für das Phytoplankton von einem Kohlenstoffgehalt von etwa einem Drittel der Trockenmasse aus (U. Tillmann, AWI, Bremerhaven, pers. Komm.), so weicht der Kohlenstoffgehalt nicht wesentlich vom Erwartungswert ab.

Die in dieser Arbeit ermittelten Kohlenstoff- und Stickstoffgehalte erscheinen als plausibel. Ein Turbulenzeinfluss auf diese Parameter bestand nicht.

HAVSKUM & HANSEN (2006; Tab. 2) konnten für den Dinoflagellaten *Heterocapsa triquetra* in einem Turbulenzexperiment, das mit einer baugleichen „Gridmaschine“ durchgeführt wurde und bei dem ähnliche Turbulenzintensitäten (10<sup>-4</sup> bis 10<sup>-8</sup> m<sup>2</sup> s<sup>-3</sup>) eingesetzt wurden, ebenfalls keinen Turbulenzeffekt auf den zellulären Kohlenstoffgehalt feststellen. Bei der

<sup>16</sup> Die zitierten Ergebnisse für *A. fundyense* und *A. tamarensis* beziehen sich auf andere Zelllinien, als die in der vorliegenden Arbeit verwendeten.

unter Chemostat-Bedingungen untersuchten Chlorophyceae *Dunaliella viridis* fand hingegen mit zunehmender Turbulenzintensität, erzeugt durch aufsteigende Luftblasen, ein verstärkter Rückgang des zellulären Kohlenstoff- und Stickstoffgehaltes in den Zellen statt (AGUILERA *et al.* 1994; Tab. 2).

## 4.6 Pigmentgehalt bei unterschiedlichen Turbulenzbedingungen

Bei den Experimenten mit den Dinoflagellaten *Prorocentrum redfieldii*, *Alexandrium minutum*, *A. fundyense* und *A. tamarensense* wurde untersucht, ob kleinskalige Turbulenz einen Effekt auf den Gehalt an Chlorophyll *a* und auf einige akzessorische Pigmente ausübt (Kapitel 3.3.5, 3.4.3, 3.5.3 bzw. 3.6.3).

Die Photosyntheseleistung einer Pflanze kann u. a. durch den Gehalt und die Zusammensetzung der akzessorischen Pigmente gesteigert werden und so zu einem erhöhten Bruttowachstum führen, welches sich in erhöhtem Nettowachstum ausprägen könnte. Insofern wären sowohl ein durch Turbulenz erhöhter Pigmentgehalt bei gleichzeitig erhöhter Nettowachstumsrate als auch ein erniedrigter Pigmentgehalt bei einer verringerten Nettowachstumsrate ein Hinweis darauf, dass derartige Turbulenzeffekte im Zusammenhang mit der Photosyntheseleistung stehen.

### 4.6.1 Bewertung der Methodik

Die tatsächlichen Nachweisgrenzen<sup>17</sup> für die untersuchten zellulären Pigmentgehalte sind für die verwendete Methodik unbekannt. Die Nachweisgrenze für die Pigmente in der HPLC-Analytik ist äußerst gering. Sie liegt für Chlorophyll *a* im Aceton bei  $0,08 \mu\text{g l}^{-1}$  (WILTSHIRE 2000). Bei vollständiger Extraktion im Aceton und ohne Verluste bei der Lagerung entspricht dieser Wert einem Gehalt von rund  $0,06 \mu\text{g l}^{-1}$  in der Kultur.

Dennoch waren bei der HPLC-Analytik in einigen Proben manche Pigmente nicht nachweisbar. Das bedeutet, ihre Konzentrationen müssen im Intervall von Null bis zur Nachweisgrenze gelegen haben. Grundsätzlich gibt es zwei Möglichkeiten, mit solchen Werten zu verfahren. Man vernachlässigt sie oder man weist ihnen einen Wert aus dem genannten Intervall zu. In der vorliegenden Arbeit wurde sich für Letzteres entschieden. Den nicht nachweisbaren Pigmentgehalten wurde der Wert  $0,03 \mu\text{g l}^{-1}$  zugewiesen. Dieser Wert entspricht der halben Nachweisgrenze von Chlorophyll *a* in der Kultur. Die Zuweisung dieses Wertes ist willkürlich. Nicht nachweisbaren Pigmentgehalten den Wert „0“ zuzuweisen, wäre üblicher gewesen. Dem Wert  $0,03 \mu\text{g l}^{-1}$  wurde der Vorzug gegeben, weil sich die Pigmente qualitativ nachweisen ließen. Die „Peaks“ waren bei den entsprechenden Retentionszeiten zu sehen, aber zu klein, um ihre Fläche mit der HPLC-Software zu quantifizieren.

Der Unterschied zwischen der Zuweisung des Wertes „0“ und  $0,03 \mu\text{g l}^{-1}$  ist marginal. Wären die Werte auf „0“ gesetzt worden, hätten die Varianzanalysen ebenfalls keine Signifikanzen zwischen den Pigmentgehalten bei den unterschiedlichen Turbulenzstufen ergeben.

In den Graphiken des zeitlichen Verlaufs des Pigmentgehalts (Abb. 13, 16, 21, 26) wurde aus folgenden Gründen auf eine Darstellung mit normalisierten Werten<sup>18</sup> verzichtet:

<sup>17</sup> Die Nachweisgrenze ist als Mittelwert des Blindwertes (des Hintergrundsignals) plus dessen dreifache Standardabweichung definiert.

<sup>18</sup> Normalisierte Werte haben keine Einheit. Am Ausgangspunkt besitzen sie den Wert „1“. Der Verlauf wird in Relation zum Ausgangspunkt betrachtet.

1. An absoluten Werten lässt sich nachprüfen, ob diese in einem sinnvollen Bereich liegen.
2. Vom experimentellen Ansatz her sollten die Pigmentgehalte zu Beginn in allen Ansätzen gleich gewesen sein. Inwieweit dies zutrifft, ist ein (häufig vernachlässigtes) Kriterium für die Güte der verwendeten Methodik.
3. Am Beginn von Wachstumsexperimenten sind häufig sowohl die Rohwerte für die Menge an Pigmenten pro Probenvolumen, als auch die Werte für den Basisparameter am niedrigsten. (In dieser Arbeit ist die Zelldichte der Basisparameter, auf den sich die Rohwerte beziehen.) Niedrige Werte sind oft mit einer größeren Messungenauigkeit behaftet. Bei einer Normalisierung würde sich eine solche Ungenauigkeit auf alle weiteren Werte des Experimentes auswirken.

Zu 1.: Der durchschnittliche zelluläre Gehalt an Chlorophyll *a* von 8,7 pg bei *P. redfieldii*, 16,7 pg bei *A. minutum*, 15,9 pg bei *A. fundyense* und 26,9 pg bei *A. tamarensense* ergab anteilig an der Trockenmasse Werte von 2,9%, 1,8%, 0,6% bzw. 0,9% (cf. Kapitel 4.5 für Annahmen zur Umrechnung auf Trockenmasse). Die Prozentsätze für Chlorophyll *a* liegen in der Nähe von 1%, einem Anhaltswert für das Phytoplankton (U. Tillmann, AWI, Bremerhaven, pers. Komm.). Die Größenordnung des Gehalts an Chlorophyll *a* bei den untersuchten Arten ist demnach plausibel. Die für Dinoflagellaten als Marker geltenden Pigmente Peridinin, Chlorophyll *c* und Diadinoxanthin, lagen wie zu erwarten, in niedrigeren Konzentrationen vor als das Chlorophyll *a* (VAN DEN HOEK *et al.* 1993).

Zu 2-3.: Die in dieser Arbeit häufig stark streuenden Ausgangswerte für den zellulären Pigmentgehalt lassen an der Güte der Methodik zweifeln („Tag 0“, Abb. 13, 16, 21, 26). Beim Basisparameter, der Zelldichte, waren die Ausgangswerte mit Abweichungen von <20% recht einheitlich (Kapitel 3.3.1, 3.4.1, 3.5.1, 3.6.1). Demnach sind die Gründe für die stark streuenden Ausgangswerte eher in der Pigmentanalytik zu suchen, *i. e.* bei Probennahme, -lagerung, -vorbereitung und -analyse. Vermutlich war bei noch niedrigen Zelldichten zu Beginn der Experimente das Probenvolumen von 1,5 ml zu gering. Die Konzeption der Experimente unterlag einem gewissen Dilemma: Höhere Zelldichten zum Beginn der Experimente würden zu verlässlicheren Pigmentdaten führen, aber auch zu kürzeren exponentiellen Wachstumsphasen. Größere Probenvolumina könnten ebenfalls zu verlässlicheren Pigmentdaten führen. Die Reduzierung des begrenzten Kulturvolumens (ursprünglich 2 l) bedingt jedoch aufwendige Nachjustierungen, um die Turbulenzintensität konstant zu halten. Außerdem werden mögliche Randeffekte durch ein sich änderndes Volumen-Wand-Verhältnis verzerrt. Die verwendete HPLC-Methodik zur Pigmentanalyse wurde nicht zuletzt deshalb gewählt, weil sie für das sehr geringe Probenvolumen von 1 ml konzipiert wurde. Das für diese Arbeit verwendete Volumen von 1,5 ml ließ gerade noch die von WILTSHIRE (2000) vorgeschlagene Verwendung von Reaktionshütchen zur Extraktion zu.

Den Pigmentwerten an den beiden ersten Messtagen der Experimente sollte deshalb weniger Vertrauen geschenkt werden als den Werten an den folgenden Tagen (Abb. 13, 16, 21, 26). Auf die Darstellung des zellulären Gehalts an Diadinoxanthin und Chlorophyll *c* bei *A. fundyense* und *A. tamarensense* sowie des Gehalts an Fucoxanthin und  $\beta$ -Karatotin bei allen vier Arten wurde deshalb gänzlich verzichtet.

Die ursprüngliche Planung sah vor, für bei der Untersuchung eines Turbulenzeffektes auf den Pigmentgehalt den zeitlichen Verlauf zu berücksichtigen. Ähnlich wie Verlauf der Zelldichte Nettowachstumsraten abgeleitet wurden, sollten für die einzelnen Pigmentgehalte Zu- oder Abnahmeraten bestimmt und miteinander verglichen werden. Aufgrund der Datenlage musste

jedoch von diesem Vorhaben abgesehen werden. Stattdessen wurde neben der Darstellung des zeitlichen Verlaufs (Abb. 13, 16, 21, 26) ein mittlerer Pigmentgehalt über die exponentielle Wachstumsphase gebildet. Diese Methode, bei der alle betreffenden Werte „in einen Topf geworfen wurden“, stellt eine Notlösung dar. Es flossen von einander unabhängige Werte aus den Parallelansätzen und voneinander abhängige Werte von zwei oder drei zeitlich aufeinander folgenden Messungen ein. Mit dieser „unorthodoxen“ Methode wurden in der Regel pro Turbulenzstufe 4 oder 6 Werte erhalten. Diese Datenmenge stellt die Untergrenze für eine sinnvolle Varianzanalyse dar.

#### 4.6.2 Bewertung der Ergebnisse

Bei den vier untersuchten Dinoflagellaten-Arten konnte bei keiner ein Einfluss der Turbulenz auf den zellulären Gehalt an Chlorophyll *a* nachgewiesen werden. Auch bei den untersuchten akzessorischen Pigmenten Peridinin, Chlorophyll *c* und Diadinoxanthin konnten keine signifikanten Turbulenz-Einflüsse auf die Pigmentgehalte nachgewiesen werden.

Jedoch kam es im Verlauf der Experimente mit *P. redfieldii*, *A. minutum* und *A. tamarense* in den Kontrollen und meistens auch in den Stufen mit Turbulenzerzeugung zu einem leichten turbulenzunabhängigen Trend mit ansteigenden Pigmentgehalten (Abb. 13, 16, 26). Er kann als Kompensationsmechanismus der Algen auf ein abnehmendes Lichtangebot gedeutet werden (*Chlorella*-Typ, JØRGENSEN 1969). Bei konstanter Beleuchtung sinkt mit Zunahme der Zelldichte durch gegenseitige Eigenabschattung das Lichtangebot für die einzelne Zelle. Abweichend nahmen bei *A. fundyense* die Pigmentgehalte pro Zelle nicht zu. Möglicherweise kam es hier wegen der nur relativ niedrigen Zelldichte, die maximal 2 000-3 500 ml<sup>-1</sup> erreichte, zu keinem merklichen Abfall des Lichtangebots.

Der Gehalt an Chlorophyll *a* im Kulturvolumen wurden schon häufiger in Abhängigkeit zur Scherung und kleinskaliger Turbulenz ermittelt, weil dieser Parameter in einer Reihe von Arbeiten als Surrogat für die Biomasse verwendet wird (Tab. 2: 4, 6-7, 11-12, 15, 17, 24). Der Einfluss kleinskaliger Turbulenz auf den durchschnittlichen Pigmentgehalt pro Zelle wurde erst bei drei Phytoplankton-Arten untersucht. Dazu werden für die vier untersuchten Arten die ersten Ergebnisse geliefert.

Die drei Arten, bei denen bereits der Gehalt an Chlorophyll *a* pro Zelle in Abhängigkeit zur kleinskaligen Turbulenz untersucht wurde, sind *Scrippsiella trochoidea*, *Dunaliella viridis* und *Lingulodinium polyedrum* (Tab. 2: 7-8, 12).

Beim Dinoflagellaten *Scrippsiella trochoidea* wurde, wie bei den vier in dieser Arbeit untersuchten Dinoflagellaten-Arten, keine klare Veränderung im Gehalt an Chlorophyll *a* festgestellt (BERDALET & ESTRADA 1993; Tab. 2). Die Turbulenzexposition ohne Abschätzung der Intensität erfolgte auf einem Schütteltisch mit horizontaler Orbitalbewegung.

Im Gegensatz dazu stellten THOMAS *et al.* (1995; Tab. 2) beim Dinoflagellaten *Lingulodinium polyedrum* bei  $7 \times 10^{-6}$  und  $8 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$  in einer vertikalen Rotationsvorrichtung einen Anstieg von Chlorophyll *a* in den Zellen in Zusammenhang mit einem hemmenden Effekt auf das Wachstum fest. Auch der zelluläre Gehalt von Chlorophyll *c'* und  $\beta$ -Karotin nahm zu, während sich die Relation dieser beiden akzessorischen zum Chlorophyll *a* nicht veränderte. Die Pigmente wurden wie für die vorliegende Studie mittels HPLC-Analytik quantifiziert. THOMAS *et al.* (1995; Tab. 2) führten das Turbulenzexperiment ohne Parallelansätze oder Wiederholungen durch und verzichteten auf eine Stillkontrolle. Möglicherweise sind die beschriebenen Anstiege der Pigmentgehalte auch eine Anpassung an die pro Zelle sinkenden

Lichtverhältnisse. Ein solcher turbulenzunabhängiger Anstieg fand vermutlich in der vorliegenden Arbeit bei den Arten *P. redfieldii*, *A. minutum* und *A. tamarense* statt.

Bei der Chlorophycee *Dunaliella viridis* stieg der zelluläre Gehalt an Chlorophyll *a* bei erhöhter Turbulenz (AGUILLERA 1994). In einer Chemostat-Kultur mit konstanter Verdünnungsrate wurden dazu nacheinander 5 Turbulenzstufen im Bereich von  $5 \times 10^{-5}$  bis  $7 \times 10^{-7} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$  mit aufsteigenden Luftblasen erzeugt und die Pigmententwicklung gegenüber einer gemeinsamen Kontrolle ohne Turbulenzerzeugung verfolgt. Der Gehalt an Chlorophyll *a* und Karotinoiden war bei höherer Turbulenz größer, während der Gesamtpigmentgehalt unbeeinflusst blieb. Wie die Autoren selbst vermuten, sind die Anstiege in diesem Experiment möglicherweise nicht auf die Turbulenz zurückzuführen, sondern vielmehr auf die verstärkte „CO<sub>2</sub>-Düngung“ mit der Luft (AGUILLERA *et al.* 1994).

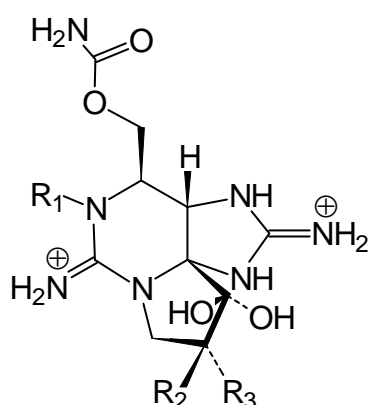
Die Befunde der vorliegenden Arbeit in Synthese mit einer kritischen Bewertung der Befunde der zitierten Arbeiten verleiten zu folgender Hypothese: Kleinskalige Turbulenz hat weder einen Effekt auf den zellulären Gehalt von Chlorophyll *a* noch auf den Gehalt der akzessorischen Pigmente Peridinin, Chlorophyll *c* und Diadinoxanthin bei Phytoflagellaten.

## 4.7 Toxingehalt bei unterschiedlichen Turbulenzbedingungen

Aufgrund der potenziellen gesundheitlichen und ökonomischen Schäden, die toxische Dinoflagellaten aus der *Alexandrium*-Gruppe verursachen können, ist das Verständnis der Umweltfaktoren, die das Wachstum und die Giftigkeit dieser Arten kontrollieren können, von besonderem Interesse.

### 4.7.1 Bewertung der Methodik

Das Saxitoxin war das erste Toxin, das als Verursacher der Lähmende Muschelvergiftung (Paralytic Shellfish Poisoning, PSP) beim Menschen erkannt wurde. Es stellte sich heraus, dass es nur ein Vertreter einer größeren Gruppe ähnlicher Toxine war, die alle für diese spezielle Form der Muschelvergiftung verantwortlich sind (Abb. 32). Sie werden PSP-Toxine



	R <sub>1</sub>	R <sub>2</sub>	R <sub>3</sub>
<b>STX</b>	H	H	H
<b>neoSTX</b>	OH	H	H
<b>GTX<sub>1</sub></b>	OH	H	OSO <sub>3</sub> <sup>-</sup>
<b>GTX<sub>2</sub></b>	H	H	OSO <sub>3</sub> <sup>-</sup>
<b>GTX<sub>3</sub></b>	H	OSO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	H
<b>GTX<sub>4</sub></b>	OH	OSO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	H

Abbildung 32

Strukturformel des Saxitoxins und einiger seiner Derivate

R: Rest; **STX**: Saxitoxin; **neoSTX**: Neo-Saxitoxin; **GTX<sub>1-4</sub>**: Gonyautoxin 1-4. Die beiden positiv geladenen Guanidino-Gruppen sind für die Giftigkeit dieser PSP-Toxine verantwortlich. Sie besitzen die Fähigkeit, sich mit hoher Affinität an die extrazellulären Seiten der Na<sup>+</sup>-Kanäle zu setzen und blockieren auf diese Weise die Weiterleitung von Nervenimpulsen.

genannt und kommen bei einigen Dinoflagellaten-Arten vor, darunter bei vielen *Alexandrium*-Arten. Das Wissen über diese Toxingruppe ist noch unvollständig, *e. g.* ist nicht immer klar, ob es sich bei neu nachgewiesenen Saxitoxin-Derivaten in Dinoflagellaten tatsächlich um neue PSP-Toxine handelte oder ob lediglich Derivatisierungen vorlagen, die während der Analyse entstanden sind (TARONCHER-OLDENBURG *et al.* 1997). Der Vorteil der verwendeten HPLC-Fluoreszenz-Methode (Kapitel 2.11) ist, dass bestimmte PSP-Toxine gezielt erfasst werden<sup>19</sup>. Diese Spezifität ist zur Erforschung des Metabolismus' der untersuchten Algen unerlässlich, stellt jedoch auch einen Nachteil der Methode dar. Eine Aussage, wie giftig eine Alge tatsächlich ist, ist nur bedingt möglich. Eine allgemeine Toxizität, wie etwa beim Maus-Bioassay, kann nicht festgestellt werden (BFR 2005). Die zu messenden Toxine müssen zuvor bekannt sein und es müssen bereits Standards von ihnen zur Verfügung stehen.

Die Toxizität giftiger *Alexandrium*-Arten ist sehr variabel. Zum einen wurden Änderungen in der Zusammensetzung der einzelnen Toxinkomponenten beschrieben (BOCZAR *et al.* 1988; ANDERSON *et al.* 1990). Zum anderen blieb bei einer Untersuchung von *A. fundyense* die relative Zusammensetzung (in Prozent des molaren Gesamt-Toxingehalts) der 5 untersuchten PSP-Toxine im Wesentlichen unverändert (TARONCHER-OLDENBURG *et al.* 1997).

In der vorliegenden Arbeit kamen Schwankungen im Verhältnis der gemessenen PSP-Toxine vor. Im Experiment mit *A. fundyense* betrug die Masse der summarisch bestimmten Gonyautoxine 2 und 3 das 2- bis 10-Fache des Saxitoxins. Im Experiment mit *A. tamarensense* betrug die Masse das 0,2- bis 0,7-Fache gegenüber dem vorherrschenden Saxitoxin. Bei *A. minutum* traten weitaus größere Schwankungen auf. Das mag damit zusammenhängen, dass Saxitoxin nur in sehr geringen Mengen nachgewiesen wurde und deshalb mit besonders großen relativen Messfehlern behaftet sein dürfte. (Das durchschnittliche Gewichts-Verhältnis von Gonyautoxin 2 und 3 zu STX betrug 17:1.)

Nicht nur das Verhältnis der PSP-Toxine zueinander schwankte, sondern auch ihre absoluten Werte. In den Experimenten mit *A. minutum* und *A. tamarensense* kam es z. T. bereits am „Tag 0“ zu deutlichen Unterschieden zwischen den gemessenen Toxinwerten der einzelnen Ansätze (Abb. 18, 28, Kapitel 3.4.4, 3.6.4). Diese Unterschiede lassen sich nicht auf einen Turbulenzeinfluss zurückführen, weil zu diesem Zeitpunkt noch nicht mit der Turbulenzexposition begonnen wurde. Vielmehr deuten die Unterschiede auf Ungenauigkeiten der Methodik hin. Bei niedrigen Zelldichten, wie am „Tag 0“, fallen Ungenauigkeiten der Messmethode besonders ins Gewicht.

Bei der Kultur unter Stillbedingungen könnten bei *A. fundyense* jedoch auch stark schwankende Toxingehalte typisch sein. Für diese Hypothese spricht, dass auch in der bislang einzigen Turbulenzstudie zur Toxizität von *A. fundyense* und von Dinoflagellaten überhaupt ähnliche Beobachtungen gemacht wurden (JUHL *et al.* 2001; Tab. 2). Mit einer abweichenden Methodik wurden bereits vor Beginn der Turbulenzexposition große Variationen im Gehalt des Gesamt-PSP-Toxingehaltes (STX-Äquivalent) pro Zelle ermittelt. In der zitierten Studie wurde eine andere Zelllinie von *A. fundyense* als in der vorliegenden Arbeit untersucht.

---

<sup>19</sup> Die HPLC-Fluoreszenz-Methode wird nicht nur zur Analyse, sondern auch zur Gewinnung von Toxinen verwendet.

## 4.7.2 Bewertung der Ergebnisse

### 4.7.2.1 Experiment mit *Alexandrium minutum*

Bei den Gonyautoxinen 2 und 3 (GTX) ließ sich in allen Turbulenzstufen ein abfallender Trend des zellulären Gehalts erkennen. Beim anteilig und absolut in geringer Menge vorkommenden Saxitoxin (STX) stieg der Gehalt hingegen leicht an (Abb. 18, Kapitel 3.4.4).

Ein Einfluss der Turbulenz auf die Toxizität dieser Art konnte nicht nachgewiesen werden. Es handelt sich um die erste Untersuchung zum Einfluss kleinskaliger Turbulenz auf den Toxingehalt dieser Art.

Die untersuchte Zelllinie wurde aus australischen Gewässern isoliert. Sie ist von relativ geringer Größe (Kapitel 2.1.3). Das in geringen Mengen bis 0,1 pg pro Zelle nachgewiesene Saxitoxin konnte in der Studie von ZHU *et al.*, (2003) an einer anderen Zelllinie nicht nachgewiesen werden. In der zitierten Studie wurden neben den Gonyautoxinen 2 und 3 auch die Stereoisomere 1 und 4 nachgewiesen.

### 4.7.2.2 Experiment mit *Alexandrium fundyense*

GTX bildete gegenüber STX die Hauptkomponente der untersuchten PSP-Toxine in den Zellen (Massenvergleich). Während der Phase des Zellwachstums war im GTX-Gehalt kein Turbulenzeinfluss nachweisbar. Der STX-Gehalt war während dieser Phase in den beiden höheren Turbulenzstufen mit einer Intensität im Bereich von  $2-6 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$  signifikant gegenüber der Kontrolle und den beiden niedrigen Turbulenzstufen erhöht (Abb. 24 a, Kapitel 3.5.4).

Die auffälligsten Unterschiede zwischen den Toxingehalten traten jedoch während der Stagnations- und Absterbephase auf. Sowohl beim GTX als auch beim STX ließ sich ein klarer Trend mit zunehmend höherem Toxingehalt bei stärkeren Turbulenzintensitäten statistisch nachweisen (Abb. 24 b, Kapitel 3.5.4).

Die bislang einzige Studie, die den Toxingehalt an einer anderen Zelllinie von *A. fundyense* in Abhängigkeit von den hydrodynamischen Bedingungen untersuchte, ergab vergleichbare Ergebnisse (JUHL *et al.* 2001; Tab. 2). Bei Lichtlimitierung ( $30 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) wurden die Organismen in Couette-Kammern unter laminaren Bedingungen einer Scherung entsprechend  $9 \times 10^{-6} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$  ausgesetzt. In den verschiedenen Ansätzen wurden unterschiedlich lange tägliche Expositionszeiten von 0 (Kontrolle), 1, 2, 4, 6, 12, 16 und 24 h durchgeführt. Gegenüber der Kontrolle, die jeweils zeitgleich im selben Experiment durchgeführt wurde, ergab sich eine klare Zunahme des Gesamt-PSP-Toxingehalts mit längeren täglichen Expositionszeiten der Schereinwirkung. Zwischen den einzelnen Kontrollversuchen streuten die Toxingehalte jedoch sehr stark (*cf.* Kapitel 4.7.1). Weiterhin wurde eine klare Abhängigkeit der STX-Äquivalente mit der Nettowachstumsrate bzw. der Wachstumsphase festgestellt. Deshalb kann nicht ausgeschlossen werden, dass in den 6- bis 8-tägigen Experimenten die höheren Toxinwerte, die am Ende in den Ansätzen mit längerer täglicher Schereinwirkungsdauer gemessen wurden, nicht direkt auf die Scherung selbst, sondern vielmehr auf die höheren Nettowachstumsraten in diesen Ansätzen zurückzuführen sind. Möglicherweise war also das frühere Erreichen der Stagnations- und Absterbephase mit zurückgehender Nettowachstumsrate der entscheidende Faktor (JUHL *et al.* 2001; Tab. 2).



Insgesamt ähneln die Befunde von JUHL *et al.* (2001; Tab. 2) denen der vorliegenden Arbeit sehr stark. Am Ende des Experimentes von JUHL *et al.* (2001; Tab. 2) war der Gesamt-PSP-Toxingehalt im kontinuierlich gescherten Ansatz ( $9 \times 10^{-6} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$ ) gegenüber der parallel durchgeführten Stillkontrolle um *ca.* das 3-Fache erhöht. Am 6-8. Tag lag in der hier vorgestellten Arbeit der summarische PSP-Toxingehalt von GTX und STX bei  $6 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$  um das 9,3-Fache, bei  $2 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$  um das 5,4-Fache, bei  $2 \times 10^{-5} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$  um das 1,9-Fache und bei  $2 \times 10^{-6} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$  um das 1,4-Fache über dem der Stillkontrolle. Auch eine Abhängigkeit vom Nettowachstum ist in der vorgestellten Arbeit nicht auszuschließen. Zumindest fand am 6-8. Tag des Experimentes lediglich in der Kontrolle noch ein Zuwachs der Zelldichte statt.

Die Befunde von JUHL *et al.* (2001; Tab. 2) konnten somit qualitativ bestätigt werden. Dabei wurden in der vorliegenden Arbeit spezifische Toxine gemessen, die Experimente nicht unter Lichtlimitierung durchgeführt, turbulente Bedingungen anstatt laminaren Scherstress erzeugt und eine andere Zelllinie von *A. fundyense* untersucht.

Geht man davon aus, dass sich bei jeder Zellteilung der Toxingehalt pro Zelle halbiert und nur während der folgenden G<sub>1</sub>-Phase wieder nachgebildet werden kann, so könnten sich häufig teilende Zellen (hohe Bruttowachstumsrate) möglicherweise mit der Nachbildung des Toxins nicht mehr „nachkommen“ und ihr zellulärer Toxingehalt sinkt. Ab dem 4. Tag stieg lediglich noch in der Kontrolle die Zelldichte an; das ist die Stufe, in der es zu keinem rasanten Anstieg des Toxingehalts kam (Abb. 23, 24 b).

Die ermittelte Veränderung des Toxingehaltes unter kleinskaliger Turbulenz bewegte sich in einem ähnlichen Bereich, wie sie durch Veränderungen andere Umweltfaktoren hervorgerufen werden können. Der zelluläre Toxingehalt von *A. fundyense* kann durch Erniedrigung der Temperatur (OGATA *et al.* 1987) oder der Konzentration gelöster anorganischer Phosphorverbindungen im Medium um das 2- bis 6-Fache gesteigert werden (PROCTER *et al.* 1975, ANDERSON *et al.* 1990, JOHN & FLYNN 2000, LIPPEMEIER *et al.* 2003). Auch eine Erhöhung der Salinität kann den Toxingehalt um bis auf das Doppelte steigern (PARKHILL & CEMBELLA 1999). Während im durchgeführten Experiment Temperatur und Salinität konstant waren, sinkt die Konzentration diese Phosphorverbindungen mit dem Anstieg der Zelldichte. Auch heterotrophe Bakterien könnten in den nicht akzenischen Kulturen zur Verringerung der gelösten Phosphorverbindungen beigetragen haben (BRATBAK & THINGSTAD 1985).

#### 4.7.2.3 Experiment mit *Alexandrium tamarens*

Da in diesem Experiment bereits vor Beginn der Turbulenzexposition am „Tag 0“ in allen Turbulenzstufen niedrigere GTX- und STX-Gehalte in den Zellen gemessen wurden (Ausnahme: II b; Abb. 28, Kapitel 3.6.4), wurde von den Gepflogenheiten dieser Arbeit abgewichen und zusätzlich eine Normalisierung der Daten durchgeführt.

Anhand der auf die jeweiligen Toxinwerte am „Tag 0“ normalisierten Daten ließen sich keine signifikanten Unterschiede im GTX- oder STX-Gehalt der Zellen während der 12-tägigen exponentiellen Wachstumsphase feststellen (Abb. 29 b, Kapitel 3.6.4)<sup>20</sup>.

Diese Arbeit liefert die ersten Ergebnisse zur Toxizität von *A. tamarens* bei unterschiedlichen kleinskaligen Turbulenzbedingungen.

<sup>20</sup> Ohne die Normalisierung wäre der GTX- und STX-Gehalt der Zellen in Stufe I signifikant niedriger als der in Stufe 0 und Stufe IV gewesen. Demnach hätte eine leichte Turbulenzintensität von  $2 \times 10^{-6} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$  den Toxingehalt sowohl gegenüber höherer Intensität als auch gegenüber turbulenzfreien Verhältnissen erniedrigt. Eine solche Intensität entspricht Bedingungen, wie sie durch anhaltenden Wind von  $10 \text{ ms}^{-1}$  im Mittel in der durchmischten Oberflächenschicht des Meeres entsteht (HAURY *et al.* 1990).

### 4.7.3 Weitere Überlegungen zum Turbulenzeinfluss auf die Toxizität von Phytoplanktern

Zum Schluss des Kapitels sollen drei weitere Überlegungen zum toxischen Phytoplankton im Zusammenhang mit kleinskaliger Turbulenz diskutiert werden.

Die erste der Überlegungen ist die Frage: Warum sind einige Phytoplankter wie *Prymnesium parvum* und die drei untersuchten *Alexandrium*-Arten überhaupt giftig?

Vier mögliche Antworten werden diskutiert:

1. Die Toxine dienen intrazellulär als Fraßschutz.
2. Die Toxine dienen extrazellulär der Unterdrückung von Fressfeinden.
3. Die Toxine dienen fakultativ räuberischen Phytoflagellaten zur Erbeutung anderer Organismen.
4. Die Toxine stellen ein zufälliges Nebenprodukt dar.

Zu 1.: Die Schutzfunktion von intrazellulären Toxinen gegen Fraßfeinde hat ein Problem: Sie schützen nicht vor dem selbst gefressen werden, sondern höchstens die Artgenossen, die ein vergifteter Prädator nicht mehr fressen kann. Aus evolutionsbiologischer Sicht ist es schwierig, altruistische Mechanismen zu erklären (BEGON *et al.* 1991). Da sich Phytoplankter in erster Linie durch vegetative Zellteilung vermehren, könnte jedoch ein „altruistisches gefressen werden“ durchaus von Nutzen sein. Mit hoher Wahrscheinlichkeit werden dadurch Artgenossen geschützt, die Klone mit demselben Genmaterial wie die altruistische Zelle besitzen. Kleinskalige Turbulenz könnte die Auswaschung von Toxinen steigern, den intrazellulären Toxingehalt senken und so dem zuvor postulierten „altruistischem gefressen werden“ entgegen wirken. (2. Wirkmechanismus (d), Kapitel 1.4).

Zu 1-2.: Einige Untersuchungen haben gezeigt, dass *Alexandrium*-Arten trotz ihrer Toxizität vom Mikro- und Mesozooplankton gefressen werden (CALBET *et al.* 2003). Der Bestand von Copepoden, die mehrere Monate mit *A. minutum* gefüttert wurden, nahm jedoch ab (DA COSTA & FERNANDEZ 2002), während sich in einem anderen Experiment die untersuchten Copepoden an *A. fundyense* als einzige Futterquelle gewöhnen konnten (COLIN & DAM 2003). Intrazelluläre Toxine von *A. tamarense* führten bei der sich vom Phytoplankton ernährenden Tintine *Favella ehrenberghii* zu einer Umkehrung der Cilienbewegung wodurch die Organismen rückwärts schwammen und schließlich starben (HANSEN 1989). Bei Muscheln, die toxische Algen filtrieren, findet in der Regel keine offensichtliche Schädigung statt. So führte bei der Chinesischen Jakobsmuschel *Chlamys farreri* eine Fütterung mit *A. minutum* zu keiner eindeutigen Vergiftung, jedoch verringerte sich die Schlupfrate ihrer Eier (ZHU *et al.* 2003). Da PSP-Toxine die Na<sup>+</sup>-Kanäle blockieren sind sie potentiell für alle Tiere mit einem Nervensystem giftig. Die zitierten Beispiele zeigen jedoch, dass PSP-Toxine für viele Tiere, die sie vom Phytoplankton ernähren nicht tödlich sind.

Zu 2.: Bei einer Schutzfunktion gegen Fraßfeinde durch extrazelluläre Toxine bräuchte kein Altruismus diskutiert werden. Für die vorliegende Arbeit wurden lediglich deshalb keine extrazellulären PSP-Toxinkonzentrationen im Kulturmedium ermittelt, weil es bislang kein leicht anwendbares Verfahren dafür gibt. Kleinskalige Turbulenz könnte durch Auswaschung die Abgabe von Toxinen steigern und so den extrazellulären Toxingehalt erhöhen (2. Wirkmechanismus (c-d), Kapitel 1.4). Gleichzeitig würden die Toxine im Wasser durch Turbulenz schneller verteilt und verdünnt (5. Wirkmechanismus, Kapitel 1.4).

Zu 3-4.: Einige Phytoflagellaten ernähren sich fakultativ räuberisch. Die Toxine scheinen jedoch beim „Beutemachen“ weder bei dem Dinoflagellaten *Pfiesteria shumwayae* (VOGELBEIN *et al.* 2002) noch bei der in der vorliegenden Arbeit untersuchten Prymnesiophyceae *Prymnesium parvum* eine Rolle zu spielen (TILLMANN 2003).

Die zweite Überlegung geht von der Erkenntnis aus, dass die PSP-Toxine in Dinoflagellaten wahrscheinlich nicht von ihnen selbst synthetisiert werden, sondern von Bakterien, die mit ihnen assoziiert sind. Japanischen Forschern (KODAMA *et al.* 1988) gelang es, aus homogenisierten Kulturen von *Alexandrium tamarense* zu isolieren; die Bakterien produzierten das für *Alexandrium* typische Gift Saxitoxin. SOUSA-SILVA (1990) wiesen nach, dass auch beim Dinoflagellaten *Gyrodinium instriatum* die Toxizität an Bakterien gekoppelt ist, die in den Dinoflagellaten-Zellen vorkommen. Klone dieses Dinoflagellaten mit Bakterien waren toxisch, Klone ohne intrazelluläre Bakterien waren nicht toxisch. Auch bei weiteren Dinoflagellaten-Arten konnte ein Zusammenhang zwischen Toxizität und assoziierten Bakterien festgestellt werden (DOUCETTE 1995, TÖBE *et al.* 2001). Möglicherweise sind bei den *Alexandrium*-Arten die toxischen Bakterien nicht, wie bisher vermutet, sondern auf den Zellen (BIEGALA *et al.* 2002). Festzuhalten bleibt, dass in der vorliegenden Arbeit wahrscheinlich Prokaryoten anstatt der eukaryotischen Dinoflagellaten als Toxinproduzenten hinsichtlich ihrer Reaktion auf kleinskalige Turbulenz untersucht wurden.

Die dritte und letzte der Überlegungen ist die etwas triviale Feststellung, dass für das von toxischen Algen ausgehende Gefahrenpotential für Mensch und Umwelt nicht allein ausschlaggebend ist, wie groß die Toxinmenge in den Zellen ist. Um das Gefahrenpotential einer Blüte einzuschätzen ist ihre räumliche Ausbreitung und die Abundanz der giftigen Zellen mindestens ebenso entscheidend.

## 4.8 Fazit und Ausblick

Zusammenfassend lassen sich die 4 eingangs in dieser Arbeit gestellten Fragen (Kapitel 1.5) in aller Kürze beantworten:

1. Sind Effekte kleinskaliger Turbulenz auf das Wachstum der untersuchten Arten nachweisbar?
  - Ja, von den 6 untersuchten Arten wurde bei *Prymnesium parvum* das Nettowachstum durch den Einfluss der kleinskaliger Turbulenz gefördert, bei *Alexandrium tamarense* wurde es gehemmt. Bei *Prorocentrum redfieldii* konnte gefolgert werden, dass das Bruttowachstum gefördert wurde.
2. Werden die untersuchten Dinoflagellaten generell durch den Einfluss kleinskaliger Turbulenz in ihrem Wachstum beeinträchtigt?
  - Nein, von den vier untersuchten Dinoflagellaten wurde lediglich *A. tamarense* im Nettowachstum gehemmt.
3. Können auch Phytoflagellaten, die nicht zu den Dinoflagellaten zählen, durch den Einfluss kleinskaliger Turbulenz in ihrem Wachstum beeinflusst werden?
  - Ja, von den beiden Nicht-Dinoflagellaten wurde *P. parvum* durch den Einfluss der kleinskaliger beeinflusst, *i. e.* im Wachstum gefördert.

4. Gibt es Hinweise darauf, dass eine Beeinträchtigung der zielgerichteten Fortbewegung unter Turbulenz das Flagellatenwachstum hemmt?
  - Nein. Zwar konnte für *A. tamarensense* nicht ausgeschlossen werden, dass die Behinderung einer zielgerichteten Schwimmbewegung einen hemmenden Einfluss ausübte. In Betracht wurde gezogen, dass möglicherweise die Verfolgung eines Lichtgradienten oder eines Chemogradienten hin zu Artgenossen beeinträchtigt gewesen sein könnte. Ein deutlicher Hinweis dafür ergab sich jedoch nicht.
5. Hat kleinskalige Turbulenz einen Einfluss auf die untersuchten Parameter Zellgröße, Kohlenstoff-, Stickstoff- und Pigmentgehalt?
  - Bis auf einen nicht eindeutigen Effekt bei *A. tamarensense* hin zu kleineren Zellgrößen bei erhöhter Turbulenzintensität konnten bei den hinsichtlich dieser Parameter untersuchten Arten keine weiteren Turbulenzeffekte auf Zellgröße, Kohlenstoff-, Stickstoff- oder Pigmentgehalt nachgewiesen werden.
6. Hat kleinskalige Turbulenz einen Einfluss auf die Toxizität der untersuchten *Alexandrium*-Arten?
  - Ja, von den drei untersuchten Arten zeigte sich bei *A. fundyense* während der Stagnations- und Absterbephase mit zunehmender Turbulenzintensität ein deutlicher Anstieg des Gehaltes an Saxitoxin und Gonyautoxinen in den Zellen. Während der Phase des Zellzuwachses war bei dieser Art lediglich der Gehalt des anteilig nur in geringen Mengen vorkommenden Saxitoxins erhöht.

In zwei Experimenten manifestierten sich bereits früh Turbulenzeffekte, die zu niedrigerem Nettowachstum führten. Bei *P. redfieldii* steigerte erhöhte Turbulenzintensität die Mortalität (Kapitel 3.3.2); bei *A. tamarensense* führte die Turbulenzexposition bereits innerhalb der ersten beiden Tage zu verringerten Nettowachstumsraten (Kapitel 3.6.1). Die frühe Manifestation solcher wachstumshemmender Effekte ist vor allem ein Indiz für eine mögliche Schädigung oder Zerstörung der Zellen durch Scherung, die mit kleinskaliger Turbulenz einhergeht (1. Wirkmechanismus (a-b), Kapitel 1.4, cf. 1.5). In Turbulenzexperimenten wurden bei Dinoflagellaten häufig wachstumshemmende Effekte beschrieben und ein negativer Einfluss der Scherung auf die Zellen vermutet. (e. g. Tab.: 2-6, 20-22, für *Ceratium fusus*: 14 und 26).

Im Experiment mit *P. parvum* manifestierte sich hingegen erst relativ spät ein Turbulenzeffekt. Nach 8 Tagen einheitlichem Nettowachstums in allen Ansätzen fand in der Kontrolle kein weiterer Anstieg der Zelldichte mehr statt (Kapitel 3.1.1). Diese lange, sich über mehrere Zellgenerationen erstreckende Zeitspanne bis zur Manifestation des wachstumsfördernden Effekts, lässt Wirkmechanismen vermuten, die mit den Veränderungen der im Wasser gelösten Stoffe während einer statischen Kultur („Batch-Kultur“) einhergehen.

Im Prinzip wurden die Experimente mit einem klassischen experimentellen Ansatz durchgeführt. Der einzige gegenüber einer Kontrolle variierte Parameter war die kleinskalige Turbulenz. Doch sobald das Ende der exponentiellen Phase erreicht wird, beginnen sich eine Vielzahl von Faktoren (e. g. Licht- und Nährstoffangebot, pH-Wert) zu verändern. Diese Veränderung selbst können wiederum durch Turbulenz oder Scherung beeinflusst werden und so zu unterschiedlich stark ausgeprägten Effekten bei den untersuchten Phytoflagellaten führen. Für diesen Prozess wird in dieser Arbeit der Begriff „Batch-Effekt“ eingeführt.

Für die Entstehung von „Batch-Effekten“ kommen Wirkmechanismen in Betracht, wie ein durch Turbulenz verbesserter Gasaustausch zwischen Medium und Atmosphäre (6. Wirkmechanismus, Kapitel 1.4, *cf.* 1.5) oder eine erhöhte Freisetzung von partikulär gebundenen Nährstoffen aus abgestorbenen Zellen (7. Wirkmechanismus, Kapitel 1.4, *cf.* 1.5). „Batch-Effekte“ könnten neben der Wachstumshemmung von *P. parvum* in den Experimenten mit *P. helgolandii* und *P. redfieldii* zu höheren Abundanzmaxima bei stärkeren Turbulenzintensitäten geführt haben.

HAVSKUM & HANSEN (2006; Tab. 2) konnten beim Dinoflagellaten *Heterocapsa triquetra* einen solchen „Batch-Effekt“ nachweisen, der den Anstieg des pH-Wertes dämpfte. Die Rolle der „Batch-Effekte“, die mit dem Erreichen der Übergangsphase (Kapitel 4.2.1) an Bedeutung erlangten, wurde bei der ursprünglichen Konzeption dieser Arbeit unterschätzt. Gesondert ließen sich diese Effekte besser in Experimenten ohne lebende Phytoplankter untersuchen.

Bei der Bewertung der Ergebnisse war es schwierig, die ermittelten Turbulenzeffekte einer bestimmten Wachstumsphase zuzuordnen, um so die in Frage kommenden Wirkmechanismen eingrenzen zu können. Besonders die exponentielle Wachstumsphase erwies sich als zu kurz.

Auch die in Tab. 2 aufgeführten experimentellen Wachstumsstudien, die kleinskalige Turbulenz- oder Schereffekte bei Phytoplanktern untersuchten, konnten bis auf zwei Ausnahmen (Tab. 2: 8, 13) die exponentielle Wachstumsphase bestenfalls nur über einen relativ kurzen Zeitraum untersuchen (Tab. 2: 5-7, 11-12, 14, 18, 20-21, 26-28, 32-34). Wie auch in der vorliegenden Arbeit können die wenigen Messintervalle (*cf.* Tab 23) während dieser Phase leicht zu ungenauen Ergebnissen führen.

Der Einfluss der kleinskaligen Turbulenz auf die verschiedenen untersuchten Phytoflagellaten war nicht einheitlich; er konnte das Wachstum hemmen, fördern oder ohne Effekt bleiben. Selbst bei den Arten, die einem Einfluss unterlagen, waren die Unterschiede relativ gering. Am Ende der 8- bis 18-tägigen Experimente lagen die Zelldichten stets noch innerhalb einer Größenordnung.

Der Steuerfaktor kleinskalige Turbulenz ist zum gegenwärtigen Zeitpunkt noch nicht ausreichend verstanden, um ihn als weitere Steuergröße in Ökosystemmodellen integrieren zu können. Jedoch wurde in dieser Arbeit deutlich, dass Turbulenz sich auf viele klassische Steuerfaktoren auswirken kann. Eine stark geschichtete Wassersäule geht mit geringer Turbulenzintensität einher; Turbulenz hält Partikel in Suspension, führt zu einer homogeneren Verteilung der Nährstoffe im Wasser und beschleunigt den Gasaustausch zwischen Atmosphäre und Wasserkörper. So können mögliche Sauerstoff- oder Hygrogencarbonat-Defizite sowie Veränderungen des pH-Werts abgepuffert werden. Weiterhin könnte vor allem Turbulenz des kleinskaligen Bereichs Phytoplanktonzellen schädigen oder zerstören, aber auch die Nährstoffaufnahme der Zellen verbessern, sowie die Aggregation suspendierter Partikel und die Freisetzung partikulär gebundener Nährstoffe fördern (*cf.* Kapitel 1.4)

Die Vielzahl dieser potentiellen Wirkmechanismen, die auf Phytoflagellaten und das gesamte Phytoplankton einwirken, unterstreicht die Notwendigkeit die Verhältnisse während der exponentiellen Wachstumsphase und der Übergangsphase gesondert zu untersuchen. So könnten die z. T. einander entgegenwirkenden Wirkmechanismen separat erfasst und ihr Einfluss auf die Entwicklung des Phytoplanktons abgeschätzt werden können.

Auch beim Anstieg des Toxingehaltes in den Zellen von *A. tamarense* spielte die Wachstumsphase der Kultur eine Rolle. Der klare Trend zu höheren Toxingehalten mit stärkeren Turbulenzintensitäten entwickelte sich erst während der Stagnations- und Absterbephase (Kapitel 3.5.4). Der Turbulenzeinfluss bestand möglicherweise in einer Wachstumsförderung, die dazu führte, dass die Stagnationsphase früher erreicht wurde und folglich der Toxingehalt in den Zellen eher anstieg.

In der Biotechnologie werden Phytoplankter in größeren Mengen niemals unter turbulenzfreien Bedingungen produziert. Die zu erzielenden Biomassen wären sonst zu gering. Wenn bestimmte Wirkstoffe aus den Algen gewonnen werden sollen, erfolgt die „Ernte“ am Besten, wenn die Wirkstoffe in den Organismen in höchster Konzentration vorliegen. In mikrobiellen Produktionsprozessen, die auf die Bildung solcher Sekundärmetabolite (e. g. Penicillin) abzielen, ist häufig die stationäre Phase die eigentliche Produktionsphase (in der Biotechnologie auch Idiophase genannt; SCHLEGEL 1992). Aus der Synthese der Ergebnisse der vorliegenden Arbeit mit denen weiterer Grundlagen erforschenden Arbeiten zur Toxinproduktion bei *Alexandrium*-Arten (PROCTER *et al.* 1975, ANDERSON *et al.* 1990, JOHN & FLYNN 2000, JUHL *et al.* 2001, LIPPEMEIER *et al.* 2003) ließe sich folgende Empfehlung für die Produktion von PSP-Toxinen aus Dinoflagellaten ableiten: Lasse Dich nicht von dem Paradigma der Turbulenz-Phytoplanktologie abschrecken, aus dem hervorgeht, dass sich Dinoflagellaten generell nicht unter hochturbulenten Bedingungen kultivieren lassen. Kultiviere die Art *Alexandrium fundyense* (e. g. Zelllinie CCMP 1719) unter turbulenten Bedingungen ( $ca. 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$ ) und beblubbere dabei mit Luft. Wenn die gewünschte Biomasse erreicht ist, führe gezielt eine Phosphatlimitation herbei. Mit dem Rückgang des Nettowachstums wird die stationäre Phase herbeigeführt, der Toxingehalt in den Zellen steigt an und es kann mit der Ernte<sup>21</sup> begonnen werden.

Für die weitere Erforschung des Einflusses der kleinskaligen Turbulenz auf das Phytoplankton wird vorgeschlagen, zukünftig von den in der Turbulenzforschung üblichen „Batch-Experimenten“ abzusehen und stattdessen Experimente unter Chemostat-Bedingungen durchzuführen. Wie oben erwähnten beiden Ausnahmen, bei denen die exponentielle Wachstumsphase über einen längeren Zeitraum untersucht werden konnte, sind die bislang ersten veröffentlichten Turbulenzexperimente zum Phytoplankton-Wachstum in Chemostat-Kulturen (Tab 2: 8, 13). Bei der in beiden Studien untersuchten, begeißelten Chlorophyte *Dunaliella viridis* pendelten sich die Zelldichten bei Turbulenz ( $5 \times 10^{-4}$  bis  $7 \times 10^{-7} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$ ) im Gegensatz zur Stillkontrolle auf einem höheren Niveau ein (höhere „Carrying Capacity“).

In Chemostat-Kulturen wird eine konstante Menge der Kultur (Medium mit Phytoplanktern) in einem bestimmten Zeitraum durch frisches Medium ersetzt. Wenn die Austauschrate kleiner als die maximale Bruttowachstumsrate  $\mu_{max}$  ist, regeln sich Chemostat-Kulturen von selbst auf ein bestimmtes Wachstumsstadium ein (SOMMER 2005). Die Chemostaten könnten mit kontinuierlichen oder semikontinuierlichen Austausch eines Teils der Kultur durch frisches Medium betrieben werden. Unter semikontinuierlichen Chemostat-Bedingungen (e. g. mit täglichem Austausch) ließen sich Experimente mit der verwendeten „Gridmaschine“ in den vorhandenen Experimentalgefäßen ohne zusätzliche technische Veränderungen durchführen. Die entnommene Kultur würde in diesem Fall gleichzeitig die Probe darstellen. So könnte man die Organismen über einen längeren Zeitraum in einer bestimmten Wachstumsphase zum Einfluss kleinskaliger Turbulenz untersuchen.

<sup>21</sup> Derzeit werden PSP-Toxin-Standards weltweit nur von einer einzigen Firma kommerziell vertrieben, die ihre PSP-Toxine aus Muscheln isoliert, die sich von giftigen Dinoflagellaten-Blüten ernährt haben.

Bei der Untersuchung der exponentiellen Wachstumsphase wäre zu überlegen, zusätzlich alle Ansätze gleichmäßig mit Luft zu beblubbern. Die aufsteigende Bewegung der Luftblasen könnte es ermöglichen auch nicht-aktiv schwimmende Phytoplankter mit hoher Dichte zu kultivieren, *e. g.* große Diatomeen. Ein Nachteil der aufsteigenden Luftblasen wäre jedoch, dass die Kontrolle keine Stillkontrolle mehr darstellt.

In Experimenten mit niedriger Austauschrate des Mediums – ohne Luftblasen – können bestimmte Stadien der Übergangsphase untersucht werden. So ließen sich gezielt „Batch-Effekte“ herbeiführen, damit ihr Einfluss auf die Entwicklung des Phytoplanktons untersucht werden kann.

Als einen nächsten Schritt könnte man während der einzelnen Wachstumsphasen Konkurrenzexperimente zwischen verschiedenen Phytoplankton-Arten durchführen.

Dieser Ausblick zeigt, wie die in der vorliegenden Arbeit gewonnenen Erkenntnisse zur Rolle der kleinskaligen Turbulenz bei der Entstehung von Algenblüten, erweitert werden können.

## 5 Zusammenfassung

Es wurde untersucht, ob kleinskalige Turbulenz das Wachstum und ausgewählte Zelleigenschaften planktischer Phytoflagellaten beeinflusst. Ziel war es festzustellen, inwieweit die natürlichen hydrodynamischen Bedingungen im Meer sich auf das Phytoplankton auswirken können und welchen Einfluss dabei Turbulenz des untersuchten Skalenbereichs auf die Entwicklung von Phytoflagellatenblüten ausübt.

Kleinskalige Turbulenz unterschiedlicher Intensität (4 Stufen im Bereich von  $10^{-7}$  bis  $10^{-3} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$ ) mit Wirbelgrößen im Bereich von Zentimetern bis Zehntelmillimetern wurde im Labor generiert, um die Verhältnisse im Meer zu simulieren. Unter diesen Bedingungen wurden in Monokultur Experimente mit sechs Arten durchgeführt: *Prymnesium parvum* (Prymnesiophyceae), *Pyrenomonas helgolandii* (Cryptophyceae), sowie *Prorocentrum redfieldii*, *Alexandrium minutum*, *A. fundyense* und *A. tamarense* (Dinoflagellata). Die ausgewählten Arten sind in der Lage sich aktiv mittels Geißelschlag fortzubewegen. Sie sind von geringerer Größe als die kleinsten im Meer vorkommenden Turbulenzstrukturen.

Bei zwei der sechs Arten (*Prymnesium parvum* und *Alexandrium tamarense*) zeigte sich ein signifikanter Turbulenz-Effekt auf die Nettowachstumsrate, die durch Zellzählung (Lichtmikroskopie) ermittelt wurde.

- Bei *P. parvum* wurde das Wachstum durch Turbulenzexposition gefördert. Der Effekt trat nach einer Expositionsdauer von 8 Tagen ein und manifestierte sich darin, dass in der Kontrolle, im Gegensatz zu den turbulenten Ansätzen, die Zelldichte nicht mehr weiter anstieg. Möglicherweise wird durch den Einfluss der Turbulenz die Aufnahme benötigter Stoffe aus dem Wasser in die Zelle bzw. die Abgabe von Stoffwechselprodukten an das Wasser beschleunigt. Ferner könnte Turbulenz die physiologischen Prozesse in der Zelle beschleunigen oder durch ihre suspendierende Wirkung den Flagellaten ermöglichen Energie für aktive Schwimmbewegungen einzusparen. Die lange, sich über mehrere Generationszeiten erstreckende Zeitspanne, bis sich der Turbulenzeffekt manifestierte, könnte jedoch auch auf Wirkmechanismen hinweisen, die auf einer Veränderung der im Wasser gelösten Stoffe basieren. In Betracht kommen eine erhöhte Freisetzung von Nährstoffen aus abgestorbenen Zellen oder ein verbesserter Gasaustausch zwischen Wasserkörper und Atmosphäre. Letzteres könnte insbesondere die Versorgung der Phytoflagellaten mit einer anorganischen Kohlenstoffquelle für die Photosynthese verbessern und gleichzeitig den Anstieg des pH-Wertes dämpfen.
- Von den vier untersuchten Dinoflagellaten konnte bei einer Art die für diese Organismengruppe häufig beschriebene und postulierte Empfindlichkeit gegenüber kleinskaliger Turbulenz nachgewiesen werden. Bei *A. tamarense* ging bereits innerhalb der ersten beiden Tage der Turbulenzexposition die Nettowachstumsrate zurück. Dieser Befund deutet auf eine Wachstumshemmung bzw. Zellschädigung durch die mit der Turbulenz einhergehenden Scherkräfte hin. Nach 10 Tagen unter Turbulenz näherten sich die Nettowachstumsraten wieder denen in der Stillkontrolle an. Möglicherweise fand eine Gewöhnung der Organismen an die Turbulenz statt. Diese Angleichung könnte jedoch auch, wie schon im Experiment mit *P. parvum*, auf eine erhöhte Nährstoff-Freisetzung aus abgestorbenen Zellen oder einen verbesserten Gasaustausch zwischen Wasserkörper und Atmosphäre unter Turbulenz zurückzuführen sein.



- Obwohl die Nettowachstumsrate bei *P. redfieldii* keinem Turbulenzeinfluss unterlag, bildeten sich mit höherer Turbulenzintensität in den Experimentalgefäßen verstärkt Zellaggregate. Am Ende des Experimentes konnte mit ansteigender Turbulenzintensität eine zunehmende Menge dieser Aggregate nachgewiesen werden (als Trockenmasse). Demzufolge müsste Turbulenz die Sedimentationsrate und Mortalität der verklumpten Zellen, aber auch die Bruttowachstumsrate von *P. redfieldii* erhöht haben.
- Bis auf einen leichten Trend bei der Art *A. tamarensense* hin zu etwas geringeren Zellgrößen vom 4. bis 6. Tag unter Turbulenzexposition, konnte auf die Zellgröße (mikroskopische Vermessung) der sechs untersuchten Arten kein Turbulenz-Einfluss nachgewiesen werden.
- Der über Elementaranalyse bestimmte Kohlenstoff- und Stickstoff-Gehalt der Zellen sowie das Verhältnis dieser beiden Elemente zueinander wurde während der Experimente mit *P. helgolandii* und *P. redfieldii* ermittelt. Diese Parameter wurden nicht durch die Exposition mit kleinskaliger Turbulenz beeinflusst.
- Die Gehalte an Chlorophyll *a* und einiger akzessorischer Pigmente unterlagen keinem Turbulenzeinfluss. Sie wurden während der Experimente mit den 4 Dinoflagellaten mittels HPLC-Technik quantifiziert.
- Bei den Experimenten mit den drei untersuchten *Alexandrium*-Arten wurden Saxitoxin (STX) und zwei Stereoisomere des Gonyautoxins (GTX) mittels HPLC-Technik quantitativ bestimmt. Bei *A. minutum* und *A. tamarensense* konnten keine Turbulenzeinflüsse auf die zellulären Gehalte dieser Toxine nachgewiesen werden. Bei *A. fundyense* nahm während der Phase des Zellwachses STX mit zunehmender Turbulenzintensität zu; das mengenmäßig vorherrschende GTX wurde jedoch nicht beeinflusst. Erst in der anschließenden Stagnations- und Absterbephase bildete sich sowohl beim STX als auch beim GTX mit anwachsender Turbulenzintensität ein deutlicher Trend mit ansteigenden Toxingehalten aus. Diese Ergebnisse unterstreichen den entscheidenden Einfluss der unterschiedlichen Wachstumsphasen bei Turbulenzexperimenten.

Die Untersuchungen zeigten, dass es in stationären Kulturen („Batch-Kulturen“) schwierig ist die Vielzahl der möglichen Wirkmechanismen einzugrenzen, die einem beobachteten Turbulenz-Effekt zugrunde liegen könnten. In einer solchen Kultur durchlaufen die Organismen verschiedene Wachstumsphasen, während sich deren Lebensbedingungen laufend verschlechtern. Einerseits können die beobachteten Turbulenzeffekte von der Wachstumsphase abhängen, in der sich die untersuchten Organismen befinden. Andererseits kann die Geschwindigkeit selbst, mit der die verschiedenen Wachstumsphasen durchlaufen werden, durch Turbulenz beeinflusst werden, da Turbulenz die Austauschprozesse zwischen Atmosphäre und Wasser und möglicherweise die Freisetzung von Nährstoffen aus abgestorbenen Zellen zurück ins Kulturmedium beschleunigt. Das Zusammenspiel der verschiedenen Einflüsse macht es schwierig, die beobachteten Effekte auf einzelne der postulierten Wirkmechanismen zurückzuführen. Es wird daher vorgeschlagen, künftig von den in der Turbulenzforschung üblichen „Batch-Experimenten“ abzusehen und stattdessen weitere Experimente unter Chemostat-Bedingungen durchzuführen. Chemostaten ermöglichen es gezielt über einen längeren Zeitraum die Bedingungen während einer bestimmten Wachstumsphase zu untersuchen.

## Summary

This study investigates possible effects of small-scale turbulence on growth and other selected characteristics of autotrophic planktonic flagellates. The aim was to determine the influence of natural hydrodynamic conditions on phytoplankton life in the sea and more specifically, what effect turbulence of the investigated scales may have on the development of phytoplankton blooms.

Small scale turbulence of different intensity (4 levels in the range of  $10^{-7}$  to  $10^{-3} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$ ) containing eddies in the size range of a couple of centimeters to tenth part of millimeters were generated in the laboratory to adjust the natural conditions at sea. Under these conditions experiments in pure culture with 6 species were conducted: *Prymnesium parvum* (Prymnesiophyceae), *Pyrenomonas helgolandii* (Cryptophyceae) *Prorocentrum redfieldii*, *Alexandrium minutum*, *A. fundyense* and *A. tamarense* (Dinoflagellata). The selected species are able to swim by flagella movements. Their size is smaller than the smallest structures of turbulence at sea.

Two of the six examined species (*P. parvum* and *A. tamarense*) showed a significant effect of turbulence on net growth rate determined by cell counts (light microscopy).

- In *P. parvum* growth was enhanced by exposition to small-scale turbulence. The effect occurred after 8 days. In the turbulent assays growth continued until the 16<sup>th</sup> day while it became stagnant in the still control. Small-scale turbulence might enhance uptake of required substances out of the surrounding water into the cell and the disposal of metabolic end-products into the water, respectively. Physiological processes may also be enhanced by small-scale turbulence or their suspending force enables the flagellates to save energy for swimming movements. The long time span, lasting over several doubling times before manifestation of the turbulence effect might also indicate mechanisms that are based on the change in the chemical conditions in the water. Re-mobilization of nutrients bound in dead cells or enhanced gas exchange between water and atmosphere are considered as causative processes. Latter might improve the supply of inorganic carbon for the phytoflagellate species for enhanced photosynthesis and concomitantly, to a decelerated increase of the pH-value.
- Within the four selected dinoflagellates one species showed a hampered net growth rate under turbulent conditions. Only the findings in *A. tamarense* are in accordance to the often described and postulated sensitivity of the dinoflagellates to small-scale turbulence. Within the first two days of turbulence exposition net growth rates decreased. Shear forces caused by turbulence might be the causative mechanism constraining growth or impairing the cells. After 10 days net growth rates in the turbulent assays and the stagnant control converged. This suggests a habituation of the organisms to turbulent conditions. Alternatively, like in the experiment conducted with *P. parvum*, re-mobilization of nutrients bound in dead cells or enhanced gas exchange between water and atmosphere have to be considered as causative mechanisms.

- Net growth rate of *P. redfieldii* was not influenced by turbulence. However, with an increasing intensity of turbulence, aggregates of still pigmented cells were observed in the experimental containers. With increasing level of turbulence a gradual accumulation of aggregates was observed (as dry weight) towards the end of the experiment. This infers that turbulence has increased aggregation, sedimentation and mortality of the cells, but has also enhanced gross growth rate.
- Except for a slight effect towards smaller cell size in *A. tamarensis* small-scale turbulence showed no effect on cell size (microscopic measurement) in the six species examined.
- Carbon and nitrogen content of the cells, as determined by an elemental analyzer and the relation of these elements were determined in *P. helgolandii* and *P. redfieldii* during the experiments. These parameters were not influenced by small-scale turbulence.
- Content of chlorophyll *a* and several accessory pigments was not influenced by turbulence. It was analyzed by HPLC technique in the four dinoflagellate species.
- Within the three experiments conducted with *Alexandrium* species saxitoxin (STX) and two stereo isomers of Gonyautoxin (GTX) were quantified by HPLC technique. In *A. minutum* and *A. tamarensis* no effect on cellular toxin was observed. In *A. fundyense* STX increased during active growth along with increasing turbulence intensity. GTX content, which dominated quantitatively over STX, was not affected during this time span. However, in the phase of stagnation and decline, both STX and GTX contents increased significantly along with turbulence intensity. High contents of toxins were correlated with high intensity of turbulence. The results emphasize the importance of the growth stage of the organism for turbulence sensitivity.

The experiments showed the drawbacks of batch cultures. Here it is difficult to contain the numerous possible mechanisms that could lead to a observed effect of small-scale turbulence on the phytoflagellate species examined. In such cultures organisms pass through different growth stages while the environmental conditions become increasingly worse. On the one hand the observed effects of turbulence might depend on the growth stage of the organisms. On the other hand the velocity of passing the different growth stages can be affected by turbulence, because turbulence enhances the gas exchanges between atmosphere and water and possibly re-mobilization of nutrients back into the culture medium. The interaction of the different factors makes it difficult to attribute the effects observed to a discrete mechanism postulated. For further experiments on the influence of turbulence it is proposed to replace the common batch cultures for these experiments by chemostat cultures which allow observing distinct growth stages over a longer period of time.

## 6 Literatur

- AGUILERA, J; JIMÉNEZ, C; RODRÍGUEZ-MAROTO, J.M. & NIELL, FX (1994). Influence of subsidiary energy on growth of *Dunaliella viridis* Teodoresco: the role of extra energy in algal growth. *J. Appl. Phycol.* 6: 323-330.
- ALCARAZ, M; SAIZ, E; MARRASÉ, C; VAQUE, D (1988). Effects of turbulence on the development of phytoplankton biomass and copepod populations in marine microcosms. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 49 (1-2): 117-125.
- ANDERSON, DM; KUHLIS, DM; SULLIVAN, JJ; HALL, S. & LEE, C (1990). Dynamics and Physiology of saxitoxin production by the dinoflagellates *Alexandrium* spp. *Marine Biol.* 104: 511-524.
- ANDERSON, DM; NOSENCHUCK, DM; REYNOLDS, GT & WALTON, AJ (1988). Mechanical stimulation of bioluminescence in the dinoflagellate *Gonyaulax polyedra* STEIN. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 122 (3) 277-288.
- ANIS, A & MOUM, JN (1995). Surface wave-turbulence interactions: scaling  $\varepsilon$  (z) near the sea surface. *J. Phys. Oceanogr.* 25: 2025-2045.
- ANITA, NJ; MCALLISTER, CD; PARSONS, TR; STEPHENS, K & STRICKLAND, JDH (1963). Further measurements of primary production using a large volume plastic sphere. *Limnol. Oceanogr.* 8: 166-183.
- ANONYMUS (1896). Blüten des Wassers und Fischsterben. *Allg. FischZtg.* 21: 292.
- ARIN, L; MARRASÉ, C; MAAR, M; PETERS, F; SALA, M-N & ALCARAZ, M (2002). Combined effects of nutrients and small-scale turbulence in a microcosm experiment. I. Dynamics and size distribution of osmotrophic plankton. *Aquat. Microb. Ecol.* 29: 51-61.
- BALECH, E (1985). The genus *Alexandrium* or *Gonyaulax* of the tamarensis group. In: ANDERSON, DM; WHITE, AW & BADEN, DG (Hrsg.) "Toxic Dinoflagellates". Elsevier, New York: 33-38.
- BARLOW, RG, COLLOS, Y; MAESTRINI, SY & ROY, S (1990). Microphytobenthic pigments in salt marsh pond determined by HPLC and spectrophotometry. *Mar. Microb. Food Webs* 4 (1). Special issue: Aquatic Primary Productivity Workshop, 16-22.04.1988, Houmeau
- BEGON, M; HARPER, JL; TOWNSEND, CR (1991). *Ökologie. – Populationen – Lebensgemeinschaften.* Birkhäuser, Basel, 1024 Seiten.
- BERDALET, E & ESTRADA, M (1993). Effects of turbulence on several dinoflagellate species. In: SMAYDA, TJ & SHIMIZU, Y (Hrsg.). *Toxic Phytoplankton blooms in the Sea: 737-740.*
- BERDALET, E (1992). Effects of turbulence on the marine dinoflagellate *Gymnodinium nelsonii*. *J. Phycol.* 28 (39): 267-272.
- BFR (Bundesinstitut für Risikobewertung, 2005). *Analytik mariner Biotoxine. Notwendige Schritte zur Validierung und behördlichen Anerkennung von Alternativmethoden zum Maus-Bioassay als Referenzmethode.* Positionspapier 013, 42 Seiten.
- BIEGALA, IC; KENNAWAY, G; ALCERCA, E; LENNON, J-F; VAULOT, D & SIMON, N (2002). Identification of bacteria associated with dinoflagellates (Dinophyceae) *Alexandrium* spp. using tyramide signal amplification-fluorescent *in situ* hybridization and confocal microscopy. *J. Phycol.* 38: 404-411.
- BIENFANG, PK (1981). SETCOL – A technological simple and reliable method for measuring phytoplankton sinking rates. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38: 1289-1294.

- 
- BOCZAR, BA; BEITLER, MA; LISTON, J; SULLIVAN, JJ & CATTOLICO, RA (1988).** Paralytic shellfish toxins in *Protogonyaulax tamarensis* and *Protogonyaulax catanella* in axenic culture. *Plant Physiol.* 88: 1285-1290.
- BRATBAK, C & THINGSTAD, TF (1985).** Phytoplankton-bacteria interactions: An apparent paradox? Analysis of a model system with both competition and commensalism. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 25: 23-30.
- BRONŠTEIN, IN (1983).** *Taschenbuch der Mathematik.* VON GROSCHKE, G; ZIEGLER, V & ZIEGLER, D (Hrsg.), 22. Aufl., Teubner, Thun, 840 Seiten.
- CALBET, A; VAQUÉ, D; FELIPE, J; VILA, M; MONTSERRAT-SALA, M; ALCARAZ, M & ESTRADA, M (2003).** Relative grazing impact of microzooplankton and mesozooplankton on a bloom of the toxic dinoflagellate *Alexandrium minutum*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 259: 303-309.
- CLAY, BL; KUGRENS, P & LEE, RE (1999).** A revised classification of *Cryptophyta*. *Bot. J. Linn. Soc.* 131 (2): 131-151.
- COLIJN, F & CADÉE, GC (2003).** Is phytoplankton growth in the Wadden Sea light or nitrogen limited? *J. Sea Res.* 49: 83-93.
- COLIJN, F (1992).** Changes in plankton communities: When, where, and why? In: **DICKSON, RR; MAELKKI, P; RADACH, P; SAETRE, R & SISSEWINE, MP (Hrsg.)** Hydrobiological variability in the ICES area, 1980-1989. *ICES Mar. Sci. Symp.* 195, Copenhagen: 193-202.
- COLIN, SP & DAM, HG. (2003).** Effects of the toxic dinoflagellate *Alexandrium fundyense* on the copepod *Acartia hudsonica*: a test of the mechanisms that reduce ingestion rates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 248: 55-65.
- COLOMER, J; PETERS, F & MARRASÉ, C (2005).** Experimental analysis of coagulation of particles under low-shear flow. *Water Research* 39: 2994-3000.
- COUETTE, MM (1890).** Etudes sur le frottement des liquides. *Ann. Chem. Phys.* 21: 433-510
- CULLEN, JJ & HERRIGAN, SC (1981).** Effects of nitrate on the diurnal vertical migration, carbon to nitrogen ratio, and the photosynthetic capacity of the dinoflagellate *Gymnodinium splendens*. *Mar. Biol.* 62: 81-89.
- CUSSATLEGRAS, AS & LE GAL, P (2005).** Dinoflagellate bioluminescence in response to mechanical stimuli in water flow. *Nonlinear Prog. Geophys.* 12: 337-343.
- DA COSTA, RM & FERNANDEZ, F (2002).** Feeding and survival rates of the copepods *Euterpina acutifrons* DANA and *Acartia grani* SARS on the dinoflagellates *Alexandrium minutum* BALECH and *Gyrodinium corsicum* Paulmier and the Cryptophyta *Rhodomonas baltica* KARSTEN. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 273 (2): 131-142.
- DARESTE, MC (1855).** Mémoire sur les animalcules et autres corps organisés qui donnent à la mer une couleur rouge. *Annl. sci. nat. (Zool.)* 3: 179-239.
- DAVIS, CO (1982).** The importance of understanding phytoplankton life strategies in the design of enclosure experiments. In: **GRICE, GD & REEVE, MR. (Hrsg.)** *Marine mesocosms. Biological and chemical research in experimental ecosystems.* Springer, New York: 323-332.
- DIETRICH, W & HESSE, K-J (1990).** Local fish kill in a pond at the German North Sea coast associated with a mass development of *Prymnesium sp.* *Meeresforsch.* 33: 104-106.
- DOLAN, JR; SALL, N; METCALFE, A; GASSER, B (2003).** Effects of turbulence on the feeding and growth of a marine oligotrich ciliate. *Aquatic Microbial Ecol.* 31: 183-192.
- DOUCETTE, GJ (1995).** Interactions between bacteria and harmful algae: a review. *Nat. Toxins* 3 (2): 65-74.

- DROOP, MR** (1983). 25 years of algal growth kinetics. *Bot. Mar.* 26: 99-112.
- EGGE, JK & AKSNES, DL** (1992). Silicate as regulating nutrient in phytoplankton competition. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 83: 281-289.
- ELBRÄCHTER, M** (1994). Phytoplankton und toxische Algen im Wattenmeer. In: **LOZÁN, JL; RACHOR, E; REISE, K; WESTERNHAGEN, H VON & LENZ, W** (Hrsg.) „Warnsignale aus dem Wattenmeer“. Blackwell, Berlin: 81-90.
- ELBRÄCHTER, M** (1999). Exotic flagellates of costal North Sea waters. *Helgol. Meeresunters.* 52: 235-242.
- EPPLEY, RW; KOELLER, P; WALLACE JR., GT** (1978). Stirring influences the phytoplankton species composition within enclosed columns of coastal sea water. *J. Ex. Mar. Biol. Ecol.* 32: 219-239.
- ESTRADA, M & BERDALET, E** (1997). Phytoplankton in a turbulent world. In: **MARRASÉ, C, SAIZ, E & REDONDO, JM** (Hrsg.). *Lectures on plankton and turbulence. Scientia Marina* 61 (Suppl. 1): 125-140.
- ESTRADA, M & BERDALET, E** (1998). Effects of Turbulence on Phytoplankton. In: **ANDERSON, DM; CEMBELLA, AD & HALLEGRAAF, G** (Hrsg.). *The Physiological Ecology of Harmful Algal Blooms. NATO ASI Ser. G* 41: 601-618.
- ESTRADA, M; ALCARAZ, M & MARRASÉ, C** (1987). Effects of turbulence on the composition of phytoplankton assemblage in marine microcosms. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 38: 267-281.
- ESTRADA, M; MARRASE, C & ALCARAZ, M** (1988). Phytoplankton response to intermittent stirring and nutrient addition in marine microcosms. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 48: 225-234.
- FOGG, GE & THAKE, B** (1987). *Algal Cultures and Phytoplankton Ecology*. University of Wisconsin, 3. Aufl., 269 Seiten.
- FRANKLIN, DJ; BRUSSAARD, CPD & BERGES, JA** (2006). What is the role and nature of programmed cell death in phytoplankton ecology? *Eur. J. Phycol.* 41: 1-14.
- GARGETT** (1989). Ocean turbulence. *Annu. Rev. Fluid Mech.* 21: 419-451.
- GARGETT, AE** (1997). “Theories” and techniques for observing turbulence in the ocean euphotic zone. In: **MARRASÉ, C, SAIZ, E & REDONDO, JM** (Hrsg.). *Lectures on plankton and turbulence. Scientia Marina* 61 (Suppl. 1): 25-45.
- GERLACH, SA** (1985). Kann es beim Genuss der Miesmuschel aus deutschen Wattenmeer-Gebieten zur paralytischen Muschelvergiftung (PSP) kommen? *FIMA-Schriftenreihe (Fischwirtschaftliches Marketing-Institut, Bremerhaven)* 5: 52-90.
- GIBSON, CH & THOMAS, WH** (1995). Effects of turbulence intermittency on growth inhibition of a red tide dinoflagellate, *Gonyaulax polyedra* STEIN. *J. Geophys. Res. (C. Oceans)* 100 (C12): 24841-24846.
- GIBSON, CH** (2000). Laboratory and ocean studies of phytoplankton response to fossil turbulence. *Dyn. Atmos. Oceans* 31, (1-4): 295-306.
- GILLBRICHT, M** (1983). Eine “red tide” in der südlichen Nordsee und ihre Beziehungen zur Umwelt. *Helgol. Meeresunters.* 36 (4): 393-426.
- GUILLARD, RRL & HARGRAVES, PE** (1993). *Stichocrysis immobilis* is a diatom, not a chrysophyte. *Phycologia* 32 (3): 234-236.
- GUILLARD, RRL & RYTHER, JH** (1962). Studies of marine planktonic diatoms. I. *Cyclotella nana* HUSTEDT, and *Detonula confervae* (CLEVE) GRAN. *Can. J. Microbiol.* 8: 229-239.

- 
- GUILLARD**, RRL (1973). Division rates. In: **STEIN**, JR (Hrsg.) *Handbook of Phycological Methods – Culture Methods and Growth Measurements*. Cambridge University Press, New York: 298-311.
- HALLEGRAEFF**, GM (1993). A review of harmful algal blooms and their apparent global increase. *Phycologia* 32: 79-99.
- HANSEN**, PJ (1989). The red tide dinoflagellate *Alexandrium tamarense*: effects on behaviour and growth of a tintinnid ciliate. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 53 (2): 105-116.
- HAURY**, LR; **YAMAZAKI**, H & **ITSWEIRE**, EC (1990). Effects of turbulence shear flow on zooplankton distribution. *Deep-Sea Res.* 37: 447-462.
- HAVSKUM**, H & **HANSEN**, PJ (2006). Net growth of the bloom-forming dinoflagellate *Heterocapsa triquetra* and pH: why turbulence matters. *Aquat. Microb. Ecol.* 42: 55-62.
- HAVSKUM**, H. (2003). Effects of small-scale turbulence on interactions between the heterotrophic dinoflagellate *Oxyrrhis marina* and its prey, *Isochrysis sp.* *Ophelia* 57 (3): 125-135.
- HAVSKUM**, H; **HANSEN**, PJ & **BERDALET**, E (2005). Effect of turbulence on sedimentation and net population growth of the dinoflagellate *Ceratium tripos* and interactions with its predator, *Fragilidium subglobosum*. *Limnol. Oceanogr.* 50 (5): 1543-1551.
- HENSEN**, V (1887). Über die Bestimmung des Planktons oder des im Meer treibenden Materials an Pflanzen und Thieren. *Ber. Komment. wiss. Unters. dt. Meere* 5: 1-197.
- HILL**, DRA & **WETHERBEE**, R (1989). A reappraisal of the genus *Rhodomonas* (Cryptophyceae). *Phycologia* 28 (2): 143-158.
- HILLEBRAND**, H; **DÜRSELEN**, CD; **KISCHTEL**, D & **POLLINGHER** U (1999). Biovolume calculations for pelagic and benthic microalgae. *J. Phycol.* 35: 403-424.
- HONDZO**, M & **LYN**, D (1999). Quantified small-scale turbulence inhibits the growth of a green alga. *Freshwater Biol.* 41: 51-61.
- HUNTLEY**, ME & **ZHOU**, M (2004). Influence of animals on turbulence in the sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 273: 65-79.
- JACKSON**, GA & **BURD**, AB (1998). Aggregation in the marine environment. *Environ. Sci. Technol.* 32 (19): 2805 – 2814.
- JIMÉNEZ**, C; **MERCADO**, J; **AGUILERA**, J; **RODRIGUEZ-MAROTO**, JM & **MIELL**, FX (1996). Effect of turbulence and inorganic carbon supply on growth of *Dunaliella viridis* TEODORESCO. *Int. J. Salt Lake Res.* 4: 223-232.
- JIMÉNEZ**, J (1997). Oceanic turbulence at millimeter scales. In: **MARRASÉ**, C; **SAIZ**, E & **REDONDO**, JM. (Hrsg.). *Lectures on plankton and turbulence*. *Scientia Marina* 61 (Suppl. 1): 47-56.
- JOHN**, EH & **FLYNN**, KJ (2000). Growth dynamics and toxicity of *Alexandrium fundyense* (Dinophyceae): the effect of changing N [ratio] P ratios on internal toxin and nutrient levels. *Eur. J. Phycol.* 35 (1): 11-23.
- JØRGENSEN** EG (1969). The adaptation of plankton algae. IV. Light adaptation in different algal species. *Physiol. Plant.* 22: 1307-1315.
- JUHL**, AR & **LATZ**, MI (2002). Mechanisms of fluid shear-induced inhibition of population growth in a red-tide dinoflagellate. *J. Phycol.* 38 (4): 683-694.
- JUHL**, AR; **TRAINER**, VL & **LATZ**, MI (2001). Effect of fluid shear and irradiance on population growth and cellular toxin content of the dinoflagellate *Alexandrium fundyense*. *Limnol. Oceanogr.* 46 (4): 758-764.

- JUHL, AR; TRAINER, VL & LATZ, MI** (2001). Effect of fluid shear and irradiance on population growth and cellular toxin content of the dinoflagellate *Alexandrium fundyense*. *Limnol. Oceanogr.* 46 (4): 758-764.
- JUHL, AR; VELAZQUEZ, V & LATZ, MI** (2000). Effect of growth conditions on flow-induced inhibition of population growth of a red-tide dinoflagellate. *Limnol. Oceanogr.* 45 (4): 905-915.
- KARP-BOSS, L & JUMARS, PA** (1998). Motion of diatom chains in steady shear flow. *Limnol. Oceanogr.* 43 (8): 1767-1773.
- KARP-BOSS, L BOSS, E & JUMARS, PA** (2000). Motion of dinoflagellates in a simple shear flow. *Limnol. Oceanogr.* 45(7): 1594-1602.
- KARP-BOSS, L; BOSS, E & JUMARS, PA** (1996). Nutrient fluxes to planktonic osmotrophs in the presence of fluid motion. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* 34: 71-107.
- KIØRBOE, T & THYGESEN, UH** (2001). Fluid motion and solute distribution around sinking aggregates. II. Implications for remote detection by colonizing zooplankters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 211: 15-25.
- KIØRBOE, T** (1993). Turbulence, Phytoplankton Cell Size, and the Structure of Pelagic Food Webs. *Adv. Mar. Biol.* 29: 1-72.
- KIØRBOE, T; PLOUG, H & THYGESEN, UH** (2001). Fluid motion and solute distribution around sinking aggregates. I. Small-scale fluxes and heterogeneity of nutrients in the pelagic environment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 211: 1-13.
- KODAMA, M; OGATA, T & SATO, S** (1988). Bacterial production of saxitoxin. *Agric. Biol. Chem.* 52: 1075-1077.
- KÖHLER, J** (1997). Measurements of *in situ* growth rates of phytoplankton under conditions of simulated turbulence. *J. Plankton Res.* 19 (7): 849-862.
- KOLMOGOROV, AN** (1941). The local structure of turbulence in incompressible viscous fluid for very large Reynolds numbers. *Dokl. Akad. Nauk SSSR* 30: 301-305.
- KOLMOGOROV, AN** (1958); **GOERING, H** (Hrsg.). *Sammelband zur statistischen Theorie der Turbulenz in dtsh. Sprache*. Akad. Verlag, Berlin, 228 Seiten.
- KUCHLING, H** (1991). *Taschenbuch der Physik*. (13. Auflage) Fachbuchverlag, Leipzig, 672 Seiten.
- LALLY, CM & PARSONS, TR** (1993). *Biological oceanography: an introduction*. Butterworth-Heinemann, Oxford, 301 Seiten.
- LASSUS, P; BARON, P; GAREN, P; TRUGUET, P; MASSELIN, P; BARDOUIL, M; LEQUAY, D & AMZIL, Z** (2004). Paralytic shellfish poison outbreaks in the Penze estuary: Environmental factors affecting toxin uptake in the oyster, *Crassostrea gigas*. *Aquat. Living Resour./Ressour. Vivantes Aquat.* 17 (2): 207-214.
- LATZ, MI & ROHR, J** (2005). Bioluminescence response of four species of dinoflagellates to fully developed pipe flow. *J. Plankton Res.* 25 (12): 1529-1546.
- LATZ, MI & ROHR, J** (1999). Luminescent response of the red tide dinoflagellate *Lingulodinium polyedrum* to laminar and turbulent flow. *Limnol. Oceanogr.* 44 (6): 1423-1435.
- LATZ, MI; CASE, JF & GRAN, RL** (1994). Excitation of bioluminescence by laminar fluid shear associated with simple Couette flow. *Limnol. Oceanogr.* 39 (6): 1424-1439.



- 
- LAWRENCE, JF & MÉNARD, C (1991). Liquid chromatographic determination of paralytic shellfish poisons in shellfish after prechromatographic oxidation *J. AOAC Int.* 74 (6): 1006-1012.
- LAWRENCE, JF; MÉNARD, C & CLEROUX, C (1995). Evaluation of prechromatographic oxidation for liquid chromatographic determination of paralytic shellfish poisons in shellfish. *J. AOAC Int.* 78 (2): 514-520.
- LAWRENCE, JF; NIEDZWIADK, B & MENARD, C (2004). Quantitative determination of paralytic shellfish poisoning toxins in shellfish using prechromatographic oxidation and liquid chromatography with fluorescence detection: interlaboratory study. *J. AOAC Int.* 87 (1): 83-100.
- LAZIER, JRN. & MANN, KH (1989). Turbulence and the diffusive layers around small organisms. *Deep-Sea Res.* 36 (11): 1721-1733.
- LIPPEMEIER, S; FRAMPTON, DM; BLACKBURN, SI; GEIER, SC & NEGRI, AP (2003). Influence of phosphorus limitation on toxicity and photosynthesis of *Alexandrium minutum* (Dinophyceae) monitored by in-line detection of variable chlorophyll fluorescence. *J. Phycology.* 39 (2): 320-331.
- LIU, Y; LIN, Y-M & YAN, S-F (2003). A Thermodynamic Interpretation of the Monod Equation. *Current Microbiol.* 46: 233-234.
- MACARTHUR, RH & WILSON, EO (1967). *Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton
- MACKENZIE, BR & LEGGET, WC (1993). Wind-based models for estimating dissipation rates of turbulent energy in aquatic environments: empirical comparisons. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 94: 207-216.
- MANDELBROT, BB (1983). *The fractal geometry of nature*. Freeman, New York, 480 Seiten.
- MANTOURA, RFC & LLEWELYN, CA (1983). The rapid determination of algal chlorophyll and carotenoid pigments and their breakdown products in natural waters by reserved-phase high-performance liquid chromatography. *Analyt. Chim. Acta* 151, 297-314.
- MARGALEF, R (1978). Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanol. Acta* 1 (4): 493-509.
- MARGALEF, R (1997a). Turbulence and marine life. In: MARRASÉ, C, SAIZ, E & REDONDO, JM (Hrsg.). *Lectures on plankton and turbulence*. *Scientia Marina* 61 (Suppl. 1): 109-123.
- MARGALEF, R (1997b). *Our Biosphere*. In: KINNE, O (Hrsg.) Excellence in ecology 10, International Ecology Institute, Oldendorf/Luhe, 176 Seiten.
- MICHAELIS, L & MENTEN, M (1913). Die Kinetik der Invertinwirkung. *Biochem. Zeitschr.* 49: 333-369.
- MOISANDER, PH; HENCH, JL; KONONEN, K & PAERL, HW. (2002). Small-scale shear effects on heterocystous cyanobacteria. *Limnol. Oceanogr.* 47 (1): 108-119.
- MONOD, J (1949). The growth of bacterial cultures. *Annu. Rev. Microbiol.* 3: 371-394.
- NACHTIGALL, W (1977). Zur Bedeutung der Reynoldszahl und der damit zusammenhängenden strömungsmechanischen Phänomene in der Schwimmphysiologie und Flugphysik. *Fortschr. Zool.* 24 (2-3): 13-56.
- NEHRING, S (1996). Recruitment of planktonic dinoflagellates: importance of benthic resting stages and resuspension events. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 81: 513-527.

- OGATA, T; ISHIMARU, T & KODAMA, M (1987).** Effect of water temperature and light intensity on growth rate and toxicity change in *Protogonyaulax tamarensis*. *Mar. Biol.* 95 (2): 217-220.
- ORLINS, JJ & GULLIVER, JS (2003).** Turbulence quantification and sediment resuspension in an oscillating grid chamber. *Experiments in Fluids* 34: 662-677.
- PARKER, N; NEGRI, A; FRAMPTON, D; RODOLFI, L; TREDICI, M & BLACKBURN, S (2002).** Growth of the toxic dinoflagellate *Alexandrium minutum* (Dinophyceae) using high biomass culture systems. *J. Appl. Phycol.* 14 (5): 313-324.
- PARKHILL, JP & CEMBELLA, AD (1999).** Effects of salinity light and inorganic nitrogen on growth and toxicity of marine dinoflagellate *Alexandrium tamarensis* from northeastern Canada. *J. Plankton Res.* 21: 939-955.
- PARSONS, RD; HARRISON, PJ & WATERS, R (1978).** An experimental simulation of changes in diatom and flagellate blooms. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 32: 285-294.
- PARSONS, TR; TAKAHASHI, M & HARGRAVE, B (1983).** *Biological oceanographic processes*. 3. Aufl., Pergamon, Oxford, 332 Seiten.
- PASSOW, U & WASSMANN, P (1994).** On the trophic fate of *Phaeocystis pouchetii* HARIOT: 4. The formation of marine snow by *P. pouchetii*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 104 (1-2): 153-161.
- PASSOW, U (1991).** Species-specific sedimentation and sinking velocities of diatoms. *Mar. Biol.* 108 (3): 449-455.
- PASSOW, U; ALLDREDGE, AL. & LAGAN, BE. (1994).** The role of particulate carbohydrate exudates in the flocculation of diatom blooms. *Deep-Sea Res.* 41 (2): 335-357.
- PETERS, F & GROSS, T (1994).** Increased grazing rates in response to small-scale turbulence. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 115: 299-307.
- PETERS, F & MARRASÉ, C (2000).** Effects of turbulence on plankton: an overview of experimental evidence and some theoretical considerations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 205: 291-306.
- PETERS, F & REDONDO, JM (1997).** Turbulence generation and measurement: application to studies on plankton. In: **MARRASÉ, C, SAIZ, E & REDONDO, JM (Hrsg.)**. Lectures on plankton and turbulence. *Scientia Marina* 61 (Suppl. 1): 205-228.
- PETERS, F (2001).** Physical-biological interactions: effects of small-scale turbulence on Plankton. *ICES, ISGMPBI*: 20-25
- PETERS, F, MARRASÉ, C, GASOL, JM, SALA, MM, ARIN, L (1998).** Effects of turbulence on bacterial growth mediated through food web interactions. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 172: 293-303.
- PETERS, F; ARIN, L; MARRASÉ, C; BERDALET, E & SALA, MM (2006).** Effects of small-scale turbulence on the growth of two diatoms of different size in a phosphorus-limited medium. *J. Marine Syst.* 61: 134-148.
- PFISTER, LA & ANDERSON, DM (1987)** Dinoflagellate reproduction. In: **TAYLOR, FJR (Hrsg.)** *The Biology of dinoflagellates*. Blackwell, Oxford: 611-648.
- POLLINGHER, U & SERRUYA, C (1976).** Phased division of *Peridinium cinctum* forma *westii* and the development of the bloom in Lake Kinneret (Israel). *J. Phycol.* 12: 162-170.
- POLLINGHER, U & ZEMEL, E (1981).** *In situ* and experimental evidence of the influence of turbulence on cell division processes of *Peridinium cinctum* forma *westii* (LEMM.) LEFÈVRE. *Br. Phycol. J.* 16: 281-287.
- PRAKASH, A; MEDCOF, JC; TENNANT, AD (1971).** Paralytic shellfish poisoning in eastern Canada. *Bull. Fish. Res. Bd. Can.* 177: 1-87.

- 
- PROCTOR, NH; CHAN, SL & TREVOR, AJ** (1975). Production of saxitoxin by cultures of *Gonyaulax catanella*. *Toxicon* 13: 1-9.
- PURCELL, EM** (1977). Life at low Reynolds numbers. *Am. J. Physics* 45: 3-11.
- REDFIELD, AC** (1958). The biological control of chemical factors in the environment. *Am. Sci.* 46: 205-221.
- REYNOLDS, O** (1894). On the dynamical theory of incompressible viscous fluids and the determination of the criterion. *Phil. Trans. A* 186: 123-164.
- RILEY, GA; STOMMEL, H; BUMPUS, DF** (1949). Quantitative ecology of the plankton of the Western-North Atlantic. *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.* 12: 1-169.
- RIPPETH, TP; WILLIAMS, E & SIMPSON, JH** (2002). Reynolds Stress and Turbulent Energy Production in a Tidal Channel. *J. Phys. Oceanogr.* 32 (4): 1242-1251.
- ROTHSCHILD, BJ & OSBORN, TJ** (1988). Small-scale turbulence and plankton contact rates. *J. Plankton Res.* 10 (3): 465-474.
- RUIZ, J; MACÍAS, D & PETERS, F** (2004). Turbulence increases the average settling velocity of phytoplankton cells. *PNAS* 101 (51): 17720-17724.
- SANDERSON, BL & FROST, TM** (1996). Regulation of dinoflagellate populations: Relative importance of grazing, resource limitation and recruitment from sediments. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 53: 1409-1417.
- SANFORD, LP.**(1997). Turbulent mixing in experimental ecosystem studies. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 161: 265-293.
- SANTORE, UJ** (1984). Some aspects of taxonomy in the *Cryptophyceae*. *New Phytol.* 98 (4): 627-646.
- SCHLEE, S** (1973). *The Edge of an Unfamiliar World: A History of Oceanography*. Dutton, New York, 398 Seiten.
- SCHLEGEL, H.G.** (1992). Allgemeine Mikrobiologie, 7. überarb. Aufl. Thieme, Stuttgart, 296 Seiten.
- SCHÖNE, H** (1970). Untersuchungen zur ökologischen Bedeutung des Seegangs für das Plankton mit besonderer Berücksichtigung mariner Kieselalgen. *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.* 55: 595-677.
- SMAYDA, TJ & REYNOLDS, CS** (2001). Community assembly in marine phytoplankton: application of recent models to harmful dinoflagellate blooms. *J. Plankton Res.* 23 (5): 447-461.
- SMAYDA, TJ & REYNOLDS, CS** (2003). Strategies of marine dinoflagellate survival and some rules of assembly. *J. Sea Res.* 49: 95-106.
- SMAYDA, TJ** (1980). Phytoplankton species succession. In: MORRIS, I (Hrsg.) *The Physiological Ecology of Phytoplankton*. University of California Press, Berkeley: 493-570.
- SMAYDA, TJ** (1989). Primary production and the global epidemic of phytoplankton blooms in the sea: a linkage? In: COSPER, EM (Hrsg.), Novel phytoplankton blooms. Causes and impacts of recurrent brown tides and other unusual blooms. Springer, Berlin: 449-483.
- SMAYDA, TJ** (1997). Harmful algal blooms: Their ecophysiology and general relevance to phytoplankton blooms in the sea. *Limnol. Oceanogr.* 42 (5. part 2): 1137-1153.
- SMAYDA, TJ** (2002). Turbulence, watermass stratification and harmful algae blooms: an alternative view and frontal zones as "pelagic seed banks". *Harmful Algae* 1: 95-112.

- SMETACEK, V; VON BODUNGEN, B; VON BRÖCKEL, K; & ZEITZSCHEL, B (1976). The Plankton Tower. II. Release of nutrients from sediments due to changes in the density of bottom water. *Mar. Biol.* 34: 373-378.
- SOMMER, U (1994). *Planktologie*. Springer, Berlin, 274 Seiten.
- SOMMER, U (2005). *Biologische Meereskunde*. 2, Aufl., Springer, Berlin, 412 Seiten.
- SONNTAG, NC & PARSONS, TR (1979). Mixing an enclosed, 1300 m<sup>3</sup> water column: effects on the planktonic food web. *J. Plank. Res.* 1 (1): 85-102.
- SOUSA-SILVA, E (1990). Intracellular bacteria: the origin of dinoflagellate toxicity. *J. Environ. Pathol. Toxicol. Oncol.* 10 (3): 124-128.
- SPRENGEL, C (1828). Von den Substanzen der Ackerkrume und des Untergrundes. *J. techn. ökonom. Chem.* 3: 93.
- STACEY, MT; MONISMITH, SG & BURAU, JR (1999). Observations of turbulence in a partially stratified estuary. *J. Phys. Oceanogr.* 29: 1950-1970.
- STAGINNUS, D (2005). *Experimentelle Untersuchungen zum Einfluss kleinskaliger Turbulenzen auf die Entwicklung ausgewählter Phytoplanktonarten*. Berichte, Forschungs- und Technologiezentrum Westküste 36, Büsum, 119 Seiten.
- STEARNS, SC (1976). Life history tactics: a review of the ideas. *Quart. Rev. Biol.* 51:3-65.
- STEELE, JH; FARMER, DM & HENDERSON, EW (1977). Circulation and temperature structure in large enclosures. *J. Fish. Res. Bd Can.* 34: 1095-1104.
- STEIDINGER, KA & COX, ER (1980). Free-living Dinoflagellates. In: COX, E.R. *Phytoplankton (Developments in Marine Biology, volume 2)*. Elsevier, Amsterdam: 407-432.
- STEUER, A (1910). *Planktonkunde*. Teubner, Leipzig, 723 Seiten.
- STIBITZ, TB; KEELING, PJ & BHATTACHARYA, D (2000). Symbiotic Origin of a Novel Actin Gene in the Cryptophyte *Pyrenomonas helgolandii* *Mol. Biol. Evol.* 17 (11): 1731-1738.
- STRICKLAND, JDH & TERHUNE, LDB (1961). The study of *in situ* marine photosynthesis using a large plastic bag. *Limnol. Oceanogr.* 6: 93-96.
- SULLIVAN, JM & SWIFT, E (2003). Effects of small-scale turbulence on net growth rate and size of ten species of marine dinoflagellates. *J. Phycol.* 39: 83-94.
- SULLIVAN, JM, RINES, J, SWIFT, E & DONAGHAY, PL (1997). The effects of small-scale turbulence on marine dinoflagellates. In: *The Role of Small-Scale Physical and Biological Processes in the Dynamics of Harmful Algal Blooms*. ICES CM O: 06.
- SULLIVAN, JM; SWIFT, E; DONAGHAY, PL & RINES, JEB (2003). Small-scale turbulence affects the division rate and morphology of two red-tide dinoflagellates. *Harmful Algae*. 2(3): 183-199.
- SVENSEN, C; EGGE, JK & STIANSEN, JE (2001). Can silicate and turbulence regulate the vertical flux of biogenic matter? A mesocosm study. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 217: 67-80.
- SVERDRUP HU (1953). On conditions for the vernal blooming of phytoplankton. *J. Cons. Int. Explor. Mer.* 18: 287-295.
- TARONCHER-OLDENBURG, G; KULIS, DM & ANDERSON, DM (1997). Toxin variability during the cell cycle of the dinoflagellate *Alexandrium fundyense*. *Limnol. Oceanogr.* 42 (5): 1178-1188.
- TENNEKES, H & LUMLEY, JL (1972). *A first course in turbulence*. MIT press, Massachusetts, 300 pp.

- 
- TERRAY, EA; DONELAN, MA; AGRAWAL, YC; DRENNAN, WM; KAHMA, KK; WILLIAMS, AJ III; HWANG, PA & KITAIGORODSKII, SA (1996).** Estimates of kinetic energy dissipation under breaking waves. *J. Phys. Oceanogr.* 26 (5): 792-807.
- THOMAS, WH & GIBSON, CH (1990a).** Effects of small-scale turbulence on microalgae. *J. Appl. Phycol.* 2 (1): 71-77.
- THOMAS, WH & GIBSON, CH (1990b).** Quantified small-scale turbulence inhibits a red tide dinoflagellate, *Gonyaulax polyedra*, STEIN. *Deep-Sea Res.* 37 (10): 1583-1593.
- THOMAS, WH & GIBSON, CH (1992).** Effects of quantified small-scale turbulence on the dinoflagellate, *Gymnodinium sanguineum (splendens)*: contrasts with *Gonyaulax (Lingulodinium) polyedra*, and the fishery implication. *Deep-Sea Res.* 39 (7/8): 1429-1437.
- THOMAS, WH; VERNET, M & GIBSON, CH (1995).** Effects of small-scale turbulence on photosynthesis, pigmentation, cell division, and cell size in the marine dinoflagellate *Gonyaulax polyedra (Dinophyceae)*. *J. Phycol.* 31 (1): 50-59.
- TILLMANN, U (2003).** Kill and eat your predator: a winning strategy of the planktonic flagellate *Prymnesium parvum*. *Aquat. Microb. Ecol.* 32: 73-84.
- TÖBE, K.; FERGUSON, C.; KELLY, M.; GALLACHER, S. & MEDLIN, L.K. (2001).** Seasonal occurrence at a Scottish PSP monitoring site of purportedly toxic bacteria originally isolated from the toxic dinoflagellate genus *Alexandrium*. *Eur. J. Phycol.* 36: 243-256.
- TOLMAZIN, D (1985).** Turbulence and rotation of waters in oceans and seas. In: **TOLMAZIN, D (Hrsg.).** *Elements of Dynamic Oceanography*, Allen & Unwin, Boston: 70-84.
- TRUCKENBRODT, E (1995).** *Fluidmechanik I*, Springer, Berlin, 380 Seiten.
- UTERMÖHL, H (1931).** Neue Wege in der quantitativen Erfassung des Planktons. *Verh. int. Verein. Limnol.* 5: 567-596.
- UTERMÖHL, H (1958).** Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. *Mitt. Int. Verein. Limnol.* 9: 1-38.
- VAN DEN HOEK, C; JAHNS, HM & MANN, DG (1993).** *Algen*. 3. neubearb. Aufl., Thieme, Stuttgart, 411 Seiten.
- VISSER, AW & JACKSON, GA (2004).** Characteristics of the chemical plume behind a sinking particle in a turbulent water column. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 283: 55-71.
- VOGELBEIN, WK; LOVKO, VJ; SHIELDS, JD; REECE, KS.; MASON, PL; HAAS, LW & WALKER, CC. (2002).** *Pfiesteria shumwayae* kills fish by micropredation not exotoxin secretion. *Nature* 418: 967-970.
- VON BODUNGEN, B; VON BRÖCKEL, K; SMETACEK, V & ZEITZSCHEL, B (1976).** The Plankton Tower. I. A Structure to Study Water/Sediment Interactions in Enclosed Water Columns. *Mar. Biol.* 34: 369-372.
- VON BOGUSLAWSKI, G (1884).** *Handbuch der Ozeanographie*. Engelhorn, Stuttgart, 400 Seiten.
- VON DASSOW, P; BEARON, RN & LATZ, MI (2005).** Bioluminescent response of the dinoflagellate *Lingulodinium polyedrum* to developing flow: Tuning of sensitivity and the role of desensitization in controlling a defensive behavior of a planktonic cell. *Limnol. Oceanogr.* 50 (2): 607-619.
- VON LIEBIG, J (1858).** Ueber die Eigenschaften der Ackerkrume. *Abh. naturwissenschaftlich-technischen Comm. königl. bayerischen Akad. Wissensch. München* 5: 161-197.

- WALSBY, AF & REYNOLDS, CS** (1980). Sinking and Floating. In **MORRIS, I** (Hrsg.) *The physiological ecology of phytoplankton*. Blackwell, Boston: 371-412.
- WESSON, JC & GREGG, MC** (1994). Mixing at Camarinal Sill in the Strait of Gibraltar. *J. Geophys. Res. (C Oceans)* 99 (5): 9847-9878.
- WHITE, AW** (1976). Growth inhibition caused by turbulence in the toxic marine dinoflagellate *Gonyaulax excavata*. *J. Fish Res. Bd. Can.* 33: 2598-2602.
- WILTSHIRE, KH; BOERSMA, M; MÖLLER, A & BUHTZ, H** (2000). Extraction of pigments and fatty acids from the green alga *Scenedesmus obliquus* (Chlorophyceae). *Aquatic Ecology* 34: 119-126.
- YEUNG, PKK & WONG, JTY** (2003). Inhibition of cell proliferation by mechanical agitation involves transient cell cycle arrest at G<sub>1</sub> phase in dinoflagellates. *Protoplasma* 220: 173-178.
- ZAR, JH** (1998). *Biostatistical Analysis*. 4. Aufl., Prentice Hall, New Jersey, 929 Seiten.
- ZHU, M; ZOU, Y; RONGJUN, W & HALL, S.** (2003). Accumulation and depuration of paralytic shellfish poisons (PSP) in Chinese scallop *Chlamys farreri*. *Acta Oceanol. Sin.* 25 (2): 75-83.
- ZIRBEL, MJ; VERON, F & LATZ, MI** (2000). The reversible effect of flow on the morphology of *Ceratocorys horrida* (Peridiniales, Dinophyta). *J. Phycol.* 36: 46-58.  
*Comm. königl. bayerischen Akad. Wissensch. München* 5: 161-197.
- WALSBY, AF & REYNOLDS, CS** (1980). Sinking and Floating. In: **MORRIS, I** (Hrsg.) *The physiological ecology of phytoplankton*. Blackwell, Boston: 371-412.
- WESSON, JC & GREGG, MC** (1994). Mixing at Camarinal Sill in the Strait of Gibraltar. *J. Geophys. Res. (C Oceans)* 99 (5): 9847-9878.
- WHITE, AW** (1976). Growth inhibition caused by turbulence in the toxic marine dinoflagellate *Gonyaulax excavata*. *J. Fish Res. Bd. Can.* 33: 2598-2602.
- WILTSHIRE, KH; BOERSMA, M; MÖLLER, A & BUHTZ, H** (2000). Extraction of pigments and fatty acids from the green alga *Scenedesmus obliquus* (Chlorophyceae). *Aquatic Ecology* 34: 119-126.
- YEUNG, PKK & WONG, JTY** (2003). Inhibition of cell proliferation by mechanical agitation involves transient cell cycle arrest at G<sub>1</sub> phase in dinoflagellates. *Protoplasma* 220: 173-178.
- ZAR, JH** (1998). *Biostatistical Analysis*. 4. Aufl., Prentice Hall, New Jersey, 929 Seiten.
- ZHU, M; ZOU, Y; RONGJUN, W & HALL, S.** (2003). Accumulation and depuration of paralytic shellfish poisons (PSP) in Chinese scallop *Chlamys farreri*. *Acta Oceanol. Sin.* 25 (2): 75-83.
- ZIRBEL, MJ; VERON, F & LATZ, MI** (2000). The reversible effect of flow on the morphology of *Ceratocorys horrida* (Peridiniales, Dinophyta). *J. Phycol.* 36: 46-58.

## 7 Anhang

### Verzeichnis

A-01	Verwendete Medien .....	142
<b><i>Prymnesium parvum</i></b>		
A-02	Turbulenzberechnung .....	143
A-03	Zellzählung .....	143
<b><i>Pyrenomonas helgolandii</i></b>		
A-04	Turbulenzberechnung .....	144
A-05	Zellzählung .....	144
A-06	Kohlenstoff-Analyse .....	145
A-07	Stickstoff-Analyse .....	146
<b><i>Prorocentrum redfieldii</i></b>		
A-08	Turbulenzberechnung .....	147
A-09	Zellzählung .....	147
A-10	Kohlenstoff-Analyse .....	148
A-11	Stickstoff-Analyse .....	148
A-12	Pigmentanalyse .....	149
<b><i>Alexandrium minutum</i></b>		
A-13	Turbulenzberechnung .....	150
A-14	Zellzählung .....	151
A-15	Pigmentanalyse .....	152
A-16	Toxinanalyse .....	153
<b><i>Alexandrium fundyense</i></b>		
A-17	Turbulenzberechnung .....	154
A-18	Zellzählung .....	154
A-19	Pigmentanalyse .....	155
A-20	Toxinanalyse .....	155
<b><i>Alexandrium tamarense</i></b>		
A-21	Turbulenzberechnung .....	156
A-22	Zellzählung .....	156
A-23	Pigmentanalyse .....	157
A-24	Toxinanalyse .....	157

## Anhang 01 Kultur-Medien

Zubereitung von f/2-Medium (GUILLARD & RYTHER 1962) und L1-Medium (GUILLARD & HARGRAVES 1993) mit anreicherter Kohlenstoffquelle, ohne Silikat

Vorfiltriertes Seewasser über Membranfilter (0,45  $\mu\text{m}$ ) druckfiltrieren, ansäuern mit 2 ml 1,2 N HCl pro Liter Seewasser und autoklavieren. Unter sterilen Bedingungen gewünschte Menge des vorbereiteten Seewassers vorlegen und zum gewünschten Kulturmedium aufrüsten.

Für 1 Liter Medium

	Menge	Bestandteil	Konzentration Stammlösung	Konzentration Medium
•	0,25 ml	NaOH	1,2 N	
•	4 ml	NaHCO <sub>3</sub>	5,6 g l <sup>-1</sup>	0,12 N HCl
•	1 ml	NaNO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	75 g l <sup>-1</sup>	dH <sub>2</sub> O
•	1 ml	NaH <sub>2</sub> PO <sub>4</sub> × H <sub>2</sub> O	5 g l <sup>-1</sup>	dH <sub>2</sub> O
•	0,5 ml	Vitaminlösung	(1)	
für f/2:	1 ml	f/2-Metall-Mix	(2)	
für L1:	1 ml	L1-Metall-Mix	(3)	

Den pH-Wert mit 1,2 N HCl und 1,2 N NaOH auf den gewünschten Wert einstellen.

Für 1 Liter Stammlösung

	Menge	Bestandteil	Konzentration Stammlösung	Konzentration Medium
(1) Vitaminlösung:				
•	1 ml	Vitamin B <sub>12</sub>	1,0 g l <sup>-1</sup>	dH <sub>2</sub> O
•	1 ml	Biotin	0,1 g l <sup>-1</sup>	dH <sub>2</sub> O
•	200 mg	Thiamin-HCl		
(2) f/2-Metall-Mix:				
•	3,15 g	FeCl <sub>3</sub> × 6H <sub>2</sub> O		
•	4,36 g	Na <sub>2</sub> EDTA × 2H <sub>2</sub> O		
•	1 ml	CuSO <sub>4</sub> × 5H <sub>2</sub> O	9,8 g l <sup>-1</sup>	dH <sub>2</sub> O
•	1 ml	Na <sub>2</sub> MoO <sub>4</sub> × 2H <sub>2</sub> O	6,3 g l <sup>-1</sup>	dH <sub>2</sub> O
•	1 ml	ZnSO <sub>4</sub> × 7H <sub>2</sub> O	22 g l <sup>-1</sup>	dH <sub>2</sub> O
•	1 ml	CoCl <sub>2</sub> × 6H <sub>2</sub> O	10 g l <sup>-1</sup>	dH <sub>2</sub> O
•	1 ml	MnCl <sub>2</sub> × 4H <sub>2</sub> O	180 g l <sup>-1</sup>	dH <sub>2</sub> O
(3) L1-Metall-Mix:				
•	3,15 g	FeCl <sub>3</sub> × 6H <sub>2</sub> O		
•	4,36 g	Na <sub>2</sub> EDTA × 2H <sub>2</sub> O		
•	0,25 ml	CuSO <sub>4</sub> × 5H <sub>2</sub> O	9,8 g l <sup>-1</sup>	dH <sub>2</sub> O
•	3 ml	Na <sub>2</sub> MoO <sub>4</sub> × 2H <sub>2</sub> O	6,3 g l <sup>-1</sup>	dH <sub>2</sub> O
•	1 ml	ZnSO <sub>4</sub> × 7H <sub>2</sub> O	22 g l <sup>-1</sup>	dH <sub>2</sub> O
•	1 ml	CoCl <sub>2</sub> × 6H <sub>2</sub> O	10 g l <sup>-1</sup>	dH <sub>2</sub> O
•	1 ml	MnCl <sub>2</sub> × 4H <sub>2</sub> O	180 g l <sup>-1</sup>	dH <sub>2</sub> O
•	1 ml	H <sub>2</sub> SeO <sub>3</sub>	1,3 mg l <sup>-1</sup>	dH <sub>2</sub> O
•	1 ml	NiSO <sub>4</sub> × 6H <sub>2</sub> O	2,7 g l <sup>-1</sup>	dH <sub>2</sub> O
•	1 ml	Na <sub>3</sub> VO <sub>4</sub>	1,84 g l <sup>-1</sup>	dH <sub>2</sub> O
•	1 ml	K <sub>2</sub> CrO <sub>4</sub>	1,94 g l <sup>-1</sup>	dH <sub>2</sub> O



## Anhang 02

### Berechnung der turbulenten kinetischen Dissipationsenergie im Experiment mit *Prymnesium parvum*

Berechnung nach Formel (17) mit der kinematischen Viskosität  $\nu = 9,7505 \times 10^{-7} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$  (18 °C, 35 PSU), der Gitterfläche (senkrecht zur Bewegungsrichtung)  $A_G = 0,0045 \text{ m}^2$  und der charakteristischen Länge des Gitters  $L_G = 1,286 \text{ m}$ .

Turb'stufe	Turb'tage	Volumen V [ml]	Periode T [s]	Hubweg L <sub>Hub</sub> [cm]	turbulente kinetische Dissipationsenergie			
					$\epsilon$ [m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup> ]	gemittelt [m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup> ]	CV [%]	gerundet [m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup> ]
IV	0-2	2000	3	14	0,00150429	0,00153268	1	$2 \times 10^{-3}$
	2-5	1990	3	14	0,00151223			
	5-8	1979	3	14	0,00152025			
	8-10	1969	3	14	0,00152836			
	10-12	1958	3	14	0,00153656			
	12-14	1948	3	14	0,00154484			
	14-16	1937	3	14	0,00155322			
	16-18	1927	3	14	0,00156168			
III	0-2	2000	6	14	0,00018799	0,00019154	1	$2 \times 10^{-4}$
	2-5	1990	6	14	0,00018898			
	5-8	1979	6	14	0,00018999			
	8-10	1969	6	14	0,00019100			
	10-12	1958	6	14	0,00019202			
	12-14	1948	6	14	0,00019306			
	14-16	1937	6	14	0,00019411			
	16-18	1927	6	14	0,00019516			
II	0-2	2000	12	14	0,00002349	0,00002393	1	$2 \times 10^{-5}$
	2-5	1990	12	14	0,00002361			
	5-8	1979	12	14	0,00002374			
	8-10	1969	12	14	0,00002387			
	10-12	1958	12	14	0,00002399			
	12-14	1948	12	14	0,00002412			
	14-16	1937	12	14	0,00002425			
	16-18	1927	12	14	0,00002439			
I	0-2	2000	60	14	0,00000019	0,00000019	1	$2 \times 10^{-7}$
	2-5	1990	60	14	0,00000019			
	5-8	1979	60	14	0,00000019			
	8-10	1969	60	14	0,00000019			
	10-12	1958	60	14	0,00000019			
	12-14	1948	60	14	0,00000019			
	14-16	1937	60	14	0,00000019			
	16-18	1927	60	14	0,00000019			

## Anhang 03

### *Prymnesium parvum*, Zellzählung

Zelldichte ml <sup>-1</sup>	$1 \times 10^3 \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^4 \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^5 \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^7 \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			Kontrolle Becher 11 0	
	Becher 6 IV (a)	Becher 9 IV (b)	Mittelwert IV (Mittel)	Becher 7 III (a)	Becher 8 III (b)	Mittelwert III (Mittel)	Becher 3 II (a)	Becher 4 II (b)	Mittelwert II (Mittel)	Becher 1 I (a)	Becher 2 I (b)	Mittelwert I (Mittel)		
Datum	Turb'tage	2x 10sup-3 (a)	2x 10sup-3 (b)	2x 10sup-3 (Mittel)	2x 10sup-4 (a)	2x 10sup-4 (b)	2x 10sup-4 (Mittel)	2x 10sup-5 (a)	2x 10sup-5 (b)	2x 10sup-5 (Mittel)	2x 10sup-7 (a)	2x 10sup-7 (b)	2x 10sup-7 (Mittel)	still
02.10.2002	-2	48736	48879	48807	46580	48879	47730	53956	49286	51621	45119	47873	46496	50532
04.10.2002	0	111505	104416	107961	105470	92634	99052	92107	91963	92035	90430	95747	93089	108248
06.10.2002	2	181914	213598	197756	226028	234290	230159	200882	195637	198259	180549	203037	191793	220927
09.10.2002	5	378968	388208	383538	544833	473466	509149	468197	408086	438141	386173	452630	419402	429161
12.10.2002	8	826829	804078	815453	905261	906458	905860	890892	928611	909751	753785	774740	764263	716665
14.10.2002	10	696907	907656	802282	771747	1024406	898076	1089666	791505	940585	918433	862752	890592	597520
16.10.2002	12	1152531	1102838	1127684	1253715	1298020	1275867	1213600	1229766	1221683	964534	922624	943579	526871
18.10.2002	14	1420757	1685989	1553373	1578818	1586601	1582710	1407585	1529125	1468355	1296223	1333943	1315083	393357
20.10.2002	16	1637492	1682995	1660244	2055397	2418220	2236809	1532118	1897935	1715026		1544691	1544691	599436
22.10.2002	18	1540500	1536309	1538405	1947029	1729695	1838362	1542296	2055397	1798847		1452489	1452489	520645

Varianzkoeffizient % (n=20)	Becher 6	Becher 9	Becher 7	Becher 8	Becher 3	Becher 4	Becher 1	Becher 2	Becher 11
	IV (a)	IV (b)	III (a)	III (b)	II (a)	II (b)	I (a)	I (b)	0 (a)
Datum	Turb'tage	2x 10sup-3 (a)	2x 10sup-3 (b)	2x 10sup-4 (a)	2x 10sup-4 (b)	2x 10sup-5 (a)	2x 10sup-7 (a)	2x 10sup-7 (b)	still
02.10.2002	-2	29	25	19	25	24	19	18	20
04.10.2002	0	27	21	17	19	22	28	35	22
06.10.2002	2	22	16	16	16	17	23	17	15
09.10.2002	5	33	23	18	18	26	25	22	21
12.10.2002	8	36	41	39	36	36	33	33	32
14.10.2002	10	43	28	34	24	25	30	30	43
16.10.2002	12	25	35	15	27	21	21	24	44
18.10.2002	14	20	19	20	22	17	19	23	52
20.10.2002	16	18	20	13	13	12	14	17	14
22.10.2002	18	16	13	15	16	17	20	21	27

### Anhang 4

#### Berechnung der turbulenten kinetischen Dissipationsenergie im Experiment mit *Pyrenomonas helgolandii*

Berechnung nach Formel (17) mit der kinematischen Viskosität  $\nu = 9,7505 \times 10^{-7} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$  (18 °C, 35 PSU), der Gitterfläche, senkrecht zur Bewegungsrichtung  $A_G = 0,0045 \text{ m}^2$  und der charakteristischen Länge des Gitters  $L_G = 1,286 \text{ m}$ .

Turb'stufe	Turb'tage	turbulente kinetische Dissipationsenergie						
		Volumen V [ml]	Periode T [s]	Hubweg L <sub>Hub</sub> [cm]	$\epsilon$ [m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup> ]	gemittelt [m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup> ]	CV [%]	gerundet [m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup> ]
IV	0-2	2000	3	14	0,00150429	0,00153531	2	$2 \times 10^{-3}$
	2-4	1980	3	14	0,00151949			
	4-6	1960	3	14	0,00153499			
	6-8	1940	3	14	0,00155082			
	8-10	1920	3	14	0,00156697			
III	0-2	2000	6	14	0,00018799	0,00019187	2	$2 \times 10^{-4}$
	2-4	1980	6	14	0,00018989			
	4-6	1960	6	14	0,00019183			
	6-8	1940	6	14	0,00019381			
	8-10	1920	6	14	0,00019582			
II	0-2	2000	12	14	0,00002349	0,00002397	2	$2,0 \times 10^{-5}$
	2-4	1980	12	14	0,00002373			
	4-6	1960	12	14	0,00002397			
	6-8	1940	12	14	0,00002422			
	8-10	1920	12	14	0,00002447			
I	0-2	2000	60	14	0,00000019	0,00000019	2	$2 \times 10^{-7}$
	2-4	1980	60	14	0,00000019			
	4-6	1960	60	14	0,00000019			
	6-8	1940	60	14	0,00000019			
	8-10	1920	60	14	0,00000020			

### Anhang 05

#### *Pyrenomonas helgolandii*, Zellzählung

Zell-dichte mi <sup>-1</sup>	1x 10 <sup>-3</sup> m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup>			2x 10 <sup>-4</sup> m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup>			2x 10 <sup>-5</sup> m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup>			2x 10 <sup>-7</sup> m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup>			
	Becher 5 IV (a)	Becher 6 IV (b)	Mittelwert IV (Mittel)	Becher 7 III (a)	Becher 8 III (b)	Mittelwert III (Mittel)	Becher 3 II (a)	Becher 4 II (b)	Mittelwert II (Mittel)	Becher 11 I (a)	Becher 2 I (b)	Mittelwert I (Mittel)	
Datum	Turb'tage	1x 10sup-3 (a)	1x 10sup-3 (b)	1x 10sup-3 (Mittel)	2x 10sup-4 (a)	2x 10sup-4 (b)	2x 10sup-4 (Mittel)	2x 10sup-5 (a)	2x 10sup-5 (b)	2x 10sup-5 (Mittel)	2x 10sup-7 (a)	2x 10sup-7 (b)	2x 10sup-7 (Mittel)
01.08.2003	-3	11220	8729	9975	8729	8478	8604	9460	8729	9095	11376	6442	8909
04.08.2003	0	38685	53936	46311	87537	64932	76235	55775	55450	55612	71602	58406	65004
06.08.2003	2	130729	248840	189785	169667	185603	177635	144574	252013	198293	231102	205432	218267
08.08.2003	4	604398	775724	690061	410792	510299	460545	485422	631871	558646	465088	665184	565136
10.08.2003	6	1179953	1519966	1349960	992987	1300772	1146879	1117149	1040631	1078890	908556	1086987	997772
12.08.2003	8	1985818	1728397	1857107	1618074	1710659	1664366	1682537	1621102	1651820	1556206	1717581	1636893
14.08.2003	10	2947004	2680593	2813799	2254739	2124897	2189818	2069059	1843013	1956036	1984964	1991692	1988328

Zell-dichte mi <sup>-1</sup>	Kontrollen				
	Becher 9 0 (a)	Becher 10 0 (b)	Becher 1 0 (c)	Mittelwert 0 (Mittel)	
Datum	Turb'tage	still (a)	still (b)	still (c)	still (Mittel)
01.08.2003	-3	10166	10106		10136
04.08.2003	0	61074	52277	48456	53936
06.08.2003	2	209830	210840	245235	221968
08.08.2003	4	438481	748251	590554	592428
10.08.2003	6	766605	1469297	947570	1061157
12.08.2003	8	1465352	1606825	1438095	1503424
14.08.2003	10	1841667	1730326	1346520	1639504

Varianzkoeffizient % (n = 20/25)	Becher 5	Becher 6	Becher 7	Becher 8	Becher 3	Becher 4	Becher 11	Becher 2	Becher 9	Becher 10	Becher 1	
	IV (a)	IV (b)	III (a)	III (b)	II (a)	II (b)	I (a)	I (b)	0 (a)	0 (b)	0 (c)	
Datum	Turb'tage	2x 10sup-3 (a)	2x 10sup-3 (b)	2x 10sup-4 (a)	2x 10sup-4 (b)	2x 10sup-5 (a)	2x 10sup-5 (b)	2x 10sup-7 (a)	2x 10sup-7 (b)	still (a)	still (b)	still (b)
01.08.2003	-3	19	34	28	28	26	38	28	25	33	27	
04.08.2003	0	13	16	26	23	18	22	20	17	25	21	17
06.08.2003	2	21	26	27	25	27	19	16	29	19	19	20
08.08.2003	4	23	25	30	26	26	22	17	19	23	25	16
10.08.2003	6	28	24	29	27	28	20	15	32	30	20	32
12.08.2003	8	26	16	16	15	29	18	20	28	36	18	22
14.08.2003	10	26	25	19	18	19	11	27	33	27	28	15

grau hinterlegt: fehlender Wert

# Anhang 06

## Pyrenomonas helgolandii, Kohlenstoff-Analyse

C pro Kulturvolumen $\mu\text{g l}^{-1}$		$1 \times 10^3 \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^4 \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^5 \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^7 \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$		
		Becher 5 IV (a)	Becher 6 IV (b)	Mittelwert IV (Mittel)	Becher 7 III (a)	Becher 8 III (b)	Mittelwert III (Mittel)	Becher 3 II (a)	Becher 4 II (b)	Mittelwert II (Mittel)	Becher 11 I (a)	Becher 2 I (b)	Mittelwert I (Mittel)
Datum	Turb'tage	1x 10sup-3 (a)	1x 10sup-3 (b)	1x 10sup-3 (Mittel)	2x 10sup-4 (a)	2x 10sup-4 (b)	2x 10sup-4 (Mittel)	2x 10sup-5 (a)	2x 10sup-5 (b)	2x 10sup-5 (Mittel)	2x 10sup-7 (a)	2x 10sup-7 (b)	2x 10sup-7 (Mittel)
04.08.2003	0	1152	1451	1302	1537	1476	1506	1166	1552	1359	1725	1544	1635
06.08.2003	2	4000	5063	4531	5011	4903	4957	3893	5435	4664	5306	4864	5085
08.08.2003	4	14475	15890	15182	14105	13962	14034	12874	14521	13697	15773	14655	15214
10.08.2003	6	30893	33436	32165	28708	29136	28922	26675	28339	27507	31421	27923	29672
12.08.2003	8	41761	42109	41935	36869	38377	37623	34317	37214	35766	42425	34262	38343
14.08.2003	10	51386	57938	54662	45158	46190	45674	38915	45582	42249	49266	41318	45292

C pro Kulturvolumen $\mu\text{g l}^{-1}$		Kontrollen			
		Becher 9 0 (a)	Becher 10 0 (b)	Becher 1 0 (c)	Mittelwert 0 (Mittel)
Datum	Turb'tage	stf (a)	stf (b)	stf (c)	stf (Mittel)
04.08.2003	0	1362	1262	1576	1400
06.08.2003	2	4687	4286	4642	4538
08.08.2003	4	14249	13975	13251	13825
10.08.2003	6	27386	28341	26394	27374
12.08.2003	8	34065	37282	31546	34297
14.08.2003	10	37008	40766	44342	40706

C pro Kulturvolumen $\mu\text{mol l}^{-1}$		$1 \times 10^3 \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^4 \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^5 \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^7 \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$		
		Becher 5 IV (a)	Becher 6 IV (b)	Mittelwert IV (Mittel)	Becher 7 III (a)	Becher 8 III (b)	Mittelwert III (Mittel)	Becher 3 II (a)	Becher 4 II (b)	Mittelwert II (Mittel)	Becher 11 I (a)	Becher 2 I (b)	Mittelwert I (Mittel)
Datum	Turb'tage	1x 10sup-3 (a)	1x 10sup-3 (b)	1x 10sup-3 (Mittel)	2x 10sup-4 (a)	2x 10sup-4 (b)	2x 10sup-4 (Mittel)	2x 10sup-5 (a)	2x 10sup-5 (b)	2x 10sup-5 (Mittel)	2x 10sup-7 (a)	2x 10sup-7 (b)	2x 10sup-7 (Mittel)
04.08.2003	0	96	121	108	128	123	126	97	129	113	144	129	136
06.08.2003	2	333	422	378	418	409	413	324	453	389	442	405	424
08.08.2003	4	1206	1324	1265	1175	1164	1169	1073	1210	1141	1314	1221	1268
10.08.2003	6	2574	2786	2680	2392	2428	2410	2223	2362	2292	2618	2327	2473
12.08.2003	8	3480	3509	3495	3072	3198	3135	2860	3101	2980	3535	2855	3195
14.08.2003	10	4282	4828	4555	3763	3849	3806	3243	3799	3521	4106	3443	3774

C pro Kulturvolumen $\mu\text{mol l}^{-1}$		Kontrollen			
		Becher 9 0 (a)	Becher 10 0 (b)	Becher 1 0 (c)	Mittelwert 0 (Mittel)
Datum	Turb'tage	stf (a)	stf (b)	stf (c)	stf (Mittel)
04.08.2003	0	113	105	131	117
06.08.2003	2	391	357	387	378
08.08.2003	4	1187	1165	1104	1152
10.08.2003	6	2282	2362	2200	2281
12.08.2003	8	2839	3107	2629	2858
14.08.2003	10	3084	3397	3695	3392

C pro Zelle pg		$1 \times 10^3 \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^4 \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^5 \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^7 \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$		
		Becher 5 IV (a)	Becher 6 IV (b)	Mittelwert IV (Mittel)	Becher 7 III (a)	Becher 8 III (b)	Mittelwert III (Mittel)	Becher 3 II (a)	Becher 4 II (b)	Mittelwert II (Mittel)	Becher 11 I (a)	Becher 2 I (b)	Mittelwert I (Mittel)
Datum	Turb'tage	1x 10sup-3 (a)	1x 10sup-3 (b)	1x 10sup-3 (Mittel)	2x 10sup-4 (a)	2x 10sup-4 (b)	2x 10sup-4 (Mittel)	2x 10sup-5 (a)	2x 10sup-5 (b)	2x 10sup-5 (Mittel)	2x 10sup-7 (a)	2x 10sup-7 (b)	2x 10sup-7 (Mittel)
04.08.2003	0	30	27	28	18	23	20	21	28	24	24	26	25
06.08.2003	2	31	20	25	30	26	28	27	22	24	23	24	23
08.08.2003	4	24	20	22	34	27	31	27	23	25	34	22	28
10.08.2003	6	26	22	24	29	22	26	24	27	26	35	26	30
12.08.2003	8	21	24	23	23	22	23	20	23	22	27	20	24
14.08.2003	10	17	22	20	20	22	21	19	25	22	25	21	23

C pro Zelle pg		Kontrollen			
		Becher 9 0 (a)	Becher 10 0 (b)	Becher 1 0 (c)	Mittelwert 0 (Mittel)
Datum	Turb'tage	stf (a)	stf (b)	stf (c)	stf (Mittel)
04.08.2003	0	22	24	33	26
06.08.2003	2	22	20	19	21
08.08.2003	4	32	19	22	25
10.08.2003	6	36	19	28	28
12.08.2003	8	23	23	22	23
14.08.2003	10	20	24	33	26

C pro Zelle pmol		$1 \times 10^3 \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^4 \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^5 \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^7 \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$		
		Becher 5 IV (a)	Becher 6 IV (b)	Mittelwert IV (Mittel)	Becher 7 III (a)	Becher 8 III (b)	Mittelwert III (Mittel)	Becher 3 II (a)	Becher 4 II (b)	Mittelwert II (Mittel)	Becher 11 I (a)	Becher 2 I (b)	Mittelwert I (Mittel)
Datum	Turb'tage	1x 10sup-3 (a)	1x 10sup-3 (b)	1x 10sup-3 (Mittel)	2x 10sup-4 (a)	2x 10sup-4 (b)	2x 10sup-4 (Mittel)	2x 10sup-5 (a)	2x 10sup-5 (b)	2x 10sup-5 (Mittel)	2x 10sup-7 (a)	2x 10sup-7 (b)	2x 10sup-7 (Mittel)
04.08.2003	0	2,5	2,2	2,4	1,5	1,9	1,7	1,7	2,3	2,0	2,0	2,2	2,1
06.08.2003	2	2,5	1,7	2,1	2,5	2,2	2,3	2,2	1,8	2,0	1,9	2,0	1,9
08.08.2003	4	2,0	1,7	1,9	2,9	2,3	2,6	2,2	1,9	2,1	2,8	1,8	2,3
10.08.2003	6	2,2	1,8	2,0	2,4	1,9	2,1	2,0	2,3	2,1	2,9	2,1	2,5
12.08.2003	8	1,8	2,0	1,9	1,9	1,9	1,9	1,7	1,9	1,8	2,3	1,7	2,0
14.08.2003	10	1,5	1,8	1,6	1,7	1,8	1,7	1,6	2,1	1,8	2,1	1,7	1,9

C pro Zelle pmol		Kontrollen			
		Becher 9 0 (a)	Becher 10 0 (b)	Becher 1 0 (c)	Mittelwert 0 (Mittel)
Datum	Turb'tage	stf (a)	stf (b)	stf (c)	stf (Mittel)
04.08.2003	0	1,9	2,0	2,7	2,2
06.08.2003	2	1,9	1,7	1,6	1,7
08.08.2003	4	2,7	1,6	1,9	2,0
10.08.2003	6	3,0	1,6	2,3	2,3
12.08.2003	8	1,9	1,9	1,8	1,9
14.08.2003	10	1,7	2,0	2,7	2,1

## Anhang 07 Pyrenomonas helgolandii, Stickstoff-Analyse

N pro Kulturvolumen $\mu\text{g l}^{-1}$	$1 \times 10^3 \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^4 \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^5 \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^7 \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			
	Becher 5 IV (a)	Becher 6 IV (b)	Mittelwert IV (Mittel)	Becher 7 III (a)	Becher 8 III (b)	Mittelwert III (Mittel)	Becher 3 II (a)	Becher 4 II (b)	Mittelwert II (Mittel)	Becher 11 I (a)	Becher 2 I (b)	Mittelwert I (Mittel)	
Datum	Turb'tage	1x 10sup-3 (a)	1x 10sup-3 (b)	1x 10sup-3 (Mittel)	2x 10sup-4 (a)	2x 10sup-4 (b)	2x 10sup-4 (Mittel)	2x 10sup-5 (a)	2x 10sup-5 (b)	2x 10sup-5 (Mittel)	2x 10sup-7 (a)	2x 10sup-7 (b)	2x 10sup-7 (Mittel)
04.08.2003	0	194	230	212	252	235	243	192	250	221	285	255	270
06.08.2003	2	739	970	855	955	934	944	739	1019	879	1035	935	985
08.08.2003	4	2888	2961	2925	2678	2611	2645	2379	2651	2515	2895	2780	2837
10.08.2003	6	5776	6265	6021	5386	5131	5258	4852	5046	4949	5548	4797	5172
12.08.2003	8	8233	8130	8181	7005	7202	7104	6687	7201	6944	7894	6637	7266
14.08.2003	10	8157	9136	8646	7936	7510	7723	7102	8235	7668	8235	7752	7993

N pro Kulturvolumen $\mu\text{g l}^{-1}$	Kontrollen				
	Becher 9 0 (a)	Becher 10 0 (b)	Becher 1 0 (c)	Mittelwert 0 (Mittel)	
Datum	Turb'tage	still (a)	still (b)	still (c)	still (Mittel)
04.08.2003	0	228	217	307	251
06.08.2003	2	895	830	910	878
08.08.2003	4	2657	2554	2497	2569
10.08.2003	6	4779	4976	4783	4846
12.08.2003	8	6272	6750	6098	6373
14.08.2003	10	6835	7235	9210	7760

N pro Kulturvolumen $\mu\text{mol l}^{-1}$	$1 \times 10^3 \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^4 \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^5 \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^7 \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			
	Becher 5 IV (a)	Becher 6 IV (b)	Mittelwert IV (Mittel)	Becher 7 III (a)	Becher 8 III (b)	Mittelwert III (Mittel)	Becher 3 II (a)	Becher 4 II (b)	Mittelwert II (Mittel)	Becher 11 I (a)	Becher 2 I (b)	Mittelwert I (Mittel)	
Datum	Turb'tage	1x 10sup-3 (a)	1x 10sup-3 (b)	1x 10sup-3 (Mittel)	2x 10sup-4 (a)	2x 10sup-4 (b)	2x 10sup-4 (Mittel)	2x 10sup-5 (a)	2x 10sup-5 (b)	2x 10sup-5 (Mittel)	2x 10sup-7 (a)	2x 10sup-7 (b)	2x 10sup-7 (Mittel)
04.08.2003	0	14	16	15	18	17	17	14	18	16	20	18	19
06.08.2003	2	53	69	61	68	67	67	53	73	63	74	67	70
08.08.2003	4	206	212	209	191	187	189	170	189	180	207	199	203
10.08.2003	6	413	448	430	385	367	376	347	360	354	396	343	369
12.08.2003	8	588	581	584	500	514	507	478	514	496	564	474	519
14.08.2003	10	583	653	618	567	536	552	507	588	548	588	554	571

N pro Kulturvolumen $\mu\text{mol l}^{-1}$	Kontrollen				
	Becher 9 0 (a)	Becher 10 0 (b)	Becher 1 0 (c)	Mittelwert 0 (Mittel)	
Datum	Turb'tage	still (a)	still (b)	still (c)	still (Mittel)
04.08.2003	0	16	16	22	18
06.08.2003	2	64	59	65	63
08.08.2003	4	190	182	178	184
10.08.2003	6	341	355	342	346
12.08.2003	8	448	482	436	455
14.08.2003	10	488	517	658	554

N pro Zelle pg	$1 \times 10^3 \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^4 \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^5 \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^7 \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			
	Becher 5 IV (a)	Becher 6 IV (b)	Mittelwert IV (Mittel)	Becher 7 III (a)	Becher 8 III (b)	Mittelwert III (Mittel)	Becher 3 II (a)	Becher 4 II (b)	Mittelwert II (Mittel)	Becher 11 I (a)	Becher 2 I (b)	Mittelwert I (Mittel)	
Datum	Turb'tage	1x 10sup-3 (a)	1x 10sup-3 (b)	1x 10sup-3 (Mittel)	2x 10sup-4 (a)	2x 10sup-4 (b)	2x 10sup-4 (Mittel)	2x 10sup-5 (a)	2x 10sup-5 (b)	2x 10sup-5 (Mittel)	2x 10sup-7 (a)	2x 10sup-7 (b)	2x 10sup-7 (Mittel)
04.08.2003	0	5	4	5	3	4	3	3	5	4	4	4	4
06.08.2003	2	6	4	5	6	5	5	5	4	5	4	5	5
08.08.2003	4	5	4	4	7	5	6	5	4	5	6	4	5
10.08.2003	6	5	4	5	5	4	5	4	5	5	6	4	5
12.08.2003	8	4	5	4	4	4	4	4	4	4	5	4	4
14.08.2003	10	3	3	3	4	4	4	3	4	4	4	4	4

N pro Zelle pg	Kontrollen				
	Becher 9 0 (a)	Becher 10 0 (b)	Becher 1 0 (c)	Mittelwert 0 (Mittel)	
Datum	Turb'tage	still (a)	still (b)	still (c)	still (Mittel)
04.08.2003	0	4	4	6	5
06.08.2003	2	4	4	4	4
08.08.2003	4	6	3	4	5
10.08.2003	6	6	3	5	5
12.08.2003	8	4	4	4	4
14.08.2003	10	4	4	7	5

N pro Zelle $\mu\text{mol}$	$1 \times 10^3 \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^4 \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^5 \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^7 \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			
	Becher 5 IV (a)	Becher 6 IV (b)	Mittelwert IV (Mittel)	Becher 7 III (a)	Becher 8 III (b)	Mittelwert III (Mittel)	Becher 3 II (a)	Becher 4 II (b)	Mittelwert II (Mittel)	Becher 11 I (a)	Becher 2 I (b)	Mittelwert I (Mittel)	
Datum	Turb'tage	1x 10sup-3 (a)	1x 10sup-3 (b)	1x 10sup-3 (Mittel)	2x 10sup-4 (a)	2x 10sup-4 (b)	2x 10sup-4 (Mittel)	2x 10sup-5 (a)	2x 10sup-5 (b)	2x 10sup-5 (Mittel)	2x 10sup-7 (a)	2x 10sup-7 (b)	2x 10sup-7 (Mittel)
04.08.2003	0	0,36	0,31	0,33	0,21	0,26	0,23	0,25	0,32	0,28	0,28	0,31	0,30
06.08.2003	2	0,40	0,28	0,34	0,40	0,36	0,38	0,36	0,29	0,33	0,32	0,32	0,32
08.08.2003	4	0,34	0,27	0,31	0,47	0,37	0,42	0,35	0,30	0,32	0,44	0,30	0,37
10.08.2003	6	0,35	0,29	0,32	0,39	0,28	0,33	0,31	0,35	0,33	0,44	0,32	0,38
12.08.2003	8	0,30	0,34	0,32	0,31	0,30	0,30	0,28	0,32	0,30	0,36	0,28	0,32
14.08.2003	10	0,20	0,24	0,22	0,25	0,25	0,25	0,25	0,32	0,28	0,30	0,28	0,29

N pro Zelle $\mu\text{mol}$	Kontrollen				
	Becher 9 0 (a)	Becher 10 0 (b)	Becher 1 0 (c)	Mittelwert 0 (Mittel)	
Datum	Turb'tage	still (a)	still (b)	still (c)	still (Mittel)
04.08.2003	0	0,27	0,30	0,45	0,34
06.08.2003	2	0,30	0,28	0,27	0,28
08.08.2003	4	0,43	0,24	0,30	0,33
10.08.2003	6	0,45	0,24	0,36	0,35
12.08.2003	8	0,31	0,30	0,30	0,30
14.08.2003	10	0,27	0,30	0,49	0,35

## Anhang 8

### Berechnung der turbulenten kinetischen Dissipationsenergie im Experiment mit *Prorocentrum redfieldii*

Berechnung nach Formel (16) mit der kinematischen Viskosität  $\nu = 9,7505 \times 10^{-7} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$  (18 °C, 35 PSU), der Gitterfläche, senkrecht zur Bewegungsrichtung  $A_G = 0,0045 \text{ m}^2$  und der charakteristischen Länge des Gitters  $L_G = 1,286 \text{ m}$ .

Turb'stufe	Turb'tage	turbulente kinetische Dissipationsenergie						
		Volumen V [ml]	Periode T [s]	Hubweg L <sub>Hub</sub> [cm]	$\epsilon$ [m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup> ]	gemittelt [m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup> ]	CV [%]	gerundet [m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup> ]
IV	0-2	2000	3	14	0,00150429	0,00152445	1	$2 \cdot 10^{-3}$
	2-4	1983	3	14	0,00151757			
	4-6	1965	3	14	0,00153109			
	6-8	1948	3	14	0,00154484			
III	0-2	2000	6	14	0,00018799	0,00019051	1	$2 \cdot 10^{-4}$
	2-4	1983	6	14	0,00018965			
	4-6	1965	6	14	0,00019134			
	6-8	1948	6	14	0,00019306			
II	0-2	2000	12	14	0,00002349	0,00002380	1	$2 \cdot 10^{-5}$
	2-4	1983	12	14	0,00002370			
	4-6	1965	12	14	0,00002391			
	6-8	1948	12	14	0,00002412			
I	0-2	2000	60	14	0,00000019	0,00000019	1	$2 \cdot 10^{-7}$
	2-4	1983	60	14	0,00000019			
	4-6	1965	60	14	0,00000019			
	6-8	1948	60	14	0,00000019			

## Anhang 09

### *Prorocentrum redfieldii*, Zellzählung

Zelllichte ml <sup>-1</sup>		1x 10 <sup>-3</sup> m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup>			2x 10 <sup>-4</sup> m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup>			2x 10 <sup>-5</sup> m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup>			2x 10 <sup>-7</sup> m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup>			Kontrolle
		Becher 9 IV (a)	Becher 10 IV (b)	Mittelwert IV (Mittel)	Becher 7 III (a)	Becher 8 III (b)	Mittelwert III (Mittel)	Becher 3 II (a)	Becher 4 II (b)	Mittelwert II (Mittel)	Becher 1 I (a)	Becher 2 I (b)	Mittelwert I (Mittel)	Becher 11 0
Datum	Turb'tage	2x 10sup-3 (a)	2x 10sup-3 (b)	2x 10sup-3 (Mittel)	2x 10sup-4 (a)	2x 10sup-4 (b)	2x 10sup-4 (Mittel)	2x 10sup-5 (a)	2x 10sup-5 (b)	2x 10sup-5 (Mittel)	2x 10sup-7 (a)	2x 10sup-7 (b)	2x 10sup-7 (Mittel)	still
29.05.2002	-6	800	1228	1014	1270	997	1134	783	1022	903	1132	890	1011	887
31.05.2002	-4	1358	1701	1529	2608	969	1789	1436	4357	2897	2279	1462	1870	2082
02.06.2002	-2	3893	5563	4728	4473	2614	3543	4498	5073	4786	3755	3174	3464	4377
04.06.2002	0	8239	9413	8826	12796	8106	10451	9098	10115	9606	7977	8658	8318	10120
06.06.2002	2	13889	16852	15371	15554	12230	13892	17880	15999	16939	10667	15030	12848	12007
08.06.2002	4	24787	25857	25322	29316	22691	26003	28775	27254	28015	18624	24854	21739	22139
10.06.2002	6	33817	49568	41692	42520	44498	43509	35236	32837	34037	28865	28257	28561	34746
12.06.2002	8	33851	49416	41633	44160	38870	41515	40239	39123	39681	33766	30454	32110	28139

Varianzkoeffizient		Becher 9	Becher 10	Becher 7	Becher 8	Becher 3	Becher 4	Becher 1	Becher 2	Becher 11
% (n = 20)		IV (a)	IV (b)	III (a)	III (b)	II (a)	II (b)	I (a)	I (b)	0 (a)
Datum	Turb'tage	2x 10sup-3 (a)	2x 10sup-3 (b)	2x 10sup-4 (a)	2x 10sup-4 (b)	2x 10sup-5 (a)	2x 10sup-5 (b)	2x 10sup-7 (a)	2x 10sup-7 (b)	still (a)
29.05.2002	-6	49	44	48	44	49	52	44	45	48
31.05.2002	-4	45	46	49	42	42	45	47	43	46
02.06.2002	-2	41	32	31	44	42	32	35	42	30
04.06.2002	0	16	14	16	21	18	15	17	16	14
06.06.2002	2	10	9	10	13	13	14	14	14	13
08.06.2002	4	17	20	17	19	19	19	23	17	18
10.06.2002	6	18	15	16	16	17	18	18	22	18
12.06.2002	8	18	14	19	15	18	16	21	20	18

## Anhang 10 Prorocentrum redfieldii, Kohlenstoff-Gehalt

C pro Kulturvolumen µg l <sup>-1</sup>		1x 10 <sup>-3</sup> m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup>			2x 10 <sup>-4</sup> m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup>			2x 10 <sup>-5</sup> m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup>			2x 10 <sup>-7</sup> m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup>			Kontrolle Becher 11
		Becher 9 IV (a)	Becher 10 IV (b)	Mittelwert IV (Mittel)	Becher 7 III (a)	Becher 8 III (b)	Mittelwert III (Mittel)	Becher 3 II (a)	Becher 4 II (b)	Mittelwert II (Mittel)	Becher 1 I (a)	Becher 2 I (b)	Mittelwert I (Mittel)	Becher 11
Datum	Turb'tage	2x 10sup-3 (a)	2x 10sup-3 (b)	2x 10sup-3 (Mittel)	2x 10sup-4 (a)	2x 10sup-4 (b)	2x 10sup-4 (Mittel)	2x 10sup-5 (a)	2x 10sup-5 (b)	2x 10sup-5 (Mittel)	2x 10sup-7 (a)	2x 10sup-7 (b)	2x 10sup-7 (Mittel)	still
04.06.2002	0	3046	2595	2821	3215	2520	2868	3426	3685	3555	4334	4085	4210	2886
06.06.2002	2	5001	5126	5063	5103	3972	4538	5637	A/ -853	5637	3517	5821	4669	4807
08.06.2002	4	9205	10535	9870	10664	7672	9168	10862	12071	11467	6782	9117	7950	8527
10.06.2002	6		16041	16041	15809		15809	14868	14786	14827	11044	11716	11380	10514
12.06.2002	8	14798	21284	18041	18546	17343	17944	17769	16932	17350	14926	14237	14581	11715

C pro Kulturvolumen µmol l <sup>-1</sup>		1x 10 <sup>-3</sup> m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup>			2x 10 <sup>-4</sup> m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup>			2x 10 <sup>-5</sup> m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup>			2x 10 <sup>-7</sup> m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup>			Kontrolle Becher 11
		Becher 9 IV (a)	Becher 10 IV (b)	Mittelwert IV (Mittel)	Becher 7 III (a)	Becher 8 III (b)	Mittelwert III (Mittel)	Becher 3 II (a)	Becher 4 II (b)	Mittelwert II (Mittel)	Becher 1 I (a)	Becher 2 I (b)	Mittelwert I (Mittel)	Becher 11
Datum	Turb'tage	2x 10sup-3 (a)	2x 10sup-3 (b)	2x 10sup-3 (Mittel)	2x 10sup-4 (a)	2x 10sup-4 (b)	2x 10sup-4 (Mittel)	2x 10sup-5 (a)	2x 10sup-5 (b)	2x 10sup-5 (Mittel)	2x 10sup-7 (a)	2x 10sup-7 (b)	2x 10sup-7 (Mittel)	still
04.06.2002	0	254	216	235	268	210	239	285	307	296	361	340	351	241
06.06.2002	2	417	427	422	425	331	378	470		470	293	485	389	401
08.06.2002	4	767	878	823	889	639	764	905	1006	956	565	760	662	711
10.06.2002	6		1337	1337	1317		1317	1239	1232	1236	920	976	948	876
12.06.2002	8	1233	1774	1503	1545	1445	1495	1481	1411	1446	1244	1186	1215	976

C pro Zelle pg		1x 10 <sup>-3</sup> m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup>			2x 10 <sup>-4</sup> m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup>			2x 10 <sup>-5</sup> m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup>			2x 10 <sup>-7</sup> m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup>			Kontrolle Becher 11
		Becher 9 IV (a)	Becher 10 IV (b)	Mittelwert IV (Mittel)	Becher 7 III (a)	Becher 8 III (b)	Mittelwert III (Mittel)	Becher 3 II (a)	Becher 4 II (b)	Mittelwert II (Mittel)	Becher 1 I (a)	Becher 2 I (b)	Mittelwert I (Mittel)	Becher 11
Datum	Turb'tage	2x 10sup-3 (a)	2x 10sup-3 (b)	2x 10sup-3 (Mittel)	2x 10sup-4 (a)	2x 10sup-4 (b)	2x 10sup-4 (Mittel)	2x 10sup-5 (a)	2x 10sup-5 (b)	2x 10sup-5 (Mittel)	2x 10sup-7 (a)	2x 10sup-7 (b)	2x 10sup-7 (Mittel)	still
04.06.2002	0	370	276	323	251	311	281	377	364	370	543	472	508	285
06.06.2002	2	360	304	332	328	325	326	315		315	330	387	359	400
08.06.2002	4	371	407	389	364	338	351	377	443	410	364	367	366	385
10.06.2002	6		324	324	372		372	422	450	436	383	415	399	303
12.06.2002	8	437	431	434	420	446	433	442	433	437	442	467	455	416

C pro Zelle µmol		1x 10 <sup>-3</sup> m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup>			2x 10 <sup>-4</sup> m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup>			2x 10 <sup>-5</sup> m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup>			2x 10 <sup>-7</sup> m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup>			Kontrolle Becher 11
		Becher 9 IV (a)	Becher 10 IV (b)	Mittelwert IV (Mittel)	Becher 7 III (a)	Becher 8 III (b)	Mittelwert III (Mittel)	Becher 3 II (a)	Becher 4 II (b)	Mittelwert II (Mittel)	Becher 1 I (a)	Becher 2 I (b)	Mittelwert I (Mittel)	Becher 11
Datum	Turb'tage	2x 10sup-3 (a)	2x 10sup-3 (b)	2x 10sup-3 (Mittel)	2x 10sup-4 (a)	2x 10sup-4 (b)	2x 10sup-4 (Mittel)	2x 10sup-5 (a)	2x 10sup-5 (b)	2x 10sup-5 (Mittel)	2x 10sup-7 (a)	2x 10sup-7 (b)	2x 10sup-7 (Mittel)	still
04.06.2002	0	31	23	27	21	26	23	31	30	31	45	39	42	24
06.06.2002	2	30	25	28	27	27	27	26		26	27	32	30	33
08.06.2002	4	31	34	32	30	28	29	31	37	34	30	31	30	32
10.06.2002	6		27	27	31		31	35	38	36	32	35	33	25
12.06.2002	8	36	36	36	35	37	36	37	36	36	37	39	38	35

grau hinterlegt: fehlender Wert

## Anhang 11 Prorocentrum redfieldii, Stickstoff-Gehalt

N pro Kulturvolumen µg l <sup>-1</sup>		1x 10 <sup>-3</sup> m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup>			2x 10 <sup>-4</sup> m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup>			2x 10 <sup>-5</sup> m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup>			2x 10 <sup>-7</sup> m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup>			Kontrolle Becher 11
		Becher 9 IV (a)	Becher 10 IV (b)	Mittelwert IV (Mittel)	Becher 7 III (a)	Becher 8 III (b)	Mittelwert III (Mittel)	Becher 3 II (a)	Becher 4 II (b)	Mittelwert II (Mittel)	Becher 1 I (a)	Becher 2 I (b)	Mittelwert I (Mittel)	Becher 11
Datum	Turb'tage	2x 10sup-3 (a)	2x 10sup-3 (b)	2x 10sup-3 (Mittel)	2x 10sup-4 (a)	2x 10sup-4 (b)	2x 10sup-4 (Mittel)	2x 10sup-5 (a)	2x 10sup-5 (b)	2x 10sup-5 (Mittel)	2x 10sup-7 (a)	2x 10sup-7 (b)	2x 10sup-7 (Mittel)	still
04.06.2002	0	618	620	619	591	517	554	719	683	701	761	649	705	533
06.06.2002	2	903	969	936	935	747	841	1037	1107	1072	717	925	821	963
08.06.2002	4	1535	1650	1592	1775	1330	1553	1816	2028	1922	1237	1564	1401	1522
10.06.2002	6		2599	2599	2655		2655	2475	2303	2389	1761	2001	1881	1795
12.06.2002	8	2437	3551	2994	3133	2881	3007	2939	2635	2787	2483	2408	2446	1985

N pro Kulturvolumen µmol l <sup>-1</sup>		1x 10 <sup>-3</sup> m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup>			2x 10 <sup>-4</sup> m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup>			2x 10 <sup>-5</sup> m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup>			2x 10 <sup>-7</sup> m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup>			Kontrolle Becher 11
		Becher 9 IV (a)	Becher 10 IV (b)	Mittelwert IV (Mittel)	Becher 7 III (a)	Becher 8 III (b)	Mittelwert III (Mittel)	Becher 3 II (a)	Becher 4 II (b)	Mittelwert II (Mittel)	Becher 1 I (a)	Becher 2 I (b)	Mittelwert I (Mittel)	Becher 11
Datum	Turb'tage	2x 10sup-3 (a)	2x 10sup-3 (b)	2x 10sup-3 (Mittel)	2x 10sup-4 (a)	2x 10sup-4 (b)	2x 10sup-4 (Mittel)	2x 10sup-5 (a)	2x 10sup-5 (b)	2x 10sup-5 (Mittel)	2x 10sup-7 (a)	2x 10sup-7 (b)	2x 10sup-7 (Mittel)	still
04.06.2002	0	44	44	44	42	37	40	40	51	49	50	54	46	50
06.06.2002	2	65	69	67	67	53	60	74	79	77	51	66	59	69
08.06.2002	4	110	118	114	127	95	111	130	145	137	88	112	100	109
10.06.2002	6		186	186	190		190	177	165	171	126	143	134	128
12.06.2002	8	174	254	214	224	206	215	210	188	199	177	172	175	142

N pro Zelle pg		1x 10 <sup>-3</sup> m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup>			2x 10 <sup>-4</sup> m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup>			2x 10 <sup>-5</sup> m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup>			2x 10 <sup>-7</sup> m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup>			Kontrolle Becher 11
		Becher 9 IV (a)	Becher 10 IV (b)	Mittelwert IV (Mittel)	Becher 7 III (a)	Becher 8 III (b)	Mittelwert III (Mittel)	Becher 3 II (a)	Becher 4 II (b)	Mittelwert II (Mittel)	Becher 1 I (a)	Becher 2 I (b)	Mittelwert I (Mittel)	Becher 11
Datum	Turb'tage	2x 10sup-3 (a)	2x 10sup-3 (b)	2x 10sup-3 (Mittel)	2x 10sup-4 (a)	2x 10sup-4 (b)	2x 10sup-4 (Mittel)	2x 10sup-5 (a)	2x 10sup-5 (b)	2x 10sup-5 (Mittel)	2x 10sup-7 (a)	2x 10sup-7 (b)	2x 10sup-7 (Mittel)	still
04.06.2002	0	75	66	70	46	64	55	79	68	73	95	75	85	53
06.06.2002	2	65	58	61	60	61	61	58	69	64	67	62	64	80
08.06.2002	4	62	64	63	61	59	60	63	74	69	66	63	65	69
10.06.2002	6		52	52	62		62	70	70	70	61	71	66	52
12.06.2002	8	72	72	72	71	74	73	73	67	70	74	79	76	71

N pro Zelle µmol		1x 10 <sup>-3</sup> m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup>			2x 10 <sup>-4</sup> m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup>			2x 10 <sup>-5</sup> m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup>			2x 10 <sup>-7</sup> m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup>			Kontrolle Becher 11
		Becher 9 IV (a)	Becher 10 IV (b)	Mittelwert IV (Mittel)	Becher 7 III (a)	Becher 8 III (b)	Mittelwert III (Mittel)	Becher 3 II (a)	Becher 4 II (b)	Mittelwert II (Mittel)	Becher 1 I (a)	Becher 2 I (b)	Mittelwert I (Mittel)	Becher 11
Datum	Turb'tage	2x 10sup-3 (a)	2x 10sup-3 (b)	2x 10sup-3 (Mittel)	2x 10sup-4 (a)	2x 10sup-4 (b)	2x 10sup-4 (Mittel)	2x 10sup-5 (a)	2x 10sup-5 (b)	2x 10sup-5 (Mittel)	2x 10sup-7 (a)	2x 10sup-7 (b)	2x 10sup-7 (Mittel)	still
04.06.2002	0	5	5	5	3	5	4	6	5	5	7	5	6	4
06.06.2002	2	5	4	4	4	4	4	4	5	5	5	4	5	6
08.06.2002	4	4	5	4	4	4	4	5	5	5	5	4	5	5
10.06.2002	6		4	4	4		4	5	5	5	4	5	5	4
12.06.2002	8	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	6	5	5

grau hinterlegt: fehlender Wert

## Anhang 12 Prorocentrum redfieldii, Pigmentanalyse

Chlorophyll a pro Kulturvolumen $\mu\text{g l}^{-1}$		$1 \times 10^{-3} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^{-5} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^{-7} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			Kontrolle Becher 11
		Becher 9	Becher 10	Mittelwert	Becher 7	Becher 8	Mittelwert	Becher 3	Becher 4	Mittelwert	Becher 1	Becher 2	Mittelwert	Becher 11
		IV (a)	IV (b)	IV (Mittel)	III (a)	III (b)	III (Mittel)	II (a)	II (b)	II (Mittel)	I (a)	I (b)	I (Mittel)	0
Datum	Turb'tage	2x 10sup-3 (a)	2x 10sup-3 (b)	2x 10sup-3 (Mittel)	2x 10sup-4 (a)	2x 10sup-4 (b)	2x 10sup-4 (Mittel)	2x 10sup-5 (a)	2x 10sup-5 (b)	2x 10sup-5 (Mittel)	2x 10sup-7 (a)	2x 10sup-7 (b)	2x 10sup-7 (Mittel)	still
04.06.2002	0	70	74	72	82	57	70	81	77	79	58	67	62	72
06.06.2002	2	129	113	121	142	113	127	156	23	90	112	46	79	82
08.06.2002	4	235		235	184	194	189	289	270	279	193	182	187	194
10.06.2002	6	149	384	266	411	402	406	322	326	324	312	297	305	
12.06.2002	8	380	577	478	423	510	467		464	464	392	365	379	305

Chlorophyll a pro Zelle pg		$1 \times 10^{-3} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^{-5} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^{-7} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			Kontrolle Becher 11
		Becher 9	Becher 10	Mittelwert	Becher 7	Becher 8	Mittelwert	Becher 3	Becher 4	Mittelwert	Becher 1	Becher 2	Mittelwert	Becher 11
		IV (a)	IV (b)	IV (Mittel)	III (a)	III (b)	III (Mittel)	II (a)	II (b)	II (Mittel)	I (a)	I (b)	I (Mittel)	0
Datum	Turb'tage	2x 10sup-3 (a)	2x 10sup-3 (b)	2x 10sup-3 (Mittel)	2x 10sup-4 (a)	2x 10sup-4 (b)	2x 10sup-4 (Mittel)	2x 10sup-5 (a)	2x 10sup-5 (b)	2x 10sup-5 (Mittel)	2x 10sup-7 (a)	2x 10sup-7 (b)	2x 10sup-7 (Mittel)	still
04.06.2002	0	8,5	7,8	8,2	6,4	7,1	6,8	8,9	7,6	8,3	7,2	7,7	7,5	7,1
06.06.2002	2	9,3	6,7	8,0	9,1	9,2	9,2	8,7	1,5	5,1	10,5	3,1	6,8	6,8
08.06.2002	4	9,5		9,5	6,3	8,6	7,4	10,0	9,9	10,0	10,3	7,3	8,8	8,8
10.06.2002	6	4,4	7,7	6,1	9,7	9,0	9,3	9,1	9,9	9,5	10,8	10,5	10,7	
12.06.2002	8	11,2	11,7	11,4	9,6	13,1	11,4		11,9	11,9	11,6	12,0	11,8	10,8

Peridinin pro Kulturvolumen $\mu\text{g l}^{-1}$		$1 \times 10^{-3} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^{-5} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^{-7} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			Kontrolle Becher 11
		Becher 9	Becher 10	Mittelwert	Becher 7	Becher 8	Mittelwert	Becher 3	Becher 4	Mittelwert	Becher 1	Becher 2	Mittelwert	Becher 11
		IV (a)	IV (b)	IV (Mittel)	III (a)	III (b)	III (Mittel)	II (a)	II (b)	II (Mittel)	I (a)	I (b)	I (Mittel)	0
Datum	Turb'tage	2x 10sup-3 (a)	2x 10sup-3 (b)	2x 10sup-3 (Mittel)	2x 10sup-4 (a)	2x 10sup-4 (b)	2x 10sup-4 (Mittel)	2x 10sup-5 (a)	2x 10sup-5 (b)	2x 10sup-5 (Mittel)	2x 10sup-7 (a)	2x 10sup-7 (b)	2x 10sup-7 (Mittel)	still
04.06.2002	0	6	A! 26	6	7	4	6	6	7	6	3	5	4	6
06.06.2002	2	16	15	15	A! 48	13	13	18	2	10	14	2	8	11
08.06.2002	4	44		44	41	47	44	68	48	58	40	43	42	32
10.06.2002	6	94	54	74	61	99	80	66	59	63	42	38	40	
12.06.2002	8	92	125	109	114	112	113		99	99	84	63	74	56

Peridinin pro Zelle pg		$1 \times 10^{-3} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^{-5} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^{-7} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			Becher 11
		Becher 9	Becher 10	Mittelwert	Becher 7	Becher 8	Mittelwert	Becher 3	Becher 4	Mittelwert	Becher 1	Becher 2	Mittelwert	0
		IV (a)	IV (b)	IV (Mittel)	III (a)	III (b)	III (Mittel)	II (a)	II (b)	II (Mittel)	I (a)	I (b)	I (Mittel)	0
Datum	Turb'tage	2x 10sup-3 (a)	2x 10sup-3 (b)	2x 10sup-3 (Mittel)	2x 10sup-4 (a)	2x 10sup-4 (b)	2x 10sup-4 (Mittel)	2x 10sup-5 (a)	2x 10sup-5 (b)	2x 10sup-5 (Mittel)	2x 10sup-7 (a)	2x 10sup-7 (b)	2x 10sup-7 (Mittel)	still
04.06.2002	0	0,7		0,7	0,5	0,5	0,5	0,6	0,7	0,6	0,4	0,5	0,5	0,6
06.06.2002	2	1,1	0,9	1,0		1,0	1,0	1,0	0,1	0,6	1,3	0,2	0,7	0,9
08.06.2002	4	1,8		1,8	1,4	2,1	1,7	2,4	1,8	2,1	2,2	1,7	1,9	1,4
10.06.2002	6	2,8	1,1	1,9	1,4	2,2	1,8	1,9	1,8	1,8	1,5	1,3	1,4	
12.06.2002	8	2,7	2,5	2,6	2,6	2,9	2,7		2,5	2,5	2,5	2,1	2,3	2,0

Chlorophyll c pro Kulturvolumen $\mu\text{g l}^{-1}$		$1 \times 10^{-3} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^{-5} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^{-7} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			Kontrolle Becher 11
		Becher 9	Becher 10	Mittelwert	Becher 7	Becher 8	Mittelwert	Becher 3	Becher 4	Mittelwert	Becher 1	Becher 2	Mittelwert	Becher 11
		IV (a)	IV (b)	IV (Mittel)	III (a)	III (b)	III (Mittel)	II (a)	II (b)	II (Mittel)	I (a)	I (b)	I (Mittel)	0
Datum	Turb'tage	2x 10sup-3 (a)	2x 10sup-3 (b)	2x 10sup-3 (Mittel)	2x 10sup-4 (a)	2x 10sup-4 (b)	2x 10sup-4 (Mittel)	2x 10sup-5 (a)	2x 10sup-5 (b)	2x 10sup-5 (Mittel)	2x 10sup-7 (a)	2x 10sup-7 (b)	2x 10sup-7 (Mittel)	still
04.06.2002	0	1,4	4,1	2,7	2,7	1,2	1,9	3,5	2,0	2,8	1,6	1,9	1,8	2,7
06.06.2002	2	5,5	5,1	5,3	8,7	5,8	7,3	8,5	0,03	4,3	5,5	0,03	2,8	4,2
08.06.2002	4	14,8		14,8	13,6	13,2	13,4	20,9	19,5	20,2	10,7	13,0	11,9	10,7
10.06.2002	6	A! 52,3	19,4	19,4	23,5	35,4	29,5	23,7	23,4	23,6	17,1	15,0	16,0	
12.06.2002	8	25,7	39,2	32,4	26,4	33,8	30,1		29,6	29,6	26,0	22,0	24,0	18,3

Chlorophyll c pro Zelle pg		$1 \times 10^{-3} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^{-5} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^{-7} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			Kontrolle Becher 11
		Becher 9	Becher 10	Mittelwert	Becher 7	Becher 8	Mittelwert	Becher 3	Becher 4	Mittelwert	Becher 1	Becher 2	Mittelwert	Becher 11
		IV (a)	IV (b)	IV (Mittel)	III (a)	III (b)	III (Mittel)	II (a)	II (b)	II (Mittel)	I (a)	I (b)	I (Mittel)	0
Datum	Turb'tage	2x 10sup-3 (a)	2x 10sup-3 (b)	2x 10sup-3 (Mittel)	2x 10sup-4 (a)	2x 10sup-4 (b)	2x 10sup-4 (Mittel)	2x 10sup-5 (a)	2x 10sup-5 (b)	2x 10sup-5 (Mittel)	2x 10sup-7 (a)	2x 10sup-7 (b)	2x 10sup-7 (Mittel)	still
04.06.2002	0	0,17	0,43	0,30	0,21	0,15	0,18	0,39	0,20	0,30	0,21	0,22	0,21	0,26
06.06.2002	2	0,40	0,30	0,35	0,56	0,48	0,52	0,47	0,0019	0,24	0,52	0,0020	0,26	0,35
08.06.2002	4	0,60		0,60	0,46	0,58	0,52	0,73	0,71	0,72	0,58	0,52	0,55	0,48
10.06.2002	6		0,39	0,39	0,55	0,80	0,67	0,67	0,71	0,69	0,59	0,53	0,56	
12.06.2002	8	0,76	0,79	0,78	0,60	0,87	0,73		0,76	0,76	0,77	0,72	0,75	0,65

Diadinoxanthin pro Kulturvolumen $\mu\text{g l}^{-1}$		$1 \times 10^{-3} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^{-5} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^{-7} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			Kontrolle Becher 11
		Becher 9	Becher 10	Mittelwert	Becher 7	Becher 8	Mittelwert	Becher 3	Becher 4	Mittelwert	Becher 1	Becher 2	Mittelwert	Becher 11
		IV (a)	IV (b)	IV (Mittel)	III (a)	III (b)	III (Mittel)	II (a)	II (b)	II (Mittel)	I (a)	I (b)	I (Mittel)	0
Datum	Turb'tage	2x 10sup-3 (a)	2x 10sup-3 (b)	2x 10sup-3 (Mittel)	2x 10sup-4 (a)	2x 10sup-4 (b)	2x 10sup-4 (Mittel)	2x 10sup-5 (a)	2x 10sup-5 (b)	2x 10sup-5 (Mittel)	2x 10sup-7 (a)	2x 10sup-7 (b)	2x 10sup-7 (Mittel)	still
04.06.2002	0	1,4	A! 9,5	1,4	1,4	0,03	0,7	1,9	1,6	1,7	0,03	1,5	0,8	1,2
06.06.2002	2	4,0	3,3	3,6	A! 19,6	4,3	4,3	12,2	1,0	6,6	3,6	0,03	1,8	1,6
08.06.2002	4	23,0		23,0	24,2	19,7	21,9	35,9	22,1	29,0	17,6	17,5	17,5	13,6
10.06.2002	6	25,9	32,5	29,2	28,7	55,8	42,3	44,9	24,1	34,5	27,4	26,1	26,7	
12.06.2002	8	45,7	58,2	51,9	59,6	60,1	59,9		57,2	57,2	38,6	35,2	36,9	25,5

Diadinoxanthin pro Zelle pg		$1 \times 10^{-3} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^{-5} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^{-7} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			Kontrolle Becher 11
		Becher 9	Becher 10	Mittelwert	Becher 7	Becher 8	Mittelwert	Becher 3	Becher 4	Mittelwert	Becher 1	Becher 2	Mittelwert	Becher 11
		IV (a)	IV (b)	IV (Mittel)	III (a)	III (b)	III (Mittel)	II (a)	II (b)	II (Mittel)	I (a)	I (b)	I (Mittel)	0
Datum	Turb'tage	2x 10sup-3 (a)	2x 10sup-3 (b)	2x 10sup-3 (Mittel)	2x 10sup-4 (a)	2x 10sup-4 (b)	2x 10sup-4 (Mittel)	2x 10sup-5 (a)	2x 10sup-5 (b)	2x 10sup-5 (Mittel)	2x 10sup-7 (a)	2x 10sup-7 (b)	2x 10sup-7 (Mittel)	still
04.06.2002	0	0,17		0,17	0,11	0,0037	0,06	0,21	0,15	0,18	0,0038	0,17	0,09	0,12
06.06.2002	2	0,29	0,19	0,24		0,35	0,35	0,68	0,06	0,37	0,34	0,0020	0,17	0,13
08.06.2002	4	0,93		0,93	0,82	0,87	0,85	1,25	0,81	1,03	0,94	0,70	0,82	0,61
10.06.2002	6	0,77	0,66	0,71	0,68	1,25	0,97	1,27	0,73	1,00	0,95	0,92	0,94	
12.06.2002	8	1,35	1,18	1,26	1,35	1,55	1,45		1,46	1,46	1,14	1,15	1,15	0,91

A! : als Ausreißer definiert  
 kursiv gesetzter Wert: nicht nachweisbaren Wert als 0,03  $\mu\text{g l}^{-1}$  definiert (entsprechend  $\frac{1}{2}$  Nachweisgrenze von Chl.a)  
 grau hinterlegt: fehlender Wert

**Anhang 13****Berechnung der turbulenten kinetischen Dissipationsenergie im Experiment mit *Alexandrium minutum***

Berechnung nach Formel (17) mit der kinematischen Viskosität  $\nu = 9,7505 \times 10^{-7} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$  (18 °C, 35 PSU), der Gitterfläche, senkrecht zur Bewegungsrichtung  $A_G = 0,0045 \text{ m}^2$  und der charakteristischen Länge des Gitters  $L_G = 1,286 \text{ m}$ .

Turb'stufe	Turb'tage	turbulente kinetische Dissipationsenergie						
		Volumen V [ml]	Periode T [s]	Hubweg $L_{Hub}$ [cm]	$\epsilon$ [m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup> ]	gemittelt [m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup> ]	CV [%]	gerundet [m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup> ]
IV	0-1	2000	3,8	13	0,00059259	0,00059163	2	<b>6*10<sup>-4</sup></b>
	1-2	1990	3,8	13	0,00059571			
	2-3	1979	3,8	13	0,00059887			
	3-4	1914	3,3	11	0,00057279			
	4-5	1904	3,3	11	0,00057595			
	5-6	1893	3,3	11	0,00057914			
	6-7	1828	3,0	10	0,00059973			
	7-8	1818	3,0	10	0,00060320			
	8-9	1807	3,0	10	0,00060670			
III	0-1	2000	6,0	13	0,00015051	0,00016139	5	<b>2*10<sup>-4</sup></b>
	1-2	1990	6,0	13	0,00015131			
	2-3	1979	6,0	13	0,00015211			
	3-4	1914	5,0	11	0,00016465			
	4-5	1904	5,0	11	0,00016556			
	5-6	1893	5,0	11	0,00016647			
	6-7	1828	4,6	10	0,00016633			
	7-8	1818	4,6	10	0,00016729			
	8-9	1807	4,6	10	0,00016826			
II	0-1	2000	12,0	13	0,00001881	0,00002064	7	<b>2*10<sup>-5</sup></b>
	1-2	1990	12,0	13	0,00001891			
	2-3	1979	12,0	13	0,00001901			
	3-4	1914	10,0	11	0,00002057			
	4-5	1904	10,0	11	0,00002069			
	5-6	1893	10,0	11	0,00002080			
	6-7	1828	9,0	10	0,00002220			
	7-8	1818	9,0	10	0,00002233			
	8-9	1807	9,0	10	0,00002246			
I	0-1	2000	24,0	13	0,00000235	0,00000232	3	<b>2*10<sup>-6</sup></b>
	1-2	1990	24,0	13	0,00000236			
	2-3	1979	24,0	13	0,00000237			
	3-4	1914	21,0	11	0,00000222			
	4-5	1904	21,0	11	0,00000223			
	5-6	1893	21,0	11	0,00000224			
	6-7	1828	19,0	10	0,00000236			
	7-8	1818	19,0	10	0,00000237			
	8-9	1807	19,0	10	0,00000239			



# Anhang 14

## Alexandrium minutum, Zellzählung

Zell-dichte ml <sup>-1</sup>		5x 10 <sup>4</sup> m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup>			1x 10 <sup>4</sup> m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup>			2x 10 <sup>6</sup> m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup>			2x 10 <sup>6</sup> m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup>			Kontrollen		
Datum	Turb'tage	Becher 9 IV (a)	Becher 10 IV (b)	Mittelwert IV (Mittel)	Becher 7 III (a)	Becher 8 III (b)	Mittelwert III (Mittel)	Becher 5 II (a)	Becher 6 II (b)	Mittelwert II (Mittel)	Becher 3 I (a)	Becher 4 I (b)	Mittelwert I (Mittel)	Becher 1 0 (a)	Becher 2 0 (b)	Mittelwert 0 (Mittel)
19.03.2004	-2	2046	2141	2093	2279	2417	2348	2205	2456	2330	2443	2299	2371	2427	2438	2433
20.03.2004	-1	3091	3103	3097	3006	3057	3032	2622	3354	2988	3488	3411	3449	3511	3016	3263
21.03.2004	0	4525	4271	4398	4609	5377	4993	4568	5805	5187	5705	5779	5742	5016	6012	5514
22.03.2004	1	7316	7075	7195	6809	7608	7208	7784	6906	7345	8424	7316	7870	7579	7439	7509
23.03.2004	2	12614	14621	13617	10258	14135	12196	13479	14370	13925	14211	13361	13786	15896	15671	15784
24.03.2004	3	21832	22085	21958	22254	21256	21755	23299	24712	24006	23929	21763	22846	20787	23360	22074
25.03.2004	4	29846	31414	30630	39925	38573	39249	37631	37887	37759	36565	36811	36688	35859	37313	36586
26.03.2004	5	40995	37231	39113	43325	39510	41418	47038	51033	49036	48984	54413	51699	43095	47730	45412
27.03.2004	6	56641	63452	60046	63291	65603	64447	49543	59849	54696	54042	54436	54239	55798	47087	51443
28.03.2004	7	65029	64957	64993	69331	75103	72217	57107	61767	59437	68363	65388	66875	72521	69116	70819
29.03.2004	8	104606	86467	95536	104462	99802	102132	78078	97938	88008	79261	86001	82631	102634	90123	96379
30.03.2004	9	89514	76501	83007	103638	92023	97831	66893	89980	78436	52984	61910	57447	101344	92812	97078

Varianzkoeffizient % (n = 22)		Becher 9 IV (a)	Becher 10 IV (b)	Becher 7 III (a)	Becher 8 III (b)	Becher 5 II (a)	Becher 6 II (b)	Becher 3 I (a)	Becher 4 I (b)	Becher 1 0 (a)	Becher 2 0 (b)
Datum	Turb'tage	5x 10sup-4 (a)	5x 10sup-4 (b)	1x 10sup-4 (a)	1x 10sup-4 (b)	2x 10sup-5 (a)	2x 10sup-5 (b)	2x 10sup-6 (a)	2x 10sup-6 (b)	still (a)	still (b)
19.03.2004	-2	27	25	20	24	23	18	24	22	22	24
20.03.2004	-1	29	22	21	24	20	24	23	25	20	18
21.03.2004	0	18	24	12	23	23	22	14	13	25	20
22.03.2004	1	21	18	17	19	19	21	14	20	20	16
23.03.2004	2	19	19	18	21	18	24	20	22	21	22
24.03.2004	3	14	14	19	18	18	19	14	20	20	14
25.03.2004	4	22	16	19	20	13	15	23	14	20	17
26.03.2004	5	28	24	27	22	29	28	19	16	24	24
27.03.2004	6	23	22	16	25	19	20	19	20	18	32
28.03.2004	7	11	19	20	17	28	23	24	22	28	15
29.03.2004	8	25	21	27	27	26	25	27	29	26	26
30.03.2004	9	27	27	28	26	23	23	29	22	27	21

## Anhang 15

### Alexandrium minutum, Pigmentanalyse

Chlorophyll a pro Kulturvolumen $\mu\text{g l}^{-1}$		$5 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$1 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^{-5} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^{-6} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			Kontrollen		
		Becher 9	Becher 10	Mittelwert	Becher 7	Becher 8	Mittelwert	Becher 5	Becher 6	Mittelwert	Becher 3	Becher 4	Mittelwert	Becher 1	Becher 2	Mittelwert
		IV (a)	IV (b)	IV (Mittel)	III (a)	III (b)	III (Mittel)	II (a)	II (b)	II (Mittel)	I (a)	I (b)	I (Mittel)	0 (a)	0 (b)	0 (Mittel)
Datum	Turbtage	5x 10sup-4 (a)	5x 10sup-4 (b)	5x 10sup-4 (Mittel)	1x 10sup-4 (a)	1x 10sup-4 (b)	1x 10sup-4 (Mittel)	2x 10sup-5 (a)	2x 10sup-5 (b)	2x 10sup-5 (Mittel)	2x 10sup-6 (a)	2x 10sup-6 (b)	2x 10sup-6 (Mittel)	still (a)	still (b)	still (Mittel)
21.03.2004	0	81	87	84	82	74	78	84	83	84	101	66	83	85	76	81
24.03.2004	3	252	325	289	324	256	290	291	278	285	374	305	340	307	295	301
27.03.2004	6	896	903	900	825	773	799	914	1036	975	996	713	854	805	751	778
30.03.2004	9	1770	1738	1754	1678	1777	1728	1933	1637	1785	1637	1639	1638	1980	1824	1902

Chlorophyll a pro Zelle pg		$5 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$1 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^{-5} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^{-6} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			Kontrollen		
		Becher 9	Becher 10	Mittelwert	Becher 7	Becher 8	Mittelwert	Becher 5	Becher 6	Mittelwert	Becher 3	Becher 4	Mittelwert	Becher 1	Becher 2	Mittelwert
		IV (a)	IV (b)	IV (Mittel)	III (a)	III (b)	III (Mittel)	II (a)	II (b)	II (Mittel)	I (a)	I (b)	I (Mittel)	0 (a)	0 (b)	0 (Mittel)
Datum	Turbtage	5x 10sup-4 (a)	5x 10sup-4 (b)	5x 10sup-4 (Mittel)	1x 10sup-4 (a)	1x 10sup-4 (b)	1x 10sup-4 (Mittel)	2x 10sup-5 (a)	2x 10sup-5 (b)	2x 10sup-5 (Mittel)	2x 10sup-6 (a)	2x 10sup-6 (b)	2x 10sup-6 (Mittel)	still (a)	still (b)	still (Mittel)
21.03.2004	0	17,9	20,4	19,2	17,8	13,7	15,7	18,5	14,2	16,4	17,7	11,4	14,5	17,0	12,7	14,8
24.03.2004	3	11,6	14,7	13,1	14,6	12,1	13,3	12,5	11,3	11,9	15,6	14,0	14,8	14,8	12,6	13,7
27.03.2004	6	15,8	14,2	15,0	13,0	11,8	12,4	18,4	17,3	17,9	18,4	13,1	15,8	14,4	16,0	15,2
30.03.2004	9	19,8	22,7	21,2	16,2	19,3	17,8	28,9	18,2	23,5	30,9	26,5	28,7	19,5	19,7	19,6

Peridinin pro Kulturvolumen $\mu\text{g l}^{-1}$		$5 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$1 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^{-5} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^{-6} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			Kontrollen		
		Becher 9	Becher 10	Mittelwert	Becher 7	Becher 8	Mittelwert	Becher 5	Becher 6	Mittelwert	Becher 3	Becher 4	Mittelwert	Becher 1	Becher 2	Mittelwert
		IV (a)	IV (b)	IV (Mittel)	III (a)	III (b)	III (Mittel)	II (a)	II (b)	II (Mittel)	I (a)	I (b)	I (Mittel)	0 (a)	0 (b)	0 (Mittel)
Datum	Turbtage	5x 10sup-4 (a)	5x 10sup-4 (b)	5x 10sup-4 (Mittel)	1x 10sup-4 (a)	1x 10sup-4 (b)	1x 10sup-4 (Mittel)	2x 10sup-5 (a)	2x 10sup-5 (b)	2x 10sup-5 (Mittel)	2x 10sup-6 (a)	2x 10sup-6 (b)	2x 10sup-6 (Mittel)	still (a)	still (b)	still (Mittel)
21.03.2004	0	24	38	31	37	35	36	29	26	28	30	29	29	16	31	24
24.03.2004	3	103	146	124	140	84	112	134	127	131	159	140	149	140	125	133
27.03.2004	6	524	470	497	400	360	380	493	488	491	433	361	397	414	358	386
30.03.2004	9	931	779	855	879	812	846	893	761	827	702	800	751	961	931	946

Peridinin pro Zelle pg		$5 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$1 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^{-5} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^{-6} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			Kontrollen		
		Becher 9	Becher 10	Mittelwert	Becher 7	Becher 8	Mittelwert	Becher 5	Becher 6	Mittelwert	Becher 3	Becher 4	Mittelwert	Becher 1	Becher 2	Mittelwert
		IV (a)	IV (b)	IV (Mittel)	III (a)	III (b)	III (Mittel)	II (a)	II (b)	II (Mittel)	I (a)	I (b)	I (Mittel)	0 (a)	0 (b)	0 (Mittel)
Datum	Turbtage	5x 10sup-4 (a)	5x 10sup-4 (b)	5x 10sup-4 (Mittel)	1x 10sup-4 (a)	1x 10sup-4 (b)	1x 10sup-4 (Mittel)	2x 10sup-5 (a)	2x 10sup-5 (b)	2x 10sup-5 (Mittel)	2x 10sup-6 (a)	2x 10sup-6 (b)	2x 10sup-6 (Mittel)	still (a)	still (b)	still (Mittel)
21.03.2004	0	5,2	8,9	7,1	8,0	6,6	7,3	6,4	4,5	5,5	5,2	4,9	5,1	3,2	5,2	4,2
24.03.2004	3	4,7	6,6	5,6	6,3	3,9	5,1	5,8	5,1	5,5	6,6	6,4	6,5	6,8	5,3	6,0
27.03.2004	6	9,2	7,4	8,3	6,3	5,5	5,9	10,0	8,2	9,1	8,0	6,6	7,3	7,4	7,6	7,5
30.03.2004	9	10,4	10,2	10,3	8,5	8,8	8,7	13,4	8,5	10,9	13,2	12,9	13,1	9,5	10,0	9,8

Chlorophyll c pro Kulturvolumen $\mu\text{g l}^{-1}$		$5 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$1 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^{-5} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^{-6} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			Kontrollen		
		Becher 9	Becher 10	Mittelwert	Becher 7	Becher 8	Mittelwert	Becher 5	Becher 6	Mittelwert	Becher 3	Becher 4	Mittelwert	Becher 1	Becher 2	Mittelwert
		IV (a)	IV (b)	IV (Mittel)	III (a)	III (b)	III (Mittel)	II (a)	II (b)	II (Mittel)	I (a)	I (b)	I (Mittel)	0 (a)	0 (b)	0 (Mittel)
Datum	Turbtage	5x 10sup-4 (a)	5x 10sup-4 (b)	5x 10sup-4 (Mittel)	1x 10sup-4 (a)	1x 10sup-4 (b)	1x 10sup-4 (Mittel)	2x 10sup-5 (a)	2x 10sup-5 (b)	2x 10sup-5 (Mittel)	2x 10sup-6 (a)	2x 10sup-6 (b)	2x 10sup-6 (Mittel)	still (a)	still (b)	still (Mittel)
21.03.2004	0	3	2	2	4	6	5	3	3	3	4	2	3	2	7	4
24.03.2004	3	17	48	33	33	16	25	30	36	33	41	32	36	21	25	23
27.03.2004	6	142	99	120	91	58	75	110	87	98	95	137	116	150	103	126
30.03.2004	9	322	218	270	254	136	195	200	251	226	210	228	219	283	250	266

Chlorophyll c pro Zelle pg		$5 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$1 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^{-5} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^{-6} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			Kontrollen		
		Becher 9	Becher 10	Mittelwert	Becher 7	Becher 8	Mittelwert	Becher 5	Becher 6	Mittelwert	Becher 3	Becher 4	Mittelwert	Becher 1	Becher 2	Mittelwert
		IV (a)	IV (b)	IV (Mittel)	III (a)	III (b)	III (Mittel)	II (a)	II (b)	II (Mittel)	I (a)	I (b)	I (Mittel)	0 (a)	0 (b)	0 (Mittel)
Datum	Turbtage	5x 10sup-4 (a)	5x 10sup-4 (b)	5x 10sup-4 (Mittel)	1x 10sup-4 (a)	1x 10sup-4 (b)	1x 10sup-4 (Mittel)	2x 10sup-5 (a)	2x 10sup-5 (b)	2x 10sup-5 (Mittel)	2x 10sup-6 (a)	2x 10sup-6 (b)	2x 10sup-6 (Mittel)	still (a)	still (b)	still (Mittel)
21.03.2004	0	0,6	0,4	0,5	0,9	1,2	1,1	0,7	0,6	0,6	0,6	0,4	0,5	0,3	1,2	0,8
24.03.2004	3	0,8	2,2	1,5	1,5	0,8	1,1	1,3	1,5	1,4	1,7	1,5	1,6	1,0	1,1	1,0
27.03.2004	6	2,5	1,6	2,0	1,4	0,9	1,2	2,2	1,5	1,8	1,8	2,5	2,1	2,7	2,2	2,4
30.03.2004	9	3,6	2,9	3,2	2,5	1,5	2,0	3,0	2,8	2,9	4,0	3,7	3,8	2,8	2,7	2,7

Diadinoxanthin pro Kulturvolumen $\mu\text{g l}^{-1}$		$5 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$1 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^{-5} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^{-6} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			Kontrollen		
		Becher 9	Becher 10	Mittelwert	Becher 7	Becher 8	Mittelwert	Becher 5	Becher 6	Mittelwert	Becher 3	Becher 4	Mittelwert	Becher 1	Becher 2	Mittelwert
		IV (a)	IV (b)	IV (Mittel)	III (a)	III (b)	III (Mittel)	II (a)	II (b)	II (Mittel)	I (a)	I (b)	I (Mittel)	0 (a)	0 (b)	0 (Mittel)
Datum	Turbtage	5x 10sup-4 (a)	5x 10sup-4 (b)	5x 10sup-4 (Mittel)	1x 10sup-4 (a)	1x 10sup-4 (b)	1x 10sup-4 (Mittel)	2x 10sup-5 (a)	2x 10sup-5 (b)	2x 10sup-5 (Mittel)	2x 10sup-6 (a)	2x 10sup-6 (b)	2x 10sup-6 (Mittel)	still (a)	still (b)	still (Mittel)
21.03.2004	0	8	8	8	7	5	6	10	5	8	7	4	5	5	3	4
24.03.2004	3	22	31	27	36	28	32	29	30	30	37	31	34	33	32	32
27.03.2004	6	131	113	122	90	91	90	97	155	126	132	71	101	91	78	84
30.03.2004	9	214	209	212	220	271	245	249	199	224	176	209	192	270	234	252

Diadinoxanthin pro Zelle pg		$5 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$1 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^{-5} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^{-6} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			Kontrollen		
		Becher 9	Becher 10	Mittelwert	Becher 7	Becher 8	Mittelwert	Becher 5	Becher 6	Mittelwert	Becher 3	Becher 4	Mittelwert	Becher 1	Becher 2	Mittelwert
		IV (a)	IV (b)	IV (Mittel)	III (a)	III (b)	III (Mittel)	II (a)	II (b)	II (Mittel)	I (a)	I (b)	I (Mittel)	0 (a)	0 (b)	0 (Mittel)
Datum	Turbtage	5x 10sup-4 (a)	5x 10sup-4 (b)	5x 10sup-4 (Mittel)	1x 10sup-4 (a)	1x 10sup-4 (b)	1x 10sup-4 (Mittel)	2x 10sup-5 (a)	2x 10sup-5 (b)	2x 10sup-5 (Mittel)	2x 10sup-6 (a)	2x 10sup-6 (b)	2x 10sup-6 (Mittel)	still (a)	still (b)	still (Mittel)
21.03.2004	0	1,8	1,9	1,9	1,5	1,0	1,2	2,2	0,9	1,6	1,2	0,6	0,9	1,1	0,4	0,7
24.03.2004	3	1,0	1,4	1,2	1,6	1,3	1,5	1,2	1,2	1,2	1,6	1,4	1,5	1,6	1,4	1,5
27.03.2004	6	2,3	1,8	2,0	1,4	1,4	1,4	2,0	2,6	2,3	2,4	1,3	1,9	1,6	1,7	1,6
30.03.2004	9	2,4	2,7	2,6	2,1	2,9	2,5	3,7	2,2	3,0	3,3	3,4	3,3	2,7	2,5	2,6

# Anhang 16

## Alexandrium minutum, Toxinanalyse

GTX pro Kulturvolumen $\mu\text{g l}^{-1}$		$5 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$1 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^{-5} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^{-6} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			Kontrollen		
		Becher 9	Becher 10	Mittelwert	Becher 7	Becher 8	Mittelwert	Becher 5	Becher 6	Mittelwert	Becher 3	Becher 4	Mittelwert	Becher 1	Becher 2	Mittelwert
		IV (a)	IV (b)	IV (Mittel)	III (a)	III (b)	III (Mittel)	II (a)	II (b)	II (Mittel)	I (a)	I (b)	I (Mittel)	O (a)	O (b)	O (Mittel)
Datum	Turb'tage	5x 10sup-4 (a)	5x 10sup-4 (b)	5x 10sup-4 (Mittel)	1x 10sup-4 (a)	1x 10sup-4 (b)	1x 10sup-4 (Mittel)	2x 10sup-5 (a)	2x 10sup-5 (b)	1x 10sup-5 (Mittel)	2x 10sup-6 (a)	2x 10sup-6 (b)	1x 10sup-6 (Mittel)	still (a)	still (b)	still (Mittel)
21.03.2004	0	7	11	9	6	8	7	6	6	6	3	6	5	6	6	6
24.03.2004	3	8	8	8	7	6	7	13	11	12	13	16	15	16	11	14
27.03.2004	6	26	22	24	21	22	22	27	21	24	25	15	20	15	24	19
30.03.2004	9	32	35	33	17	13	15	57	23	40	38	33	36	33	76	55

GTX pro Zelle pg		$5 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$1 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^{-5} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^{-6} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			Kontrollen		
		Becher 9	Becher 10	Mittelwert	Becher 7	Becher 8	Mittelwert	Becher 5	Becher 6	Mittelwert	Becher 3	Becher 4	Mittelwert	Becher 1	Becher 2	Mittelwert
		IV (a)	IV (b)	IV (Mittel)	III (a)	III (b)	III (Mittel)	II (a)	II (b)	II (Mittel)	I (a)	I (b)	I (Mittel)	O (a)	O (b)	O (Mittel)
Datum	Turb'tage	5x 10sup-4 (a)	5x 10sup-4 (b)	5x 10sup-4 (Mittel)	1x 10sup-4 (a)	1x 10sup-4 (b)	1x 10sup-4 (Mittel)	2x 10sup-5 (a)	2x 10sup-5 (b)	1x 10sup-5 (Mittel)	2x 10sup-6 (a)	2x 10sup-6 (b)	1x 10sup-6 (Mittel)	still (a)	still (b)	still (Mittel)
21.03.2004	0	1,5	2,6	2,0	1,3	1,5	1,4	1,3	1,0	1,1	0,6	1,1	0,9	1,3	1,0	1,1
24.03.2004	3	0,4	0,4	0,4	0,3	0,3	0,3	0,6	0,4	0,5	0,5	0,8	0,7	0,8	0,5	0,6
27.03.2004	6	0,5	0,4	0,4	0,3	0,3	0,3	0,5	0,4	0,5	0,5	0,3	0,4	0,3	0,5	0,4
30.03.2004	9	0,4	0,5	0,4	0,2	0,1	0,2	0,8	0,3	0,5	0,7	0,5	0,6	0,3	0,8	0,6

STX pro Kulturvolumen $\mu\text{g l}^{-1}$		$5 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$1 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^{-5} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^{-6} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			Kontrollen		
		Becher 9	Becher 10	Mittelwert	Becher 7	Becher 8	Mittelwert	Becher 5	Becher 6	Mittelwert	Becher 3	Becher 4	Mittelwert	Becher 1	Becher 2	Mittelwert
		IV (a)	IV (b)	IV (Mittel)	III (a)	III (b)	III (Mittel)	II (a)	II (b)	II (Mittel)	I (a)	I (b)	I (Mittel)	O (a)	O (b)	O (Mittel)
Datum	Turb'tage	5x 10sup-4 (a)	5x 10sup-4 (b)	5x 10sup-4 (Mittel)	1x 10sup-4 (a)	1x 10sup-4 (b)	1x 10sup-4 (Mittel)	2x 10sup-5 (a)	2x 10sup-5 (b)	1x 10sup-5 (Mittel)	2x 10sup-6 (a)	2x 10sup-6 (b)	1x 10sup-6 (Mittel)	still (a)	still (b)	still (Mittel)
21.03.2004	0	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
24.03.2004	3	0,1	0,1	0,1	0,6	0,0	0,3	0,4	0,6	0,5	1,0	0,1	0,5	0,1	1,0	0,5
27.03.2004	6	4,7	3,0	3,9	2,7	3,4	3,1	3,1	3,9	3,5	3,2	0,7	2,0	0,7	2,7	1,7
30.03.2004	9	8,0	6,1	7,1	5,6	5,2	5,4	8,3	8,9	8,6	7,0	4,7	5,8	4,7	6,5	5,6

STX pro Zelle pg		$5 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$1 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^{-5} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^{-6} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			Kontrollen		
		Becher 9	Becher 10	Mittelwert	Becher 7	Becher 8	Mittelwert	Becher 5	Becher 6	Mittelwert	Becher 3	Becher 4	Mittelwert	Becher 1	Becher 2	Mittelwert
		IV (a)	IV (b)	IV (Mittel)	III (a)	III (b)	III (Mittel)	II (a)	II (b)	II (Mittel)	I (a)	I (b)	I (Mittel)	O (a)	O (b)	O (Mittel)
Datum	Turb'tage	5x 10sup-4 (a)	5x 10sup-4 (b)	5x 10sup-4 (Mittel)	1x 10sup-4 (a)	1x 10sup-4 (b)	1x 10sup-4 (Mittel)	2x 10sup-5 (a)	2x 10sup-5 (b)	1x 10sup-5 (Mittel)	2x 10sup-6 (a)	2x 10sup-6 (b)	1x 10sup-6 (Mittel)	still (a)	still (b)	still (Mittel)
21.03.2004	0	0,00	0,01	0,01	0,01	0,00	0,01	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00
24.03.2004	3	0,00	0,00	0,00	0,03	0,00	0,01	0,02	0,03	0,02	0,04	0,00	0,02	0,00	0,04	0,02
27.03.2004	6	0,08	0,05	0,07	0,04	0,05	0,05	0,06	0,07	0,06	0,06	0,01	0,04	0,01	0,06	0,04
30.03.2004	9	0,09	0,08	0,08	0,05	0,06	0,06	0,12	0,10	0,11	0,13	0,08	0,10	0,05	0,07	0,06

## Anhang 17

Berechnung der turbulenten kinetischen Dissipationsenergie im Experiment mit *Alexandrium fundyense*

Berechnung nach Formel (17) mit der kinematischen Viskosität  $\nu = 9,7505 \times 10^{-7} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$  (18 °C, 35 PSU), der Gitterfläche, senkrecht zur Bewegungsrichtung  $A_G = 0,0045 \text{ m}^2$  und der charakteristischen Länge des Gitters  $L_G = 1,286 \text{ m}$ .

Turb'stufe	Turb'tage	turbulente kinetische Dissipationsenergie						
		Volumen V [ml]	Periode T [s]	Hubweg $L_{Hub}$ [cm]	$\epsilon$ [m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup> ]	gemittelt [m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup> ]	CV [%]	gerundet [m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup> ]
IV	0-2	2000	3,8	13	0,00059259	0,00057516	3	$6 \times 10^{-4}$
	2-4	1963	3,3	11	0,00055849			
	4-6	1926	3,0	10	0,00056922			
	6-8	1889	3,0	10	0,00058037			
III	0-2	2000	6,0	13	0,00015051	0,00016290	6	$2 \times 10^{-4}$
	2-4	1963	5,0	12	0,00016054			
	4-6	1926	4,5	11	0,00016863			
	6-8	1889	4,5	10	0,00017193			
II	0-2	2000	11,5	13	0,00002137	0,00002100	3	$2 \times 10^{-5}$
	2-4	1963	10,0	12	0,00002006			
	4-6	1926	9,0	11	0,00002107			
	6-8	1889	9,0	10	0,00002148			
I	0-2	2000	25,0	13	0,00000208	0,00000203	6	$2 \times 10^{-6}$
	2-4	1963	21,0	12	0,00000216			
	4-6	1926	20,0	11	0,00000192			
	6-8	1889	20,0	10	0,00000196			

## Anhang 18

*Alexandrium fundyense*, Zellzählung

Zellidichte ml <sup>-1</sup>		$5 \times 10^{-4} \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-3}$			$1 \times 10^{-4} \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-3}$			$1 \times 10^{-5} \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^{-6} \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-3}$			Kontrollen		
Datum	Turb'tage	Becher 9 IV (a)	Becher 6 IV (b)	Mittelwert IV (Mittel) 5x 10sup-4 (Mittel)	Becher 7 III (a)	Becher 8 III (b)	Mittelwert III (Mittel) 1x 10sup-4 (Mittel)	Becher 10 II (a)	Becher 4 II (b)	Mittelwert II (Mittel) 1x 10sup-5 (Mittel)	Becher 1 I (a)	Becher 2 I (b)	Mittelwert I (Mittel) 2x 10sup-6 (Mittel)	Becher 5 0 (a)	Becher 3 0 (b)	Mittelwert 0 (Mittel)
01.07.2003	-2	648	427	538	488	460	474	563	488	526	484	601	542	512	502	507
03.07.2003	0	1075	678	877	812	728	770	876	744	810	746	904	825	805	791	798
05.07.2003	2	2134	1260	1697	1613	1350	1481	1465	1225	1345	1446	1847	1647	1176	1702	1439
07.07.2003	4	3749	2110	2929	2915	2688	2801	2429	2164	2297	2157	2810	2483	1831	2516	2174
09.07.2003	6	3450	2558	3004	2533	1702	2117	1298	958	1128	2429	2845	2637	2791	3361	3076
11.07.2003	8	3382	1408	2395	1333	951	1142	756	270	513	1434	1695	1564	2819	3547	3183

Varianzkoeffizient % (n=24)		Becher 9 IV (a)	Becher 6 IV (b)	Becher 7 III (a)	Becher 8 III (b)	Becher 10 II (a)	Becher 4 II (b)	Becher 1 I (a)	Becher 2 I (b)	Becher 5 0 (a)	Becher 3 0 (b)
Datum	Turb'tage	5x 10sup-4 (a)	5x 10sup-4 (b)	1x 10sup-4 (a)	1x 10sup-4 (b)	1x 10sup-5 (a)	1x 10sup-5 (b)	2x 10sup-6 (a)	2x 10sup-6 (b)	still (a)	still (b)
01.07.2003	-2	34	46	37	46	42	33	48	33	46	47
03.07.2003	0	25	36	25	25	37	33	36	30	28	28
05.07.2003	2	27	22	22	26	41	26	31	19	25	38
07.07.2003	4	30	25	19	36	31	36	29	29	24	27
09.07.2003	6	50	48	48	50	36	49	45	43	24	25
11.07.2003	8	49	48	47	49	49	50	49	50	24	28

## Anhang 19 Alexandrium fundyense, Pigmentanalyse

Chlorophyll a pro Kulturvolumen $\mu\text{g l}^{-1}$		$5 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$1 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$1 \times 10^{-5} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^{-6} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			Kontrollen		
		Becher 9	Becher 6	Mittelwert	Becher 7	Becher 8	Mittelwert	Becher 10	Becher 4	Mittelwert	Becher 1	Becher 2	Mittelwert	Becher 5	Becher 3	Mittelwert
		IV (a)	IV (b)	IV (Mittel)	III (a)	III (b)	III (Mittel)	II (a)	II (b)	II (Mittel)	I (a)	I (b)	I (Mittel)	0 (a)	0 (b)	0 (Mittel)
Datum	Turb'tage	5x 10sup-4 (a)	5x 10sup-4 (b)	5x 10sup-4 (Mittel)	1x 10sup-4 (a)	1x 10sup-4 (b)	1x 10sup-4 (Mittel)	1x 10sup-5 (a)	1x 10sup-5 (b)	1x 10sup-5 (Mittel)	2x 10sup-6 (a)	2x 10sup-6 (b)	2x 10sup-6 (Mittel)	still (a)	still (b)	still (Mittel)
03.07.2003	0	21	11	16	12	11	12	9	13	11	12	12	12	10	13	12
05.07.2003	2	25	13	19	26	19	23	21	17	19	19	29	24	18	20	19
07.07.2003	4	84	23	54	59	30	44	45	18	31	38	48	43	22	30	26
09.07.2003	6	118	74	96	34	32	33	7	23	15	42	67	54	37	39	38
11.07.2003	8	37	19	28	19	16	18	11	8	9	30	36	33	20	57	39

Chlorophyll a pro Zelle pg		$5 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$1 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$1 \times 10^{-5} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^{-6} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			Kontrollen		
		Becher 9	Becher 6	Mittelwert	Becher 7	Becher 8	Mittelwert	Becher 10	Becher 4	Mittelwert	Becher 1	Becher 2	Mittelwert	Becher 5	Becher 3	Mittelwert
		IV (a)	IV (b)	IV (Mittel)	III (a)	III (b)	III (Mittel)	II (a)	II (b)	II (Mittel)	I (a)	I (b)	I (Mittel)	0 (a)	0 (b)	0 (Mittel)
Datum	Turb'tage	5x 10sup-4 (a)	5x 10sup-4 (b)	5x 10sup-4 (Mittel)	1x 10sup-4 (a)	1x 10sup-4 (b)	1x 10sup-4 (Mittel)	1x 10sup-5 (a)	1x 10sup-5 (b)	1x 10sup-5 (Mittel)	2x 10sup-6 (a)	2x 10sup-6 (b)	2x 10sup-6 (Mittel)	still (a)	still (b)	still (Mittel)
03.07.2003	0	20	17	18	15	15	15	11	17	14	17	14	15	13	17	15
05.07.2003	2	12	10	11	16	14	15	14	14	14	13	16	14	16	12	14
07.07.2003	4	22	11	17	20	11	16	19	8	13	18	17	17	12	12	12
09.07.2003	6	34	29	32	14	19	16	5	24	15	17	23	20	13	12	12
11.07.2003	8	11	14	12	14	17	16	14	28	21	21	21	21	7	16	12

Peridinin pro Kulturvolumen $\mu\text{g l}^{-1}$		$5 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$1 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$1 \times 10^{-5} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^{-6} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			Kontrollen		
		Becher 9	Becher 6	Mittelwert	Becher 7	Becher 8	Mittelwert	Becher 10	Becher 4	Mittelwert	Becher 1	Becher 2	Mittelwert	Becher 5	Becher 3	Mittelwert
		IV (a)	IV (b)	IV (Mittel)	III (a)	III (b)	III (Mittel)	II (a)	II (b)	II (Mittel)	I (a)	I (b)	I (Mittel)	0 (a)	0 (b)	0 (Mittel)
Datum	Turb'tage	5x 10sup-4 (a)	5x 10sup-4 (b)	5x 10sup-4 (Mittel)	1x 10sup-4 (a)	1x 10sup-4 (b)	1x 10sup-4 (Mittel)	1x 10sup-5 (a)	1x 10sup-5 (b)	1x 10sup-5 (Mittel)	2x 10sup-6 (a)	2x 10sup-6 (b)	2x 10sup-6 (Mittel)	still (a)	still (b)	still (Mittel)
03.07.2003	0	0,03	0,03	0	0,03	0,03	0	4	2	3	0,03	6	3	0,03	5	3
05.07.2003	2	10	4	7	5	9	7	8	0,03	4	0,03	5	3	5	8	7
07.07.2003	4	36	7	22	5	12	9	10	8	9	14	14	14	7	11	9
09.07.2003	6	45	11	28	9	15	12	0,03	10	5	19	8	13	5	4	4
11.07.2003	8	10	0,03	5	5	6	5	0,03	1	0	12	4	8	9	20	14

Peridinin pro Zelle pg		$5 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$1 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$1 \times 10^{-5} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^{-6} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			Kontrollen		
		Becher 9	Becher 6	Mittelwert	Becher 7	Becher 8	Mittelwert	Becher 10	Becher 4	Mittelwert	Becher 1	Becher 2	Mittelwert	Becher 5	Becher 3	Mittelwert
		IV (a)	IV (b)	IV (Mittel)	III (a)	III (b)	III (Mittel)	II (a)	II (b)	II (Mittel)	I (a)	I (b)	I (Mittel)	0 (a)	0 (b)	0 (Mittel)
Datum	Turb'tage	5x 10sup-4 (a)	5x 10sup-4 (b)	5x 10sup-4 (Mittel)	1x 10sup-4 (a)	1x 10sup-4 (b)	1x 10sup-4 (Mittel)	1x 10sup-5 (a)	1x 10sup-5 (b)	1x 10sup-5 (Mittel)	2x 10sup-6 (a)	2x 10sup-6 (b)	2x 10sup-6 (Mittel)	still (a)	still (b)	still (Mittel)
03.07.2003	0	0,03	0,04	0	0,04	0,04	0	4	3	4	0,04	6	3	0,04	6	3
05.07.2003	2	5	3	4	3	7	5	5	0,02	3	0,02	3	1	5	5	5
07.07.2003	4	10	3	7	2	4	3	4	4	4	7	5	6	4	5	4
09.07.2003	6	13	4	9	3	9	6	0,02	11	5	8	3	5	2	1	1
11.07.2003	8	3	0,02	2	4	6	5	0,04	2	1	9	2	5	3	6	4

kursiv gesetzter Wert: nicht nachweisbaren Wert als 0,03  $\mu\text{g l}^{-1}$  definiert (entsprechend  $\frac{1}{2}$  Nachweisgrenze von Chl.a)

## Anhang 20 Alexandrium fundyense, Toxinanalyse

GTX pro Kulturvolumen $\mu\text{g l}^{-1}$		$5 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$1 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$1 \times 10^{-5} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^{-6} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			Kontrollen		
		Becher 9	Becher 6	Mittelwert	Becher 7	Becher 8	Mittelwert	Becher 10	Becher 4	Mittelwert	Becher 1	Becher 2	Mittelwert	Becher 5	Becher 3	Mittelwert
		IV (a)	IV (b)	IV (Mittel)	III (a)	III (b)	III (Mittel)	II (a)	II (b)	II (Mittel)	I (a)	I (b)	I (Mittel)	0 (a)	0 (b)	0 (Mittel)
Datum	Turb'tage	5x 10sup-4 (a)	5x 10sup-4 (b)	5x 10sup-4 (Mittel)	1x 10sup-4 (a)	1x 10sup-4 (b)	1x 10sup-4 (Mittel)	1x 10sup-5 (a)	1x 10sup-5 (b)	1x 10sup-5 (Mittel)	2x 10sup-6 (a)	2x 10sup-6 (b)	2x 10sup-6 (Mittel)	still (a)	still (b)	still (Mittel)
03.07.2003	0	10	9	10	6	6	6	3	7	5	7	9	8	5	9	7
05.07.2003	2	67	29	48	45	33	39	18	18	18	20	27	23	24	26	25
07.07.2003	4	39	26	33	29	19	24	54	54	54	58	76	67	21	48	35
09.07.2003	6	68	129	99	35	34	35	7	8	7	21	21	21	8	15	11
11.07.2003	8	124	60	92	31	28	30	6	2	4	5	6	6	5	23	14

GTX pro Zelle pg		$5 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$1 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$1 \times 10^{-5} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^{-6} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			Kontrollen		
		Becher 9	Becher 6	Mittelwert	Becher 7	Becher 8	Mittelwert	Becher 10	Becher 4	Mittelwert	Becher 1	Becher 2	Mittelwert	Becher 5	Becher 3	Mittelwert
		IV (a)	IV (b)	IV (Mittel)	III (a)	III (b)	III (Mittel)	II (a)	II (b)	II (Mittel)	I (a)	I (b)	I (Mittel)	0 (a)	0 (b)	0 (Mittel)
Datum	Turb'tage	5x 10sup-4 (a)	5x 10sup-4 (b)	5x 10sup-4 (Mittel)	1x 10sup-4 (a)	1x 10sup-4 (b)	1x 10sup-4 (Mittel)	1x 10sup-5 (a)	1x 10sup-5 (b)	1x 10sup-5 (Mittel)	2x 10sup-6 (a)	2x 10sup-6 (b)	2x 10sup-6 (Mittel)	still (a)	still (b)	still (Mittel)
03.07.2003	0	10	13	11	8	9	8	4	9	7	9	10	10	6	11	8
05.07.2003	2	32	23	27	28	25	26	12	15	14	14	15	14	20	15	18
07.07.2003	4	10	12	11	10	7	9	25	25	25	27	27	27	12	19	15
09.07.2003	6	20	51	35	14	20	17	5	8	7	9	9	9	3	4	4
11.07.2003	8	37	43	40	23	30	26	8	7	8	4	3	4	2	7	4

STX pro Kulturvolumen $\mu\text{g l}^{-1}$		$5 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$1 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$1 \times 10^{-5} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^{-6} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			Kontrollen		
		Becher 9	Becher 6	Mittelwert	Becher 7	Becher 8	Mittelwert	Becher 10	Becher 4	Mittelwert	Becher 1	Becher 2	Mittelwert	Becher 5	Becher 3	Mittelwert
		IV (a)	IV (b)	IV (Mittel)	III (a)	III (b)	III (Mittel)	II (a)	II (b)	II (Mittel)	I (a)	I (b)	I (Mittel)	0 (a)	0 (b)	0 (Mittel)
Datum	Turb'tage	5x 10sup-4 (a)	5x 10sup-4 (b)	5x 10sup-4 (Mittel)	1x 10sup-4 (a)	1x 10sup-4 (b)	1x 10sup-4 (Mittel)	1x 10sup-5 (a)	1x 10sup-5 (b)	1x 10sup-5 (Mittel)	2x 10sup-6 (a)	2x 10sup-6 (b)	2x 10sup-6 (Mittel)	still (a)	still (b)	still (Mittel)
03.07.2003	0	3,0	1,1	2,0	1,5	1,4	1,4	0,6	1,5	1,0	1,1	1,9	1,5	1,1	1,3	1,2
05.07.2003	2	11,1	5,1	8,1	7,1	4,7	5,9	3,3	3,5	3,4	3,1	4,4	3,8	2,8	4,3	3,6
07.07.2003	4	15,2	10,7	13,0	12,2	7,9	10,1	6,6	6,6	6,6	6,9	8,6	7,8	2,1	5,1	3,6
09.07.2003	6	24,4	41,6	33,0	13,4	12,0	12,7	2,4	2,8	2,6	7,8	7,8	7,8	2,8	5,2	4,0
11.07.2003	8	18,9	10,9	14,9	5,0	4,5	4,8	1,0	0,9	1,0	1,3	1,9	1,6	1,3	5,5	3,4

STX pro Zelle pg		$5 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$1 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$1 \times 10^{-5} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^{-6} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			Kontrollen		
		Becher 9	Becher 6	Mittelwert	Becher 7	Becher 8	Mittelwert	Becher 10	Becher 4	Mittelwert	Becher 1	Becher 2	Mittelwert	Becher 5	Becher 3	Mittelwert
		IV (a)	IV (b)	IV (Mittel)	III (a)	III (b)	III (Mittel)	II (a)	II (b)	II (Mittel)	I (a)	I (b)	I (Mittel)	0 (a)	0 (b)	0 (Mittel)
Datum	Turb'tage	5x 10sup-4 (a)	5x 10sup-4 (b)	5x 10sup-4 (Mittel)	1x 10sup-4 (a)	1x 10sup-4 (b)	1x 10sup-4 (Mittel)	1x 10sup-5 (a)	1x 10sup-5 (b)	1x 10sup-5 (Mittel)	2x 10sup-6 (a)	2x 10sup-6 (b)	2x 10sup-6 (Mittel)	still (a)	still (b)	still (Mittel)
03.07.2003	0	2,8	1,6	2,2	1,9	1,9	1,9	0,7	2,0	1,3	1,4	2,1	1,8	1,3	1,7	1,5
05.07.2003	2	5,2	4,0	4,6	4,4	3,5	4,0	2,2	2,9	2,6	2,2	2,4	2,3	2,4	2,5	2,5
07.07.2003	4	4,1	5,1	4,6	4,2	2,9	3,6	3,1	3,1	3,1	3,2	3,1	3,1	1,1	2,0	1,6
09.07.2003	6	7,1	16,3	11,7	5,3	7,0	6,2	1,9	3,0	2,4	3,2	3,2	3,2	1,0	1,5	1,3
11.07.2003	8	5,6	7,7	6,6	3,8	4,7	4,2	1,4	3,5	2,4	0,9	1,1	1,0	0,4	1,6	1,0

grau hinterlegt: fehlender Wert

### Anhang 21

#### Berechnung der turbulenten kinetischen Dissipationsenergie im Experiment mit *Alexandrium tamarense*

Berechnung nach Formel (17) mit der kinematischen Viskosität  $\nu = 9,7505 \times 10^{-7} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$  (18 °C, 35 PSU), der Gitterfläche, senkrecht zur Bewegungsrichtung  $A_G = 0,0045 \text{ m}^2$  und der charakteristischen Länge des Gitters  $L_G = 1,286 \text{ m}$ .

Turb'stufe	Turb'tage	turbulente kinetische Dissipationsenergie						
		Volumen V [ml]	Periode T [s]	Hubweg L <sub>Hub</sub> [cm]	$\epsilon$ [m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup> ]	gemittelt [m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup> ]	CV [%]	gerundet [m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup> ]
IV	0-2	2000	3,8	13	0,00059259	0,00058666	2	<b>6x 10<sup>-4</sup></b>
	2-4	1990	3,8	13	0,00059571			
	4-6	1925	3,3	11	0,00056966			
	6-8	1914	3,3	11	0,00057279			
	8-10	1849	3,0	9	0,00059292			
	10-12	1839	3,0	9	0,00059631			
III	0-2	2000	6,0	13	0,00015051	0,00016001	4	<b>2x 10<sup>-4</sup></b>
	2-4	1990	6,0	13	0,00015131			
	4-6	1925	5,0	11	0,00016375			
	6-8	1914	5,0	11	0,00016465			
	8-10	1849	4,6	9	0,00016444			
	10-12	1839	4,6	9	0,00016538			
II	0-2	2000	12,0	13	0,00001881	0,00002046	7	<b>2x 10<sup>-5</sup></b>
	2-4	1990	12,0	13	0,00001891			
	4-6	1925	10,0	11	0,00002046			
	6-8	1914	10,0	11	0,00002057			
	8-10	1849	9,0	9	0,00002195			
	10-12	1839	9,0	9	0,00002207			
I	0-2	2000	24,0	13	0,00000235	0,00000230	3	<b>2x 10<sup>-6</sup></b>
	2-4	1990	24,0	13	0,00000236			
	4-6	1925	21,0	11	0,00000221			
	6-8	1914	21,0	11	0,00000222			
	8-10	1849	19,0	9	0,00000233			
	10-12	1839	19,0	9	0,00000234			

### Anhang 22

#### *Alexandrium tamarense*, Zellzählung

Zelldichte ml <sup>-1</sup>	5x 10 <sup>-4</sup> m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup>			1x 10 <sup>-4</sup> m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup>			2x 10 <sup>-5</sup> m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup>			2x 10 <sup>-6</sup> m <sup>2</sup> s <sup>-3</sup>			Kontrollen			
	Becher 10 IV (a)	Becher 9 IV (b)	Mittelwert IV (Mittel) 5x 10sup-4 (Mittel)	Becher 8 III (a)	Becher 7 III (b)	Mittelwert III (Mittel) 1x 10sup-4 (Mittel)	Becher 6 II (a)	Becher 2 II (b)	Mittelwert II (Mittel) 2x 10sup-5 (Mittel)	Becher 4 I (a)	Becher 3 I (b)	Mittelwert I (Mittel) 2x 10sup-6 (Mittel)	Becher 5 0 (a)	Becher 1 0 (b)	Mittelwert 0 (Mittel)	
Datum	Turb'tage	5x 10sup-4 (a)	5x 10sup-4 (b)	1x 10sup-4 (a)	1x 10sup-4 (b)	1x 10sup-4 (Mittel)	2x 10sup-5 (a)	2x 10sup-5 (b)	2x 10sup-5 (Mittel)	2x 10sup-6 (a)	2x 10sup-6 (b)	2x 10sup-6 (Mittel)	still (a)	still (b)	still (Mittel)	
26.04.2004	-4	271	207	239	230	236	233	228	254	241	241	207	224	236	210	223
28.04.2004	-2	346	315	330	307	361	334	341	310	325	305	307	306	335	318	326
30.04.2004	0	487	481	484	484	517	501	487	530	508	533	476	504	548	499	524
02.05.2004	2	494	517	506	545	551	548	643	725	684	679	679	679	904	658	781
04.05.2004	4	740	632	686	814	776	795	822	953	887	919	714	817	1211	935	1073
06.05.2004	6	917	748	832	827	937	882	1147	1137	1142	1109	1001	1055	1508	1247	1378
08.05.2004	8	1196	1142	1169	986	1219	1102	1278	1401	1339	1324	1150	1237	1964	1716	1840
10.05.2004	10	1657	1511	1584	1406	1662	1534	1508	1879	1694	1920	1654	1787	2466	2328	2397
12.05.2004	12	2241	2031	2136	1818	2369	2093	2261	2622	2442	2456	2182	2319	2507	2515	2511

Varianzkoeffizient % (n = 22)	Becher 10	Becher 9	Becher 8	Becher 7	Becher 6	Becher 2	Becher 4	Becher 3	Becher 5	Becher 1	
	IV (a)	IV (b)	III (a)	III (b)	II (a)	II (b)	I (a)	I (b)	0 (a)	0 (b)	
Datum	Turb'tage	5x 10sup-4 (a)	5x 10sup-4 (b)	1x 10sup-4 (a)	1x 10sup-4 (b)	2x 10sup-5 (a)	2x 10sup-5 (b)	2x 10sup-6 (a)	2x 10sup-6 (b)	still (a)	still (b)
26.04.2004	-4	44	46	44	46	50	43	43	43	49	46
28.04.2004	-2	28	39	39	39	42	40	37	45	32	41
30.04.2004	0	39	39	32	37	29	39	38	32	39	27
02.05.2004	2	29	26	31	28	34	27	29	34	31	29
04.05.2004	4	26	28	34	31	26	30	30	34	34	26
06.05.2004	6	25	31	30	26	26	25	22	27	20	32
08.05.2004	8	25	21	28	25	19	17	21	25	29	25
10.05.2004	10	21	18	27	24	19	25	28	26	23	24
12.05.2004	12	22	20	24	23	26	26	24	17	20	18

## Anhang 23 Alexandrium tamarense, Pigmentanalyse

Chlorophyll a pro Kulturvolumen $\mu\text{g l}^{-1}$		$5 \times 10^4 \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$1 \times 10^4 \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^5 \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^6 \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			Kontrollen		
		Becher 10 IV (a)	Becher 9 IV (b)	Mittelwert IV (Mittel)	Becher 8 III (a)	Becher 7 III (b)	Mittelwert III (Mittel)	Becher 6 II (a)	Becher 2 II (b)	Mittelwert II (Mittel)	Becher 4 I (a)	Becher 3 I (b)	Mittelwert I (Mittel)	Becher 5 0 (a)	Becher 1 0 (b)	Mittelwert 0 (Mittel)
Datum	Turb/tage	5x 10sup-4 (a)	5x 10sup-4 (b)	5x 10sup-4 (Mittel)	1x 10sup-4 (a)	1x 10sup-4 (b)	1x 10sup-4 (Mittel)	2x 10sup-5 (a)	2x 10sup-5 (b)	1x 10sup-5 (Mittel)	2x 10sup-6 (a)	2x 10sup-6 (b)	2x 10sup-6 (Mittel)	still (a)	still (b)	still (Mittel)
30.04.2004	0	10	9	9	9	10	10	9	8	9	4	7	6	8	8	8
04.05.2004	4	19	21	20	29	28	29	26	34	30	25	21	23	33	26	30
08.05.2004	8	38	20	29	34	36	35	24	47	35	36	29	33	73	52	63
12.05.2004	12	62	83	72	68	87	77	53	81	67	69	47	58	90	82	86

Chlorophyll a pro Zelle pg		$5 \times 10^4 \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$1 \times 10^4 \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^5 \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^6 \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			Kontrollen		
		Becher 10 IV (a)	Becher 9 IV (b)	Mittelwert IV (Mittel)	Becher 8 III (a)	Becher 7 III (b)	Mittelwert III (Mittel)	Becher 6 II (a)	Becher 2 II (b)	Mittelwert II (Mittel)	Becher 4 I (a)	Becher 3 I (b)	Mittelwert I (Mittel)	Becher 5 0 (a)	Becher 1 0 (b)	Mittelwert 0 (Mittel)
Datum	Turb/tage	5x 10sup-4 (a)	5x 10sup-4 (b)	5x 10sup-4 (Mittel)	1x 10sup-4 (a)	1x 10sup-4 (b)	1x 10sup-4 (Mittel)	2x 10sup-5 (a)	2x 10sup-5 (b)	1x 10sup-5 (Mittel)	2x 10sup-6 (a)	2x 10sup-6 (b)	2x 10sup-6 (Mittel)	still (a)	still (b)	still (Mittel)
30.04.2004	0	20	18	19	18	20	19	19	16	18	8	14	11	15	16	16
04.05.2004	4	25	34	30	36	36	36	31	36	34	27	30	28	27	28	28
08.05.2004	8	32	18	25	35	30	32	19	33	26	27	26	27	37	31	34
12.05.2004	12	28	41	34	37	37	37	23	31	27	28	22	25	36	33	34

Peridinin pro Kulturvolumen $\mu\text{g l}^{-1}$		$5 \times 10^4 \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$1 \times 10^4 \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^5 \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^6 \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			Kontrollen		
		Becher 10 IV (a)	Becher 9 IV (b)	Mittelwert IV (Mittel)	Becher 8 III (a)	Becher 7 III (b)	Mittelwert III (Mittel)	Becher 6 II (a)	Becher 2 II (b)	Mittelwert II (Mittel)	Becher 4 I (a)	Becher 3 I (b)	Mittelwert I (Mittel)	Becher 5 0 (a)	Becher 1 0 (b)	Mittelwert 0 (Mittel)
Datum	Turb/tage	5x 10sup-4 (a)	5x 10sup-4 (b)	5x 10sup-4 (Mittel)	1x 10sup-4 (a)	1x 10sup-4 (b)	1x 10sup-4 (Mittel)	2x 10sup-5 (a)	2x 10sup-5 (b)	1x 10sup-5 (Mittel)	2x 10sup-6 (a)	2x 10sup-6 (b)	2x 10sup-6 (Mittel)	still (a)	still (b)	still (Mittel)
30.04.2004	0	0,0	1,8	0,9	0,0	0,0	0,0	0,0	1,2	0,6	0,0	1,7	0,9	0,0	1,7	0,9
04.05.2004	4	4,6	3,4	4,0	0,9	4,4	2,6	6,5	4,4	5,4	4,0	1,1	2,6	4,0	1,1	2,6
08.05.2004	8	6,7	5,7	6,2	4,7	0,6	2,7	1,3	11,0	6,1	27,1	11,5	19,3	27,1	11,5	19,3
12.05.2004	12	14,1	25,8	20,0	11,8	12,9	12,3	13,7	7,0	10,3	12,3	23,2	17,8	12,3	23,2	17,8

Peridinin pro Zelle pg		$5 \times 10^4 \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$1 \times 10^4 \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^5 \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^6 \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			Kontrollen		
		Becher 10 IV (a)	Becher 9 IV (b)	Mittelwert IV (Mittel)	Becher 8 III (a)	Becher 7 III (b)	Mittelwert III (Mittel)	Becher 6 II (a)	Becher 2 II (b)	Mittelwert II (Mittel)	Becher 4 I (a)	Becher 3 I (b)	Mittelwert I (Mittel)	Becher 5 0 (a)	Becher 1 0 (b)	Mittelwert 0 (Mittel)
Datum	Turb/tage	5x 10sup-4 (a)	5x 10sup-4 (b)	5x 10sup-4 (Mittel)	1x 10sup-4 (a)	1x 10sup-4 (b)	1x 10sup-4 (Mittel)	2x 10sup-5 (a)	2x 10sup-5 (b)	1x 10sup-5 (Mittel)	2x 10sup-6 (a)	2x 10sup-6 (b)	2x 10sup-6 (Mittel)	still (a)	still (b)	still (Mittel)
30.04.2004	0	0,0	3,8	1,9	0,0	0,0	0,0	0,0	2,2	1,1	0,0	3,6	1,8	0,0	3,5	1,7
04.05.2004	4	6,2	5,3	5,8	1,0	5,6	3,3	7,9	4,6	6,3	4,3	1,6	3,0	3,3	1,2	2,3
08.05.2004	8	5,6	5,0	5,3	4,8	0,5	2,7	1,0	7,9	4,4	20,4	10,0	15,2	13,8	6,7	10,2
12.05.2004	12	6,3	12,7	9,5	6,5	5,4	6,0	6,1	2,7	4,4	5,0	10,6	7,8	4,9	9,2	7,1

## Anhang 24 Alexandrium tamarense, Toxinanalyse

GTX pro Kulturvolumen $\mu\text{g l}^{-1}$		$5 \times 10^4 \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$1 \times 10^4 \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^5 \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^6 \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			Kontrollen		
		Becher 10 IV (a)	Becher 9 IV (b)	Mittelwert IV (Mittel)	Becher 8 III (a)	Becher 7 III (b)	Mittelwert III (Mittel)	Becher 6 II (a)	Becher 2 II (b)	Mittelwert II (Mittel)	Becher 4 I (a)	Becher 3 I (b)	Mittelwert I (Mittel)	Becher 5 0 (a)	Becher 1 0 (b)	Mittelwert 0 (Mittel)
Datum	Turb/tage	5x 10sup-4 (a)	5x 10sup-4 (b)	5x 10sup-4 (Mittel)	1x 10sup-4 (a)	1x 10sup-4 (b)	1x 10sup-4 (Mittel)	2x 10sup-5 (a)	2x 10sup-5 (b)	1x 10sup-5 (Mittel)	2x 10sup-6 (a)	2x 10sup-6 (b)	2x 10sup-6 (Mittel)	still (a)	still (b)	still (Mittel)
30.04.2004	0	5	3	4	4	3	3	3	7	5	4	3	3	5	5	5
04.05.2004	4	10	8	9	5	4	4	7	7	7	6	5	6	14	15	15
08.05.2004	8	5	5	5	4	5	5	9	6	7	3	3	3	16	15	16
12.05.2004	12	25	27	26	22	22	22	29	34	31	21	16	18	24	37	30

GTX pro Zelle pg		$5 \times 10^4 \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$1 \times 10^4 \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^5 \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^6 \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			Kontrollen		
		Becher 10 IV (a)	Becher 9 IV (b)	Mittelwert IV (Mittel)	Becher 8 III (a)	Becher 7 III (b)	Mittelwert III (Mittel)	Becher 6 II (a)	Becher 2 II (b)	Mittelwert II (Mittel)	Becher 4 I (a)	Becher 3 I (b)	Mittelwert I (Mittel)	Becher 5 0 (a)	Becher 1 0 (b)	Mittelwert 0 (Mittel)
Datum	Turb/tage	5x 10sup-4 (a)	5x 10sup-4 (b)	5x 10sup-4 (Mittel)	1x 10sup-4 (a)	1x 10sup-4 (b)	1x 10sup-4 (Mittel)	2x 10sup-5 (a)	2x 10sup-5 (b)	1x 10sup-5 (Mittel)	2x 10sup-6 (a)	2x 10sup-6 (b)	2x 10sup-6 (Mittel)	still (a)	still (b)	still (Mittel)
30.04.2004	0	9	6	8	7	6	7	7	12	10	7	6	7	9	10	9
04.05.2004	4	14	13	14	6	5	5	9	7	8	7	7	7	12	16	14
08.05.2004	8	4	4	4	4	4	4	7	5	6	2	2	2	8	9	9
12.05.2004	12	11	13	12	12	9	11	13	13	13	8	7	8	10	15	12

STX pro Kulturvolumen $\mu\text{g l}^{-1}$		$5 \times 10^4 \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$1 \times 10^4 \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^5 \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^6 \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			Kontrollen		
		Becher 10 IV (a)	Becher 9 IV (b)	Mittelwert IV (Mittel)	Becher 8 III (a)	Becher 7 III (b)	Mittelwert III (Mittel)	Becher 6 II (a)	Becher 2 II (b)	Mittelwert II (Mittel)	Becher 4 I (a)	Becher 3 I (b)	Mittelwert I (Mittel)	Becher 5 0 (a)	Becher 1 0 (b)	Mittelwert 0 (Mittel)
Datum	Turb/tage	5x 10sup-4 (a)	5x 10sup-4 (b)	5x 10sup-4 (Mittel)	1x 10sup-4 (a)	1x 10sup-4 (b)	1x 10sup-4 (Mittel)	2x 10sup-5 (a)	2x 10sup-5 (b)	1x 10sup-5 (Mittel)	2x 10sup-6 (a)	2x 10sup-6 (b)	2x 10sup-6 (Mittel)	still (a)	still (b)	still (Mittel)
30.04.2004	0	14	11	12	14	13	13	13	18	15	15	10	12	15	18	16
04.05.2004	4	22	19	21	13	15	14	18	25	21	18	15	17	31	43	37
08.05.2004	8	15	15	15	11	19	15	15	23	19	14	12	13	42	39	41
12.05.2004	12	38	51	44	36	49	43	39	47	43	34	32	33	44	70	57

STX pro Zelle pg		$5 \times 10^4 \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$1 \times 10^4 \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^5 \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			$2 \times 10^6 \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$			Kontrollen		
		Becher 10 IV (a)	Becher 9 IV (b)	Mittelwert IV (Mittel)	Becher 8 III (a)	Becher 7 III (b)	Mittelwert III (Mittel)	Becher 6 II (a)	Becher 2 II (b)	Mittelwert II (Mittel)	Becher 4 I (a)	Becher 3 I (b)	Mittelwert I (Mittel)	Becher 5 0 (a)	Becher 1 0 (b)	Mittelwert 0 (Mittel)
Datum	Turb/tage	5x 10sup-4 (a)	5x 10sup-4 (b)	5x 10sup-4 (Mittel)	1x 10sup-4 (a)	1x 10sup-4 (b)	1x 10sup-4 (Mittel)	2x 10sup-5 (a)	2x 10sup-5 (b)	1x 10sup-5 (Mittel)	2x 10sup-6 (a)	2x 10sup-6 (b)	2x 10sup-6 (Mittel)	still (a)	still (b)	still (Mittel)
30.04.2004	0	28	23	25	28	25	27	27	33	30	28	20	24	28	35	32
04.05.2004	4	29	31	30	16	20	18	22	26	24	19	21	20	26	46	36
08.05.2004	8	13	13	13	11	16	14	12	16	14	11	10	11	22	23	22
12.05.2004	12	17	25	21	20	21	20	17	18	17	14	15	14	17	28	23

---

## Danksagung

Ich danke meinem Doktorvater Prof. Dr. Franciscus Colijn für die Anregung der Arbeit, Beschaffung des Laborcontainers aus Haushaltsmitteln des FTZ, für die weitere zur Verfügungstellung meines Schreibtisches am FTZ, als ich nicht mehr am Institut beschäftigt war, und für die Durchsicht der Arbeit. Und danke für die Geduld mit mir...

Ich danke Dr. Karl-Jürgen Hesse ebenfalls für die Anregung der Arbeit und weiterhin für die Hilfe bei der Beschaffung der Gridmaschine, Vermittlung von Kontakten zu anderen Turbulenz-Planktologen und bei der Vorbereitung meines Vortrags, den ich 2004 auf der „ASLO/TOS Ocean Research Conference in Honolulu“ präsentieren durfte. Weiterhin danke für die kritische Durchsicht von Teilen meiner Arbeit und weiteren Texten. Danke auch für Deine Diskussionsbereitschaft. Du hast mich gelehrt und angespornt, meinen schriftlichen Ausdruck zu verbessern!

Wissenschaftliche Beratung, Hilfe, Ideen und Diskussionsbereitschaft zu Fragen und Themen, die mitunter über die Grenzen der Küstenökologie hinaus führten, erfuhr ich von Dr. Nils Asp Neto, Norbert Ladwig sowie Dres. Roger Mundry, Andreas Ruser, Thomas Tischler und Klaus Vanselow - vielen Dank!

Ein ganz besonderer Dank geht an Cornelia Reinecke (†), Britta Egge, Meike Dibbern, Daniela Koch und Andrea Frankenberg, die mich bei meinen Laborarbeiten in der Abteilung Küstenökologie unterstützten (Pflege und Beschaffung von Mikroalgen, Laboreinweisung, Pigmentanalytik, Toxinanalytik ...). Ich habe wahnsinnig viel von Euch gelernt!

Weiterhin danke ich den Mitarbeitern des FTZ, die mich abteilungsübergreifend in vielen praktischen Dingen unterstützt haben, *e. g.* bei der Beschaffung des Kühlcontainers und dessen Ausbau zum Turbulenzlabor, dem Bau der Experimentalbeleuchtung sowie bei den Strömungsmessungen im Wattenmeer, die leider keinen Beitrag zu dieser Dissertation geliefert haben. Dank an Wolfgang Voigt, Gero Bojens, Burger Hein, Uwe Becker, Dr. Nils Asp Neto, Burkhard Meier, Jürgen Schmidt und Jens Pauksztat.

Hilfe über die Grenzen des FTZs hinaus erhielt ich durch die Arbeitsgruppe Biologische Ozeanographie von Prof. Dr. Karin Lochte am IFM-GEOMAR, Kiel. Dort konnte ich meine Kohlen- und Stickstoffmessungen vornehmen. Mein besonderer Dank geht dort an Kerstin Nachtigall, die mich in die Analyse einwies und bei den Messungen unterstützte. Dr. Francesc Peters (Institut de Ciències del Mar, Barcelona) ließ die „Gridmaschine“ für mich bauen. Dr. Roger Mundry (Max Planck Institut für Evolutions-Anthropologie, Leipzig) hat mich auch dann nicht mit der Statistik in Stich gelassen, als er schon längst an einem anderen Institut arbeitete. Dr. Rolf Koppelman (Institut für Hydrobiologie und Fischereiwissenschaft, Hamburg) half bei statistischen Fragen. Dr. Marcus Reckermann (GKSS, Geesthacht) hat einen großen Teil meiner Arbeit kritisch zur Probe gelesen. Diskussionsbereitschaft zu Fragen der Biotechnologie und Hilfe bei der Konzeption der Experimentalbeleuchtung erfuhr ich durch Dres. Ralf Hinze und Sebastian Lippemeier (BlueBioTech GmbH, Büsum). Dr. Stefan Nehring (AeT Umweltplanung, Koblenz) half mir bei der Identifizierung von *Alexandrium*-Cysten und stand mir mit Diskussionsbereitschaft zu diesem Thema zur Seite. Dr. Malte Elbrächter (Alfred-Wegener-Institut, Wattenmeerstation auf Sylt, List) stellte mir *P. redfieldii* zur Verfügung und beriet mich bei weiteren Fragen zur Taxonomie und Lebensweise der Dinoflagellaten. Allen einen herzlichen Dank!



---

Denen, die mir als Freunde eine Stütze während dieser nicht immer ganz einfachen Zeit waren, ein ganz großer Dank, per Du und in alphabetischer Reihenfolge (Widerholung von oben genannten Personen sind nicht auszuschließen): Andrea F., Britta E., „Conny“ R. (†), „Danny“ K., Eberhard F., „Fiete“ R., Hannelies F., Hertha K., Jürgen Schö., Marcus R., Nils A-N., Norbert L., Ricarda B., Rolf K., Sabine B., Thomas G. - Ohne Euch hätte ich das nie geschafft!

Für die finanzielle Unterstützung dieser Promotion sorgten das DFG-Projekt „Direkte Effekte kleinskaliger Turbulenzen auf Entwicklung und Lebensstrategien mariner phototropher Einzeller“ (CO 267/2-2) und Haushaltsmittel des FTZ; für meinen Lebensunterhalt sorgten ferner meine Eltern und das deutsche Arbeitslosen- und Sozialsystem.

---

---

Hiermit erkläre ich an Eides statt, dass ich die vorliegende Dissertation selbstständig angefertigt und dabei als Hilfsmittel nur die genannten Quellen benutzt habe.

Des weiteren versichere ich die vorliegende Dissertation weder ganz, noch zum Teil bei einer anderen Stelle im Rahmen eines Prüfungsverfahrens vorgelegt zu haben.

Kiel, im April 2007