

Vergleich von zwei marinen
Planktonmodellen mit Hinblick auf die
elementare Zusammensetzung
des Phytoplanktons

DIPLOMARBEIT
an der Universität Bremen im FB Biologie
vorgelegt am 11.03.2010 von
Lena-Maria Holtz

Betreuung:

Dr. Christoph Völker
Alfred-Wegener-Institut für Polar-
und Meeresforschung Bremerhaven
FB Marine Biogeochemie

Gutachter:

Prof. Dr. Dieter Wolf-Gladrow
Alfred-Wegener-Institut für Polar-
und Meeresforschung Bremerhaven
FB Marine Biogeochemie

Prof. Dr. Kai Bischof
Universität Bremen
FB Meeresbotanik

Inhaltsverzeichnis

1	Einleitung	1
2	Biologischer Hintergrund	3
2.1	Lichtabsorption und Umsetzung in chemische Energie	3
2.2	Kohlenstoffaufnahme und -assimilation	4
2.3	Respiration	6
2.4	Wachstum/Zellteilung bei Diatomeen	10
2.5	Stickstoff: Aufnahme, Assimilation und was passiert, wenn die Quelle versiegt	12
2.6	Chlorophyllsynthese	19
2.7	Einfluss der Temperatur auf die Reaktionsgeschwindigkeit	20
3	Verwendete Daten	24
3.1	Versuchsorganismus <i>Thalassiosira weissflogii</i>	24
3.2	Versuch: Nitratgabe nach Stickstoffhungerung	24
3.2.1	Material und Methode	24
3.2.2	Ergebnisse	26
3.2.3	Diskussion	29
3.3	Daten von Laws und Bannister	34
4	Aufbau der Modelle	36
4.1	Geider-Modell	36
4.1.1	Photosynthese und Kohlenstoffassimilation	36
4.1.2	Respiration	39
4.1.3	Aufnahme und Assimilation von Stickstoff	40
4.1.4	Photoakklimatisation	43
4.1.5	Energiespeicherung	45
4.1.6	Einfluss der Temperatur	46
4.2	Pahlow-Modell	47
4.2.1	Photosynthese und Kohlenstoffassimilation	49
4.2.2	Respiration	52
4.2.3	Aufnahme und Assimilation von Stickstoff	52

4.2.4	Photoakklimatisation	56
4.2.5	Energiespeicherung	58
4.2.6	Einfluss der Temperatur	59
4.2.7	Optimierung der Stickstoffquote	59
4.3	Zusammenfassung	59
5	Implementierung der Modelle	62
5.1	Gleichgewichtszustand unter verschiedenen Licht- und Nährstoffbedingungen	63
5.2	Vergleich der erhobenen Daten mit den Modellberechnungen	63
5.2.1	Verwendete Parameter bei Geider et al.	64
5.2.2	Verwendete Parameter bei Pahlow	68
5.3	Zusammenhang von θ^C , θ^N , Q und der Wachstumsrate unter Licht- und Nährstofflimitierung im Vergleich mit den Daten von Laws und Bannister	71
6	Ergebnisse	72
6.1	Gleichgewichtszustand unter verschiedenen Licht- und Nährstoffbedingungen	72
6.1.1	Geider-Modell	72
6.1.2	Pahlow-Modell	78
6.2	Vergleich der erhobenen Daten mit den Modellberechnungen	84
6.2.1	Geider-Modell	84
6.2.2	Pahlow-Modell	90
6.3	Zusammenhang von θ^C , θ^N , Q und der Wachstumsrate unter Licht- und Nährstofflimitierung im Vergleich mit den Daten von Laws und Bannister	96
6.3.1	Geider-Modell	96
6.3.2	Pahlow-Modell	97
6.4	Zusammenfassung	101
7	Diskussion	102
7.1	Anpassung der Modelle an die Daten	102
7.2	Verwendung unterschiedlicher Parameterwerte	103
7.3	Beschreibung dynamischen Wachstums	105

7.4 Übertragbarkeit der Parameterwerte und Bewertung der Modellbe- rechnungen unter Stickstoff- und Lichtlimitierung	107
8 Fazit	109
Literatur	110
Danksagung	121
Eidesstattliche Versicherung	122

1 Einleitung

Phytoplankton-Wachstumsmodelle sind für die Modellierung von globalen Stoffflüssen von großem Interesse. Phytoplankton spielt eine wichtige Rolle im globalen Kohlenstoffzyklus. Über Photosynthese wird Kohlenstoff fixiert.

Das Wachstum von Organismen wird durch einen komplexen Metabolismus bewerkstelligt. Primär müssen Energie und Nährstoffe koordiniert aufgenommen und weiterverarbeitet werden. Daran sind zahlreiche, ineinandergreifende Stoffwechselwege beteiligt. Eine Menge abiotischer Faktoren, wie die Lichtquali- und die Lichtquantität, die Verfügbarkeit von Nährstoffen, die Temperatur und der pH-Wert, spielen dabei für Phytoplankton eine große Rolle. Veränderungen der abiotischen Bedingungen führen zu abweichenden Stoffwechselreaktionsraten. Leichte Abweichungen vom physiologischen Wachstumsoptimum¹ können, auch wenn sie zu einer abnehmenden Biomasseproduktion führen, als konstruktive Belastungen bezeichnet werden, da ohne ihren „Trainings- oder Abhärtungseffekt“ Belastungsspitzen nicht überlebt werden könnten [89]. Abzugrenzen von diesen ist der destruktive Stress [89]. Es kommt jedoch auf die Spezies und die Vorgeschichte des Organismus an, ob eine bestimmte Belastung zu Stress führt oder nicht. Auch wie ein Organismus auf Stress reagiert ist artspezifisch [93]. Ein allgemeines Schema zur Bewältigung einer Stresssituation gibt es nicht [89]. Unter erhöhter UV-Strahlung beispielsweise kommt es durch Aktivierung bestimmter Stoffwechselwege zur Biosynthese von UV-Schutzsubstanzen. Darüber hinaus laufen weitere Reaktionen zur Vermeidung beziehungsweise Beseitigung oxidativer Schäden ab [50]. Diese Reaktionen verändern den Gesamtmetabolismus und führen in dem genannten Beispiel zu einer Reduktion des Wachstums.

In der vorliegenden Arbeit werden zwei Modelle zur Beschreibung von Phytoplanktonwachstum auf Basis von Kohlenstoff-, Stickstoff- und Chlorophyllgehalt vorgestellt. Das Modell von Geider, MacIntyre und Kana [38] wurde 1998 veröffentlicht und verwendet zur Beschreibung von Photosynthese und Stickstoffaufnahme empirisch erhobene Funktionen. Pahlow versucht dies in seinem 2005 veröffentlichten Modell [70] zu vermeiden. Er unterteilt die Zelle in funktionale Einheiten und beschreibt die bekannten Zusammenhänge auf dieser Ebene.

¹z.B. Temperaturschwankungen oder veränderte Nährstoffkonzentrationen

Verglichen werden die beiden Modelle zum einen mit einem 2008 am Alfred-Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung in Bremerhaven erhobenen Datensatz von *Thalassiosira weißflogii*. Diese Diatomee wurde zehn Tage ohne Stickstoffzufuhr gehältert. Anschließend erfolgte eine einmalige Erhöhung der Nitratkonzentration im Medium.

Darüber hinaus werden die Modellberechnungen mit dem 1980 von Laws und Bannister [54] veröffentlichten Datensatz verglichen. Diese kultivierten *Thalassiosira fluviatilis* unter verschiedenen licht- und stickstofflimitierten Bedingungen.

Es wird erwartet, dass die beiden Modelle Wachstum unter „normalen“ Bedingungen relativ gut zu beschreiben in der Lage sind. Da jedoch die spezifischen Stoffwechselreaktionen auf Stress bei der Modellierung außer Acht gelassen wurden, ist davon auszugehen, dass keines der beiden Modelle Wachstum unter diesen Bedingungen gut beschreibt.

2 Biologischer Hintergrund

Um die Modellausführungen und Daten besser verstehen und miteinander vergleichen zu können, wird im Folgenden der relevante biologische Hintergrund erläutert.

2.1 Lichtabsorption und Umsetzung in chemische Energie

Pflanzen sind als photoautotrophe Organismen in der Lage, alle Bau- und Betriebsmaterialien aus einfachen anorganischen Ausgangsverbindungen der unbelebten Umwelt aufzubauen. Als erste Glieder der Nahrungsketten werden sie auch als Primärproduzenten bezeichnet. Mit Chloroxy- und Cyanobakterien haben sie gemeinsam, dass sie sowohl zu nicht-zyklischem Elektronentransport an zwei Photosystemen als auch zu zyklischem Elektronentransport an einem Photosystem in der Lage sind. Als Protonen- und Elektronendonator nutzen sie Wasser. Hierdurch unterscheiden sie sich von Purpur- und Schwefelbakterien, welche auf H_2S als Protonenbeziehungsweise Elektronendonator angewiesen sind [57].

Die beiden Photosysteme sind in den Thylakoidmembranen lokalisiert. Bei *Thalassiosira weissflogii* als Vertreter der Heterokontophyta liegen jeweils drei Thylakoide aneinander und bilden ein Band. Eines davon ist in der Peripherie des Chloroplasten als so genanntes „Gürtelband“ angeordnet [49].

Chlorophyll a ist das primäre Photosynthesepigment aller Pflanzen. Es fungiert als Lichtrezeptor im Zentrum der Photosysteme und absorbiert Licht der Wellenlängen 675 nm und 440 nm. Heterokontophyta enthalten darüber hinaus noch Chlorophyll c, welches wahrscheinlich als akzessorisches Pigment tätig ist. Die Nebengipfel des Absorptionsspektrums liegen *in vivo* bei 630 nm bis 635 nm, der Hauptabsorptionsgipfel bei etwa 440 nm [56]. Als häufiges Xanthophyll kommt bei den Bacillariophyceae Fucoxanthin vor. Fucoxanthin ist ein braun erscheinendes Carotinoid, welches das Chlorophyll aufgrund seiner Farbintensität häufig überdeckt [49].

Licht wird größtenteils durch Antennensysteme eingefangen und zu den Photosystemen weitergeleitet. Antennensysteme erhöhen zum einen durch das Prinzip der Oberflächenvergrößerung und zum anderen aufgrund ihrer Zusammensetzung aus

unterschiedlichen Pigmenten mit voneinander abweichenden Absorptionsmaxima sowohl die qualitative als auch die quantitative Lichtausbeute immens. Die Antennen sind in der Regel eng mit einem Photosystem gekoppelt. Den in den Antennensystemen enthaltenen Carotinoiden fällt zusätzlich noch eine essentielle Schutzfunktion zu. Zur Verminderung von Lichtschäden überführen sie überschüssige Excitonenenergie in Wärme (Xanthophyll-Zyklus).

Durch die genannte enge Kopplung von Antennen- und Photosystemen kommt es zur Übertragung von Anregungsenergie auf das Photosystem II. Dabei wird ein π -Elektron in einem der beiden Chlorophyllmoleküle des Reaktionszentrums in einen angeregten Zustand versetzt. Nach Erreichen des ersten Singulettzustandes kann das angeregte Elektron auf ein Akzeptormolekül übertragen werden. Die dabei entstehende Elektronenlücke im Chlorophyll a wird wieder aufgefüllt durch Elektronen aus dem Wasser. Das Elektron gelangt über eine Elektronentransportkette zu dem Endakzeptor Nicotinsäureamid-Adenin-Dinukleotid-Phosphat (NADP^+). Es entsteht $\text{NADPH} + \text{H}^+$. Bei der Passage der zwei Elektronen aus dem Wasser über die Elektronentransportkette zum NADP^+ werden insgesamt vier Protonen im Thylakoidinnenraum freigesetzt, während der Außenraum um die gleiche Anzahl verarmt. Dadurch entsteht eine pH-Differenz. Diese ist treibende Kraft der ATP-Synthase [13].

Neben dem beschriebenen nicht-zyklischen Elektronentransport kann auch ein zyklischer Elektronentransport um das Photosystem stattfinden. Dabei überträgt Ferredoxin das Elektron zurück auf den Cytochrom b6/f-Komplex (Bestandteil der Elektronentransportkette) anstelle von NADP^+ . Hierbei kommt es zur Bildung von ATP, eine Reduktion von NADP^+ bleibt jedoch aus [67].

2.2 Kohlenstoffaufnahme und -assimilation

Meerwasser enthält pro Liter etwa zwei Millimol gelösten anorganischen Kohlenstoff (DIC) [61]. Bei einem pH-Wert von 8,2 sind 90 % davon Hydrogencarbonat (HCO_3^-), 9 % Carbonat-Ionen (CO_3^{2-}) und weniger als 1 % Kohlenstoffdioxid (CO_2). CO_2 ist das Substrat für Ribulosebiphosphat Carboxylase Oxygenase (RubisCO). Die gemessene Halbsättigungskonstante dieses Enzyms bei Diatomeen liegt mit 30-40 mmol m^{-3} [7] jedoch weit über der im Oberflächenwasser vorliegenden CO_2 -Konzentration.

Daraus könnte gefolgert werden, dass CO_2 ein das Wachstum limitierender Faktor ist [61]. Im Normalfall wird jedoch keine Wachstumslimitierung durch CO_2 beobachtet. Es wird davon ausgegangen, dass so genannte „Carbon Concentration Mechanisms“ (CCM) greifen [41, 96, 95]. Voraussetzung für das Vorhandensein eines CCMs ist die Fähigkeit der Alge zur Aufnahme von HCO_3^- . Dies hat gegenüber der Diffusion von CO_2 den Vorteil, dass die im Wasser sehr geringe Diffusionsrate von CO_2 keine Rolle spielt. Aufgrund der dualen Affinität von RubisCO (s.u.) muss ein hohes Verhältnis von CO_2 zu O_2 vorliegen, um überhaupt Kohlenstoff assimilieren zu können. Dies spricht ebenfalls für das Vorhandensein eines CCMs. Es gibt zwei grundsätzliche Möglichkeiten, diesen Mechanismus durch die Nutzung von HCO_3^- voranzutreiben. Zum einen die aktive Aufnahme von HCO_3^- über die Membran, zum anderen eine intrazelluläre enzymatische Beschleunigung der Gleichgewichtseinstellung von CO_2 und HCO_3^- durch das Enzym Carboanhydrase (CA). Dieses Enzym wurde in allen bisher untersuchten Pflanzen nachgewiesen [49].

Bei *Thalassiosira weissflogii* wird eine Anreicherung von HCO_3^- über eine enzymatische Reaktion, einen C4-Weg, diskutiert [61, 80]. Es wird davon ausgegangen [61], dass zunächst HCO_3^- in das Periplasma diffundiert. Dort erfolgt eine Dehydrierung des HCO_3^- zu CO_2 durch das Enzym CA. Anschließend wird CO_2 in das Cytoplasma transportiert. Eine zytoplasmatische CA rehydriert anschließend CO_2 wieder zu HCO_3^- . Eine zytoplasmatische Phosphoenolpyruvat-Carboxylase katalysiert daraufhin die Bildung der C4-Körper Malat und Oxaloesigsäure (OAA) aus Phosphoenolpyruvat und HCO_3^- [61]. Wird dieses Enzym blockiert, nimmt die photosynthetische Sauerstoffentwicklung bei *Thalassiosira weissflogii* um mehr als 90 % ab [80]. Der entstehende C4-Körper kann anschließend in den Chloroplasten transportiert werden, wo eine Decarboxylierung durch das Enzym Phosphoenolpyruvat-Carboxykinase (PEPCK) katalysiert wird [61]. Dieses Enzym dient zahlreichen Algen auch zur β -Carboxylierung, also der Fixierung von Kohlenstoff unter Bildung von ATP, GTP oder ITP [49]. In dem von Morel et al. [61] beschriebenen Zusammenhang wird das Enzym jedoch zur Freisetzung von CO_2 im Chloroplasten eingesetzt. Dadurch kann CO_2 von RubisCO auf dem klassischen Wege in den Calvin-Zyklus eingeschleust werden [61]. Trotzdem könnte PEPCK auch durch die Fixierung von Kohlenstoff in dem C4-Körper OAA einen Anteil an der gesamten Kohlenstofffixierung leisten.

Im Zuge des Calvin-Zyklus wird unter Verbrauch von zwei Molekülen ATP und zwei Molekülen $\text{NADPH} + \text{H}^+$ ein Molekül Glycerinaldehyd-3-Phosphat (G3P) freige-

setzt. Dieses ist Ausgangsverbindung für Fruktose-6-Phosphat, welches bei Braunalgen, die wie Diatomeen den Heterokontophyta angehören, als Vorstufe des primären Photosyntheseproduktes Mannitol fungiert. Da einige Enzyme des Calvin-Zyklus (indirekt) durch Licht aktiviert werden, kann eine Kohlenstofffixierung über den Calvin-Zyklus nur während des Tages stattfinden [49].

Steht kein beziehungsweise im Verhältnis zu O_2 nur wenig CO_2 zur Verfügung, so bindet RubisCO Sauerstoff, und es entsteht CO_2 . Diese Reaktion wird als Photorespiration bezeichnet (Kap. 2.3).

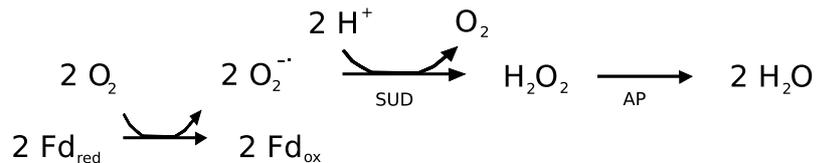
2.3 Respiration

Unter Respiration versteht man zunächst einmal die klassische Zellatmung, welche sich in Glykolyse, Citratzyklus und die Atmungskette gliedert. Während der Glykolyse wird Glukose im Cytoplasma zu Pyruvat oxidiert. Pro Mol Glukose entstehen dabei zwei Mol ATP und zwei Mol reduziertes Nicotinsäureamid-Adenin-Dinukleotid ($NADH + H^+$). Sowohl Pyruvat als auch die Reduktionsäquivalente gelangen in die Mitochondrien. Dort wird Pyruvat in den Citrat-Zyklus eingeschleust, in dessen Zuge pro Mol Glukose insgesamt zwei weitere Mol ATP, acht Mol $NADH + H^+$ und zwei Mol $FADH_2$ freigesetzt werden. Darüber hinaus entstehen sechs Mol CO_2 . Die in den Reduktionsäquivalenten $NADH + H^+$ und $FADH_2$ enthaltene Energie wird darauf folgend an der inneren Mitochondrienmembran über oxidative Phosphorylierung in ATP umgewandelt. Insgesamt können so pro Mol Glukose 38 Mol ATP entstehen [13].

Über die Zellatmung hinaus kann Glukose im oxidativen Pentosephosphatzyklus auch direkt oxidiert werden. Dieser findet im Cytoplasma und in den Chloroplasten statt. Es wird davon ausgegangen, dass seine Hauptaufgabe in der Bereitstellung von $NADPH + H^+$ für reduktive Synthesen zu sehen ist [67]. Pro Mol Glukose können theoretisch sechs Mol CO_2 und zwölf Mol $NADPH + H^+$ entstehen [67]. Allerdings wird der oxidative Pentosephosphatzyklus nur dann vollständig durchlaufen, wenn die entstehenden Zwischenprodukte nicht anderen Prozessen zugeführt werden [67]. Sowohl die Zellatmung als auch der oxidative Pentosephosphatzyklus können während des Tages oder während der Nacht stattfinden. Photorespiration und Mehler-Reaktion sind auf die Anwesenheit von Licht angewiesen. Während der Mehler-

Reaktion wird Ferredoxin durch O_2 oxidiert, dabei entsteht das Superoxidradikal-Anion O_2^- , welches anschließend zu O_2 und H_2O_2 dismutiert wird. H_2O_2 wird darauf folgend zu Wasser reduziert [89] (s. Abb. 1). Die Mehler-Reaktion schützt die Zelle vor photooxidativen Schädigungen durch O_2^- und kann gegebenenfalls die gesamte photosynthetische Sauerstoffproduktion verbrauchen [34].

Die Photorespiration findet in den Chloroplasten, Peroxisomen und Mitochondri-



Mehler-Reaktion

Abbildung 1: Mehler-Reaktion und anschließende Beseitigung des Superoxidradikal-Anions O_2^- . Fd_{red} steht für reduziertes Ferredoxin, Fd_{ox} für oxidiertes Ferredoxin, SU für das Enzym Superoxid-Dismutase und AP für das Enzym Ascorbat-Peroxidase. Abb. nach [89].

en statt. Ribulose-1,5-bisphosphat wird von RubisCO in Phosphoglykolat und 3-Phosphoglycerat gespalten. Phosphoglykolat ist ein C2-Körper, welcher die Ausgangsverbindung des Glycolatweges darstellt. Im Zuge des Glycolatweges können 75 % des durch O_2 -Bindung der RubisCO verlorenen Kohlenstoffs zurückgewonnen und dem Calvin-Zyklus wieder zugeführt werden [89]. Manche Mikroalgen scheiden Phosphoglykolat allerdings als DOM aus [49]. Während bei der Dunkelrespiration die Oxidation von Substraten zu CO_2 zum Zweck der ATP-Gewinnung erfolgt, wird bei der Photorespiration ATP in erheblichem Maße verbraucht [89]. Unter hohen Photonenflussraten oder unter CO_2 -Mangel kann es zu einer Überreduktion und Überenergetisierung des Photosyntheseapparates kommen. Da durch die Photorespiration sowohl ATP als auch $NADH + H^+$ verbraucht werden, hat die Photorespiration als zunächst unvermeidliche Nebenreaktion so auch eine Schutzfunktion für die Pflanzen erlangt [89]. Unter photorespiratorischen Bedingungen wird von einer Verringerung sowohl der Anfangssteigung der PI-Kurve (Abb. 9) als auch der licht-gesättigten Photosyntheserate ausgegangen. Die Photorespiration kann bis zu 15 % des photosynthetischen Sauerstoffgewinns verbrauchen [34].

Diese beiden, auf die Lichtphase beschränkten Reaktionen verbrauchen, wie die respiratorischen Prozesse, Sauerstoff. Während einige Autoren davon ausgehen, dass

die Sauerstoffzehrung während Licht- und Dunkelphase einander entsprechen, gehen andere davon aus, dass sie aufgrund der beiden genannten Prozesse während des Tages höher ist [34].

Vereinfachend wird häufig davon ausgegangen, dass die Dunkelrespiration etwa 10 % der lichtgesättigten Photosyntheserate ausmacht. Diese Annahme scheint unter lichtlimitierten und nährstoffgesättigten Bedingungen auch zu stimmen. Allerdings kann sich das Verhältnis von Dunkelrespiration zu lichtgesättigter Photosyntheserate stark unterscheiden, je nach Spezies und Umweltbedingung [34]. Geider und Osbourne [39] gehen davon aus, dass der genannte Verhältniswert unter nährstoffgesättigten Verhältnissen bei Diatomeen zwischen $< 0,1$ und $> 0,25$ liegt. Unter Nährstofflimitierung oder Hungerung steigt der Verhältniswert stark an auf Werte $> 0,5$, wie Osbourne und Geider [69] zeigen konnten [34].

Die durch die mitochondriale Atmung bereitgestellte Energie bietet der Zelle die Möglichkeit, Nährstoffassimilation und biosynthetische Prozesse in die Dunkelphase auszuweiten, wenn keine Energieäquivalente mehr auf dem photosynthetischen Wege bereitgestellt werden können. Je nachdem, ob Stickstoff in reduzierter oder oxidierter Form geboten wird, ist die Respirationsrate dann entsprechend gering oder hoch [34]. Eine Kopplung der Proteinsynthese mit dem Verbrauch von Kohlenhydraten konnte sowohl von Foy und Smith [33] als auch von Cuhel et al. [19] beobachtet werden [34]. Die Reduktion von Nitrat kann bei einigen Algen sowohl mithilfe von $\text{NADH} + \text{H}^+$ als auch von $\text{NADPH} + \text{H}^+$ erfolgen [72, 4]. Amy und Garrett [4] konnten zeigen, dass die für die Nitratreduktion benötigten Elektronen bei *Thalassiosira pseudonana* auch von künstlichen Elektronendonatoren stammen können. $\text{NADPH} + \text{H}^+$ wird während der Photosynthese und im oxidativen Pentosephosphatzyklus gebildet, in der mitochondrialen Atmung entsteht $\text{NADH} + \text{H}^+$ [56].

Geider [34] sieht die Abschätzung der Respirationsrate als ein Hauptproblem der Modellierung von Phytoplanktonwachstum. Er hält die Berechnung der Respirationsrate nach Shuter [88] für die bis *dato* beste Lösung. Shuter geht davon aus, dass sich die gesamte Respirationsrate R aus zwei Komponenten zusammensetzt. Zum einen aus einer konstanten, so genannten „maintenance metabolic rate“ R_M und zum anderen aus einer variablen Rate R_V , welche mit der Syntheseaktivität der Zelle assoziiert ist.

$$r = R_M + R_V \quad (1)$$

Aus dieser Gleichung resultieren hohe Respirationsraten unter hohen Wachstumsraten. R_M ist definiert als die minimale Energieverbrauchsrate, welche zur Aufrechterhaltung der Lebensfähigkeit benötigt wird. Dazu gehören laut Penning de Vries [73] und Amthor [3] der Umsatz von Makromolekülen, die Volumenregulation sowie die Aufrechterhaltung von Lösungsgradienten zwischen Zelle und dem sie umgebenden Medium [34]. Es wird davon ausgegangen, dass R_M unabhängig von der Wachstumsrate ist, wobei keine empirische Verifizierung für diese Annahme vorliegt [34]. Der Umsatz von Proteinen, welche zu den Makromolekülen zählen, ist eine kostspielige biochemische Transformation, welche jedoch nicht einfach zu messen ist. Richards und Thurston [81] konnten an *Chlorella* sp. während der exponentiellen Wachstumsphase nur wenige Hinweise auf einen Proteinumsatz finden. Ein schneller Umsatz (etwa $0,03 \text{ h}^{-1}$) wurde jedoch in der stationären Phase festgestellt [34]. Die festgestellte Veränderung des Proteinumsatzes, welcher ein Teil von R_M ist, könnte dafür sprechen, dass R_M nicht konstant ist. Zur Bestimmung von R_M wurden verschiedene Methoden verwendet, welche zu sehr unterschiedlichen Ergebnissen führten. Die höchsten Werte wurden von Geider und Osbourne [39] durch Plotten der Dunkelrespirationsrate gegen die Wachstumsrate ermittelt und lagen zwischen $0,01 \text{ d}^{-1}$ und $0,4 \text{ d}^{-1}$ [34].

Die Kosten der Biosynthese sind Penning de Vries et al. [74] zufolge zum einen abhängig von der biochemischen Biomassezusammensetzung und zum anderen von der Stickstoffquelle. Ein großer Anteil an den Biosynthesekosten fällt der Synthese von Proteinen zu [34]. Es wird davon ausgegangen, dass die Kosten maximalen Wachstums nicht allein von der mitochondrialen Respiration getragen werden können [34]. Eine Unterstützung durch Reduktionsäquivalente und ATP aus den „Lichtreaktionen“ der Photosynthese ist erforderlich. Gegebenenfalls könnten die Energieanforderungen auch komplett durch die Photosynthese gedeckt werden. Für die Bereitstellung von Kohlenstoffskeletten für Lipide, Proteine, Kohlenhydrate und Aminosäuren werden die respiratorischen Prozesse benötigt [34].

Wird die Nährstoffkonzentration im Medium nährstofflimitierter Zellen erhöht, so wird die mitochondriale Atmung für die Proteinsynthese benötigt [34]. Bei einigen Chlorophyten wurde in diesem Fall eine Proportionalität zwischen der Proteinsynthese und der Respiration beobachtet [34].

Geider [34] berechnet aus den Daten von Weger et al. [100] die Biomasse-spezifische Respirationsrate von *Thalassiosira weissflogii* auf $0,01 \text{ h}^{-1}$ (entspricht $0,24 \text{ d}^{-1}$). Die Alge wurde zur Erhebung der genannten Daten bei 18°C , einem Licht:Dunkel-Zyklus von 12:12, einer Photonenflussrate $150 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ und ausreichend hohen Nährstoffbedingungen gehältert.

2.4 Wachstum/Zellteilung bei Diatomeen

Die Zellwand von Diatomeen besteht überwiegend aus amorpher, polymerisierter Kieselsäure [56] und ist in zwei Silikatschalen (Epi- und Hypotheka) gegliedert. Beide befinden sich innerhalb der äußeren Plasmanschicht [89] und enthalten darüber hinaus auch Proteine, Polysaccharide und fettartige Stoffe [56].

Bei der vegetativen Vermehrung werden die beiden Theken durch den sich mittels Streckenwachstum vergrößernden Protoplasten am Cingulum (Überlappungsbereich der beiden Theken) auseinandergeschoben. Der Zellkern befindet sich dabei in der Zellmitte und ist in die Prophase (Kondensation des Chromatins, Organisation der Mikrotubuli um Centriolen) der Mitose eingetreten. Man spricht auch von prophasischem Streckungswachstum beziehungsweise prophasischer Schwellung. Während der Anaphase (Trennung der Chromatiden und Transport zu entgegengesetzten Polen) nimmt der Turgor ab, um den Zelläquator tritt eine ringförmige Plasmolyse ein. Die Zelle wird in zwei Hälften geteilt [89]. Bei hohen Wachstumsraten folgt bei *Thalassiosira weissflogii* auf die Cytokinese (Teilung des Cytoplasmas) eine zweistündige Lag-Phase, bevor die Zellen sich voneinander trennen [68]. Während der so genannten posttelophasischen Schwellung erfolgt eine geringe Zunahme des Zellvolumens. Folgend wird unter der neu gebildeten Plasmamembran eine neue Hypotheka (innere, kleinere Theka) gebildet. Dabei wird die Hypotheka der Mutterzelle zur Epitheka einer der beiden Tochterzellen. Das bedeutet, dass diese Tochterzelle eine geringere Größe aufweist als die zugehörige Mutterzelle, was zu einer zunehmenden Verkleinerung der Zellen führt. Ist eine bestimmte Minimalgröße erreicht (circa Hälfte der Ausgangsgröße), so setzt häufig die geschlechtliche Fortpflanzung ein [89]. Bei manchen Arten können sich die kleinsten Zellen auch zu Tode teilen [66].

Während der Meiose entstehen aus den diploiden Zellen haploide Gameten (aus relativ großen Zellen bevorzugt weibliche Gameten, aus relativ kleinen entsprechend

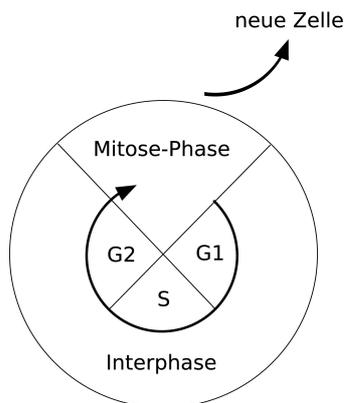


Abbildung 2: Zellzyklus. Der Zellzyklus wird unterteilt in M(itose)- und Inter-Phase. Durch Mitose kommt es zur Verdopplung der Zellzahl. Diese Phase nimmt in Wirklichkeit nur einen verhältnismäßig kurzen Zeitraum in Anspruch.

männliche). Die Spermatozoide schwimmen mithilfe ihrer Zuggeißeln zu den Eizellen. Nach erfolgter Befruchtung bildet die Zygote eine Hüllschicht, in welche Silikat-schuppen eingelagert werden. Die Keimung zur Auxozygote verläuft unter starker Volumenzunahme. Innerhalb der Auxosporenhülle wird eine neue Theka gebildet [89, 56]. Durch die Bildung von Auxosporen kann die ursprüngliche Zellgröße wieder erreicht werden. Auxosporen spielen eine Rolle sowohl bei der sexuellen Reproduktion als auch bei der Bildung von dormanten Stadien, so genannten „resting spores“ [98].

Costello und Chisholm [17] zufolge besteht ein Zusammenhang zwischen der Wachstumsrate der Population und der Zellgröße. Populationen, die aus größeren Zellen hervorgehen, wachsen schneller als solche, die auf kleine Zellen zurückgehen. In ihren Versuchen entwickelten sich Auxosporen spontan während der exponentiellen Wachstumsphase. Daraus resultierte zum einen eine Verschiebung der Größenverteilung in der Population (Zellvolumen variierte zwischen $800 \mu\text{m}^3$ und $2800 \mu\text{m}^3$) und zum anderen eine Erhöhung der Wachstumsrate (Zellen, die direkt aus Auxosporen hervorgehen, sind am größten, was zu hohen Wachstumsraten führt). Olson, Vaultot und Chisholm [68] beschreiben darüber hinaus eine Abnahme des Zellvolumens (bis 15%), wenn die Wachstumsrate durch Licht- oder Stickstoffmangel limitiert wird. Wenn hingegen die Temperatur erniedrigt wird, so nimmt das Zellvolumen entsprechend zu.

Der Zellzyklus wird unterteilt in M(itose)- und Inter-Phase. Die Interphase wird nochmals untergliedert in G_1 -, S- und G_2 -Phase (s. Abb. 2). Während der S-Phase findet die DNA-Replikation statt.

Unter suboptimalen Temperaturbedingungen nimmt die Wachstumsrate ab, was

auf eine Verlängerung der G₂-, M- und G₁-Phase zurückzuführen ist [68]. Unter Stickstoffmangel kann der Protein- und RNA-Gehalt um bis zu 70 % abnehmen. Im Zellzyklus nimmt unter diesen Bedingungen vor allem die Länge der G₁-Phase zu, was dafür spricht, dass diese Phase stärker abhängig ist von der Stickstoffverfügbarkeit als die anderen Phasen. Das führt dazu, dass stickstofflimitierte Zellen in der G₁-Phase arretieren. Dadurch dauert es nach erneuter Nährstoffzugabe relativ lange, bis die Zellen sich erneut teilen können [68]. Zellen von *Thalassiosira weissflogii*, deren Wachstum durch Silikat limitiert wird, verbleiben in der G₂-Phase. Auf diese Phase folgt direkt die Zellteilung [22]. Unter Lichtlimitierung stoppt der Zyklus von *Thalassiosira weissflogii* in der G₂-, M- oder G₁-Phase [68]. Die Zellteilung erfolgt bevorzugt während der Lichtphase, findet aber auch während der Dunkelphase statt [68].

Bei *Thalassiosira weissflogii* scheint die Photosynthesekapazität und nicht die Zellteilung durch eine circadiane Rhythmik gesteuert zu werden. Der Zeitpunkt der Teilung ist vermutlich erstens abhängig von der Wachstumsrate und zweitens von der Nährstoffzugabe. Wenn Stickstoff oder Licht periodisch gegeben werden und der andere Faktor konstant ist, so verlaufen sowohl die Zellteilung als auch die Photosynthesekapazität periodisch. Werden Stickstoff und Licht periodisch gegeben, wird die Periodizität der Photosynthesekapazität beibehalten, die Zellteilung hingegen ist an die Stickstoffgabe gekoppelt. Das deutet darauf hin, dass bei dieser Art die Teilungseigenschaften die Umweltgegebenheiten direkt reflektieren. Der Selektionsvorteil einer circadianen Rhythmik der Photosynthesekapazität hingegen könnte sein, dass so in einem Habitat, in welchem zahlreiche Umweltvariablen fluktuieren, eine einwandfreie Phasenbeziehung zwischen der Photosynthesekapazität und dem Licht : Dunkel-Zyklus aufrecht erhalten werden kann [78].

2.5 Stickstoff: Aufnahme, Assimilation und was passiert, wenn die Quelle versiegt

Stickstoff ist Bestandteil vieler organischer Verbindungen wie Aminosäuren, Proteinen, Nukleinsäuren und Coenzymen. Die Aufnahme von anorganischem Stickstoff in die Zelle ist somit essentiell. Dem Redfield-Verhältnis zufolge enthält Phytoplankton etwa 16 Mol Stickstoff pro 106 Mol Kohlenstoff. In weiten Bereichen des offenen

Meeres ist Stickstoff das das Wachstum limitierende Nährstoffelement. In organischen Verbindungen liegt Stickstoff ausschließlich in reduzierter Form vor. Die organisch gebundene Stickstoffmenge ist der Proteinmenge proportional. Diese läßt sich laut Sitte et al. [89] näherungsweise durch Multiplikation des prozentualen² Stickstoffgehaltes mit dem Faktor 6,25 berechnen. Der Anteil an gelösten Nitrat- oder Ammoniumionen in der Zelle ist in der Regel gering. Bei so genannten nitrphilen Pflanzen wird Nitrat jedoch im Zellsaft angereichert und ist wesentlich für Ionenbilanz und Osmoregulation [89]. Nitrat kann von Makroalgen wie *Chondrus crispus*, *Codium fragile* oder *Ascophyllum nodosum* auch während des Winters aufgenommen und in den Vakuolen bis zum Frühjahr zwischengelagert werden [56]. Versuche von Underhill [97] zeigen, dass der Nitratgehalt in Zellen von *Skeletonema costatum*, welche unter geringen Wachstumsraten gehältert wurden, während des gesamten Licht : Dunkel-Zyklus nicht messbar ist. Unter hohen Wachstumsraten jedoch wird Nitrat während der Nacht in den Zellen akkumuliert. Es wird davon ausgegangen, dass nicht ausreichend viele Kohlenhydrate während des Tages zur Bereitstellung von Energie gespeichert werden können [34].

In Bezug auf die Art der Stickstoffquelle wird zwischen neuem und recyceltem Stickstoff unterschieden [25]. Ersterer wird von außerhalb der euphotischen Zone in diese eingetragen, vor allem durch Auftriebsereignisse, darüber hinaus aber auch durch Regen, Flüsse oder elementaren Stickstoff fixierende Prokaryoten [53, 89]. Primärproduktion, welche auf diese Stickstoffquelle im Meer zurückgreift, wird auch als neue Produktion bezeichnet. Als recycelten Stickstoff bezeichnet man solchen, welcher innerhalb der euphotischen Zone aus organisch gebundenem Stickstoff wieder für das Algenwachstum verfügbar gemacht wird. Meist ist dies Urea oder Ammonium [53]. Ammonium kann aber auch durch elementaren Stickstoff fixierende Prokaryoten gebildet werden (s. o.) und somit dem so genannten neuen Stickstoff zugehörig sein. Organisch gebundener Stickstoff wird durch heterotrophe Organismen remineralisiert und so wieder verfügbar für die Primärproduzenten. Die Remineralisierungsrate von organisch gebundenem Stickstoff in der euphotischen Zone kann die Primärproduktion in oligotrophen Gewässern das ganze Jahr über und in gemäßigten Breiten besonders während des Sommers limitieren.

²in Bezug auf die Masse

Aufnahme von Stickstoff

Die meisten Pflanzen nehmen Stickstoff überwiegend in Form von Nitrat auf. Bei Verfügbarkeit können jedoch auch Ammonium, Nitrit oder sogar kleine organische stickstoffhaltige Moleküle aufgenommen werden [53]. Letztere können bei Mikroalgen entscheidend zu der Stickstoffaufnahme beitragen [56]. Nitrat sowohl als auch Ammonium werden über die Zellmembran ins Cytoplasma transportiert. Flynn et al. [32] zitieren mehrere Autoren, welche davon ausgehen, dass die Transportproteine der unterschiedlichen Stickstoffquellen voneinander abweichen. An dem aktiven Nitrattransport über das Plasmalemma sind vermutlich drei unterschiedliche elektrogene H^+/NO_3^- -Symporter beteiligt. Unter hohen Nitratkonzentrationen soll ein Transportsystem mit geringer Affinität tätig sein, welches kontinuierlich tätig und unreguliert ist. Unter geringen Nitratkonzentrationen werden zwei Transportsysteme mit hoher Affinität postuliert, von denen eines konstitutiv, das andere durch Nitrat induzierbar ist [21]. Bei letzterem wird von einer *de novo* Proteinsynthese des Transporterproteins ausgegangen ([101], nach [60, 18]).

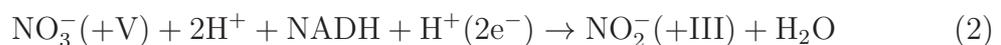
Bei der Aufnahme von Stickstoff in Abhängigkeit der Stickstoffquote Q der Zelle kann zwischen zwei grundsätzlichen Mustern unterschieden werden. Entweder steigt die potentielle Transportrate mit sinkendem Q an, oder, was typisch für Nitrat ist, die potentielle Transportrate steigt mit sinkendem Q zunächst an und sinkt folgend bei weiterhin sinkendem Q ab [32].

Die Nitrataufnahme findet auch im Dunkeln statt. Das so anfallende Nitrat wird (in Höheren Pflanzen und Makroalgen in den Vakuolen) zwischengelagert (s. o.).

Allerdings werden für die Reduktion von Nitrat große Mengen an Reduktionsäquivalenten benötigt. Diese können direkt in der Photosynthese gewonnen werden, aber auch indirekt durch die Nutzung von Kohlenstoffreserven. Der hohe Bedarf an Reduktionsäquivalenten führt zur Reduktion der Nährstoffassimilation während der Nacht [32, 34].

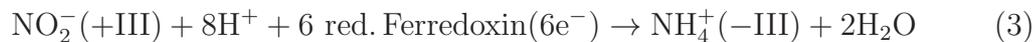
Assimilation von Stickstoff

Wird Nitrat als Stickstoffquelle verwendet, so muss dieses intrazellulär reduziert werden. Die Reduktion von Nitrat zu Ammonium erfolgt in zwei Stufen.



Die erste Reaktion (Gl. 2) wird bei Höheren Pflanzen im Zytoplasma von der Nitratreduktase katalysiert [89]. Die Transkription der Nitratreduktase-Gene in Höheren Pflanzen wird durch Licht und durch Nitrat aktiviert [89]. Bei Mikroalgen wurde die Aktivierung der Transkription durch Nitrat nachgewiesen ([101], nach [62, 48, 99]). Die Aktivierung des Enzyms durch Licht erfolgt bei Höheren Pflanzen über eine Phosphatase, welche das im Dunkeln in phosphorylierter, inaktiver Form vorliegende Enzym schnell in die dephosphorylierte, aktive Form überführt. Dass der Bedarf an Nitratreduktase direkt durch seine Synthese reguliert werden kann, ist der geringen Halbwertszeit dieses Enzyms zu verdanken [89]. Die Nitratreduktase ist ein Eisen enthaltendes Redoxenzym mit Cytochrom als prosthetischer Gruppe [58]. Der Elektronendonator bei Höheren Pflanzen ist $\text{NADH} + \text{H}^+$ [89]. Für einige Mikroalgen konnte nachgewiesen werden, dass die Elektronen aber auch von $\text{NADPH} + \text{H}^+$ oder einem anderen Elektronendonator stammen können [4] (Kapitel 2.3).

Bei dieser ersten Reduktion entsteht Nitrit. Nitrit ist chemisch sehr reaktiv. Eine Anhäufung in den Chloroplasten wird zum einen durch eine strenge Regulation der Nitratreduktase (s. o.) verhindert. Und zum anderen weist die Nitritreduktase eine sehr hohe Affinität zu seinem Substrat auf [89].



Die zweite Reaktion wird von dem ebenfalls Eisen enthaltenden Redoxenzym Nitritreduktase katalysiert. Bei der Synthese der Nitritreduktase wird auch davon ausgegangen, dass sie substratinduziert ist ([101], nach [62, 48, 99]). Als prosthetische Gruppe enthält die Nitritreduktase Ferredoxin [58]. Nitrit gelangt in das Stroma der Chloroplasten und wird dort durch die Nitritreduktase ohne freiwerdende Intermediate zu Ammonium reduziert [89]. Die Elektronen werden von Ferredoxin bereitgestellt und über das katalytische Zentrum des Enzyms Ammonium ist sowohl in deprotonierter als auch in protonierter Form membranpermeabel und kann so zum Abbau des Protonengradienten über die Thylakoidmembran führen. Eine Entkopplung der Photosynthese wird bei Höheren Pflanzen jedoch dadurch verhindert, dass Ammonium in einer irreversiblen Reaktionsfolge über L-Glutamin auf 2-Oxoglutarat übertragen wird und so seine Anhäufung nicht erfolgen kann [89]. Bei *Thalassiosira pseudonana* ist bekannt, dass die Synthese der Nitratreduktase durch Anwesenheit von Ammonium gehemmt beziehungsweise durch Abwesenheit gefördert wird

[4, 21], was ebenfalls eine Anhäufung von Ammonium verhindert. Im Zuge der beschriebenen irreversiblen Reaktionsfolge, welche abhängig von ATP und reduziertem Ferredoxin ist, entsteht Glutamat [89]. Die Glutamatsynthese der Höheren Pflanzen verläuft in einem Kreisprozess, während welchem Ammonium zunächst auf die γ -Carboxylgruppe eines Glutamats und von dort auf 2-Oxoglutarat unter Bildung von L-Glutamat übertragen wird. Die erste Reaktion ist ATP-abhängig und wird von dem Enzym Glutamin-Synthetase katalysiert, die zweite ist auf das Vorhandensein von reduziertem Ferredoxin angewiesen und wird von der Glutamat-Synthetase durchgeführt [89]. Sowohl die Bildung von ATP als auch die Reduktion von Ferredoxin erfolgen unter Lichteinwirkung an der dem Stroma zugewandten Seite der Thylakoide.

Die Kenntnisse über die Regulation der Nitratassimilation bei Phytoplankton sind bisher noch lückenhaft. Es wird davon ausgegangen, dass eine Regulation wie bei den Höheren Pflanzen zum einen direkt über die Synthese der beteiligten Enzyme stattfindet. Diese wird induziert beziehungsweise gefördert durch hohe Nitratkonzentrationen und gehemmt durch die Anwesenheit eines bisher noch unbekanntes Stoffes, von dem angenommen wird, dass er ein frühes Produkt der Stickstoffassimilation ist ([32], nach [91] und [21]). Flynn et al. [32] schlagen Glutamin vor, welches bei Höheren Pflanzen bekanntermaßen die gleiche Funktion übernimmt [89].

Stickstoffmangel

Der Stickstoffstatus von Zellen wird auf einer kontinuierlichen Skala gemessen, kann aber dennoch in die folgenden drei Kategorien untergliedert werden [30]:

- (1) Unter einem hohen Stickstoffangebot entsteht kein Stress für die Zelle.
- (2) Unter Stickstoff-, „Hinlänglichkeit“ entsteht ausreichend Stress, um den Transport und die Assimilation von Stickstoff negativ zu beeinflussen, das Wachstum jedoch unbeeinflusst zu lassen.
- (3) Ist die Stickstoffquelle erschöpft, so kommt es zu maximalem Stress und ein Wachstum bleibt schließlich aus.

Es ist bekannt, dass es nach Erschöpfung der Stickstoffquelle zur selektiven Inaktivierung des Photosystem II (PSII) kommt. Bei *Thalassiosira weissflogii* konnten Berges et al. [9] ein Absinken der Anzahl aktiver PSII auf 32% feststellen, nachdem die Stickstoffquelle versiegt war. Young und Beardall [101] erklären dies dadurch, dass, besonders durch die schnelle Durchsatzzeit des D1 Proteins, das PSII einen

höheren Proteindurchsatz hat als das PSI. Da parallel keine Änderung der Aktivität des PSI beobachtet werden konnte [9], ist es möglich, dass der zyklische Elektronentransport unter diesen Bedingungen weiterhin ablaufen konnte. Berges und Falkowski [10] stellten fest, dass, während der Gehalt an Reservepolysacchariden unter einsetzendem Stickstoffmangel bei *Dunaliella tertiolecta* und *Thalassiosira weissflogii* weiterhin zunimmt, ein Verlust an Chlorophyll a und der photochemischen Effizienz ³ verzeichnet wird. Young und Beardall [101] zeigten für die Grünalge *Dunaliella tertiolecta*, dass im Verhältnis mehr Chlorophyll b als Chlorophyll a unter Stickstoffmangel degradiert wird [101]. Die Antennensysteme des PSII enthalten mehr Chlorophyll b als die des PSI. Die stärkere Abnahme von Chlorophyll b könnte folglich mit der Degradierung des PSII zusammenhängen.

In einem Versuch von Berges und Falkowski [10] blieb der Carotinoidgehalt von *Thalassiosira weissflogii* hingegen weitestgehend unverändert. Young und Beardall [101] konnten bei *Dunaliella tertiolecta* eine Abnahme des Verhältnisses von Chlorophyll zu Carotinoiden feststellen. Geider et al. [36] konnten für diese Alge nachweisen, dass zwar das Verhältnis von Chlorophyll zu photoprotektiven Carotinoiden, nicht aber das zu photosynthetischen Carotinoiden beeinflusst wird durch eine Stickstofflimitierung [101]. Dies könnte auf den hohen Stellenwert des in Kapitel 2.1 genannten Schutzmechanismus durch die Carotinoide für Mikroalgen hinweisen.

Berges und Falkowski [10] beobachteten darüber hinaus bei *Thalassiosira weissflogii* unter Stickstoffstress die Induktion von Proteasen. Die Proteaseaktivität insgesamt verdoppelte sich. Insbesondere die Aktivität des Enzyms Leucin-Aminopeptidase (LAP) nahm bei *Thalassiosira weissflogii* um das Zwölfwache zu. LAP hydrolysiert die Peptidbindung freier Aminogruppen [12] und kann somit zum Abbau von Proteinen beitragen. Es wird vermutet, dass LAP so an der Umverteilung des in der Zelle vorhandenen Stickstoffs beteiligt ist, wenn dieser im Mangel vorhanden ist.

Darüber hinaus konnte ein gradueller Verlust bestimmter Proteine, insbesondere von RubisCO, beobachtet werden [10]. Geider et al. [36] stellen für *Dunaliella tertiolecta* die Vermutung an, dass der Stickstoff, welcher in dem Protein RubisCO enthalten ist, unter Stickstoffstress mobilisiert werden kann, um andere stickstoffabhängige Zellfunktionen und besonders den photochemischen Apparat aufrecht erhalten zu können [101].

³F_v : F_m, die maximale Quantenausbeute des PSII einer dunkeladaptierten Probe, nimmt ab [87]

Hipkin und Syrett [47] beobachteten bei *Ankistrodesmus braunii*, einer Grünalge, dass nach erschöpfter Stickstoffquelle unter anderem die Aktivität von Nitritreduktase, Glutamatdehydrogenase und Glutaminsynthetase nachlässt. Alle diese Enzyme sind an der Assimilation von Stickstoff beteiligt. Die Aktivität von Malatdehydrogenase⁴ und Hexokinase⁵ blieb konstant. Auch hier wurde die nachlassende Photosyntheseaktivität von einer abnehmenden Aktivität von RubisCO begleitet. Darüber hinaus wurde noch eine reduzierte Aktivität der Triose-Phosphat-NADP-Dehydrogenase⁶ festgestellt [47].

Young und Beardall [101] untersuchten *Dunaliella tertiolecta* hinsichtlich ihrer photosynthetischen Funktionen nach Stickstoffverhungern und anschließender Erholung. Nach versiegter Stickstoffquelle konnte eine allmähliche Reduktion des zellulären Stickstoff- und Proteingehaltes beobachtet werden. Des Weiteren nahm auch das Verhältnis von Chlorophyll zu Carotinoiden, die Photosynthesekapazität und die photochemische Effizienz ab. Die sehr langsam verlaufende Abnahme von Photosynthesekapazität und photochemischer Effizienz wird auf intrazelluläre Anpassungen der Stickstoffverteilung zurückgeführt. Da es trotz dieser Umverteilung zu einer Degradation des PSII kommt, sind Veränderungen der „absorption cross section“ sehr wahrscheinlich [14, 29, 46, 92, 35, 9]. Dies ist mit einer Erhöhung der Absorptionswahrscheinlichkeit gleichzusetzen. Zehn Stunden nach erneuter Stickstoffzugabe setzte die Zellteilung ein. 14 Stunden darauf konnte eine vollständige Erholung der photochemischen Effizienz verzeichnet werden. Der zelluläre Stickstoff- und entsprechende Proteingehalt hingegen erreichten ihren Ausgangszustand zu diesem Zeitpunkt noch nicht wieder.

Die Untersuchung der beiden Diatomeen *Chaetoceros calcitrans* und *Thalassiosira pseudonana* nach sechsständiger Stickstoffhungerung durch Harrison et al. [44] ergab, dass der Kohlenhydratanteil ansteigt, der relative Proteingehalt sinkt und der entsprechende Lipidgehalt relativ konstant bleibt im Vergleich zu der während der exponentiellen Phase gemessenen Zusammensetzung.

De La Rocha und Passow [22] zufolge führt Stickstoffmangel (im Gegensatz zu Silikatmangel) bei *Thalassiosira weissflogii* nicht zu einem sofortigen Wachstumsstop

⁴Enzym, das unter anderem am Citratzyklus beteiligt ist [89]

⁵Hexokinasen phosphorylieren Hexosen mithilfe von ATP [82]

⁶Enzyme, welche die Phosphorylierung (mit anorganischem Phosphat) von Triose-Phosphaten unter Bildung von NADPH + H⁺ aus NADP⁺ katalysieren [65]

(Kap. 2.4). Dies hat zur Folge, dass die Zellen nicht nur einen geringen Gehalt an Stickstoff, sondern auch an Kohlenstoff und Chlorophyll [43] aufweisen [22]. Darüber hinaus kommt es zu einer Verringerung des Zellvolumens [68]. Die Zellen arretieren schließlich in der G₁-Phase. Anschließend folgt die S-Phase, während welcher die DNA repliziert wird.

Conway et al. [16] stellten fest, dass die unter Stickstofflimitation gehälterte Diatomee *Skeletonema costatum* auf einen einmaligen Ammoniumanstieg mit einer zunächst hohen, als „surge uptake“ bezeichneten Ammoniumaufnahme reagiert. Darauf folgt eine konstante, so genannte „internally controlled uptake“, gefolgt von der durch die im Medium abnehmende Stickstoffkonzentration „externally controlled uptake“.

2.6 Chlorophyllsynthese

Alle Chlorophylle sind *in vivo* über nicht-kovalente Bindungen an Apoproteine gebunden. Diese Bindungen beeinflussen Absorptions- und Fluoreszenzeigenschaften der Pigmente [28]. Chlorophyll a spielt aufgrund seines Vorkommens in den Reaktionszentren (RC) bei allen Organismen mit oxigener Photosynthese die Hauptrolle. Die meisten Chlorophyllmoleküle kommen jedoch in den Lichtsammelkomplexen (LHC) vor und sorgen damit für eine quantitativ effektivere Lichtausbeute [89]. Chlorophylle bestehen aus einem Tetrapyrrolring mit Magnesium als Zentralatom. Chlorophyll a und Chlorophyll b enthalten eine hydrophobe Phytolseitenkette zur Membranverankerung [45].

Die Synthese von Chlorophyll findet in den Plastiden statt [28, 45]. Vorläufermolekül der Tetrapyrrole ist Porphobilinogen, welches durch Kondensation von zwei Molekülen δ -Aminolävulinsäure (ALA) entsteht [45, 28]. ALA gehört nicht zu den primären Aminosäuren, sie wird folglich weder in der Proteinsynthese verwendet, noch hat sie ein Codon [28]. Die Synthese von ALA in den Plastiden erfolgt auf sehr ungewöhnliche Weise. Und zwar wird zunächst die Aminosäure Glutamat durch kovalente Bindung an eine Transfer-RNA (tRNA) aktiviert [45]. Die Regulation der Chlorophyllbiosynthese beginnt mit Glutamat, welches eine Schlüsselfunktion im gesamten Stickstoffmetabolismus darstellt. In den Plastiden konkurrieren Chlorophyll- und Proteinsynthese um Glutamat [28]. Die tRNA, welche Glutamat aktiviert, ist

plastomcodiert. Sie ist sowohl an der Synthese von ALA als auch an der Proteinsynthese beteiligt. Diese Bindung erfolgt unter ATP-Verbrauch. Anschließend wird die tRNA unter NADPH-Verbrauch wieder abgespalten. Es entsteht Glutamat-1-semialdehyd [45]. Die Aminogruppe wird vom C2- zum C1-Molekül transferiert, und es entsteht ALA. Die Bildung von ALA wird stark durch Licht reguliert. Die Poolgrößen von ALA sind extrem klein (pmol m^{-3}) [28]. Zwei Moleküle ALA kondensieren zu Porphobilinogen [28, 45]. Eine Desaminase verknüpft vier Moleküle Porphobilinogen zu einem offenkettigen Tetrapyrrol. Anschließend bewirkt ein weiteres Enzym den Ringschluss zu Uroporphyrinogen III [45]. Dieses wird mehrfach decarboxyliert und reduziert [28, 45], und es entsteht Protoporphyrin IX. Das Enzym Magnesium-Chelatase baut Mg^{2+} in den Tetrapyrrolring ein. Drei weitere Enzyme sind an der Umsetzung zu Protochlorophyllid beteiligt. Durch $\text{NADPH} + \text{H}^+$ erfolgt die Reduktion einer Doppelbindung, und es entsteht Chlorophyllid [45]. Während die Reduktion von Protochlorophyllid zu Chlorophyllid in den meisten Höheren Pflanzen nur erfolgen kann, wenn Protochlorophyllid durch Absorption von Licht aktiviert ist, kann die Chlorophyllsynthese vieler Algen über kurze Zeitabschnitte (etwa einen Tag) auch bei Abwesenheit von Licht stattfinden. Die Phytolseitenkette von Chlorophyll a und Chlorophyll b wird im Chloroplasten aus Geranylgeraniol gebildet und anschließend an Ring vier über eine Esterbindung angehängt. Chlorophyll b wird aus Chlorophyll a gebildet. Chlorophyll c enthält kein Phytol und ist somit hydrophiler als Chlorophyll a und Chlorophyll b [28].

Auch wenn bei vielen Algen die Synthese von Chlorophyll nicht direkt lichtabhängig ist, so ist doch die Synthese der chlorophyllbindenden Proteine der Lichtsammelkomplexe auf Licht angewiesen [45]. Darüber hinaus ist die Chlorophyllsynthese auf $\text{NADPH} + \text{H}^+$ (und ATP) angewiesen.

2.7 Einfluss der Temperatur auf die Reaktionsgeschwindigkeit

Für eine grobe Abschätzung der Geschwindigkeit einer chemischen Reaktion in Abhängigkeit der Temperatur kann die Van't Hoffsche Reaktions-Geschwindigkeitsregel (RGT-Regel) verwendet werden. Diese geht davon aus, dass die Reaktionsgeschwindigkeit bei einer Erhöhung der Temperatur um 10°C verdoppelt wird [89].

2.7 Einfluss der Temperatur auf die Reaktionsgeschwindigkeit

Die von Svante Arrhenius aufgestellte Arrhenius-Gleichung zur Berechnung der Geschwindigkeitskonstanten k stellt eine Fortentwicklung der RGT-Regel dar (Gl. 4).

$$k = A e^{-\frac{E_a}{RT}} \quad (4)$$

A ist eine Reaktions-charakteristische Konstante, E_a ist die Aktivierungsenergie, R die ideale Gaskonstante und T die absolute Temperatur. Der Faktor $e^{-\frac{E_a}{RT}}$ steht im Falle einer einstufigen Reaktion für den Anteil an Molekülen, dessen Energie die Aktivierungsbarriere zu überschreiten vermag. Wird die Arrhenius-Gleichung logarithmiert, so erhält man eine Gleichung, in welcher der Zusammenhang von $\ln k$ und T^{-1} linear ist.

$$\ln k = \ln A - \frac{E_a}{R} \frac{1}{T} \quad (5)$$

Die Steigung dieser Geraden ist $-E_a/R$, und der Schnittpunkt mit der Ordinate ist $\ln A$. Wird die Reaktion jedoch durch Enzyme katalytisch unterstützt, so erhöht sich, durch Erniedrigung der Aktivierungsenergie, die Reaktionsgeschwindigkeit [64]. Die

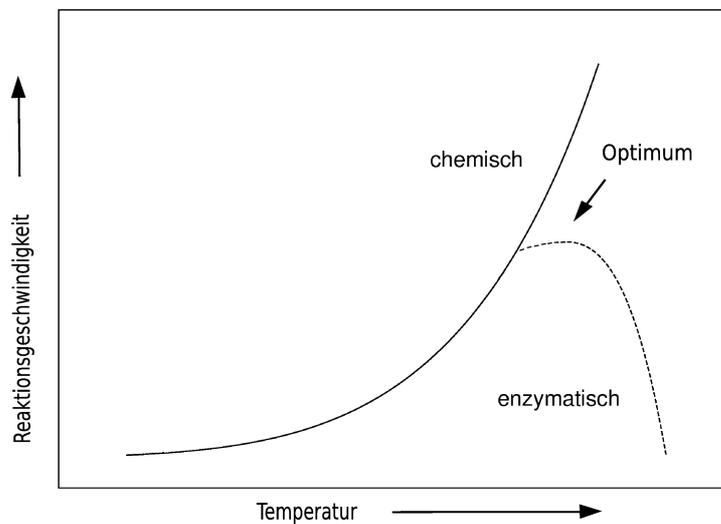


Abbildung 3: Abhängigkeit der Reaktionsgeschwindigkeit von der Temperatur. Die Reaktionsgeschwindigkeit von nicht enzymatisch katalysierten Reaktionen nimmt mit steigender Temperatur entsprechend der im Text beschriebenen Gesetzmäßigkeiten immer weiter zu. Bei enzymatisch katalysierten Reaktionen entgegengesetzt verhält es sich so, dass die Reaktionsgeschwindigkeit oberhalb eines Enzym-spezifischen Temperaturoptimums wieder abnimmt. Abb. nach [89]

Temperaturabhängigkeit von Enzymen folgt im Allgemeinen einer Optimumkurve. In der Regel liegt das Optimum zwischen 30°C und 50°C. Bis zu diesem Temperaturwert gilt die RGT-Regel beziehungsweise die Arrhenius-Gleichung. Oberhalb dieser Optimumtemperatur kommt es zur Denaturierung der Enzyme, und die Reaktionsgeschwindigkeit nimmt ab [89].

Einfluss der Temperatur auf die Photosynthese

Während die photosynthetischen Primärreaktionen (Elektronentransport, Bildung von ATP und Reduktionsäquivalenten) weitestgehend unabhängig von der Temperatur verlaufen, unterliegen die enzymatischen Prozesse einer Temperaturabhängigkeit. Dieser Zusammenhang erklärt, weshalb bei C₃-Pflanzen, welchen auch Algen zuzuordnen sind [49], unter geringen Lichtintensitäten (hier ist die Lichtintensität bzw. sind die Primärreaktionen limitierend) eine sehr viel geringere Temperaturabhängigkeit vorliegt als unter hohen Lichtintensitäten. Wenn die Photosynthese lichtgesättigt ist, ist die mit einer Temperaturzunahme einhergehende erhöhte Photosyntheseaktivität auf eine zunehmende Reaktionsgeschwindigkeit der beteiligten Enzyme zurückzuführen. Oberhalb des Temperaturoptimums der Photosynthese kommt es bei weiterer Erhöhung der Temperatur zur Abnahme der Photosyntheseleistung. Der Grund dafür liegt in der dualen Affinität des die Geschwindigkeit der Photosynthese bestimmenden Enzyms RubisCO. Die Enzymaktivität von RubisCO nimmt oberhalb des Temperaturoptimums der Photosynthese mit steigender Temperatur zwar weiterhin zu, aber seine Affinität zu CO₂ ist reduziert. Dieser Effekt wird darüber hinaus noch dadurch begünstigt, dass die Löslichkeit von CO₂ im Verhältnis zu O₂ mit steigender Temperatur abnimmt. Und das wiederum führt zu einer Erhöhung der Photorespiration bei steigender Temperatur. Wird die Temperatur noch weiter erhöht, kommt es schließlich zur Denaturierung von Enzymen und Beschädigung von Membransystemen [89]. Die photosynthetischen Temperaturoptima liegen in der Regel jedoch weit über den unter natürlichen Bedingungen vorherrschenden Temperaturen [56].

Einfluss der Temperatur auf die Respiration und den Stickstoffmetabolismus

Die Temperatur gilt als der wichtigste Außenfaktor, welcher Einfluss auf die Respiration nimmt. Die Atmung unterliegt enzymatischen Prozessen und folgt daher in einem gewissen Temperaturbereich der RGT-Regel [89] beziehungsweise der

Arrhenius-Gleichung. Das Temperaturoptimum der Respiration ist für gewöhnlich jedoch in einem höheren Temperaturbereich zu finden als das der Photosynthese [89].

Der Verstoffwechslung von Stickstoff liegen zahlreiche Enzymprozesse zugrunde. Es kann also davon ausgegangen werden, dass auch hier in einem bestimmten Temperaturbereich die RGT- beziehungsweise die Arrhenius-Gleichung greift und oberhalb des Temperaturoptimums die Reaktionsgeschwindigkeit abnimmt.

3 Verwendete Daten

3.1 Versuchsorganismus *Thalassiosira weißflogii*

Thalassiosira weißflogii ist innerhalb der Klasse Bacillariophyceae der Ordnung Centrales zuzuordnen [98]. Vertreter der Centrales weisen im Gegensatz zu den Pennales eine radiärsymmetrische Schalenstruktur auf.

Synonym zu *Thalassiosira weißflogii* werden auch die folgenden Artnamen verwendet: *Micropodiscus weissflogii*, *Eupodiscus weissflogii*, *Micropodiscus weissflogii*, *Eupodiscus weissflogii*, *Thalassiosira fluviatilis*, *Coscinodiscus fluviatilis* [42].

Thalassiosira weißflogii ist eine im Durchmesser bis zu 32 μm große, weit verbreitete Diatomee, welche vorzugsweise in Gebieten mit geringer Salinität vorzufinden ist [52]. Round et al. [84], welche ebenfalls davon ausgehen, dass *Thalassiosira weißflogii* und *Thalassiosira fluviatilis* die gleiche Alge bezeichnen, berichten sogar von Frischwasservorkommen dieser Art. Fundorte sind unter anderem Deutschland, Rumänien, Spanien, Türkei, New York, Indonesien und Hawaii [42].

Thalassiosira weißflogii ist eine leicht zu hälternde Art, welche aufgrund dieser Eigenschaft häufig als Versuchsorganismus verwendet wird. Optimale Wachstumsbedingungen liegen Costello und Chisholm [17] zufolge bei 133 $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ und 20 °C .

3.2 Versuch: Nitratgabe nach Stickstoffhungerung

Der im Folgenden vorgestellte Versuch wurde nicht im Rahmen der vorgelegten Arbeit durchgeführt. Es wird lediglich auf die erzielten Ergebnisse zurückgegriffen.

3.2.1 Material und Methode

Die Kultivierung von *Thalssiosira weißflogii* erfolgt in künstlichem Meerwasser (Ultramarine Synthetica, Waterlife Research Ltd, UK) bei einem Licht : Dunkel-Zyklus

3.2 Versuch: Nitratgabe nach Stickstoffhungerung

Substanz	Gehalt (g m^{-3})
NaNO_3	75
$\text{NaH}_2\text{PO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$	5
$\text{Na}_2\text{SiO}_3 \cdot 9 \text{H}_2\text{O}$	30
$\text{FeCl}_3 \cdot 6 \text{H}_2\text{O}$	3,15
$\text{Na}_2\text{EDTA} \cdot 2 \text{H}_2\text{O}$	4,36
$\text{CuSO}_4 \cdot 5 \text{H}_2\text{O}$	$9,8 \times 10^{-3}$
$\text{Na}_2\text{MoO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$	$6,3 \times 10^{-3}$
$\text{ZnSO}_4 \cdot 7 \text{H}_2\text{O}$	22×10^{-3}
$\text{CoCl}_2 \cdot 6 \text{H}_2\text{O}$	10×10^{-3}
$\text{MnCl}_2 \cdot 4 \text{H}_2\text{O}$	180×10^{-3}
Vitamin B ₁₂	$0,5 \times 10^{-3}$
Biotin	$0,5 \times 10^{-3}$
Thiamin HCl	$0,1 \times 10^{-3}$

Tabelle 1: Zusammensetzung von f/2-Medium. Für die Vorkultivierung in dem Versuch wurde die Hälfte an Natriumnitrat verwendet.

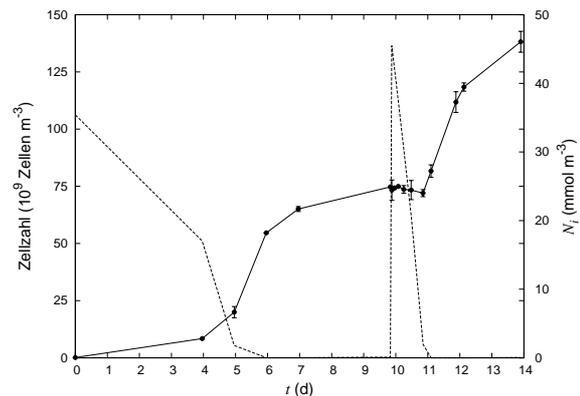
von 16:8, einer Photonenflussrate von $100 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ und einer Temperatur von 15°C . Die Alge wird in f/2-Medium (Guillard 1975, Tab. 1) mit halbiertem Nitratkonzentration vorkultiviert. Vor Versuchsstart erfolgt eine mehrwöchige Hälterung in der exponentiellen Wachstumsphase.

Für den ersten Teil des Versuches werden die Zellen in frisches Medium überführt⁷, welches eine Nitratkonzentration von $35,4 \text{ mmol m}^{-3}$ aufweist. Die Zellen werden wachsen gelassen, bis etwa 90 Stunden nach erschöpfter Stickstoffquelle. Zu diesem Zeitpunkt hat die Teilungsrate der Zellen bereits stark abgenommen. Anschließend wird die Nitratkonzentration auf $45,5 \text{ mmol m}^{-3}$ erhöht und die Entwicklung der Zellzahl und der Biomassezusammensetzung (Stickstoff und Kohlenstoff) überwacht. Andere Nährstoffe werden nicht hinzugegeben.

Die Zellzählungen werden mittels einen Coulter Counters durchgeführt. Für die Bestimmung des organisch gebundenen Kohlenstoff- und Stickstoffgehaltes erfolgt eine Filtrierung der Proben durch precombusted GFF Filter. Die Proben werden anschließend mittels eines Elemental Analyzers (ANCA SL 20-20) ausgewertet und das Filtrat für die Bestimmung der Nitratkonzentration mittels eines Autosamplers verwendet.

⁷jeweils ca. 23 ml Kultur mit frischem Medium auf zwei Liter aufgefüllt

Abbildung 4: Zellzahlentwicklung im zeitlichen Verlauf. Die Zellkonzentration wird durch die Volllinie wiedergegeben, der Nitratgehalt N_i im Medium durch die Strichlinie.



Aufgrund der häufigen Probennahmen muss eine großvolumige Algenkultur angelegt werden. Diese kann jedoch nicht in einem Gefäß gehältert werden, sondern muss auf 18 Flaschen à zwei Liter verteilt werden. Für jede Messung werden jeweils zwei, immer unterschiedliche Flaschen beprobt.

3.2.2 Ergebnisse

Zu Beginn des Versuches werden $35,4 \text{ mmol Nitrat } m^{-3}$ im Medium gemessen. Diese Stickstoffquelle ist nach sechs Tagen aufgebraucht ($[NO_3^-] \leq 0,025 \text{ mmol } m^{-3}$). Die Zellen zehren fast vier Tage von ihren Reserven, bis eine erneute Nitratzugabe erfolgt. Danach beträgt der gemessene Nitratgehalt $45,5 \text{ mmol } m^{-3}$. Innerhalb von 30 Stunden ist auch dieser Stickstoff komplett aufgebraucht.

Die Nitrataufnahme führt jeweils zu einem Anstieg der Zellzahl, des volumetrischen Kohlenstoff- und Stickstoffgehaltes. Der zelluläre Kohlenstoffgehalt bleibt durchgängig auf relativ konstantem Niveau, während der entsprechende Stickstoffgehalt infolge des Nitratmangels stark abnimmt.

Während der Kultur insgesamt $80,9 \text{ mmol beziehungsweise } 1,13 \text{ g Stickstoff } m^{-3}$ zugeführt werden, akkumulieren die Zellen den Messungen zufolge insgesamt $1,28 \text{ g Stickstoff } m^{-3}$.

Versuchsteil 1: An hohe Nitratkonzentration akklimatisierten Zellen versiegt die Stickstoffquelle.

Die Zelldichte zu Beginn des Versuches liegt bei $153 \times 10^6 \text{ Zellen } m^{-3}$. Innerhalb der

3.2 Versuch: Nitratgabe nach Stickstoffhunger

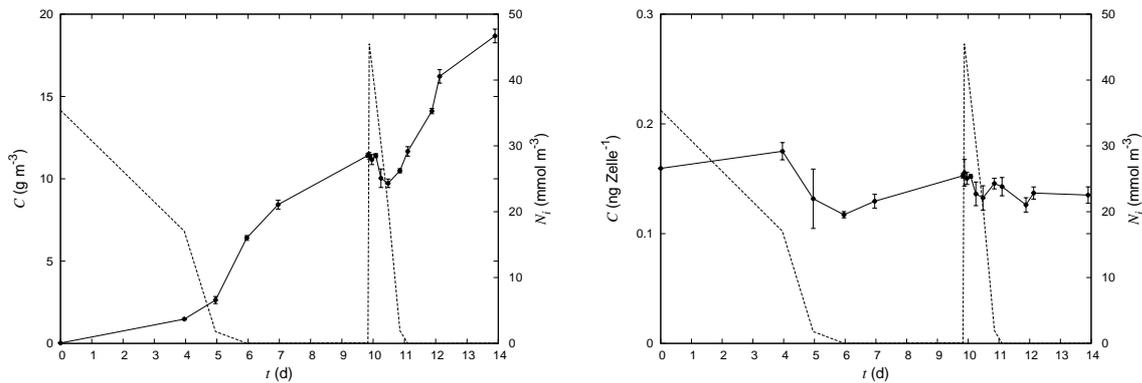


Abbildung 5: Organischer Kohlenstoffgehalt. Dargestellt ist der zeitliche Verlauf sowohl des volumetrischen als auch des Zell-spezifischen Kohlenstoffgehaltes (Volllinie). Die Strichlinie gibt den Nitratgehalt wieder.

folgenden sechs Tage nimmt die Zelldichte stark zu und erreicht fast 55×10^9 Zellen m^{-3} (Abb. 4). Das entspricht insgesamt etwa 8,4 Teilungen. Im folgenden Verlauf ist die Stickstoffquelle im Medium erschöpft, und die Wachstumsrate nimmt ab. Am Ende des neunten Versuchstages liegt die Zelldichte bei etwa 76×10^9 Zellen m^{-3} , was bedeutet, dass sich in diesen vier Tagen nur noch etwa 38% der Zellen teilen.

Der Kohlenstoffgehalt sowohl pro Zelle als auch pro Volumeneinheit nimmt innerhalb der ersten vier Versuchstage leicht zu. In diesem Zeitraum liegt die maximale Zellteilungsrate vor. In den darauf folgenden zwei Tagen, also bis Tag sechs nach Versuchsbeginn, nimmt der zelluläre Kohlenstoffgehalt ab, während der volumetrische weiterhin zunimmt (Abb. 5). Im folgenden Verlauf ist das Nitrat im Medium aufgebraucht. Sowohl der Zell- als auch der Volumen-spezifische Kohlenstoffgehalt (wie auch die Zellzahl) nehmen darauf folgend noch zu.

Der Stickstoffgehalt pro Zelle steigt, wie auch der entsprechende Kohlenstoffgehalt, zunächst an, sinkt allerdings im folgenden Verlauf mit abnehmender Nitratverfügbarkeit stark ab und erreicht an den Tagen sechs bis zehn nach Versuchsbeginn Minimalwerte von etwa $0,01 \text{ ng Zelle}^{-1}$ (Abb. 6). Der volumetrische Stickstoffgehalt nimmt bis Tag sechs nach Versuchsstart durchgängig zu. Nach einer geringfügigen Abnahme wird dieser Wert in den folgenden drei Tagen beibehalten. Ein vergleichbarer Verlauf wird auch bei den Daten von Flynn et al. [31] für *Isochrysis galbana* beobachtet.

Q , das Verhältnis von Stickstoff zu Kohlenstoff, liegt zu Beginn des Versuches bei

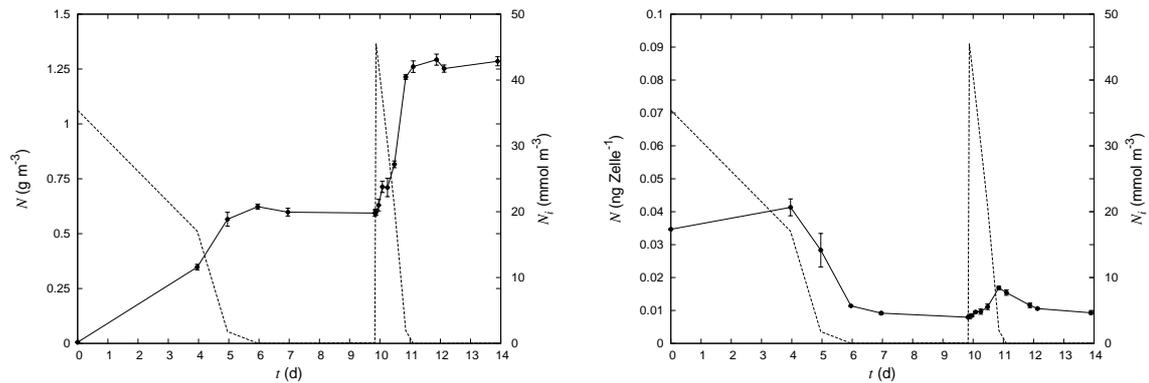
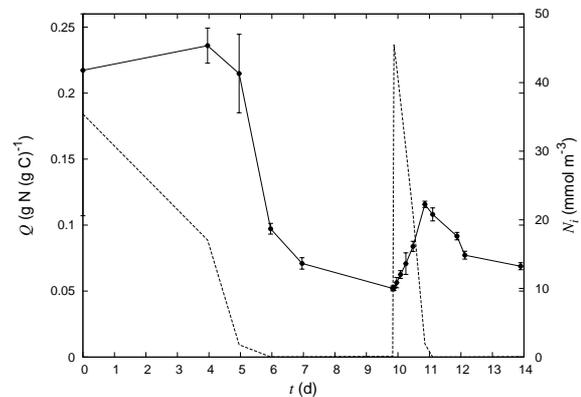


Abbildung 6: Organischer Stickstoffgehalt. Als Volllinie dargestellt ist der zeitliche Verlauf sowohl des volumetrischen als auch des Zell-spezifischen Stickstoffgehaltes. Die Strichlinie gibt den Nitratgehalt wieder.

Abbildung 7: Verhältnis von organisch gebundenem Stickstoff zu entsprechendem Kohlenstoff im zeitlichen Verlauf. Der Verhältniswert (Q) wird durch eine Volllinie, der Nitratgehalt im Medium durch eine Strichlinie dargestellt.



etwa 0,22 g N (g C)⁻¹. Vier Tage danach ist der Wert auf fast 0,24 g N (g C)⁻¹ angestiegen. Mit abnehmender Nitratverfügbarkeit und zugleich steigender Energie-reserve sinkt auch das Verhältnis von Stickstoff zu Kohlenstoff ab (Abb. 7).

Versuchsteil 2: Nitratpeak nach Stickstoffhungerung.

Auf die erneute Stickstoffzugabe folgt innerhalb der nächsten 24 Stunden eine geringfügige Abnahme der Zellzahl um etwa 4% (Abb. 4). Anschließend nimmt die Zellzahl sehr schnell zu. Zu diesem Zeitpunkt ist die Stickstoffquelle im Medium bereits erschöpft.

Sowohl der Zell- als auch der Volumen-spezifische Kohlenstoffgehalt nehmen innerhalb der ersten 15 Stunden nach erfolgter Nitratzugabe ab, der volumetrische Kohlenstoffgehalt um fast 15%, der zelluläre um etwa 13% (Abb. 5). Anschließend

nehmen beide wieder zu. Im Fall des Zell-spezifischen Kohlenstoffgehaltes ist danach wieder eine Ab- und darauf folgend eine Zunahme zu verzeichnen.

Der Stickstoffgehalt steigt ohne Lag-Phase 24 Stunden lang nach erneuter Nitratzugabe an („surge uptake“ [16], Abb. 6). Während der volumetrische Stickstoffgehalt anschließend auf konstant hohem Niveau bleibt, nimmt der zelluläre Stickstoffgehalt bis zuletzt ab.

Das Verhältnis von Stickstoff zu Kohlenstoff (Q) steigt ebenfalls instantan an, sinkt durch die erneuten Mangelbedingungen aber wieder ab (Abb. 7).

3.2.3 Diskussion

Die unter 3.2.2 angesprochene Diskrepanz zwischen insgesamt zugeführtem anorganischem Stickstoff und der gemessenen organischen Stickstoffassimilation ($> 10\%$) kann nicht auf im Medium befindlichen organisch gebundenen Stickstoff zurückzuführen sein, da es sich bei dem Medium um ein künstliches Medium handelt und der Gehalt an - von Nitrat abweichenden - stickstoffhaltigen Substanzen im Verhältnis zu Natriumnitrat nur sehr gering ist (Tab. 1). Deshalb wird von einem Messfehler ausgegangen. Saino et al. [86] geben an, dass mit konventionellen analytischen Methoden häufig ein zu hohes Stickstoff:Kohlenstoff-Verhältnis gemessen werde, was sie auf eine Kontamination mit Luftstickstoff zurückführen. Aufdenkampe et al. [6] führen Ungenauigkeiten der Stickstoff- und Kohlenstoffmessungen auf die verwendeten precombusted GF/F Filter zurück. Bei der Messung mit dem Elemental Analyzer ANCA SL 20-20 kann darüber hinaus die Raumtemperatur Einfluss auf das Ergebnis haben [85].

Versuchsteil 1: An hohe Nitratkonzentration akklimatisierten Zellen versiegt die Stickstoffquelle.

Die Zellen werden bei Versuchsbeginn in neues Medium überführt, welches mit $35,4 \text{ mmol Nitrat m}^{-3}$ nur etwa ein Zwölftel an Nitrat im Vergleich zu dem Vorkulturmedium enthält. Sowohl der Zell-spezifische Kohlenstoffgehalt als auch der entsprechende Stickstoffgehalt nehmen während der ersten vier Versuchstage zu. Anschließend ist eine Verringerung zu verzeichnen. Da das Versuchsmedium weniger Nitrat enthält als das Medium zur Vorkultivierung, könnte dieser Biomasseanstieg auf eine Vergrößerung des Zellvolumens, also eine Auxosporenbildung,

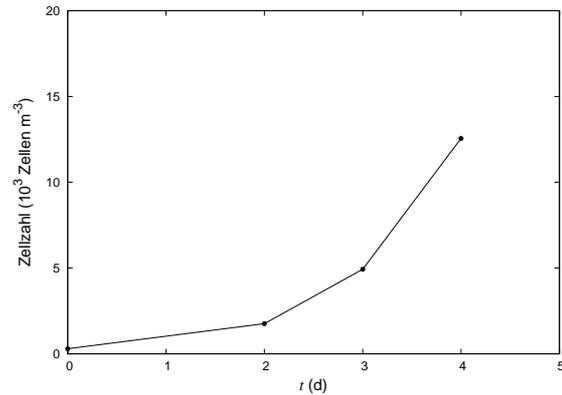


Abbildung 8: Die Entwicklung der Zellzahl direkt vor Versuchsbeginn.

zurückzuführen sein. Costello und Chisholm [17] beschreiben eine spontane Auxosporenbildung für *Thalassiosira weißflogii* während der exponentiellen Phase. Bei der pennaten Diatomee *Nitzschia frustulum* ist bekannt, dass eine Auxosporenbildung leicht durch Übertragung der Kultur auf frisches Medium induziert werden kann [40]. Eine weitere Möglichkeit zur Erklärung des Biomasseanstiegs ist das Vorliegen eines Artefaktes. Zu Beginn des Versuches wird zur Bestimmung des Stickstoff- und Kohlenstoffgehaltes nur eine Flasche beprobt. Somit könnte der ermittelte Anstieg aus einer mangelnden Datendichte resultieren.

Während des beschriebenen Biomasseanstiegs nimmt der Kohlenstoffgehalt um 10 %, der Stickstoffgehalt um 17 % zu, was zu dem beobachteten Anstieg von Q (Abb. 7) führt. Abbildung 8 zeigt die Zellzahlentwicklung vor Versuchsbeginn. Es ist davon auszugehen, dass das Wachstum der Zellen nicht durch Stickstoff limitiert wurde, weshalb ausgeschlossen werden kann, dass die im Vergleich stärkere Stickstoffzunahme auf einen Mangel an Nitrat während der Vorkultivierung zurückzuführen ist. Vielmehr scheint das Vorliegen eines Artefaktes bestätigt.

Mit einsetzendem Nährstoffmangel nehmen sowohl der Zell-spezifische Stickstoff- als auch der entsprechende Kohlenstoffgehalt ab, was auf die zeitgleich starke Zellzunahme zurückzuführen ist. Anschließend, nachdem der Stickstoff im Medium komplett aufgebraucht ist, nimmt der Zell-spezifische Kohlenstoffgehalt wieder zu, der entsprechende Stickstoffgehalt noch etwas weiter ab. Letzteres kann dadurch erklärt werden, dass kein Nitrat mehr aufgenommen werden kann, die Zelldichte jedoch weiterhin zunimmt. Da die Zellen weiterhin mit Energie in Form von elektromagnetischer Strahlung beliefert werden, sollte Kohlenstoff auch weiterhin assimiliert

und gespeichert werden können, wodurch der Anstieg des Kohlenstoffgehaltes erklärt wird. Allerdings ist unter Stickstoffmangel die Anzahl photosynthetisch aktiver PSII stark verringert [9]. In dem Versuch von Berges et al. [9] konnte eine Abnahme an photosynthetisch aktiven PSII bei *Thalassiosira weißflogii* auf 32 % gemessen werden. Außerdem kommt es zu einem Abbau von Chlorophyll (Kap. 2.5) und dadurch schließlich zur Abnahme der Photosynthesekapazität und der photochemischen Effizienz [9, 10]. Über die verbleibende Kapazität des nicht-zyklischen Elektronentransportes hinaus kann ATP weiterhin durch den zyklischen Elektronentransport gebildet werden. Reduktionsäquivalente könnten weiterhin aus dem Citratzyklus stammen. Ein Hinweis darauf, dass der Citratzyklus auch unter starker Stickstofflimitierung abläuft, ist die unveränderte Aktivität des am Citratzyklus beteiligten Enzyms Malatdehydrogenase, welche Hipkin und Syrett [47] bei *Ankistrodesmus braunii* beobachten konnten. Der volumetrische Stickstoffgehalt bleibt nach einer geringfügigen Abnahme zwischen Tag sechs und sieben relativ konstant, während der Zell-spezifische Stickstoffgehalt, wie bereits erwähnt wurde, noch weiter abnimmt.

Innerhalb von 24 Stunden nach versiegter Stickstoffquelle steigt die Zellzahl noch um 20 % an. In den darauffolgenden Tagen wird eine Zunahme von 14 % gemessen. In einem Versuch von De La Rocha und Passow [22] nahm die Zellzahl von *Thalassiosira weißflogii* noch bis 24 Stunden nach erschöpfter Stickstoffquelle zu. Sie verwendeten eine abweichende Nitratkonzentration, Photonenfluenzrate, Temperatur und einen anderen Licht:Dunkel-Zyklus. Ihre Ergebnisse lassen dennoch vermuten, dass die Zellen in dem hier besprochenen Versuch sich nicht bis zuletzt geteilt haben. Es wird davon ausgegangen, dass die Zelldichte fast zwei Tage lang konstant ist, bevor die Nitratkonzentration wieder erhöht wird. Da nach der Stickstofferschöpfung des Mediums kein zusätzlicher Stickstoff mehr aufgenommen werden kann, muss der Bedarf des weiterhin ablaufenden Zellzyklusses auf die in Kapitel 2.5 bereits angesprochene Umverteilung von Stickstoff innerhalb der Zelle zurückzuführen sein. Die Zellen arretieren schließlich in der G₁-Phase, also direkt nach erfolgter Zellteilung [68]. Olson et al. [68] berichten von einem mit dem Stickstoffmangel einhergehenden verringerten Zellvolumen. Schließlich kommt es zur Stagnation der Kultur. Es findet keine Zellteilung mehr statt, Kohlenstoff kann aber noch assimiliert werden. Da eine Zeitspanne von fast vier Tagen zwischen den letzten zwei Messungen unter Stickstoffmangel liegt, lässt sich nicht sagen, ob bis zuletzt mehr Kohlenstoff assimiliert

als veratmet wurde.

Versuchsteil 2: Nitratpeak nach Stickstoffhungerung.

Nach fast vier Tagen ohne anorganischen Stickstoff erfolgt eine erneute Zugabe von Nitrat ($45,5 \text{ mmol m}^{-3}$). Die Zellen sind aufgrund des Stickstoffmangels vermutlich in der G_1 -Phase arretiert, weisen ein verringertes Zellvolumen auf und enthalten entsprechend einen geringen Anteil an Proteinen und Chlorophyll. Darüber hinaus ist auch der Kohlenstoffgehalt geringer als bei Zellen, welchen ausreichend Nitrat zur Verfügung steht (Kap. 2.5). Der Anteil an aktiven PS II ist stark reduziert, und es kann angenommen werden, dass mindestens ein Anteil sowohl der Transportproteine als auch der Assimilationsproteine der Umverteilung von Stickstoff zugunsten anderer Zellbestandteile zum Opfer gefallen sind.

Wenn diesen Zellen wieder Nitrat angeboten wird, so sollte die oberste Priorität die Aufnahme von Stickstoff sein. Wie bereits in Kapitel 2.5 erwähnt wurde, wird davon ausgegangen, dass an dem aktiven Nitrattransport über die Plasmamembran drei unterschiedliche elektrogene H^+/NO_3^- -Symporter beteiligt sind. Im vorliegenden Fall kann vermutet werden, dass zunächst die Funktionsfähigkeit des Transportsystems, welches bei hohen Nitratkonzentrationen tätig ist, wieder hergestellt werden muss. Das kostet zum einen Energieäquivalente, und zum anderen wird Stickstoff in Form von Aminosäuren benötigt. Dieser Stickstoff könnte theoretisch durch passive Permeation in die Zellen gelangen. Als passive Permeation bezeichnet man im Fall von hydrophilen Substanzen die passive Diffusion in hydrophilen Membranbereichen, wahrscheinlich im Zentrum die Membran durchdringender Proteine [57]. Ist der Stickstoff aufgenommen, so muss seine Assimilation erfolgen. Daran sind zunächst einmal die beiden Enzyme Nitrat- und Nitritreduktase beteiligt. Da die Neusynthese der Enzyme neben dem Vorhandensein von Energieäquivalenten auch die Bereitstellung von Aminosäuren voraussetzt, wird vermutet, dass einige der Enzyme die Zeit unter Stickstofflimitierung überstanden haben. Dafür spricht, dass die Zunahme an Stickstoff direkt nach der Nitratzugabe erfolgt. Durch Anwesenheit von Nitrat wird die Transkription der Nitratreduktase-Gene aktiviert [101, 89]. Auch die Synthese der Nitritreduktase ist substratinduziert [101]. So kann der hohe Bedarf an Enzymen zur Stickstoffassimilation bei hohem Nitratangebot gedeckt werden. Durch die Assimilation von Stickstoff kann auch der photosynthetische Apparat wie-

der aufgebaut werden. Zu beobachten ist, dass durch die Stickstoffassimilation auch der „Proteingehalt“ (Q) ansteigt (Abb. 6 und 7). Beide nehmen über etwa 24 Stunden hinweg relativ konstant zu. Mit Versiegen der Stickstoffquelle bleibt auch eine weitere Assimilation aus. Es wird davon ausgegangen, dass auch die Chlorophyllsynthese an die Stickstoffassimilation gekoppelt ist. Zum einen deshalb, weil Proteine zur Synthese von Chlorophyll notwendig sind, und zum anderen ist Chlorophyll auf das Vorhandensein von Apoproteinen angewiesen [38].

Während auf die Nitratzugabe ein sofortiger Anstieg an organischem Stickstoff zu verzeichnen ist, nimmt der Kohlenstoffgehalt zeitgleich ab. Nitrataufnahme und -assimilation nehmen die zuvor in Form von Kohlenstoff gespeicherte Energie in Anspruch. Die Respiration sollte ansteigen. Kohlenstoffgerüste werden benötigt, um Proteine der Stickstoffassimilation und des PSII, RubisCO, mRNAs, Chlorophyll und Apoproteine zu synthetisieren. Auch Proteine, welche an der G_1 -Phase beteiligt sind, und viele andere Stickstoff enthaltende Moleküle, welche durch die lange Phase ohne Stickstoff degradiert wurden, müssen wieder gebildet werden. Diese Vorgänge führen lediglich zu einer Umverteilung des organisch gebundenen Kohlenstoffs innerhalb der Zelle.

Darüber hinaus könnte es auch zur Bildung von Exudaten kommen. Das könnte die Folge davon sein, dass es gilt, so viel Stickstoff wie möglich aufzunehmen, auch wenn dadurch kleine Moleküle (kohlenstoffreich, stickstoffarm, Nebenprodukte), deren weitere Verstoffwechslung zu viel Energie in Anspruch nähme, ausgeschieden werden. Wie in Kapitel 2.3 bereits angesprochen, scheiden einige Mikroalgen Phosphoglykolate als DOM aus, statt es dem Glykolateweg zuzuführen [49].

Die Zellzahl bleibt zunächst konstant und nimmt innerhalb von 24 Stunden nach der Nitratzugabe noch etwas ab. Grund für diese Abnahme könnte sein, dass sich einige Zellen bereits so klein geteilt haben, dass sie sterben. Dieses Phänomen gibt es bei der zentralen Diatomee *Stephanocapsa turris* zum Beispiel [56].

Brussaard et al. [11] beobachteten bei Kulturen von *Ditylum brightwellii* einen Anstieg der Mortalitätsrate, wenn nach Stickstoffhungerung Nitrat oder Nitrit als Stickstoffquelle geboten wurden im Gegensatz zu der Gabe von Ammonium. Fiel der Stickstoffpeak geringer aus, oder wurde die Zeit der Stickstoffhungerung verkürzt, so sank auch die Mortalitätsrate. Da für die Assimilation von Nitrat und Nitrit mehr Reduktionsäquivalente benötigt werden als für die von Ammonium, kann vermutet werden, dass die erhöhte Mortalitätsrate mit den Assimilationskosten von

Stickstoff zusammenhängt. Zellen, welche Stickstoffmangelbedingungen über einen kürzeren Zeitraum ausgesetzt wurden, sollten aufgrund des höheren intrazellulären Stickstoffstatus auch mehr Energieäquivalente speichern können, welche zur Assimilation von Stickstoff aufgewendet werden können.

Die erst 30 Stunden nach der Zugabe von Nitrat einsetzende Zellteilung⁸ kann dadurch erklärt werden, dass zunächst viele Stickstoff enthaltende Moleküle synthetisiert werden müssen, um die G₁-Phase beenden zu können. Der zelluläre Stickstoffgehalt nimmt mit zunehmender Zelldichte ab. Ist die Stickstoffreserve im Medium aufgebraucht, nimmt auch der Gehalt an organisch gebundenem Stickstoff pro Volumeneinheit nicht weiter zu. Bezogen auf die Zelle nimmt der Stickstoffgehalt aufgrund der sich weiterhin teilenden Zellen jedoch mit dem Ausbleiben an Nährstoffen ab. Dieser Zusammenhang wurde oben bereits erläutert.

Die volumetrische Zunahme an organisch gebundenem Kohlenstoff erfolgt erst kurz bevor das dem Medium zugeführte Nitrat aufgebraucht ist und hält bis zuletzt an. Nachdem der Kohlenstoffgehalt wieder zugenommen hat, was darauf hinweist, dass der Verlust an Kohlenstoff im Vergleich zur photosynthetischen Kohlenstofffixierung relativ gering ist, erfolgt auch eine starke Zellzahlzunahme. Auch in Bezug auf die Zelle folgt auf die Kohlenstoffabnahme während der extensiven Stickstoffaufnahme eine Zunahme. Photosynthetisch fixierter Kohlenstoff kann also wieder (in geringerem Maße als unter Nicht-Mangel-Bedingungen) akkumuliert werden. Durch den Anstieg der Zellzahl kommt es zu der Abnahme an Kohlenstoff pro Zelle. Mit abnehmender Zellteilungsrate kann im Anschluss auch die Zell-spezifische Kohlenstoffbilanz wieder etwas ansteigen.

3.3 Daten von Laws und Bannister

Laws und Bannister [54] haben 1980 den bisher einzigen Datensatz veröffentlicht, welcher Licht-, Nitrat-, Ammonium- und Phosphatlimitierungsversuche einer einzigen Algenart beinhaltet. Der verwendete Versuchsorganismus ist *Thalassiosira fluviatilis*. Sie wurde in einem kontinuierlichen Kultursystem bei 20 °C und einem Licht : Dunkel-Zyklus von 12 : 12 gehältert. In allen Versuchsansätzen wurde jeweils

⁸bei De La Rocha und Passow [22] waren es 37 Stunden, unter anderen Hälterungsbedingungen

der Zell-spezifische Gehalt an organisch gebundenem Stickstoff, Kohlenstoff und Chlorophyll a bestimmt. Der Chlorophyll a-Gehalt wird zusätzlich in Bezug auf das beprobte Volumen angegeben. Darüber hinaus werden die Verdünnungsrate, die geschätzte Lichtintensität, der Produktivitätsindex sowie die Kohlenstoffverlustrate im Dunkeln angegeben.

In der vorliegenden Arbeit interessieren die Nitrat- und Lichtlimitierungsversuche. Erstere wurden bei einer Photonenflussrate von etwa $240 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ und Nitratkonzentrationen von maximal ein paar Zehntel mmol m^{-3} durchgeführt. Die Lichtlimitierungsversuche basieren auf einer Nitratkonzentration von 250mmol m^{-3} . Die Photonenflussraten lagen zwischen $4,4 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ und $209 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

4 Aufbau der Modelle

4.1 Geider-Modell

Das Modell von Geider, MacIntyre und Kana [38] (kurz: „Geider-Modell“) wurde 1998 veröffentlicht und dient der Beschreibung von Wachstumsrate, Kohlenstoff-spezifischem Chlorophyll a- und entsprechendem Stickstoffgehalt von Phytoplankton in Abhängigkeit von Photonenfluenzrate, Temperatur und Nährstoffstoffverfügbarkeit. Die Biomasse des Phytoplanktons wird in partikulären organischen Kohlenstoff, - Stickstoff und in Chlorophyll a untergliedert und ihre Entwicklung soll sowohl bei gleichmäßigem als auch dynamischem Wachstum beschrieben werden können. Die Akklimatisierung an variierende Umweltparameter basiert auf den folgenden drei Charakteristika:

- (1) Eine Herunterregulation des Pigmentgehaltes erfolgt zum einen unter hohen Photonenfluenzraten und zum anderen, wenn die Wachstumsrate durch mangelnde Nährstoffverfügbarkeit oder die Temperatur limitiert wird.
- (2) Ist die Wachstumsrate lichtgesättigt oder nährstofflimitiert, so können Energie-reservepolysaccharide akkumuliert werden. Kommt es anschließend zur Lichtlimitierung oder einem verhältnismäßig hohen Nährstoffgehalt, so können diese Reserveprodukte wieder mobilisiert werden.
- (3) Stickstoff- und Kohlenstoffmetabolismus sind aneinander gekoppelt.

Die verwendeten Variablen und Parameter sind in Tabelle 2 aufgelistet.

4.1.1 Photosynthese und Kohlenstoffassimilation

Die Veränderung des organischen Kohlenstoffgehalts wird als das Ungleichgewicht zwischen photosynthetischem Zugewinn P_{phot}^C und dem respiratorischem Verlust R (Kap. 4.1.2) modelliert (Gl. 6). Die Exkretion von organischem Material wird bewußt vernachlässigt.

$$\frac{1}{C} \frac{dC}{dt} = P_{phot}^C - R \quad (6)$$

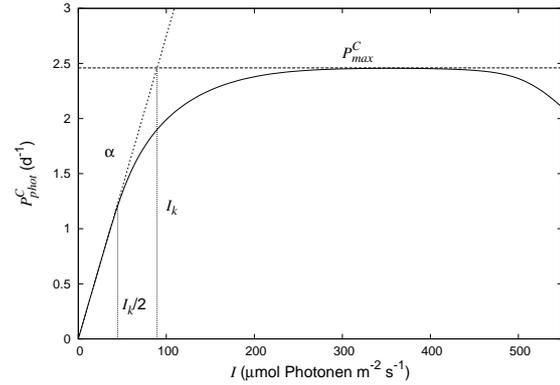
Die Einheit der Photosyntheserate (P_{phot}^C) ist „assimilierter Kohlenstoff pro be-

stehender Kohlenstoff-Biomasse und Zeiteinheit“. Für die Berechnung der Photosyntheserate (P_{phot}^C) wird davon ausgegangen, dass diese eine Sättigungsfunktion

Tabelle 2: Einheiten und Definition der in dem von Geider et al. erstellten Modell verwendeten Symbole. Aus Platzgründen wird stellvertretend für „mol Photonen“ die Einheit „Einstein“ (E) verwendet.

Name	Definition	SI-Einheit
A_E	Steigung d. lin. Region des Arrheniusplots	K
C	Konzentration organischen C	g C m^{-3}
$Chl a$	Chl a-Konzentration	g Chl a m^{-3}
I	Photonenfluenzrate	$\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$
K_{nit}	Halbsättigungskonstante der Nitrataufnahme	g N m^{-3}
n	Formfaktor z. Beschreibung d. Abhängigkeit $V_{max}^C(Q)$	1
N	Konzentration organischen N	g N m^{-3}
N_i	Konzentration anorganischen N	g N m^{-3}
P_{phot}^C	C-spezifische Photosyntheserate	s^{-1}
P_{max}^C	Maximaler Wert von P_{phot}^C bei T	s^{-1}
P_{ref}^C	Wert von P_{max}^C bei Q_{max} und T_{ref}	s^{-1}
Q	Verhältnis $N : C$ in der Zelle	g N (g C)^{-1}
Q_{min}	Minimaler Wert von Q	g N (g C)^{-1}
Q_{max}	Maximaler Wert von Q	g N (g C)^{-1}
R^C	Respirationsrate zur Deckung des Grundbedarfs	s^{-1}
$R^{Chl a}$	Chl a-Degradationsrate	s^{-1}
R^N	N-Remineralisierungsrate	s^{-1}
R^{ref}	Degradationsratenkonstante bei T_{ref}	s^{-1}
T	Temperatur	K
$T_{function}$	Funktion zur Umrechnung von T_{ref} auf T	1
T_{ref}	Referenztemperatur	K
V_N^C	C-spezifischen Stickstoffaufnahme	$\text{g N (g C)}^{-1} \text{s}^{-1}$
V_{max}^C	Maximaler Wert von V_N^C	$\text{g N (g C)}^{-1} \text{s}^{-1}$
V_{ref}^C	Wert von V_{max}^C bei Q_{min} und T_{ref}	$\text{g N (g C)}^{-1} \text{s}^{-1}$
$\alpha^{Chl a}$	Chl a-spezifische Anfangssteigung der PI-Kurve	$\text{m}^2 \text{g C } (\mu\text{E g Chl a})^{-1}$
$\rho^{Chl a}$	Regulationsterm der Chl a-Synthese	$\text{g Chl a (g N)}^{-1}$
θ^C	Verhältnis $Chl a : C$ in der Zelle	$\text{g Chl a (g C)}^{-1}$
θ^N	Verhältnis $Chl a : N$ in der Zelle	$\text{g Chl a (g N)}^{-1}$
θ_{max}^N	Maximaler Wert von θ^N	$\text{g Chl a (g N)}^{-1}$
ζ	Kosten der Biosynthese	g C (g N)^{-1}

Abbildung 9: PI-Kurve. Mit zunehmender Photonenflussrate nimmt die Photosyntheserate (P_{phot}^C) zu. Oberhalb einer Spezies- und Situations-spezifischen Photonenflussrate nimmt die Photosyntheserate wieder ab (Photoinhibition). α bezeichnet die Anfangssteigung der Kurve, P_{max}^C die maximale Photosyntheserate. Der Lichtsättigungsparameter I_k gibt die Photonenflussrate an, bei welcher α und P_{max}^C sich schneiden.



der Photonenflussrate I ist (Gl. 7). Dieser Zusammenhang ist bekannt, und seine graphische Darstellung wird als Photosynthese-Licht- oder kurz PI-Kurve bezeichnet (Abb. 9). Unter geringen Photonenstromdichten erfolgt ein linearer Anstieg der Photosyntheserate mit I . Die entsprechende Steigung wird als α bezeichnet und ist abhängig von dem Kohlenstoff-spezifischen Chlorophyll a-Gehalt (θ^C) der Zellen (Gl. 8). Typischerweise ist diese Steigung bei Algen, welche an geringe Photonenflussraten akklimatisiert sind und folglich einen hohen Gehalt an Chlorophyll a aufweisen (zum Beispiel unter dem Eis oder in großen Tiefen), höher als bei solchen, welche an hohe Photonenstromdichten akklimatisiert sind. Ab einer bestimmten Photonenflussrate wird die Enzymkapazität der ATP und Reduktionsäquivalente weiterverarbeitenden Prozesse limitierend für die Photosyntheserate. Das bedeutet, die Stickstoffquote Q der Zellen korreliert mit dem Wert der maximalen Photosyntheserate P_{max}^C (s. Gl. 9).

$$P_{phot}^C = P_{max}^C \left(1 - e^{-\alpha^{Chl a} I \frac{\theta^C}{P_{max}^C}} \right) \quad (7)$$

Gleichung 7 beinhaltet den Verhältniswert $(\alpha^{Chl a} \theta^C I) / P_{max}^C$, wobei $(\alpha^{Chl a} \theta^C)$ auch als α zusammengefasst wird:

$$\alpha^{Chl a} \theta^C = \alpha \quad (8)$$

In dem Modell wird die Chlorophyll a-spezifische Anfangssteigung der PI-Kurve ($\alpha^{Chl a}$) als fester Parameterwert behandelt. Der Wert α kann, wie oben bereits erwähnt wurde, stark variieren, je nachdem, um welche Spezies es sich handelt und

unter welchen Bedingungen sie gehältert wurde.

(αI) ist die aufgrund der Chlorophyllausstattung theoretisch mögliche Photosyntheserate und P_{max}^C die maximale, lichtgesättigte Photosyntheserate, welche praktisch möglich ist. Diese unterscheidet sich von ersterer vor allem dadurch, dass bei ihrer Berechnung die Stickstoffquote Q berücksichtigt wird. Q gilt als Indikator für die Enzymausstattung der Zelle. Unterhalb von I_k (Abb. 9) ist das Verhältnis von (αI) zu P_{max}^C kleiner als eins, oberhalb entsprechend größer. Für hohe Photonenfluenzraten strebt der Term $\exp(-\alpha I P_{max}^C)^{-1}$ gegen null und P_{phot}^C somit gegen P_{max}^C (Gl. 7). Dadurch, dass in die Berechnung von P_{max}^C die Stickstoffquote Q der Zellen mit einfließt, werden an dieser Stelle der Stickstoff- und der Kohlenstoffmetabolismus miteinander verknüpft. Die Photoinhibition (s. Beschriftung Abb. 9), welche unter hohen Photonenfluenzraten auftreten kann, wird in dem Modell vernachlässigt. Die maximale, lichtgesättigte Photosyntheserate P_{max}^C wird berechnet in Abhängigkeit von Q , der Temperatur T und P_{ref}^C (Gl. 9). P_{ref}^C ist die maximale Photosyntheserate (P_{max}^C), welche erreicht wird, wenn Q maximal ist und T der Referenztemperatur entspricht. In dem Modell wird P_{ref}^C ein fester Parameterwert zugewiesen. Die Berechnung von $T_{function}$ wird in Kapitel 4.1.6 besprochen.

$$P_{max}^C = P_{ref}^C \left[\frac{Q - Q_{min}}{Q_{max} - Q_{min}} \right] T_{function} \quad (9)$$

4.1.2 Respiration

Die Respiration R wird behandelt als Summe aus Basisrespiration R^C (vgl. R_M aus Kap. 2.3, s.a. Kap. 4.2.2) und den Kosten für die Biosynthese und ist damit an den Stickstoffmetabolismus gekoppelt (Gl. 10).

$$R = R^C + \zeta V_N^C \quad (10)$$

$$R^C = R_{ref} T_{function} \quad (11)$$

R ist eine lineare Funktion der Stickstoffaufnahme (V_N^C , Kap. 4.1.3). Es wird davon ausgegangen, dass die Reduktion von Nitrat zu Ammonium, der Einbau von Ammonium in Aminosäuren und die anschließenden Polymerisation zu Proteinen einen erheblichen Anteil an den Gesamtkosten des Metabolismus darstellen. Die Ba-

sisrespiration (R^C) wird über den Parameterwert R_{ref} berechnet (Gl. 11). Geider et al. gehen bei der Modellierung folglich davon aus, dass R^C allein abhängig von der Temperatur und demnach unabhängig von der Wachstumsrate ist. In Kapitel 2.3 wurde bereits angesprochen, dass eine empirische Verifizierung der Annahme, der Basismetabolismus sei konstant, nicht vorliegt [34]. Die Ergebnisse von Richards und Thurston [81] weisen darauf hin, dass die Proteinumsatzrate, welche als Teil des Basismetabolismus gesehen wird, variieren kann [34].

ζ gibt das Äquivalent an Kohlenstoff wieder, welches für die Assimilation von Stickstoff benötigt wird. Dieser Parameter läßt sich berechnen [70]. Laut Geider [34] besteht eine Abhängigkeit der Biosynthesekosten ζ von der Biomassezusammensetzung. Das würde bedeuten, dass ζ nicht durch einen konstanten Wert wiedergegeben werden kann.

4.1.3 Aufnahme und Assimilation von Stickstoff

Die Änderungsrate des organischen Stickstoffgehalts wird beschrieben als Differenz zwischen der relativen, Kohlenstoff-spezifischen Stickstoffaufnahme ($V_N^C Q^{-1}$) und der Remineralisierungsrate von Stickstoff (R^N) (Gl. 12).

$$\frac{1}{N} \frac{dN}{dt} = \frac{V_N^C}{Q} - R^N \quad (12)$$

Vereinfachend weisen Geider et al. R^N , R^C und R_M den gleichen Wert zu. Geider et al. behandeln die Stickstoffaufnahme und die -assimilation nicht getrennt voneinander, weshalb die Stickstoffassimilation direkt in Anlehnung an die Michaelis-Menten Kinetik als Sättigungsfunktion der Nitratkonzentration beschrieben werden kann (Gl. 13). Darüber hinaus wird vereinfachend davon ausgegangen, dass es keine Lag-Phase zwischen der Stickstoffassimilation und der Proteinsynthese gibt.

$$V_N^C = V_{max}^C \left(\frac{N_i}{N_i + K_M} \right) \quad (13)$$

Mit zunehmender Konzentration an gelöstem anorganischen Stickstoff im Medium nimmt die Stickstoffaufnahme bis zur Halbsättigungskonstante stark zu (Abb. 10).

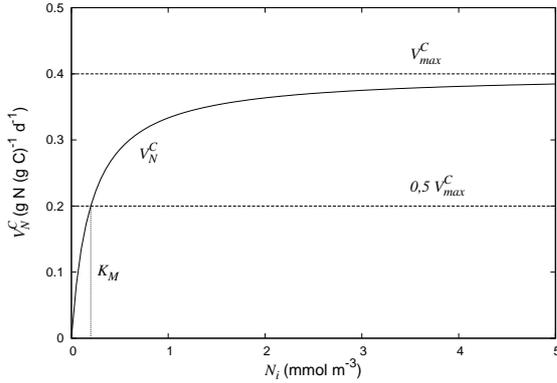


Abbildung 10: Klassische Michaelis-Menten Sättigungskurve. V_{max}^C ist die maximale, C-spezifische Stickstoffaufnahme und V_N^C die in Abhängigkeit der vorherrschenden anorganischen Stickstoffkonzentration (N_i) erfolgende Stickstoffaufnahme. K_M ist die Michaeliskonstante.

Bei Konzentrationen, welche den Wert der Halbsättigungskonstanten übersteigen, nähert sich die Stickstoffaufnahme asymptotisch einem Maximalwert V_{max}^C .

$$V_{max}^C = V_{ref}^C \left[\frac{Q_{max} - Q}{Q_{max} - Q_{min}} \right]^n T_{function} \quad (14)$$

V_{max}^C in dem Modell ist unabhängig von der Tageslänge. Bei einigen Algen wie beispielsweise *Pavlova lutheri* unterscheiden sich die Aufnahmeraten in Licht- und Dunkelphasen jedoch voneinander, wie Laws und Wong [55] feststellen konnten [38]. Die Abhängigkeit der maximalen Kohlenstoff-spezifischen Stickstoffaufnahme (V_{max}^C) von Q kann in dem Modell durch den Formfaktor n variiert werden. Je höher die Stickstoffquote der Zellen ist, um so geringer sollte die Stickstoffaufnahme ausfallen. Das hängt damit zusammen, dass für die Assimilation von Stickstoff Kohlenstoffgerüste zur Verfügung gestellt werden müssen. Je höher der Wert für Q ist, um so weniger Kohlenstoffreserven stehen zur Verfügung. Geider et al. [38] gehen davon aus, dass die maximale Aufnahmerate von Stickstoff mit zunehmender Stickstoffquote Q nicht linear abnimmt. Diese Annahme sei notwendig, um unrealistisch hohe Verhältniswerte unter geringen Lichtbedingungen zu vermeiden. Vielmehr solle die maximale Nitrataufnahmerate zunächst relativ konstant bleiben und erst kurz bevor die maximale Stickstoffquote (Q) erreicht wird, steil abnehmen (vgl. Abb. 11). Dieser Zusammenhang besteht Zevenboom und Mur [102] zufolge bei *Oscillatoria agardhii*, einem Cyanobakterium, unter nitratlimitierten sowie unter nährstoffgesättigten Wachstumsbedingungen [38].

Da Proteine sowohl an der Stickstoffaufnahme als auch der Assimilation von Stickstoff beteiligt sind, ist der beschriebene Kurvenverlauf nicht ganz schlüssig. Wenn die

Stickstoffquote minimal ist, die Zellen also nur soviel Stickstoff enthalten, dass sie den Grundmetabolismus aufrecht erhalten können, scheint es eher unwahrscheinlich, dass maximale Werte für V_{max}^C erreicht werden. Wie bereits in Kapitel 2.5 erwähnt wurde, gehen Flynn et al. [32] davon aus, dass die potentielle Transportrate von Nitrat mit sinkender Stickstoffquote zunächst ansteigt und bei weiterhin sinkendem Q absinkt.

Der von Geider et al. [38] beschriebene Kurvenverlauf kann in dem Modell erreicht werden, wenn für den Formfaktor n ein Wert von 0,2 verwendet wird. Mit den von Geider et al. genannten Gleichungen konnte n bis auf einen Wert von 0,5 erniedrigt werden. Für kleinere Werte berechnete der hier verwendete Livermore Solver (LSODE) keine Ausgabewerte mehr. Das Problem an der Formulierung von Geider et al. [38] ist, dass die Steigung der Funktion für $Q \rightarrow Q_{max}$ (Gl. 14) gegen unendlich geht und die Funktion dadurch nicht bis Q_{max} differenzierbar ist. Deshalb wurde eine abweichende Funktion verwendet (Gl. 15). Das ist möglich, da die ursprüngliche Funktionsgleichung von Geider et al. (Gl. 14) allein darauf basiert, bestehende Datensätze beschreiben zu können. Mithilfe der neuen Gleichung können Ausgabewerte auch für $n \leq 0,5$ erzeugt werden. Abbildung 11 zeigt die genannten Zusammenhänge jeweils für ein n von 1 und eines von 0,2. Dadurch, dass V_{max}^C in Abhängigkeit von Q berechnet wird, entsteht in dem Modell ein signifikanter Zusammenhang zwischen Kohlenstoff- und Stickstoffmetabolismus [38].

$$V_{max}^C = V_{ref}^C T_{function} \frac{\tanh\left(\frac{Q_{max}-Q}{Q_{max}-Q_{min}} n\right)}{\tanh\left(\frac{1}{n}\right)} \quad (15)$$

Geider et al. [38] berichten, dass McCarthy und Goldmann [59] für *Thalassiosira pseudonana* unter gleichmäßigem Wachstum bei Ammoniumlimitierung eine inverse Abhängigkeit der maximalen, Stickstoff-spezifischen Stickstoffaufnahme (V_{max}^N) von der Wachstumsrate feststellen (Abb. 12). V_{max}^N kann berechnet werden durch Division von V_{max}^C durch Q . In Abbildung 12 werden die Daten von McCarthy und Goldmann verglichen mit den entsprechenden Modellberechnungen. Zu sehen ist auch hier, dass der Verlauf mit einem Formfaktor n von 0,2 besser beschrieben werden kann als mit einem von 1.

Ross und Geider [83] zeigen, dass das hier behandelte Modell von 1998 durch die Verwendung von Gleichung 14 diurnale Schwankungen des Kohlenstoff-spezifischen

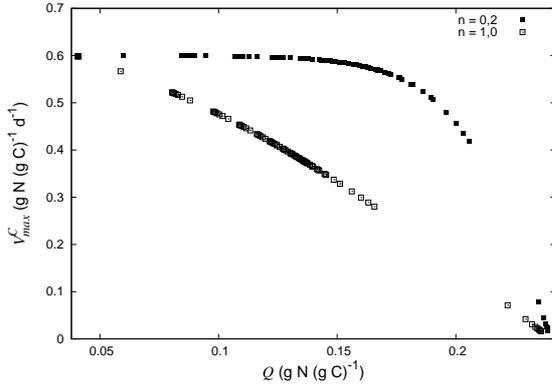


Abbildung 11: Abhängigkeit $V_{max}^C(Q)$ für ein n von 1 (nicht-gefüllte Quadrate) und eines von 0,2 (gefüllte Quadrate). Die geplotteten Daten werden berechnet mit Nitratkonzentrationen zwischen $1 \mu\text{mol m}^{-3}$ und 1mmol m^{-3} und Photonennfluenzraten zwischen $1 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ und $500 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$, jeweils in zehn gleich großen Intervallen. Als Parameterwerte werden die in Kap. 5.2.1 genannten Werte verwendet.

Chlorophyll- und Stickstoffgehaltes nicht gut wiedergibt. In der vorliegenden Arbeit wird bei der Beschreibung dynamischen Wachstums jeweils nur maximal einen Wert pro 24 Stunden verwendet, wodurch dieser Fehler nicht auffällt.

4.1.4 Photoakklimatisation

Die Synthese von Chlorophylla wird über die Kohlenstoff-spezifische Stickstoffaufnahme (V_N^C) direkt an die Stickstoffassimilation gekoppelt (Gl. 16). Da V_N^C abhängig von dem Kohlenstoffgehalt der Zellen ist (Gl. 13 und Gl. 14 bzw. Gl. 15), besteht folglich auch eine (indirekte) Abhängigkeit der Chlorophyllsynthese von dem Kohlenstoffmetabolismus.

$$\frac{1}{Chl a} \frac{dChl a}{dt} = \frac{\rho_{Chl a} V_N^C}{\theta^C} - R^{Chl a} \quad (16)$$

Diese Kopplung basieren Geider et al. [38] zum einen auf den von Mortain-Bertrand et al. [63] festgestellten Zusammenhang zwischen der Akkumulation von Chlorophylla und der Synthese von Apoproteinen und zum anderen auf die Erkenntnis von Raven [79], dass der Verhältniswert von Proteinen zu Pigmenten in den Pigment-Protein-Komplexen allgemein hoch ist. Darüber hinaus stimme, so Geider et al., die Annahme der Kopplung ebenfalls überein mit den Ergebnissen von Prézelin und Matlick [77], welche besagen, dass *Gonyaulax polyhedra* nach Stickstoffverhungern und Hälterung unter hohen Lichtintensitäten nicht mehr in der Lage ist, eine Akklimatisation an geringe Photonennfluenzraten zu vollziehen.

Die Chlorophylla-Synthese wird reguliert durch die Variable $\rho_{Chl a}$, deren Berech-

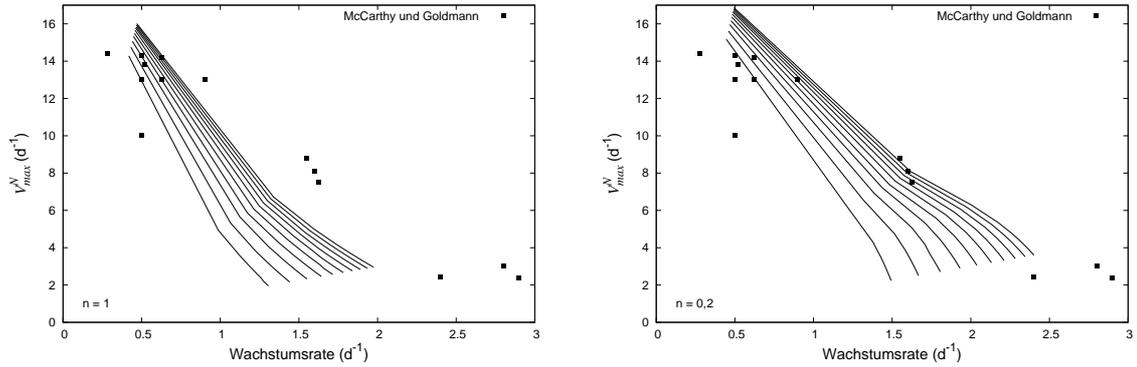


Abbildung 12: Zusammenhang zwischen der maximalen, Stickstoff-pezifischen Nitrat-aufnahmerate und der Wachstumsrate für einen Formfaktor n von 1 und einen von 0,2. Die geplotteten Daten wurden berechnet mit Nitratkonzentrationen zwischen $0,03 \text{ mmol m}^{-3}$ und 2 mmol m^{-3} und Photonenfluenzraten von $50 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ und $150 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, jeweils in zehn gleich großen Schritten. Die Vergleichsdaten von McCarthy und Goldmann [59] wurden mit *Thalassiosira pseudonana* erstellt. Die verwendeten Parameterwerte sind, abweichend von denen für *Thalassiosira weißflo-gii* (Kap. 5.2.1), folgende: $P_{ref}^C = 5.1 \text{ d}^{-1}$; $Q_{max} = 0,2 \text{ g N (g C)}^{-1}$; $R = 0 \text{ d}^{-1}$; $V_{ref}^C = 1 \text{ g N (g C d)}^{-1}$; $\theta_{max}^N = 0,4 \text{ g Chl (g N)}^{-1}$; $\zeta = 1,54 \text{ g C (g N)}^{-1}$. Bis auf den Wert von ζ entsprechen die Werte den Angaben von Geider et al. [38] für *Thalassiosira pseudonana*.

nung Gleichung 17 entsprechend erfolgt. Der Term $P_{phot}^C (\alpha I)^{-1}$ beschreibt das Verhältnis von assimilierter zu absorbierter Energie. Unter geringen Photonenstromdichten entsprechen P_{phot}^C und (αI) einander. Mit zunehmender Photonenfluenzrate jedoch übersteigt $(\alpha I) P_{phot}^C$ in zunehmendem Maße. Um photooxidative Schäden durch zu hohe Anregung zu vermeiden, sollten die Zellen bestrebt sein, den in Gleichung 17 vorkommenden Verhältniswert möglichst hoch zu halten. Dies kann durch eine geringe Anfangssteigung der PI-Kurve erreicht werden, also einen geringen Chlorophyll a-Gehalt der Zellen. Ist das Verhältnis von P_{phot}^C zu (αI) niedrig, ist auch $\rho_{Chl a}$, also ein von diesem Verhältnis abhängender Anteil des maximalen Stickstoff-spezifischen Chlorophyll a-Gehaltes (θ_{max}^N), niedrig. Und das wiederum führt zu einer geringen Chlorophyll a-Syntheserate (Gleichung 16).

$$\rho_{Chl} = \theta_{max}^N \frac{P_{phot}^C}{\alpha I} \quad (17)$$

Geider et al. [38] schreiben, das Ausmaß der Kopplung von Chlorophyll a-Synthese mit der Stickstoffassimilationsrate hinge von dem Verhältnis zwischen der vorherr-

schenden Photonenfluenzrate I und dem Lichtsättigungsparameter I_k ab. Je geringer das Verhältnis von I zu I_k , um so höher ist die Chlorophyll a-Syntheserate bei gleichbleibender Stickstoffassimilationrate und umgekehrt.

$$I_k = \frac{P_{max}^C}{\alpha} \quad (18)$$

I_k ist abhängig von dem Kohlenstoff-spezifischen Chlorophyll a-Gehalt (θ^C , Gl. 8) und dem entsprechenden Stickstoffgehalt (Q , Gl. 9). Bezogen auf die besprochene Kopplung bedeutet dies, dass die Chlorophyll a-Syntheserate bei gleichbleibender Stickstoffassimilationrate um so höher ist, je höher Q und je geringer θ^C .

Die Rate der Chlorophyll a-Degradation ($R^{Chl a}$) ist, wie auch R^C und R^N , proportional zu der entsprechenden Stoffkonzentration, hier zu Chlorophyll a. Geider et al. [38] gehen, wie zuvor bereits erwähnt wurde, vereinfachend davon aus, dass alle drei Raten gleich sind.

4.1.5 Energiespeicherung

Unter Stickstoffmangel-Bedingungen und zugleich hohen Photonenstromdichten ist das Verhältnis von Photosynthese zu Stickstoffassimilation hoch. In dem Modell spiegelt sich dieser Sachverhalt in einer abnehmenden Stickstoffquote wieder und wird als Auffüllung der Energiereserven gewertet. Unter geringen Lichtintensitäten oder Dunkelheit findet die Stickstoffassimilation weiterhin statt, während die Photosyntheserate abnimmt beziehungsweise stoppt. In dem Modell läuft die Stickstoffassimilation im Dunkeln unverändert weiter, während sie in Wirklichkeit (Kap. 2.5) in verringertem Ausmaß stattfindet. Der beschriebene Vorgang kann als Mobilisierung der Energiereserven betrachtet werden. Der gespeicherte Kohlenstoff stellt zum einen Kohlenstoffskelette zur Verfügung, zum anderen kann die darin gespeicherte Energie aber auch durch Respiration freigesetzt werden und so unter anderem Stickstoffaufnahme und -assimilation mit Energie beliefern. Während der Mobilisierung von Kohlenstoff nimmt folglich der Verhältniswert Q sowohl aufgrund der anhaltenden Stickstoffaufnahme als auch wegen dem abnehmenden Kohlenstoffgehalt zu.

4.1.6 Einfluss der Temperatur

Die Temperatur beeinflusst sowohl die Photosynthese als auch die Assimilation von Stickstoff über die Geschwindigkeit bestimmende Enzymprozesse.

In dem Modell bedeutet dies, dass die Werte P_{max}^C , die Raten R^C , R^{Chl} , R^N und V_{max}^C mit der Temperatur variieren. Geider et al. [38] gehen davon aus, dass sowohl die Anfangssteigung der PI-Kurve (α) als auch die Halbsättigungskonstante der Stickstoffaufnahme (K_{nit}) unabhängig von der Temperatur sind. Dabei stützen sie sich auf entsprechende Ergebnisse von Ahlgren [1] und Post et al. [76].

In dem Modell wird vereinfachend davon ausgegangen, dass der Einfluss der Temperatur auf die beschriebenen Reaktionen gleich ist (Gl. 19).

$$T_{function} = e^{A_e \left(\frac{1}{T_{ref}} - \frac{1}{T} \right)} \quad (19)$$

Diese Gleichung hat ihren Ursprung in der Arrhenius-Gleichung (Kap. 2.7). A_e ist die Steigung der linearen Region des Arrheniusplots und gibt einen Temperaturwert an. T_{ref} ist die Bezugstemperatur, also die Temperatur, unter welcher die Parameterwerte von P_{ref}^C , R_{ref} und V_{ref}^C bestimmt werden, und T ist die Versuchstemperatur. Ist T gleich T_{ref} , so wird $T_{function}$ gleich eins. Ist T kleiner als T_{ref} , so wird $T_{function}$ kleiner als eins. Das bedeutet, P_{max}^C , R^X und V_{max}^C nehmen entsprechend kleinere Werte an als P_{ref}^C , R_{ref} und V_{ref}^C . Ist T größer als T_{ref} , so gilt der umgekehrte Fall.

4.2 Pahlow-Modell

Der Grundgedanke dieses Modells ist der, dass phytoplanktische Organismen ihr Wachstum optimieren können, und zwar dadurch, dass sie ihre Stoff- und Energieressourcen optimal verteilen zwischen den miteinander konkurrierenden metabolischen Bedürfnissen für Nährstoffaufnahme und -assimilation, Lichtabsorption und Wachstum.

Pahlow [70] erklärt sich auch die bemerkenswerte Konstanz des Redfield-Verhältnisses über weite Teile des Meeres als Ergebnis des Evolutionsdruckes, unter Lichtlimitierung, aber hohen Kohlenstoffkonzentrationen maximale Wachstumsraten zu erzielen.

Pahlow [70] ist der Ansicht, dass kein bis 2005 veröffentlichtes Modell die unter Licht- und Nährstofflimitierung beobachtete unterschiedliche Entwicklung von Kohlenstoff, Stickstoff und Chlorophyll beschreiben kann. Darüber hinaus bemängelt er, dass bisherige Phytoplanktonmodelle auf empirisch hergeleiteten Formulierungen individueller Prozesse basieren. Als Beispiele nennt er die Beschreibung der Photosynthese als eine Funktion der Photonenstromdichte und die Modellierung des Wachstums als Funktion des zellulären Nährstoffgehalts. Damit bezieht er sich auf die Arbeiten von Platt und Jassby [75], Droop [24] und Geider et al. [38].

Da theoretische Herleitungen auf Zellebene sowohl für die Nährstoffaufnahme [2] als auch für Photosynthese und Photoakklimatisation [8] unternommen wurden, macht sich Pahlow [70] zur Aufgabe, ein Konzept, welches Nährstoff- und Chlorophyllodynamik miteinander vereint, zu erstellen. Die oben angesprochene Optimierungshypothese wird verwendet als ein allumfassendes Konzept, welches die individuellen Zellfunktionen in eine einheitliche Beschreibung der Dynamik des Phytoplankton-Chlorophylls und -Stickstoffs bringt.

Pahlow untergliedert die Biomasse des Phytoplanktons in Kohlenstoff, Stickstoff und Chlorophyll. Wie in dem Modell von Geider et al. [38] wird Kohlenstoff sowohl als Grundeinheit für Biomasse als auch für metabolische Energie angesehen. Alle metabolischen Prozesse werden als Energie-umsetzende Prozesse bezüglich des Energieverbrauches und der Kohlenstoffinvolvierung angesehen. Energie und die Leis-

tungsfähigkeit des Energieumsatzes⁹ werden hier als die zwei Hauptressourcen betrachtet, welche für das Zellwachstum notwendig sind.

Die folgenden vier Annahmen sollen die Formulierung einer optimalen Aufteilung von Energie und Leistungsfähigkeit des Energieumsatzes vereinfachen:

- (1) Die Reaktionsgeschwindigkeit ist proportional zur Enzymkonzentration.
- (2) Der Stickstoffgehalt pro Zelle ist proportional zum Enzymgehalt.
- (3) Das Verhältnis von Stickstoff zu Kohlenstoff im Chloroplasten ist das gleiche wie in der gesamten Zelle.
- (4) An der Produktion aller organischen Bestandteile sind sowohl „Licht“- als auch „Dunkelreaktionen“ beteiligt.

Der Optimierungsgedanke fließt über die folgenden drei Annahmen in das Modell ein:

- (1) Die relativen Enzymmengen für „Licht“- und „Dunkelreaktionen“ sind so aufeinander abgestimmt, dass der gesamte Enzymapparat so effizient wie möglich genutzt werden kann.
- (2) Neu fixierter Kohlenstoff wird aufgeteilt zwischen dem photosynthetischen Apparat und dem Rest der Zelle, und zwar so, dass der Nettoenergiegehalt, der für den Rest der Zelle zur Verfügung steht, maximal ist. Der durch die Photosynthese erzielte Nettoenergiegewinn wird für den Erwerb und die Weiterverarbeitung von Stickstoff verwendet. Dabei wird das Ziel verfolgt, eine Stickstoffquote zu erreichen, welche so gut wie möglich mit der übereinstimmt, welche eine maximale Wachstumsrate fördert.
- (3) Enzyme werden unterteilt in Energie erzeugende und Energie verarbeitende Enzyme.

Der gesamte Enzymgehalt der Zelle wird unterteilt in f_l und f_d . f_l ist der Enzymanteil, welcher die „Lichtreaktionen“ katalysiert. f_d ist entsprechend der Anteil, welcher mit den „Dunkelreaktionen“ assoziiert ist.

$$f_l + f_d = 1 \tag{20}$$

⁹Die Leistungsfähigkeit des Energieumsatzes wird hier definiert als das Produkt aus Enzymkonzentration/-anteil und der entsprechenden Energie-/Biomasse-Umsatzrate.

f_l wird in dem Modell parametrisiert. Da vermutet wird, dass die Zusammensetzung dieser beiden Anteile abhängig von der vorherrschenden Photonenfluenzrate ist, wird die Gültigkeit dieser Parametrisierung hier in Frage gestellt.

f_l sowohl als auch f_d werden optimal genutzt, wenn die gesamte Energie, die durch f_l fixiert wird, anschließend von f_d weiterverarbeitet werden kann und f_d kontinuierlich aktiv ist. Dies ist der Fall, wenn

$$D\mu_l f_l = \mu_d f_d. \quad (21)$$

D ist die relative Tageslänge, μ_l die Licht-spezifische Reaktionsrate und μ_d die Dunkel-spezifische Reaktionsrate. Letztere stellt einen weiteren Parameterwert dar. Da diese Tageszeit-abhängigen Reaktionsraten abhängig sind von der vorliegenden Enzymzusammensetzung, wird vermutet, dass eine Parametrisierung derselben, insbesondere unter Mangelbedingungen nicht angemessen ist. Aus Gleichung 21 geht hervor, dass für ein D kleiner als 1 die Energieumsatzkapazität während des Tages (μ^* , Gl. 22) höher sein muss als die während der Dunkelphase. μ^* ist das Produkt aus Licht-spezifischer Reaktionsrate (μ_l) und dem Enzymanteil, welcher die „Lichtreaktionen“ katalysiert (f_l).

$$\mu^* = \mu_l f_l \quad (22)$$

4.2.1 Photosynthese und Kohlenstoffassimilation

Q , die zelluläre Stickstoffquote und zugleich Proxy für den Enzymgehalt, wird von Pahlow [70] unterteilt in $(Q - Q_0)$ und Q_0 . $(Q - Q_0)$ ist der Anteil, welcher der Erzeugung chemischer Energie während der Lichtreaktionen dient. Dieser Teil repräsentiert den Proteingehalt des photosynthetischen Apparates. Q_0 ist der Anteil, welcher die chemische Energie im Cytoplasma weiterverarbeitet. Es wird vorausgesetzt, dass an der Produktion aller organischen Bestandteile sowohl „Licht“- als auch „Dunkelreaktionen“ beteiligt sind (s.o. Annahme 4). Weitergehend nimmt Pahlow [70] vereinfachend an, dass das Verhältnis von f_l zu f_d in Q_0 und $(Q - Q_0)$ das gleiche ist.

Durch die Annahme, das Verhältnis von Stickstoff zu Kohlenstoff im Chloroplasten sei das gleiche wie in der gesamten Zelle (s.o. Annahme 3), wird das Verhältnis zwi-

Tabelle 3: Einheiten und Definition der in dem von Pahlow erstellten Modell verwendeten Symbole. Aus Platzgründen wird stellvertretend für „mol Photonen“ die Einheit „Einstein“ (E) verwendet.

Name	Definition	Einheit
A	Affinität für anorganischen N	$\text{m}^3 (\text{g C})^{-1} \text{s}^{-1}$
A_0	potentielle Affinität für anorganischen N	$\text{m}^3 (\text{g C})^{-1} \text{s}^{-1}$
a_N^C	N-Assimilationsrate	$\text{g N} (\text{g C})^{-1} \text{s}^{-1}$
C	Konzentration organischen C	g C m^{-3}
Chl	Chl-Konzentration	g Chl m^{-3}
f_A	Relativer Proteinanteil für Affinität	1
f_d	Relativer Proteinanteil für „Dunkelreaktionen“	1
f_l	Relativer Proteinanteil für „Lichtreaktionen“	1
I	Photonenfluenzrate	$\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$
N	Konzentration organischen N	g N m^{-3}
N_i	Konzentration anorganischen N	g N m^{-3}
P	Brutto C-Fixierungsrate pro Chl	$\text{g C} (\text{g Chl})^{-1} \text{s}^{-1}$
Q	C-spezifischer N-Gehalt	$\text{g N} (\text{g C})^{-1}$
Q_0	Minimaler Wert von Q	$\text{g N} (\text{g C})^{-1}$
Q_R	Optimaler Wert von Q unter Lichtlimitierung	$\text{g N} (\text{g C})^{-1}$
R	Respirationsrate im Dunkeln	s^{-1}
R_M	Basis-Respirationsrate	s^{-1}
S_I	Lichtsättigungsgrad der Photosynthese	1
V_0^C	Potentielle N-Aufnahmerate	$\text{g N} (\text{g C})^{-1} \text{s}^{-1}$
V_{0max}^C	Maximale potentielle N-Aufnahmerate	$\text{g N} (\text{g C})^{-1} \text{s}^{-1}$
V_{max}^C	Maximale N-Aufnahmerate	$\text{g N} (\text{g C})^{-1} \text{s}^{-1}$
V_N^C	N-Aufnahmerate	$\text{g N} (\text{g C})^{-1} \text{s}^{-1}$
α^{Chl}	Chl-spezifische Anfangssteigung der PI-Kurve	$\text{m}^2 \text{g C} (\mu\text{E g Chl})^{-1}$
μ	Instantane Wachstumsrate	s^{-1}
$\bar{\mu}$	Über 24 h gemittelte Wachstumsrate	s^{-1}
μ^*	Energieumsatzkapazität während des Tages	s^{-1}
μ_d	Dunkel-spezifische Reaktionsrate	s^{-1}
μ_g	Brutto Instantane Wachstumsrate	s^{-1}
μ_l	Licht-spezifische Reaktionsrate	s^{-1}
θ^C	Verhältnis Chl : C in der Zelle	$\text{g Chl} (\text{g C})^{-1}$
$\hat{\theta}^C$	Verhältnis Chl : N im Chloroplasten	$\text{g Chl} (\text{g C})^{-1}$
ξ	Mit Chl assoziierter C	$\text{g C} (\text{g Chl})^{-1}$
ζ	Kosten der Biosynthese	$\text{g C} (\text{g N})^{-1}$

schen Chlorophyll und Kohlenstoff im Chloroplasten wie folgt definiert:

$$\hat{\theta}^C = \theta^C \frac{Q}{Q - Q_0} \quad (23)$$

θ^C ist das Verhältnis von Chlorophyll zu Kohlenstoff in der gesamten Zelle, $\hat{\theta}^C$ das in den Chloroplasten. Der Parameter $\hat{\theta}^C$ wird eingeführt, weil Pahlow [70] davon ausgeht, dass dieser ein besserer Proxy für den mit dem photosynthetischen Apparat assoziierten Pigmentgehalt ist als θ^C .

Die relative Lichtsättigung des photosynthetischen Apparates (S_I) wird hier berechnet durch Gleichung 24. An dieser Stelle sei darauf hingewiesen, dass Pahlow [70] Chlorophyll allgemein als Variable verwendet, während Geider et al. [38] in ihrem Modell mit Chlorophyll a arbeiten.

$$S_I = 1 - e^{-\alpha^{Chl} I \frac{\hat{\theta}^C}{\mu^*}} \quad (24)$$

α^{Chl} ist die Chlorophyll-spezifische Anfangssteigung der PI-Kurve, und I steht für die Strahlungsintensität. Die Lichtsättigung ist folglich um so höher, je größer α^{Chl} , I und $\hat{\theta}^C$ und je kleiner die Energieumsatzkapazität während des Tages (μ^*) ist.

Die Brutto-Wachstumsrate μ_g ergibt sich durch Multiplikation des relativen Gehalts an Enzymen, welche mit der Photosynthese assoziiert sind, mit der Energieumsatzkapazität während des Tages und der relativen Lichtsättigung (Gl. 25).

$$\mu_g = \mu^* \frac{Q - Q_0}{Q} S_I \quad (25)$$

Die Netto-Wachstumsrate μ erhält man durch Subtraktion der Respiration R (Kap. 4.2.2).

$$\mu = \frac{1}{C} \frac{dC}{dt} = \mu_g - R \quad (26)$$

Pahlow [70] resümiert, das Verhältnis zwischen Photosynthese und Strahlung in seinem Modell habe große Ähnlichkeit mit dem von Geider et al. [38], welche den Zusammenhang allerdings empirisch beschreiben, was Pahlow [70] vermieden hat.

4.2.2 Respiration

Die Respiration wird wie bei Geider et al. [38] berechnet.

$$R = R_M + \zeta a_N^C \quad (27)$$

R_M ist die konstante Basisrespiration und entspricht im Wesentlichen R^C von Geider et al. [38]. Bei dem Modell von Geider et al. [38] ist R^C von der Temperatur abhängig. Diese Abhängigkeit wird bei dem Modell von Pahlow vernachlässigt. ζ steht in beiden Modellen für die Biosynthesekosten. a_N^C ist die Stickstoff-Assimilationsrate. Bei Geider et al. [38] wird nicht unterschieden zwischen Stickstoffaufnahme und -assimilation. Dort wird anstelle der Stickstoff-Assimilationsrate (a_N^C) die Stickstoff-Aufnahmerate (V_N^C) verwendet.

4.2.3 Aufnahme und Assimilation von Stickstoff

Pahlow [70] unterscheidet, wie gerade erwähnt, in seinem Modell zwischen Stickstoffaufnahme und -assimilation. Beiden Prozessen liegen unterschiedliche Enzymreaktionen zugrunde. Vereinfachend wird in der Arbeit von Pahlow [70] davon ausgegangen, dass die Aufnahme kontinuierlich verläuft, während die Assimilation von Stickstoff ausschließlich während der Lichtphase stattfindet. In Wirklichkeit jedoch ist weder die Assimilation von Stickstoff auf die Lichtphase beschränkt, noch ist es aufgrund der unterschiedlichen Transportmoleküle, welche an der Nitrataufnahme beteiligt sind, wahrscheinlich, dass die Nitrataufnahme kontinuierlich erfolgt (Kap. 2.5). Da der Anteil an gelösten Nitrat- beziehungsweise Ammoniumionen in der Zelle normalerweise gering ist ([89], Kap. 2.5), kann davon ausgegangen werden, dass der aufgenommene Stickstoff in der Regel baldmöglichst assimiliert wird. Diese Annahme führt Pahlow [70] zu Gleichung 28.

$$V = a D \quad (28)$$

V steht für die Aufnahmerate und a für die Assimilationsrate von Stickstoff. D ist die relative Tageslänge. Während Geider et al. [38] die Aufnahme von Stickstoff der klassischen Michaelis-Menten-Kinetik entsprechend modellieren, verfolgt

Pahlow [70] die Theorie von Aksnes und Egge [2] und beschreibt die Aufnahme als eine Funktion der maximalen Aufnahmerate (V_{max}^C) und der Affinität (A). Die von Aksnes und Egge erarbeitete Theorie der Nährstoffaufnahme widerspricht der Michaelis-Menten-Kinetik jedoch keineswegs, sie beschreibt diese vielmehr auf subzellulärer Ebene.

Die im Folgenden verwendeten Parameter sind an die des Pahlow-Modells angepasst und weichen entsprechend ab von denen, welche in der Arbeit von Aksnes und Egge verwendet werden. Die Affinität zu einem Substrat (A) kann in Abhängigkeit der Anzahl der vorhandenen Membrantransporter (i), der Oberfläche eines jeden Transporters (O) und dem Massentransferkoeffizienten (v) beschrieben werden (Gl. 29). Letzterer beschreibt die relative Geschwindigkeit zwischen Transporter und Nährstoffionen.

$$A = i O v \quad (29)$$

Die Ionenaufnahmerate kann gemäß der klassischen Michaelis-Menten-Kinetik mit Gleichung 30 berechnet werden.

$$V = \frac{V_{max} S}{K_S + S} \quad (30)$$

V_{max} (d^{-1}) steht für die maximale Aufnahmerate, S ($mol\ m^{-3}$) für die Substratkonzentration, und K_S ($mol\ m^{-3}$) ist die Halbsättigungskonstante. Aksnes und Egge beschreiben V_{max} und K_S in Abhängigkeit von Anzahl und Oberfläche der Membrantransporter (Gl. 31 und 32).

$$V_{max} = \frac{i}{\tau} \quad (31)$$

$$K_S = \frac{1}{O v \tau} \quad (32)$$

τ ist die Zeit, die ein Transporter benötigt, um ein Nährstoffion durch die Membran zu schleusen. Durch Umformung ergibt sich die in dem Modell von Pahlow [70] verwendete Gleichung 33.

$$V_N^C = \frac{1}{V_{max}^{C-1} + (AN_i)^{-1}} \quad (33)$$

N_i ist die Konzentration anorganischen Stickstoffs im Medium.

Pahlow [70] wertet es als großen Vorteil, dass sich sowohl V_{max}^C als auch A auf Zellebene erfassen lassen. Er geht davon aus, dass der Proteinanteil, welcher für die Transporter verwendet wird, ein Anteil von Q_0 ist, also von dem Proteinanteil, der für die cytoplasmatische Umsetzung der während der Photosynthese gebundenen Energie zuständig ist. Q_0 wird entsprechend unterteilt in f_A und $(1 - f_A)$. f_A repräsentiert den Proteinanteil von Q_0 , welcher in Form von Transportproteinen vorliegt. Pahlow [70] verwendet $(1 - f_A)$ vereinfachend als den Anteil, welcher potentiell an dem ersten Schritt der Stickstoffassimilation (Gl. 2) beteiligt sein kann. Es wird angenommen, dass die Affinität A ein dem Anteil von f_A an Q_0 entsprechender Anteil der potentiellen Affinität A_0 ist (Gl. 34). V_{max}^C ist ein Anteil der potentiellen Stickstoffaufnahme (Gl. 35).

$$A = A_0 f_A \quad (34)$$

$$V_{max}^C = V_0^C (1 - f_A) \quad (35)$$

Pahlows Überlegung zur Berechnung von f_A basiert auf dem Optimierungsprinzip. Es soll ein Wert für f_A gefunden werden, welcher zu einer maximalen Stickstoffaufnahme führt. Werden sowohl Gleichung 34 als auch Gleichung 35 in Gleichung 33 eingesetzt, die Ableitung von V_N^C nach f_A null gesetzt und anschließend nach f_A aufgelöst, so erhält man folgende Gleichung für f_A :

$$f_A = \frac{1}{\sqrt{\frac{A_0 N_i}{V_0^C} + 1}} \quad (36)$$

V_{max}^C wird durch diese Gleichung eine hyperbolische Funktion von N_i , wie es Pahlow [70] zufolge von Kudela und Dugdale [51] beschrieben wird.

Um die maximale Stickstoffaufnahme V_{max}^C berechnen zu können, fehlt weiterhin ein Wert für die potentielle Stickstoffaufnahme V_0^C . Diese soll über die Wachstumsrate bestimmt werden.

Pahlow [70] geht davon aus, dass die Wachstumsrate der Zellen abhängig ist von der vorherrschenden Lichtintensität und dem Stickstoffstatus der Zellen. Ist die Wachstumsrate lichtgesättigt, so sollten maximale Stickstoffaufnahme und die

Veränderung der Wachstumsrate mit Q proportional zueinander sein.

Die über 24 Stunden gemittelte Wachstumsrate $\bar{\mu}$ kann beschrieben werden durch Gleichung 37.

$$\bar{\mu} = \frac{V_N^C}{Q} - R_M \quad (37)$$

Neben der Abhängigkeit von Q soll die Wachstumsrate auch eine Abhängigkeit von der Photonenfluenzrate I aufweisen. Um dies zu erreichen, geht Pahlow [70] über den Zusammenhang der Kohlenstoff- und Stickstoffzunahmerate im Gleichgewicht (Gl. 38), was als eine kritische Annahme gesehen wird, da letztendes auch dynamisches Wachstum beschrieben werden soll.

$$D \mu_g - \zeta V_N^C - R_M = \frac{V_N^C}{Q} - R_M \quad (38)$$

Dadurch kann V_N^C in Abhängigkeit von Q und I beschrieben werden¹⁰, was die Beschreibung von $\bar{\mu}$ in entsprechender Abhängigkeit ermöglicht (Gl. 39).

$$\bar{\mu} = D \mu^* S_I \frac{Q - Q_0}{Q(\zeta Q + 1)} - R_M \quad (39)$$

Die Änderung der lichtgesättigten Wachstumsrate mit dem Stickstoffstatus der Zellen wird durch die partielle Ableitung des Termes $\frac{Q-Q_0}{Q(\zeta Q+1)}$ nach Q wiedergegeben. Um auf die maximale Stickstoffaufnahme zu kommen, definiert Pahlow [70] die maximale potentielle Stickstoffaufnahme (in der vorliegenden Arbeit als V_0^C bezeichnet). Diese wird dann erreicht, wenn der gesamte Kohlenstoff, der nicht in die Synthese von Chlorophyll geht ($1 - \xi \theta^C$)¹¹, für die Aufnahme von Stickstoff verwendet wird. Es wird vermutet, dass dieser Modellwert den tatsächlichen Wert jedoch stark übersteigt. Pahlow [70] multipliziert zur Berechnung von V_0^C den Term $(1 - \xi \theta^C)$ mit der relativen Tageslänge D und der Energieumsatzkapazität während des Tages (μ^*). Der dadurch entstehende Term beschreibt die theoretische

¹⁰ $V_N^C = D \mu^* S_I (Q - Q_0)(\zeta Q + 1)^{-1}$, S_I s. Gl. 24

¹¹ $\xi \theta^C$ ist der Kohlenstoffanteil des photosynthetischen Apparates an dem Gesamtkohlenstoffgehalt der Zelle

Umsatzkapazität der an der Stickstoffaufnahme beteiligten Enzyme. Dieser wird ins Verhältnis gesetzt zu den Biosynthesekosten (Gl. 40).

$$V_{0\ max}^C = D \mu^* \frac{1 - \xi \theta^C}{\zeta} \quad (40)$$

$V_{0\ max}^C$ hat die Einheit „Gramm assimilierter Stickstoff pro Kosten für die Assimilation in Gramm Kohlenstoff und pro Tag“. Die maximale potentielle Stickstoffassimilationsrate $a_{0\ max}^C$ erhält man, indem durch D dividiert wird.

Die Veränderung der lichtgesättigten Wachstumsrate mit Q wird mit $V_{0\ max}^C$ multipliziert, und man erhält die Stickstoffquoten-spezifische, potentielle Stickstoffaufnahme V_0^C .

$$\frac{V_0^C}{Q} = D \mu^* \frac{1 - \xi \theta^C}{\zeta} \frac{\partial \frac{Q - Q_0}{Q(\zeta Q + 1)}}{\partial Q} \quad (41)$$

Anhand dieses Wertes können V_{max}^C (Gl. 35), V_N^C (Gl. 33) und letztendlich die Differentialgleichung der Stickstoffveränderung (Gl. 42) bestimmt werden.

$$\frac{1}{N} \frac{dN}{dt} = \frac{V_N^C}{Q} - R_M \quad (42)$$

4.2.4 Photoakklimatisation

Der Ansatz zur Beschreibung der Chlorophyll-Synthese ist ein ganz anderer als der von Geider et al.. Während Geider et al. die Chlorophyllsynthese über einen Regulationsterm an die Stickstoffassimilation koppeln, geht Pahlow [70] davon aus, dass auch der Chlorophyllsynthese ein Optimierungsmechanismus zugrunde liegt und koppelt sie direkt an den Kohlenstoffmetabolismus. Eine Kopplung mit dem Stickstoffmetabolismus erfolgt indirekt über den Zusammenhang von θ^C und $\hat{\theta}^C$ (Gl. 23).

Zunächst wird die Menge an Kohlenstoff parametrisiert, die mit dem photosynthetischen Apparat assoziiert ist. Diese wird als ξ bezeichnet. Dadurch kann die Netto-Kohlenstofffixierung unterteilt werden in $\mu \xi \hat{\theta}^C$ und $\mu (1 - \xi \hat{\theta}^C)$. $\xi \hat{\theta}^C$ ist das Verhältnis des Kohlenstoffs, welcher mit Chlorophyll assoziiert ist, zu dem Gesamtkohlenstoffgehalt der Chloroplasten. Pahlow [70] verwendet $\mu \xi \hat{\theta}^C$ als den Teil der Kohlenstofffixierung, welcher für die Chlorophyllsynthese verwendet wird.

$\mu(1 - \xi \hat{\theta}^C)$ ist entsprechend der Teil der Kohlenstofffixierung, welcher für die Synthese anderer Komponenten des Chloroplasten verwendet wird. Obwohl der Teil der Kohlenstofffixierung pro Zelle, welcher nicht für die Synthese von Chlorophyll verwendet wird, maximiert werden soll und nicht der pro Chloroplast, sei $\mu(1 - \xi \hat{\theta}^C)$ der bessere Term zur Beschreibung der Pigmentsynthese, so Pahlow [70].

Die Gleichung zur Beschreibung der Chlorophyllsynthese wird über den folgenden Optimierungsgedanken hergeleitet: Wenn der neu fixierte Kohlenstoff optimal verteilt wird, führt dies zu einem maximalen Ertrag durch die Photosynthese. Dieser wird erreicht durch Maximierung des Produktes $S_I \times (1 - \xi \hat{\theta}^C)$, wenn also die Photosynthese lichtgesättigt ist und der Teil der Kohlenstofffixierung, welcher nicht für die Synthese von Chlorophyll verwendet wird, möglichst hoch ist. So kann die Optimierungsbedingung wie folgt formuliert werden:

$$\frac{\partial [S_I (1 - \xi \hat{\theta}^C)]}{\partial \hat{\theta}^C} = 0 \quad (43)$$

Um die Zeitabhängigkeit in diesen Optimierungsgedanken zu integrieren, geht Pahlow [70] davon aus, dass die Zunahmerate von θ^C in Abhängigkeit dieser partiellen Ableitung beschrieben werden kann. Er setzt voraus, dass es einen optimalen Wert für $\hat{\theta}^C$ gibt, unterhalb dessen θ^C zu- und oberhalb dessen entsprechend abnimmt. Diese Idee kann folgendermaßen erfasst werden:

$$\frac{1}{\theta^C} \frac{d\theta^C}{dt} = k \frac{\partial [S_I (1 - \xi \hat{\theta}^C)]}{\partial \hat{\theta}^C} \quad (44)$$

Dabei wird k eine inverse Zeitskala zugewiesen. Pahlow [70] setzt

$$k = \frac{\mu}{\xi}. \quad (45)$$

k ist das Produkt aus instantaner Wachstumsrate und dem Verhältnis von Chlorophyll zu dem Kohlenstoff, welcher mit dem Chlorophyll des photosynthetischen Apparat assoziiert ist.

Ausgehend von der Veränderungsrate von θ^C kommt Pahlow [70] auf die Gleichung

für die Chlorophyllsynthese:

$$\frac{1}{\theta^C} \frac{d\theta^C}{dt} = \frac{C}{Chl} \frac{\frac{dChl}{dt}}{\frac{dC}{dt}} = \frac{1}{Chl} \frac{dChl}{dt} - \mu \quad (46)$$

$$\Rightarrow \frac{1}{Chl} \frac{dChl}{dt} = \frac{\mu}{\xi} \frac{\partial [S_I (1 - \xi \hat{\theta}^C)]}{\partial \hat{\theta}^C} + \mu \quad (47)$$

Da

$$\frac{d\theta^C}{dt} \Big|_{(\hat{\theta}^C \rightarrow \infty)} \mapsto -\mu, \quad (48)$$

gilt für die Chlorophyllsynthese:

$$\frac{dChl}{dt} \Big|_{(\hat{\theta}^C \rightarrow \infty)} \mapsto 0. \quad (49)$$

Wenn also viel Chlorophyll im Verhältnis zu dem Kohlenstoff des photosynthetischen Apparates vorhanden ist, erreicht die Änderungsrate von θ^C einen Wert, welcher der momentanen Wachstumsrate genau entgegen wirkt. Dies führt dazu, dass kein Chlorophyll mehr synthetisiert wird, bis der weiterhin zunehmende Kohlenstoffgehalt $\hat{\theta}^C$ so weit verringert, dass Chlorophyll wieder synthetisiert wird.

4.2.5 Energiespeicherung

Wie in dem Modell von Geider et al. werden auch hier die Kohlenstoff- und die Stickstoffassimilation getrennt voneinander behandelt. Dadurch kann beispielsweise unter hohen Photonenflussraten und zugleich geringer Stickstoffverfügbarkeit verhältnismäßig viel Kohlenstoff gebunden werden, was sich in einem abnehmenden Wert von Q widerspiegelt und als Speicherung von Polysacchariden gewertet wird. Im Dunkeln, wenn in dem Modell weder Kohlenstoff noch Stickstoff assimiliert wird, nimmt Q zu, was als Freisetzung von gespeicherten Kohlenhydraten gewertet wird. In dem Modell von Geider et al. findet dagegen die Aufnahme und Assimilation von Stickstoff auch während der Nacht statt.

4.2.6 Einfluss der Temperatur

In diesem Modell wird der Einfluss der Temperatur auf Reaktionsgeschwindigkeiten nicht modelliert.

4.2.7 Optimierung der Stickstoffquote

Wie in Kapitel 4.2 bereits erwähnt wurde, interessiert Pahlow die Konstanz des Redfield-Verhältnisses über weite Gebiete des Ozeans. In dem hier bearbeiteten Modell-Paper versucht Pahlow einen Wert der optimalen Stickstoffquote herzuleiten. Und zwar geht er dafür von Wachstum im Gleichgewicht aus, was, wie bereits zuvor erwähnt wurde, als eine kritische Annahme zur Beschreibung dynamischen Wachstums gesehen wird. Wird Gleichung 38 nach $V_N^C D^{-1}$ aufgelöst und μ_g anschließend durch den in Gleichung 25 gegebenen Term ersetzt, ergibt sich:

$$a_N^C = \frac{V_N^C}{D} = \frac{Q \mu_g}{\zeta Q + 1} = \mu^* \frac{Q - Q_0}{\zeta Q + 1} S_I \quad (50)$$

Wird der letzte Teil dieser Gleichungsfolge anstelle von a_N^C in die Gleichung der Respiration (Gl. 27) und diese anschließend in die Gleichung der instantanen Wachstumsrate (Gl. 26) eingesetzt, ergibt sich die folgende Gleichung für μ :

$$\mu = \mu^* \frac{Q - Q_0}{Q} S_I - \zeta \left(\mu^* \frac{Q - Q_0}{\zeta Q + 1} S_I \right) - R_M \quad (51)$$

Pahlow geht davon aus, dass diese Gleichung ein Maximum erreicht, wenn die Stickstoffquote optimal ist. Gleichung 51 wird folglich nach Q abgeleitet, null gesetzt und nach Q aufgelöst. Q_R ist der Wert, bei welchem die instantane Wachstumsrate (μ) maximal sein sollte.

$$Q_R = Q_0 + \sqrt{Q_0^2 + \frac{Q_0}{\zeta}} \quad (52)$$

4.3 Zusammenfassung

Geider et al. [38] bauen ihr Modell auf bekannten empirischen Zusammenhängen auf. Viele Parameterwerte lassen sich aus bestehenden Daten herleiten oder berechnen.

Pahlow [70] hingegen versucht die Modellgleichungen auf Stoffwechselebene herzuleiten und geht davon aus, dass der pflanzliche Metabolismus dahingehend optimiert wird, dass möglichst viel assimilierte Energie in das Wachstum der Organismen fließen kann. Aufgrund zahlreicher bisher nicht ins Detail bekannter Stoffwechselwege muss Pahlow [70], wie auch Geider et al. [38], einige Vereinfachungen seiner Modellgleichungen in Kauf nehmen. Da Pahlow [70] sich bei der Modellierung auf, beziehungsweise unterhalb der Zellebene bewegt, müssen darüber hinaus viele Parameterwerte abgeschätzt werden.

Die Modellierung der instantanen Wachstumsrate ($1/C \, dC/dt$) ist in beiden Modellen ähnlich. Geider et al. [38] modellieren sie als die Differenz zwischen Photosyntheserate und Respiration, Pahlow [70] als Differenz zwischen Brutto-Wachstumsrate und Respiration. Das Modell von Geider et al. [38] beinhaltet im Gegensatz zu dem von Pahlow [70] eine Temperaturabhängigkeit der Photosyntheserate, der Respiration und der Nährstoffaufnahme beziehungsweise der -assimilation. Die Photosyntheserate von Geider et al. [38] und die Brutto-Wachstumsrate von Pahlow [70] unterscheiden sich vor allem dadurch voneinander, dass Pahlow [70] anstelle der maximalen, Kohlenstoff-spezifischen Photosyntheserate (P_{max}^C), welche von der Temperatur und der Stickstoffquote abhängig ist, die Energieumsatzrate während des Tages (μ^*) verwendet. Diese ist abhängig von der relativen Tageslänge. Darüber hinaus verwendet Pahlow [70] anstelle des Verhältnisses (θ^C/P_{max}^C), welches eine lineare Funktion von Q ist, für die Modellierung der Lichtsättigung das Verhältnis ($\hat{\theta}^C/\mu^*$). Dieses ist abhängig von $((Q - Q_0)/Q)$, also dem relativen Proteingehalt des photosynthetischen Apparates.

Pahlow [70] unterscheidet, im Gegensatz zu Geider et al. [38], zwischen Stickstoffaufnahme und -assimilation. Geider et al. [38] gehen davon aus, dass die Assimilation von Stickstoff direkt durch die Michaelis-Menten-Kinetik modelliert werden kann. Pahlow [70] hingegen modelliert die Nitrataufnahme mithilfe des von Aksness und Egge [2] erarbeiteten Konzeptes, welches die Michaelis-Menten-Kinetik auf Stoffwechselebene wiedergibt. Während bei Geider et al. [38] die maximale, Kohlenstoff-spezifische Stickstoffaufnahme mit einer willkürlich festgelegten Funktion in Abhängigkeit des Parameters V_{ref}^C berechnet wird, geht Pahlow [70] davon aus, dass die potentielle Stickstoffaufnahme V_0^C über die potentielle Assimilationsrate hergeleitet werden kann. Allerdings wird diese über die Annahme gleichmäßigen Wachstums ermittelt, was bei der Beschreibung dynamischen Wachstums zu

fehlerhaften Ergebnissen führen könnte. Die Gleichung der Stickstoffzunahmerate ($1/N dN/dt$) wird in beiden Modellen als Differenz aus Stickstoff-spezifischer Stickstoffaufnahme- und der Basisrespiration beschrieben.

Die Chlorophyll (a)-Zunahmerate ($1/Chl dChl/dt$) bei Geider et al. [38] wird über den Regulationsterm $\rho_{Chl a}$ an die Stickstoffaufnahme- (V_N^C) gekoppelt. Ist das Verhältnis von assimilierter zu absorbierter Energie hoch, was von den Zellen zur Vermeidung photooxidativer Schäden angestrebt wird, so wirkt sich dies positiv auf die Chlorophyll a-Synthese aus und umgekehrt. Pahlow [70] hingegen modelliert die Chlorophyll-Synthese über die Theorie, dass die Zelle bestrebt ist, die Nettoproduktion des photosynthetischen Apparates zu maximieren. Angestrebt wird folglich eine hohe Lichtsättigung und ein maximales Verhältnis des Kohlenstoffs, welcher nicht mit Chlorophyll assoziiert ist, zu dem Gesamtkohlenstoffgehalt der Zelle. In dem Modell muss Pahlow [70] sich jedoch auf den Gesamtkohlenstoffgehalt der Chloroplasten beziehen. Die Chlorophyll (a)-Zunahmerate wird in beiden Modellen abzüglich der Degradationsratenkonstante von Chlorophyll (a) berechnet.

Während bei dem Modell von Pahlow [70] die Chlorophyll-Syntheserate eine direkte Abhängigkeit vom Kohlenstoffmetabolismus aufweist, führt diese Abhängigkeit bei dem Modell von Geider et al. [38] über den Stickstoffmetabolismus.

5 Implementierung der Modelle

Die Implementierung der beiden Modelle erfolgt in GNU Octave. GNU Octave ist eine frei verfügbare Software, welche hauptsächlich zur Lösung numerischer Probleme entwickelt wurde. Die verwendete Skriptsprache ist weitgehend kompatibel mit Matlab [26]. Für die Erstellung von Graphiken wird das kommandozeilengesteuerte, ebenfalls frei verfügbare Programm Gnuplot verwendet.

Sowohl das Modell von Geider et al. als auch das von Pahlow berechnen die zeitliche Veränderung von Kohlenstoff-, Stickstoff und Chlorophyll(a)-Gehalt pro Volumeneinheit. Die Bestimmung dieser Variablen basiert auf einem System von Differentialgleichungen, welches numerisch gelöst werden muss. GNU Octave kann hierzu auf das Subroutinenpaket LSODE (Livermore Solver for Ordinary Differential Equations, von Hindmarsh) zurückgreifen [26]. LSODE wird als eine der akkuratesten Routinen angesehen, welche derzeit verfügbar sind [20]. Sie basiert auf dem Runge-Kutta-Verfahren (RKV). Da es für zahlreiche Differentialgleichungen nicht möglich ist, die Lösungsfunktionen in Form von Funktionsgleichungen anzugeben, muss auf spezielle Näherungsverfahren wie das RKV zurückgegriffen werden, um die Lösungskurve punktweise zu berechnen. Grundgedanke des RKV ist der, dass die Lösungskurve einer Differentialgleichung mit einem bestimmten Anfangswert in Teilintervalle untergliedert wird und jedes dieser Intervalle durch eine Gerade mit der Gleichung $\frac{y-y_0}{x-x_0} = m$ ersetzt wird. Für die Steigung m der Ersatzgeraden wird eine Art mittlerer Steigungswert der Lösungskurve erhoben. Dabei wird das Steigungsverhalten der Lösungskurve sowohl in den beiden Randpunkten als auch in der Intervallmitte in unterschiedlicher Gewichtung berücksichtigt. Dadurch erweist sich das RKV als ein Rechenverfahren von hoher Genauigkeit [71].

Der grundlegende Aufbau eines GNU Octave-Programmes erfolgt in mehreren Textdateien. Im vorliegenden Fall beinhaltet eine Datei die Definition der Parameterwerte, eine andere die Lösung des Gleichungssystems und in dem so genannten Hauptprogramm werden die Anfangswerte festgelegt, weitere Berechnungen durchgeführt und die Lösungswerte schließlich in eine „comma separated value“ (csv)-Datei übertragen. Auf diese greift das Programm Gnuplot zurück, um eine graphische Ausgabe zu generieren.

5.1 Gleichgewichtszustand unter verschiedenen Licht- und Nährstoffbedingungen

Es sollen Variablenwerte der beiden Modelle in Abhängigkeit unterschiedlicher abiotischer Bedingungen (hier Photonenfluenzrate und Nitratkonzentration) im Gleichgewichtszustand bestimmt werden, um einen Überblick über die ermittelten Werte zu ermöglichen. Dafür wird zunächst ein Nährstoff-/Licht-Bereich festgelegt, welcher möglichst sowohl Limitierungs- als auch Sättigungsbedingungen umfasst. Die Photonenfluenzrate wird von $4 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ bis $500 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$, die Nitratkonzentration von $0,1 \text{ mmol m}^{-3}$ bis 5 mmol m^{-3} variiert. Die virtuellen Zellen enthalten bei Versuchsbeginn $10 \text{ mg Chl (a) m}^{-3}$, 310 mg C m^{-3} und 61 mg N m^{-3} . Von dieser Zusammensetzung ausgehend wird das Modell für jeden Punkt in dem festgelegten Bereich (Auflösung: 100×100) ins Gleichgewicht gerechnet. Gleichmäßiges Wachstum wird in dem Modell erreicht, sobald die Zunahmeraten von Kohlenstoff, Stickstoff und Chlorophyll weniger als 1% voneinander abweichen. Die für jeden Punkt in dem festgelegten Nährstoff-/Licht-Bereich berechneten Variablenwerte werden herausgeschrieben. Es entsteht eine dreidimensionale Matrix. Diese wird anschließend von Gnuplot in eine dreidimensionale Darstellung übertragen.

5.2 Vergleich der erhobenen Daten mit den Modellberechnungen

Für die Modellierung des in Kapitel 3.2 beschriebenen Versuches werden drei Einzelprogramme in dem Hauptprogramm miteinander verknüpft.

Die Vorkultivierung erfolgte unter ausreichend hohen Nährstoffbedingungen, um bei deren Modellierung von konstant hohen Nitratkonzentrationen ausgehen zu können. Es werden drei Differentialgleichungen (dC/dt , $dChl(a)/dt$ und dN/dt) benötigt. Die virtuelle Biomasse vor der Vorkultivierung wird willkürlich festgelegt und setzt sich wie folgt zusammen: $10 \text{ mg Chlorophyll (a)}$, $310 \text{ mg Kohlenstoff}$ und 61 mg Stickstoff . Sobald sich das Wachstum im Gleichgewicht befindet, ist die modellierte Vorkultivierung abgeschlossen.

Die Kultur wird virtuell verdünnt und in Medium mit einer Nitratkonzentration $35,4 \text{ mmol m}^{-3}$ inokuliert. Die Modellierung des Hauptversuchs beginnt. Im Unterschied zu dem Vorkulturmodell nimmt hier die Nitratkonzentration N_i mit negati-

vierter Nitratakkumulationsrate ab, sodass ein Gleichungssystem aus vier Differentialgleichungen entsteht (dC/dt , $dChl(a)/dt$, dN/dt und dN_i/dt).

Nach 237 Stunden Versuchslaufzeit wird die berechnete Biomasse gespeichert und ein auf diesen Daten basierendes Modell mit einer Nitratkonzentration von $45,5 \text{ mmol m}^{-3}$ gestartet. Da die Nitratkonzentration in dem Versuch nur einmalig erhöht wurde, liegen auch diesem Modell vier Differentialgleichungen zugrunde.

Geider et al. [38] gehen davon aus, dass ihr Modell die anfängliche Lagphase nicht beschreiben kann. Deswegen beginnen sie die dynamische Modellierung im Gegensatz zu hier erst bei Tag fünf.

5.2.1 Verwendete Parameter bei Geider et al.

Der erste Schritt für die Anpassung des Modells an die erhobenen Daten besteht darin, die für *Thalassiosira weißflogii* spezifischen Parameterwerte zu bestimmen.

A_e

Für die Steigung der linearen Region des Arrhenius Plots wird der Wert 4500 K von Eppley [27] übernommen. Wird, wie es in dieser Arbeit teilweise der Fall ist, für T_{ref} der gleiche Wert verwendet wie für T , so hat der Wert von A_e (Gl. 19) keinen Einfluss auf die Modellberechnungen.

K_{nit}

Als Wert für die Halbsättigungskonstante geben Geider et al. sowohl für die beiden Diatomeen *Skeletonema costatum* und *Thalassiosira pseudonana* als auch für *Pavlova lutheri* 1 mmol m^{-3} an. Dieser Wert wird hier für *Thalassiosira weißflogii* übernommen.

n

Dem Formfaktor wird ein Wert von 0,2 zugewiesen. Weitere Erläuterungen hierzu sind Kapitel 4.1.3 zu entnehmen.

P_{ref}^C

Für die maximale Kohlenstoff-spezifische Photosyntheserate unter Bezugstemperatur T_{ref} und bei maximaler Stickstoffquote Q_{max} könnte ein Wert aus den vorhandenen Daten mithilfe von Gleichung 53 für die Wachstumsrate berechnet werden, wenn

die Probennahme während der exponentiellen Wachstumsrate in kürzeren Zeitabschnitten erfolgt wäre.

$$\frac{1}{C} \frac{dC}{dt} = \frac{1}{\bar{C}} \frac{\delta C}{\delta t} \quad (53)$$

$\frac{1}{C} \frac{dC}{dt}$ bezeichnet die Wachstumsrate, $\frac{\delta C}{\delta t}$ die Veränderung des Kohlenstoffgehaltes zwischen zwei Messungen mit der Zeit, und \bar{C} gibt den mittleren Kohlenstoffwert der beiden Messungen wieder.

Aus oben genanntem Grund wird jedoch P_{ref}^C mit Gleichung 54 berechnet, welche exponentielles Wachstum voraussetzt und folglich nur in der exponentiellen Wachstumsphase Gültigkeit hat.

Der so berechnete Maximalwert soll als Richtwert für die Modellanpassung dienen. Zunächst wird die Wachstumsrate ermittelt:

$$\frac{1}{C} \frac{dC}{dt} = \frac{\delta \log(C)}{\delta t} \quad (54)$$

$\frac{\delta \log(C)}{\delta t}$ gibt die zeitliche Veränderung des logarithmierten Kohlenstoffgehaltes jeweils zwischen zwei aufeinanderfolgenden Messungen wieder.

Durch Addition der Respirationsrate (Berechnung s. u.) zu der ermittelten Wachstumsrate erhält man P_{phot}^C , die Kohlenstoff-spezifische Photosyntheserate (Gl. 6). P_{max}^C ist der Maximalwert von P_{phot}^C , dieser beträgt $3,1 \text{ d}^{-1}$ und wird während der ersten vier Tage nach Versuchsbeginn erzielt. Der Zusammenhang zwischen P_{max}^C und P_{ref}^C ist in Gleichung 9 erfasst. Für P_{ref}^C ergibt sich der Wert $3,5 \text{ d}^{-1}$. Der optimal an das Modell angepasste Wert liegt bei $3,9 \text{ d}^{-1}$. Die vorhandene Diskrepanz könnte auf die Dunkelphasen zurückzuführen sein, welche unter anderem dazu führen, dass das Wachstum nicht kontinuierlich exponentiell verläuft.

Q_{max}

Im Verlauf dieses Versuches wird eine maximale Stickstoffquote von $0,24 \text{ g N (g C)}^{-1}$ zwischen Tag vier und fünf erreicht. Dieser Wert wird bei der Modellierung für Q_{max} verwendet. Laws und Bannister [54] erzielten bei den Lichtlimitierungsversuchen einen maximalen Wert von $0,23 \text{ g N (g C)}^{-1}$ bei einer Nitratkonzentration von 250 mmol m^{-3} und einer Photonenflussrate von etwa $12 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Geider et al. [38] verwenden für *Pavlova lutheri*, *Skeletonema costatum* und *Thalassiosira pseudonana* einen Wert von $0,2 \text{ g N (g C)}^{-1}$.

Q_{min}

Die in diesem Versuch erzielte minimale Stickstoffquote liegt bei $0,052 \text{ g N (g C)}^{-1}$ und wird gegen Ende des zehnten Tages erreicht. Wird dieser Wert jedoch als Q_{min} verwendet, so liegen die von dem Modell während der Stickstoffmangelphase berechneten Werte für den Kohlenstoffgehalt unter den im Versuch gemessenen Daten. Deshalb wird für Q_{min} ein Wert von $0,04 \text{ g N (g C)}^{-1}$ verwendet. Laws und Bannister [54] erzielten bei den Stickstofflimitierungsversuchen einen minimalen Wert von $0,06 \text{ g N (g C)}^{-1}$ bei einer Photonenflussrate von circa $240 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

R_{ref}

Einen Wert für R_{ref} erhält man durch Abschätzen und Ausprobieren. Der optimal an die Daten des ersten Versuchsteils angepasste Wert liegt bei $0,08 \text{ d}^{-1}$. Im zweiten Versuchsdurchlauf liegt der Wert bei $0,16 \text{ d}^{-1}$. Wie in Kapitel 2.3 erwähnt wurde, berechnete Geider [34] aus den Daten von Weger et al. [100] für R_M einen Wert von $0,24 \text{ d}^{-1}$ bei 18°C . Bei einer Bezugstemperatur von 15°C ist der zugehörige Wert für R_{ref} $0,2 \text{ d}^{-1}$.

T_{ref}

Die Referenztemperatur wird der Einfachheit halber der Versuchstemperatur gleichgesetzt. Diese beträgt 15°C beziehungsweise $288,15 \text{ K}$.

V_{ref}^C

Hier wird ähnlich vorgegangen wie bei der Ermittlung von P_{ref}^C .

$$V_N^C = \frac{1}{C} \frac{\delta N}{\delta t} \quad (55)$$

Basierend auf Gleichung 55 wird für V_{max}^C ein Wert von $0,1 \text{ g N (g C d)}^{-1}$ berechnet. Der Maximalwert wird während der ersten vier Tage ermittelt. Gleichung 14 beziehungsweise 15 zufolge sollte V_{max}^C erreicht werden, wenn Q minimal ist. In dem Versuch nimmt die Stickstoffkonzentration jedoch ab, weshalb V_{max}^C bei hohen Stickstoffquoten erreicht wird. Es ist folglich davon auszugehen, dass die maximale Stickstoffaufnahme höher ist als der berechnete Wert.

Der Zusammenhang zwischen V_{max}^C und V_{ref}^C wird in Gleichung 15 beschrieben. Der Wert für V_{ref}^C liegt bei $0,14 \text{ g N (g C)}^{-1} \text{ d}^{-1}$. Der an das Modell optimal angepasste Wert beträgt $0,6 \text{ g N (g C)}^{-1} \text{ d}^{-1}$.

Innerhalb der ersten Stunden nach erneuter Nitratzugabe sollte der Wert den Berechnungen zufolge bei $0,07 \text{ g N (g C)}^{-1} \text{ d}^{-1}$ liegen. Der optimal an den Datenverlauf angepasste Werte beträgt $0,075 \text{ g N (g C)}^{-1} \text{ d}^{-1}$.

α^{Chla}

Aus den Daten von Laws und Bannister [54], die unter Lichtlimitierung ermittelt wurden, wird ein Wert von $10^{-5} \text{ g C m}^2 (\text{g Chl a})^{-1} (\mu\text{mol Photonen})^{-1}$ für α^{Chla} berechnet. Dieser findet in dem Modell als Parameterwert Anwendung.

θ_{max}^N

Hier dienen ebenfalls die Daten von Laws und Bannister [54] als Orientierung. Während der Lichtlimitierungsversuche¹² wird ein maximaler Verhältniswert von $0,25 \text{ g Chl a (g N)}^{-1}$ erreicht, welcher als Parameterwert verwendet wird.

ζ

Pahlow [70] berechnet bei Verwendung von Nitrat als Stickstoffquelle einen Wert von $2,3 \text{ mol C (mol N)}^{-1}$, bei Verwendung von Ammonium einen von $1,8 \text{ mol C (mol N)}^{-1}$ für die Assimilationskosten von Stickstoff. In der vorliegenden Arbeit finden diese Werte Anwendung ($1,97 \text{ g C (g N)}^{-1}$ bzw. $1,54 \text{ g C (g N)}^{-1}$). Die Biosynthesekosten umfassen darüber hinaus jedoch unter anderem noch die hohen Kosten der Peptidbindung. Es kann folglich davon ausgegangen werden, dass ζ in Wirklichkeit höher ist, was dazu führt, dass der verwendete Respirationsparameter niedriger ist als der tatsächlichen (vgl. Beschreibung zu R_{ref}). Mit einem Wert von $1,97 \text{ g C (g N)}^{-1}$ (Nitrat als Stickstoffquelle) für ζ kann der erste Versuchsteil gut beschrieben werden (Geider et al. [38] geben, unabhängig von der Stickstoffquelle, einen Wert von $2 \text{ g C (g N)}^{-1} \text{ an}$). Nach erneuter Nitratzugabe wird zunächst eine Kohlenstoffabnahme beobachtet, welche nur durch einen stark erhöhten Wert für ζ (5 g C (g N)^{-1}) beschrieben werden kann.

Abiotische Faktoren

Der Versuch wurde mit einer Photonenflussrate I von $100 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ durchgeführt und wird auch dementsprechend modelliert. Die Stickstoffkonzentration N_i zu Beginn des Versuchs betrug 42 mmol m^{-3} ¹³, die nach erneuter Nitratzugabe

¹²minimal $4,4 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ bei konstant $250 \text{ mmol NO}_3^- \text{ m}^{-3}$

¹³In dem durchgeführten Versuch wurden während der ersten zehn Tage $6,6 \text{ mmol m}^{-3}$ mehr Stickstoff assimiliert als Nitrat im Medium gemessen wurde.

50 mmol m⁻³ ¹⁴. Diese beiden Werte finden in dem Modell Anwendung.

Tabelle 4: Verwendete Parameterwerte für das Modell von Geider et al.

Parameter	Einheit	Teil 1	Teil 2
A_E	K	4500	4500
K_{nit}	g N m ⁻³	0,01401	0,01401
n	1	0,2	0,2
P_{ref}^C	d ⁻¹	3,9	3,9
Q_{min}	g N (g C) ⁻¹	0,04	0,04
Q_{max}	g N (g C) ⁻¹	0,24	0,24
R^{ref}	d ⁻¹	0,08	0,16
T_{ref}	K	288,15	288,15
V_{ref}^C	g N (g C) ⁻¹ d ⁻¹	0,6	0,075
$\alpha^{Chl a}$	m ² g C (μE) ⁻¹ (g Chl a) ⁻¹	10 ⁻⁵	10 ⁻⁵
θ_{max}^N	g Chl a (g N) ⁻¹	0,25	0,25
ζ	g C (g N) ⁻¹	1,97	5

5.2.2 Verwendete Parameter bei Pahlow

Werden die von Pahlow [70] für *Thalassiosira fluviatilis* angegebenen Parameterwerte verwendet und f_l entsprechend optimiert, können die mit *Thalassiosira weißflogii* erhobenen Daten nicht gut beschrieben werden. Folglich werden die Parameterwerte unabhängig davon entwickelt. Aufgrund der starken Stoffgehaltsschwankungen, die sich aus der Tag:Nacht-Rhythmik bei diesem Modell ergeben, kann das Modell unter Lichtvariation nicht ins Gleichgewicht gerechnet werden. Deshalb werden zwei Parametersets bestimmt: Eines zur Beschreibung der Daten unter Lichtvariation und eines zur Beschreibung der Versuchsdaten unter der Annahme, dass eine durchgängig Belichtung stattfindet. Die relative Tageslänge wird trotzdem mit 2/3 parameterisiert, um die daraus berechneten Variablenwerte entsprechend berechnen zu können.

A_0

Der Parameter A_0 entstammt der Arbeit von Aksnes und Egge [2] und beschreibt

¹⁴Im zweiten Teil des Versuches wurden insgesamt 4,4 mmol m⁻³ mehr Stickstoff assimiliert als im Medium zu Beginn gemessen wurde.

im vorliegenden Fall die potentielle Affinität zu anorganischem Stickstoff. Seine Einheit „Volumen pro Biomasse, Zellen o.a. und Zeit“ ergibt sich aus seiner Herleitung (Kap. 4.2.3). In dem Modell mit eingebauter Lichtvariation werden die besten Übereinstimmungen mit dem Wert $10 \text{ m}^3 (\text{g C})^{-1} \text{ d}^{-1}$ erzielt. Die Rechnung ins Gleichgewicht erfolgt mit dem von Pahlow angegebenen Wert $0,97 \text{ m}^3 (\text{mmol C})^{-1} \text{ d}^{-1}$ ($80,77 \text{ m}^3 (\text{g C})^{-1} \text{ d}^{-1}$).

f_l

f_l steht für den relativen Anteil an Proteinen, welcher an den so genannten „Lichtreaktionen“ der Photosynthese beteiligt ist. Am besten können die Daten bei variierenden Lichtverhältnissen durch Verwendung des Wertes 0,1 beschrieben werden. Für die Rechnung ins Gleichgewicht wird der Wert 0,2 verwendet.

Q_0

Hier muss der Wert verwendet werden, welcher im Laufe des Versuches als minimale Stickstoffquote festgestellt werden konnte ($0,052 \text{ g N (g C)}^{-1}$). Wird, wie in dem Modell von Geider et al., ein geringerer Wert verwendet, so berechnet das Modell sowohl unter Stickstoffmangelbedingungen als auch unter hohen Stickstoffkonzentrationen einen zu hohen Kohlenstoff- beziehungsweise zu niedrigen Stickstoffgehalt. Bei Ver-

Tabelle 5: Verwendete Parameterwerte für das Modell von Pahlow [70]. Die erste Spalte beinhaltet den Parameternamen, die zweite die Einheit. Die dritte und vierte Spalte geben die verwendeten Parameterwerte wieder, welche für die Modellierung mit integrierter Licht:Dunkel-Variation verwendet werden, jeweils für den ersten und zweiten Versuchsteil. Die beiden letzten Spalten geben die entsprechenden Werte wieder, welche für die Rechnung ins Gleichgewicht verwendet werden.

Parameter	Einheit	1.1	1.2	2.1	2.2
A_0	$\text{m}^3 (\text{g C})^{-1} \text{ d}^{-1}$	10	10	80,77	80,77
D	1	2/3	2/3	2/3	2/3
F_l	1	0,1	0,1	0,2	0,2
Q_0	g N (g C)^{-1}	0,052	0,052	0,052	0,052
R_M	d^{-1}	0,05	0,23	0,04	0,3
α^{Chl}	$\text{m}^2 \text{ g C } (\mu\text{E})^{-1} (\text{g Chl})^{-1}$	10^{-5}	10^{-5}	10^{-5}	10^{-5}
μ_d	d^{-1}	4,8	3,2	2,5	2,5
ξ	g C (g Chl)^{-1}	8,4	8,4	8,4	8,4
ζ	g C (g N)^{-1}	1,97	5	1,97	5

wendung von $0,052 \text{ g N (g C)}^{-1}$ für Q_0 stimmen Kohlenstoff- und Stickstoffgehalt unter Mangelbedingungen mit den erhobenen Daten überein.

R_M

Hier passt ein Wert von $0,05 \text{ d}^{-1}$ für die Basisrespiration gut mit den Modellberechnungen unter Lichtvariation zusammen. Bei angenommener konstanter Belichtung ergibt sich ein Wert von $0,04 \text{ d}^{-1}$.

Wie bei dem Modell von Geider et al. wird auch hier die Basisrespiration im zweiten Versuchsteil erhöht, allerdings in sehr viel stärkerem Maße als bei Geider et al. auf einen Wert von $0,23 \text{ d}^{-1}$ unter variierender Belichtung und auf $0,3 \text{ d}^{-1}$ bei als konstant angenommener Belichtung.

Wie bereits erwähnt wurde, berechnet Geider [34] für R_{ref} einen Wert von $0,2 \text{ d}^{-1}$ aus den Daten von Weger et al. [100].

α^{Chl}

Hier wird, wie bei Geider et al., der aus den Daten von Laws und Bannister ermittelte Wert $10^{-5} \text{ g C m}^{-2} (\text{g Chl } \mu\text{mol Photonen})^{-1}$ verwendet. Allerdings beziehen sich Laws und Bannister auf Chlorophyll a, Pahlow hingegen allgemein auf Chlorophyll.

μ_d

Die bestmögliche Anpassung des Modells an die Daten erfolgt mit einer Dunkel-spezifischen Wachstumsrate von 4,8 beziehungsweise $3,2 \text{ d}^{-1}$ bei einem Licht : Dunkel-Rhythmus und $2,5 \text{ d}^{-1}$ ohne Lichtvariation.

ξ

Die beste Modellbeschreibung gelingt mit einem Wert von $8,4 \text{ g C (g Chl)}^{-1}$.

ζ

Dieser Wert wird von Pahlow berechnet (vgl. Kap. 5.2.1). Der hier verwendete Wert beträgt, wie bei Geider et al., $1,97 \text{ g C (g N)}^{-1}$ im ersten und 5 g C (g N)^{-1} im zweiten Versuchsteil.

Abiotische Faktoren

Die abiotischen Faktoren werden den Versuchsbedingungen entsprechend mit $100 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ für die Photonenflussrate und 42 mmol m^{-3} beziehungsweise 50 mmol m^{-3} für die vorliegende Stickstoffkonzentration N_i modelliert (vgl.

5.3 Zusammenhang von θ^C , θ^N , Q und der Wachstumsrate unter Licht- und Nährstofflimitierung im Vergleich mit den Daten von Laws und Bannister

Kap. 5.2.1). Die relative Tageslänge D beträgt $2/3$.

5.3 Zusammenhang von θ^C , θ^N , Q und der Wachstumsrate unter Licht- und Nährstofflimitierung im Vergleich mit den Daten von Laws und Bannister

Es soll festgestellt werden, ob die Modelle die von Laws und Bannister [54] ermittelten Datensätze mit den für *Thalassiosira weissflogii* ermittelten Parameterwerten zu beschreiben in der Lage sind. Das sollte theoretisch möglich sein, da davon ausgegangen wird, dass *Thalassiosira weissflogii* und *Thalassiosira fluviatilis*, welche Laws und Bannister als Versuchsorganismus verwendeten, die gleiche Art beschreiben. Die den Versuchen von Laws und Bannister zugrunde liegenden Nitratkonzentrationen und Photonenflussraten (Kap. 3.3) werden bei der Modellierung derselben wie folgt umgesetzt. Bei den Lichtlimitierungsversuchen wird eine Nitratkonzentration von 250 mmol m^{-3} und Photonenflussraten von $4 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ bis $210 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ verwendet. Den Nährstofflimitierungsversuchen wird eine Photonenflussrate von $240 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ und Nitratkonzentrationen von $0,003 \text{ mmol m}^{-3}$ bis $0,5 \text{ mmol m}^{-3}$ vorausgesetzt. Um ein besseres Verständnis der Werteverteilung zu erlangen, wird darüber hinaus noch ein Plot erstellt, welcher die Verhältniswerte im Bereich von $0,01 \text{ mmol Nitrat m}^{-3}$ bis $2 \text{ mmol Nitrat m}^{-3}$ und $4 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ bis $250 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ darstellt. Es werden jeweils zehn Werte mit gleicher Schrittweite in dem festgelegten Bereich verwendet, sodass für die Übersichtsdarstellungen (Abb. 36 und 38) eine Matrix aus 10×10 Werten entsteht. Die Biomassezusammensetzung bei Beginn der Modellierung entspricht der in Kapitel 5.2 beschriebenen. Ausgehend von diesen Bedingungen werden die Modelle ins Gleichgewicht gerechnet und die berechneten Verhältniswerte von Chlorophyll(a), Kohlenstoff, Stickstoff und der Wachstumsrate gegeneinander geplottet.

6 Ergebnisse

6.1 Gleichgewichtszustand unter verschiedenen Licht- und Nährstoffbedingungen

Der berechnete Gehalt an Kohlenstoff, Stickstoff und Chlorophyll (a) mit Erreichen des Gleichgewichts ist stark abhängig von den festgelegten Anfangsbedingungen (Kap. 5.1). Dies sollte bei der Betrachtung der Ergebnisse beachtet werden. Im Vordergrund stehen hier die Verhältniswerte von Kohlenstoff, Stickstoff und Chlorophyll (a) in Abhängigkeit von Nährstoff- und Lichtbedingungen. Bei Festlegung der Anfangsbedingungen auf die in Kapitel 5.1 genannten Werte resultiert für Q ein Wert von circa $0,2 \text{ g N (g C)}^{-1}$ und für θ^C einer von etwa $0,16 \text{ g Chl (a) (g N)}^{-1}$. Beide Werte sind relativ hoch. Eine solche Biomassezusammensetzung sollte unter ausreichenden Nährstoff- und geringen Lichtbedingungen erreicht werden.

6.1.1 Geider-Modell

Der Pfeil in Abbildung 13 bei der Darstellung der Zeitspanne t zeigt auf den Bereich, in welchem der Gleichgewichtszustand am schnellsten erreicht wird. Dieser liegt bei Photonendichten von circa $100 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ und gesättigten Nährstoffkonzentrationen. Auch bei den Darstellungen des Kohlenstoff-, Stickstoff- und Chlorophyll a-Gehaltes ist in diesem Bereich ein „Knick“ in der aufgespannten Fläche zu beobachten. Aufgrund der gewählten Biomassezusammensetzung zu Beginn des Versuches (s.o.) muss jeweils nur wenig Biomasse aufgebaut werden, um die angestrebte Stoffzusammensetzung zu erreichen. Allgemein dauert die Rechnung ins Gleichgewicht unter Mangelbedingungen länger als unter Sättigungsbedingungen. Unter geringen Photonendichten ist der berechnete Biomassegehalt gering, da nur sehr wenig Energie für den Aufbau derselben zur Verfügung steht. Mit zunehmender Belichtungsintensität nimmt der Biomassegehalt zunächst stark zu, was vor allem auf die lange Zeitspanne zurückzuführen ist, welche vergeht, ehe der Gleichgewichtszustand erreicht ist. Anschließend sinkt der Biomassegehalt aufgrund der anfänglichen Biomassezusammensetzung (s. Kap. 5.1 und 6.1) und der damit einhergehenden kurzen Modelllaufzeit bis zum Erreichen des stationären Zustandes in

6.1 Gleichgewichtszustand unter verschiedenen Licht- und Nährstoffbedingungen

diesem Wertebereich auf Minimalwerte ab. Unter hohen Photonenflussraten kann in kurzer Zeit viel Biomasse aufgebaut und der Gleichgewichtszustand somit erreicht werden.

Die Verhältniswerte sind unabhängig von den gewählten Anfangswerten. Die Stick-

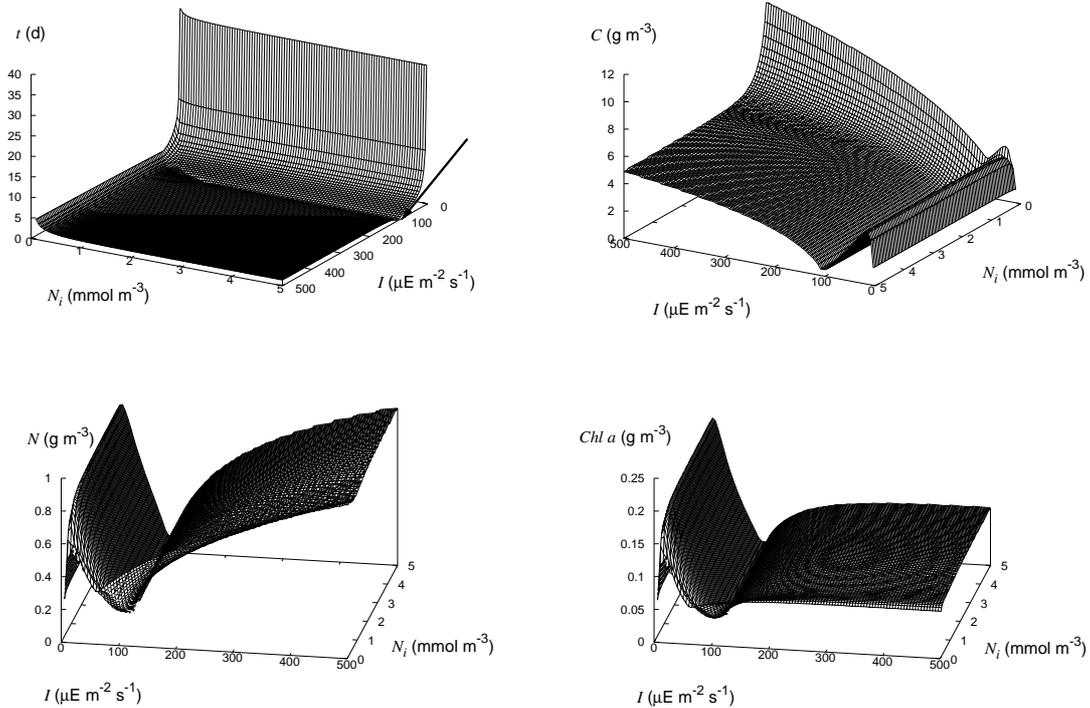


Abbildung 13: Mit dem Modell von Geider et al. berechnete Werte für den Zeitpunkt t bis zum Erreichen des stationären Zustandes, den zugehörigen Kohlenstoffgehalt C , Stickstoffgehalt N und den Chlorophyll a-Gehalt $\text{Chl } a$, jeweils unter Voraussetzung unterschiedlicher Licht- und Nährstoffbedingungen. Bei einem Vergleich der dargestellten Werte ist zu beachten, dass unterschiedliche Perspektiven zur Darstellung verwendet werden. Zur Berechnung finden die in Kap. 5.2.1 genannten Parameterwerte für den ersten Versuchsdurchlauf Anwendung.

stoffquote Q (Abb. 14) zeigt unter hohen Nitratkonzentrationen und hohen Photonenflussraten über weite Bereiche Werte, welche bei etwa $0,2 \text{ g N (g C)}^{-1}$ liegen. Mit abnehmender Stickstoffkonzentration im Medium nimmt auch Q ab, da weniger Stickstoff akkumuliert werden kann. Mit abnehmender Photonenflussrate hingegen steigt Q , was auf die verringerte Kohlenstoffakkumulation zurückzuführen ist. Damit widersprechen diese Ergebnisse der Aussage von Armstrong [5], welcher behauptet, das hier bearbeitete Modell berechne maximale Stickstoffquoten fälschlicher Weise

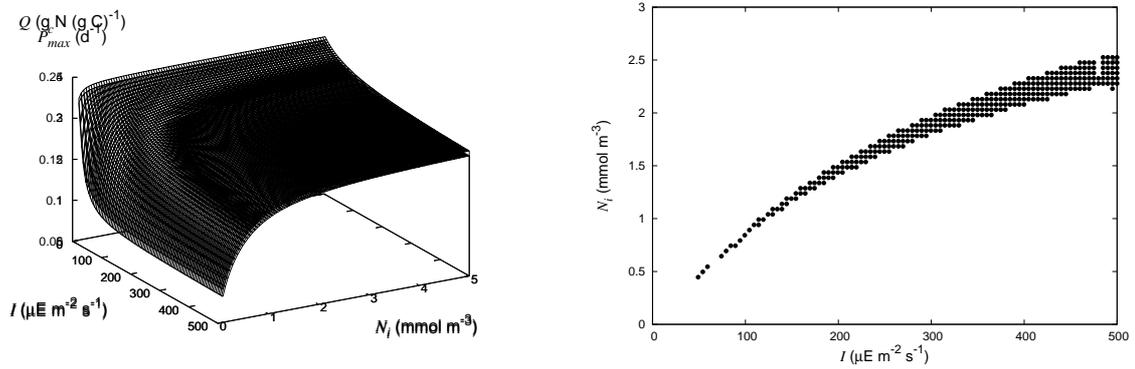


Abbildung 14: Mit dem Modell von Geider et al. berechnete Werte für die Stickstoffquote Q (linke Seite) bei Erreichen des Gleichgewichtszustandes. Zur Berechnung werden die in Kap. 5.2.1 genannten Parameterwerte für den ersten Versuchsdurchlauf verwendet. Der Graph auf der rechten Seite zeigt, unter welchen abiotischen Bedingungen der Wert Q_R (s. Text) $\pm 0,01$ berechnet wird.

unter maximalen Wachstumsraten. Er schreibt, maximale Stickstoffquoten werden in der Regel unter lichtlimitierten Bedingungen erreicht, was hier offensichtlich der Fall ist.

In Kapitel 4.2.7 wird die Berechnung von Q_R nach Pahlow [70] beschrieben. Wird, wie hier, für Q_{min} (anstelle von Q_0) ein Wert von $0,04 \text{ g N (g C)}^{-1}$ eingesetzt, so ergibt sich für Q_R ein Wert von $0,19 \text{ g N (g C)}^{-1}$. Unter welchen Licht- und Nährstoffbedingungen Q_R erreicht wird, ist Abbildung 14 zu entnehmen.

Das Verhältnis von Chlorophyll a zu Kohlenstoff (θ^C) entwickelt sich ähnlich wie das

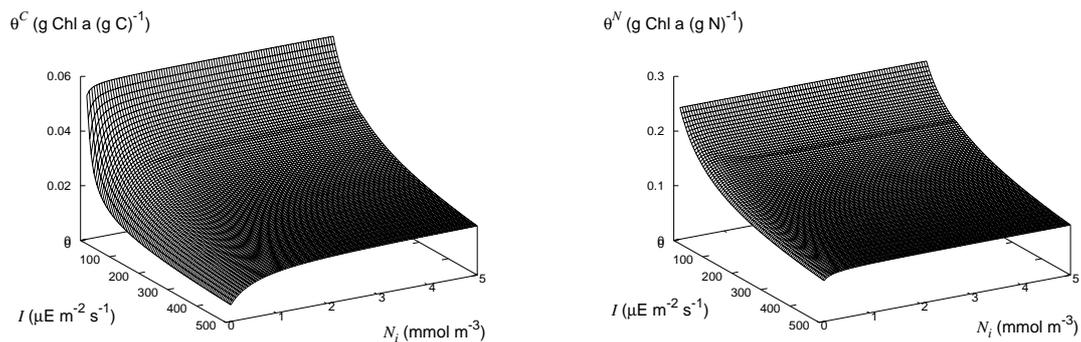


Abbildung 15: Mit dem Modell von Geider et al. berechnete Werte für den Kohlenstoffspezifischen Chlorophyll a-Gehalt der Zelle (θ^C) und den des Chloroplasten θ^N bei Erreichen des Gleichgewichtszustandes. Zur Berechnung werden die in Kap. 5.2.1 genannten Parameterwerte für den ersten Versuchsdurchlauf verwendet.

zu Stickstoff (θ^N). Mit abnehmender Photonenflussrate ist ein Anstieg zu verzeichnen und mit sinkender Nitratkonzentration eine Abnahme (Abb. 15). Unter Lichtmangel wird mehr Chlorophylla benötigt, um die mangelhafte Energieversorgung auszugleichen. Steht wenig Stickstoff zur Verfügung, wird nur entsprechend wenig Chlorophylla synthetisiert. Die relative Veränderung dieses Verhältnisses ist bei θ^C ausgeprägter als bei θ^N . Während θ^N unter geringen Photonenflussraten gegen den Parameterwert θ_{max}^N ($0,25 \text{ g Chl a (g N)}^{-1}$) strebt, übersteigt θ^C den von Laws und Bannister unter Lichtlimitation festgestellten Wert von $0,054 \text{ g Chl a (g C)}^{-1}$.

Maximale Wachstumsraten (Abb. 16) werden unter hohen Photonenflussraten und hohen Nährstoffkonzentrationen berechnet und liegen in dem verwendeten Wertebereich bei knapp unter 2 d^{-1} . Nimmt die Photonenstromdichte beziehungsweise die Nitratkonzentration ab, so sinkt auch die Wachstumsrate. Armstrong [5] geht demgegenüber davon aus, dass das Modell von Geider et al. [38] maximale Wachstumsraten nur unter maximalen Stickstoffquoten berechnet (s. o.).

V_{max}^C und V_N^C (Abb. 17) zeigen unter hohen Nitratkonzentrationen den gleichen

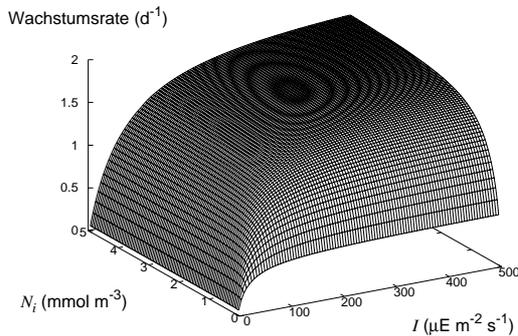


Abbildung 16: Mit dem Modell von Geider et al. berechnete Wachstumsrate bei Erreichen des Gleichgewichtszustandes. Zur Berechnung werden die in Kap. 5.2.1 genannten Parameterwerte für den ersten Versuchsdurchlauf verwendet.

Verlauf mit zunehmender Photonenflussrate. Exakt denselben Verlauf werden sie aber vermutlich erst unter noch höheren Nährstoffkonzentrationen erreichen. Mit abnehmender Nitratkonzentration unterscheiden sie sich zunehmend voneinander. Während V_{max}^C zunächst stark, dann mit abflachender Steigung zunimmt, nimmt V_N^C durchgängig ab.

Die Photosyntheseraten P_{max}^C und P_{phot}^C unterscheiden sich besonders unter geringen Photonenflussraten voneinander (Abb. 18). Dort nimmt P_{max}^C Maximalwerte an, P_{phot}^C hingegen sinkt stark ab. P_{phot}^C erreicht Maximalwerte unter hohen Photonenflussraten und zugleich hohen Nährstoffkonzentrationen.

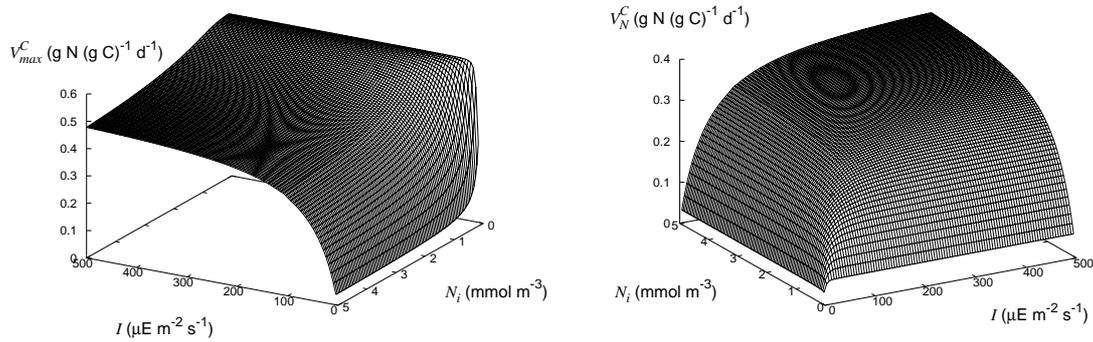


Abbildung 17: Mit dem Modell von Geider et al. berechnete Stickstoffaufnahmeleistungen V_{max}^C und V_N^C bei Erreichen des Gleichgewichtszustandes. Bei einem Vergleich der dargestellten Werte ist zu beachten, dass unterschiedliche Perspektiven zur Darstellung verwendet werden. Zur Berechnung werden die in Kap. 5.2.1 genannten Parameterwerte für den ersten Versuchsdurchlauf verwendet.

Armstrong [5] geht davon aus, dass die Berechnung maximaler Photosyntheseraten in dem Modell von Geider et al. maximale Stickstoffquoten voraussetzt. Und dies widerspricht unter anderem den Ergebnissen von Laws und Bannister [54], welche zeigen, dass zum Erreichen maximaler Wachstumsraten keine maximalen Stickstoffquoten vorliegen müssen. Bei Betrachtung der Abbildungen 14, 16 und 18 fällt auf, dass P_{max}^C und Q zwar prinzipiell den gleichen Verlauf haben (vgl. Kap. 4.1.1), P_{phot}^C und Q sich jedoch in ihrem Verlauf voneinander unterscheiden. In dem Modell werden folglich weder für das Erreichen maximaler Werte von P_{phot}^C noch der Wachstumsrate maximale Stickstoffquoten vorausgesetzt.

Abbildung 19 zeigt zum einen $I_k/2$ und zum anderen das Verhältnis der vorliegenden Photonendichte zu I_k , dem Lichtsättigungsparameter. I_k wird mit Gleichung 18 berechnet. $I_k/2$ gibt an, bis zu welcher Lichtintensität die Photosyntheserate durch θ^C , also das Verhältnis von Chlorophylla zu Kohlenstoff, limitiert wird. Oberhalb von $I_k/2$ werden zunehmend die „Dunkelreaktionen“ der Photosynthese limitierend. Nach Akklimatisierung an hohe Photonendichten nimmt α in stärkerem Maße ab als P_{max}^C , was dazu führt, dass I_k unter höheren Photonendichten erreicht wird. Die Nitratkonzentration nimmt insofern Einfluss auf den Lichtsättigungsparameter, als dass dieser mit abnehmenden Nährstoffkonzentrationen sinkt, was darauf zurückzuführen ist, dass P_{max}^C stärker abnimmt als α .

6.1 Gleichgewichtszustand unter verschiedenen Licht- und Nährstoffbedingungen

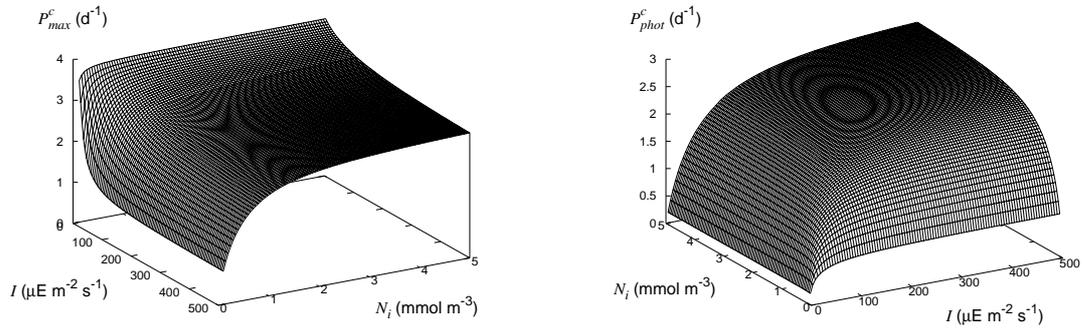


Abbildung 18: Mit dem Modell von Geider et al. berechnete Photosyntheseraten P_{max}^C und P_{phot}^C bei Erreichen des Gleichgewichtszustandes. Es ist zu beachten, dass unterschiedliche Perspektiven zur Darstellung verwendet werden. Zur Berechnung werden die in Kap. 5.2.1 genannten Parameterwerte für den ersten Versuchsdurchlauf verwendet.

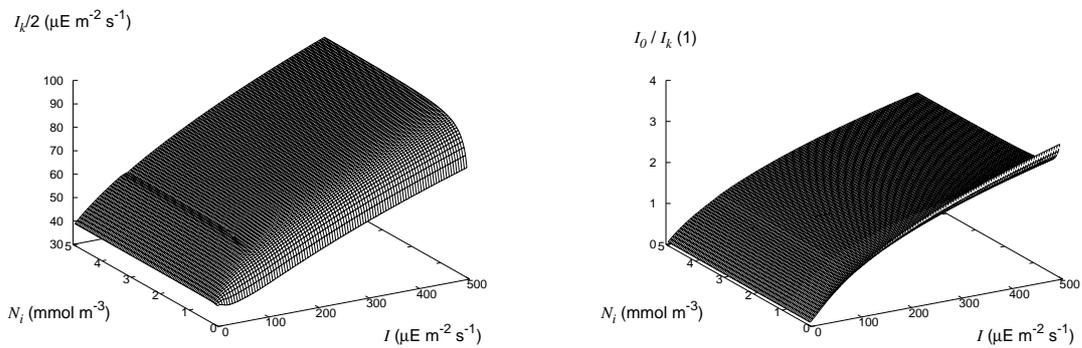


Abbildung 19: Mit dem Modell von Geider et al. berechnete Werte für $I_k/2$ und I_0/I_k bei Erreichen des Gleichgewichtszustandes. Zur Berechnung werden die in Kap. 5.2.1 genannten Parameterwerte für den ersten Versuchsdurchlauf verwendet.

6.1.2 Pahlow-Modell

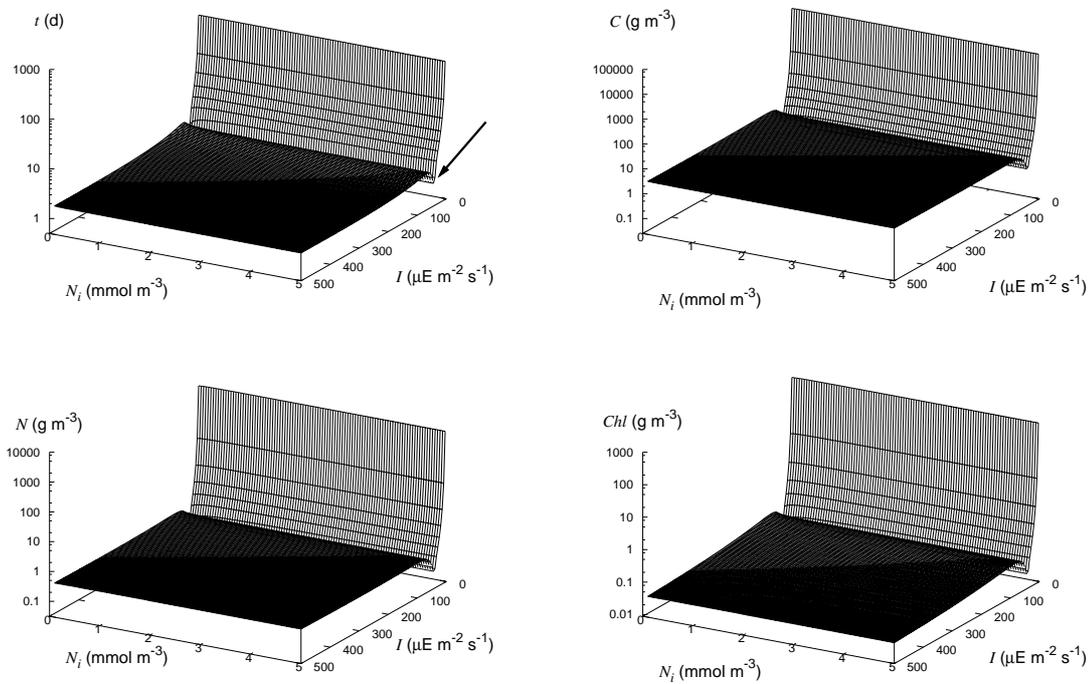


Abbildung 20: Mit dem Modell von Pahlow berechnete Werte für den Zeitpunkt t bis zum Erreichen des stationären Zustandes, den zugehörigen Kohlenstoffgehalt C , Stickstoffgehalt N und den Chlorophyll a-Gehalt $Chl a$, jeweils unter Voraussetzung unterschiedlicher Licht- und Nährstoffbedingungen. Zur Berechnung werden die in Kap. 5.2.2 genannten Parameterwerte für die Gleichgewichtsberechnung des ersten Versuchsdurchlaufes verwendet.

In dem Pahlow-Modell vergeht insbesondere unter Lichtmangelbedingungen sehr viel Zeit bis der stationäre Zustand erreicht ist (Abb. 20, Zeit t). Daraus resultieren sehr hohe Biomassewerte unter geringen Photonenflussraten (logarithmische Skala der Applikate). Unter geringen Nitratkonzentrationen kann, wie bei dem Modell von Geider et al., ein Biomasseanstieg verzeichnet werden, welcher aufgrund des relativ großen Wertebereichs der Applikate in der graphischen Darstellung kaum sichtbar ist. Bei vergleichsweise geringen Photonenflussraten (ca. $20 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ist ebenfalls ein „Knick“ in der aufgespannten Fläche zu beobachten. Während dieses Phänomen bei Geider et al. erst ab einer Nitratkonzentration von etwa 1mmol m^{-3} auftritt, durchzieht der „Knick“ bei dem Modell von Pahlow den gesamten darge-

stellten Nährstoffbereich. Oberhalb von etwa $100 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ bleibt der Stickstoffgehalt relativ konstant, der Gehalt an Kohlenstoff nimmt leicht zu und der Chlorophyllgehalt ab. Dieser Verlauf weicht von dem des anderen Modells stark ab. Wie in Kapitel 5.2.2 erwähnt wurde, konnte das Modell von Pahlow unter variierender Belichtung nicht ins Gleichgewicht gerechnet werden, weshalb zu diesem Zweck ein zweiter Parametersatz bestimmt wurde.

Der prinzipielle Verlauf von Q (Abb. 22) ist ähnlich wie der bei dem Modell von

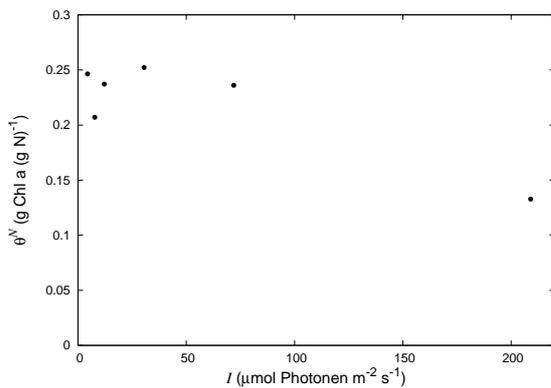


Abbildung 21: θ^N bei verschiedenen Photonenflussraten und einer Stickstoffkonzentration von 250 mmol m^{-3} , gemessen von Laws und Bannister [54].

Geider et al.. Unter geringen Nitratkonzentrationen nimmt der Verhältniswert ab, unter geringen Lichtintensitäten nimmt er zu. Liegen ausreichend Nährstoffe und hohe Photonendichten vor, so bleibt Q weitestgehend unverändert. Während Q bei dem Modell von Geider et al. unter diesen Bedingungen um einen Wert von etwa $0,2 \text{ g N (g C)}^{-1}$ schwankt, liegt der berechnete Wert bei Pahlow unterhalb von $0,15 \text{ g N (g C)}^{-1}$.

Wird, wie hier, für Q_0 ein Wert von $0,052 \text{ g N (g C)}^{-1}$ verwendet, so ergibt sich für Q_R (Kap. 4.2.7) ein Wert von $0,22 \text{ g N (g C)}^{-1}$. Dieser wird jedoch nicht erreicht.

Der Verlauf von θ^C ist ebenfalls ähnlich wie der in dem Modell von Geider et al.. Unter geringen Photonendichten steigt der Wert an, unter geringen Nitratkonzentrationen sinkt er - hier jedoch nur sehr geringfügig - ab. Bei dem Modell von Geider et al. ist sowohl der beschriebene Anstieg als auch die Abnahme steiler als bei dem von Pahlow. Unter geringen Photonendichten erreicht θ^C einen Wert von $0,04 \text{ g Chl (g C)}^{-1}$ und liegt damit unterhalb des Wertes, welchen Laws und Bannister unter diesen Bedingungen messen konnten ($0,054 \text{ g Chl a (g C)}^{-1}$). Die Werte von $\hat{\theta}^C$ liegen durchgängig höher als die von θ^C und erreichen unter geringen Photonendichten die genannten Maximalwerte von Laws und Bannister.

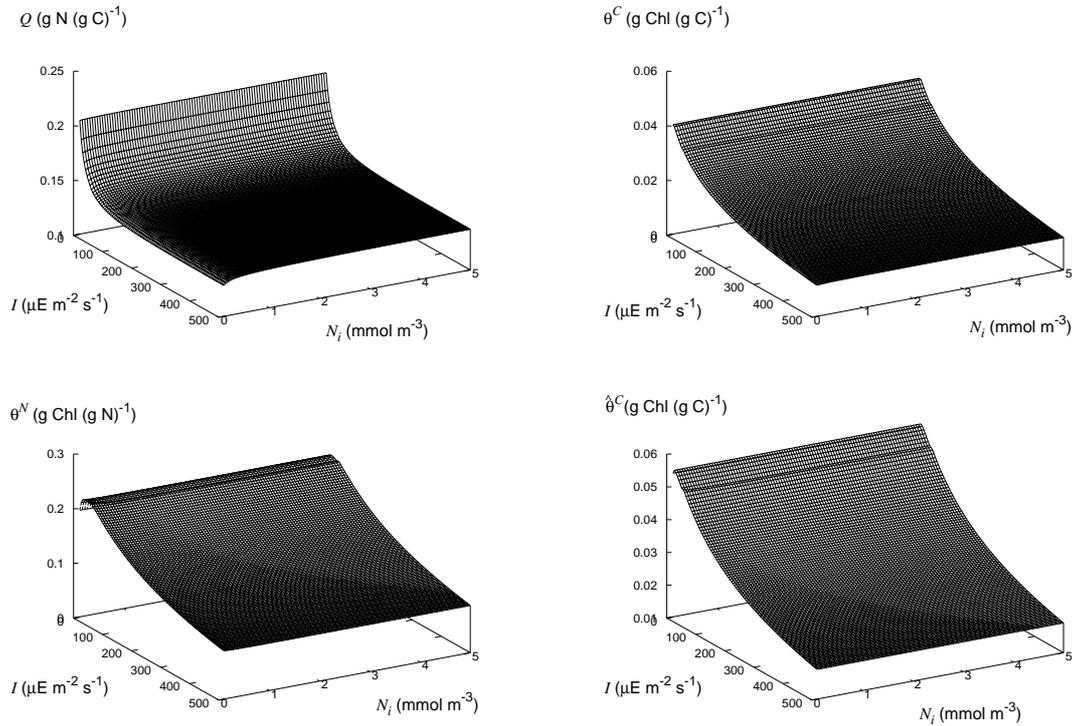


Abbildung 22: Mit dem Modell von Pahlow berechnete Verhältniswerte Q , θ^C , θ^N und $\hat{\theta}^C$ bei Erreichen des Gleichgewichtszustandes. Zur Berechnung werden die in Kap. 5.2.2 genannten Parameterwerte für die Gleichgewichtsberechnung des ersten Versuchsdurchlaufes verwendet.

θ^N sinkt bei Photonenflussraten, die kleiner als $10 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ sind, auf unter $0,2 \text{ g Chl (g N)}^{-1}$ ab. Dieser Verlauf kann bei dem Modell von Geider et al. nicht festgestellt werden. Bei etwa $30 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ erreicht der Wert ein Maximum von $0,22 \text{ g Chl (g N)}^{-1}$. Laws und Bannister ermittelten mit $0,25 \text{ g Chl a (g N)}^{-1}$ einen höheren Maximalwert (Abb. 21).

Mit zunehmender Photonenflussrate nimmt θ^N kontinuierlich ab. Mit abnehmender Nitratkonzentration nimmt θ^N nur sehr geringfügig ab.

Die von den beiden Modellen berechneten Wachstumsraten unterscheiden sich insbesondere unter geringen Nitratkonzentrationen stark voneinander. Während das Modell von Geider et al. mit abnehmender Nitratkonzentration eine starke Reduktion der Wachstumsrate berechnet (Abb. 16), nimmt die Wachstumsrate in dem geplotteten Wertebereich bei dem Modell von Pahlow insgesamt um nur wenige Prozent ab (Abb. 23). Maximalwerte werden unter hohen Photonenflussraten und

6.1 Gleichgewichtszustand unter verschiedenen Licht- und Nährstoffbedingungen

hohen Nitratkonzentrationen berechnet und betragen etwa $1,19 \text{ d}^{-1}$. Sie liegen damit weit unterhalb der maximalen Wachstumsrate des anderen Modells.

Der prinzipielle Verlauf der maximalen Stickstoffaufnahme V_{max}^C (Abb. 24)

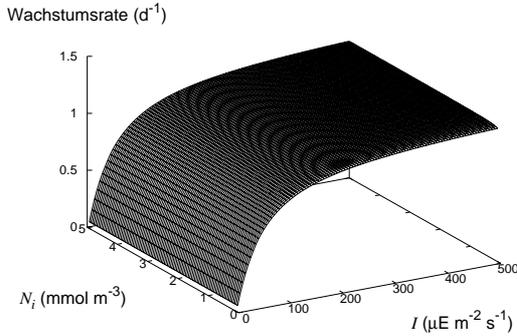


Abbildung 23: Mit dem Modell von Pahlow berechnete Wachstumsrate bei Erreichen des Gleichgewichtszustandes. Zur Berechnung werden die in Kap. 5.2.2 genannten Parameterwerte für den ersten Versuchsdurchlauf verwendet.

unterscheidet sich nicht stark von dem des anderen Modells. Bis zu einer Photonendichte von $100 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ nimmt V_{max}^C in beiden Modellen stark zu. Diese Steigung flacht in zunehmendem Maße ab. Das Modell von Geider et al. erreicht bei $5 \text{ mmol Nitrat m}^{-3}$ einen Wert von fast $0,5 \text{ g N (g C)}^{-1} \text{ d}^{-1}$, das Modell von Pahlow hingegen nur einen von $0,175 \text{ g N (g C)}^{-1} \text{ d}^{-1}$. Mit abnehmender Nitratkonzentration nimmt V_{max}^C in dem Modell von Pahlow in dem geplotteten Wertebereich nur geringfügig zu, während in dem Modell von Geider et al. ein stärkerer Anstieg beobachtet werden kann.

In Hinblick auf die Photonendichte ähnelt der Verlauf von V_N^C dem des anderen Modells. In dem dargestellten Wertebereich erfolgt im Vergleich jedoch lediglich eine geringe Abnahme von V_N^C mit sinkender Nitratkonzentration. V_N^C und V_{max}^C unterscheiden sich hauptsächlich unter geringen Nitratkonzentrationen voneinander. Während V_N^C leicht abnimmt, nimmt V_{max}^C leicht zu. V_N^C und die Assimilationsrate a_N^C unterscheiden sich ausschließlich durch den Faktor $2/3$ (relative Belichtungszeit D) voneinander (Gl. 28). Die potentielle Stickstoffaufnahme V_0^C und die maximale Stickstoffaufnahme V_{max}^C unterscheiden sich hauptsächlich unter geringen Nitratkonzentrationen voneinander. Dort ist ein stärkerer Anstieg von V_0^C im Vergleich zu V_{max}^C zu beobachten.

Im Zusammenhang damit steht die Entwicklung des Variablenwertes f_A (Gl. 35, Abb. 25). Die Entwicklung der Affinität A und dem Proteinanteil f_A , welcher für die Affinität aufgewendet wird, verläuft konvergent (Gl. 34). Während mit abneh-

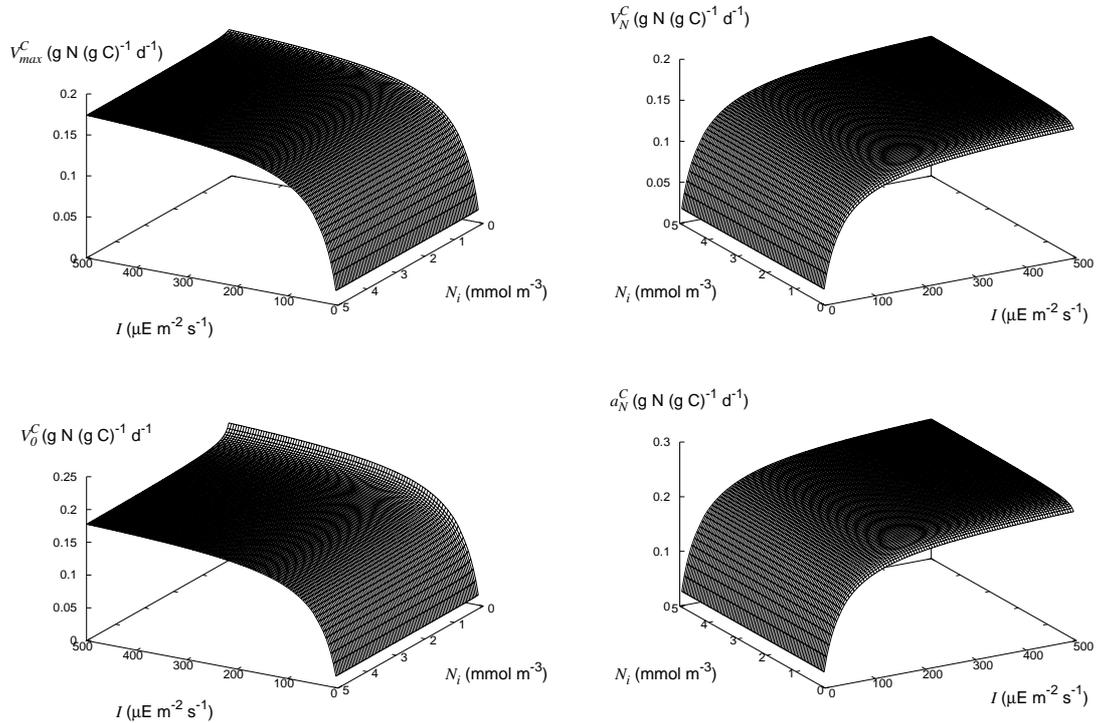


Abbildung 24: Mit dem Modell von Pahlow berechnete Stickstoffaufnahme- und -assimilationsraten V_{max}^C , V_N^C , V_0^C und a_0^C bei Erreichen des Gleichgewichtszustandes. Bei einem Vergleich der dargestellten Werte ist zu beachten, dass unterschiedliche Perspektiven zur Darstellung verwendet werden. Zur Berechnung werden die in Kap. 5.2.2 genannten Parameterwerte für die Gleichgewichtsberechnung des ersten Versuchsdurchlaufes verwendet.

mender Nitratkonzentration jeweils eine Zunahme zu verzeichnen ist, erfolgt mit reduzierter Photonenflussrate eine Abnahme. f_A wird berechnet in Abhängigkeit der Nitratkonzentration N_i und der potentiellen Nitrataufnahmerate V_0^C (Gl. 36). Je höher N_i und je geringer V_0^C ist, um so geringer ist der für f_A berechnete Wert. Die Entwicklung von V_0^C in Abhängigkeit der Nährstoff- und Lichtverfügbarkeit ist in Abbildung 24 dargestellt.

Die Lichtsättigung S_I steigt mit der Photonenflussrate an. Die abnehmende Steigung von S_I mit zunehmender Photonenflussrate ist auf die Abnahme von $\hat{\theta}^C$ zurückzuführen.

6.1 Gleichgewichtszustand unter verschiedenen Licht- und Nährstoffbedingungen

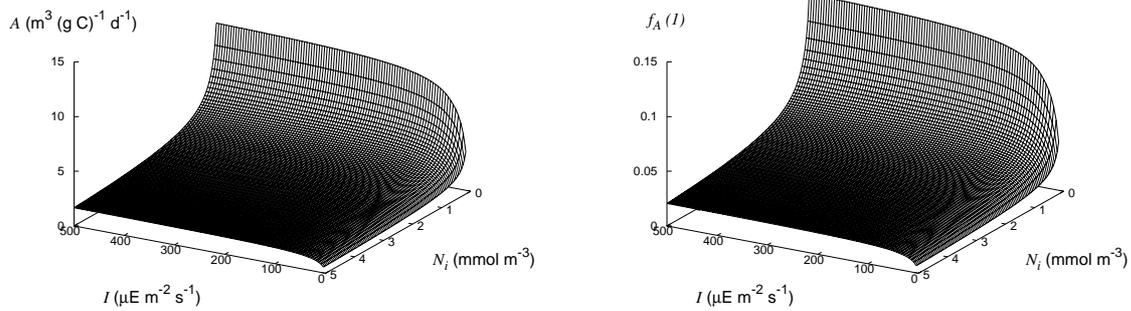


Abbildung 25: Mit dem Modell von Pahlow berechnete Werte für A und f_A bei Erreichen des Gleichgewichtszustandes. Zur Berechnung werden die in Kap. 5.2.2 genannten Parameterwerte für die Gleichgewichtsberechnung des ersten Versuchsdurchlaufes verwendet.

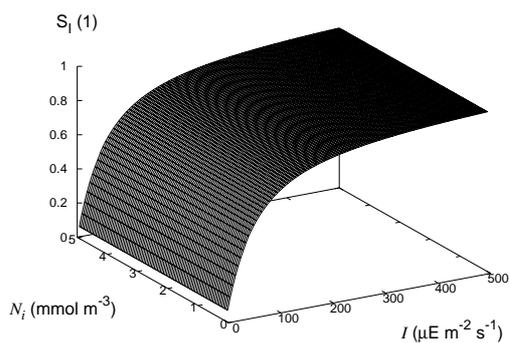


Abbildung 26: Mit dem Modell von Pahlow berechnete Werte für S_I bei Erreichen des Gleichgewichtszustandes. Zur Berechnung werden die in Kap. 5.2.2 genannten Parameterwerte für den ersten Versuchsdurchlauf verwendet.

6.2 Vergleich der erhobenen Daten mit den Modellberechnungen

6.2.1 Geider-Modell

Versuchsteil 1: An hohe Nitratkonzentration akklimatisierten Zellen versiegt die Stickstoffquelle.

Wie in Abbildung 27 zu sehen ist, können die gemessenen Daten des ersten versuchsteiles gut von dem Modell beschrieben werden.

Der berechnete Kohlenstoffgehalt weicht nur minimal von den gemessenen Werten ab. Die Stickstoffakkumulation im Modell erfolgt bis zur Erschöpfung der Stickstoffquelle exponentiell. Anschließend bleibt der berechnete Stickstoffgehalt konstant. Der berechnete Chlorophyll a-Gehalt entwickelt sich ähnlich. Bis zur Erschöpfung der Stickstoffquelle nehmen beide stark zu. Während der Gesamtgehalt an Stickstoff darauf folgend jedoch konstant bleibt, wird im Fall des Chlorophyll a ein leicht abnehmender Verlauf berechnet, was in Abbildung 30 gut zu sehen ist. Eine solche Entwicklung geht auch aus den Daten von Flynn et al. [31] für *Isochrysis galbana* hervor.

Anstelle der gemessenen $35,4 \text{ mmol Nitrat m}^{-3}$ beziehungsweise $45,5 \text{ mmol Nitrat m}^{-3}$ wird, wie in Kapitel 5.2.1 bereits erwähnt wurde, 42 mmol m^{-3} beziehungsweise 50 mmol m^{-3} anorganischer Stickstoff zur Modellierung verwendet. Daraus resultiert die zu Beginn des Versuchs zu beobachtete Differenz der Nitratkonzentration zwischen Modell und gemessenen Daten. Ein solches Ungleichgewicht bezüglich des Stickstoffgehaltes kann ebenfalls in dem Datensatz von Flynn et al. [31] beobachtet werden. Dort beträgt die Differenz zwischen Ammonium und partikulärem organischem Stickstoff (PON) 15% [90].

Versuchsteil 2: Nitratpeak nach Stickstoffhungerung.

Im zweiten Teil des Versuches können weder der Kohlenstoff- noch der Stickstoffgehalt durch das Modell hinreichend gut beschrieben werden (Abb. 27), wenn ein einheitlicher Parametersatz verwendet wird.

6.2 Vergleich der erhobenen Daten mit den Modellberechnungen

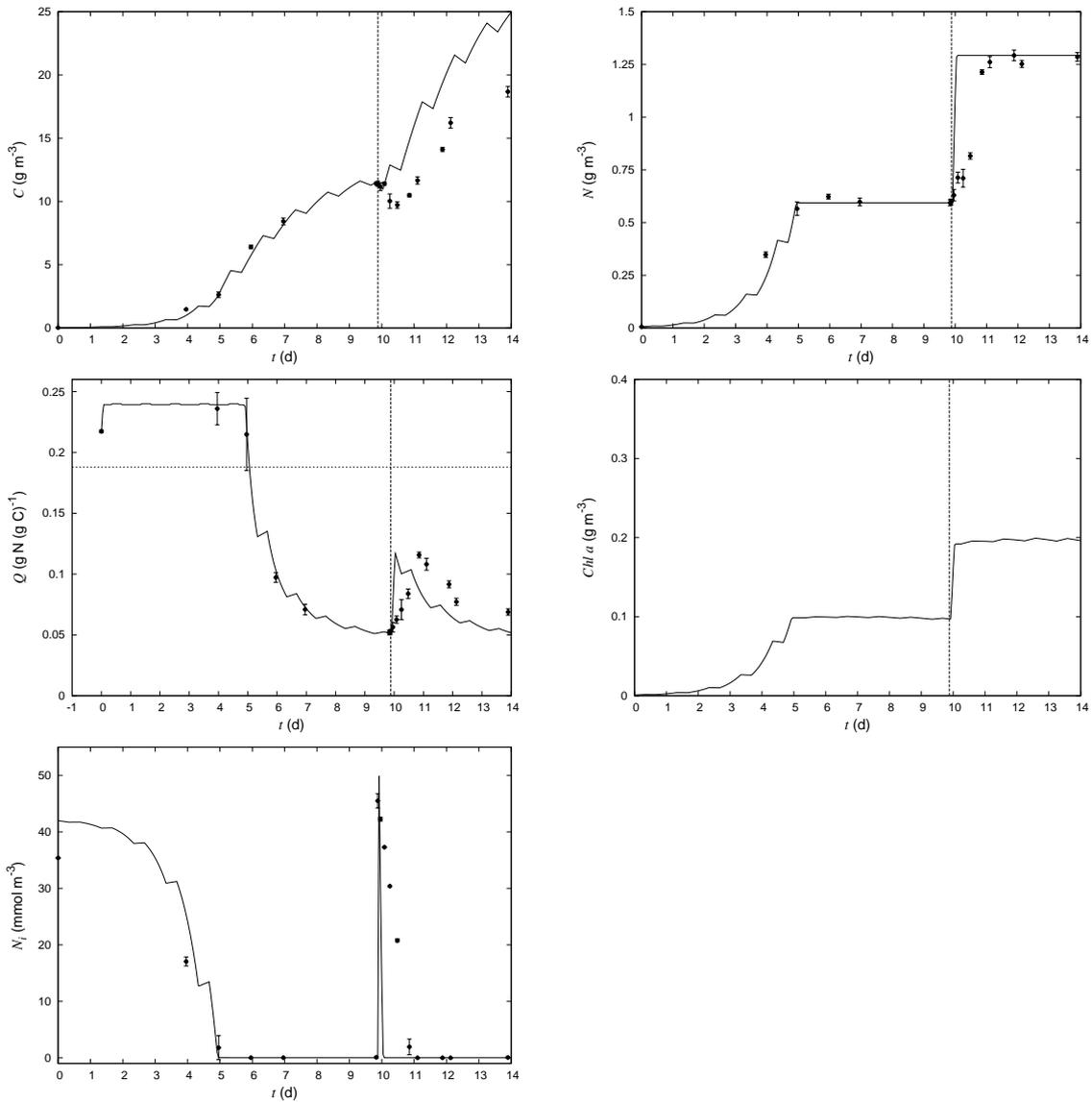


Abbildung 27: Vergleich des Modells von Geider et al. mit den Daten von *Thalassiosira weissflogii*. Dargestellt wird der zeitliche Verlauf von organisch gebundenem Kohlenstoff und Stickstoff, deren Verhältnis zueinander, dem Chlorophyll a -Gehalt und dem Gehalt an anorganischem Stickstoff im Medium. Es wurden keine Chlorophyll a -Daten erhoben. Die Modellberechnungen basieren auf den in Kap. 5.2.1 für den ersten Versuchsteil genannten Parameterwerten und sind durch eine Volllinie dargestellt, die erhobenen Daten durch gefüllte Kreissymbole.

Die bei den Daten zu beobachtende starke Kohlenstoffabnahme wird nur in sehr schwach ausgeprägter Form wiedergegeben. Die berechnete Stickstoffakkumulation

erfolgt wesentlich schneller als die erhobenen Daten zeigen. Wird durchgängig ein höherer Wert für ζ , also die Biosynthesekosten, verwendet (damit einher geht die Variation weiterer Parameter, s. Beschriftung Abb. 28 bzw. Kap. 5.2.1), so kann zwar eine nach erneuter Stickstoffzugabe erfolgende starke Kohlenstoffabnahme modelliert werden, allerdings kommt es anschließend so zu einer noch schnelleren Zunahme an Kohlenstoff, und der verwendete Parameterwert für P_{ref}^C ist mit 15 d^{-1} unrealistisch hoch (Abb. 28).

Der gesamte Versuchsdurchlauf kann nur gut von dem Modell beschrieben werden, wenn die Parametersätze für beide Durchläufe getrennt voneinander ermittelt werden.

Die Respiration nach erneuter Stickstoffzugabe wird verdoppelt, der Wert der maximalen, Kohlenstoff-spezifischen Nitrataufnahmerate wird auf ein Achtel des Ausgangswertes reduziert und die Biosynthesekosten werden von $1,97 \text{ g C (g N)}^{-1}$ auf 5 g C (g N)^{-1} erhöht (Kap. 5.2.1). Die daraus resultierenden Werte zeigen allesamt eine gute Übereinstimmung mit den Daten (Abb. 29).

Durch Verlängerung der Versuchszeit (im Modell) kann gezeigt werden, welchen weiteren Verlauf das Modell berechnet (Abb. 30). Den Modellberechnungen zufolge findet nach dem zehnten Versuchstag noch eine leichte Zunahme an Kohlenstoff statt, und daraus resultiert eine Abnahme von Q . Außerdem kann beobachtet werden, dass der berechnete Gehalt an Chlorophyll a aufgrund der anhaltenden Stickstofflimitation zunächst weiterhin abnimmt, aber schließlich stagniert. Eine Abnahme des Chlorophyllgehaltes nach Stickstoffhungerung geht auch aus den Daten von Flynn et al. [31] für *Isochrysis galbana* hervor. Sowohl Stickstoff- als auch Kohlenstoffgehalt erreichen unter Nitratlimitation ein Plateau. Auffällig ist, dass sich der Verhältniswert von Stickstoff zu Kohlenstoff unter Nitratlimitation voneinander unterscheidet, was auf die verändert parametrisierte Respiration zurückzuführen ist.

6.2 Vergleich der erhobenen Daten mit den Modellberechnungen

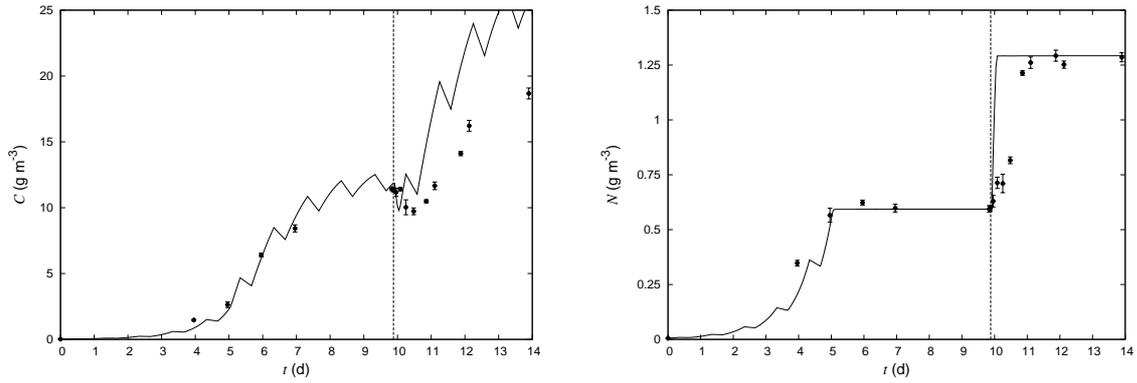


Abbildung 28: Vergleich des Modells von Geider et al. mit den Daten von *Thalassiosira weissflogii*. Dargestellt wird der zeitliche Verlauf von organisch gebundenem Kohlenstoff und Stickstoff. Die Modellberechnungen sind durch eine Volllinie dargestellt, die erhobenen Daten durch gefüllte Kreissymbole. Von den in Kap. 5.2.1 für den ersten Versuchsteil beschriebenen Parameterwerten werden folgende verändert: $P_{ref}^C = 15 \text{ g C (g C d)}^{-1}$; $V_{ref}^C = 0,6 \text{ g N (g C d)}^{-1}$; $R_{ref} = 0,25 \text{ d}^{-1}$; $\zeta = 5 \text{ g C (g N)}^{-1}$.

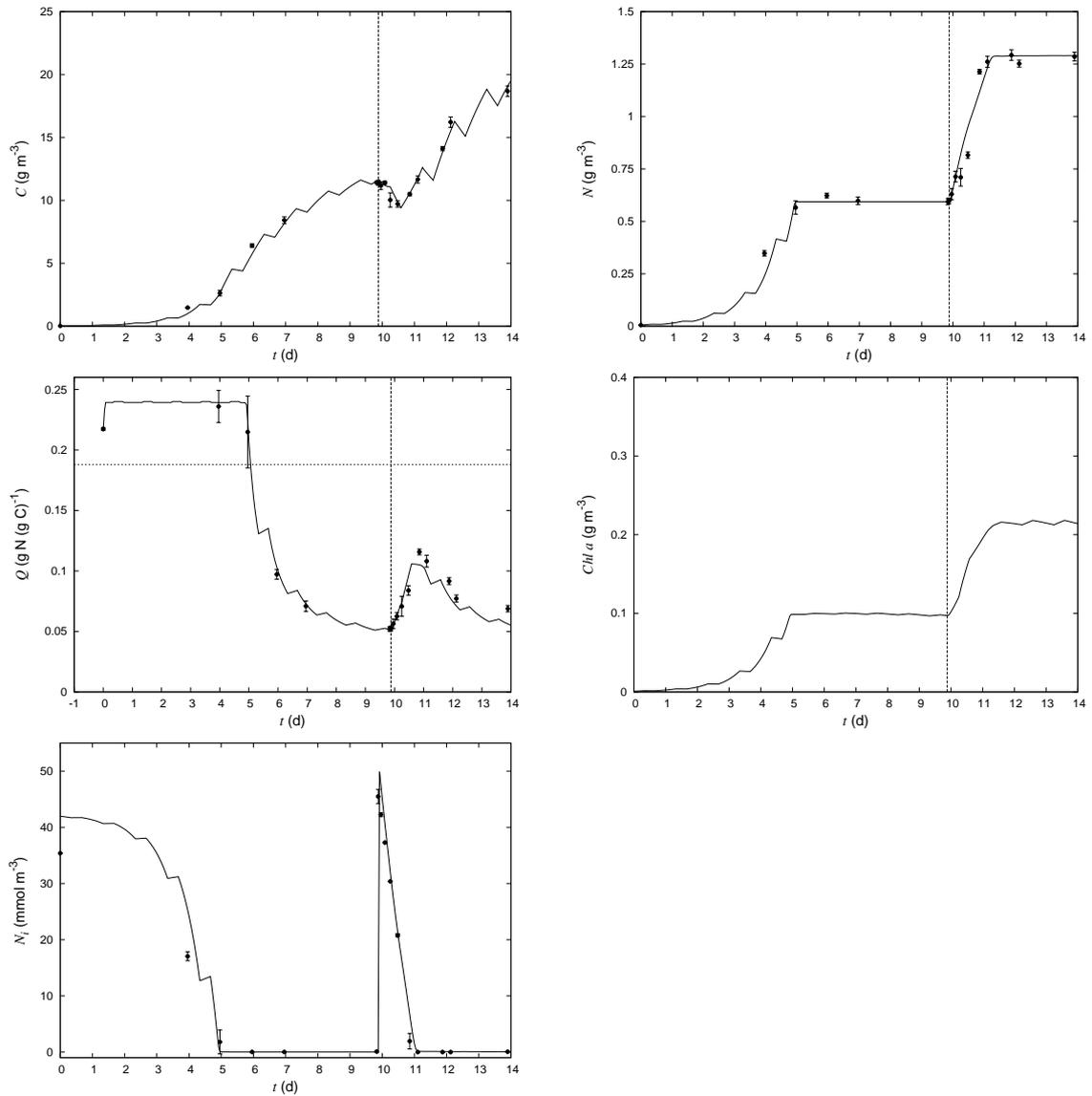


Abbildung 29: Vergleich des Modells von Geider et al. mit den Daten von *Thalassiosira weissflogii*. Dargestellt wird der zeitliche Verlauf von organisch gebundenem Kohlenstoff und Stickstoff, deren Verhältnis zueinander, dem Chlorophyll a -Gehalt und dem Gehalt an anorganischem Stickstoff im Medium. Es wurden keine Chlorophyll a -Daten erhoben. Die Modellberechnungen sind durch eine Volllinie dargestellt, die erhobenen Daten durch gefüllte Kreissymbole. Parameterwerte sind die in Kap. 5.2.1 beschriebenen Werte für den ersten und zweiten Versuchsdurchlauf.

6.2 Vergleich der erhobenen Daten mit den Modellberechnungen

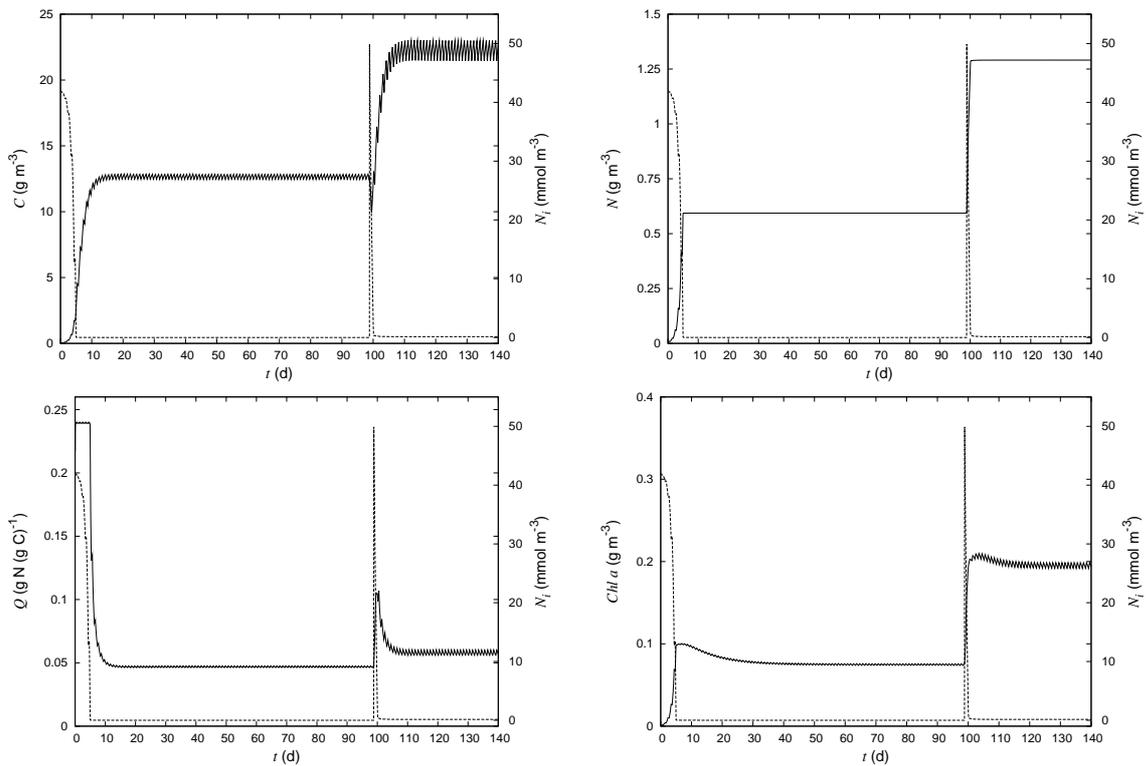


Abbildung 30: Modell von Geider et al.: Darstellung des zeitlichen Verlaufs von organisch gebundenem Kohlenstoff und Stickstoff, deren Verhältnis zueinander und dem Chlorophyll a-Gehalt über einen Zeitraum von 140 Tagen. Es wird angenommen, dass sowohl der erste als auch der zweite Versuchsteil über einen zehnmal längeren Zeitraum verliefen. Parameterwerte sind die in Kap. 5.2.1 beschriebenen Werte für den ersten und den zweiten Versuchsteil.

6.2.2 Pahlow-Modell

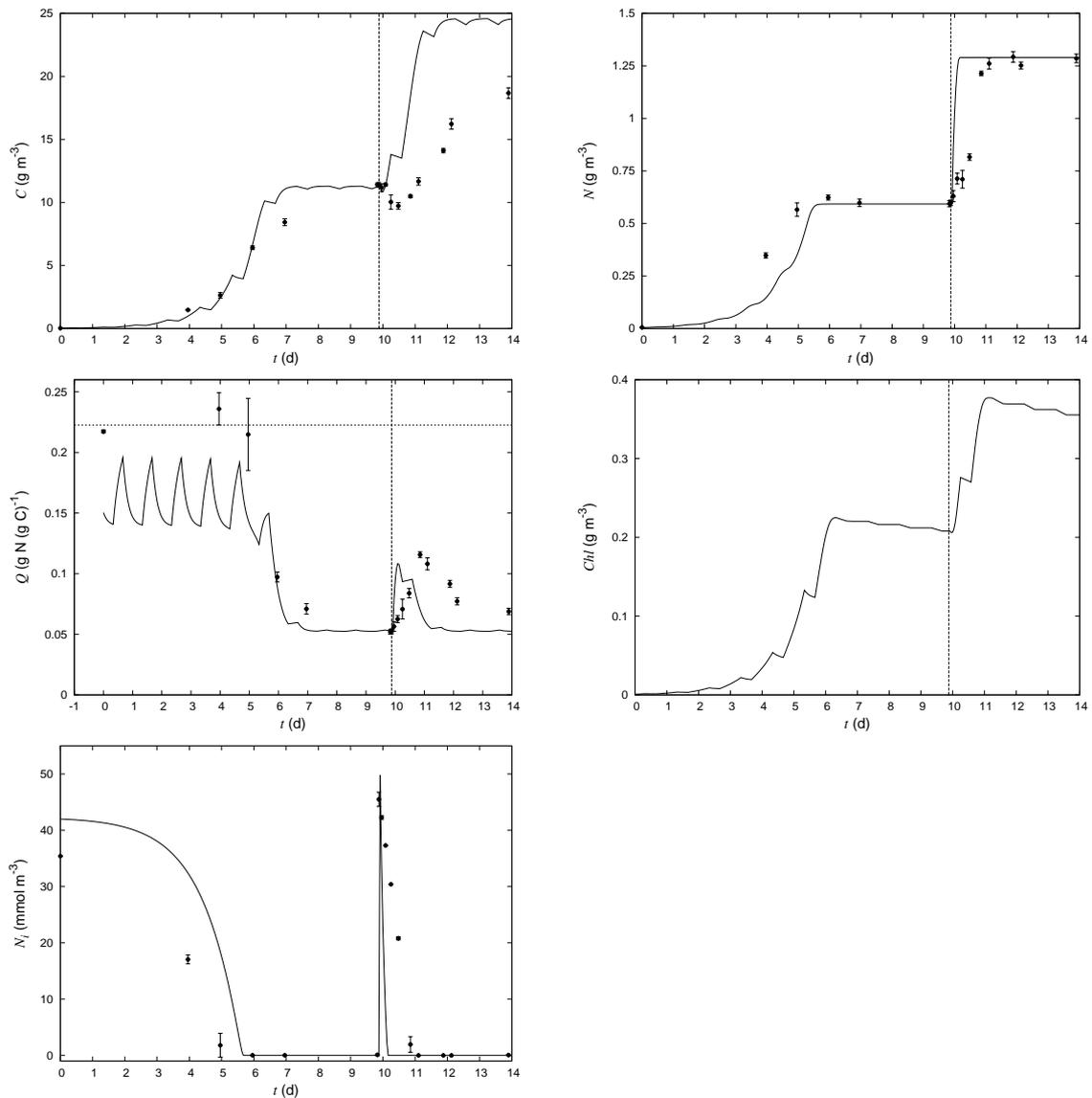


Abbildung 31: Vergleich des Modells von Pahlow mit den Daten von *Thalassiosira weissflogii*. Dargestellt ist der zeitliche Verlauf von organisch gebundenem Kohlenstoff und Stickstoff, deren Verhältnis zueinander, dem Chlorophyll-Gehalt und dem Gehalt an anorganischem Stickstoff im Medium. Es wurden keine Chlorophyll-Daten erhoben. Die Modellberechnungen basieren auf den in Kap. 5.2.2 für den ersten Versuchsteil genannten Parameterwerten und sind durch eine Volllinie dargestellt, die erhobenen Daten durch gefüllte Kreissymbole.

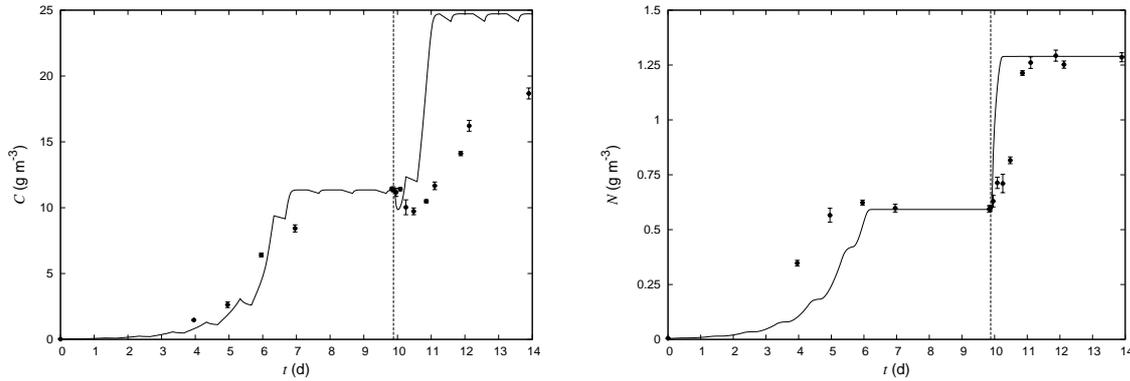


Abbildung 32: Vergleich des Modells von Pahlow mit den Daten von *Thalassiosira weissflogii*. Dargestellt als Volllinie ist der berechnete zeitliche Verlauf von organisch gebundenem Kohlenstoff bzw. Stickstoff. Die erhobenen Daten werden von gefüllten Kreissymbolen wiedergegeben. Folgende Parameter werden im Vergleich zu den Abb. 31 zugrunde liegenden Parameterwerten geändert: $\mu_d = 16 \text{ d}^{-1}$ und $\zeta = \text{g C (g N)}^{-1}$.

Versuchsteil 1: An hohe Nitratkonzentration akklimatisierten Zellen versiegt die Stickstoffquelle.

Aus Abbildung 31 geht hervor, dass weder der Verlauf des Kohlenstoff- noch der Stickstoffgehaltes gut durch das Modell beschrieben werden kann. Das Verhältnis von Stickstoff zu Kohlenstoff ist unter hohen Nährstoffkonzentrationen höher als das Modell berechnet. Die in Abbildung 31 (Q) eingezeichnete horizontale Strichlinie visualisiert den für Q_R berechneten Wert ($0,22 \text{ g N (g C)}^{-1}$). Die modellierten Werte für Q liegen allesamt darunter.

Eine Übereinstimmung der berechneten Stickstoffquote mit den Daten kann erst bei Erreichen der durch den Parameter Q_0 festgelegten minimalen Stickstoffquote verzeichnet werden. Während der Nacht steigt die Quote unter hohen Nährstoffkonzentrationen zwar stark an, die Daten wurden jedoch während des Tages erhoben. Smith und Yamanaka [90] gehen davon aus, dass das Modell von Pahlow [70] die diurnalen Schwankungen der Stickstoffquote besser wiedergeben kann als das von Modell von Geider et al. [38].

Die modellierte Chlorophyllkonzentration weicht stark ab von den Werten, welche das andere Modells berechnet.

Die berechnete Nitratkonzentration im Medium liegt während der ersten fünf Versuchstage weit über den gemessenen Werten. Dieser Effekt wird durch die Modellie-

nung mit höheren Nitratwerten noch verstärkt (s. Angaben zu abiotischen Faktoren in Kap. 5.2.1 bzw. Kap. 5.2.2).

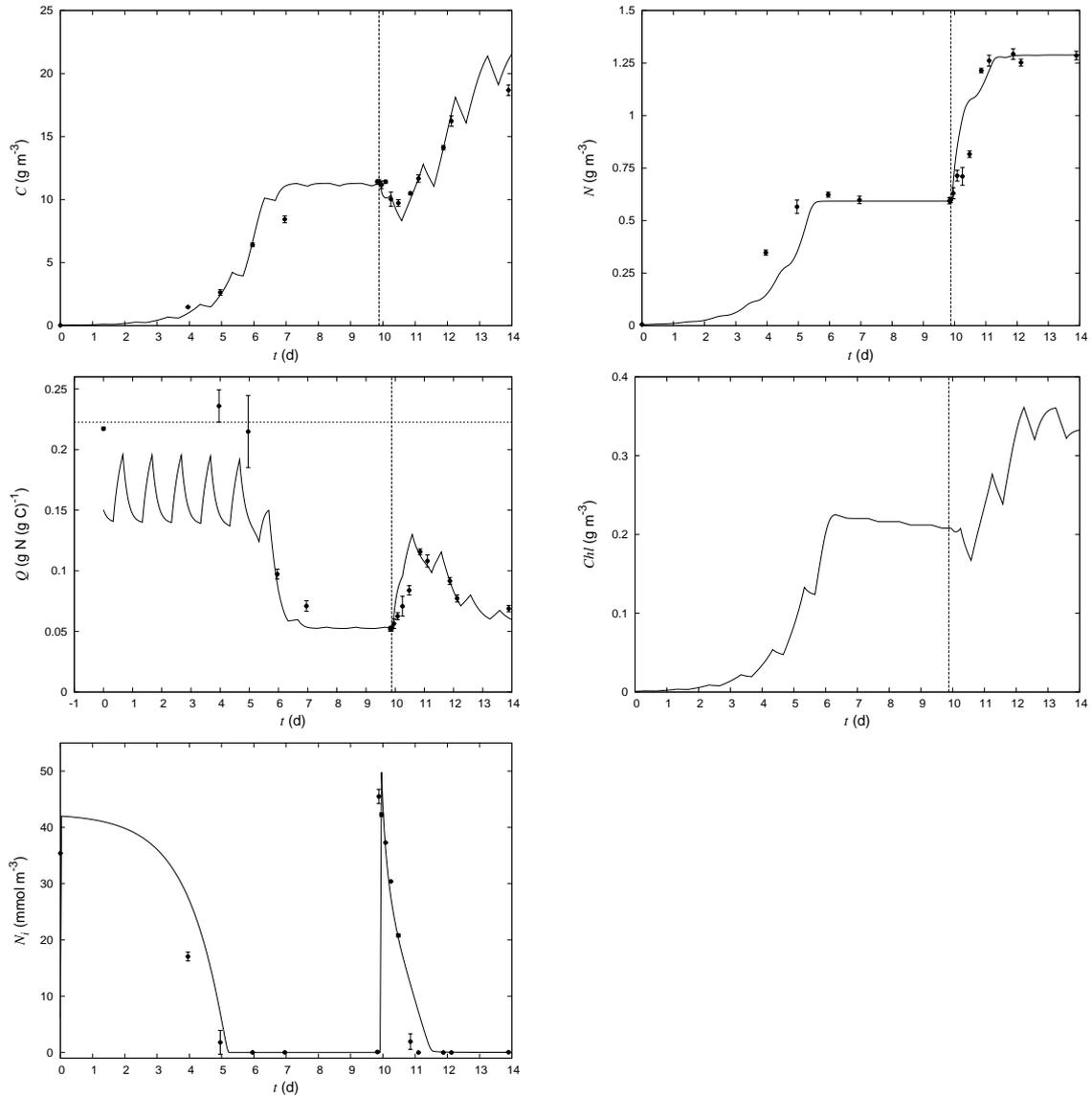


Abbildung 33: Vergleich des Modells von Pahlow mit den Daten von *Thalassiosira weissflogii*. Dargestellt ist der zeitliche Verlauf von organisch gebundenem Kohlenstoff und Stickstoff, deren Verhältnis zueinander, dem Chlorophyllgehalt und dem Gehalt an anorganischem Stickstoff im Medium. Es wurden keine Chlorophyll-Daten erhoben. Die Modellberechnungen sind durch eine Volllinie dargestellt, die erhobenen Daten durch gefüllte Kreissymbole. Parameterwerte sind die in Kap. 5.2.2 genannten Werte für den ersten und zweiten Versuchsdurchlauf.

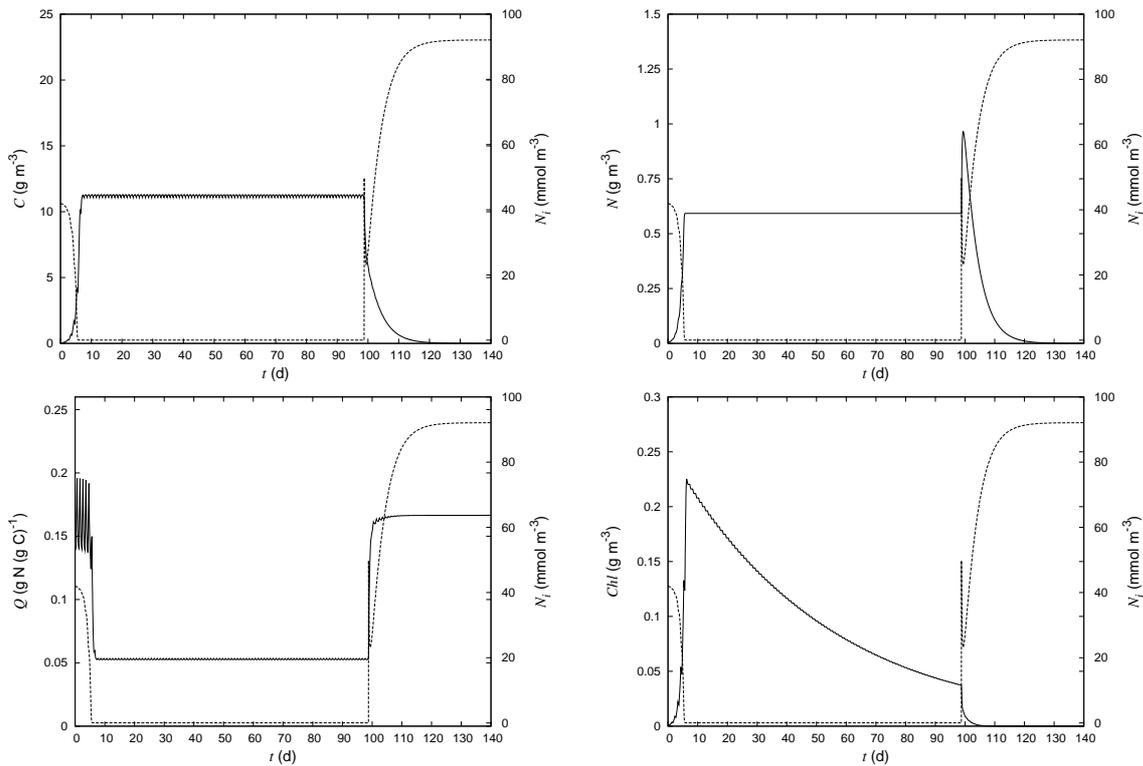


Abbildung 34: Modell von Pahlow: Darstellung des zeitlichen Verlaufs von organisch gebundenem Kohlenstoff und Stickstoff, deren Verhältnis zueinander und dem Chlorophyllgehalt über einen Zeitraum von 140 Tagen. Es wird angenommen, dass sowohl der erste als auch der zweite Versuchsteil über einen zehnmal längeren Zeitraum verliefen. Parameterwerte sind die in Kapitel 5.2.2 beschriebenen Werte für den ersten und den zweiten Versuchsteil.

Versuchsteil 2: Nitratpeak nach Stickstoffhungerung.

Abbildung 31 zeigt, dass auch hier, wie in dem Modell von Geider et al., zum einen die modellierte Stickstoffakkumulation nach erneuter Stickstoffzugabe zu schnell erfolgt, und zum anderen die auftretende starke Kohlenstoffabnahme von dem Modell nicht mit dem gleichen Parametersatz beschrieben werden kann. Wird der Wert der Biosynthesekosten erhöht, so muss zum einen der Parameter μ_d einen unrealistisch hohen Wert von 16 d^{-1} zugewiesen bekommen, um den vorherigen Modellverlauf an die Daten anzupassen, und zum anderen kommt es nach der Kohlenstoffabnahme zu einer noch schnelleren Akkumulation von Stickstoff und vor allem Kohlenstoff. Darüber hinaus erfolgt die Stickstoffakkumulation unter hohen Nitratkonzentrationen noch langsamer.

Um den gesamten Datenverlauf beschreiben zu können, müssen die Parameterwerte auch in diesem Modell verändert werden. Die Basisrespiration wird von $0,05 \text{ d}^{-1}$ auf $0,23 \text{ d}^{-1}$ erhöht, die Energieumsatzkapazität während der Nacht wird von $4,8 \text{ d}^{-1}$ auf $3,2 \text{ d}^{-1}$ erniedrigt und die Biosynthesekosten werden von $1,97 \text{ g C (g N)}^{-1}$ auf 5 g C (g N)^{-1} erhöht. So können die gemessenen Daten bestmöglich durch das Modell beschrieben werden (Abb. 33). Der Verlauf der berechneten Chlorophyllwerte zeigt, wie auch das Modell von Geider et al., zunächst eine starke Zunahme und darauf folgend eine Abnahme.

Abbildung 34 veranschaulicht, wie der weitere Verlauf der Modellberechnungen aussieht. Der Chlorophyllgehalt nimmt fortwährend ab. Nach erneuter Stickstoffzugabe nimmt der Kohlenstoffgehalt unverzüglich ab, der Stickstoffgehalt kurzzeitig zu. An Tag 121 ist der Chlorophyllgehalt auf null gesunken. Kohlenstoff und Stickstoff nehmen bis zuletzt bei einem konstanten Verhältniswert von fast $0,17 \text{ g N (g C)}^{-1}$ ab, und der gesamte organisch gebundene Stickstoff wird wieder remineralisiert. Das Absterben dieser virtuellen Kultur ist auf die erhöht parametrisierte Respiration zurückzuführen. Werden die Parameterwerte des ersten Durchlaufs beibehalten, so erholt sich die Kultur wieder (Abb. 35).

Durch die weiterhin „niedrige“ Respiration sind Stickstoff- und Kohlenstoffgehalt nach erneuter Stickstoffzugabe gegenüber den Berechnungen des Modells von Geider et al. etwas erhöht, und Q sinkt wieder auf Q_0 . Der Chlorophyllgehalt zeigt nach erneuter Stickstoffzugabe aufgrund der steigenden Respirationskosten zunächst eine Abnahme, bevor er ansteigt.

Das ist bei dem Pahlow-Modell nicht der Fall, da dort die Chlorophyll a-Entwicklung zum einen direkt an die Stickstoffakkumulation gekoppelt ist und zum anderen nur die Basisrespiration einfließt (Gl. 16). Die Chlorophyllsynthese bei Pahlow ist stark abhängig von der Wachstumsrate (Gl. 47).

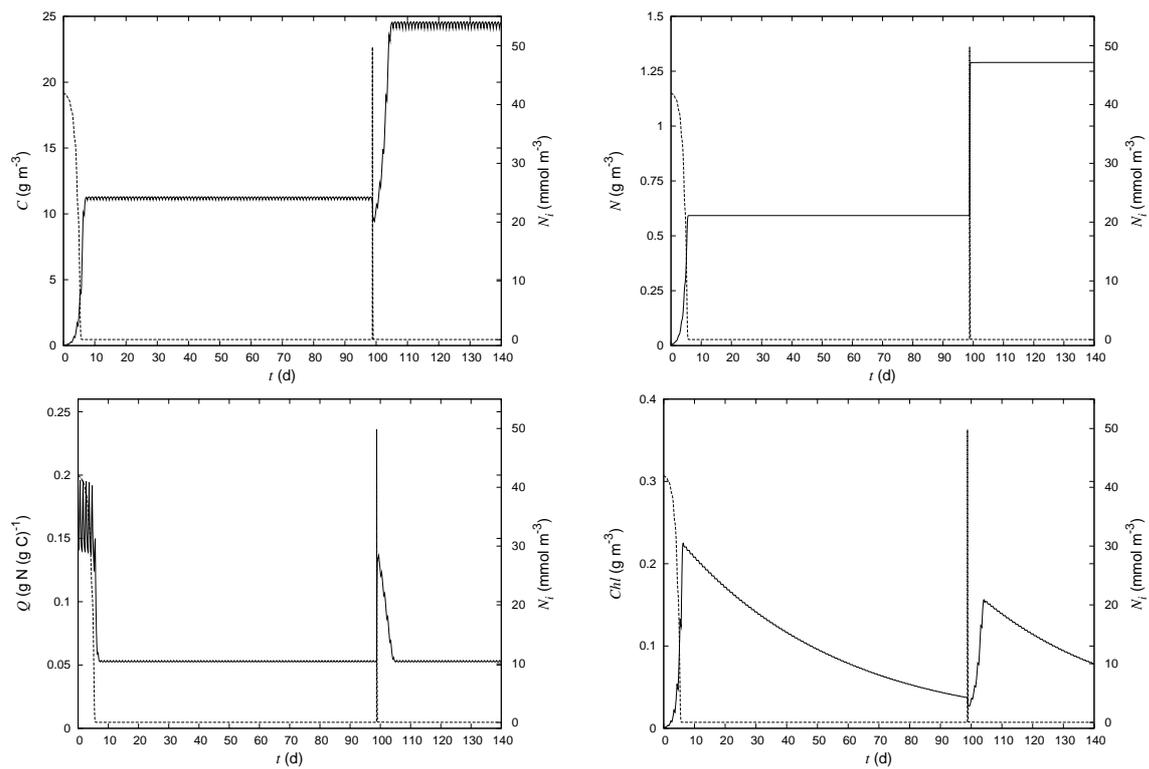


Abbildung 35: Modell von Pahlow: Darstellung des zeitlichen Verlaufs von organisch gebundenem Kohlenstoff und Stickstoff, deren Verhältnis zueinander und dem Chlorophyllgehalt über einen Zeitraum von 140 Tagen. Es wird angenommen, dass sowohl der erste als auch der zweite Versuchsteil über einen zehnmal längeren Zeitraum verliefen. Parameterwerte sind die in Kap. 5.2.2 beschriebenen Werte für den ersten Versuchsteil.

6.3 Zusammenhang von θ^C , θ^N , Q und der Wachstumsrate unter Licht- und Nährstofflimitierung im Vergleich mit den Daten von Laws und Bannister

6.3.1 Geider-Modell

Der Zusammenhang von θ^C , θ^N , Q und der Wachstumsrate unter Licht- und Nährstofflimitierung lässt sich anhand von Abbildung 36 gut nachvollziehen. Es wird veranschaulicht, in welchem Bereich die jeweiligen Verhältniswerte für die beschriebenen abiotischen Bedingungen liegen können. Mit zunehmender Photonenflussrate und zunehmender Nitratkonzentration nimmt der Abstand der entsprechenden Linien ab. Der Punkt, in dem sowohl Licht als auch Nährstoffe in ausreichendem Maße vorhanden sind, ist jeweils bei der höchsten Wachstumsrate zu finden, im Falle des Plots „ θ^C gegen Q “ bei 0,21/0,022. Der Punkt, in dem sowohl Licht als auch Nährstoffe das Wachstum limitieren, ist jeweils bei der geringsten Wachstumsrate zu finden, im Falle der Darstellung „ θ^C gegen Q “ bei 0,11/0,026. Wenn, ausgehend von diesem Punkt, ausschliesslich die Nitratkonzentration (Strichlinie) erhöht wird, so nehmen Q sowohl als auch θ^C stark zu, während Wachstumsrate und θ^N nur geringfügig zunehmen. Bei zunehmender Photonenflussrate (Volllinie) nehmen Q , θ^C und θ^N ab, die Wachstumsrate nimmt etwas zu.

Ein Vergleich mit den Daten von Laws und Bannister [54] (Abb. 37) zeigt, dass das Modell von Geider et al. [38] mit den für den dynamischen Verlauf ermittelten Parametern in der Lage ist, den Gleichgewichtszustand sowohl unter Licht- als auch Nitratlimitation zu berechnen. Laws und Bannister [54] haben ihre Kulturen unter verschiedenen Bedingungen gehalten, was bedeutet, dass die Parameter R_{ref} , V_{ref}^C und ζ beziehungsweise R_M , μ_d und ζ auch für die Rechnung ins Gleichgewicht verändert werden müssten.

Das Verhältnis von Stickstoff zu Kohlenstoff (Q) wird unter hohen Licht- und Nitratkonzentrationen höher berechnet als Laws und Bannister gemessen haben. Darüber hinaus berechnet das Modell einen fast linearen Zusammenhang zwischen θ^C beziehungsweise θ^N und der Wachstumsrate. Die Daten von Laws und Bannister hingegen zeigen einen abgerundeten Verlauf. Unter hohen Photonenflussraten ergibt sich eine zu hoch berechnete Wachstumsrate.

6.3 Zusammenhang von θ^C , θ^N , Q und der Wachstumsrate unter Licht- und Nährstofflimitierung im Vergleich mit den Daten von Laws und Bannister

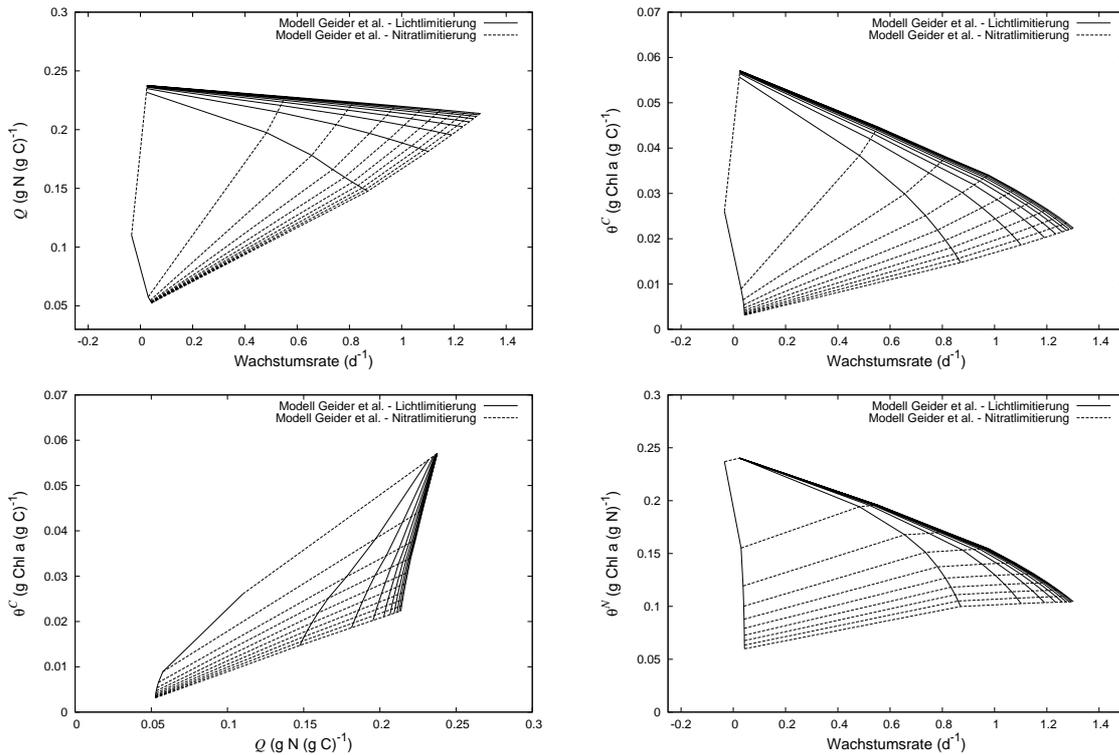


Abbildung 36: Modellberechnungen von Q , θ^C , θ^N und der Wachstumsrate unter Licht- und Nitratlimitierung mit dem Modell von Geider et al.. Die für I und N_i verwendeten Werte sind Kap. 5.3 zu entnehmen. Zur Berechnung werden die in Kap. 5.2.1 beschriebenen Werte für den ersten Versuchsdurchlauf verwendet. Die durchgezogenen Linien geben die berechneten Werte unter jeweils konstanter Nitratkonzentration und zunehmender Photonfluenzrate wieder. Die Strichlinien verbinden die Wertepaare miteinander, welche unter konstanter Photonfluenzrate und veränderter Nitratkonzentration berechnet werden.

6.3.2 Pahlow-Modell

Abbildung 38 (vgl. Abb. 36) veranschaulicht den Zusammenhang von Q , θ^C , θ^N und der Wachstumsrate unter Licht- und Nährstofflimitierung. Sowohl für das Pahlow- als auch für das Geider-Modell wurden die Parameterwerte verwendet, welche den zeitlichen Verlauf der erhobenen Daten nach Akklimatisierung an hohe Nitratkonzentrationen und anschließend abnehmende Stickstoffkonzentration am besten beschreiben (s. Tab. 4 und 5). Da das Modell von Pahlow unter zyklischer Belichtung nicht ins Gleichgewicht gerechnet werden kann, wird der Parametersatz für die Berechnung ins Gleichgewicht verwendet (o. g. Tab., Spalte 5). Der festgelegte abiotische Bereich stimmt in beiden Fällen überein.

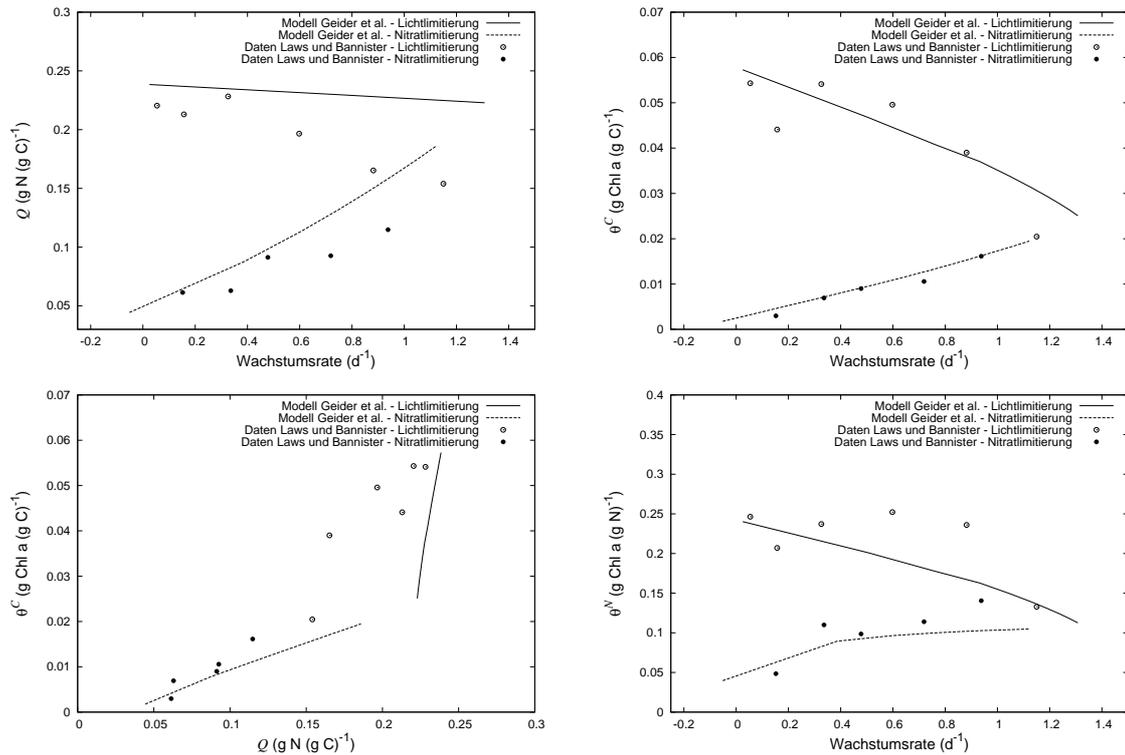


Abbildung 37: Modellberechnungen nach Geider et al. im Vergleich mit den licht- und nitratlimitierten Daten von Laws und Bannister [54]. Die für I und N_i verwendeten Werte sind Kap. 5.3 zu entnehmen. Zur Berechnung werden die in Kap. 5.2.1 beschriebenen Werte für den ersten Versuchsdurchlauf verwendet. Die gefüllten Kreissymbole und Strichlinien geben die Daten bzw. Modellberechnungen unter variierenden Nährstoffkonzentrationen wieder, die nicht-gefüllten Kreissymbole und Volllinien entsprechend die Werte unter variierenden Photonennfluenzraten.

Die berechneten Gleichgewichtszustände unterscheiden sich voneinander. Besonders auffällig ist, dass bei dem Modell von Pahlow die berechneten Werte unter konstanter Nitratkonzentration und zunehmender Photonennfluenzrate sich nur bei Nitratkonzentrationen unterhalb von $0,23\ \text{mmol}\ \text{m}^{-3}$ stark voneinander unterscheiden. Neun der zehn dargestellten Volllinien liegen sehr dicht beieinander. Darüber hinaus fällt auf, dass die Verhältniswerte insgesamt niedriger ausfallen als bei dem Modell von Geider et al., und θ^C ändert sich nicht linear zu Q , wenn die Photonennfluenzrate erhöht wird (Abb. 38). Ein solcher Verlauf kann bei dem Modell von Geider et al. nur unter sehr geringen Nitratkonzentrationen beobachtet werden (Abb. 37).

Im Vergleich mit den Daten von Laws und Bannister (Abb. 39) wird ersichtlich, dass die berechneten Werte für Q , wie auch die für θ^C etwas zu niedrig sind. Das Verhält-

6.3 Zusammenhang von θ^C , θ^N , Q und der Wachstumsrate unter Licht- und Nährstofflimitierung im Vergleich mit den Daten von Laws und Bannister

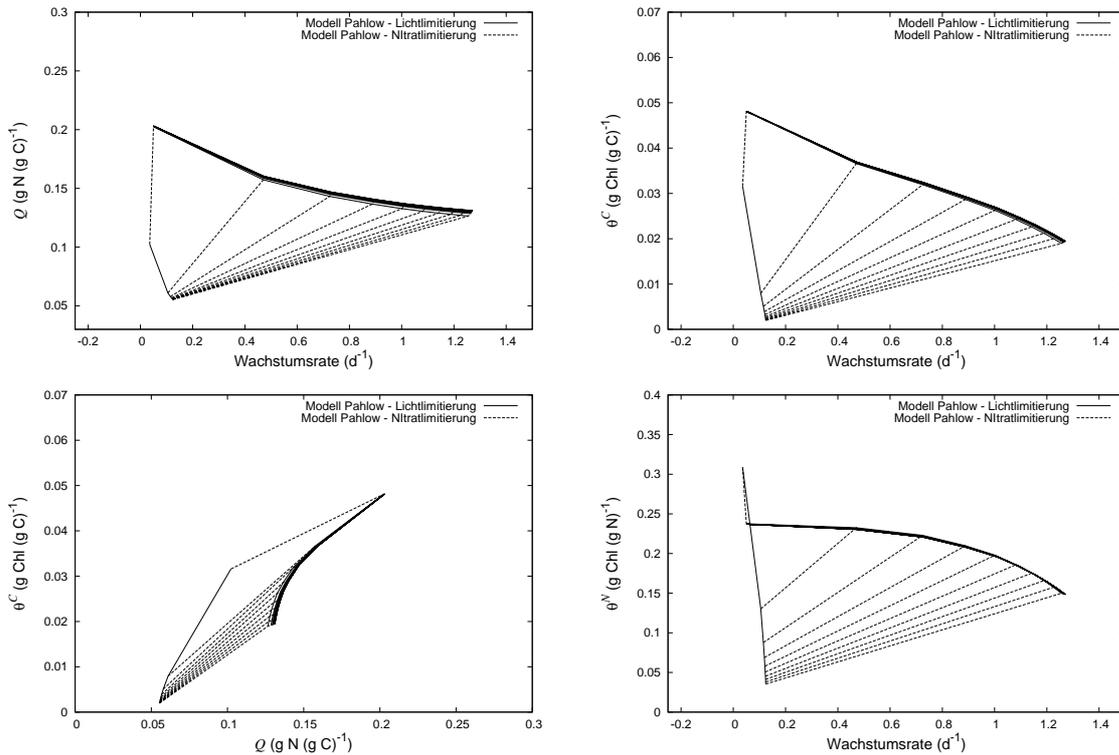


Abbildung 38: Modellberechnungen von Q , θ^C , θ^N und der Wachstumsrate unter Licht- und Nitratlimitierung mit dem Modell von Pahlow. Die für I und N_i verwendeten Werte sind Kap. 5.3 zu entnehmen. Zur Berechnung werden die in Kap. 5.2.2 beschriebenen Werte für den ersten Versuchsdurchlauf verwendet. Die durchgezogenen Linien geben die berechneten Werte unter jeweils konstanter Nitratkonzentration und zunehmender Photonenflussrate wieder. Die unterbrochenen Linien verbinden die Wertepaare miteinander, welche unter konstanter Photonenflussrate und veränderter Nitratkonzentration berechnet werden.

nis von Q zur Wachstumsrate unter Nitratlimitierung wird etwas besser wiedergegeben als von dem anderen Modell. Dafür ergibt sich eine schlechtere Anpassung an das Verhältnis von θ^C zur Wachstumsrate unter Lichtlimitierung. Die Modellberechnung unter Nitratlimitierung stimmt allerdings wieder mit den Daten von Laws und Bannister überein. Das Verhältnis von θ^C zu Q wird ebenfalls gut wiedergegeben, im Gegensatz zu dem anderen Modell. Unter geringen Lichtintensitäten wird ein kleinerer Wert für Q berechnet als die Daten von Laws und Bannister zeigen. Bei der Darstellung von θ^N zur Wachstumsrate fällt auf, dass die Daten von Laws und Bannister, welche unter $4,4 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ bis $71,9 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ erhoben wurden, im Bereich zwischen $0,2 \text{ g Chl a (g N)}^{-1}$ und $0,25 \text{ g Chl a (g N)}^{-1}$ lie-

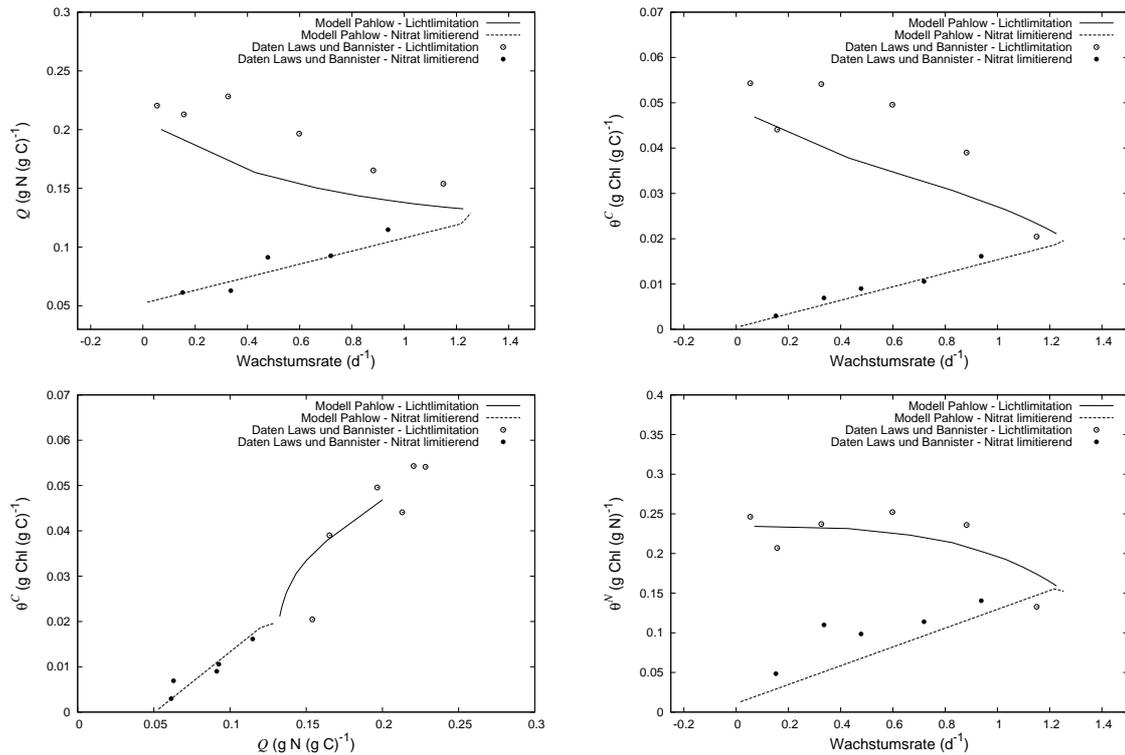


Abbildung 39: Modellberechnungen nach Pahlow im Vergleich mit den licht- und nitratlimitierten Daten von Laws und Bannister [54]. Die für I und N_i verwendeten Werte sind Kap. 5.3 zu entnehmen. Zur Berechnung werden die in Kap. 5.2.2 beschriebenen Werte für den ersten Versuchsdurchlauf verwendet. Die gefüllten Kreissymbole und Strichlinien geben die Daten bzw. Modellberechnungen unter variierenden Nährstoffkonzentrationen wieder, die nicht-gefüllten Kreissymbole und Volllinien entsprechend die Werte unter variierenden Photonennfluenzraten.

gen, während der bei $209 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ aufgenommene Datenpunkt unterhalb von $0,15 \text{ g Chl a (g N)}^{-1}$ liegt. Die von dem Pahlow-Modell berechneten Werte zur Beschreibung dieser Daten ergeben einen kurvenförmigen Verlauf, während das Geider-Modell einen fast linearen Verlauf berechnet. Die entsprechenden Daten von Laws und Bannister werden folglich besser von dem Pahlow-Modell wiedergegeben.

6.4 Zusammenfassung

In Bezug auf die berechneten Verhältniswerte im Gleichgewicht (Abb. 14, 15 und 22) lässt sich sagen, dass der prinzipielle Verlauf bei beiden Modellen sehr ähnlich ist, die absoluten Werte hingegen unterscheiden sich zum Teil stark voneinander.

Ein wesentlicher Unterschied liegt bei θ^N unter Lichtmangel. Während θ^N bei Geider et al. durchgängig zunimmt, ist bei Pahlow unter geringen Photonenflussraten eine Abnahme zu verzeichnen. Die von Laws und Bannister erhobenen Daten (Abb. 37 und Abb. 39) weisen darauf hin, dass es unter Lichtlimitierung nicht zu einer weiteren Zunahme von θ^N kommt.

Keines der beiden Modelle ist in der Lage, die dynamischen Wachstumsdaten mit einem Parametersatz zu beschreiben.

Werden, nachdem die Zellen vier Tage ohne anorganischen Stickstoff auskommen mussten, die respiratorischen Parameterwerte erhöht, und V_{ref}^C beziehungsweise μ_d erniedrigt, so lassen sich die Daten, insbesondere von dem Modell von Geider et al., sehr gut beschreiben. Problematisch bei dem Modell von Pahlow ist vor allem die niedrige Stickstoffquote unter hohen Nitratkonzentrationen während des Tages. Die berechneten Werte liegen um 30 % bis 36 % niedriger als die erhobenen Daten während der ersten fünf Tage.

Wird der Versuch virtuell über einen zehnmal längeren Zeitraum durchgeführt, so unterscheiden die beiden Modelle sich im ersten Versuchsteil insbesondere dadurch voneinander, dass der berechnete Chlorophyllgehalt bei dem Modell von Pahlow fortwährend abnimmt. Durch die im zweiten Versuchsteil veränderten Parameterwerte führt die Zugabe von Stickstoff zum Absterben der virtuellen Kultur. Diese Entwicklung könnte im Zusammenhang stehen mit den in Kapitel 3.2.3 genannten Ergebnissen von Brussaard et al. [11].

Die Daten von Laws und Bannister können mit den für die dynamischen Modelle ermittelten Parameterwerten verhältnismäßig gut beschrieben werden.

Wird das Verhältnis von Chlorophyll zu Kohlen- beziehungsweise zu Stickstoff gegen die Stickstoffquote Q respektive die Wachstumsrate geplottet, so berechnet das Modell von Pahlow unter Lichtlimitation einen bogenförmigen Verlauf, bei dem Modell von Geider et al. ist diese Form nur schwach beziehungsweise garnicht erkennbar. Durch den genannten Verlauf beschreibt das Modell von Pahlow die Daten von Laws und Bannister besser als das Modell von Geider et al..

7 Diskussion

7.1 Anpassung der Modelle an die Daten

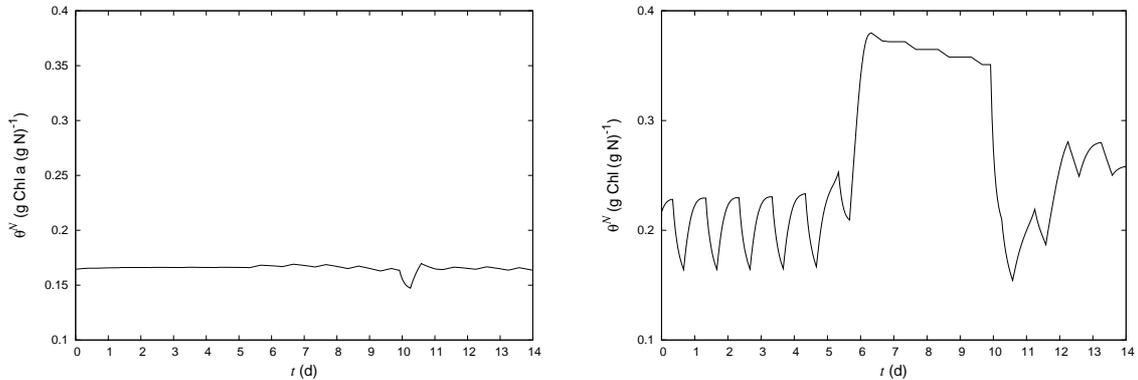


Abbildung 40: θ^N , einmal berechnet mit dem Modell von Geider et al. ($Chl a/N$) und einmal mit dem von Pahlow (Chl/N).

Die Parameterwerte des Modells von Geider et al. können, bis auf den Formfaktor n und die Basisrespiration R_{ref} , alle berechnet oder aus bestehenden Datensätzen hergeleitet werden. Das erleichtert die Anpassung der Daten zum einen ungemein, und zum anderen kann davon ausgegangen werden, dass die verwendeten Parameterwerte nicht stark von den tatsächlichen Werten abweichen.

Bei dem Optimierungsmodell von Pahlow stellt sich die Bestimmung der Parameterwerte als sehr viel schwieriger dar. Parameterwerte wie die potentielle Affinität (A_0), der relative Gehalt an Proteinen der so genannten „Lichtreaktionen“ (f_l), die Basisrespiration R_M , die Dunkel-spezifische Reaktionsrate (μ_d) und der mit Chlorophyll assoziierte Kohlenstoff ξ werden in der vorliegenden Arbeit durch Ausprobieren bestimmt. Das sind fünf der insgesamt acht Parameterwerte. Da die Werte darüber hinaus ausschließlich an den Kohlenstoff- und Stickstoffgehalt angepasst werden konnten, ist es nicht klar, inwiefern die Parameterwerte geändert werden müssten, um auch die Chlorophyllwerte beschreiben zu können. Vergleicht man die berechneten Verhältniswerte θ^N miteinander (Abb. 40), so wird klar, dass diese zum einen stark voneinander abweichen, und die mit dem Modell von Pahlow berechneten Werte darüber hinaus den für θ_{max}^N verwendeten Wert von $0,25 \text{ g Chl a (g N)}^{-1}$ unter Stickstofflimitierung stark übersteigen. Dieser Wert wurde in Anlehnung an die Daten von Laws und Bannister [54] als Parameterwert für das Modell von Geider et al.

festgelegt und sollte unter Lichtlimitierung und hohen Stickstoffkonzentrationen erreicht werden. Durch eine Anpassung der Parameterwerte an den Chlorophyllgehalt ließe sich der berechnete Verhältniswert noch variieren. In dem Modell von Geider et al. könnte diesbezüglich nicht viel optimiert werden, da die Parameterwerte weniger variabel sind. Leider wurde der Chlorophyllgehalt bei der Aufnahme des hier bearbeiteten Datensatzes jedoch nicht gemessen.

7.2 Verwendung unterschiedlicher Parameterwerte

Zur Beschreibung der erhobenen Daten müssen für den ersten und den zweiten Versuchsteil bei beiden Modellen unterschiedliche Parameter verwendet werden.

Zu Beginn des Versuches sind die Zellen an hohe Nitratkonzentrationen adaptiert. Auf die zelluläre Ebene übertragen bedeutet dies, dass die Zellen einen hohen Gehalt an Proteinen und weiteren stickstoffhaltigen Zellbestandteilen aufweisen. Dies begünstigt eine optimale Anpassung des photosynthetischen Apparates an die vorherrschende Photonenflussrate von $100 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Darüber hinaus sind alle Enzyme zur Aufnahme und Assimilation von Stickstoff in ausreichendem Maße vorhanden. Der Arbeit von Conway et al. [16] zufolge (Kapitel 2.5) ist davon auszugehen, dass die Stickstoffaufnahme unter diesen Bedingungen relativ konstant auf mittlerem Niveau verläuft („internally controlled uptake“). mRNAs und Enzyme, welche an der Zellteilung beteiligt sind, liegen ebenfalls in relativ hohen Konzentrationen vor, da die Zellen fortwährend in der exponentiellen Phase vorkultiviert wurden.

Die Veränderung der zellulären Zusammensetzung während des Versuchsverlaufes wurde bereits in Kapitel 3.2.3 besprochen. Wird kein anorganischer Stickstoff mehr aufgenommen, so werden wahrscheinlich weder Nitrat- noch Nitritreduktasegene transkribiert. Der Gehalt an Stickstofftransportern ist aufgrund der abwesenden Nitratmoleküle wahrscheinlich ebenfalls gering. Die passive Permeation könnte nach erneuter Stickstoffzugabe eine bedeutende Rolle spielen. Energie zur Aufrechterhaltung des Stoffwechsels kann über die noch vorhandenen Photosysteme gewonnen werden. Diese Überlegungen könnten eine Erklärung dafür sein, weshalb V_{ref}^C in dem Modell von Geider et al. nach erfolgter Stickstoffverhungering reduziert werden

muss. Untersuchungen von Collos [15] an der Diatomee *Phaeodactylum tricornutum* zeigen, dass der Stickstoffaufnahmeparameter (bei Geider et al.: V_{ref}^C) und die Affinitätskonstante (bei Geider et al.: K ; bei Pahlow: A_0) durch Stickstoffhunger stark abnehmen. Weder K noch A_0 wurden in der vorliegenden Arbeit verändert. Die Stickstoffaufnahme wird nach erfolgter Stickstoffhunger auch dadurch negativ beeinflusst, dass die laminare Grenzschicht der Algenzelle keine Nährstoffmoleküle mehr enthält. Erfolgt eine Erhöhung der Nitratkonzentration, so muss zunächst diese Grenzschicht diffusiv durchdrungen werden. Dieser Vorgang sollte jedoch so schnell erfolgen, dass er bei der Interpretation der behandelten Daten keine Rolle spielt.

Ein weiteres Problem könnte bei der Modellierung der Stickstoffaufnahme von Geider et al. (Kapitel 4.1.3) liegen. Maximalwerte der Stickstoffaufnahme werden bei minimalen Stickstoffquoten erreicht. Da jedoch sowohl die Stickstoffaufnahme als auch die -assimilation proteinabhängig verlaufen (abgesehen von der passiven Permeation), ist es unwahrscheinlich, dass maximale Aufnahmeeraten erzielt werden können, wenn der Proteingehalt minimal ist. Davon gehen auch Dortsch [23], Flynn et al. [32] und Syrett et al. [94] aus.

Die mit der Respiration zusammenhängenden Parameter ζ und R_M beziehungsweise R_{ref} müssen in beiden Modellen im zweiten Versuchsteil erheblich erhöht werden. Geider [34] gibt an, die Unabhängigkeit der Basisrespiration R_M von der Wachstumsrate sei bis *dato* nicht verifiziert, und die Ergebnisse von Richards und Thurston [81] wiesen darauf hin, dass die Basisrespirationsrate R_M nicht konstant sei (Kapitel 2.3). Dadurch, dass sich die Biomassezusammensetzung durch Stickstoffhunger ändert [44], kann angenommen werden, dass auch die Rate zur Aufrechterhaltung der Biomassezusammensetzung nicht konstant ist, da sich die Synthesekosten der unterschiedlichen Biomoleküle stark voneinander unterscheiden. Geider [34] geht ebenfalls davon aus, dass die Biosynthesekosten abhängig von der biochemischen Zusammensetzung sind, baut diese Abhängigkeit jedoch nicht in seine Modelle ein [37, 38].

Wenn den Zellen nach der Stickstoffhunger wieder Nitrat angeboten wird, so sollte deren oberste Priorität die Aufnahme und Assimilation von Stickstoff sein. Es wird vermutet, dass Stickstoffverhungerung zu einem veränderten Stoffwechsel führt, welcher sich auf vielerlei Art und Weise negativ auf die Kosten der Basisrespiration R_M und der Biosynthesekosten ζ auswirken kann.

Wie Collos [15] für die Stickstoffaufnahmeparameter eine fortwährende Veränderung

mit fortschreitender Stickstoffverhungering feststellen konnte, so ist davon auszugehen, dass sich auch die Respirationsparameter aufgrund der variierenden Biomassezusammensetzung kontinuierlich ändern.

7.3 Beschreibung dynamischen Wachstums

Das Modell von Geider et al. beschreibt die erhobenen Daten ausnahmslos gut (Abb. 29). Der Vergleich mit den Daten von Laws und Bannister (Abb. 37) weist jedoch darauf hin, dass die Beschreibung der Chlorophyllsynthese problematisch sein könnte. Darüber hinaus wird davon ausgegangen, wie bereits erwähnt wurde, dass gegebenenfalls eine Änderung von Gleichung 15 vorgenommen werden sollte, damit unter minimalen Stickstoffquoten keine maximalen Stickstoffaufnahmeleistungen erzielt werden. Das könnte dazu führen, dass der Parameterwert V_{ref}^C zwischen den beiden Versuchsteilen nicht so stark verändert werden müsste.

Das Optimierungsmodell von Pahlow (Abb. 33) beschreibt die Daten weniger gut. Es wird davon ausgegangen, dass Gleichung 41 hierfür mitverantwortlich ist. Wird eine andere Gleichung verwendet, so lassen sich die Daten sehr viel besser beschreiben:

In dem Modell von Pahlow wird davon ausgegangen, dass die Stickstoffaufnahme lichtunabhängig erfolgt und die -assimilation sich auf die Lichtphase beschränkt. Der aufgenommene Stickstoff wird schnellstmöglich assimiliert. Die Energieumsatzkapazität während des Tages μ^* ist bekannt, wie auch die relative Tageslänge $D \cdot (1 - \zeta \theta^C)$ wird von Pahlow definiert als der Kohlenstoffanteil der Zelle, welcher nicht mit dem photosynthetischen Apparat assoziiert ist und kann folglich angesehen werden als der Kohlenstoffanteil, welcher potentiell für die Energiebereitstellung zur Assimilation von Stickstoff verwendet werden kann. Die Kosten der Stickstoffassimilation ζ sind ebenfalls bekannt. Der Proteinanteil, welcher potentiell an Assimilation beteiligt sein kann, ist der relative Gehalt von Q_0 . Aus dieser Überlegung ergibt sich die folgende Gleichung für die potentielle Assimilationsrate.

$$a_0^C = D \mu^* \frac{1 - \xi \theta^C}{\zeta} \frac{Q_0}{Q} \quad (56)$$

Die Stickstoffaufnahme findet sowohl während des Tages als auch während der Nacht statt. Die Energieumsatzrate während der Nacht (μ_d), wie auch die relative Länge der Nacht ($1 - D$), sind bekannt. Über diesen Zusammenhang kann V_0^C aus a_0^C berechnet werden.

$$V_0^C = a_0^C \frac{D \mu^*}{D \mu^* + (1 - D) \mu_d} \quad (57)$$

Werden diese Gleichungen anstelle der von Pahlow verwendeten Gleichung 41 verwendet, so steigen die berechneten Stickstoffquoten deutlich an:

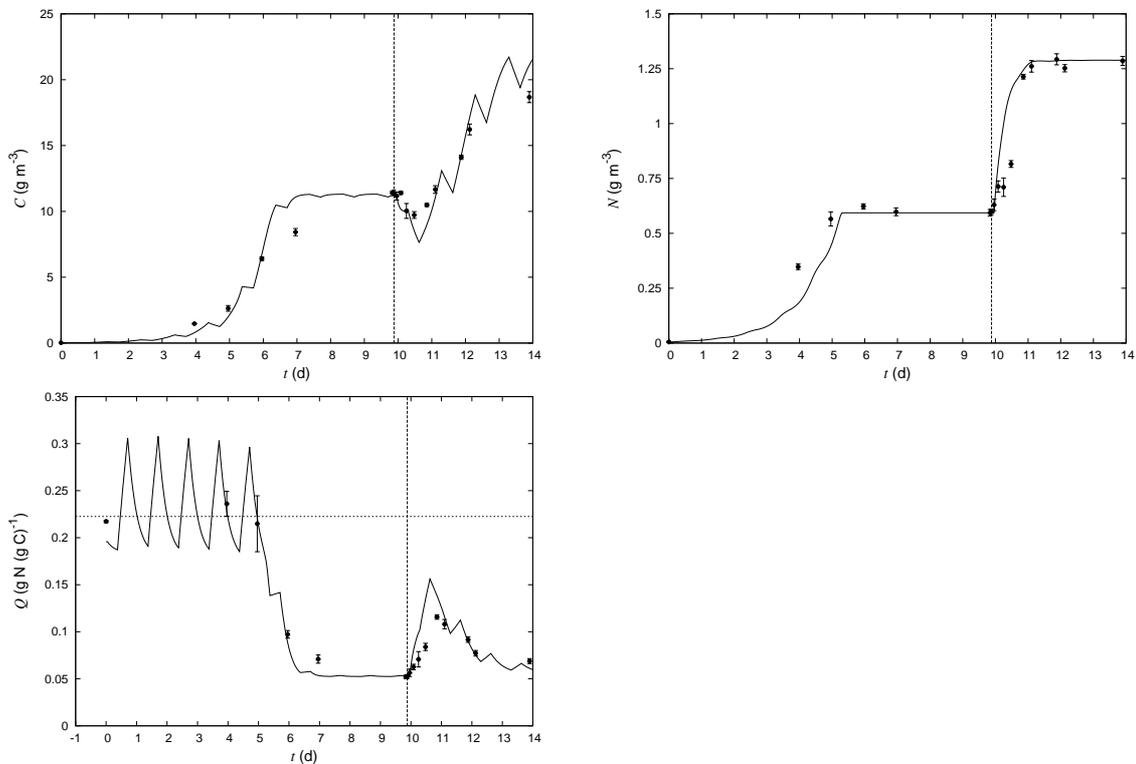


Abbildung 41: Vergleich des abgeänderten Pahlow-Modells mit den Daten von *Thalassiosira weissflogii*. Dargestellt wird der zeitliche Verlauf von organisch gebundenem Kohlenstoff und Stickstoff, sowie deren Verhältnis zueinander. Die Modellberechnungen basieren auf den in Kap. 5.2.2 für den ersten Versuchsteil genannten Parameterwerten und sind durch eine Volllinie dargestellt, die erhobenen Daten durch gefüllte Kreissymbole.

Die aufgezeigte Alternative soll keine Lösung für das bestehende Problem sein, sie soll lediglich darauf hinweisen, dass in der Änderung von Gleichung 41 ein Lösungsansatz liegen könnte. Eine andere Möglichkeit wäre, durch die Definition eines Pa-

7.4 Übertragbarkeit der Parameterwerte und Bewertung der Modellberechnungen unter Stickstoff- und Lichtlimitierung

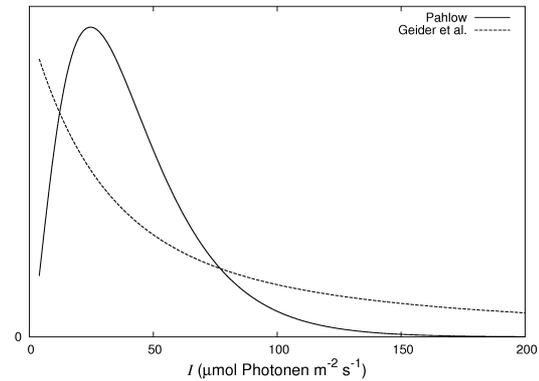
rameters Q_{max} (vgl. Geider et al.) einen Wertebereich für den Verhältniswert Q festzulegen, um Q zu erhöhen.

7.4 Übertragbarkeit der Parameterwerte und Bewertung der Modellberechnungen unter Stickstoff- und Lichtlimitierung

Wie die Abbildungen 37 und 39 zeigen, lassen sich die Daten von Laws und Bannister mehr oder weniger gut mit den für das dynamische Modell bestimmten Parameterwerten beschreiben. Es ist davon auszugehen, dass die festgestellten Diskrepanzen unterschiedliche Gründe haben.

Die bei den Daten von Laws und Bannister entstehende Bogenform, welche beobachtet wird, wenn θ^C beziehungsweise θ^N bei zunehmender Photonenfluenzrate gegen die Wachstumsrate geplottet werden, kann physiologisch folgendermaßen erklärt werden: Unter hohen Photonenfluenzraten benötigen die Algen nur einen geringen Pigmentgehalt, um viel Kohlenstoff zu fixieren. Von dem zellulären Stickstoffgehalt wird relativ wenig in Pigmente und Apoproteine investiert. Daraus resultieren geringe Werte für θ^C beziehungsweise θ^N . Nimmt die Photonenfluenzrate ab, so muss der Stickstoffanteil, welcher für die Bildung von Pigmenten bereitgestellt wird, erhöht werden. Gegebenenfalls kommt es in dem Zuge zu einer Erhöhung der Biosynthesekosten, der fixierte Kohlenstoff nimmt gleichzeitig jedoch ab. Der Wert θ_{max}^N legt fest, welcher Anteil des organisch gebundenen Stickstoffs unter Lichtlimitierung maximal für Chlorophyll (a) aufgewendet werden kann, und welcher Anteil entsprechend ausreicht, um die gewonnene Energie durch Proteine weiterzuverarbeiten. Es ist davon auszugehen, dass unter geringen Photonenfluenzraten das Verhältnis von Chlorophyll (a) zu Stickstoff zwar mehr oder weniger konstant bei θ_{max}^N liegt, die Wachstumsrate aber mit abnehmender Photonenfluenzrate zügig abnimmt. Es kann vermutet werden, dass die beschriebene starke Veränderung von θ^N bei Photonenfluenzraten erfolgt, welche zwischen dem Lichtsättigungsparameter I_k und $I_k/2$ liegen. Bei dem Modell von Geider et al. tritt die beschriebene Bogenform nur sehr schwach auf. Die Chlorophyllsynthese wird reguliert durch das Verhältnis von assimilierter zu absorbierter Energie (Gl. 17). Unter geringen Photonenfluenzraten ist dieses Verhältnis sehr hoch, mit zunehmender Photonendichte nimmt es ab (Abb. 42). Es wird

Abbildung 42: Verlauf der Chlorophyllsyntheserate in Abhängigkeit der Photonfluenzrate. Es soll veranschaulicht werden, inwiefern das qualitative Verhalten der Chlorophyllsynthese durch die Photonfluenzrate in den beiden Modellen beeinflusst wird. Dazu wurden normierte Werte verwendet.



angenommen, dass es einen Zusammenhang zwischen diesem Verhältnis und der Energieumsatzkapazität gibt. Wird ein Großteil des zur Verfügung stehenden Stickstoffs in die Akquise elektromagnetischer Energie investiert, sollte sich dies negativ auf den potentiellen Energieumsatz in der Zelle auswirken. Dieser Zusammenhang findet in dem Modell von Geider et al. keine Anwendung.

Bei dem Modell von Pahlow hingegen ist bei dem Plot „ θ^N gegen Wachstumsrate“ die „Bogenform“ deutlicher zu erkennen. Das wird darauf zurückgeführt, dass Stickstoff- und Chlorophyllmetabolismus nur indirekt aneinander gekoppelt sind. Auch die zu beobachtende „Bogenform“ bei der Darstellung von „ θ^C gegen Q “ kann darauf zurückgeführt werden. Bei der Darstellung „ θ^C gegen Wachstumsrate“ bleibt die „Bogenform“ jedoch aus, was auf die Kopplung des Kohlenstoff- mit dem Chlorophyllmetabolismus zurückgeführt wird.

Pahlow [70] selbst rechnet mit Näherungsfunktionen seines Modells (vgl. Appendix 1 in [70]) zur Beschreibung der Daten von Laws und Bannister. Darüber hinaus passt er die verwendeten Parameter direkt an die Daten von Laws und Bannister an. Dadurch ergeben sich bessere Anpassungen als in der vorliegenden Arbeit.

Dass die Stickstoffquoten bei dem Modell von Pahlow zu gering sind, liegt an der Modellierung der Stickstoffaufnahme. Dies wurde oben bereits diskutiert.

Bei dem Modell von Geider et al. kommt es vor allem unter zunehmenden Photonfluenzraten zur Berechnung von zu hohen Stickstoffquoten. Das könnte das Resultat davon sein, dass Gleichung 15 maximale Stickstoffaufnahmeleistungen bei minimalen Stickstoffquoten berechnet. Unter hohen Photonfluenzraten wird viel Kohlenstoff assimiliert. Das bedeutet, dass die Stickstoffquote sinkt. Und dies wiederum hat zur Folge, dass maximale Stickstoffaufnahmeleistungen erreicht werden.

8 Fazit

Es wird gezeigt, dass beide Modelle maximale Stickstoffquoten unter lichtlimitierenden Bedingungen bei geringen Wachstumsraten berechnen. Dies stimmt unter anderem überein mit dem von Laws und Bannister erhobenen Datensatz [54]. Armstrong [5] hingegen geht davon aus, dass das Modell von Geider et al. nicht in der Lage ist, diesen Zusammenhang zu beschreiben.

Die Resultate der Arbeit deuten darüber hinaus darauf hin, dass eine Schwachstelle der beiden Modelle die Parametrisierung der Basisrespiration R_M , der Biosynthesekosten ζ und der Stickstoffaufnahme V_{ref}^C ist, da es unter Stressbedingungen zu Stoffwechselveränderungen und einer stark abweichenden Biomassezusammensetzung der Zellen kommt. Die Modelle könnten folglich dahingehend erweitert werden, dass auch stoffwechselphysiologische Reaktionen auf Stresssituationen integriert werden. Da verschiedene Arten jedoch unterschiedlich auf Stress reagieren, ist davon auszugehen, dass zumindest für jede funktionelle Algengruppe eine eigene Modellfortführung entwickelt werden müsste.

Darüber hinaus wird vermutet, dass die Stickstoffaufnahme in beiden Modellen (leicht) verändert modelliert werden sollte.

Die für gleichmäßiges Wachstum erhobenen Daten von Laws und Bannister lassen vermuten, dass das Modell von Pahlow den Chlorophyllgehalt unter Lichtlimitierung besser wiedergibt als das Geider-Modell.

Literatur

- [1] AHLGREN, G.: *Temperature functions in biology and their application to algal growth constants*. Oikos, 49(2):177–190, 1987.
- [2] AKSNES, D. L. und J. K. EGGE: *A theoretical model for nutrient uptake in phytoplankton*. Marine Ecology Progress Series, 70(1):65–72, 1991.
- [3] AMTHOR, J. S.: *The role of maintenance respiration in plant growth*. Plant, Cell and Environment, 7(8):561–569, 1984.
- [4] AMY, N. K. und R. H. GARRETT: *Purification and Characterization of the nitrate reductase from the diatom Thalassiosira pseudonana*. Plant Physiology, 54(4):629–637, 1974.
- [5] ARMSTRONG, R. A.: *Optimality-based modeling of nitrogen allocation and photoacclimation in photosynthesis*. Deep-Sea Research Part II, 53:513–531, 2006.
- [6] AUFDENKAMPE, A. K., J. I. HEDGES, J. E. RICHEY, A. V. KRUSCHE und C. A. LLERENA: *Sorptive fractionation of dissolved organic nitrogen and amino acids onto fine sediments within the Amazon Basin*. Limnology and Oceanography, 46(8):1921–1935, 2001.
- [7] BADGER, M. R., T. J. ANDREWS, S. M. WHITNEY, M. LUDWIG, C. YELLOWLEES, W. LEGGAT und G. D. PRICE: *The diversity and coevolution of RubisCO, plastids, pyrenoids and chloroplast-based CO₂-concentrating mechanisms in algae*. Canadian Journal of Botany, 76:1052–1071, 1998.
- [8] BAUMERT, H.: *On the theory of photosynthesis and growth in phytoplankton. Part I: Light-limitation and constant temperature*. Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie, 81(1):109–139, 1996.
- [9] BERGES, J. A., D. O. CHARLEBOIS, D. C. MAUZERALL und P. G. FALKOWSKI: *Differential effects of nitrogen limitation on photosynthetic efficiency of photosystems I and II in microalgae*. Plant Physiology, 110(2):689–696, 1996.

-
- [10] BERGES, J. A. und P. G. FALKOWSKI: *Physiological stress and cell death in marine phytoplankton: Induction of proteases in response to nitrogen or light limitation*. Limnology and Oceanography, 43(1):129–135, 1998.
- [11] BRUSSAARD, C. P. D., R. BROOKES, A. A. M. NOORDELOOS und R. RIEGMAN: *Recovery of nitrogen-starved cultures of the diatom *Ditylum brightwellii* (Bacillariophyceae) upon nitrogen resupply*. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 227:237–250, 1998.
- [12] CALZYME LABORATORIES INC.: *Leucine Aminopeptidase*. http://www.calzyme.com/commerce/catalog/spcategory.jsp?category_id=1072. 2004, abgerufen am 18.07.2009.
- [13] CAMPBELL, N. A. und J. B. REECE: *Biologie*. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin, 6 Auflage, 2003.
- [14] CLEVELAND, J. S. und M. J. PERRY: *Quantum yield, relative specific absorption and fluorescence in nitrogen-limited *Chaetoceros gracilis**. Marine Biology, 94(4):489–497, 1987.
- [15] COLLOS, Y.: *Transient situation in nitrate assimilation by marine diatoms. 1. Changes in uptake parameters during nitrogen starvation*. Limnology and Oceanography, 25(6):1075–1081, 1980.
- [16] CONWAY, H. L., P. J. HARRISON und C. O. DAVIS: *Marine diatoms grown in chemostats under silicate or ammonium limitation. II. Transient response of *Skeletonema costatum* to a single addition of the limiting nutrient*. Marine Biology, 35(2):187–199, 1976.
- [17] COSTELLO, J. C. und S. W. CHISHOLM: *The influence of cell size on the growth rate of *Thalassiosira weissflogii**. Journal of Plankton Research, 3(3):415–419, 1981.
- [18] CRAWFORD, N. M. und A. D. M. GLASS: *Molecular and physiological aspects of nitrate uptake in plants*. Trends in Plant Science, 3(10):389–395, 1998.
- [19] CUHEL, R. L., P. B. ORTNER und D. R. S. LEAN: *Night synthesis of protein by algae*. Limnology and Oceanography, 29(4):731–744, 1984.

- [20] DABDUB, D. und J. H. SEINFELD: *Extrapolation techniques used in the solution of stiff ODEs associated with chemical kinetics of air quality models*. Atmospheric Environment, 29(3):403–410, 1995.
- [21] DANIEL-VEDELE, F., S. FILLEUR und M. CABOCHE: *Nitrate transport: a key step in nitrate assimilation*. Current Opinion in Plant Biology, 1(3):235–239, 1998.
- [22] DE LA ROCHA, C. und U. PASSOW: *Recovery of Thalassiosira weissflogii from nitrogen and silicon starvation*. Limnology and Oceanography, 49(1):245–255, 2004.
- [23] DORTSCH, Q.: *Effect of growth conditions on accumulation of internal nitrate, ammonium, amino acids, and protein in three marine diatoms*. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 61(3):243–264, 1982.
- [24] DROOP, M. R.: *25 years of algal growth kinetics*. Botanica Marina, 26(3):99–112, 1983.
- [25] DUGDALE, R. C. und J. J. GOERING: *Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity*. Limnology and Oceanography, 12(2):196–206, 1967.
- [26] EATON, J. W., D. BATEMAN und S. HAUBERG: *GNU Octave manual*. Network Theory Ltd., Bristol, 3 Auflage, 2008.
- [27] EPPLEY, R. W., E. H. RENGER, E. L. VENRICK und M. M. MULLIN: *A study of plankton dynamics and nutrient cycling in the central gyre of the North Pacific Ocean*. Limnology and Oceanography, 18(4):534–551, 1973.
- [28] FALKOWSKI, P. G. und J. A. RAVEN: *Aquatic photosynthesis*. Blackwell Science, Massachusetts, 1997.
- [29] FALKOWSKI, P. G., A. SUSENIK und R. HERZIG: *Nitrogen limitation in Isochrysis galbana (Haptophyceae). II. Relative abundance of chloroplast proteins*. Journal of Phycology, 25(3):471–478, 1989.
- [30] FLYNN, K. J.: *The determination of nitrogen status in microalgae*. Marine Ecology Progress Series, 61(3):297–307, 1990.

-
- [31] FLYNN, K. J., K. DAVIDSON und J. W. LEFTLEY: *Carbon-nitrogen relations at whole-cell and free-amino-acid levels during batch growth of Isochrysis galbana (Prymnesiophyceae) under conditions of alternating light and dark*. Marine Biology, 118(2):229–237, 1994.
- [32] FLYNN, K. J., M. J. R. FASHAM und C. R. HIPKIN: *Modelling the interactions between ammonium and nitrate uptake in marine phytoplankton*. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 352(1361):1625–1645, 1997.
- [33] FOY, R. H. und R. V. SMITH: *The role of carbohydrate accumulation in growth of planktonic Oscillatoria species*. European Journal of Phycology, 15(2):139–150, 1980.
- [34] GEIDER, R. J.: *Respiration: taxation without representation*. Primary Productivity and Biogeochemical Cycles in the Sea (Environmental Science Research: Volume 43) by P. G. Falkowski and A. D. Woodhead, Seiten 333–360, 1992.
- [35] GEIDER, R. J., J. LAROCHE, R. M. GREENE und M. OLAIZOLA: *Response of the photosynthetic apparatus of Phaeodactylum tricornutum (Bacillariophyceae) to nitrate, phosphate, or iron starvation*. Journal of Phycology, 29(6):755–766, 1993.
- [36] GEIDER, R. J., H. L. MACINTYRE, L. M. GRAZIANO und R. M. L. MCKAY: *Responses of the photosynthetic apparatus of Dunaliella tertiolecta (Chlorophyceae) to nitrogen and phosphorus limitation*. European Journal of Phycology, 33(4):315–332, 1998.
- [37] GEIDER, R. J., H. L. MACINTYRE und T. M. KANA: *A dynamic model of photoadaptation in phytoplankton*. Limnology and Oceanography, 41(1):1–15, 1996.
- [38] GEIDER, R. J., H. L. MACINTYRE und T. M. KANA: *A dynamic regulatory model of phytoplanktonic acclimation to light, nutrients, and temperature*. Limnology and Oceanography, 43(4):679–694, 1998.

- [39] GEIDER, R. J. und B. A. OSBOURNE: *Respiration and microalgal growth: a review of the quantitative relationship between dark respiration and growth*. New Phytologist, 112(3):327–341, 1989.
- [40] GEITLER, L.: *Pädogame Automixis und Auxosporenbildung bei Nitzschia frustulum var. perpusilla*. Plant Systematics and Evolution, 118(1):121–130, 1970.
- [41] GIORDANO, M., J. BEARDALL und J. A. RAVEN: *CO₂ concentrating mechanisms in algae: mechanisms, environmental modulation, and evolution*. Annual Review of Plant Biology, 56:99–131, 2005.
- [42] GUIRY, M. D. und S. V. MIRANDA: *Thalassiosira weissflogii (Grunow) G. Fryxell and Hasle*. http://www.algaebase.org/search/species/detail/?species_id=32240. 2008, abgerufen am 09.07.2009.
- [43] HARRISON, P. J., H. L. CONWAY, R. W. HOLMES und C. O. DAVIS: *Marine diatoms grown in chemostats under silicate or ammonium limitation. III. Cellular chemical composition and morphology of Chaetoceros debilis, Skeletonema costatum, and Thalassiosira gravida*. Marine Biology, 43(1):19–31, 1977.
- [44] HARRISON, P. J., P. A. THOMPSON und G. S. CALDERWOOD: *Effects of nutrient and light on the biochemical composition of phytoplankton*. Journal of Applied Phycology, 2(1):45–56, 1990.
- [45] HELDT, H. W. und F. HELDT: *Pflanzenbiochemie*. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin, 3 Auflage, 2003.
- [46] HERZIG, R. und P. G. FALKOWSKI: *Nitrogen limitation in Isochrysis galbana (Haptophyceae). I. Photosynthetic energy conversion and growth efficiencies*. Journal of Phycology, 25(3):462–471, 1989.
- [47] HIPKIN, C. R. und P. J. SYRETT: *Some effects of nitrogen-starvation on nitrogen and carbohydrate metabolism in Ankistrodesmus braunii*. Planta, 133(3):209–214, 1977.
- [48] HIPKIN, C. R., R. J. THOMAS und P. J. SYRETT: *Effects of nitrogen reductase, nitrate assimilation and photosynthesis in unicellular marine algae*. Marine Biology, 77(2):101–105, 1983.

-
- [49] KIRST, G. O.: *Ökophysiologie mariner Organismen - Anpassung mariner Pflanzen*. Vorlesungsskript, Universität Bremen, 2005.
- [50] KREMB, S. G.: *UV-induzierte Veränderungen der Genexpression bei marinen Makroalgen*. Doktorarbeit, Technische Universität München, 2006.
- [51] KUDELA, R. M. und R. C. DUGDALE: *Nutrient regulation of phytoplankton productivity in Monterey Bay, California*. Deep-Sea Research II, 47(5-6):1023–1053, 2000.
- [52] KUYLENSTIERNA, M. und B. KARLSON: *Thalassiosira weissflogii (Grunow) G. Fryxell and Hasle 1977*. http://www.smhi.se/oceanografi/oce_info_data/plankton_checklist/diatoms/thalassiosira_weissflogii.htm. 2006, abgerufen am 09.07.2009.
- [53] LALLI, C. M. und T. R. PARSONS: *Biological oceanography: an introduction*. Elsevier Butterworth-Heinemann, Oxford, 1995.
- [54] LAWS, E. A. und T. T. BANNISTER: *Nutrient- and light-limited growth of Thalassiosira fluviatilis in continuous culture, with implications for phytoplankton growth in the ocean*. Limnology and Oceanography, 25(3):457–473, 1980.
- [55] LAWS, E. A. und C. L. WONG: *Studies of carbon and nitrogen metabolism by three marine phytoplankton species in nitrate-limited continuous culture*. Journal of Phycology, 14(4):406–416, 1978.
- [56] LÜNING, K.: *Meeresbotanik: Verbreitung, Ökophysiologie und Nutzung der marinen Makroalgen*. Georg Thieme, Stuttgart, New York, 1985.
- [57] LÜTTGE, U., M. KLUGE und G. BAUER: *Botanik*. Wiley-VHC, Weinheim, 3 Auflage, 1999.
- [58] MALDONADO, M. T. und N. M. PRICE: *Influence of N substrate on Fe requirements of marine centric diatoms*. Marine Ecology Progress Series, 141(1):161–172, 1996.
- [59] MCCARTHY, J. J. und J. C. GOLDMANN: *Nitrogenous nutrition of marine phytoplankton in nutrient-depleted waters*. Science, 203(4381):670–672, 1979.

- [60] MIYAGI, N., S. SATOH und T. FUJII: *A nitrate-inducible plasma membrane protein of a marine alga, Heterosigma akashiwo*. Plant Cell Physiology, 33(7):971–976, 1992.
- [61] MOREL, F. M. M., E. H. COX, A. M. L. KRAEPIEL, T. W. LANE, A. J. MILLIGAN, I. SCHAPERDOTH, J. R. REINFELDER und P. D. TORTELL: *Acquisition of inorganic carbon by the marine diatom Thalassiosira weissflogii*. Functional Plant Biology, 29(2-3):301–308, 2002.
- [62] MORRIS, I. und P. J. SYRETT: *The effect of nitrogen starvation on the activity of nitrate reductase and other enzymes in Chlorella*. Journal of General Microbiology, 38(1):21–28, 1965.
- [63] MORTAIN-BERTRAND, A., J. BENNETT und P. G. FALKOWSKI: *Photoregulation of the Light-Harvesting Chlorophyll Protein Complex Associated with Photosystem II in Dunaliella tertiolecta*. Plant Physiology, 94(1):304–311, 1979.
- [64] MORTIMER, C. E. und U. MÜLLER: *Chemie, Das Basiswissen der Chemie*. Georg Thieme Verlag, Stuttgart, 8 Auflage, 2003.
- [65] NELSON, D. L. und M. M. COX: *Lehninger Biochemie*. Springer, Berlin, Heidelberg, 2001.
- [66] NOTHNAGEL, J.: *Der Einfluss von Salinität und Lichtintensität auf die Osmolytkonzentrationen, die Zellvolumina und die Wachstumsraten der antarktischen Eisdiatomeen Chaetoceros sp. und Navicula sp. unter besonderer Berücksichtigung der Aminosäure Prolin*. Berichte zur Polarforschung, 161:1–115, 1995.
- [67] NULTSCH, W.: *Allgemeine Botanik*. Georg Thieme Verlag, Stuttgart, New York, 11 Auflage, 2001.
- [68] OLSON, R. J., D. VAULOT und S. W. CHISHOLM: *Effects of environmental stresses on the cell cycle of two marine phytoplankton species 1*. Plant Physiology, 80(4):918–925, 1986.

-
- [69] OSBOURNE, B. A. und R. J. GEIDER: *Effects of nitrate-nitrogen limitation on photosynthesis in the diatom Phaeodactylum tricornutum Bohlin (Bacillariophyceae)*. Plant, Cell and Environment, 9(6):617–625, 1986.
- [70] PAHLOW, M.: *Linking chlorophyll-nutrient dynamics to the Redfield N:C ratio with a model of optimal phytoplankton growth*. Marine Ecology Progress Series, 287:33–43, 2005.
- [71] PAPULA, L.: *Mathematik für Ingenieure und Naturwissenschaftler - Band 2*. Friedrich Vieweg und Sohn Verlagsgesellschaft mbH, Braunschweig, Wiesbaden, 2001.
- [72] PAYNE, W. J.: *Reduction of nitrogenous oxides by microorganisms*. Bacteriological Reviews, 37(4):409–452, 1973.
- [73] PENNING DE VRIES, E. W. T.: *The cost of maintenance processes in plant cells*. Annals of Botany, 39(1):77–92, 1975.
- [74] PENNING DE VRIES, E. W. T., A. H. M. BRUNSTING und H. H. VAN LAAR: *Products, requirements and efficiency of biosynthesis: A quantitative approach*. Journal of Theoretical Biology, 45(2):339–377, 1974.
- [75] PLATT, T. und A. D. JASSBY: *The relationship between photosynthesis and light for natural assemblages of coastal marine phytoplankton*. Journal of Phycology, 12:421–430, 1976.
- [76] POST, A. E., R. DE WIT und L. R. MUR: *Interactions between temperature and light intensity on growth and photosynthesis in the cyanobacterium Oscillatoria agardhii*. Journal of Plankton Research, 7(4):487–495, 1985.
- [77] PREZELIN, B. B. und H. A. MATLICK: *Nutrient-dependent low-light adaptation in the dinoflagellate Gonyaulax polyhedra*. Marine Biology, 74(2):141–150, 1983.
- [78] PUTT, M. und B. B. PREZELIN: *Diel periodicity of photosynthesis and cell division compared in Thalassiosira weissflogii (Bacillariophyceae) 1*. Journal of Phycology, 24(3):315–324, 1988.

- [79] RAVEN, J. A.: *A cost-benefit analysis of photon absorption by photosynthetic unicells*. *New Phytologist*, 98(4):593–625, 1984.
- [80] REINFELDER, J. R., A. J. MILLIGAN und F. M. M. MOREL: *The role of the C₄ pathway in carbon accumulation and fixation in a marine diatom*. *Plant Physiology*, 135:2106–2111, 2004.
- [81] RICHARDS, L. und C. F. THURSTON: *Protein turnover in *Chlorella fusca* var. *vacuolata*: Measurement of the overall rate of intracellular protein degradation using isotope exchange with water*. *Journal of General Microbiology*, 120:49–61, 1980.
- [82] ROCHE DIAGNOSTICS GMBH: *Hexokinase*. www.roche-applied-science.com/pack-insert/1426362b.pdf. Abgerufen am 03.09.2009.
- [83] ROSS, O. N. und R. J. GEIDER: *New cell-based model of photosynthesis and photo-acclimation: accumulation and mobilisation of energy reserves in phytoplankton*. *Marine Ecology Progress Series*, 383:53–71, 2009.
- [84] ROUND, F. E., R. M. CRAWFORD und D. G. MANN: *Diatoms: biology and morphology of the genera*. Cambridge University Press, Cambridge, 1990.
- [85] RUPPRECHT, D., H. AFFEK und A. K. AUFDENKAMPE: *ANCA SL/2020 and room temperature*. Diskussion ISOGEOCHEM Archives, <http://list.uvm.edu/cgi-bin/wa?A2=ind0206&L=ISOGEOCHEM&T=0&F=&S=&P=52512>. 2002, abgerufen am 17.10.2009.
- [86] SAINO, T., J. KANDA und T. YAMADA: *A Revolver Inlet for Elemental Analyzer*. *Analytical Sciences*, 3(3):279–280, 1987.
- [87] SCHREIBER, U.: *Chlorophyllfluoreszenz und photosynthetische Energieumwandlung: Einfache einführende Experimente mit dem TEACHING-PAM Chlorophyll Fluorometer*. Heinz Walz GmbH, Essentrich, 1997.
- [88] SHUTER, B.: *A model of physiological adaption in unicellular algae*. *Journal of Theoretical Biology*, 78(4):519–552, 1979.

-
- [89] SITTE, P., E. W. WEILER, J. W. KADEREIT, A. BRESINSKY und C. KÖRNER: *Strasburger, Lehrbuch der Botanik*. Heidelberg, Berlin, 35 Auflage, 2002.
- [90] SMITH, S. L. und Y. YAMANAKA: *Quantitative comparison of photoacclimation models for marine phytoplankton*. *Ecological Modelling*, 201(3-4):547–552, 2007.
- [91] SOLOMONSON, L. P. und M. J. BARBER: *Assimilatory nitrate reductase: functional properties and regulation*. *Annual Review of Plant Biology*, 41(1):225–253, 1990.
- [92] SOSIK, H. M. und B. G. MITCHELL: *Absorption, fluorescence, and quantum yield for growth in nitrogen-limited *Dunaliella tertiolecta**. *Limnology and Oceanography*, 36(5):910–921, 1991.
- [93] STEHFEST, K., J. TOEPEL und C. WILHELM: *The application of micro-FTIR spectroscopy to analyze nutrient stress-related changes in biomass composition of phytoplankton algae*. *Plant Physiology and Biochemistry*, 43(7):717–726, 2005.
- [94] SYRETT, P. J., K. J. FLYNN, C. J. COLLOY, G. K. DIXON, A. M. REPLINSKA und R. C. CRESSWELL: *Effects of nitrogen deprivation on rates of uptake of nitrogenous compounds by the marine diatom *Phaeodactylum tricorutum* Bohlin*. *New Phytologist*, 102(1):39–44, 1986.
- [95] TORTELL, P. D., G. H. RAU und F. M. M. MOREL: *Inorganic carbon acquisition in coastal Pacific phytoplankton communities*. *Limnology and Oceanography*, 45(7):1485–1500, 2000.
- [96] TORTELL, P. D., J. R. REINFELDER und F. M. M. MOREL: *Active bicarbonate uptake by diatoms*. *Nature*, 390(6657):243–244, 1997.
- [97] UNDERHILL, P. A.: *Steady-state growth rate effects on the photosynthetic carbon budget and chemical composition of a marine diatom*. Doktorarbeit, University of Delaware, 1981.

- [98] VAN DEN HOEK, C., H. M. JAHNS und D. G. MANN: *Algen*. Georg Thieme Verlag, Stuttgart, 1993.
- [99] VERGARA, J. J., J. A. BERGES und P. G. FALKOWSKI: *Diel periodicity of nitrate reductase activity and protein levels in the marine diatom Thalassiosira weissflogii (Bacillariophyceae)*. Journal of Phycology, 34(6):952–961, 1998.
- [100] WEGER, H. G., R. HERZIG, P. G. FALKOWSKI und D. H. TURPIN: *Respiratory losses in the light in a marine diatom: Measurements by short-term mass spectrometry*. Limnology and Oceanography, 34(7):1153–1161, 1989.
- [101] YOUNG, E. B. und J. BEARDALL: *Photosynthetic function in Dunaliella tertiolecta (Chlorophyta) during a nitrogen starvation and recovery cycle*. Journal of Phycology, 39(5):897–905, 2003.
- [102] ZEVENBOOM, W. und L. R. MUR: *N-uptake and pigmentation of N-limited chemostat cultures and natural populations of Oscillatoria agardhii*. Mitteilung International Society of Limnology, 21(2):261–274, 1978.

Danksagung

Für die Idee und Planung der vorliegenden Arbeit möchte ich ganz herzlich Christoph Völker und Dieter Wolf-Gladrow danken. Sie haben damit den Grundstein dafür gelegt, dass ich mich gut in das neue Themengebiet der Modellierung einarbeiten konnte und durchgehend Spaß daran hatte.

An Christoph Völker geht darüber hinaus ein ganz besonderer Dank für die hervorragende Betreuung der Arbeit.

Danke auch an Anja Terbrüggen für die präzise Versuchsdurchführung, an Christina De La Rocha für die Angaben der genauen Versuchsbedingungen und an Markus Pahlow für die Besprechung der Ergebnisse seines Modells.

Vielen lieben Dank an Frau Sylvia Köhler und Herrn Prof. Dr. Reimer Stick, welche mir durch ihre unbürokratische und schnelle Hilfe bei der Verlängerung des Bearbeitungszeitraumes der vorliegenden Arbeit in einer schweren Zeit sehr geholfen haben.

Außerdem möchte ich meiner Familie für ihre großartige Unterstützung während Mones Krankheit danken. Ohne sie wäre die Fertigstellung der Arbeit nicht denkbar gewesen.

Eidesstattliche Versicherung

Ich versichere hiermit, dass ich die vorliegende Diplomarbeit selbständig und nur unter Benutzung der angegebenen Literatur und Hilfsmittel angefertigt habe. Alle Stellen, die wörtlich oder sinngemäß aus anderen Schriften entnommen sind, habe ich als solche kenntlich gemacht. Die Arbeit hat noch keiner Prüfungsbehörde vorgelegen und ist auch nicht veröffentlicht.

Wetzlar, den 9. März 2010