

## Die Temperaturabhängigkeit des Wachstums von *Phaeocystis pouchetii* (Haptophyceae) in Batchkulturen

N. Grimm & T. Weisse

Institut für Meereskunde an der Universität Kiel; Düsternbrooker Weg 20, D-2300 Kiel 1,  
Bundesrepublik Deutschland

**ABSTRACT: Temperature dependence of growth in *Phaeocystis pouchetii* (Haptophyceae) in batch cultures.** Temperature dependent growth rates of *Phaeocystis pouchetii* (Haptophyceae) were investigated in 5-l batch cultures. The algae had been isolated from the German Wadden Sea area off Sylt. Microscopic cell counts and fluorescence measurements yielded similar results. The growth of *P. pouchetii* reveals a typical optimum curve between 7 °C and 20 °C. Maximal growth rates, 3 divisions per day, were obtained at 15 °C. At 5 °C the algae cultures survived, but multiplication of the cells almost ceased. Results of the culture experiments correspond with observations made on *Phaeocystis* blooms at the German North Sea coast.

### EINLEITUNG

Die kolonienbildende Alge *Phaeocystis pouchetii* (Haptophyceae) hat in den letzten Jahren aufgrund ihrer Massenvermehrungen im Nordatlantik und in der Nordsee zunehmende Beachtung gefunden (Cadée & Hegemann, 1974, 1979; Gieskes & Kraay, 1975, 1977; Joint & Pomroy, 1981; Joiris et al., 1982; Weisse, 1983; Eberlein et al., 1984; Lancelot, 1984; Weisse et al., 1984). Die *Phaeocystis*-Blüten folgen auf die für boreal-gemäßigte Meere typische Frühjahrsblüte der Diatomeen (Jones & Haq, 1963; Weisse et al., 1984).

Die Wassertemperatur scheint als auslösender Faktor für die explosionsartige Vermehrung von *P. pouchetii* eine wichtige Rolle zu spielen (Weisse et al., 1984). Die vorliegende Untersuchung beschreibt die Wachstumsgeschwindigkeit von *P. pouchetii* in Batchkulturen in Abhängigkeit von der Temperatur. Die Ergebnisse der Kulturversuche werden mit dem Verlauf der *Phaeocystis*-Blüten im deutschen Wattenmeergebiet verglichen und die Übertragbarkeit der Laborbefunde auf die Freilandbedingungen diskutiert.

Die Versuche wurden in der Litoralstation der Biologischen Anstalt Helgoland in List auf Sylt durchgeführt.

### MATERIAL UND METHODEN

Die Kulturen wurden aus kleinen kugeligen *Phaeocystis*-Kolonien angesetzt, die am 29. 4. 1981 aus dem Nordsylter Wattenmeer nahe dem Hafen von List entnommen worden waren. Die Ausgangskonzentration lag bei 200 bis 1000 Zellen · dm<sup>-3</sup>. Als

Kulturmedium wurde MET 44 (Schöne & Schöne, 1982) verwendet, wobei auf die Si-Zugabe verzichtet wurde. Zur Herstellung des Mediums wurde jeweils vor Beginn einer Kultur Seewasser aus dem Lister Untersuchungsgebiet filtriert (Membranfilter 0,45 µm) und autoklaviert. Der Salzgehalt und der pH-Wert des filtrierten Seewassers stiegen von Anfang Juni bis Anfang Dezember 1981 kontinuierlich an. Beide Parameter wurden jeweils unmittelbar vor Versuchsbeginn gemessen. Als Versuchsgefäße wurden 5-l-Glasflaschen verwendet. Jeweils 5 Kulturgefäße wurden in Reihe aufgestellt, auf beiden Seiten von Holzgestellen mit Leuchtstoffröhren (Osram L 40 W/19) flankiert (Abb. 1). Die

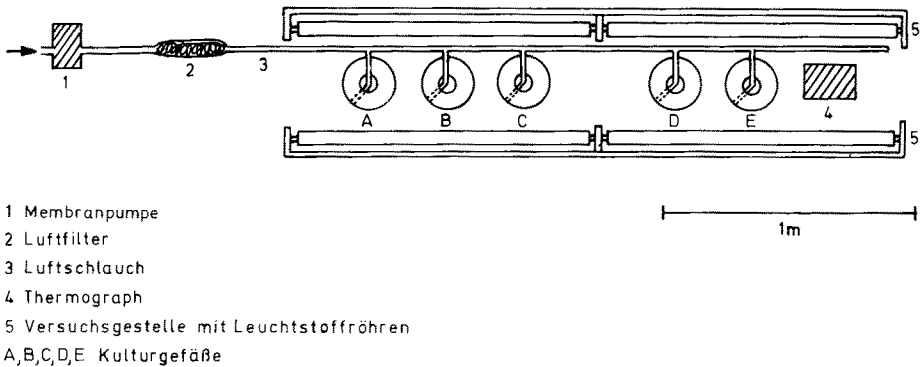


Abb. 1. Versuchsaufbau bei den Kulturversuchen mit *Phaeocystis pouchetii* (Aufsicht)

Temperatur in der Kulturflüssigkeit wurde mehrmals täglich mit einem Quecksilberthermometer und zeitweise auch mit einem Thermofühler mit angeschlossenenem x/y-Schreiber gemessen. Die Energie der photosynthetisch aktiven Strahlung wurde mit einem Quantameter (Lambda Instrument, Typ LI-185 A) gemessen. Der Lichtrhythmus betrug 14 h Helligkeit und 10 h Dunkelheit. Durch die Beleuchtung erwärmten sich die Kulturen kontinuierlich jeweils bis zum Ende der Hellphase. Die dadurch bedingten Temperaturschwankungen betragen maximal etwa 2 °C (Tab. 1).

Um ein Absinken der *Phaeocystis*-Kolonien und der Einzelzellen zu verhindern, wurde durch aufsteigende Luftblasen eine geringe Turbulenz in den Kulturgefäßen erzeugt. Die Wachstumsgeschwindigkeit von *Phaeocystis pouchetii* in den Batchkulturen wurde mikroskopisch durch Zählungen der Einzelzellen und der Kolonien (Methode Utermöhl) in jeweils einer der Parallelkulturen sowie fluorometrisch mit einem Turner

Tab. 1. Temperaturschwankungen in den Kulturen

Versuchstemperatur (°C)	T <sub>max</sub> (°C)	T <sub>min</sub> (°C)
5	5,6	3,6
7	8,0	5,8
10	10,8	8,9
15	15,5	13,7

Tab. 2. Versuchsbedingungen bei den Kulturversuchen (N = Anzahl der Parallelkulturen; Salzgehalt und pH gemessen zu Versuchsbeginn)

Nr.	N	Beleuchtung ( $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	T ( $^{\circ}\text{C}$ )	Salzgehalt (‰)	pH
I	1	140	10	28,9	7,61
II	1	180	20	29,3	7,59
IV	5	100	15	29,2	7,85
V	5	100	10	29,2	7,96
VI	5	100	5	29,4	8,05
VII	5	100	7	29,9	8,03
X	5	100	5	28,9	8,18

Fluorometer Modell 111 in allen 5 Parallelkulturen nach Derenbach (1969) bestimmt. Die ersten beiden Kulturen dienten als Vorversuche, bei denen noch keine Fluorometermessungen durchgeführt wurden. Tabelle 2 gibt einen Überblick über die Versuchsbedingungen.

#### ERGEBNISSE

Die Vermehrung der Einzelzellen und der Kolonien von *Phaeocystis pouchetii* verläuft in den für Batchkulturen charakteristischen Phasen (Sorokin, 1973; Vonshak & Maske, 1982). Abb. 2a und b zeigen die zeitliche Entwicklung der Konzentration der Gesamtzellen, d. h. der Einzelzellen und der Zellen in den Kolonien, und der Kolonien zwischen 7 und 20  $^{\circ}\text{C}$ . Die Initialphasen (lag-Phasen) fehlen bzw. sind wenig ausgeprägt, da der Zeitpunkt  $t = 0$  nicht den Moment der Beimpfung darstellt, sondern einen späteren Zeitpunkt, bei dem mit der Zählung begonnen wurde, nachdem ein gewisses Wachstum festgestellt worden war. Die stationäre Phase und die Absterbephase sind nur in der 20  $^{\circ}\text{C}$ -Kultur (II A) zu erkennen, während die anderen Kulturen vor Erreichen dieser Endphasen abgebrochen wurden.

Bei 5  $^{\circ}\text{C}$  zeigte *Phaeocystis* kein nennenswertes Wachstum. Kultur VI A ergab während der gesamten Beobachtungszeit vom 6. 9.–3. 10. 1981 kein Nettowachstum. Die Gesamtzellzahl war Anfang Oktober mit weniger als 100 Zellen  $\cdot \text{dm}^{-3}$  niedriger als die Ausgangskonzentration von etwa 1000 Zellen  $\cdot \text{dm}^{-3}$ . Die Wiederholung dieses Versuches mit Kultur X bestätigte das Ergebnis. Bei Versuchsabbruch am 19. 1. 1982 konnten lediglich einige wenige Kolonien in den Versuchsgefäßen festgestellt werden, die Zellkonzentration betrug etwa 100 Zellen  $\cdot \text{dm}^{-3}$ . *P. pouchetii* stirbt bei 5  $^{\circ}\text{C}$  also nicht ab, vermehrt sich aber nur sehr langsam. Abb. 3a–c stellen die Ergebnisse der fluorometrischen Messungen in den jeweils 5 Parallelkulturen bei 7, 10 und 15  $^{\circ}\text{C}$  dar. Da die Ausgangskonzentrationen in den Parallelkulturen unterschiedlich waren, streuen die Messungen vor allem bei der langsam wachsenden 7  $^{\circ}\text{C}$ -Kultur (VII) erheblich. Aufgrund der voneinander abweichenden Startbedingungen wurde auf eine Mitteilung der Fluoreszenzmessungen verzichtet. Der Verlauf der Wachstumskurven der Parallelkulturen ist jedoch bis auf die unterste Kurve in der Abb. 3a sehr ähnlich. Am gleichförmigsten wuchsen die Kulturen bei 15  $^{\circ}\text{C}$  (Abb. 3c). Für die exponentiellen Wachstumsphasen (semilogarithmische Darstellung) zwischen 7 und 20  $^{\circ}\text{C}$  wurden

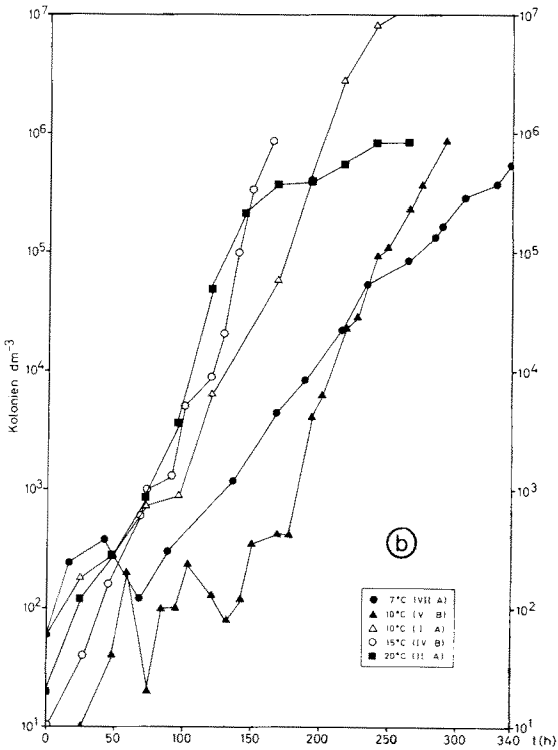
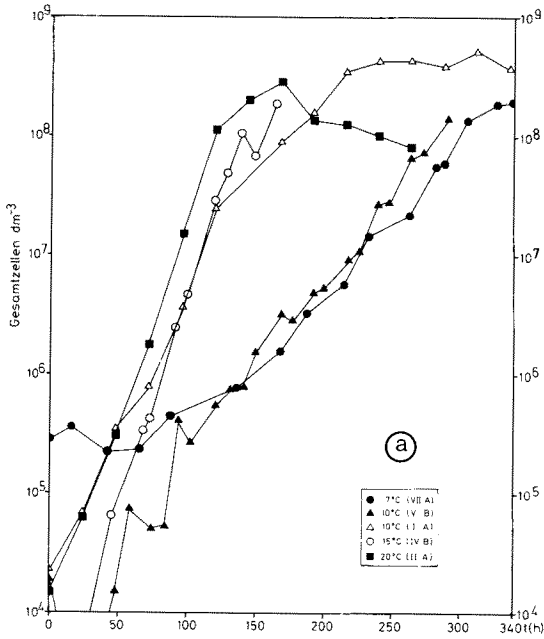


Abb. 2. Das Wachstum der *Phaeocystis*-Kulturen bei 4 verschiedenen Versuchstemperaturen. Vermehrung der Gesamtzellen (Einzelzellen + Koloniezellen, Abb. 2a) und der Kolonien (Abb. 2b)

Tab. 3. Gleichungen der ermittelten Wachstumskurven von *Phaeocystis pouchetii* (x = Zeit in h, y = Zellen · cm<sup>3</sup>, n = Anzahl der Wertepaare)

Nr.	T (°C)	n	Gesamtzellen	Einzelzellen	Koloniezellen
VII A	7	15	$y = 31,354 \cdot e^{0,034 \cdot x}$	$y = 28,181 \cdot e^{0,030 \cdot x}$	$y = 7,849 \cdot e^{0,037 \cdot x}$
I A	10	9	$y = 33,492 \cdot e^{0,046 \cdot x}$	$y = 12,097 \cdot e^{0,054 \cdot x}$	$y = 27,740 \cdot e^{0,044 \cdot x}$
V B	10	16	$y = 71,999 \cdot e^{0,043 \cdot x}$	$y = 75,816 \cdot e^{0,040 \cdot x}$	$y = 7,444 \cdot e^{0,049 \cdot x}$
IV B	15	9	$y = 4,113 \cdot e^{0,095 \cdot x}$	$y = 0,583 \cdot e^{0,106 \cdot x}$	$y = 4,423 \cdot e^{0,083 \cdot x}$
II A	20	6	$y = 10,968 \cdot e^{0,075 \cdot x}$	$y = 10,841 \cdot e^{0,068 \cdot x}$	$y = 0,923 \cdot e^{0,092 \cdot x}$

lineare Regressionen jeweils für die Einzel-, Kolonie- und Gesamtzellzahl getrennt berechnet. Tabelle 3 gibt die Gleichungen in ihrer exponentiellen Form an.

Aus den Zellzählungen wurde die Anzahl der Zellteilungen pro Tag ( $\mu$ ) ermittelt:

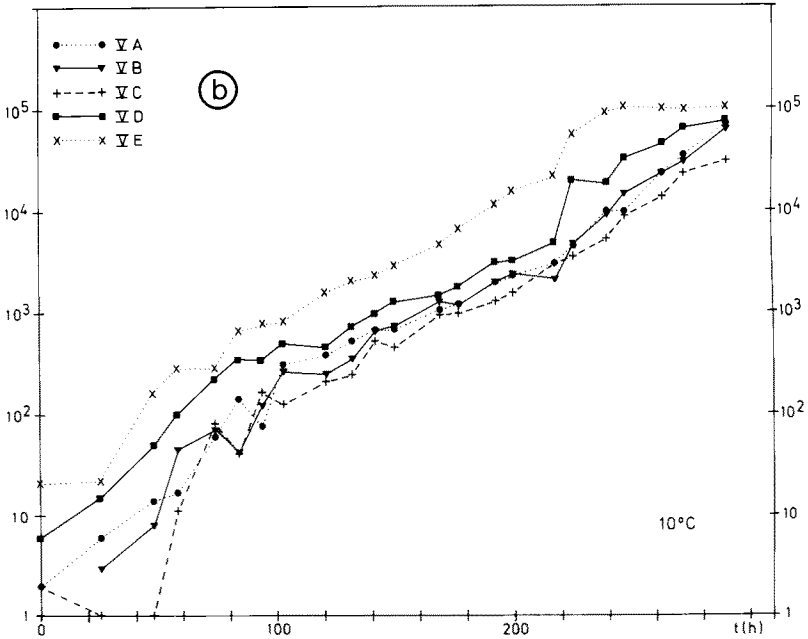
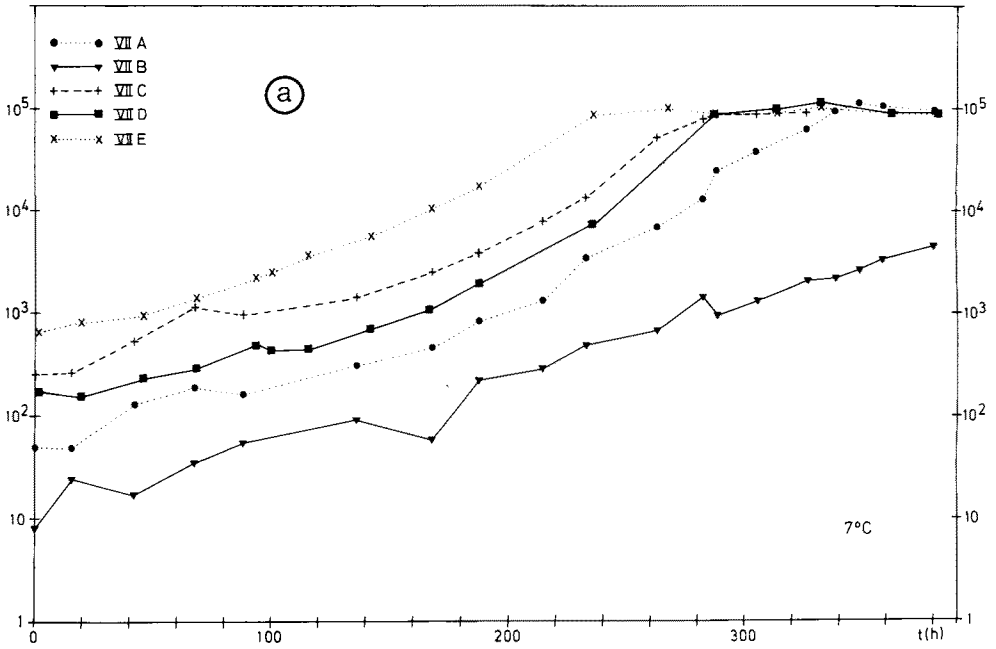
$$\mu = \frac{\log N_t - \log N_0}{t \log 2} \tag{1}$$

Die Zellkonzentrationen  $N_0$  und  $N_t$  wurden aus der jeweiligen Regressionsgleichung bestimmt. Tabelle 4 gibt einen Überblick über die gemessenen Wachstumsgeschwindigkeiten und die entsprechenden Generationszeiten G:

$$G = \frac{24}{\mu} \tag{2}$$

Tab. 4. Wachstumsgeschwindigkeiten ( $\mu$ ) und Generationszeiten (G) von *Phaeocystis pouchetii*.  $\mu_Z$  und  $G_Z$  beziehen sich auf die Zellzählungen,  $\mu_F$  und  $G_F$  auf die Fluorometermessungen ( $\pm$  Standardabweichung)

	T (°C)	$\mu_Z$ (Teilungen · d <sup>-1</sup> )	$G_Z$ (h)	$\mu_F$ (Teilungen · d <sup>-1</sup> )	$G_F$ (h)
Einzelzellen	7	1,1	22	0,7 ± 0,1	36 ± 5
Koloniezellen		1,3	18		
Gesamtzellen		1,2	20		
Einzelzellen	10	1,4	17	-	-
Koloniezellen		1,7	14		
Gesamtzellen		1,5	16		
Einzelzellen	10	1,9	13	1,0 ± 0,1	23 ± 1
Koloniezellen		1,5	16		
Gesamtzellen		1,6	15		
Einzelzellen	15	3,7	6	2,6 ± 0,2	9 ± 1
Koloniezellen		2,9	8		
Gesamtzellen		3,3	7		
Einzelzellen	20	2,4	10	-	-
Koloniezellen		3,2	8		
Gesamtzellen		2,6	9		



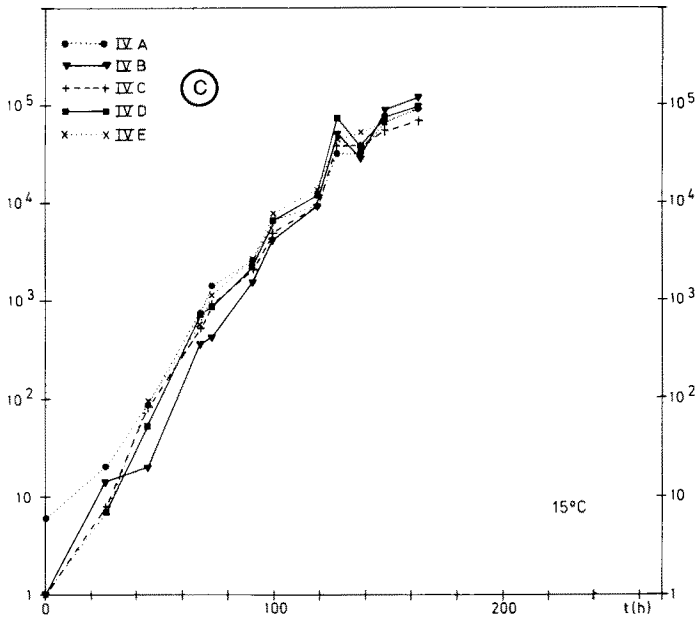


Abb. 3. Die In-vitro-Fluoreszenz (Fluorometer-Einheiten) als Maß für das Wachstum in den jeweils 5 Parallelkulturen von *Phaeocystis pouchetii* bei 7 °C (Abb. 3a), 10 °C (Abb. 3b) und 15 °C (Abb. 3c)

Die Wachstumsgeschwindigkeit in der exponentiellen Phase nimmt – mit Ausnahme der Koloniezellen – bei 20 °C wieder leicht ab (Abb. 4). Die fluorometrisch bestimmten Teilungsraten ( $\mu_F$ ) liegen in jedem Fall unter den aus den Zellzählungen ermittelten Werten ( $\mu_Z$ ).

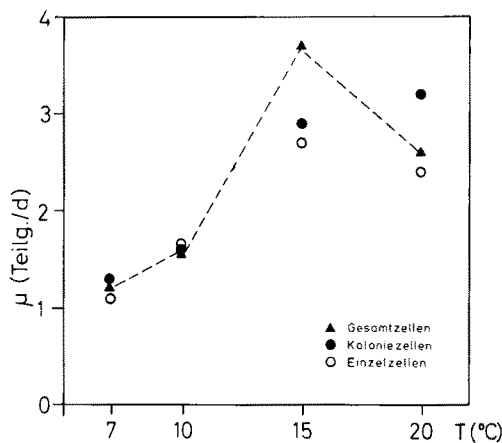


Abb. 4. Die Wachstumsgeschwindigkeit  $\mu$  von *Phaeocystis pouchetii* in Abhängigkeit von der Temperatur. Dargestellt sind die Ergebnisse der Zellzählungen

Analog zu den Zellzählungen läßt sich nach Gleichung (1) die Verdoppelungszeit der Kolonien während der exponentiellen Wachstumsphase berechnen (Tab. 5). Es fällt auf, daß sich die *Phaeocystis*-Kolonien bei 10 °C schneller vermehren als die Gesamtzellzahl. Dieser scheinbare Widerspruch ist darauf zurückzuführen, daß sich größere, vor allem schlauchförmige, Kolonien auch durch mechanische Einflüsse teilen, ohne ihre Zellzahl zu vermehren.

Tab. 5. Verdoppelungszeit der Kolonien von *Phaeocystis pouchetii*. Symbole wie in Tab. 4; n = Anzahl der Wertepaare

Nr.	T (°C)	n	$\mu$ (Teilungen $\cdot$ d <sup>-1</sup> )	G (h)
VII A	7	16	1,1	23
I A	10	9	1,8	13
V B	10	14	2,1	11
IV B	15	11	2,4	10
II A	20	7	2,2	11

#### DISKUSSION

Das Wachstum von *Phaeocystis pouchetii* in Abhängigkeit von der Temperatur verläuft zwischen 5 und 20 °C in der für verschiedene Phytoplanktonarten nachgewiesenen typischen Optimumkurve (Eppley, 1972; Abb. 4, Tab. 6). Die generelle Temperaturabhängigkeit des Algenwachstums in Batchkulturen kann nach Eppley (1972) durch eine empirische Gleichung beschrieben werden:

$$\lg \mu = 0,0275 \cdot T - 0,070 \quad (3)$$

wobei  $\mu$  die maximale Verdoppelungsgeschwindigkeit pro Tag und T die Temperatur in °C sind. Die von uns in den Zellzählungen ermittelten Wachstumsraten bei 7, 10 und 20 °C stimmen gut mit den nach Gleichung (3) berechneten Werten überein, während die Verdoppelungsrate von *Phaeocystis pouchetii* bei 15 °C deutlich höher ist als nach der empirischen Formel erwartet wird (Tab. 6).

Die fluorometrisch bestimmten Wachstumsgeschwindigkeiten waren in allen Fällen niedriger als die parallel in den Zellzählungen ermittelten Werte. Schöne (1977) berechnete nach Versuchsergebnissen von Thomas et al. (1974), daß Fluorometermessungen je nach Art mit einer Ausnahme um 5 bis 23 % niedrigere Teilungsraten als die entspre-

Tab. 6. Vergleich der aus den Zellzählungen bestimmten mittleren Wachstumsgeschwindigkeiten ( $\bar{\mu}_Z$ ) mit den nach Eppley (1972) berechneten Werten ( $\mu_E$ )

T (°C)	$\bar{\mu}_Z$ (Teilungen d <sup>-1</sup> )	$\mu_E$ (Teilungen d <sup>-1</sup> )
7	1,2	1,3
10	1,6	1,6
15	3,3	2,2
20	2,7	3,0



chenden Zellzählungen ergaben. Möglicherweise nimmt die relative Fluoreszenz (bezogen auf den Chlorophyllgehalt) bei hohen Kulturdichten durch Adsorption an Partikeln ab (Maske, pers. Mitteilung).

Die höchsten Wachstumsgeschwindigkeiten wurden sowohl in den mikroskopischen Zählungen als auch in den Fluoreszenzmessungen bei 15 °C ermittelt. Diese Ergebnisse bestätigen die Beobachtungen von Kayser (1970) an Helgoländer *Phaeocystis*-Kulturen. Kayser erhielt ebenfalls das intensivste Wachstum mit ca. 2 Teilungen pro Tag bei 15 °C, der höchsten von ihm getesteten Temperatur, während die Kulturen bei 5 °C nur unter den günstigsten Lichtverhältnissen überlebten.

Hagmeier (unveröffentlicht) untersuchte die Zellvermehrung von *P. pouchetii* in Petrischalenkulturen. Bei einer Beleuchtung von 120–140  $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$  ermittelte er über eine Beziehung zwischen Koloniegröße und Zellzahl nach Ergebnissen von Kornmann (1955) und eigenen Beobachtungen Generationszeiten von 23 h bei 6 °C, 20 h bei 10 °C und 12–13 h bei 18 °C. Am schnellsten vermehrten sich die Zellen in dem natürlichen Tageslicht ausgesetzten Kulturen im Juli mit einer Generationszeit von 9 h. Bei 2 °C wuchsen die Kulturen nur sehr langsam ( $G = 65$  h). Die von Hagmeier berechneten Generationszeiten sind vermutlich deshalb höher als die in der vorliegenden Studie gemessenen Werte, weil seine Petrischalenkulturen nicht bewegt wurden und dadurch die Turbulenz fehlte (Hagmeier, pers. Mitteilung).

Im Nordsylter Wattenmeer, aus dem das Untersuchungsmaterial stammt, finden die *Phaeocystis*-Blüten zwischen Ende April und Mitte Juni statt, wenn die Wassertemperaturen zwischen ca. 7 und 17 °C liegen (Weisse et al., 1984). Die exponentielle Wachstumsphase fällt dabei zusammen mit dem schnellen Anstieg der Wassertemperaturen von etwa 10 auf 15 °C. Die typischen Verdoppelungszeiten liegen sowohl für die Einzelzellen als auch für die Kolonien zwischen 0,3 und 0,5 Teilungen pro Tag (eigene Beobachtungen). Diese Werte liegen erheblich niedriger als die in den Kulturversuchen ermittelten Wachstumsgeschwindigkeiten. Eilertsen & Taasen (1984) geben für *P. pouchetii* im norwegischen Balsfjord bei Wassertemperaturen von 0,3 bis ca. 2 °C Verdoppelungsraten von 0,12–0,38 Teilungen pro Tag an. Dieselben Autoren weisen darauf hin, daß die aus Zellzählungen im Freiland bestimmten Wachstumsgeschwindigkeiten Unterschätzungen sein müssen, weil ein Teil der Produktion vor allem durch Absinken und Wegfraß durch das Zooplankton „verloren“ geht. Außerdem sind Massenvermehrungen von *P. pouchetii* wahrscheinlich nährstofflimitiert (Bougard, 1979; Eilertsen & Taasen, 1984; Weisse et al., 1984). Es ist daher verständlich, daß die unter günstigen Laborbedingungen ermittelten Verdoppelungsraten höher sind als die aus Freilandzählungen berechneten Werte.

In den polaren und subpolaren Gewässern vermehrt sich *P. pouchetii* bei erheblich niedrigeren Temperaturen als 7 °C (Sieburth, 1960; Elbrächter, 1981; Eilertsen & Taasen, 1984). Guillard & Hellebust (1971) bestimmten für eine Kaltwasserform im Labor bei 6 °C Generationszeiten von 18 bis 29 h. Dieselben Autoren ermittelten für eine Warmwasserform aus den Gewässern um Surinam bei 20 °C Generationszeiten von 12 bis 16 h. Die Art *P. pouchetii* bildet offenbar in den verschiedenen Meeresgebieten unterschiedliche physiologische Stämme, die an die jeweiligen Wassertemperaturen adaptiert sind.

*Danksagung.* Wir danken Herrn Prof. O. Kinne für die Überlassung des Arbeitsplatzes und den Mitarbeitern der Biologischen Anstalt Helgoland in List/Sylt, insbesondere M. Elbrächter und P.

Martens, für die Unterstützung bei der Durchführung dieser Untersuchung. J. Lenz und H. Maske, Kiel, sowie zwei unbekannte Gutachter trugen erheblich zur Verbesserung des Manuskriptes bei. U. Junghans half bei der Anfertigung der Abbildungen. E. Hagmeier, Helgoland, stellte uns unveröffentlichte Daten zur Verfügung.

## LITERATUR

- Bougard, M., 1979. Étude bibliographique sur le phytoflagelle *Phaeocystis*. Institut de biologie maritime et régionale de Wimereux, Université des sciences et techniques, Lille, 30 pp.
- Cadée, G. C. & Hegemann, J., 1974. Primary production of phytoplankton in the Dutch Wadden Sea. – Neth. J. Sea Res. 8, 240–259.
- Cadée, G. C. & Hegemann, J., 1979. Phytoplankton primary production, chlorophyll and composition in an inlet of the western wadden sea (Marsdiep). – Neth. J. Sea Res. 13, 224–241.
- Derenbach, J., 1969. Zur Homogenisation des Phytoplanktons für die Chlorophyllbestimmung. – Kieler Meeresforsch. 25, 166–171.
- Eberlein, K., Leal, M. T., Hammer, K. D. & Hickel, W., 1984. Dissolved organic substances during a *Phaeocystis* bloom in the German Bight. – C.M./ICES D 5, 1–11.
- Eilertsen, H. Chr. & Taasen, J. P., 1984. Investigations on the plankton community of Balsfjorden, northern Norway. The phytoplankton 1976–1978. Environmental factors, dynamics of growth, and primary production. – Sarsia 69, 1–15.
- Elbrächter, M., 1981. Arten und Größenspektrum des Mikroplanktons. – Ber. Inst. Meeresk. Kiel 80, 54–55.
- Eppley, R. W., 1972. Temperature and phytoplankton growth in the sea. – Fish. Bull. U.S. 70, 1063–1085.
- Gieskes, W. W. C. & Kraay, G. W., 1975. The phytoplankton spring bloom in Dutch coastal waters of the North Sea. – Neth. J. Sea Res. 9, 166–196.
- Gieskes, W. W. C. & Kraay, G. W., 1977. Primary production and consumption of organic matter in the southern North sea during the spring bloom of 1975. – Neth. J. Sea Res. 11, 146–167.
- Guillard, R. R. L. & Hellebust, J. A., 1971. Growth and the production of extracellular substances by two strains of *Phaeocystis pouchetii*. – J. Phycol. 7, 330–338.
- Joint, I. R. & Pomroy, A. J., 1981. Primary production in a turbid estuary. – Estuar. coast. Shelf Sci. 13, 303–316.
- Joiris, C., Billen, G., Lancelot, C., Daro, M.-H., Mommaerts, J. P., Bertels, A., Bossicart, M., Nijs, J. & Hecq, J. H., 1982. A budget of carbon cycling in the Belgian coastal zone: relative roles of zooplankton, bacterioplankton and benthos in the utilization of primary production. – Neth. J. Sea Res. 16, 260–275.
- Jones, P. G. W. & Haq, S. M., 1963. The distribution of *Phaeocystis* in the Eastern Irish Sea. – J. cons. perm. int. Explor. Mer 28, 8–20.
- Kayser, H., 1970. Experimental-ecological investigations on *Phaeocystis pouchetii* (Haptophyceae): cultivation and waste water test. – Helgoländer wiss. Meeresunters. 20, 195–212.
- Kornmann, P., 1955. Beobachtungen an *Phaeocystis*-Kulturen. – Helgoländer wiss. Meeresunters. 5, 218–233.
- Lancelot, C., 1984. Metabolic changes in *Phaeocystis pouchetii* (Hariot) Langerheim during the spring bloom in Belgian coastal waters. – Estuar. coast. Shelf Sci. 18, 593–600.
- Schöne, H. K., 1977. Die Vermehrungsrate mariner Planktondiatomeen als Parameter in der Ökosystemanalyse. Habil.-Schr., RWTH Aachen, 323 pp.
- Schöne, H. K. & Schöne, A., 1982. Met 44: A weakly enriched seawater medium for ecological studies on marine plankton algae, and some examples of its application. – Botanica mar. 25, 117–122.
- Sieburth, J. McN., 1960. Acrylic acid, an 'antibiotic' principle in *Phaeocystis* blooms in Antarctic waters. – Science, N.Y. 132, 676–677.
- Sorokin, C., 1973. Dry weight, packed cell volume and optical density. In: Handbook of phycological methods. Culture methods and growth measurements. Ed. by J. R. Stein. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 321–343.

- Thomas, W. H., Seibert, D. L. R. & Dodson, A. N., 1974. Phytoplankton enrichment experiments and bioassays in natural coastal sea water and in sewage outfall receiving waters off Southern California. – *Estuar. coast. Shelf Sci.* 2, 191–206.
- Vonshak, A. & Maske, H., 1982. Algae: Growth techniques and biomass production. In: *Bioproduktivity and photosynthesis*. Ed. by J. Coombs & D. O. Hall. Pergamon Press, Oxford, 66–77.
- Weisse, T., 1983. Feeding of calanoid copepods in relation to *Phaeocystis pouchetii* blooms in the German Wadden Sea area off Sylt. – *Mar. Biol.* 74, 87–94.
- Weisse, T., Grimm, N. & Martens, P., 1984. *Phaeocystis pouchetii* blooms in the German Wadden Sea area off Sylt. – *C.M./ICES D 10*, 1–20.