

**Ökophysiologische Untersuchungen zur Salinitäts-
und Temperaturtoleranz antarktischer Grünalgen
unter besonderer Berücksichtigung des β -Dimethyl-
sulfoniumpropionat (DMSP)-Stoffwechsels**

**Ecophysiological Investigation on the Salinity
and Temperature Tolerance of Antarctic Green
Algae with an Emphasis on β -Dimethylsulphonio-
propionate (DMSP) Metabolism**

Ulf Karsten

Ulf Karsten
Universität Bremen
Fachbereich Biologie
Meeresbotanik
2800 Bremen 33
Bundesrepublik Deutschland

Die vorliegende Arbeit ist die inhaltlich unveränderte Fassung einer Dissertation, die 1990 am
Fachbereich Biologie/Chemie der Universität Bremen angefertigt wurde.

Inhaltsverzeichnis

Zusammenfassung	I
Summary	III
1. Einleitung	1
1.1. Zur Biologie der untersuchten Grünalgen	6
1.2. Fragestellung	9
2. Material und Methoden	11
2.1. Untersuchungsobjekte und Kultivierung	11
2.2. Wachstums-Versuche	12
2.2.1. Abhängigkeit von der Temperatur	12
2.2.2. Abhängigkeit von der Lichtintensität	13
2.2.3. Abhängigkeit von der Salinität	13
2.3. Photosynthese- und Respirations-Versuche	13
2.3.1. Abhängigkeit von der Lichtintensität	13
2.3.2. Abhängigkeit von der Salinität	14
2.3.3. Chlorophyllbestimmung	14
2.4. Bestimmung der Zell-Vitalität	15
2.5. Salzschock-Versuche	15
2.5.1. Bestimmung des Zellwassers	16
2.5.2. Extraktion	16
2.5.3. Bestimmung der osmotisch aktiven Substanzen	16
2.5.3.1. Kationen	16
2.5.3.2. Anionen	17
2.5.3.3. Prolin	17
2.5.3.4. Saccharose und Stärke	17
2.5.3.5. β -Dimethylsulfoniumpropionat (DMSP)	18
2.6. DMSP-Metabolismus	19
2.6.1. Abhängigkeit von der Tageslänge	19
2.6.2. Abhängigkeit von der Lichtintensität	20
2.6.3. Abhängigkeit von der Temperatur	20
2.7. Proteinbestimmung	21
2.8. Berechnung der Ergebnisse	21

3.	Ergebnisse	22
3.1.	Wachstum	22
3.1.1.	Wachstum in Abhängigkeit von der Temperatur	22
3.1.2.	Wachstum in Abhängigkeit von der Lichtintensität	22
3.1.3.	Wachstum in Abhängigkeit von der Salinität	25
3.2.	Photosynthese und Respiration	27
3.2.1.	Photosynthese in Abhängigkeit von der Lichtintensität	27
3.2.2.	Photosynthese und Respiration in Abhängigkeit von der Salinität	29
3.3.	Zell-Vitalität in Abhängigkeit von der Salinität	32
3.4.	Salzchock-Versuche	34
3.4.1.	Zellwasser-Gehalt in Abhängigkeit von der Salinität	34
3.4.2.	Zellulärer Kationengehalt in Abhängigkeit von der Salinität	34
3.4.3.	Zellulärer Anionengehalt in Abhängigkeit von der Salinität	38
3.4.4.	Prolin, Saccharose und Dimethylsulfoniumpropionat (DMSP) in Abhängigkeit von der Salinität	42
3.4.5.	Das intrazelluläre osmotische Potential in Abhängigkeit von der Salinität	45
3.5.	Versuche zum DMSP-Metabolismus	49
3.5.1.	DMSP in Abhängigkeit von der Tageslänge	49
3.5.2.	DMSP in Abhängigkeit von der Lichtintensität	51
3.5.3.	DMSP in Abhängigkeit von der Temperatur	56
3.6.	Protein-Gehalt in Abhängigkeit von der Salinität	58
4.	Diskussion	59
4.1.	Wachstums-Versuche	59
4.1.1.	Temperatur	59
4.1.2.	Licht	61
4.1.3.	Salinität	63
4.2.	Photosynthese- und Respirations-Versuche	64
4.2.1.	Licht	64
4.2.2.	Salinität	65
4.3.	Zell-Vitalität in Abhängigkeit von der Salinität	69

4.4.	Salzchock-Versuche	70
4.4.1.	Zellwasser	70
4.4.2.	Osmotisch aktive Substanzen	71
4.5.	Abschlußbemerkungen zu den ökophysiologischen Untersuchungen	82
4.6.	DMSP-Metabolismus	83
4.6.1.	Bedeutung des DMSP für die marinen Schwefelemissionen	91
5.	Literatur	93

Zusammenfassung

In der vorliegenden Untersuchung sind ökophysiologische Fragestellungen zum Einfluß der abiotischen Faktoren Temperatur, Licht und Salinität auf das Wachstum und die Photosynthese/ Respiration der eulitoralen antarktischen Grünalgen *Ulothrix implexa*, *Ulothrix subflaccida*, *Enteromorpha bulbosa* und *Acrosiphonia arcta* bearbeitet worden. Zum Vergleich wurde die subantarktische-kaltgemäßigte Grünalge *Ulva rigida* mit in die Arbeit einbezogen. Als ein Schwerpunkt wurde bei allen Arten die Fähigkeit zur osmotischen Adaptation nach hypo- und hypersalinen Schocks untersucht. Dafür wurden alle osmotisch aktiven Substanzen, wie verschiedene Kationen, Anionen und organische Verbindungen, vergleichend analysiert und quantifiziert.

U.implexa, *E.bulbosa* und *U.rigida* wuchsen zwischen 0 und 20°C, und können somit als eurytherm charakterisiert werden. Im Gegensatz dazu starb die stenotherme *U.subflaccida* oberhalb von 10°C ab, während *A.arcta* bis 15°C eine positive Wachstumsrate aufwies.

Alle untersuchten Grünalgen zeigten unter Schwachlicht-Bedingungen einen Zuwachs an Biomasse, während eine Lichtsättigung des Wachstums nur bei *U.subflaccida* und *A.arcta* beobachtet wurde.

U.implexa wies eine maximale Wachstumsrate bei den niedrigsten Salinitäten auf, und kann somit als Süßwasser-Organismus bezeichnet werden. Die übrigen Grünalgen wuchsen optimal bei normaler Seewasserkonzentration. Sowohl eine Erhöhung, wie auch eine Erniedrigung des Salzgehaltes führte bei diesen Arten zu einer Beeinträchtigung des Wachstums.

Die Photosynthese-Licht-Kurven charakterisierten alle Untersuchungsobjekte aufgrund der niedrigen Lichtkompensations- und Lichtsättigungspunkte als typische Schwachlichtpflanzen.

U.implexa zeigte auch eine maximale Photosyntheserate unter der niedrigsten Salinität, während die übrigen Arten ihr Optimum bei normaler Seewasserkonzentration hatten. Alle Grünalgen können hinsichtlich der Photosynthese und Respiration als euryhaline Organismen gekennzeichnet werden.

Die Zellen sämtlicher Arten wiesen eine hohe Überlebensfähigkeit unter extremen Salinitäten auf.

Alle Grünalgen enthielten als wichtigste Kationen K^+ , Na^+ und Mg^{2+} . In *E.bulbosa*, *A.arcta* und *U.rigida* stellte K^+ unter allen Salinitäten das Hauptkation dar, welches mit ansteigenden Salzgehalten akkumuliert wurde. In beiden *Ulothrix*-Arten fielen hingegen nach einer hyperosmotischen Belastung die K^+ -Spiegel, während umgekehrt die Na^+ -Konzentrationen deutlich anstiegen. *U.rigida* wies hohe intrazelluläre Mg^{2+} -Gehalte auf, die aber nicht durch die osmotischen Werte der Medien beeinflusst wurden.

Die Hauptanionen waren in den Untersuchungsobjekte Cl^- , SO_4^{2-} und Phosphat, während NO_3^- zusätzlich auch in *E.bulbosa* und *U.rigida* bestimmt wurde. *A.arcta* enthielt extrem hohe SO_4^{2-} -Konzentrationen.

Als wichtigste organische Osmotika wurden in den Pflanzen Prolin, Saccharose und Dimethylsulfoniumpropionat (DMSP) festgestellt, welche alle zusammen Bestandteil der osmotischen Adaptation waren, d.h. die Konzentrationen stiegen mit zunehmender Salinität bzw. fielen entsprechend umgekehrt mit abnehmenden Salzgehalten.

Der zweite Schwerpunkt der vorliegenden Arbeit untersuchte den Einfluß der Lichtintensität, der Tageslänge und der Temperatur auf die intrazellulären DMSP-Gehalte der antarktischen/subantarktischen Grünalgen.

Die antarktischen Isolate wurden für ein Jahr unter einem Licht-Dunkel-Rhythmus kultiviert, welcher dem natürlichen Jahresgang der Tageslängen in der Antarktis entsprach. Außerdem wurden die Pflanzen mit 3 verschiedenen Lichtintensitäten bestrahlt. In allen Arten fiel der DMSP-Gehalt simultan mit abnehmender Tageslänge und entsprechend umgekehrt. Zusätzlich wurden die DMSP-Konzentrationen durch die Photonenflussrate beeinflusst, d.h. hohe Lichtintensitäten bedingten hohe DMSP-Level.

Im Dunkeln wurde DMSP je nach Spezies und Inkubationsdauer mehr oder weniger schnell abgebaut.

Es konnte demonstriert werden, daß nach Inkubation unter niedrigsten Temperaturen bei allen Algen eine gesteigerte DMSP-Akkumulation stattfand.

Die vorliegenden Ergebnisse zeigten erstmals, daß die DMSP-Synthese durch Licht und Temperatur signifikant beeinflusst wird. Die höchsten DMSP-Konzentrationen wurden gemessen, wenn die Pflanzen gleichzeitig bei hohen Salinitäten, hohen Lichtintensitäten und niedrigen Temperaturen angezogen wurden.

Alle Daten wurden unter ökophysiologischen Gesichtspunkten, d.h. hinsichtlich einer Anpassung an den natürlichen Standort diskutiert.

Summary

The influence of the abiotic factors temperature, light and salinity on growth and photosynthesis/respiration of the eulitoral Antarctic green algae *Ulothrix implexa*, *Ulothrix subflaccida*, *Enteromorpha bulbosa* and *Acrosiphonia arcta* was investigated. Data obtained were compared with those of the Subantarctic-cold temperate green alga *Ulva rigida*. An emphasis was put on the ability of all species to osmoacclimatise following hypo- and hypersaline shocks. Therefore, all osmotic active substances including cations, anions and organic substances were analyzed and quantified.

U.implexa, *E.bulbosa* and *U.rigida* grew between 0 and 20°C, which characterized these as eurythermal plants. In contrast the stenotherm *U.subflaccida* died above 10°C, while *A.arcta* had a positive growth up to 15°C.

Under low photon fluence rates all species showed an increase in biomass, while light-saturated growth was observed in *U.subflaccida* and *A.arcta* only.

U.implexa had a maximum growth rate at the lowest salinity (7 ‰) and may, thus, be characterized as freshwater plant. The remaining species grew optimal in normal seawater (34 ‰). In these plants an increase and a decrease in salinity was accompanied by a reduction of growth rate.

The Antarctic and Subantarctic algae had typical characteristics of "shade-plants", having low light compensation-points together with a saturation of photosynthesis at low photon flux densities.

U.implexa showed again a maximum of photosynthesis at the lowest salinity, while the remaining species had their optimum in normal seawater. All green algae revealed a broad photosynthetic and respiratory stability under osmotic stress.

The cells of all species remained viable under extreme salinities.

The main inorganic cations in all plants were K^+ , Na^+ and Mg^{2+} . In *E.bulbosa*, *A.arcta* and *U.rigida* K^+ the major cation under all osmotic treatments was accumulated with increasing salinities. In both *Ulothrix* species, however, K^+ concentrations fell during hypersaline treatment and Na^+ levels increased significantly. In all samples of *U.rigida* intracellular Mg^{2+} concentrations were very high, but remained almost unaffected by changes in the osmolality of the external media.

IV

The main inorganic anions in all plants were Cl^- , SO_4^{2-} and phosphate. In *E.bulbosa* and *U.rigida* NO_3^- was also found. *A.arcta* contained extremely high SO_4^{2-} levels.

The major organic osmolytes proline, sucrose and β -dimethylsulphoniopropionate (DMSP) were determined. Together these played an important role in osmotic acclimation: i.e. concentrations changed proportionally with salinity changes.

The effects of photon fluence rate, daylength and temperature on the intracellular DMSP content of the Antarctic/ Subantarctic green algae were also investigated.

The Antarctic plants were cultivated during a period of one year under fluctuating daylengths mimicking the conditions of the natural habitat at King George Island (Antarctica). Additionally the algae were illuminated with three different irradiances.

The intracellular DMSP concentration of all species decreased simultaneously with decreasing daylengths and *vice versa*. The DMSP level was further affected by light intensity - the higher the photon fluence rate the greater algal DMSP content.

Under conditions of darkness there was a degradation of the DMSP pool. The extent of this varied between species and incubation period.

All algae accumulated higher DMSP concentrations with decreasing temperatures.

For the first time a light- and temperature-dependent DMSP synthesis has been demonstrated. The highest DMSP concentrations were determined in species cultivated simultaneously under high salinities, high irradiances and low temperatures.

All data were discussed with regard to an adaptation to natural Antarctic habitat conditions.

1. Einleitung

Die Schelfgebiete der Antarktis werden seit ca. 25 Millionen Jahren durch das südliche Eismeer von den Südamerikas getrennt (THENIUS, 1977). Seit etwa 14 Millionen Jahren ist dieser Wasserkörper durch sehr niedrige und konstante Temperaturen geprägt. Das Südpolarmeer, als ein die Antarktis umgebender Ringozean ohne Land- und Schelfbrücken zu den anderen Kontinenten, wird nach Norden durch die Antarktische Konvergenz begrenzt (Abb. 1; HEMPEL, 1987). Die Konvergenz ist eine etwa 40 km breite, oberflächennahe Zone im Ozean, in der kalte, nördlich fließende Strömungen unter wärmere Wassermassen sinken.

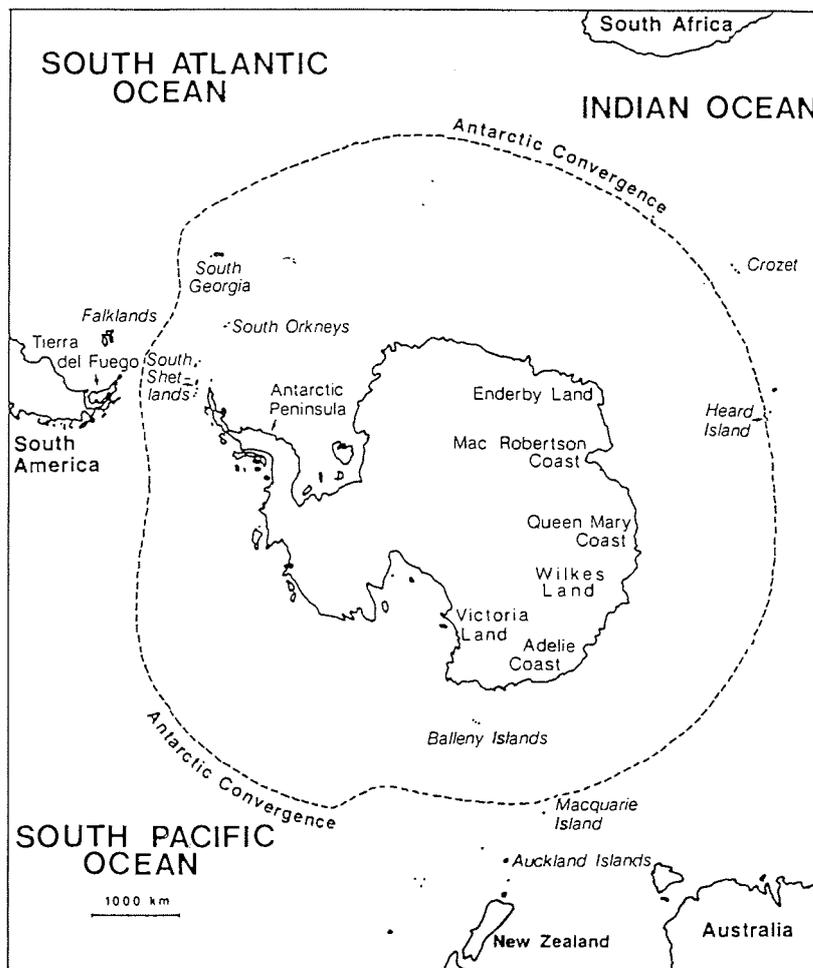


Abb. 1:
Die Antarktis mit den angrenzenden Kontinenten und der antarktischen Konvergenz (aus WIENCKE und TOM DIECK, 1989).

Somit bildet sich eine Sprungschicht bezüglich Temperatur und chemischer Zusammensetzung aus. Sie gilt als Grenze der antarktischen Region. Die nördlich liegenden Gebiete werden als subantarktisch-kaltgemäßigt bezeichnet (LÜNING, 1985). Der ozeanische Eisgürtel um die Antarktis unterliegt gewaltigen jahreszeitlichen Schwankungen und bestimmt einen Großteil des Lebens in dieser Region, z.B. durch eine Abschwächung der Lichteinstrahlung in das Benthal. Seine minimale Ausdehnung wird im Februar, am Ende des antarktischen Sommers, mit ca. 20% Bedeckung der Meeresfläche des südlichen Ozeans beobachtet. Im September steigt die Bedeckung auf über 50% an (HEMPEL, 1987).

Mit der Erforschung der Biologie antarktischer Organismen während der letzten 150 Jahre wurde auch die benthische Makroalgenflora, vor allem taxonomisch und biogeographisch, bearbeitet (RICKER, 1987). LÜNING (1985) gibt für dieses Gebiet rund 100 verschiedene Großalgenarten an, von denen ein Drittel endemisch ist. Die erste physiologische Arbeit über antarktische Makroalgen (Photosynthese-Licht-Kurven) wurde von DREW (1977) publiziert. Feldmessungen zur ökologischen Anpassung an den Extremstandort Antarktis liegen bisher nur sporadisch vor (BECKER, 1982; GUTKOWSKI und MALESZEWSKI, 1989). Die geringe Zahl der Arbeiten läßt sich durch den notwendigen logistischen und materiellen Aufwand erklären.

Mit der Isolierung und erfolgreichen Kultivierung von antarktischen Großalgen (CLAYTON und WIENCKE, 1986) wurde erstmals die Möglichkeit geschaffen, im Labor gezielt Untersuchungen zur Biologie und Physiologie dieser Pflanzen durchzuführen. Gerade in jüngster Zeit erschienen zahlreiche Publikationen über die Lebenszyklen (WIENCKE, 1988; WIENCKE und CLAYTON, 1990; CLAYTON und WIENCKE, 1990), über die saisonale Entwicklung (WIENCKE 1990 a,b), über den Temperaturbedarf für das Wachstum und die Temperaturtoleranz (WIENCKE und TOM DIECK, 1989, 1990) und über Algeninhaltsstoffe (LARA et al., 1989; DÖPFNER et al., 1990, KARSTEN et al., 1990 a).

Die meisten dieser Arbeiten beziehen sich jedoch auf sublitorale, oft perennierende Braun- und Rotalgen, die in einem relativ stabilen Bereich bezüglich der Umweltfaktoren Temperatur und Salinität leben. An der Westküste der antarktischen Halbinsel beispielsweise schwanken die Wassertemperaturen nur zwischen $\leq -1,8$ und $-0,2^{\circ}\text{C}$ (WIENCKE und TOM DIECK, 1989). Da die antarktischen Gewässer außerdem ganzjährig durch hohe Nährstoffkonzentrationen gekennzeichnet sind, wird der Stoffwechsel dieser sublitoralen Großalgen hauptsächlich durch die Lichtintensität und die Photoperiode beeinflusst (WIENCKE, 1990 a,b). Gerade die saisonale Meereisbedeckung vermindert drastisch den Lichteinfall in das Phytal, vor allem wenn eine Schneeschicht aufliegt. Eine mächtige

Schneeeauflage kann auch zu einer völligen Abdunklung des Sublitorals führen (MAYKUT, 1985).

Die felsige Gezeitenzone der Antarktis weist einen Tidenhub von bis zu 3 m auf (LUTJEHARMS et al., 1985), was einen ständigen Wechsel zwischen Trockenliegen und Überflutung bedingt. Gerade die Temperatur, die Lichteinstrahlung und die Salinität weisen unter diesen Bedingungen im Gegensatz zum Sublitoral große Amplituden auf, und fordern von den hier lebenden, exponierten Organismen spezifische Anpassungsmechanismen. Das Wachstum und die Verbreitung von Makroalgen wird außer durch Temperatur und Licht durch die Salzkonzentration bestimmt (siehe den Übersichtsartikel von KIRST, 1990).

In der Litoralzone der Antarktis findet regelmäßig zum Frühjahr/Sommer eine Abnahme der Salinität aufgrund der Vermischung von Seewasser mit schmelzendem Eis statt. Außerdem können bei Ebbe exponierte Algen durch Niederschläge "ausgesüßt" werden. Ein Anstieg der Salinität, vor allem in Gezeitentümpeln, wird durch das Ausfrieren des Wassers und durch Verdunstung bei Windeinwirkung verursacht. Die in der antarktischen Litoralzone lebenden Organismen erfahren daher eine Kombination aus einem Salz- und einem Temperatur-Stress. Ökophysiologische Untersuchungen über Makroalgen der antarktischen Gezeitenzone, die vor allem von annuellen Grünalgen dominiert wird, liegen kaum vor. BECKER (1982) zeigte an der supralitoral *Prasiola crista* eine photosynthetische Aktivität bis zu Temperaturen von -15°C , während WIENCKE und TOM DIECK (1990) eine maximale Überlebenstemperatur von $19-25^{\circ}\text{C}$ für verschiedene Grünalgen-Arten nachweisen konnten. Auch der Lichteinfluß auf den Entwicklungszyklus der Grünalgen *Enteromorpha bulbosa* und *Acrosiphonia arcta* wurde kürzlich publiziert (WIENCKE, 1990 b). Untersuchungen über den Einfluß der Salinität auf den Stoffwechsel antarktischer Grünalgen bzw. anderer Großalgen liegen nach meinem Wissen nicht vor.

Algen, die in ihrem natürlichen Habitat stark schwankenden Salinitäten ausgesetzt sind, müssen eine Salzresistenz aufweisen, um die Zellen vor der letalen Wirkung der Dehydratation und den toxischen Eigenschaften vieler Ionen zu schützen. Die Salzresistenz kann eine genetisch determinierte Salztoleranz beinhalten, wie man sie bei Halobakterien findet (GRANT und ROSS, 1986), und die sich in einem speziellen Aufbau der Enzyme und Proteine mit hohem Anteil an sauren Aminosäuren ausdrückt. Sie benötigen hohe Salzkonzentrationen ($>1\text{ M}$) zur Aufrechterhaltung der spezifischen räumlichen Struktur und somit zur Funktion. Bei den meisten anderen Organismen, die salzempfindliche Makromoleküle besitzen, beruht die Salzresistenz auf dem Prinzip der Stressvermeidung, z.B.

auf dem Ausschluß von schädlichen Ionen speziell aus dem Zytoplasma. Die Fähigkeit zur osmotischen Anpassung nach einem Salzstress kann diesem Prinzip zugeordnet werden.

Die osmotische Adaptation nach einem Salzstress erfolgt zum einen durch rein passive, physikalische Vorgänge (Osmometerverhalten), und zum anderen durch aktive Regulationsprozesse, die unter direkter stoffwechselfysiologischer Kontrolle der Pflanze stehen (KIRST, 1990). Bei Makroalgen wird der Turgor reguliert, welcher im Gleichgewicht der Differenz zwischen dem osmotischen Potential des Zellsaftes und dem osmotischen Potential des umgebenden Mediums entspricht (GUTKNECHT et al., 1978; KIRST und BISSON, 1979). Nach einem Salzchock setzt der aktive Regulationsprozeß erst allmählich ein. Die Regulation beruht auf der Kontrolle der intrazellulären Gehalte osmotisch wirksamer Substanzen. Hierzu zählen vor allem die Konzentrationen der anorganischen Ionen und der kleinmolekularen organischen Verbindungen, die über Hemmung bzw. Aktivierung von "Ionenpumpen" bzw. durch Umbau oder Synthese von organischen Molekülen verändert werden. Der Übergang von den passiven Vorgängen zu dem aktiven Regulationsprozeß ist fließend.

Die meisten bisher untersuchten Makroalgen stammten aus den gemäßigten Breiten, und akkumulierten nach einem Salzchock zusätzlich zu einer relativ konstanten Grundkonzentration von anorganischen Ionen organische Verbindungen wie Polyole, verschiedene Zucker bzw. Zuckerderivate, Prolin, Glycin-Betain, Dimethylsulfoniumpropionat und ähnliche (BEN-AMOTZ und AVRON, 1983; BLUNDEN und GORDON, 1986; WEGMANN, 1986; KIRST, 1990). Alle diese organischen Substanzen tragen zu einem hohen Prozentsatz zum internen osmotischen Potential der Zellen bei. Sie werden oft als "compatible solutes" bezeichnet (BROWN und SIMPSON, 1972), weil sie in hohen Konzentrationen im Gegensatz zu den anorganischen Ionen keinen toxischen oder hemmenden Einfluß auf den zellulären Metabolismus ausüben.

Die tertiäre Sulfoniumverbindung β -Dimethylsulfoniumpropionat (DMSP) ist in den letzten Jahren sehr intensiv untersucht worden. DMSP wird fast ausschließlich von einer Vielzahl mariner Mikro- und Makroalgen synthetisiert (BLUNDEN und GORDON, 1986; KELLER et al., 1989; WHITE, 1982; REED, 1983 a; KARSTEN et al., 1990 a). Innerhalb der Makroalgen zeichnen sich die Grünalgen durch hohe DMSP-Gehalte aus (REED, 1983 a), welche besonders hoch in Arten der Antarktis gefunden wurden (KARSTEN et al., 1990 a; siehe auch Tab.1).

Table I. Species investigated, their habitats, locations of isolation, and the measured DMSP content (mmol kg⁻¹ fresh weight) ± standard error (n = 4).

su= supralittoral, ue = upper eulittoral, e = eulittoral, le = lower eulittoral, s = sublittoral, n. t. = no trace

Species	Location	DMSP
<i>Chlorophyceae</i>		
<i>Urospora penicilliformis</i> (Roth Areshoug)	King-George-Island, e	46.8 ± 7.4
<i>Ulothrix implexa</i> (Kützing) Kützing	King-George-Island, e	41.9 ± 5.9
<i>Ulothrix subflaccida</i> Wille	King-George-Island, e	20.6 ± 1.2
<i>Ulothrix flacca</i> (Dillwyn) Thuret	Brunswick Peninsula, ue	37.5 ± 6.5
<i>Prasiola crista</i> ssp. <i>antarctica</i> (Kützing) Knebel f. <i>antarctica</i>	King-George-Island, su	n. t.
<i>Enteromorpha bulbosa</i> (Suhr) Montagne	King-George-Island, e	77.6 ± 8.3
<i>Enteromorpha clathrata</i> (Roth) J. Agardh	Navarino Island, e	53.5 ± 6.1
<i>Ulva rigida</i> C. Agardh.	Navarino Island, le	75.8 ± 12.7
<i>Acrosiphonia arcta</i> (Dillwyn) J. Agardh	King-George-Island, le	78.9 ± 7.2
<i>Rhodophyceae</i>		
<i>Iridaea obovata</i> Kützing	King-George-Island, s	n. t.
<i>Iridaea undulosa</i> Bory	Diego-Ramirez-Island, e-s	n. t.
<i>Porphyra endiviifolium</i> (A. et E. S. Gepp) Chamberlain	King-George-Island, ue	trace
<i>Palmaria decipiens</i> (Reinsch) Ricker	King-George-Island, s	n. t.
<i>Phaeophyceae</i>		
<i>Adenocystis utricularis</i> (Bory) Skottsberg	King-George-Island, le-s	trace
<i>Pilayella littoralis</i> (Linnaeus) Kjellmann	Diego-Ramirez-Island, le-s	n. t.
<i>Ectocarpus siliculosus</i> (Dillwyn) Lyngbye	Tierra del Fuego, le-s	n. t.
<i>Scytosiphon lomentaria</i> (Lyngbye) Endlicher	Navarino Island, le-s	trace
<i>Caepidium antarcticum</i> J. Agardh	Navarino Island, le-s	0.1
<i>Chordaria magellanica</i> Kylin	Navarino Island, le, s	n. t.
<i>Phaeurus antarcticus</i> Skottsberg	King-George-Island, s	n. t.
<i>Ascoseira mirabilis</i> Skottsberg	King-George-Island, s	n. t.
<i>Himantothallus grandifolius</i> (A. et E. S. Gepp) Zinova	King-George-Island, s	n. t.
<i>Desmarestia anceps</i> Montagne	King-George-Island, s	0.07
<i>Desmarestia spec.</i>	Brunswick Peninsula, s	0.2

Eine andere wichtige Bedeutung des DMSP liegt darin, daß es die Vorstufe der leicht flüchtigen Schwefelverbindung Dimethylsulfid (DMS) darstellt. DMSP wird schon unter milden alkalischen Bedingungen in einem 1:1 Verhältnis in DMS und Acrylsäure gespalten (CHALLENGER, 1959). DMS gilt als quantitativ wichtigste, gasförmige Schwefelverbindung im Oberflächenwasser der Ozeane, Küsten und Ästuare (TURNER et al., 1988; IVERSON et al., 1989). Das von den Algen produzierte und im Meerwasser gelöste DMS diffundiert in die marine Atmosphäre, und unterliegt dort photochemischen Oxidationen, so daß schließlich Sulfat und Methansulfonat entstehen. Diese Moleküle ihrerseits wirken als Kerne in der Aerosolbildung. Die jeweiligen Aerosolpartikel wiederum spielen eine wichtige Rolle als Kondensationskern für den Wasserdampf und begünstigen somit die Entstehung von Wolken, speziell in der südlichen Hemisphäre. Die atmosphärische Konzentration der Aerosolpartikel korreliert eindeutig mit der Ausbildung mariner Stratuswolken und mit der globalen Albedo. Dieser Wolkenbildungsprozeß beeinflusst das Wetter und das Klima entsprechend der Gaia-Theorie (ANDREAE, 1986; CHARLSON et al., 1987; MONASTERY, 1987; LOVELOCK, 1988).

Die globalen Schwefelemissionen in Form von DMS betragen jährlich ca. 40 Millionen Tonnen Schwefel. Diese Menge entspricht der Hälfte der globalen anthropogenen Schwefelabgabe, die vor allem bei der Verbrennung fossiler Energieträger entstehen (ANDREAE et al., 1985). Die Berechnung der marinen DMS-Emissionen basiert auf den Ergebnissen einiger Schiffsexpeditionen. Dabei blieb der jeweilige physiologische Zustand der DMS-produzierenden Algen zwangsläufig unberücksichtigt. Gerade die Freilandmessungen von TURNER et al. (1988) zeigten jedoch eine große jahreszeitliche Schwankung im DMSP- und DMS-Gehalt des Phytoplanktons küstennaher Meeresgebiete. Die DMS-Konzentrationen im Meerwasser liegen zwischen 4 ng l^{-1} im Winter und 220 ng l^{-1} im Sommer.

Unter experimentellen Bedingungen ist bisher nur der stimulierende Einfluß einer ansteigenden Salinität auf die intrazelluläre DMSP-Konzentration nachgewiesen worden (VAIRAVAMURTHY et al., 1985; DICKSON und KIRST, 1986, 1987 a,b; EDWARDS et al., 1988; KARSTEN und KIRST, 1989 a). Der Effekt anderer abiotischer Faktoren auf die DMSP-Gehalte von Algen wurde bisher nicht untersucht.

1.1. Zur Biologie der untersuchten Grünalgen

Die Abteilung der **Chlorophyta** beinhaltet nach VAN DEN HOEK (1984) auch die Klasse der **Chlorophyceae**, welche wiederum zahlreiche Ordnungen zusammenfaßt, zu denen auch die **Ulotrichales** und die **Acrosiphoniales** gezählt werden. Aus diesen beiden Ordnungen stammen die in dieser Arbeit untersuchten Arten:

Ulotrichales

Ulothrix implexa (Kützing) Kützing

Ulothrix subflaccida Wille

Enteromorpha bulbosa (Roth) J.Agardh

Ulva rigida C.Agardh

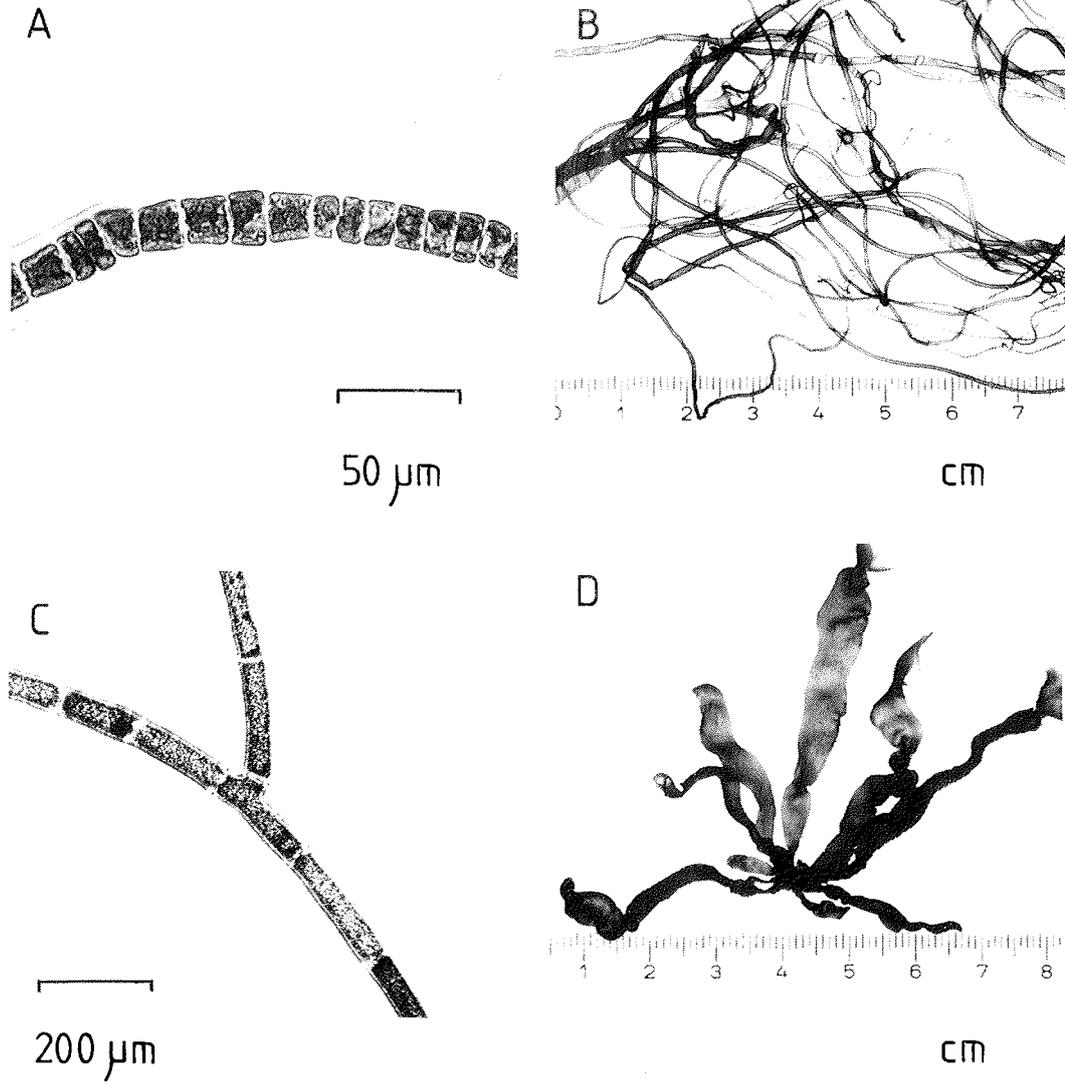
Blidingia minima (Näg. ex Kütz.) Kylin

Acrosiphoniales

Acrosiphonia arcta (Dillwyn) J.Agardh

Urospora penicilliformis (Roth) Areschoug

Im folgenden werden die wichtigsten der untersuchten Arten kurz vorgestellt.



Tafel 1:

Die untersuchten Grünalgen aus der Antarktis (a-c) und der Subantarktis (d).

a: *Ulothrix subflaccida*

b: *Enteromorpha bulbosa*

c: *Acrosiphonia arcta*

d: *Ulva rigida*.

Ulothrix implexa findet man in den kaltgemäßigten Regionen der südlichen und nördlichen Hemisphäre, während *Ulothrix subflaccida* außerdem die gemäßigten Breiten besiedelt. Zur Unterscheidung beider Arten dienen vor allem entwicklungsbiologische Daten, weil morphologische Merkmale nicht zu einer taxonomischen Differenzierung ausreichen. Tafel 1 a zeigt einen Zellfaden von *U.subflaccida*. Beide Arten bestehen aus mikroskopisch kleinen, unverzweigten Zellfäden, die durch interkalare Zellteilungen wachsen. Die Endzelle junger Fäden wächst häufig zu einem Rhizoid aus, besonders bei Berührung mit dem Substrat. Alle Zellen enthalten je einen Zellkern und einen ringförmigen, wandständigen Chloroplasten. *U.subflaccida* weist einen heteromorphen, diplohaplonten Lebenszyklus auf, während bei *U.implexa* Gametophyten fehlen. Die Sporophyten dieser Art produzieren Zoosporen, die wiederum zu Sporophyten auskeimen. Auch ist die vegetative Vermehrung mittels Fragmentierung ein wichtiger Weg zur Reproduktion. Beide *Ulothrix*-Arten besiedeln vor allem das obere Eulitoral der Antarktis. Sie wachsen bevorzugt auf Steinen oder anderem Hartsubstrat. In den kaltgemäßigten Breiten der Nordhalbkugel gilt *U.implexa* allerdings als eine Süßwasserart, die man hauptsächlich in der kälteren Jahreszeit in strömenden Wasser oder in der Brandungszone von Seen und Kanälen antrifft (KORNMAN, 1964 a; LOKHORST und VROMAN, 1974; KORNMAN und SAHLING, 1983; VAN DEN HOEK, 1984; WIENCKE und TOM DIECK, 1990).

Enteromorpha bulbosa ist das einzige Untersuchungsobjekt, welches endemisch in der Antarktis und Subantarktis vorkommt. Gattungsmerkmal ist der schlauchförmige, einschichtige Thallus. Die Pflanzen werden bis zu 30 cm lang (Tafel 1 b). Jede Zelle beinhaltet einen Zellkern und je einen linsenförmigen, wandständigen Chloroplasten. Auch wenn eine Zoosporangien-Bildung und eine Zoosporen-Abgabe beobachtet wurden (WIENCKE, 1988), so ist der vollständige Lebenszyklus zur Zeit noch nicht aufgeklärt. Diese Alge wächst bevorzugt im oberen Eulitoral und in supralitoralischen Gezeitentümpeln (WIENCKE und TOM DIECK, 1990; RICKER, 1987).

Ulva rigida ist eine bipolar verbreitete Art der kaltgemäßigten und gemäßigten Breiten. Der blattförmige Thallus besteht aus zwei kräftigen, miteinander verwachsenen Zellschichten, und kann bis zu 40 cm groß werden (Tafel 1 c). Die Zellen sind genau wie die der nah verwandten *E.bulbosa* aufgebaut. Der kürzlich aufgeklärte Lebenszyklus kann als isomorph diplohaplont mit Isogamie beschrieben werden, zeigt jedoch eine Reihe weiterer, komplexer Wege zur Reproduktion, wie z.B. Parthenogenese (PHILLIPS, 1990). *U.rigida* besiedelt bevorzugt

Gezeitentümpel im mittleren und unteren Eulitoral, oder felsiges Substrat im unteren Eulitoral bzw. im oberen Sublitoral (RICKER, 1987).

Acrosiphonia arcta ist eine kaltgemäßigte Art der nördlichen und südlichen Hemisphäre. Die Pflanze besteht aus verzweigten Zellfäden, die bis zu 10 cm hohe Büschel bilden (Tafel 1 d). Nur die Apikalzellen können sich teilen. Aufgrund der Ausbildung hakig gebogener Seitentriebe kommt es meist zu einer Verfilzung der Büschel. Die großen Zellen enthalten eine Vielzahl an Zellkernen, aber nur einen wandständigen Chloroplasten, der die Form eines perforierten Zylinders hat. *A.arcta* zeigt einen heteromorphen, diplohaplonten Lebenszyklus. Die Art wächst vor allem im mittleren und unteren Eulitoral (KORNMANN, 1964 b; KORNMANN und SAHLING, 1983; LÜNING, 1985; WIENCKE und TOM DIECK, 1990).

Blidingia minima und *Urospora penicilliformis* wurden nur für einige vergleichende Untersuchungen herangezogen. Deshalb wurde auf eine Darstellung der Biologie beider Arten verzichtet. Interessierte Leser können sich bei KORNMANN und SAHLING (1983) informieren.

1.2. Fragestellung

Wie aus der Einleitung ersichtlich, gibt es bisher nur sehr wenige ökophysiologische Untersuchungen über antarktische Grünalgen der Gezeitenzone. Auf der anderen Seite liegen unzählige Publikationen über litorale Arten der gemäßigten Breiten vor (siehe Literatur zitiert bei KIRST, 1990).

Das Ziel der vorliegenden Arbeit war von daher zunächst die Untersuchung des Einflusses der abiotischen Faktoren Temperatur, Licht und der Salinität auf die Physiologie der antarktischen Grünalgen. Ergänzend wurde außerdem die subantarktische *Ulva rigida* mit in die Arbeit einbezogen.

Inbesondere das Wachstum und die Photosynthese wurden dabei vergleichend als physiologische Basis-Daten erfaßt, um einen Eindruck von der Reaktionsbreite dieser Algen gegenüber dem jeweiligen Umweltfaktor zu bekommen. Ferner wurde die Fähigkeit zur osmotischen Adaptation nach hypo- und hypersaliner Behandlung näher untersucht. Dafür wurden alle osmotisch aktiven Substanzen in Abhängigkeit von der Salinität vergleichend erfaßt und quantifiziert. Die Ergebnisse dieser Versuche sollten die Frage klären, ob die antarktischen bzw. subantarktischen Grünalgen ähnliche physiologische Verhaltensmuster bzw.

Toleranzbreiten aufzeigen wie Arten der gemäßigten Breiten, oder ob sie aufgrund des extremeren Habitats andere bzw. abgewandelte Überlebensstrategien entwickelt haben.

Am Anfang der Untersuchungen wurden alle antarktischen Isolate aus der Kultursammlung von Dr. WIENCKE auf ihren DMSP-Gehalt getestet (Tab.1). Dabei zeigte sich, daß antarktische Grünalgen extrem hohe DMSP-Konzentrationen aufweisen (KARSTEN et al., 1990 a). Dieses Ergebnis führte zu dem zweiten Schwerpunkt der vorliegenden Arbeit, der Untersuchung des DMSP-Metabolismus.

Die Tatsache, daß das Sulfat aus dem DMS die Wolkenbildung und folglich das Klima beeinflusst, hat in den letzten zehn Jahren zur intensiven Untersuchung dieser Phänomene geführt. Auf der anderen Seite ist die Basis dieses Prozesses, die Biosynthese vom DMSP durch das Phytoplankton und durch Makroalgen kaum erforscht. Hinsichtlich der Biologie und der Physiologie dieser Verbindung herrschen große Wissenslücken.

In diesem Teil der vorliegenden Arbeit sollte daher der Einfluß der Temperatur, des Lichtes (Lichtintensität und Tageslänge) und der Salinität auf die intrazellulären DMSP-Gehalte der Grünalgen untersucht werden. Außerdem wurde der DMSP-Pool unter Bedingungen völliger Dunkelheit bestimmt, wie sie am natürlichen Standort vorkommen können. Damit sollte die Frage geklärt werden, ob die energiereichen DMSP-Moleküle wieder in den Stoffwechsel eingeschleust werden können oder ob die Akkumulation irreversibel ist.

Aus den Untersuchungen über den DMSP-Metabolismus bei Makroalgen können auch generelle Aussagen über den Einfluß der abiotischen Umweltfaktoren auf die DMSP-Gehalte des Phytoplanktons, und folglich der saisonal variablen DMS-Konzentrationen im Meerwasser und der marinen Atmosphäre abgeleitet werden.

Teile der Dissertation sind bereits publiziert bzw. befinden sich im Druck (KARSTEN et al., 1990 a,b,c; Tabelle 1 und die hier rekapitulierten Abschnitte 3.5.1 und 3.5.2).

2. Material und Methoden

2.1. Untersuchungsobjekte und Kultivierung

Die Grünalgen *Ulothrix implexa* (Kützinger) Kützinger, *Ulothrix subflaccida* Wille, *Enteromorpha bulbosa* (Roth) J.Agardh und *Acrosiphonia arcta* (Dillwyn) J.Agardh wurden auf der König Georg Insel (Antarktis, Nr.1 in Abb. 2), und *Ulva rigida* C.Agardh auf der Insel Navarino (Süd-Chile, Nr.2 in Abb. 2) während zweier Expedition im Januar/Februar 1986 und 1987 von Dr.C.Wiencke, Bremerhaven isoliert. Für einige vergleichende Untersuchungen wurden außerdem *Urospora penicilliformis* (Roth) Areschoug, *Blidingia minima* (Näg. ex Kütz.) Kylin

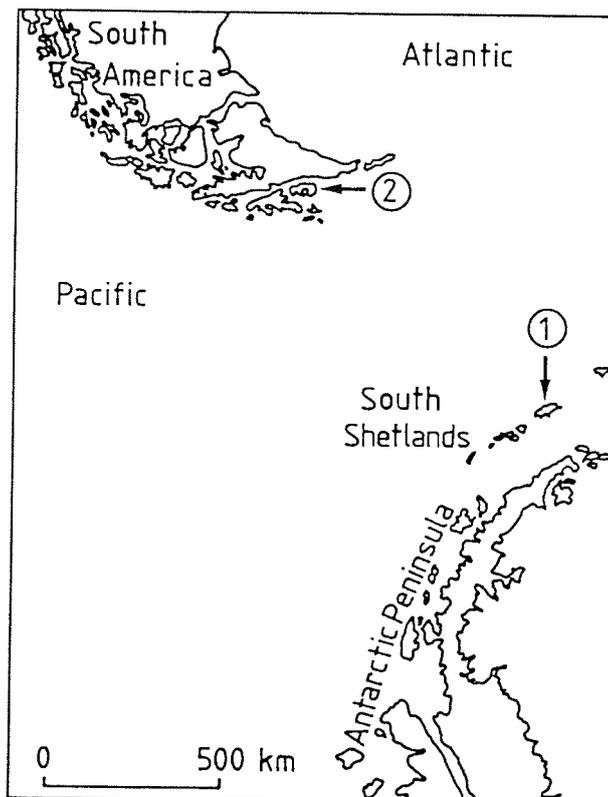


Abb. 2:
Die Isolationsorte der untersuchten Grünalgen.
1 = König-Georg-Insel (Antarktis)
2 = Navarino-Insel (Süd-Chile).

und die Braunalge *Phaeurus antarcticus* Skottsberg hinzugezogen. *U.penicilliformis* und *P.antarcticus* stammten auch von der König Georg Insel, während *B.minima* 1989 von einer Hafemole in Bremerhaven isoliert wurde. Alle Pflanzen wurden aus isolierten Sporen angezogen, und seitdem in den Laboratorien des Alfred Wegener Instituts für Polar- und Meeresforschung, Bremerhaven kultiviert. Bei den Grünalgen konnte zwischen den Generationen nicht unterschieden werden, während bei *P.antarcticus* mit einem Sporophyten gearbeitet wurde.

Die Stammkulturen wuchsen in 1-2 l Bechergläsern, die mit membran-filtriertem (Sartorius Sartobran II, 0,2 µm) und mit ES (PROVASOLI, 1968) angereichertem Nordsee-Wasser gefüllt waren. Die Salinität betrug 34 ‰. Die Medien wurden kontinuierlich mit Preßluft begast, und alle 2 Wochen gewechselt. Beleuchtet wurden die Stammkulturen mit Tageslicht-Neonröhren (Osram L58/W19) bei einer Photonenfluenzrate von 30-40 µmol m⁻² sec⁻¹ in einem Hell-Dunkel-Rhythmus von 18:6 Stunden. Alle in der vorliegenden Arbeit angegebenen Photonenfluenzraten wurden an der Gefäßoberseite gemessen. Die Pflanzen wuchsen in Kühlräumen bei Temperaturen von 0 und 10°C, während *B.minima* bei 15°C kultiviert wurde.

2.2. Wachstums-Versuche

2.2.1. Abhängigkeit von der Temperatur

Die Ergebnisse für beide *Ulothrix*-Arten, *Enteromorpha bulbosa* und *Acrosiphonia arcta* sind aus (WIENCKE und TOM DIECK, 1990) übernommen.

Die Wachstumsversuche mit *Ulva rigida* wurden in 500 ml Becher-gläsern bei 0, 5, 10, 15 und 20°C durchgeführt. Es wurden die unter 2.1 angegebenen Medien benutzt. Beleuchtet wurden die Algen mit 55 µmol m⁻² sec⁻¹ in einem Hell-Dunkel-Rhythmus von 18:6 Stunden. Als Wachstumsparameter wurde das Frischgewicht am 1.Versuchstag, und nach weiteren 7-10 Tagen mit einer Analysen-Waage bestimmt. Dafür wurde der Algenthallus sorgfältig und standardisiert mit Filterpapier trockengetupft, um das extrazelluläre Wasser zu entfernen. Die spezifische Wachstumsrate (% Tag⁻¹) wurde nach folgender Formel berechnet:

$$\text{Spezifische Wachstumsrate} = 100 (\ln W_t - \ln W_a) t^{-1} \text{ (LUNING, 1985)}$$

W_t = Frischgewicht am Tag t ; W_a = Ausgangsfrischgewicht

t = Versuchsdauer in Tagen

2.2.2. Abhängigkeit von der Lichtintensität

Die Experimente wurden mit sämtlichen Pflanzen bei 10°C, und wie unter 2.2.1 beschrieben durchgeführt. Bei allen Algen diente das Frischgewicht als Wachstumsparameter. Die Lichtintensitäten von 2, 12-15, 25-30 und 55 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ wurden mit neutraler, grauer Plastikfilterfolie (Cinelux 209, Fa. Strand Lighting, Braunschweig, F.R.G.) eingestellt, und mit einem LI-COR Quantum Radiometer LI-185B, ausgerüstet mit einem LI-190 SB Quantum-Sensor, gemessen (Lambda Instruments Ltd., Lincoln, Nebraska, USA). Dieser Sensor mißt die photosynthetisch aktive Strahlung (PAR) im Wellenlängenbereich von 400-700 nm.

2.2.3. Abhängigkeit von der Salinität

Alle Versuche wurden bei 10°C, 55 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$, einem Hell-Dunkel-Rhythmus von 18:6 Stunden, und den Salinitäten 7, 17, 34, 51 und 68 ‰ durchgeführt. Die unterschiedlichen Medien wurden aus membranfiltriertem Nordsee-Wasser mit Hilfe eines WTW LF-191 Salinometers (Firma WTW, Weilheim, F.R.G.) angesetzt. Für die hyper-salinen Medien wurde Süßwasser aus dem Meerwasser in einer Tiefkühltruhe ausgefroren, was zur Folge hatte, daß eine hochkonzentrierte Salzlake zurückblieb. Diese Salzlake wurde dann mit Meerwasser auf 51 bzw. 68 ‰ eingestellt. Für die hypo-salinen Medien wurde Meerwasser mit Aqua dest. entsprechend verdünnt. Die Ionen-Verhältnisse blieben durch dieses Verfahren unbeeinträchtigt. Der weitere Ablauf entsprach den unter 2.2.1 beschriebenen Experimenten.

2.3. Photosynthese- und Respirations-Versuche

2.3.1. Abhängigkeit von der Lichtintensität

Die Photosynthese- und Respirationsmessungen wurden polarographisch mit einer Clark-Elektrode und Ausrüstung der Firma Hansatech (Polarograph CB1, Halogenlampe LS2, gekühlte Aluminium-Küvette DW2; Hansatech Ltd., Norfolk, UK) durchgeführt. Die Lichtintensitäten wurden mittels verschiedener Graufilter eingestellt. Da eine exakte Lichtmessung in der Meßküvette nicht möglich war, wurde eine Glasküvette nachgebaut, die in ihrer Dicke dem Radius der Meßküvette entsprach. Die Lichtabschwächung durch alle Graufilter und nach Durchtritt durch diese Konstruktion wurde mit dem LI-COR Quantum Radiometer (siehe 2.2.2) gemessen. Von den so erhaltenen Meßwerten wurde angenommen, daß sie die tatsächlichen Lichtintensitäten im Inneren der Meßküvette widerspiegeln. Sämtliche

Experimente wurden bei 10°C und mit membranfiltriertem Nordsee-Wasser (34 ‰, angereichert mit NaHCO₃, 4 mM Endkonzentration) durchgeführt. 2-10 mg Frischgewicht der jeweiligen Alge, entnommen aus der Stammkultur (siehe 2.1), wurden mit einem Polyamidfaden in die Meßkammer (2 ml Volumen) gehängt. Anschließend wurden die Photosyntheseraten bei allen Graufiltern jeweils 10-15 Minuten mit einem Schreiber aufgezeichnet. Die Respirationsraten wurden am Ende des Versuchs in völliger Dunkelheit bestimmt. Während der Messung wurde das Medium ständig mit einem Magnetrührer durchmischt. Nach dem Versuch wurde der Chlorophyll-Gehalt der Proben als Bezugsgröße nach 2.3.3 bestimmt.

Die typischen Bestandteile der erhaltenen Photosynthese-Licht-Kurven, wie der Lichtkompensationspunkt (LKP), die Steigung im lichtlimitierten Bereich (α) und der Lichtsättigungspunkt (I_K) wurden mathematisch mit Hilfe von Regressionsgeraden berechnet (LÜNING, 1985).

2.3.2. Abhängigkeit von der Salinität

Für diese Experimente wurden die Algen für 72 Stunden bei 10°C, 55 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$, einem Hell-Dunkel-Rhythmus von 18:6 Stunden, und in Salinitäten von 7, 17, 34, 51 und 68 ‰ inkubiert (Medien siehe 2.2.3). Anschließend wurden die Photosyntheseraten im Lichtsättigungsbereich (350-370 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$), und danach die Respirationsraten im Dunkeln, für jeweils 15 Minuten mit der unter 2.3.1 beschriebenen Ausrüstung gemessen. Nach dem Experiment wurde der Chlorophyllgehalt nach 2.3.3 bestimmt.

Die Löslichkeit von Sauerstoff in kaltem und salzhaltigem Wasser wurde nach TRUESDALE et al. (1955) berechnet. Dargestellt sind die Brutto-Photosynthese-Werte.

2.3.3. Chlorophyllbestimmung

Die Chlorophyllbestimmung wurde, mit Ausnahme von *Acrosiphonia arcta*, mit N,N-Dimethylformamid (DMF) nach INSKEEP und BLOOM (1985) durchgeführt, und wie folgt modifiziert: Nach den Photosynthese-Messungen wurden die sorgfältig abgetupften Algenthali in je ein verschraubbares Reagenzglas überführt, und mit 3 ml DMF überschichtet. Die verschlossenen Reagenzgläser wurden für 2-3 Tage bei Raumtemperatur in völliger Dunkelheit gelagert, und dann für 5 Minuten bei 4500 g zentrifugiert. Die Extinktion des Überstandes

wurde gegen DMF als Referenz an einem Shimadzu Spektralphotometer UV-120-02 (Shimadzu Seisakusho, Kyoto, Japan) ermittelt.

Da diese Methode aus unerfindlichen Gründen bei *A.arcta* versagte, wurden die Thalli dieser Art in einem Mörser mit 2-3 ml 90% Aceton (v/v) und Quarzsand im Dämmerlicht sorgfältig homogenisiert. Das Homogenat wurde in ein Zentrifugenglas überführt. Mörser und Pistill wurden nochmal sorgfältig mit 90% Aceton gespült, und diese Lösung dem Homogenat zugegeben. Nach einer Zentrifugation (5 Minuten, 4500 g) wurde der die gelösten Chlorophylle enthaltende Überstand in einen Meßkolben transferiert, und das Pellet jeweils zweimal in 2 ml 90% Aceton resuspendiert und entsprechend zentrifugiert. Die vereinigten Überstände wurden mit 90% Aceton auf 10 ml Endvolumen aufgefüllt. Danach erfolgte die Chlorophyllbestimmung spektralphotometrisch nach JEFFREY und HUMPHREY (1975).

2.4. Bestimmung der Zell-Vitalität

5-10 mg Frischgewicht der jeweiligen Algenart wurden in je 4 ml unbelüftetes Medium der Salinitäten 7, 17, 34, 68 und 102 ‰ transferiert. Die Inkubationsdauer betrug 48 Stunden bei 5°C, $30 \mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ und einem Hell-Dunkel-Rhythmus von 12:12 Stunden. Anschließend wurden die Thalli mit einer 0,25% wäßrigen Evans Blue-Lösung (w/v)(Sigma, München, F.R.G.) gefärbt. Nach 10-15 Minuten Inkubation wurden die Pflanzen kurz in Aqua bidest. gespült, und dann unter einem Zeiss Mikroskop WL (Zeiss, Oberkochen, F.R.G.) bei 100-250 facher Vergrößerung ausgewertet. Evans Blue ist ein Vitalfarbstoff, der nur in abgestorbene Zellen eindringt und diese dunkelblau färbt. Von je 5 Thalli wurden jeweils 100 vegetative Zellen ausgezählt, und als lebend (vital) oder abgestorben klassifiziert. Aus den erhaltenen Daten wurde die prozentuale Vitalität des Gewebes berechnet.

2.5. Salzschock-Versuche

Die Salzschock-Versuche wurden bei 10°C, $55 \mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$, einem Hell-Dunkel-Rhythmus von 18:6 Stunden, und Salinitäten von 7, 17, 34, 51 und 68 ‰ durchgeführt. Die Medien wurden entsprechend 2.2.3 angesetzt. Die Inkubationsdauer betrug 72 Stunden. Danach wurde das Frischgewicht/Trockengewichts-Verhältnis (2.5.1) und der β -Dimethylsulfoniumpropionat-Gehalt (2.5.3.5) bestimmt, sowie die Extraktion zur Messung der osmotisch aktiven Inhaltsstoffe durchgeführt (2.5.2).

2.5.1. Bestimmung des Zellwassers

Die Algenhalli wurden nach Inkubation in den verschiedenen Salzgehalten sorgfältig und standardisiert mit Filterpapier trockengetupft, und das Frischgewicht mit einer Analysenwaage bestimmt. Die Pflanzen wurden dann in einem Wärmeschrank bei 110°C für 48 Stunden getrocknet und zur Ermittlung des Trockengewichts erneut gewogen. Der prozentuale Zellwassergehalt (W) ergibt sich aus dem Verhältnis:

$$W = 100 (\text{Frischgewicht} - \text{Trockengewicht}) / \text{Frischgewicht}$$

2.5.2. Extraktion

Das Algenmaterial (30–70 mg Frischgewicht) wurde 2 mal mit eiskalter, isotoner $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ -Lösung für je 2 Minuten gewaschen, um extrazelluläre Ionen zu eliminieren, und durch Ca^{2+} bzw. NO_3^- zu ersetzen. Proben, in denen diese Ionen bestimmt werden sollten, wurden mit eiskalter, isotoner MgCl_2 -Lösung gespült. Anschließend wurde das Frischgewicht mit einer Analysenwaage, nach sorgfältigem und standardisiertem Abtupfen, bestimmt. Die so gewaschenen und gewogenen Pflanzen wurden in je ein verschraubbares Zentrifugenglas überführt, und mit Aqua bidest. (1 ml 10 mg⁻¹ Frischgewicht) in einem Wasserbad bei 100°C für 4–5 Stunden ausgekocht. Nach einer Zentrifugation bei 4500 g für 10 Minuten wurde der Überstand für die weiteren Analysen eingefroren. Jeder Extrakt stellte einen Gesamtextrakt dar, aus dem Aliquote für die meisten chemischen Analysen entnommen wurden. Die Extraktionsmethode wurde an *B.mimima* mit einem ethanolschen Aufschluß verglichen, und es konnten keine Unterschiede in den Konzentrationen der Inhaltsstoffe festgestellt werden.

2.5.3. Bestimmung der osmotisch aktiven Substanzen

2.5.3.1. Kationen

Die Kationen K^+ , Na^+ , Mg^{2+} und Ca^{2+} wurden mit Hilfe eines Atomabsorptions Spektrophotometer 2380 (Perkin-Elmer, Bodenseewerk Überlingen, F.R.G.) bestimmt. Als Oxidans/Brenngas-Gemisch wurde Luft/Acetylen verwendet. Alle Kationen wurden nach

einer 1+9 Verdünnung mit Aqua bidest. aus entsprechenden Aliquoten des Ausgangsextraktes bestimmt. Die Messungen wurden im Routine-Verfahren (siehe Perkin-Elmer Analysenhandbuch) durchgeführt.

2.5.3.2. Anionen

Cl^- , NO_3^- und SO_4^{2-} wurden mit einem Metrohm Ionen-Chromatographen 690 (Metrohm, Herisau, Schweiz) bestimmt, der mit einem Leitfähigkeitsdetektor ausgerüstet war. Die Anionen wurden auf einer stählernen Hamilton PRP-X100 Säule (250 · 4,1 mm i.D.) getrennt. Als Eluent wurde 2 mM Phthalsäure in 5% Aceton (v/v) (pH 5) mit einer Flußrate von 2 ml Minute⁻¹ benutzt. Die Proben wurden genau wie bei der Kationen-Analytik 1+9 verdünnt, und manuell über eine 100 µl Probenschleife, die in einem Valco Injektions-Ventil montiert war, auf die Säule aufgebracht. Die Detektorsignale wurden mit einem Shimadzu CR-5A Integrator mit Hilfe der Peakflächen ausgewertet, und nach einem Vergleich mit Eichsubstanzen quantifiziert. Eine Analyse dauerte rund 15 Minuten.

Phosphat konnte mit dem angegebenen Laufmittel nicht nachgewiesen werden, und wurde deshalb kolorimetrisch nach GERLACH und DEUTICKE (1963) bestimmt.

2.5.3.3. Prolin

100-200 µl aus dem Gesamtextrakt wurden unverdünnt für den Prolin-Nachweis eingesetzt. Die Bestimmung wurde nach BATES et al.(1973) durchgeführt.

2.5.3.4. Saccharose und Stärke

Saccharose wurde unverdünnt aus dem Gesamtextrakt entweder mit Hilfe einer Hochdruck-Flüssigkeits-Chromatographie (HPLC) oder eines enzymatischen Tests bestimmt.

Die verwendete BioRad HPLC (BioRad Laboratories, München, F.R.G.) war mit einem RI (refractive index) Detektor gekoppelt. Trennungen wurden auf einer stählernen BioRad Fast Carbohydrate^R Säule (100 · 7,8 mm i.D.) geleistet. Als Eluent wurde Aqua bidest. bei einer

Temperatur von 85°C und einer Flußrate von 1 ml Minute⁻¹ benutzt. Die Proben wurden manuell über eine 20 µl Probenschleife, die in einem Rheodyne Injektions-Ventil montiert war, auf die Säule aufgetragen. Die Detektorsignale wurden mit einem Hewlett Packard HP 3396 A Integrator (Hewlett Packard, Hamburg, F.R.G.) mit Hilfe der Peakflächen ausgewertet, und nach Vergleich mit Eichstandards quantifiziert.

Alternativ wurde Saccharose mit einem kommerziellen Enzym-Test quantifiziert (Boehringer Nr.139051, Mannheim, F.R.G.), welcher bezüglich Reproduzierbarkeit und Schnelligkeit der HPLC überlegen war. Folglich wurden die meisten Saccharose-Messungen enzymatisch durchgeführt.

Stärke wurde ebenfalls unverdünnt aus dem Gesamtextrakt mit Hilfe eines kommerziellen Enzym-Tests bestimmt (Boehringer Nr. 207748).

2.5.3.5. β-Dimethylsulfoniumpropionat (DMSP)

Die Nachweis-Methode basiert auf der leichten Spaltung des DMSP-Moleküls unter alkalischen Bedingungen in das Gas Dimethylsulfid (DMS) und in Akrylsäure in einem 1:1 Verhältnis (CHALLENGER, 1959). Das freigesetzte DMS kann dann gaschromatographisch quantifiziert werden.

Nach 72 Stunden Inkubation in den verschiedenen Salzgehalten (siehe 2.4) wurden, nach sorgfältigem Abtupfen und Abwiegen, 10-25 mg Frischgewicht der jeweiligen Alge als Probe eingesetzt. Die Pflanzen wurden in einem mit Teflon Septum verschraubbaren, gasdichten Glasgefäß (26 ml) in 6 ml 10% NaOH (w/v) für 12-16 Stunden bei Raumtemperatur inkubiert. Unter diesen Bedingungen wurde das Gewebe mazeriert, und das intrazelluläre DMSP in DMS und Akrylsäure gespalten. Das DMS diffundiert in die Gasphase des Gefäßes, und Aliquote (50-200 µl) wurden dort mit einer gasdichten Spritze entnommen und in einen Shimadzu 9A Gaschromatographen injiziert. DMS wurde isotherm bei 190°C über eine mit Chromosorb 101 (80/100 Mesh) gepackte Teflonsäule (3000 · 3 mm i.D.) getrennt und mit einem Flammenphotometrischen Detektor (FPD) quantifiziert. Der FPD ist hochempfindlich für Schwefelverbindungen; die Nachweisgrenze liegt bei ≤10 pmol DMS. Die Injektor- und Detektor-Temperatur betrug 240°C. Als Trägergas diente Stickstoff mit einer Flußrate von 75 ml Minute⁻¹. Die Detektorsignale wurden mit einem Shimadzu CR-3A Integrator über die Peakhöhe ausgewertet. Als Standard diente reines DMSP·HCl (1mg ml⁻¹ 0,01 N HCl), welches von Dr.D.Dickson (University College of North Wales, Bangor) während eines Aufenthalts als Gastforscher an der Universität Bremen, synthetisiert wurde. An dieser Stelle

soll noch betont werden, daß es sehr wichtig ist, den Arbeitsablauf sehr zügig zu gestalten, um eine vorzeitige Spaltung vom DMSP außerhalb des Glasgefäßes zu verhindern.

2.6. DMSP Metabolismus

2.6.1. Abhängigkeit von der Tageslänge

Die direkt in der Antarktis isolierten Arten *Ulothrix implexa*, *Ulothrix subflaccida*, *Enteromorpha bulbosa* und *Acrosiphonia arcta* wurden für ein Jahr bei 0°C, 3 verschiedenen Lichtintensitäten (2, 30 und 55 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$) und fluktuierenden Tageslängen in membranfiltriertem Meerwasser (34 ‰) kultiviert. Der Licht-Dunkel-Rhythmus in diesem Simulationsraum entsprach dem natürlichen Jahresgang der Tageslängen auf der König Georg Insel (Abb. 3). Im antarktischen Sommer (November/Dezember) beträgt die Tageslänge rund

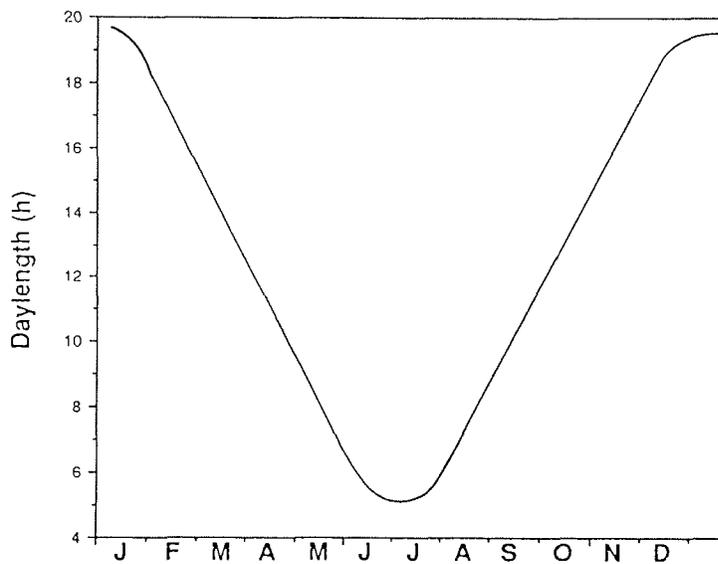


Abb. 3:
Jahreszeitliche Variation der Tageslängen auf der König-Georg-Insel (Antarktis).

20 Stunden Licht, während zum antarktischen Winter (Juni/Juli) die Tageslänge kontinuierlich bis auf eine 5 stündige Lichtperiode abfällt. Die Lichtintensitäten wurden mit grauer Filterfolie eingestellt (siehe 2.2.2). Ungefähr alle 4 Wochen wurden Proben zur DMSP Bestimmung entnommen und, wie unter 2.4.4.5 beschrieben, gemessen.

Exemplarisch wurde der Einfluß einer 4 wöchigen Inkubation unter Kurztag- und Langtag-Bedingungen (6:18 bzw. 18:6 Stunden Hell-Dunkel-Rhythmus) in Kombination mit 4 Lichtintensitäten (2, 15, 30, 55 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$) auf den DMSP Gehalt von *E.bulbosa* getestet. Die Versuchstemperatur betrug hier 5°C.

2.6.2. Abhängigkeit von der Lichtintensität

Alle Algen wurden bei 10°C für 4 Wochen unter verschiedenen Lichtintensitäten (2, 10-13, 25-30, 55 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$) in einem Hell-Dunkel-Rhythmus von 18:6 Stunden und in membranfiltriertem Meerwasser kultiviert. Anschließend wurde der DMSP Gehalt gemessen (siehe 2.4.4.5).

Parallel wurden die selben Arten für rund 2 Monate in völliger Dunkelheit gehältert, und zwischendurch Proben zu verschiedenen Zeitpunkten entnommen, um einen möglichen DMSP Abbau zu untersuchen. Wiederum exemplarisch wurde *E.bulbosa* für 6 Monate völliger Dunkelheit ausgesetzt, und nach dieser Periode mit 2 und 55 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ wiederbelichtet. Um den Lichteinfluß auf den DMSP Metabolismus weiter zu charakterisieren, wurden die unter 2.5 geschilderten Salzschock-Experimente entsprechend in völliger Dunkelheit wiederholt. Alle anderen Bedingungen blieben konstant.

2.6.3. Abhängigkeit von der Temperatur

Die Algen wurden bei 0, 5, 10, 15 und 20°C für 4-6 Wochen kultiviert. Die Lichtintensität betrug 55 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ in einem Hell-Dunkel-Rhythmus von 18:6 Stunden. Als Medium wurde wiederum membranfiltriertes Nordsee-Wasser benutzt. Am Ende des Versuchs wurde die intrazelluläre DMSP Konzentration nach 2.4.4.5 bestimmt.

E.bulbosa wurde einem Salzschock (51 und 68 ‰) bei 0°C und 55 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ (Hell-Dunkel-Rhythmus von 18:6 Stunden) für 3 Tage ausgesetzt, um mögliche additive Einflüsse mehrerer abiotischer Parameter zu untersuchen.

2.7. Proteinbestimmung

Der Protein Gehalt der Algen wurde nach den Salzschock-Versuchen (2.5) unverdünnt aus dem Gesamtextrakt nach einer modifizierten Lowry Methode gemessen (LARSON et al., 1986).

2.8. Berechnung der Ergebnisse

Die Konzentrationen der osmotisch aktiven Substanzen (2.5.3.) sind in mmol l^{-1} Zellwasser angegeben. Eine Korrektur um das extrazelluläre Wasser, wie bei REED et al. (1980 a) beschrieben, wurde aufgrund der dafür notwendigen radioaktiven Substanzen nicht vorgenommen. Für die Bilanzierung aller Komponenten wurden die Konzentrationen mit Hilfe der osmotischen Koeffizienten aus der Tab. 2 in mosmol kg^{-1} Zellwasser umgerechnet.

Alle anderen Konzentrationsangaben beziehen sich auf eine Frischgewichtsbasis. Bei jedem Experiment wurden, wenn nicht anders angegeben, 4 Parallelproben genommen bzw. 3-4 Parallelversuche durchgeführt. Dargestellt sind die Mittelwerte \pm Standardabweichung.

Tab. 2:

Die osmotischen Koeffizienten der wichtigsten Inhaltsstoffe, die aus den Tabellen des CRC Handbook of Chemistry and Physics (1971) berechnet wurden. Der Koeffizient für Prolin stammt aus der Arbeit von SCHOBERT (1977). Für DMSP wurde ein Wert von 1 angenommen.

Substanz	Koeffizient	berechnet aus
K^+	0,92	KCl
Na^+	0,93	NaCl
Mg^{2+}	0,85	MgCl_2
Ca^{2+}	0,86	CaCl_2
Cl^-	0,92	KCl
SO_4^{2-}	0,78	K_2SO_4
PO_4^{3-}	0,90	KH_2PO_4
NO_3^-	0,92	NaNO_3
Prolin	1,17	Prolin
Saccharose	1,14	Saccharose
DMSP	1,00	angenommen

3. Ergebnisse

3.1. Wachstum

3.1.1. Wachstum in Abhängigkeit von der Temperatur

Die Abb. 4 a-e zeigen die Wachstumsraten (%/Tag) der untersuchten Arten *Ulothrix implexa*, *Ulothrix subflaccida*, *Enteromorpha bulbosa*, *Acrosiphonia arcta* und *Ulva rigida* bei verschiedenen Inkubations-Temperaturen.

Während *U.implexa*, *E.bulbosa* und *U.rigida* in einem breiten Temperaturbereich von 0 - 20°C wuchsen, stellten *U.subflaccida* oberhalb von 10°C und *A.arcta* oberhalb von 15°C ihr Wachstum ein. Die spezifischen Wachstumsraten waren bei 0°C in den antarktischen Isolaten deutlich höher als in der subantarktischen *U.rigida* (Abb. 4 e), die stattdessen eine optimale Wachstumsrate bei 20°C aufwies. *U.implexa* und *A.arcta* zeigten die höchsten Zuwachsraten bei 5°C, während *U.subflaccida* bei 10°C ein Maximum hatte. In *E.bulbosa* wurde hingegen ein Optimums-Plateau zwischen 10 und 15°C beobachtet. Diese Art, zusammen mit *U.implexa*, zeigte die ausgeglichendste Reaktion auf verschiedene Inkubations-Temperaturen. Die maximale Biomasse-Produktionsrate unter Optimalbedingungen (unabhängig von der Temperatur) war bei *U.subflaccida* mit über 70% Zuwachs pro Tag mehr als doppelt so hoch als bei den anderen Arten, die Maximalwerte von 10 - 25% zeigten.

3.1.2. Wachstum in Abhängigkeit von der Lichtintensität

Die Wachstumsraten der Algen nach vierwöchiger Kultivierung unter verschiedenen Lichtintensitäten sind in den Abb. 5 a-e dargestellt.

Alle Pflanzen zeigten unter Schwachlicht-Bedingungen ($2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$) ähnliche und sehr niedrige Zuwachsraten. Während die Wachstumsrate von *U.implexa* zwischen 2 und $12 \mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ proportional am stärksten anstieg, nahm sie bei höheren Lichtintensitäten ($12 - 55 \mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$) zwar linear zu, aber mit einer langsameren Rate. Eine Lichtsättigung des Wachstums wurde unter den angegebenen Versuchsbedingungen bei dieser Art nicht beobachtet. Eine bei $80 \mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ angezogene Kultur zeigte aber eine leicht reduzierte Wachstumsrate gegenüber den Kulturen bei $55 \mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ (Daten nicht gezeigt).

Im Gegensatz dazu war das Wachstum von *U.subflaccida* zwischen 25 und $55 \mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ nahezu lichtgesättigt. Genau wie *U.implexa* wies auch *U.subflaccida* die proportional

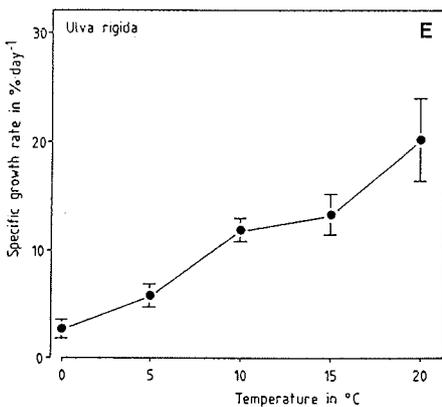
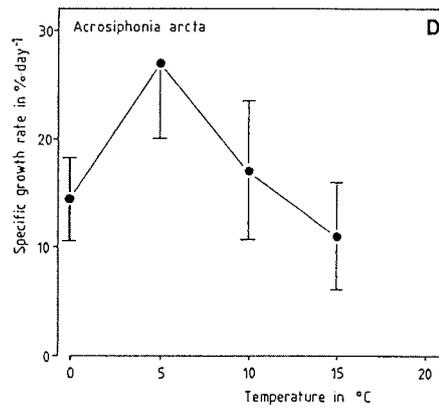
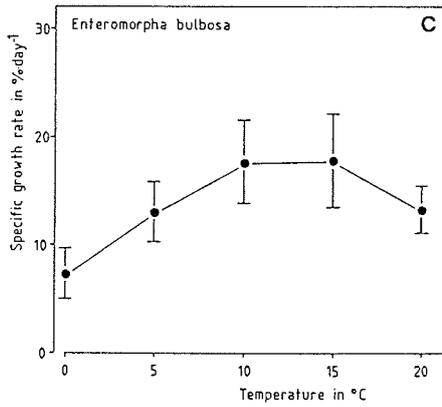
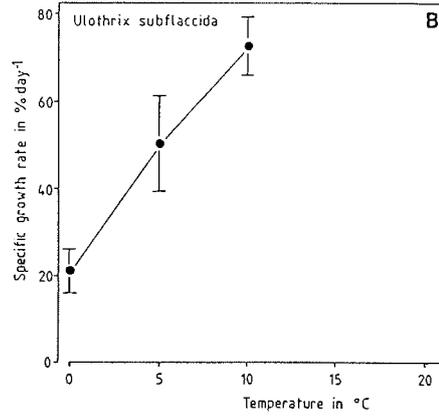
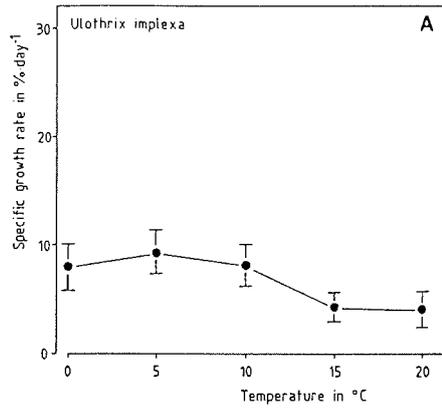


Abb. 4 a-e:
 Das Wachstum (% Tag⁻¹) in Abhängigkeit von der
 Temperatur. Dargestellt ist der Mittelwert \pm
 Standardabweichung (n=4).

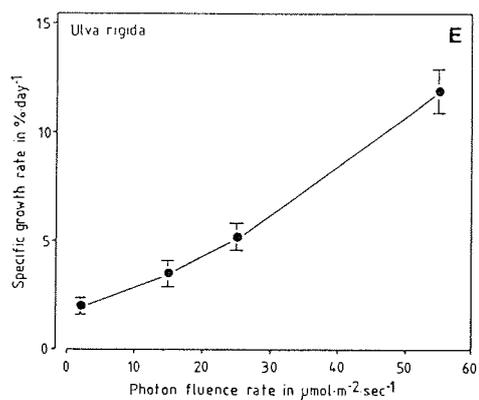
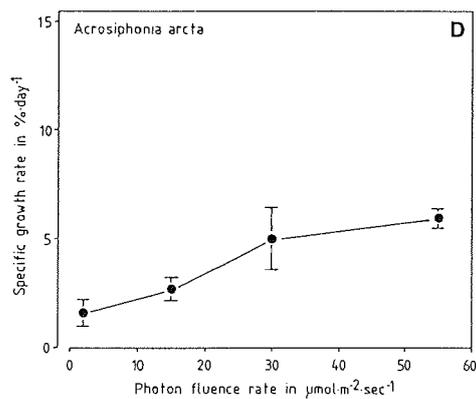
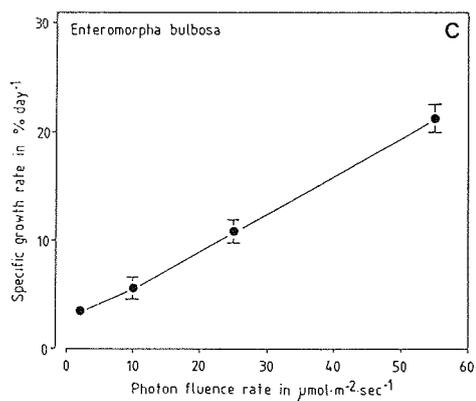
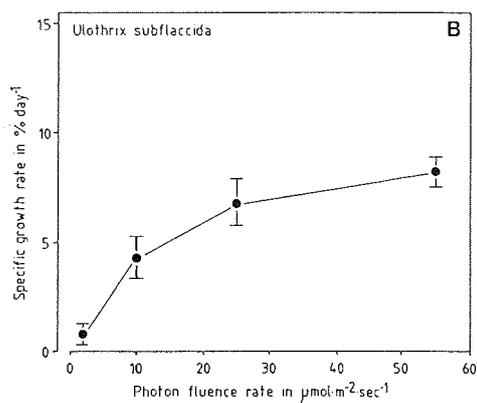
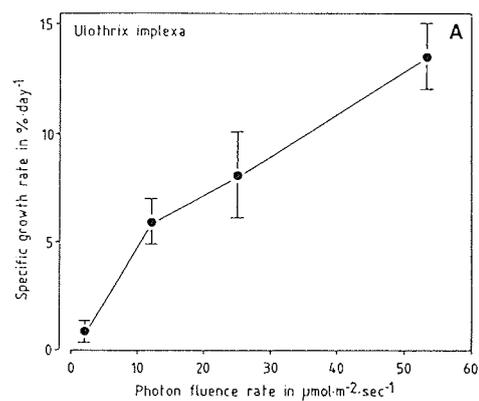


Abb. 5 a-e:
Das Wachstum ($\% \text{ Tag}^{-1}$) in Abhängigkeit von der Lichtintensität. Dargestellt ist der Mittelwert \pm Standardabweichung ($n=4$).

größte Zunahme im Wachstum bei den niedrigeren Lichtintensitäten (zwischen 2 und 12 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$) auf (Abb. 5 b).

Im Gegensatz zu beiden *Ulothrix*-Arten stieg die Wachstumsrate bei *A.arcta* linear, aber langsamer zwischen 2 und 30 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ an. Eine weitere Erhöhung der Lichtintensität führte zu keiner signifikanten Zunahme der Wachstumsrate, d.h. das Wachstum war zwischen 30 und 55 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ lichtgesättigt (Abb. 5d).

Im Unterschied zu den beschriebenen Arten zeigten *E.bulbosa* und *U.rigida* beide über den gesamten Meßbereich eine lineare Zunahme der Wachstumsrate mit ansteigender Photonenfluenzrate. Eine Lichtsättigung wurde nicht beobachtet. Eine weitere Steigerung der Lichtintensität auf 80 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ resultierte bei den meisten Arten in einem unverminderten oder gar reduzierten Wachstum (Daten nicht gezeigt).

3.1.3. Wachstum in Abhängigkeit von der Salinität

In den Abb. 6 a-e sind die Wachstumsraten der Pflanzen unter verschiedenen Salzgehalten dargestellt.

Alle Arten zeigten eine stärkere Beeinträchtigung des Wachstums im hypersalinen Bereich (51 und 68 ‰) im Vergleich zu den niedrigeren Salinitäten (7 und 17 ‰). *U.implexa* wuchs optimal zwischen 7 und 34 ‰, und zeigte eine starke Hemmung des Wachstums in den höheren Salzgehalten. Bei 68 ‰ wurde kaum noch ein positiver Zuwachs bestimmt (Abb. 6 a).

U.subflaccida wuchs optimal nur bei normaler Seewasserkonzentration. Sowohl bei einer Verringerung als auch nach einer Erhöhung der Salinität fiel die Wachstumsrate linear ab. Jedoch, im Unterschied zu *U.implexa*, betrug der prozentuale Zuwachs pro Tag bei 68 ‰ immer noch 2,7% (Abb. 6 b).

Der Verlauf der Kurve von *E.bulbosa* entsprach ziemlich genau dem von *U.subflaccida*. Auch diese Art zeigte ein optimales Wachstum bei 34 ‰, und einen linearen Abfall der Raten im hypo- und hypersalinen Bereich (Abb. 6 c). Im Gegensatz zu *U.implexa* waren die Zuwachsraten von *E.bulbosa* bei den Extremwerten (7 und 68 ‰) mehr als doppelt so hoch (16,5 bzw. 8,0% Tag^{-1}).

In *A.arcta* wurde ein optimales Wachstum zwischen 17 und 34 ‰ bestimmt. Mit einer weiteren Erniedrigung oder Erhöhung des Salzgehaltes fiel die Zuwachsrate deutlich ab. Bei 68 ‰ waren viele Zellen ausgebleicht und somit abgestorben (Abb. 6 d).

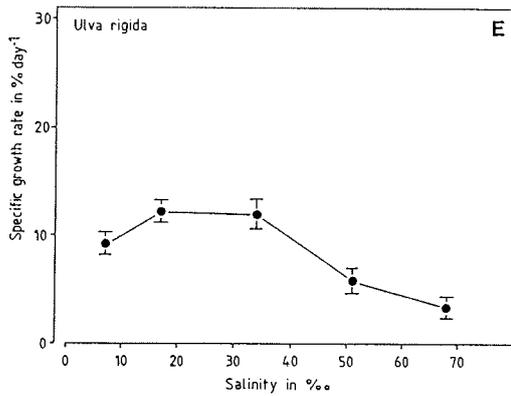
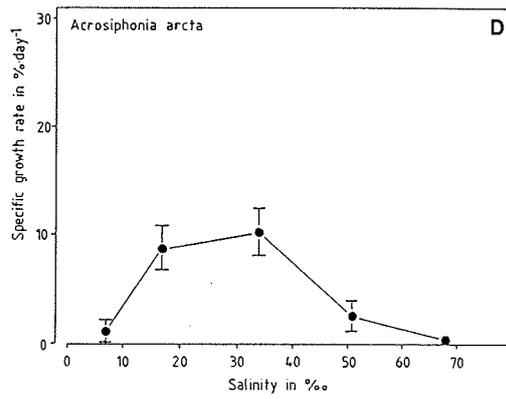
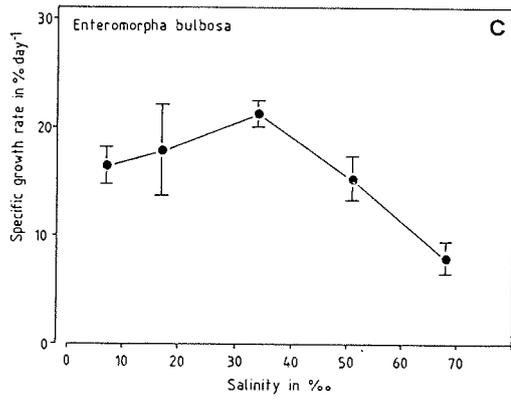
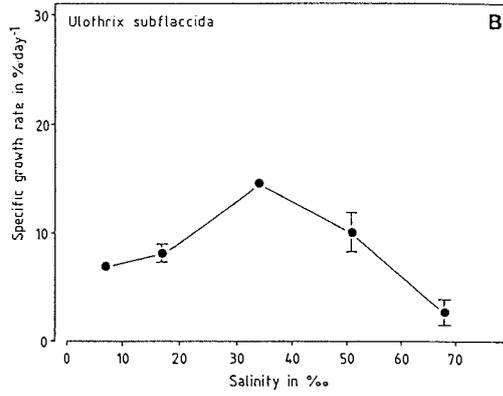
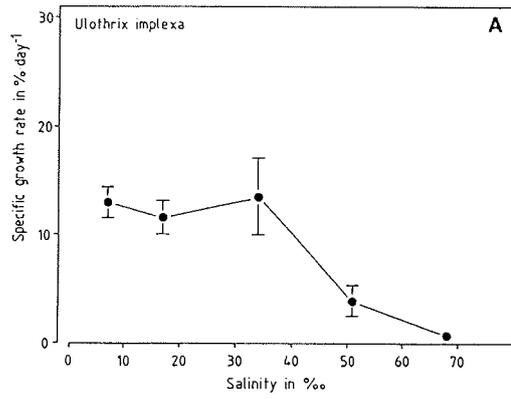


Abb. 6 a-e:
 Das Wachstum (% Tag⁻¹) in Abhängigkeit von der Salinität. Dargestellt ist der Mittelwert ± Standardabweichung (n=4).

U.rigida wies wie *A.arcta* ein optimales Wachstum zwischen 17 und 34 ‰ auf. Eine weitere Aussüßung auf 7 ‰ führte nur zu einer relativ geringen Abnahme der Wachstumsrate von 12,2 auf 9,2%. Eine Überführung in höhere Salzgehalte hemmte hingegen das Wachstum um mehr als die Hälfte (Abb. 6 e). Jedoch konnte in *U.rigida* auch bei 68 ‰ noch ein deutlicher Zuwachs von 3,4% Tag⁻¹ gemessen werden.

3.2 . Photosynthese- und Respiration

3.2.1. Photosynthese in Abhängigkeit von der Lichtintensität

Die Abb. 7 a-e zeigen die Photosynthese-Licht-Kurven von *Ulothrix implexa*, *Ulothrix subflaccida*, *Enteromorpha bulbosa*, *Acrosiphonia arcta* und *Ulva rigida* bei 10°C.

Die Tab. 3 gibt die jeweiligen Werte für den Lichtkompensationspunkt (LKP), den Bereich des linearen Anstiegs (α) und den Lichtsättigungspunkt (I_K) an. Der Lichtsättigungspunkt wurde mit Hilfe einer Regressionsgeraden bestimmt, welche durch die letzten beiden Meßwerte gelegt wurde. Für beide *Ulothrix*-Arten war dieses Verfahren ein wenig problematisch, weil die photosynthetische Sauerstoffentwicklung bei 370 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ höher lag als bei 180 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ (Abb. 7 a und b), also keine eindeutige Lichtsättigung beobachtet wurde. Die angegebenen I_K -Werte dieser Arten (Tab. 3) können von daher etwas unterbestimmt sein, während die LKP- und α -Werte unverändert blieben.

Tab. 3:

Merkmale der Photosynthese-Licht-Kurven der untersuchten Algen. α = Steigung im lichtlimitierten Bereich, LKP = Lichtkompensationspunkt, I_K = Lichtsättigungspunkt ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$).

	α	LKP	I_K
<i>Ulothrix implexa</i>	1,3	7,8	41,0
<i>Ulothrix subflaccida</i>	0,5	7,1	47,8
<i>Enteromorpha bulbosa</i>	2,1	6,4	39,6
<i>Acrosiphonia arcta</i>	0,8	5,8	32,9
<i>Ulva rigida</i>	2,0	10,3	39,8

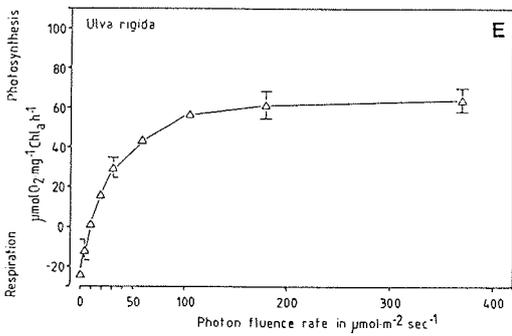
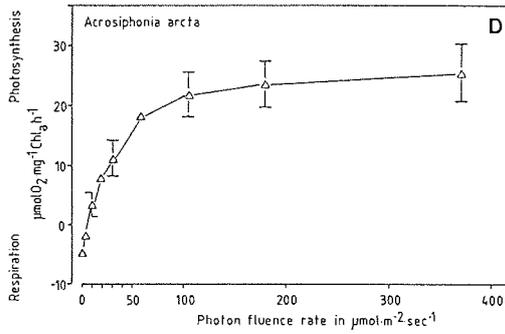
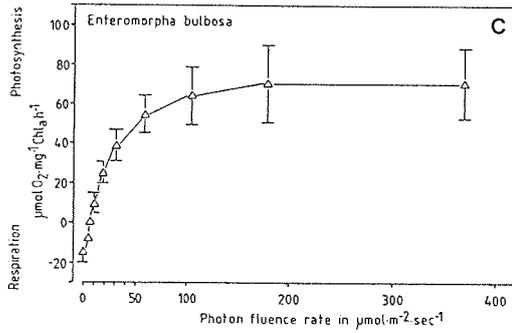
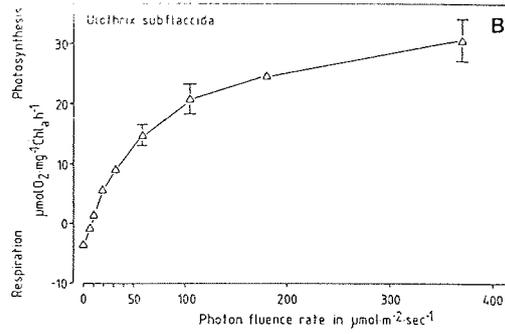
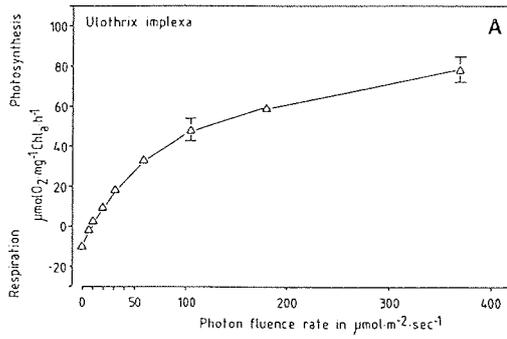


Abb. 7 a-e:
Die Abhängigkeit der photosynthetischen Sauerstoffentwicklung von der Photonenfluenzrate. Alle Messungen wurden bei 10°C und 34 ‰ durchgeführt. Dargestellt ist der Mittelwert \pm Standardabweichung (n=4).

α ist ein Maß für die Effizienz der Quantennutzung bei niedrigen Lichtintensitäten. Ein hoher Wert deutet auf die Fähigkeit einer optimalen Lichtausnutzung und somit gesteigerter Produktivität bei bereits geringer Zunahme der Bestrahlung. Demnach scheinen insbesondere *E.bulbosa* und *U.rigida* das Schwachlichtangebot optimal nutzen zu können, denn beide Arten wiesen hohe α -Werte auf (Tab. 3).

Die antarktischen Isolate zeigten zum einen untereinander sehr ähnliche LKP-Werte (5,8 - 7,8 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$), und zum anderen lagen diese deutlich niedriger als bei der subantarktischen *U.rigida* (10,3 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$). Bei allen Arten stieg die Photosyntheserate mit wachsenden Photonenflussraten schnell an und ging bei ca 40 - 50 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ zur Sättigung über. Der weitere Anstieg der Photosyntheserate zwischen 100 und 370 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ bei beiden *Ulothrix*-Arten kann damit interpretiert werden, daß die Sättigung der dem Licht abgewandten Filamente aufgrund von Selbstbeschattung später eintritt als bei den dem Licht zugewandten Zellfäden. Eine Photoinhibition unter hohen Lichtintensitäten wurde in keinem Experiment nachgewiesen.

3.2.2. Photosynthese und Respiration in Abhängigkeit von der Salinität

Die Brutto-Photosynthese- und die Respirationsraten der Untersuchungsobjekte in Reaktion auf verschiedene Salzgehalte sind in den Abb. 8 a-e dargestellt.

U.implexa zeigte zwischen 17 und 51 ‰ eine konstante Photosyntheserate. Nach einer hyposalinen Belastung (7 ‰) wurde diese Rate weiter stimuliert. Umgekehrt fiel die Photosyntheseaktivität nach Inkubation in der höchsten Salinität (68 ‰) um mehr als 50% gegenüber der Kontrolle (Abb. 8 a). Die Respirationsrate blieb über alle Salzgehalte relativ unbeeinträchtigt.

In *U.subflaccida* wurde eine unveränderte photosynthetische Sauerstoffentwicklung zwischen 7 und 34 ‰ beobachtet. Mit einer Erhöhung der Salinität auf 51 und 68 ‰ fiel die Photosyntheserate linear und langsam ab, so daß im höchsten osmotischen Medium nur noch 50% des Ausgangswertes gemessen wurde (Abb. 8 b). Die Respirationsrate nahm von 7 bis 68 ‰ stetig ab.

E.bulbosa zeigte zwischen 17 und 34 ‰ eine identische Photosyntheseaktivität, welche bei 7 und 51 ‰ nur um 20% gegenüber der Kontrolle gehemmt wurde. Mit einer weiteren Erhöhung der Salinität auf 68 ‰ nahm die Photosyntheserate weiter linear auf rund 60% des Ausgangswertes ab (Abb. 8 c). Die Respirationswerte waren bei 34 ‰ am höchsten,

und fielen sowohl nach hyper- wie auch hyposaliner Belastung deutlich ab, obwohl bei 7 ‰ wieder eine leichte Erholung festgestellt werden konnte.

A.arcta wies eine optimale Photosyntheseaktivität bei 34 ‰ auf. Nach Erhöhung und Erniedrigung der osmotischen Werte der Medien nahm die Photosyntheserate linear ab (Abb. 8 d). Die Hemmung war aber im hypersalinen Bereich proportional stärker ausgebildet als nach einem hyposalinen Stress. Die Respirationsrate blieb zwischen 7 und 34 ‰ konstant, fiel aber mit den höheren Salzgehalten ab.

In *U.rigida* wurde zwar die höchste Photosyntheserate bei 51 ‰ gemessen, aber die hohe Standardabweichung spricht bei dieser Art eher für eine breite Toleranz zwischen 7 und 51 ‰ (Abb. 8 e). Nach einer weiteren Erhöhung der Salinität auf 68 ‰ erreichte die photosynthetische Sauerstoffentwicklung nur noch 65% der Kontrolle. Die Respirationsrate war bei 34 ‰ am höchsten und wurde sowohl bei hyper- wie auch hypoosmotischer Belastung gleichermaßen beeinträchtigt.

In der Tab. 4 sind die Photosynthese-/Respirations-Quotienten (P/R) der Algen in Abhängigkeiten von der Salinität dargestellt. Der P/R-Quotient gibt genauere Informationen darüber, welcher der beiden Stoffwechselwege bei der jeweiligen osmotischen Belastung stärker beeinträchtigt war. Ein steigender Quotient deutet auf eine proportional stärker gehemmte Respiration, umgekehrt drückt sich ein sinkender Quotient in einer höher beeinträchtigten Photosynthese aus. Wenn sich die Photosynthese- und Respirationsraten

Tab. 4:

Die Photosynthese-/Respirations-Quotienten (P/R) der untersuchten Grünalgen in Abhängigkeit von der Salinität.

	7	17	34	51	68 ‰
<i>Ulothrix implexa</i>	6,8	5,7	5,6	5,6	3,2
<i>Ulothrix subflaccida</i>	4,8	6,0	7,3	8,4	8,4
<i>Enteromorpha bulbosa</i>	4,9	7,6	3,9	6,3	4,9
<i>Acrosiphonia arcta</i>	2,4	3,7	4,3	4,1	2,8
<i>Ulva rigida</i>	5,6	3,1	2,2	3,9	4,4

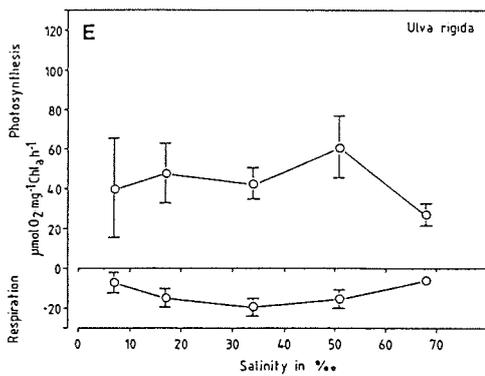
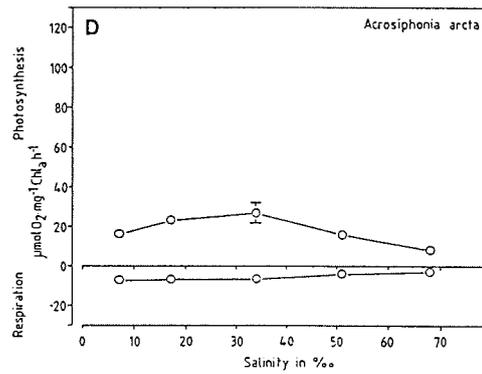
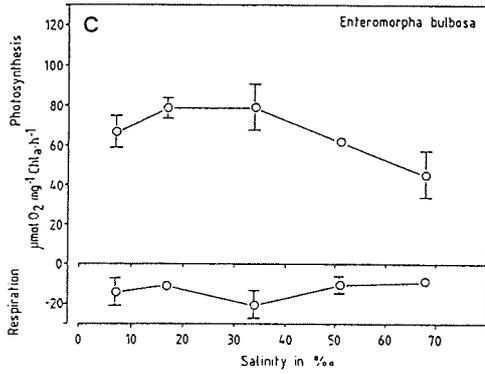
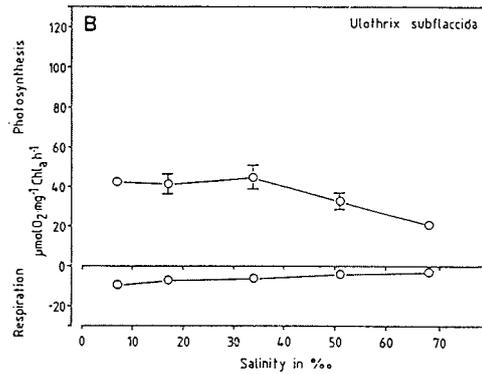
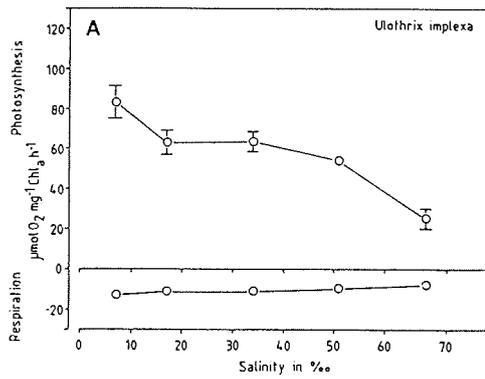


Abb. 8 a-e:
Die Brutto-Photosynthese- und Respirationsraten als eine Funktion der Salinität. Die Messungen wurden nach 72 Stunden Inkubation in den verschiedenen Medien und bei 10°C durchgeführt. Dargestellt ist der Mittelwert \pm Standardabweichung (n=4).

unter einem Salzstress verändern, aber der P/R-Quotient unverändert bleibt, dann bedeutet dies, daß beide Stoffwechselwege gleichermaßen beeinflußt werden.

Die konstante Photosyntheserate von *U.implexa* zwischen 17 und 51 ‰ drückte sich auch in den P/R-Quotienten aus (Tab. 4). Eine weitere Erniedrigung der Salinität führte zu einem leichten Anstieg des Quotienten, während umgekehrt nach einem Transfer in den höchsten Salzgehalt ein deutlicher Abfall beobachtet wurde.

In *U.subflaccida* fiel der Quotient linear mit einer Erniedrigung der Salinität ab, und stieg umgekehrt zwischen 34 und 51 ‰ an. Eine Erhöhung der Salinität auf 68 ‰ hatte keinen weiteren Einfluß auf den Quotienten (Tab. 4).

E.bulbosa wies bei 34 ‰ einen niedrigen Quotienten auf, der sowohl bei 17 ‰ als auch bei 51 ‰ deutlich zunahm. In den Extremsalinitäten (7 und 68 ‰) fiel hingegen der Quotient wieder ab.

In *A.arcta* wurde der höchste P/R-Quotient bei 34 ‰ bestimmt. Sowohl nach einer hypo- wie auch hyperosmotischen Belastung nahm dieser Wert kontinuierlich ab (Tab. 4).

Bei *U.rigida* hingegen wurde bei 34 ‰ der niedrigste Wert beobachtet. Eine Veränderung der Salinität in beide Richtungen war mit einem Anstieg der Quotienten gekoppelt.

Die Chlorophyll-Gehalte aller Algen veränderten sich durch die verschiedenen Salzbehandlungen während der Zeit der Experimente nicht (Daten nicht gezeigt).

3.3. Zell-Vitalität in Abhängigkeit von der Salinität

In den Abb. 9 a-f werden die Zell-Vitalitäten der Grünalgen, und zum Vergleich die der Braunalge *Phaeurus antarcticus* nach Inkubation in verschiedenen Salzgehalten gezeigt.

Die Zellen von *U.implexa*, *E.bulbosa* und *A.arcta* wiesen gegenüber allen Salinitäten eine nahezu 100% ige Toleranz auf, die nur in den Extrembereichen Zellschäden erkennen lassen. Während *U.implexa* und *A.arcta* im hyperosmotischen Bereich bei 102 ‰ 2-4% tote Zellen aufwiesen, zeigte *E.bulbosa* bei 7 ‰ eine leichte Schädigung von 5%. Im Gegensatz dazu konnte in *U.subflaccida* und *U.rigida* vor allem bei der höchsten Salinität eine deutliche Beeinträchtigung der Vitalität festgestellt werden. Bei beiden Arten waren unter diesen Bedingungen rund ein Drittel der Zellen tot. Auch bei einer hypoosmotischen Belastung (7 ‰) wurden Schädigungen beobachtet - *U.subflaccida*: 5%, *U.rigida*: 10%.

Im Unterschied zu den Grünalgen, die insgesamt gesehen, eine breite Salinitäts-Toleranz zeigten, waren die Zellen von *P.antarcticus* sehr empfindlich gegenüber einer Veränderung des Ausgangssalzgehaltes. Nach einer hypoosmotischen Belastung (7 ‰) sank die Vitalität

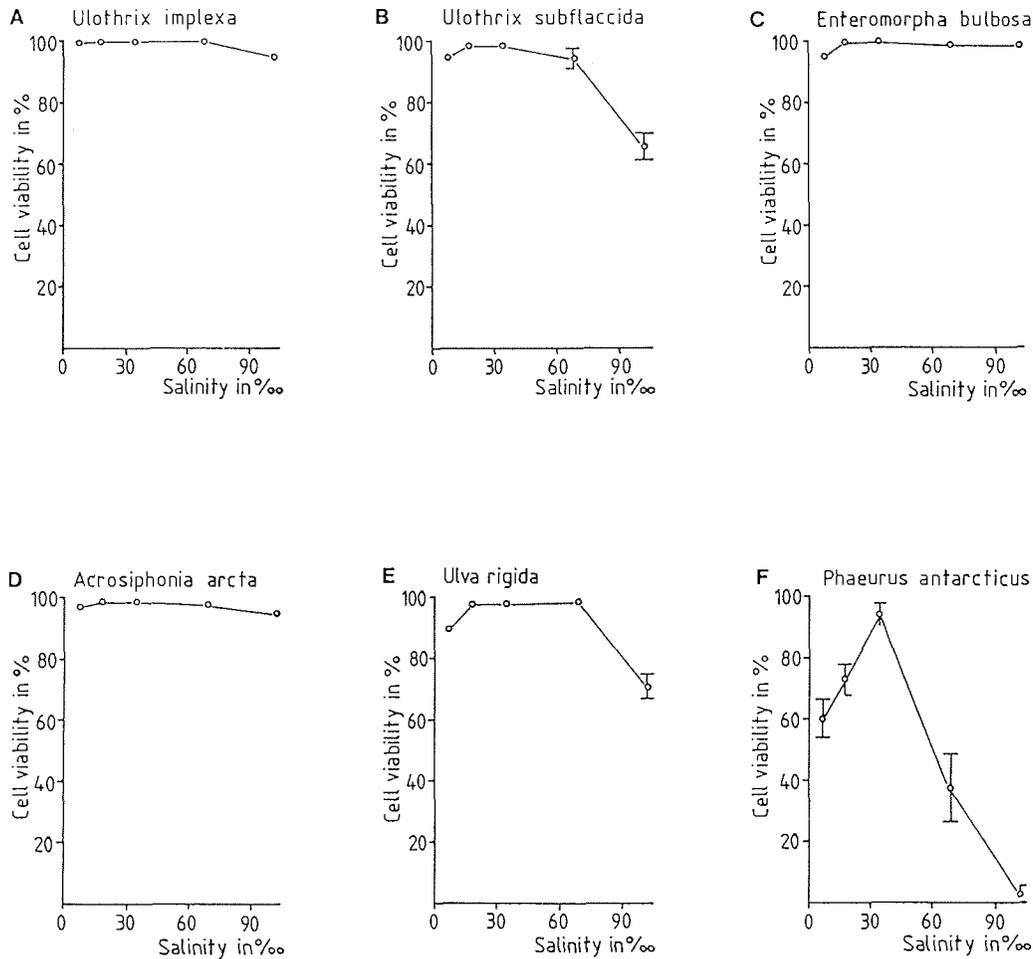


Abb. 9 a-f:

Die Zellvitalität in Abhängigkeit von der Salinität. Die Algen wurden für 48 Stunden bei 5°C und den angegebenen Salzgehalten inkubiert. Dargestellt ist der Mittelwert \pm Standardabweichung (n=5).

linear bis auf 60% der Kontrolle bei. Umgekehrt, nach einem hyperosmotischen Stress, war die Schädigung der Zellen proportional noch stärker ausgeprägt. Bei 68 ‰ waren noch knapp 40% der Zellen intakt, bei 102 ‰ nur noch ganze 2,5%.

3.4. Salzschock-Versuche

3.4.1. Zellwasser-Gehalt in Abhängigkeit von der Salinität

Die Abb. 10 a-e stellen den Wassergehalt der Gewebe von *Ulothrix implexa*, *Ulothrix subflaccida*, *Enteromorpha bulbosa*, *Acrosiphonia arcta* und *Ulva rigida* nach Inkubation in verschiedenen Salzgehalten dar.

U.implexa, *U.subflaccida*, *E.bulbosa* und *U.rigida* zeigten sehr ähnliche Reaktionen: der höchste prozentuale Wassergehalt wurde bei 7 ‰ beobachtet gefolgt von einem mehr oder weniger linearen Abfall über alle Salinitäten bis nach 68 ‰. Der Zellwasser-Gehalt verminderte sich von 7 bis 68 ‰ je nach Art um 10 bis 14%.

Bei *A.arcta* war der Zellwasser-Gehalt zwischen 7 und 34 ‰ stabil (Abb. 10 d). Bei hyperosmotischer Belastung auf 51 ‰ fiel der Zellwasser-Gehalt sehr stark um über 10% ab, blieb aber nach einer weiteren Erhöhung der Salinität (68 ‰) unverändert auf diesem Niveau.

3.4.2. Zellulärer Kationengehalt in Abhängigkeit von der Salinität

Die Konzentrationen der Kationen K^+ , Na^+ , Mg^{2+} und Ca^{2+} in den Algen in Abhängigkeit von dem Salzgehalt des Mediums sind in den Abb. 11 a-e dargestellt.

Bei allen Arten war unter Kontrollbedingungen (34 ‰) K^+ das Hauptkation. Unter hypoosmotischen Bedingungen war generell eine starke Abnahme zu beobachten, die bei *A.arcta* aber wenig ausgeprägt war. Nach einer Erhöhung der Salinität bis auf 68 ‰ stieg bei *E.bulbosa* und *A.arcta* der K^+ -Gehalt linear an. *U.rigida* zeigte eine Zunahme bei 51 ‰, und mit einer weiteren Erhöhung der osmotischen Belastung fiel die K^+ -Konzentration wieder ein wenig ab, lag aber noch deutlich über der der Kontrolle. Im Gegensatz zu diesen drei Algen wurden in beiden *Ulothrix*-Arten nach einem hypersalinen Stress eine deutliche Reduzierung des K^+ -Gehaltes beobachtet (Abb. 11 a und b), auch wenn *U.implexa* bei 68 ‰ wieder eine leichte Erhöhung gegenüber dem vorherigen Wert zeigte.

Unter hyperosmotischen Bedingungen war in diesen beiden Arten Na^+ das Hauptkation. Nach einer Erhöhung auf 51 ‰ wurde in *U.implexa* eine Anreicherung an Na^+ um 150% gegenüber der Kontrolle gemessen. Nach einer weiteren Erhöhung der Salinität (68 ‰) fiel der Na^+ -Gehalt jedoch wieder stark ab, lag aber trotzdem deutlich über der Konzentration bei 34 ‰. Nach einer hypoosmotischen Behandlung wurde der Na^+ -Gehalt auf rund 40%

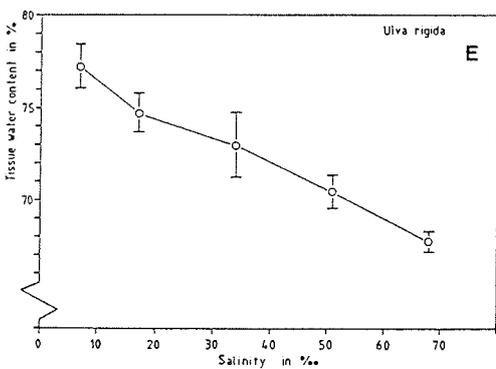
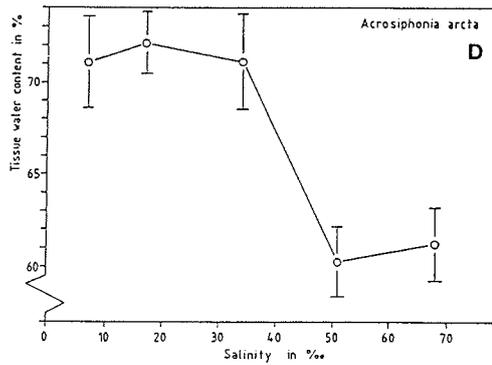
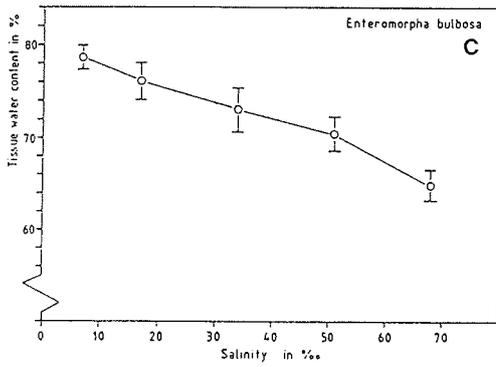
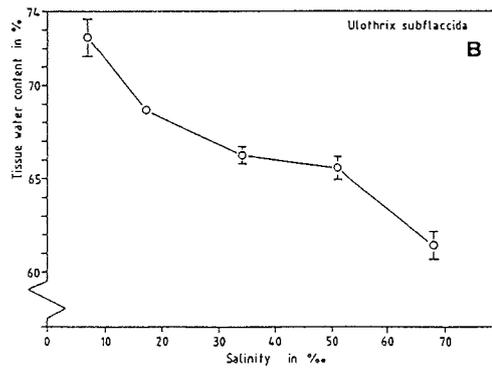
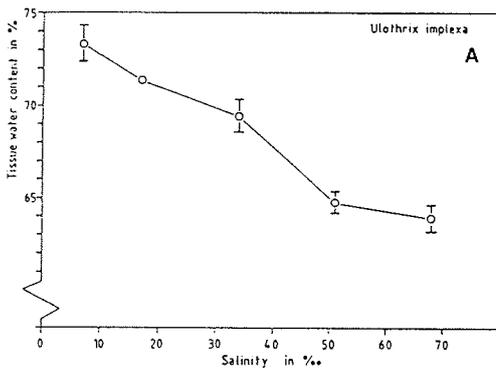
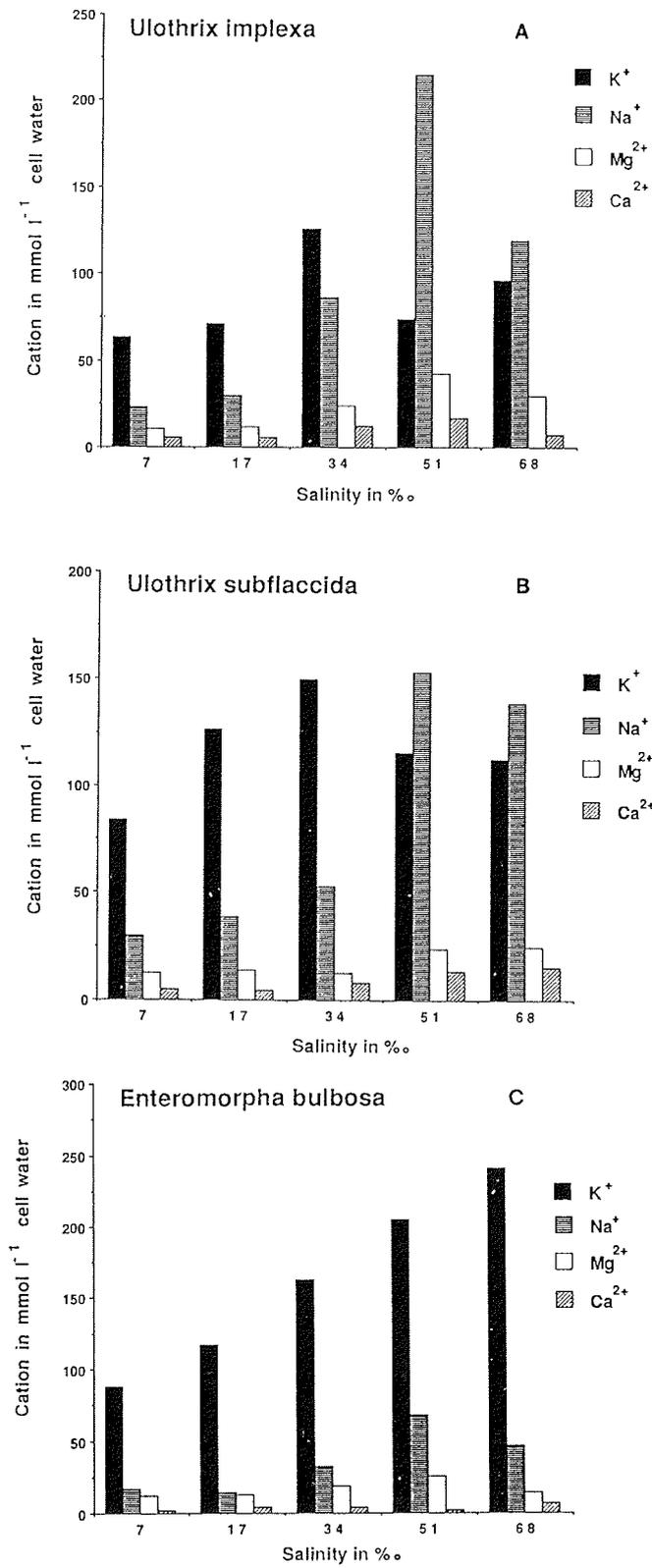


Abb. 10 a-e:
 Der Wassergehalt der Thalli ($100\% \cdot (\text{Frischgewicht} - \text{Trockengewicht}) / \text{Trockengewicht}$) als eine Funktion der Salinität.
 Dargestellt ist der Mittelwert \pm Standardabweichung ($n=4$).



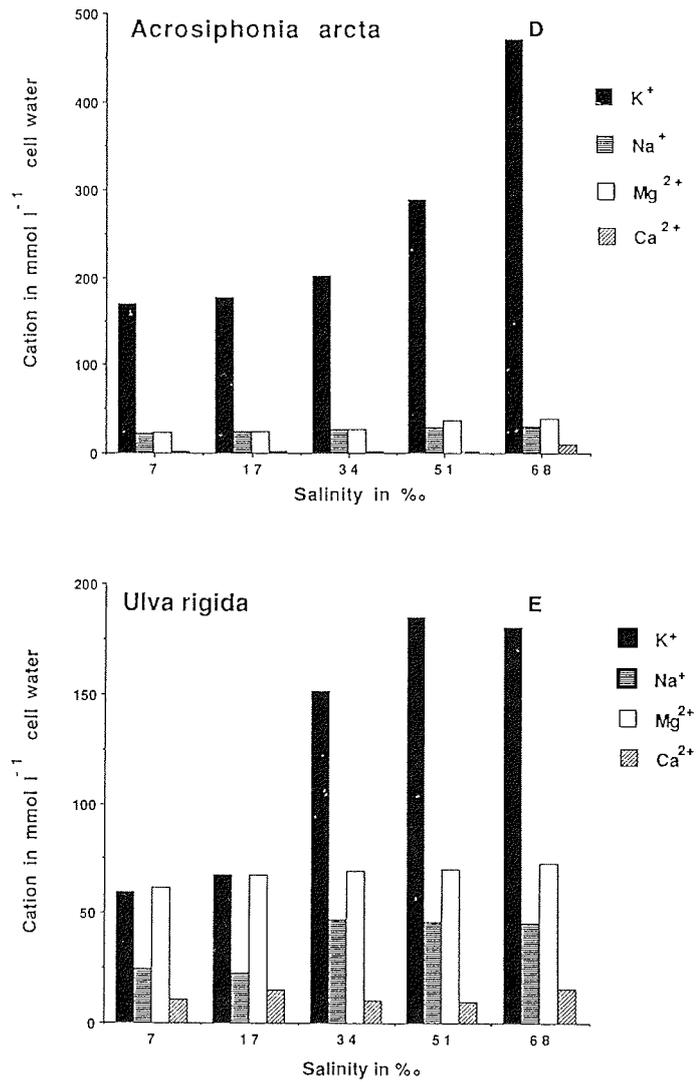


Abb. 11 a–e:
Die intrazellulären Konzentrationen der Kationen K⁺, Na⁺, Mg²⁺ und Ca²⁺ in den untersuchten Grünalgen als eine Funktion der Salinität. Dargestellt ist der Mittelwert aus 4 Messungen (Standardabweichung < 10%).

der Kontrolle vermindert (Abb. 11 a). In *U.subflaccida* wurde unter hyposalinen Bedingungen eine langsame, aber lineare Abnahme der Na^+ -Konzentration beobachtet. Nach einer Aufsatzung auf 51 ‰ stieg ähnlich wie bei *U.implexa* der Na^+ -Spiegel deutlich an. Eine weitere Erhöhung der osmotischen Belastung auf 68 ‰ wurde von einem nur leichten Abfall der Na^+ -Konzentration begleitet (Abb. 11 b). *E.bulbosa* und *U.rigida* zeigten nach Erniedrigung der Salinität eine Abnahme des Na^+ -Gehaltes. Eine hyperosmotische Belastung hatte bei *U.rigida* keine Reaktion zur Folge, die Na^+ -Konzentration blieb unverändert. In *E.bulbosa* wurde nach einer Aufsatzung auf 51 ‰ eine Verdopplung der Na^+ -Konzentration gemessen; eine weitere Erhöhung (68 ‰) wurde von einer Verminderung der Konzentration begleitet, die aber über der der Kontrolle lag. *A.arcta* wies unter allen Salinitäten einen konstanten Na^+ -Gehalt auf.

Die Mg^{2+} -Konzentrationen fielen in *U.implexa* nach einem hyposalinen Stress um die Hälfte ab. Eine Erhöhung des Salzgehaltes wurde von einer Mg^{2+} -Akkumulation begleitet, auch wenn die Konzentration bei 68 ‰ etwas niedriger war gegenüber dem Wert bei 51 ‰. *U.subflaccida* zeigte einen unveränderten Mg^{2+} -Gehalt zwischen 7 und 34 ‰, und eine erhöhte Konzentration zwischen 51 und 68 ‰. In *E.bulbosa* wurde ein nahezu identischer Mg^{2+} -Level zwischen 7 und 34 ‰ und bei 68 ‰ gemessen, während bei 51 ‰ ein höherer Wert beobachtet wurde. In *A.arcta* war über alle Salinitäten der Mg^{2+} -Gehalt unverändert, und entsprach der Na^+ -Konzentration. Im Gegensatz zu den antarktischen Isolaten wurde in der subantarktischen *U.rigida* eine zwar über alle Salzgehalte nahezu konstante, aber sehr hohe Mg^{2+} -Konzentration bestimmt. Bei 7 und 17 ‰ entsprach der Mg^{2+} -Gehalt den K^+ -Werten.

Die Ca^{2+} -Level aller Arten waren sehr niedrig bei den verschiedenen Salzbehandlungen, und trugen nur unwesentlich zum internen osmotischen Potential bei.

3.4.3. Zellulärer Anionengehalt in Abhängigkeit von der Salinität

In den Abb. 12 a-e ist der Einfluß der Salinität auf die intrazellulären Konzentrationen der wichtigsten Anionen in den untersuchten Grünalgen dargestellt. Während die filamentösen Arten *U.implexa*, *U.subflaccida* und *A.arcta* Cl^- , SO_4^{2-} und Phosphat als Hauptanionen enthielten, wurde in den thallosen Arten *E.bulbosa* und *U.rigida* noch zusätzlich NO_3^- in z.T. osmotisch signifikanten Konzentrationen bestimmt.

In *U.implexa* war unter Kontrollbedingungen Cl^- das quantitativ wichtigste Anion. Bei 51 ‰ stieg der Cl^- -Gehalt sehr stark um 120% an. Eine weitere Erhöhung der Salinität auf 68

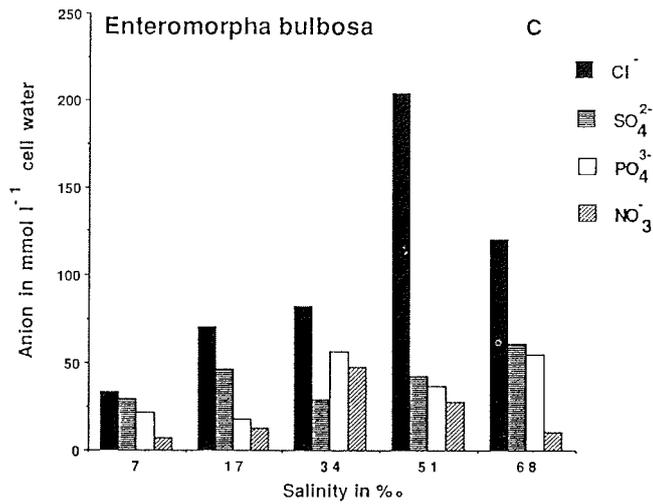
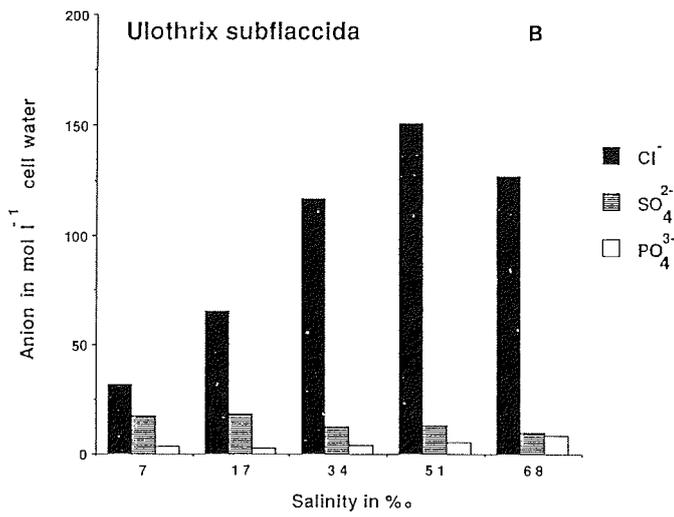
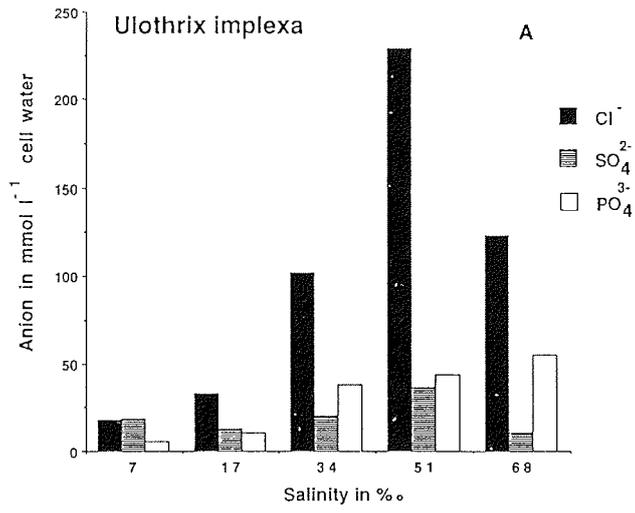
‰ wurde dagegen von einer deutlichen Abnahme des Cl^- -Levels begleitet, auch wenn die Konzentration noch leicht über der der Kontrolle lag. Nach einer hypoosmotischen Belastung auf 17 ‰ fiel der Cl^- -Gehalt auf 30% der Kontrolle ab. Eine Erniedrigung der Salinität auf 7 ‰ führte zu einer weiteren, wenn auch nur leichten Verminderung der Cl^- -Konzentration.

Die SO_4^{2-} -Werte zeigten keinen eindeutigen Trend, auch wenn bei 51 ‰ der höchste Gehalt beobachtet wurde. Im Gegensatz zum Cl^- und SO_4^{2-} wurde in *U.implexa* für Phosphat eine Korrelation zwischen der Konzentration und dem osmotischen Wert des Mediums bestimmt. Je höher die Salinität desto mehr Phosphat wurde akkumuliert. Die Gehalte an den Extremwerten (7 und 68 ‰) unterschieden sich um den Faktor 10.

In *U.subflaccida* wurde zwischen 7 und 51 ‰ eine lineare Beziehung zwischen der Cl^- -Konzentration und dem Salzgehalt des Mediums beobachtet. Wie bei *U.implexa* stieg der Cl^- -Gehalt mit zunehmender osmotischer Belastung. Bei 68 ‰ wurde wiederum eine, wenn auch nur leichte Verringerung der Cl^- -Konzentration gemessen. Die SO_4^{2-} -Gehalte waren in *U.subflaccida* bei 7 und 17 ‰ am höchsten, und nahmen mit einer weiteren Erhöhung der Salinität graduell ab. Ein umgekehrtes Verhalten zeigten in dieser Art die geringen Phosphat-Level.

Im Gegensatz zu beiden *Ulothrix*-Arten war in *A.arcta* zwischen 7 und 51 ‰ SO_4^{2-} das Hauptanion, dessen Konzentration mit steigender osmotischer Belastung linear zunahm. Bei der höchsten Salinität fiel der SO_4^{2-} -Wert zwar wieder ein wenig ab, lag aber noch deutlich über der Kontrolle. Die Cl^- -Gehalte wurden in *A.arcta* nach hypoosmotischer Behandlung leicht reduziert, und stiegen umgekehrt sehr stark und linear mit einer Erhöhung der Salinität, um bei 68 ‰ deutlich über der SO_4^{2-} -Konzentration zu liegen. Die Phosphat-Werte zeigten keinen eindeutigen Verlauf, obwohl sie osmotisch signifikant waren.

Die NO_3^- -Gehalte in beiden *Ulothrix*-Arten und in *A.arcta* hatten mit Werten von $<1 \text{ mM l}^{-1}$ Zellwasser keine osmotische Bedeutung. *E.bulbosa* akkumulierte bei einer Salinität von 51 ‰ eine mehr als doppelt so hohe Konzentration an Cl^- als unter Kontrollbedingungen. Jedoch wurde der Cl^- -Gehalt bei 68 ‰ wieder deutlich reduziert, lag aber über dem Wert bei 34 ‰ . Während nach einer Erniedrigung der Salinität auf 17 ‰ die Cl^- -Level nur unwesentlich abnahmen, wurde bei 7 ‰ eine starke Verminderung der Gehalte gemessen. SO_4^{2-} und Phosphat wiesen zwar osmotisch signifikante Konzentrationen auf, eine eindeutige Korrelation mit dem Salzgehalt der Medien konnte aber nicht festgestellt werden. Die NO_3^- -Gehalte in *E.bulbosa* waren bei 34 ‰ am höchsten, und wurden sowohl mit einer Erniedrigung als auch mit einer Erhöhung der Salinität linear reduziert. In *U.rigida* wurden bei



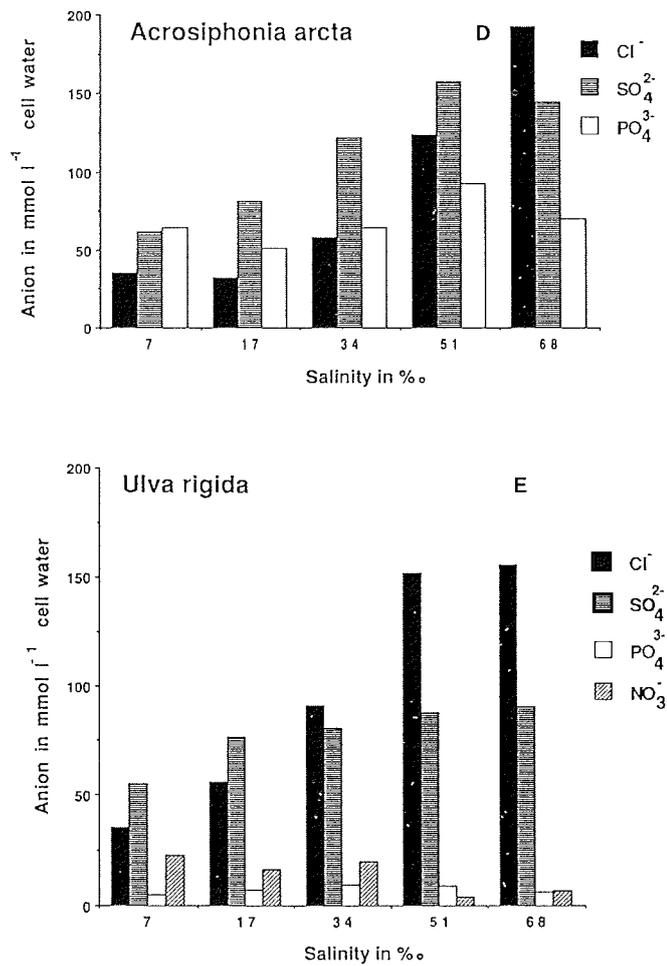


Abb. 12 a-e:

Die intrazellulären Konzentrationen der Anionen Cl⁻, SO₄²⁻ und Phosphat (PO₄³⁻) in den untersuchten Grünalgen als eine Funktion der Salinität. NO₃⁻ wurde nur in *Enteromorpha bulbosa* und *Ulva rigida* nachgewiesen. Dargestellt ist der Mittelwert aus 4 Messungen (Standardabweichung < 15%).

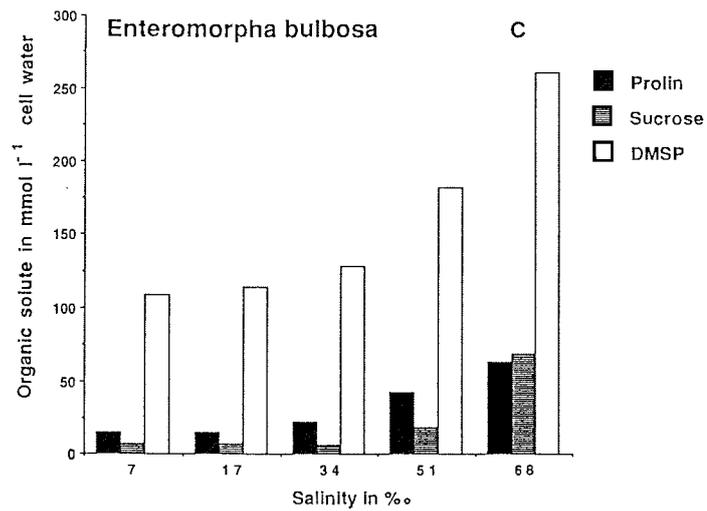
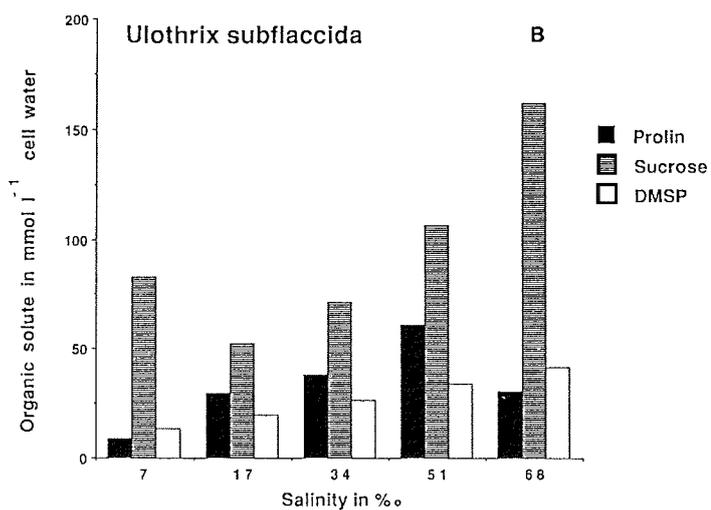
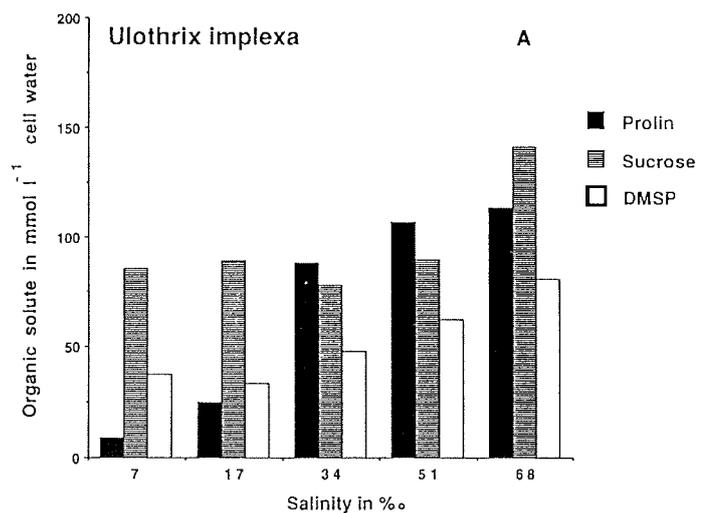
34 ‰ beinahe äquimolare Cl^- - und SO_4^{2-} -Spiegel gemessen, die bei Verminderung des Salzgehaltes abfielen. Die Cl^- -Abnahme war proportional stärker ausgeprägt, so daß die SO_4^{2-} -Werte deutlich über denen vom Cl^- lagen. Nach einem hypoosmotischen Stress wurde nur Cl^- akkumuliert – die Gehalte zwischen 51 und 68 ‰ unterschieden sich nicht. Der SO_4^{2-} -Spiegel blieb unter diesen Bedingungen unverändert auf dem Kontrollniveau. Die Phosphat-Werte waren sehr niedrig und relativ konstant unter allen Versuchsbedingungen. Die NO_3^- -Konzentrationen waren zwischen 7 und 34 ‰ am höchsten, und fielen nach einer Erhöhung der Salinität deutlich ab.

3.4.4. Prolin, Saccharose und Dimethylsulfoniumpropionat (DMSP) in Abhängigkeit von der Salinität

Die Untersuchungsobjekte enthielten als wichtigste organische Osmotika Prolin, Saccharose und Dimethylsulfoniumpropionat (DMSP). In den Abb. 13 a-e sind die Konzentrationen dieser organischen Substanzen in Reaktion auf verschiedene Salinitäten dargestellt.

U.implexa enthielt bei 34 ‰ als quantitativ wichtigste Verbindung Prolin. Nach einer hypoosmotischen Belastung bis auf 7 ‰ fielen die Gehalte sehr steil auf 10% der Kontrolle ab. Umgekehrt führte ein hyperosmotischer Stress zu einer zwar kontinuierlichen, aber nur leichten Akkumulation von Prolin. Die Saccharose-Gehalte waren zwischen 7 und 51 ‰ wenig verändert. Eine Aufsatzung auf 68 ‰ wurde von einer starken Zunahme der Konzentration begleitet. Bei dieser Salinität war der Saccharose-Gehalt deutlich höher als der Prolin-Wert. Die DMSP-Konzentrationen fielen nur unwesentlich nach einer Erniedrigung des Salzgehaltes. Umgekehrt wurde unter hyperosmotischen Bedingungen eine lineare Akkumulation an DMSP gemessen (Abb. 13 a).

In *U.subflaccida* war unter allen Salinitäten Saccharose das wichtigste organische Osmotikum. Nach einem Transfer von 34 in 17 ‰ nahm der Saccharose-Gehalt ab, während er bei 7 ‰ über dem Wert der Kontrolle deutlich anstieg. Unter hyperosmotischen Bedingungen (51 und 68 ‰) wurden in einer linearen Abhängigkeit hohe Saccharose-Mengen akkumuliert. Der Prolin-Gehalt fiel mit abnehmenden Salinitäten stetig bis auf 20% der Kontrolle bei 7 ‰ ab. Andererseits wurde bei 51 ‰ eine deutliche Zunahme der Prolin-Konzentration gemessen, während bei 68 ‰ wiederum eine drastische Verminderung unterhalb des Kontrollwertes beobachtet werden konnte. Die DMSP-Gehalte waren gering, stiegen aber linear von 7 bis 68 ‰ (Abb. 13 b).



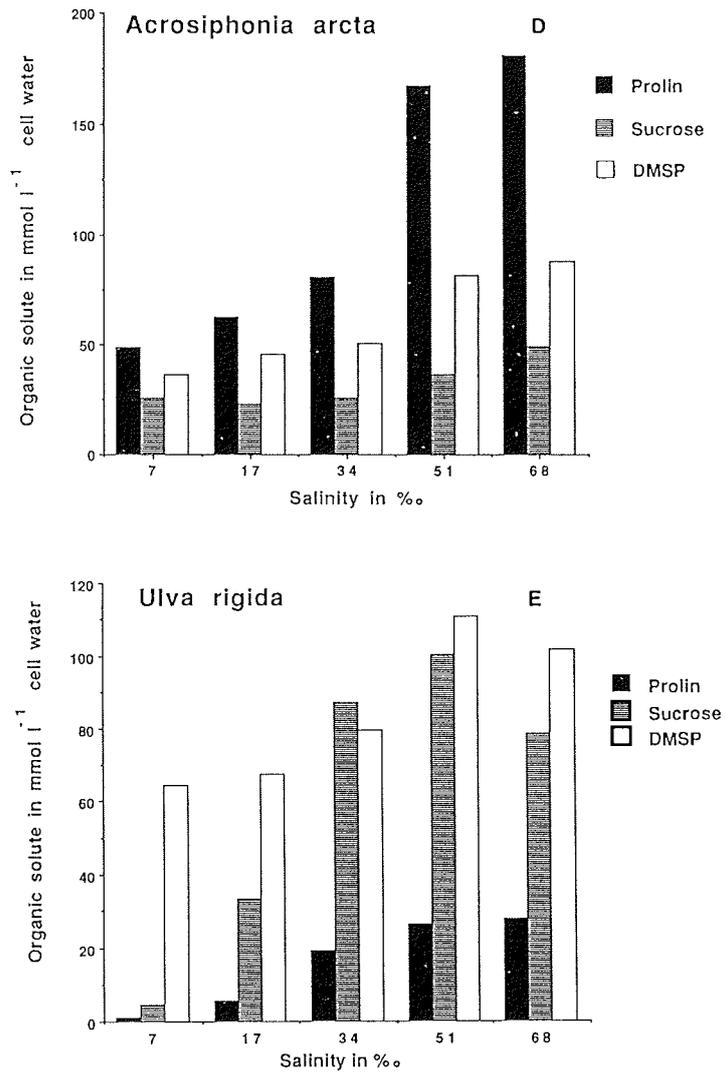


Abb. 13 a-e:
Die intrazellulären Konzentrationen der organischen Verbindungen Prolin, Saccharose und DMSP in den untersuchten Grünalgen als eine Funktion der Salinität. Dargestellt ist der Mittelwert aus 4 Messungen (Standardabweichung < 10%).

In *E.bulbosa* war DMSP das quantitativ bedeutendste organische Osmotikum. Die Konzentrationen lagen auch deutlich über denen der anderen Algen. Unter hyposalinen Bedingungen nahmen die DMSP-Werte nur unwesentlich ab, während nach einer Erhöhung des Salzgehaltes die DMSP-Konzentrationen steil anstiegen. Die Prolin- und Saccharose-Spiegel waren zwischen 7 und 34 ‰ gering und relativ konstant, von Saccharose wurden extrem niedrige Konzentrationen von ca. 10 mM gemessen. Jedoch konnte in beiden hypersalinen Medien eine deutliche Akkumulation dieses Kohlenhydrats auf über 60 mM beobachtet werden. Der Saccharose-Anstieg war proportional stärker als die Prolin-Zunahme, so daß bei 68 ‰ die Saccharose-Gehalte leicht über denen vom Prolin lagen (Abb. 13 c).

A.arcta wies unter allen Salinitäten als wichtigstes organisches Osmotikum Prolin auf. Die Konzentrationen stiegen, wenn auch nicht immer linear, mit einer Erhöhung des Salzgehaltes. Die Saccharose-Gehalte waren zwischen 7 und 34 ‰ nahezu konstant, während unter hypersalinen Bedingungen die Konzentrationen linear anstiegen. Die DMSP-Werte lagen über denen von der Saccharose - DMSP wurde von 7 bis 68 ‰ kontinuierlich, aber nicht linear, erhöht (Abb. 13 d).

In *U.rigida* wurden bei 34 ‰ ungefähr äquimolare und hohe Konzentrationen an DMSP und Saccharose gemessen, während der Prolin-Gehalt deutlich niedriger lag. Ein hyposaliner Stress führte zu einer drastischen Saccharose- und Prolin-Verminderung, während der DMSP-Gehalt nur unwesentlich abnahm. Unter hyperosmotischen Bedingungen stiegen zunächst bei 51 ‰ die Konzentrationen aller 3 Substanzen an. Eine weitere Erhöhung der Salinität auf 68 ‰ wurde von einer Reduzierung der DMSP- und Saccharose-Level begleitet, während der Prolin-Gehalt gegenüber den vorherigen Werten unverändert blieb (Abb. 13 e).

3.4.5. Das intrazelluläre osmotische Potential in Abhängigkeit von der Salinität

In den Tabellen 5 a-e sind alle osmotisch aktiven Substanzen der Pflanzen nach Inkubation in verschiedenen Salzgehalten aufgezeigt und bilanziert. Die Konzentrationen wurden mit Hilfe der jeweiligen osmotischen Koeffizienten (Tab. 2) in mosmol kg^{-1} Zellwasser umgerechnet. Das extrazelluläre Wasser blieb dafür unberücksichtigt.

Die untersuchten Arten zeigten alle den selben Trend - die Gesamtkonzentration sämtlicher analysierten Osmotika stieg mit zunehmender Salinität. Eine Ausnahme bildeten *U.implixa* und *U.rigida*, die bei 68 ‰ eine, wenn auch nur leichte Erniedrigung der Gesamtkonzentration gegenüber 51 ‰ aufwiesen. Außerdem wurde für alle

Tab. 5 a-e:

Die Bilanz der Konzentrationen aller erfaßten Osmotika in den Algen und dessen Abhängigkeit von der Salinität. Für die Umrechnung in mosmol kg⁻¹ Zellwasser wurden die jeweiligen osmotischen Koeffizienten benutzt. Nach Subtraktion des osmotischen Wertes des Mediums von der jeweiligen Gesamtsumme (Σ) ergibt sich der Turgor (T) in mosmol kg⁻¹. Dargestellt ist der Mittelwert aus 4 Messungen.

a) *Ulothrix implexa*

	7 206	17 500	34 1000	51 1500	68 ‰ 2000 mosmol kg ⁻¹
K ⁺	58,1	65,3	116,0	68,0	88,7
Na ⁺	21,6	27,8	79,9	200,0	110,8
Mg ²⁺	9,0	9,8	20,2	36,3	25,2
Ca ²⁺	4,7	4,8	10,5	14,2	6,4
Cl ⁻	16,6	30,2	93,8	210,4	133,4
SO ₄ ²⁻	14,5	10,0	15,8	28,3	8,2
PO ₄ ³⁻	5,0	9,5	34,5	39,2	49,1
Prolin	10,4	29,3	103,2	124,7	132,3
Saccharose	97,4	101,6	88,9	102,0	160,7
DMSP	37,8	33,7	48,0	62,1	80,6
Σ	275,1	322,0	610,8	885,2	795,4 mosmol kg ⁻¹
T	+ 69,1	-178,0	-389,2	-614,8	-1204,6 mosmol kg ⁻¹

b) *Ulothrix subflaccida*

	7 206	17 500	34 1000	51 1500	68 ‰ 2000 mosmol kg ⁻¹
K ⁺	76,9	115,9	137,5	106,2	103,5
Na ⁺	27,3	35,8	48,9	142,3	129,1
Mg ²⁺	10,7	11,7	10,5	20,2	21,1
Ca ²⁺	4,1	3,9	6,7	11,5	13,2
Cl ⁻	29,2	60,1	107,5	138,7	116,8
SO ₄ ²⁻	13,7	14,4	9,7	10,2	7,7
PO ₄ ³⁻	3,3	2,3	3,8	4,8	7,7
Prolin	10,3	34,7	44,7	71,4	35,7
Saccharose	94,2	59,6	81,1	121,6	184,6
DMSP	13,5	19,8	26,4	34,0	41,7
Σ	283,2	358,2	476,8	660,9	661,1 mosmol kg ⁻¹
T	+ 77,2	-141,8	-523,2	-839,1	-1338,9 mosmol kg ⁻¹

c) *Enteromorpha bulbosa*

	7 206	17 500	34 1000	51 1500	68 2000	$\frac{\text{‰}}{\text{mosmol kg}^{-1}}$
K ⁺	81,1	107,6	149,2	188,6	220,8	
Na ⁺	15,3	13,3	29,9	63,1	43,1	
Mg ²⁺	10,3	11,1	16,2	21,8	11,9	
Ca ²⁺	1,6	3,4	3,5	1,8	5,9	
Cl ⁻	30,8	65,0	75,6	188,0	110,9	
SO ₄ ²⁻	22,9	36,1	22,8	33,2	47,6	
PO ₄ ³⁻	19,8	16,3	50,9	33,3	49,1	
NO ₃ ⁻	6,4	11,6	43,9	25,5	9,7	
Prolin	17,6	17,1	26,1	49,3	73,8	
Saccharose	7,6	7,5	6,8	20,7	78,1	
DMSP	108,9	114,1	128,0	182,0	260,5	
Σ	322,3	403,1	582,9	807,3	911,4	mosmol kg ⁻¹
T	+116,3	- 96,9	-417,1	-692,7	-1088,6	mosmol kg ⁻¹

d) *Acrosiphonia arcta*

	7 206	17 500	34 1000	51 1500	68 2000	$\frac{\text{‰}}{\text{mosmol kg}^{-1}}$
K ⁺	155,6	163,2	186,3	265,8	433,3	
Na ⁺	20,6	22,4	24,5	26,9	27,8	
Mg ²⁺	19,7	20,4	23,0	31,3	33,0	
Ca ²⁺	1,8	1,8	1,8	2,2	8,7	
Cl ⁻	32,6	29,5	53,6	113,8	176,9	
SO ₄ ²⁻	48,0	63,3	95,1	123,2	112,5	
PO ₄ ³⁻	58,1	46,1	57,9	83,7	62,8	
Prolin	57,0	73,4	94,8	195,7	211,5	
Saccharose	29,1	26,1	29,0	41,4	56,2	
DMSP	36,3	45,4	50,6	81,6	88,1	
Σ	458,8	491,4	616,6	965,6	1243,8	mosmol kg ⁻¹
T	+252,8	- 8,6	-383,4	-534,4	-756,2	mosmol kg ⁻¹

e) *Ulva rigida*

	7 206	17 500	34 1000	51 1500	68 2000	$\frac{\text{‰}}{\text{mosmol kg}^{-1}}$
K ⁺	54,8	62,3	139,5	170,6	166,2	
Na ⁺	23,0	21,2	43,7	43,0	42,4	
Mg ²⁺	52,5	57,5	58,9	59,6	62,0	
Ca ²⁺	9,1	12,9	9,0	8,5	13,3	
Cl ⁻	32,7	51,3	83,5	139,4	142,8	
SO ₄ ²⁻	42,8	59,6	62,8	68,5	70,7	
PO ₄ ³⁻	4,3	6,4	8,6	8,0	5,7	
NO ₃ ⁻	21,0	15,3	18,7	3,7	6,3	
Prolin	1,2	6,6	22,2	30,9	32,3	
Saccharose	5,1	37,8	99,3	114,1	89,3	
DMSP	64,5	67,5	79,5	110,6	101,6	
Σ	311,0	398,4	625,7	756,9	732,6	mosmol kg ⁻¹
T	+105,0	-101,6	-374,3	-743,1	-1267,4	mosmol kg ⁻¹

Tab. 6 a-e:

Der prozentuale Anteil der ionischen und organischen Substanzen an der Gesamtkonzentration der Osmotika, und dessen Abhängigkeit von der Salinität bei *Ulothrix implexa* (A), *Ulothrix subflaccida* (B), *Enteromorpha bulbosa* (C), *Acrosiphonia arcta* (D), *Ulva rigida* (E).

A	Ionen	Organika	B	Ionen	Organika
7 ‰	52,3%	47,7%	7 ‰	63,6%	36,4%
17	54,1	45,9	17	72,6	27,4
34	65,6	34,4	34	72,4	27,6
51	66,0	34,0	51	70,2	29,8
68	56,8	43,2	68	65,1	34,9

C	Ionen	Organika	D	Ionen	Organika
7 ‰	61,7%	38,3%	7 ‰	77,4%	22,6%
17	68,6	31,4	17	75,0	25,0
34	73,5	26,5	34	76,2	23,8
51	71,6	28,4	51	72,0	28,0
68	58,5	41,5	68	76,7	23,3

E	Ionen	Organika
7 ‰	79,7%	20,3%
17	75,6	20,3
34	72,1	27,9
51	70,4	29,6
68	73,4	26,6

Untersuchungsobjekte nur bei 7 ‰ ein positiver Turgor berechnet. Bei den übrigen Salinitäten (17 - 68 ‰) konnte lediglich eine unvollständige Bilanz erstellt werden. Demnach müßten die Algen bei diesen Salzgehalten einen negativen Turgor aufweisen.

In den Tabellen 6 a-e sind die prozentualen Anteile der ionischen und organischen Substanzen an der Gesamtkonzentration der Osmotika und dessen Abhängigkeit von der Salinität bei den untersuchten Grünalgen dargestellt.

In beiden *Ulothrix*-Arten und *E.bulbosa* waren unter den Extremsalzgehalten von 7 und 68 ‰ die Anteile der organischen Osmotika am höchsten. Unter Kontrollbedingungen war der ionische Anteil am größten. In *A.arcta* und *U.rigida* wurden relativ konstante und identische Verhältnisse bei allen Salinitäten beobachtet. Auch war bei diesen beiden Arten der prozentuale Anteil der organischen Osmolyte nach einer hyperosmotischen Behandlung deutlich niedriger (23,3 – 26,6%) als bei *U.subflaccida* (34,9%). Ein noch größerer Unterschied wurde im Vergleich zu *U.implexa* und *E.bulbosa* (41,5 – 43,2%) bestimmt.

3.5. Versuche zum DMSP-Metabolismus

Das vorherige Kapitel 3.4.4. zeigte unter anderem ganz eindeutig den Einfluß der Salinität auf den intrazellulären DMSP-Gehalt. Die Wirkung anderer abiotischer Faktoren wurde daher weiter untersucht.

3.5.1. DMSP in Abhängigkeit von der Tageslänge

Die Veränderungen im DMSP-Gehalt der antarktischen Isolate *Ulothrix implexa*, *Ulothrix subflaccida*, *Enteromorpha bulbosa* und *Acrosiphonia arcta* in Reaktion auf unterschiedliche Tageslängen und 3 verschiedene Lichtintensitäten sind in den Abb. 14 a–d gezeigt. Der applizierte Licht-Dunkel-Rhythmus, welcher dem natürlichen Jahresgang der Tageslängen in der Antarktis entsprach, ist in Abb. 3 dargestellt. Die subantarktische *Ulva rigida* wurde in diese Untersuchung zur saisonalen Lichtänderung nicht mit einbezogen.

Alle Arten zeigten ein sehr ähnliches Verhalten. Im antarktischen Sommer unter Langtag-Bedingungen wurden die höchsten DMSP-Konzentrationen gemessen. Zum Herbst nahmen die DMSP-Gehalte simultan mit fallenden Tageslängen ab. Im antarktischen Winter (Kurztag-Bedingungen) wurden die niedrigsten DMSP-Werte beobachtet. Mit ansteigenden Tageslängen im Frühjahr wurde wieder eine Zunahme der DMSP-Konzentrationen festgestellt. Die Algen zeigten alle eine ähnliche Reaktion für eine gegebene Lichtintensität – eine DMSP-Akkumulation unter Langtag-Bedingungen und entsprechend umgekehrt eine DMSP-Verminderung unter Kurztag-Bedingungen. Außerdem wurden die DMSP-Gehalte durch die Bestrahlungsstärke beeinflusst: je höher die Lichtintensität, desto mehr DMSP wurde angereichert. Eine Ausnahme bildet *A.arcta*. Die Kurven bei 30 und 55 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ unterschieden sich nur unwesentlich voneinander während der meisten Zeit des Jahres (Abb.

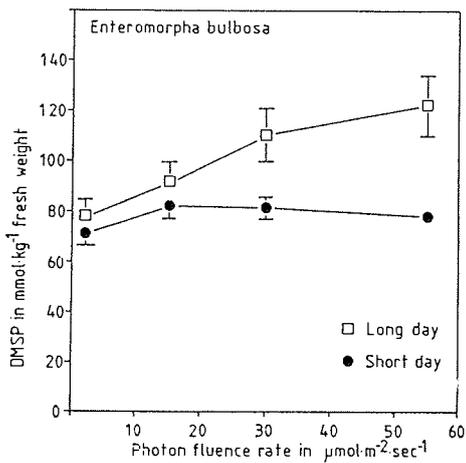
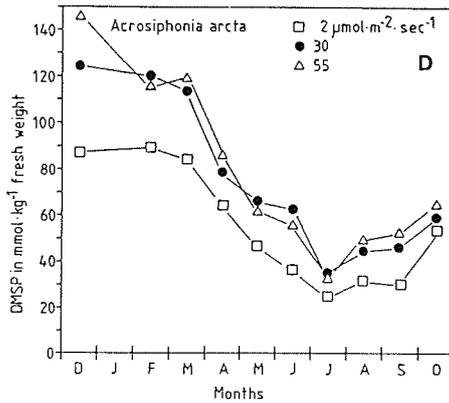
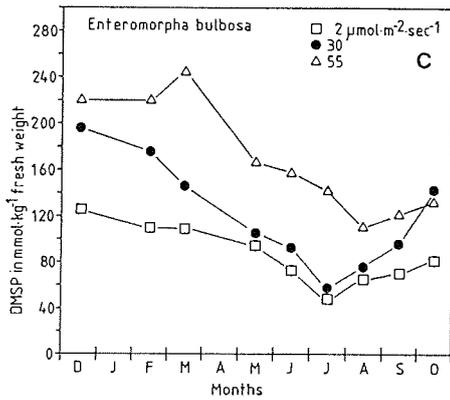
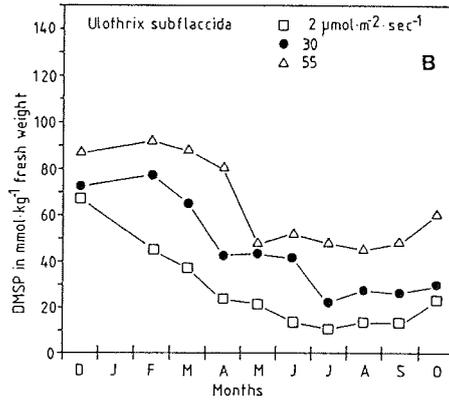
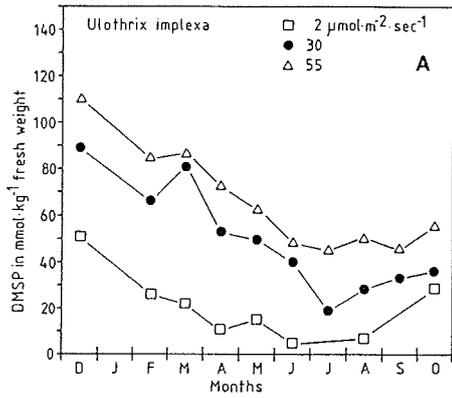


Abb. 14 a-d:
Die jahreszeitlich fluktuierenden DMSP-Konzentrationen der antarktischen Grünalgen, welche bei 2, 30 und 55 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{sec}^{-1}$ angezogen wurden. Dargestellt ist der Mittelwert aus 4 Messungen (Standardabweichung < 10%).

Abb. 15:
Intrazellulärer DMSP-Gehalt von *Enteromorpha bulbosa* als eine Funktion der Lichtintensität und der Tageslänge. Dargestellt ist der Mittelwert \pm Standardabweichung (n=4).

14 d). Folglich kann angenommen werden, daß bei $30 \mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ die DMSP-Synthese in *A.arcta* lichtgesättigt ist.

Der Einfluß einer 4 wöchigen Inkubation unter Kurztag- und Langtag-Bedingungen in Kombination mit verschiedenen Lichtintensitäten auf den DMSP-Gehalt in *E.bulbosa* ist in Abb. 15 dargestellt. Unter Kurztag-Bedingungen stieg die DMSP-Konzentration zwischen 2 und $15 \mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ um 15% an, und blieb auf diesem Niveau auch bei höheren Bestrahlungen konstant. Im Gegensatz dazu nahm der DMSP-Gehalt unter Langtag-Bedingungen von 2 bis $55 \mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ bis auf das 1½ fache des Ausgangswertes kontinuierlich zu.

3.5.2. DMSP in Abhängigkeit von der Lichtintensität

In den Abb. 16 a-e ist der Einfluß der Bestrahlungsstärke auf den intrazellulären DMSP-Gehalt der Untersuchungsobjekte nach 4 wöchiger Kultivierung dargestellt. Die Ergebnisse für *E.bulbosa* sind bereits in der Abb. 15 beschrieben worden.

Allen Arten war gemeinsam, daß im Dunkeln die DMSP-Konzentrationen signifikant höher waren als in Pflanzen, die bei niedrigen Photonenfluenzraten (2 bis $30 \mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$) wuchsen. Jedoch wurde in allen Isolaten ein erhöhter DMSP-Gehalt unter den höchsten Lichtintensitäten bestimmt. *U.implexa*, *A.arcta* und *U.rigida* reicherten DMSP linear mit steigender Bestrahlung an. Im Gegensatz zu diesen Arten fiel in *U.subflaccida* und in *Blidingia minima* die DMSP-Konzentration mit anwachsenden Photonenfluenzraten zwischen 2 und $30 \mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ ab. Eine weitere Erhöhung der Lichtintensität auf $55 \mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ wurde jedoch von einer starken DMSP-Akkumulation begleitet.

Der DMSP-Gehalt der Pflanzen nach Hälterung in völliger Dunkelheit ist in den Abb. 17 a-e und 18 dargestellt. *U.implexa*, *U.subflaccida*, *E.bulbosa* und *U.rigida* zeigten nach einer mehr als 4 wöchigen Dunkelinkubation einen unveränderten DMSP-Spiegel, während in *A.arcta* die DMSP-Konzentration linear um über 50% gegenüber dem Ausgangswert reduziert wurde. *Urospora penicilliformis* reduzierte bereits zwischen dem 11. und 18. Tag in Dunkelheit den DMSP-Gehalt auf 25% der Kontrolle (Abb. 17 e). Nach 60 Tagen war dieser Wert unwesentlich vermindert, während nach 93 Tagen die Konzentration nur noch 0,1% der Kontrolle ausmachte (Daten nicht gezeigt). In *E.bulbosa* nahm der DMSP-Gehalt erst nach einer sehr langen Dunkelperiode von 170 Tagen deutlich ab (Abb. 18). Eine Wiederbelichtung dieser Art führte zu einer signifikanten DMSP-Akkumulation, welche von der Lichtintensität abhängig war – je größer die Bestrahlungsstärke desto höher die Anreicherungsrate.

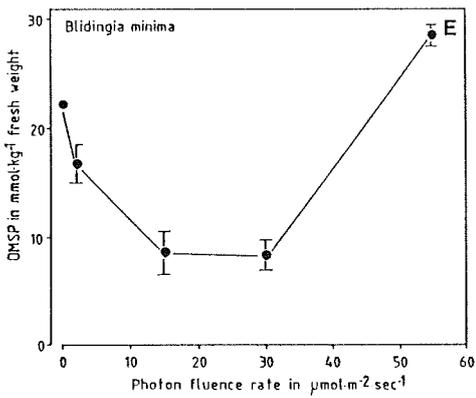
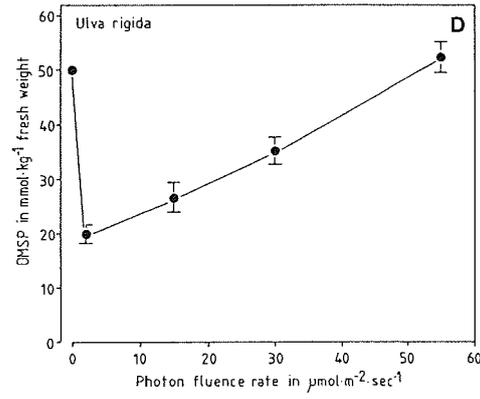
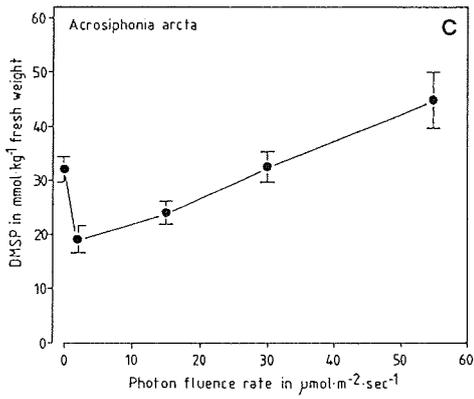
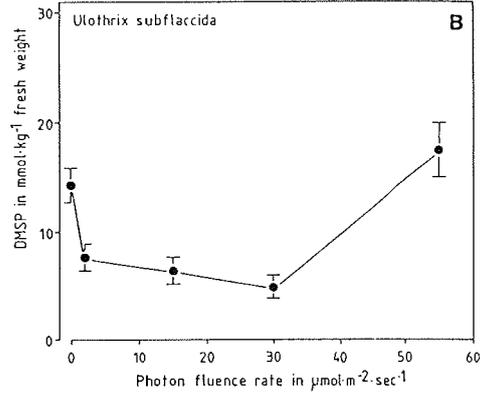
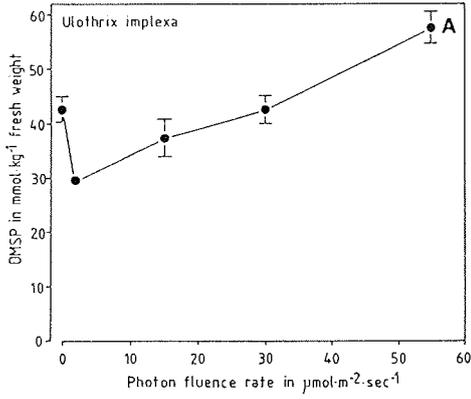


Abb. 16 a-e:
Intrazelluläre DMSP-Gehalte der untersuchten Grünalgen als eine Funktion der Lichtintensität. Dargestellt ist der Mittelwert \pm Standardabweichung (n=4).

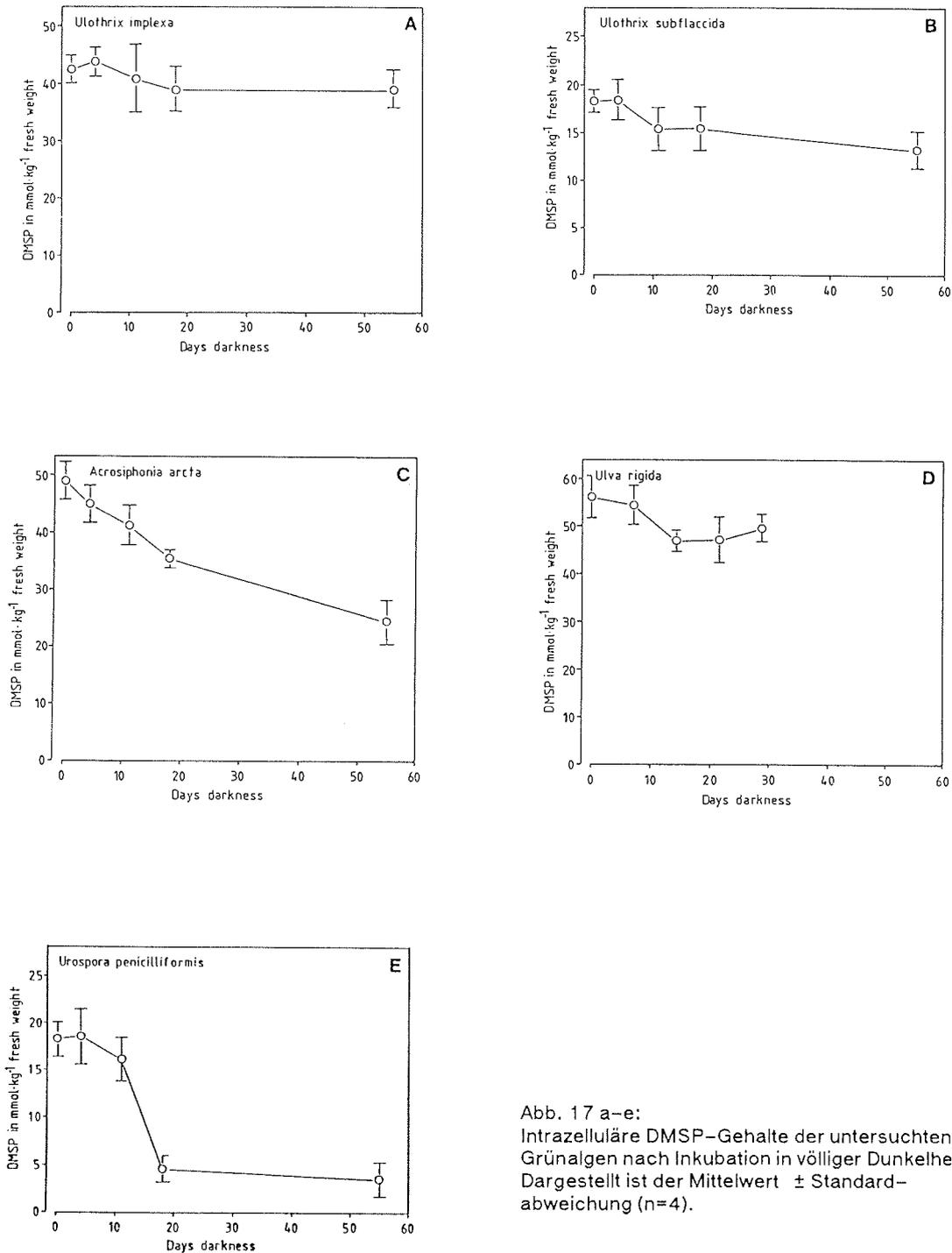


Abb. 17 a-e:
 Intrazelluläre DMSP-Gehalte der untersuchten Grünalgen nach Inkubation in völliger Dunkelheit. Dargestellt ist der Mittelwert \pm Standardabweichung (n=4).

Um den Einfluß des Lichtfaktors auf den DMSP-Gehalt weiter zu charakterisieren, wurden die unter 2.5. beschriebenen Salzschock-Versuche auch in völliger Dunkelheit durchgeführt (Abb. 19 a-e). Wie bereits im Kapitel 3.4.4. aufgezeigt, akkumulierten alle Untersuchungsobjekte ausgehend von 34 ‰ mit ansteigender Salinität DMSP. Dieses Verhalten wurde jedoch nur im Licht beobachtet, d.h. im Dunkeln zeigten alle Arten nach einem hypersalinen Stress keine DMSP-Anreicherung. Unter hypoosmotischen Bedingungen wurde genau wie im Licht auch im Dunkeln bei den meisten Algen eine Abnahme der DMSP-Konzentration gemessen. Bei *E.bulbosa* und *U.rigida* war die DMSP-Reduzierung im Dunkeln proportional stärker ausgeprägt als im Licht.

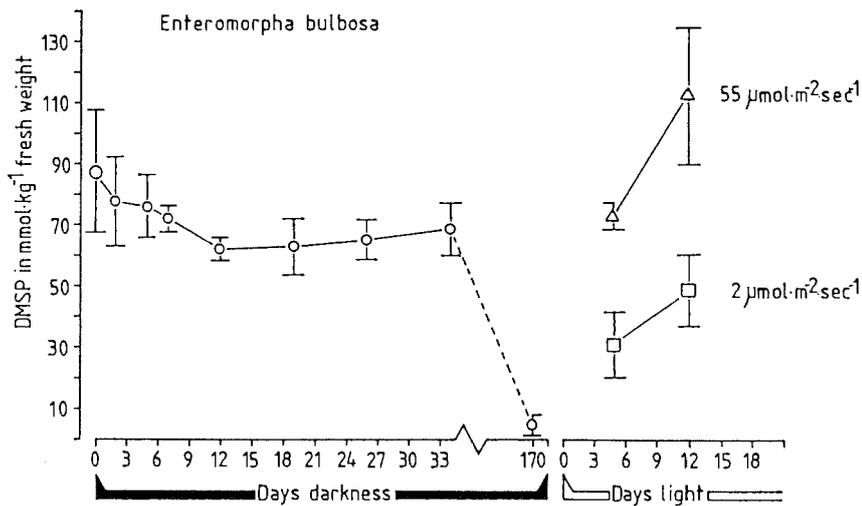


Abb. 18:

Intrazelluläre DMSP-Konzentration von *Enteromorpha bulbosa* nach 170 Tagen in völliger Dunkelheit, und nach anschließender Wiederbelichtung mit 2 und 55 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$. Dargestellt ist der Mittelwert \pm Standardabweichung ($n=4$).

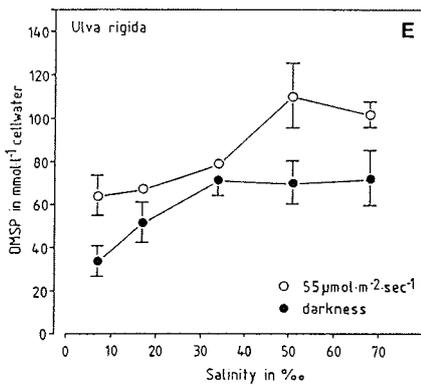
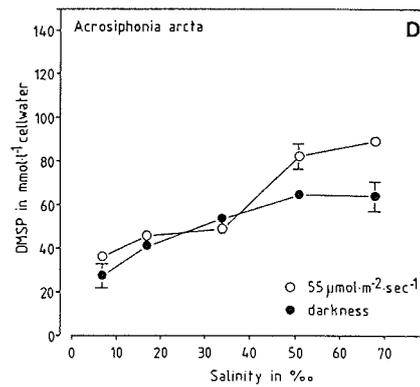
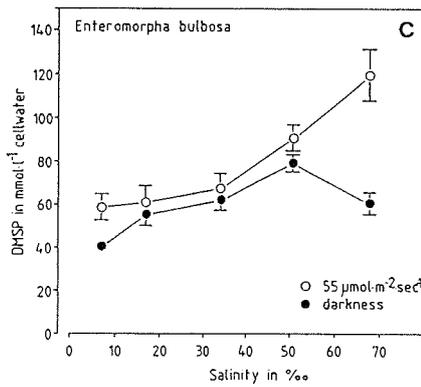
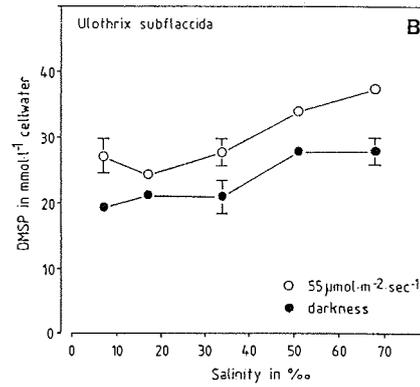
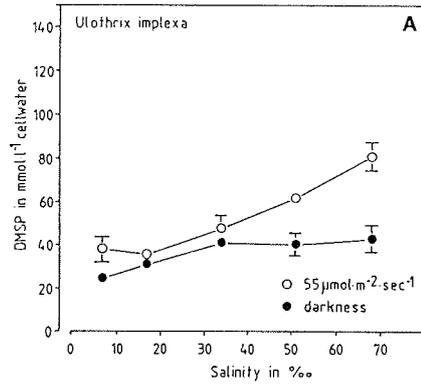


Abb. 19 a-e:
Intrazelluläre DMSP-Gehalte der untersuchten Grünalgen als eine Funktion der Salinität und der Lichtintensität (0 und 55 $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{sec}^{-1}$). Dargestellt ist der Mittelwert \pm Standardabweichung (n=4).

3.5.3. DMSP in Abhängigkeit von der Temperatur

In den Abb. 20 a-e ist der Einfluß der Temperatur auf die intrazellulären DMSP-Konzentrationen der untersuchten Grünalgen gezeigt.

In *U.implexa* und *E.bulbosa* stieg der DMSP-Level mit abnehmender Temperatur zwischen 0 und 15°C nahezu linear an. Die Konzentrationen zwischen 15 und 20°C waren identisch. *U.subflaccida* zeigte den proportional stärksten DMSP-Anstieg nach einer Temperaturemniedrigung von 10 auf 5°C. Eine Verminderung der Temperatur auf 0°C wurde durch eine weitere, wenn auch nur geringe DMSP-Zunahme begleitet. Umgekehrt wurde bei 15°C die niedrigste DMSP-Konzentration gemessen. Einige Thalli von *U.subflaccida* waren bei dieser Temperatur bräunlich gefärbt, was auf eine Schädigung hindeutet. In *A.arcta* wurde eine lineare Beziehung zwischen dem DMSP-Gehalt und der Temperatur über den gesamten Meßbereich von 0 bis 20°C beobachtet, d.h. die höchsten Werte wurden bei der niedrigsten Temperatur bestimmt. *U.rigida* wies einen konstanten DMSP-Level zwischen 10 und 20°C auf. Eine Verminderung der Temperatur auf 5 und 0°C wurde von einer linearen Zunahme der DMSP-Konzentration begleitet.

Noch deutlich höhere DMSP-Gehalte zeigten sich bei Algen, die langfristig bei 0°C kultiviert wurden (siehe Abb. 14 a-d). *E.bulbosa* enthielt beispielsweise im Tageslängen-Simulationsversuch (3.5.1.) bei $55 \mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ und einem Hell-Dunkel-Rhythmus von 18:6 Stunden einen doppelt so hohen DMSP-Gehalt im Vergleich zu den hier dargestellten Daten.

In der Tab. 7 ist der additive Einfluß einer Temperaturemniedrigung auf die DMSP-Konzentration nach einem hyperosmotischen Salzschock von 72 Stunden in *E.bulbosa* gezeigt. Der Salzeffekt wurde bereits ausführlich in 3.4.4. beschrieben. In diesem Experiment, bei 0°C unter ansonsten identischen Bedingungen durchgeführt, akkumulierte *E.bulbosa* deutlich mehr DMSP als bei 10°C. Jedoch war der proportionale DMSP-Anstieg zwischen den verschiedenen hypersalinen Medien bei 10°C größer.

Tab. 7:

DMSP-Akkumulation (mmol l^{-1} Zellwasser) in *Enteromorpha bulbosa* nach einem hypersalinen Schock und in Abhängigkeit von der Inkubationstemperatur. Dargestellt ist der Mittelwert \pm Standardabweichung (n=4).

	0°C	10°C
34 ‰	210,7 \pm 19,8	128,0 \pm 14,6
51 ‰	248,9 \pm 28,2	182,0 \pm 12,3
68 ‰	328,4 \pm 8,6	260,5 \pm 28,4

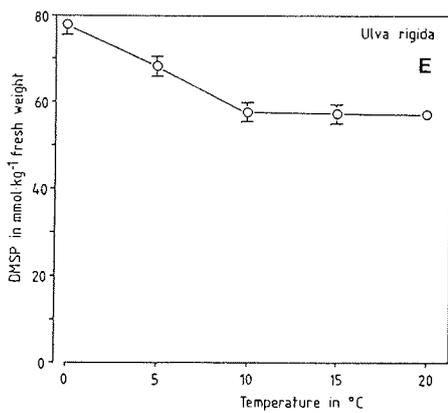
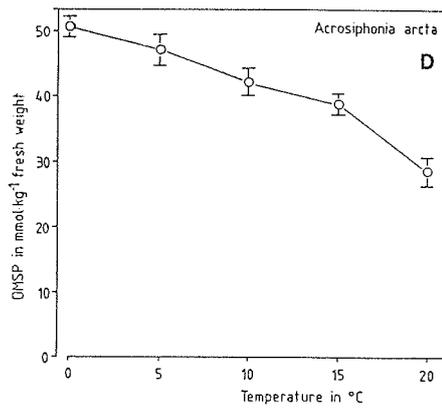
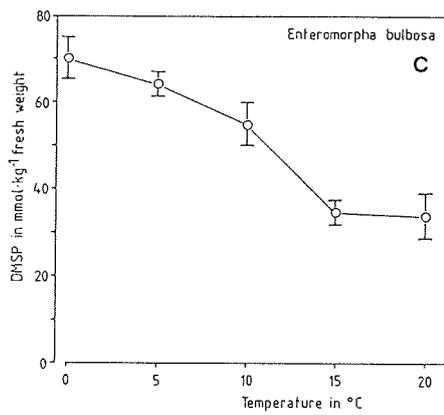
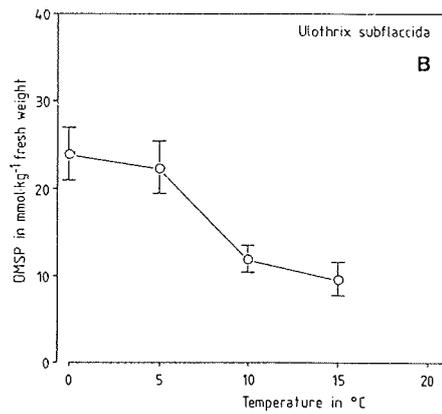
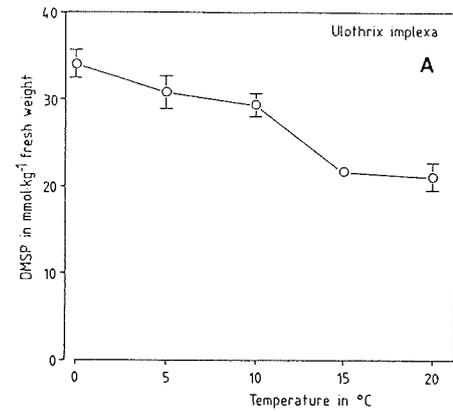


Abb. 20 a-e:
Intrazelluläre DMSP-Gehalte der untersuchten Grünalgen als eine Funktion der Temperatur. Dargestellt ist der Mittelwert \pm Standardabweichung (n=4).

3.6. Protein-Gehalt in Abhängigkeit von der Salinität

In der Tab. 8 ist der Proteingehalt der untersuchten Algen nach Inkubation in verschiedenen Salinitäten dargestellt.

U.implexa zeigte die höchste Protein-Konzentration bei 34 ‰. Nach einer hypoosmotischen Belastung auf 17 ‰ fiel der Protein-Spiegel deutlich ab, und blieb auf diesem Niveau, auch wenn die Salinität weiter auf 7 ‰ erniedrigt wurde. Umgekehrt führte eine Erhöhung des Salzgehaltes auf 51 und 68 ‰ zu einer zwar kontinuierlichen, aber nur relativ geringen Abnahme des Protein-Pools. In *U.subflaccida* waren die Protein-Konzentrationen bei 7, 34 und 51 ‰ identisch, während bei 17 ‰ eine leichte Erhöhung gemessen wurde. Im Gegensatz dazu wurde bei 68 ‰ eine deutliche Verminderung des Protein-Levels beobachtet. *E.bulbosa* wies relativ ähnliche Protein-Gehalte zwischen 7 und 51 ‰ auf, während bei der höchsten Salinität eine signifikante Abnahme festgestellt wurde. Ähnlich wie *U.implexa* wurde in *A.arcta* der größte Protein-Pool unter Kontroll-Bedingungen bestimmt. Eine hypoosmotische Belastung wurde von einer relativ geringen Verminderung der Protein-Konzentration begleitet, während nach einem hyperosmotischen Stress die Konzentration deutlich abnahm. Jedoch wurden bei 51 und 68 ‰ identische Protein-Gehalte beobachtet. *U.rigida* zeigte über alle Medien einen linearen Zusammenhang zwischen dem Protein-Pool und der Salinität - je niedriger der Salzgehalt desto höher die Protein-Konzentration.

Der Stärke-Gehalt aller untersuchten Arten blieb nach verschiedenen Salzbehandlungen unverändert (Daten nicht gezeigt).

Tab. 8:

Der Protein-Gehalt (mg g^{-1} Trockengewicht) der untersuchten Grünalgen in Reaktion auf verschiedene Salinitäten.

Dargestellt ist der Mittelwert aus 4 Bestimmungen. Die Standardabweichung war überall < 20%.

	7	17	34	51	68 ‰
<i>Ulothrix implexa</i>	43,4	42,5	76,1	72,0	64,5
<i>Ulothrix subflaccida</i>	80,7	98,7	78,4	80,8	49,7
<i>Enteromorpha bulbosa</i>	55,9	45,2	47,8	52,9	34,7
<i>Acrosiphonia arcta</i>	73,4	70,1	80,0	51,1	54,5
<i>Ulva rigida</i>	70,6	53,4	45,9	39,0	25,8

4. Diskussion

4.1. Wachstums-Versuche

4.1.1. Temperatur

Alle untersuchten Grünalgen, mit Ausnahme von *Ulothrix subflaccida* und *Acrosiphonia arcta*, wuchsen über den gesamten Bereich der getesteten Versuchstemperaturen von 0–20°C (Abb. 4 a–e). WIENCKE und TOM DIECK (1990) bestimmten für *U.subflaccida* eine maximale Überlebenstemperatur von 23–25°C nach 14 tägiger Inkubation unter verschiedenen Temperaturen. Diese Angaben liegen sicherlich zu hoch und lassen sich mit der kurzen Versuchsdauer erklären. Auch wenn YARISH et al. (1987) eine 14 tägige Zeitspanne als ausreichend ansehen zum experimentellen Nachweis der oberen Lethaltemperatur, so haben die eigenen Untersuchungen zum Einfluß der Temperatur auf den DMSP-Gehalt (3.5.3.) gezeigt, daß *U.subflaccida* nach 4–6 Wochen bei 20°C abgestorben war und teilweise auch bei 15°C schon Schädigungen aufwies. Die Temperaturtoleranz von *U.subflaccida* würde sich nach 4–6 Wochen Versuchsdauer sicherlich erniedrigen und ist von daher vergleichbar mit der von antarktisch endemischen Braun- und Rotalgen (11–18°C, WIENCKE und TOM DIECK, 1989). Als Gegensatz sei exemplarisch eine warmgemäßigte grüne *Caulerpa paspaloides* mit einer Überlebenstemperatur von 37–38°C genannt (O'NEAL und PRINCE, 1988).

Die maximale Überlebenstemperatur von *A.arcta* betrug für das antarktische Isolat 21–22°C (WIENCKE und TOM DIECK, 1990), und für Pflanzen von Helgoland 20–23°C (LÜNING, 1984), d.h. Material von der südlichen und der nördlichen Hemisphäre zeigte keinen signifikanten Unterschied. Hinsichtlich der optimalen Wachstumstemperatur bleibt jedoch festzustellen, daß *A.arcta* aus der Antarktis die höchste Wachstumsrate mit rund 25% Tag⁻¹ bei 5°C aufwies (Abb. 4 d), während für das Pendant aus Helgoland ein Maximum bei 10°C bestimmt wurde, aber nur mit 4% Zuwachs Tag⁻¹ (FORTES und LÜNING, 1980). Diese Unterschiede deuten auf die Entwicklung genetisch gesonderter Temperatur-Ökotypen, wie sie beispielsweise für die Braunalgen *Ectocarpus siliculosus* (BOLTON, 1983) und *Laminaria saccharina* (GERARD und DU BOIS, 1988) beschrieben wurden. Aufgrund der Wachstumskurve und der Temperaturtoleranz würde man *A.arcta* auch in den warmgemäßigten Breiten erwarten. Diese Art wird jedoch bei Temperaturen von $\geq 15^\circ\text{C}$ nicht fertil (KORNMAN, 1964 b), und kann deshalb nicht in Gebieten vorkommen mit Wintertemperaturen höher als 16°C. Eine Ausbildung des Codiolum-Stadiums von *A.arcta*

wird nur bei niedrigen Temperaturen unter Kurztag-Bedingungen (Winter) induziert (VAN DEN HOEK, 1982). Gerade die Entwicklung bestimmter Stadien im Lebenszyklus von Algen ist von der (saisonal oft relativ niedrigen) Standorttemperatur abhängig, was die Verbreitungsareale vieler Arten erklärt (CAMBRIDGE et al., 1990; LÜNING und TOM DIECK, 1989). Bei der verwandten *Urospora wormskioldii* wurden beispielsweise je nach Inkubationstemperatur unterschiedliche Zoosporen ausgebildet, die zu einem Faden-, Zwerg- oder Codiolumstadium auskeimten (BACHMANN et al., 1976). Bemerkenswert ist hierbei vor allen Dingen, daß sich die drei Stadien in der Zusammensetzung der Zellwand und hinsichtlich des Polysaccharid-Stoffwechsels deutlich unterscheiden. Demnach scheint die Temperatur nicht nur die Zoosporenbildung *per se* zu beeinflussen, sondern außerdem die Aktivierung bestimmter Gene. Daraus resultiert die Ausbildung spezieller temperaturangepaßter Enzyme bzw. Enzymvarianten und Stoffwechseleinstellungen.

Alle antarktischen Isolate wiesen deutlich höhere Wachstumsraten bei 0°C auf im Vergleich zu der subantarktischen *Ulva rigida*. Auch die kaltgemäßigte *Blidingia minima* zeigte einen ähnlichen Kurvenverlauf wie *U.rigida*, mit einer sehr niedrigen Rate bei 0°C (Daten nicht gezeigt). FORTES und LÜNING (1980) können diese niedrigen Wachstumsraten bei 0°C mit helgoländer und BIRD et al. (1979) mit kanadischen Arten bestätigen. Umgekehrt deuten hohe Wachstumsraten bei niedrigen Temperaturen auf kälteadaptierte Enzyme und einen entsprechend angepaßten Stoffwechsel. Unterstützt wird diese Aussage durch Untersuchungen an dem photosynthetischen Schlüsselenzym Ribulose-Bisphosphat-Carboxylase-Oxygenase (RUBISCO) aus antarktischen Diatomeen, welches eine maximale Aktivität bei 4°C zeigte (DESCOLAS-GROS und DE BILLY, 1987). Im Gegensatz dazu konnten diese Autoren an Enzympräparationen aus temperierten Arten ein Maximum bei 20°C nachweisen. Nach SCHLEE (1986) kann eine biochemische Anpassung an niedrige Temperaturen von einem Organismus auf verschiedenen Wegen realisiert werden:

1. Konzentrationsänderung bereits existierender Enzyme ("quantitative Strategie")
2. Ausbildung neuer Enzymvarianten bei verschiedenen Temperaturen ("qualitative Strategie")
3. Modulation der Aktivität bereits existierender Enzyme ("Modulationsstrategie")

Gerade die letzte Strategie scheint besonders für Organismen der Litoralzone, die meist stark schwankenden Temperaturen ausgesetzt sind, einen geeigneten Adaptationsmechanismus darzustellen. Es ist gut vorstellbar, daß eine Temperaturkompensation kurzfristig durch die Änderung der Proteinkonformation erreicht werden kann, wodurch die Affinität zwischen Enzym und Substrat und folglich die Geschwindigkeit des katalytischen Umsatzes beeinflusst wird (SCHLEE, 1986).

Zusammengefaßt bleibt festzustellen, daß die antarktisch/ kaltgemäßigten Grünalgen einen höheren Temperaturbedarf für das vegetative Wachstum und breitere Temperaturtoleranzen aufweisen, als antarktisch endemische Arten (WIENCKE und TOM DIECK, 1989). Aufgrund der Wachstumskurven können *Ulothrix implexa*, *Enteromorpha bulbosa* und *U.rigida* als eurytherme Organismen klassifiziert werden, während *U.subflaccida* als stenotherm zu betrachten ist. *A.arcta* nimmt eine mittlere Position ein. Jedoch sagen diese Ergebnisse nichts über die Kälte- und Gefrierresistenz der untersuchten Arten aus. Gerade Algen aus der oberen Gezeitenzone besitzen meist eine ausgeprägte Widerstandsfähigkeit gegen Gefrierstress (FRAZER et al., 1988; DAVISON et al., 1989).

4.1.2. Licht

Aus den Versuchen zur Lichtadaptation (Abb. 5 a-e) geht hervor, daß die filamentösen Grünalgen *U.implexa*, *U.subflaccida* und *A.arcta* besser an niedrige Lichtintensitäten angepaßt sind als die thallose Arten *E.bulbosa* und *U.rigida*. Auch die thallose *B.minima* verhält sich in ihrer Wachstumskurve sehr ähnlich wie *U.rigida* (KARSTEN et al., 1990 c). ARNOLD und MURRAY (1980) konnten an verschiedenen Grünalgen eine Korrelation zwischen der Thallusmorphologie und der maximalen Photosyntheserate nachweisen. Auch wenn vergleichbare Untersuchungen hinsichtlich des Wachstums fehlen, so kann doch davon ausgegangen werden, daß die Thallusmorphologie die Effizienz der Photonenabsorption und damit letztlich die Energiebereitstellung für Wachstumsprozesse beeinflusst.

Die antarktischen Isolate, mit Ausnahme von *E.bulbosa*, zeigten eine Lichtsättigung des Wachstums zwischen 25 und 55 $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{sec}^{-1}$, während die Kurve der subantarktischen *U.rigida* erst oberhalb von 55 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ lichtgesättigt war. Diese Werte liegen deutlich niedriger als in Arten der gemäßigten bzw. kaltgemäßigten Breiten. In Keimlingen der litoralen Grünalgen *Monostroma nitida* und *Ulva pertusa* aus Japan wurde ein lichtgesättigtes Wachstum erst zwischen 60 und 100 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ beobachtet (OHNO, 1969). *Ulva lactuca* von Helgoland zeigte eine Wachstumssättigung oberhalb von 70 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ (FORTES und LÜNING, 1980). Aus diesen Ergebnissen läßt sich ableiten, daß das Wachstum von antarktischen Algen genetisch fixiert bei viel niedrigeren Lichtintensitäten gesättigt ist im Vergleich zu Arten aus den mehr gemäßigten Regionen. Unterstützt wird diese These durch eine Untersuchung an polaren und kaltgemäßigten Braunalgen, die zu ähnlichen Resultaten führte (WIENCKE und FISCHER, 1990). Auch antarktische Kieselalgen weisen

oft eine Anpassung an Schwachlichtbedingungen auf, d.h. bei diesen Arten wird das Wachstum bereits zwischen 15 und 20 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ gehemmt (RIVKIN und PUT, 1987). In *U.lactuca* aus Dänemark war der Lichtkompensationspunkt für das Wachstums mit 2,5 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ (SAND-JENSEN, 1988 a) höher als in den antarktischen Isolaten, welche auch bei Photonenfluenzraten von $\leq 2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ gut wuchsen. VERMAAT und SAND-JENSEN (1987) konnten jedoch den Lichtkompensationspunkt in *U.lactuca* auf 1,7 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ erniedrigen, nachdem diese Art für 39 Tage an Schwachlicht-Bedingungen akklimatisiert wurde. Mikroalgen aus tieferen Wasserschichten weisen oft noch niedrigere Kompensationspunkte von 0,1-1,0 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ auf (GEIDER et al., 1985, 1986). Diese Arbeiten demonstrieren ganz deutlich, daß das vorherrschende Lichtregime am natürlichen Standort bzw. im Labor neben der genetischen Konstitution das Wachstumsverhalten bei unterschiedlichen Lichtintensitäten prägt. Gerade *U.lactuca* gilt als eine sehr plastische Art, die sich schnell auf veränderte Lichtbedingungen physiologisch einstellen kann. Eine Anpassung an sehr niedrige Photonenfluenzraten wird durch eine Zunahme im Chlorophyll-Gehalt, in der Lichtabsorption und der photosynthetischen Effizienz und durch eine Abnahme der relativen Wachstumsrate und der Respiration erreicht (VERMAAT und SAND-JENSEN, 1987). Ähnliche Mechanismen können für die untersuchten Grünalgen postuliert werden, denn aufgrund der Wachstumsversuche und der Arbeit von WIENCKE (1990 b) müssen diese Pflanzen als schwachlichtadaptiert charakterisiert werden. Man kann von daher annehmen, daß die antarktischen Algen auch unter einer Meereisbedeckung noch geringste Photonenfluenzraten für Wachstumsprozeße nutzen könnten. Andererseits, als Arten der Gezeitenzone, sind sie im antarktischen Sommer oft sehr hohen Lichtintensitäten ausgesetzt. Eine Akklimatisation an eine hohe Bestrahlung dürfte sicherlich ähnlich schnell vonstatten gehen wie bei *Ulva rotundata*, die sich innerhalb nur weniger Tage von Schwachlicht- an Starklichtbedingungen anpassen konnte (HENLEY und RAMUS, 1989 a,b). Diese Art zeigte dabei eine signifikante Steigerung der Wachstums- und der Photosynthese-/Respirationsrate unter lichtsättigenden Bedingungen, während der Chlorophyll-Gehalt reduziert wurde. Eine biochemische Erklärung für diese physiologischen Anpassungen mag in einer veränderten Aktivität oder erhöhten Konzentration der RUBISCO liegen. Neuere Untersuchungen haben gezeigt, daß planktische Mikroalgen, die an Schwachlichtbedingungen angepaßt waren, deutlich niedrigere RUBISCO-Aktivitäten aufwiesen im Vergleich zu Starklicht-adaptierten Pflanzen (RIVKIN, 1990).

Die Anpassung von *A.arcta* an niedrige Photonenfluenzraten spiegelt sich auch durch den extrem geringen Lichtbedarf von 31,4 $\text{mol m}^{-2} \text{Jahr}^{-1}$ für einen vollständigen Lebenszyklus

wieder (WIENCKE, 1990 b). Auch wenn *E.bulbosa* keine Lichtsättigung des Wachstums zeigte, so wurde doch für diese Art ein ebenfalls sehr niedriger Lichtbedarf ermittelt, um einen kompletten Lebenszyklus zu durchlaufen (WIENCKE, 1990 b). Die Anpassung an extreme Situationen wird auch daran deutlich, daß *E.bulbosa* ein Jahr in völliger Dunkelheit unbeschadet übersteht (WIENCKE, 1988). Eigene Untersuchungen bestätigen dieses Ergebnis. Im Gegensatz dazu überlebte *U.lactuca* aus Dänemark nur 2 Monate Dunkelheit (VERMAAT und SAND-JENSEN, 1987).

4.1.3. Salinität

Mit Ausnahme von *U.implexa* (vergleiche weiter unten) zeigten alle übrigen antarktischen Untersuchungsobjekte ihre maximale Wachstumsrate bei der Kontrollsalinität von 34 ‰. Die subantarktische *U.rigida* hatte ein Optimum zwischen 17 und 34 ‰ (Abb. 6 a-e). MUNDA (1967) wies darauf hin, daß die maximale Wachstumsrate in den Salinitäten vorkommt, die dem natürlichen Biotop der Algen am meisten ähneln. Das bedeutet für sublitorale Arten, die in einem relativ stabilen Milieu leben, ein stenohalines Verhalten hinsichtlich des Wachstums. Im Gegensatz dazu müssen die euryhalinen Algen der Gezeitenzone eine breite Wachstumsreaktion unter variablen Salzgehalten aufweisen. Beispielsweise wächst die sublitorale Grünalge *Codium fragile* nur zwischen 12 und 42 ‰ (HANISAK, 1979), während in der eulitoralischen Rotalge *Porphyra umbilicalis* Wachstum zwischen 7 und > 51 ‰ beobachtet wurde (WIENCKE, 1980). Die Untersuchungen von BIRD et al. (1979) an verschiedenen Rot- und Braunalgen bestätigen diese Aussagen. Die meisten der in dieser Arbeit untersuchten Algen zeigten noch breitere Wachstumsmuster und können demnach als euryhaline Arten charakterisiert werden.

Das Wachstumsoptimum von *U.implexa* lag eindeutig bei den niedrigeren Salzgehalten und deckt sich mit der natürlichen Verbreitung dieser Art in der nördlichen Hemisphäre. LOKHORST und VROMAN (1974) beschrieben diese Alge als typischen Süßwasser-Organismus, der in vielen niederländischen Binnengewässern vorkommt. Die Hemmung des Wachstums bei 68 ‰ läßt sich von daher erklären.

A.arcta reagierte von allen Untersuchungsobjekten am empfindlichsten auf eine Änderung der Salinität. Eine Erklärung für diese relativ geringe Toleranz liegt möglicherweise in der Zellstruktur. Diese Art kann nach der Definition von GUTKNECHT et al. (1978) als "giant-celled" Alge bezeichnet werden. Großzellige und siphonale Makroalgen, wie z.B. *Caulerpa mexicana*, sind in der Regel stenohalin bezüglich des Wachstums. Eine Einstellung des

Wachstums unter Extremsalinitäten muß im Zusammenhang mit der osmotischen Adaptation gesehen werden, denn diese Arten regulieren ihr internes osmotisches Potential vor allem über anorganische Ionen (KIRST und BISSON, 1979; BISSON und KIRST, 1979). Hohe Ionenkonzentrationen wiederum reduzieren das Wasserpotential der Zellen und beeinflussen den Metabolismus, und folglich auch Wachstumsprozesse (KIRST, 1990). Im Gegensatz dazu produzieren zytoplasmareiche Arten unter Salzstress vor allem "compatible solutes". Diese für das Wachstum wichtigen Metabolite werden zwar auch dem Stoffwechsel entzogen, sorgen aber für eine gewisse Kompensation der negativen ionischen Effekte, und garantieren somit eine breitere Wachstumstoleranz.

Das Wachstumsmuster von *A.arcta* sagt jedoch nichts über das Toleranzverhalten der Zellen aus, d.h. die Fähigkeit hohe Salinitäten zu überleben.

4.2. Photosynthese-Respirations-Versuche

Der Einfluß der Temperatur auf die Photosynthese und Respiration wurde in der vorliegenden Dissertation nicht untersucht, weil eine Diplomarbeit zu diesem Thema von J.RAHMEL (1990) abgefaßt wurde.

4.2.1. Licht

Die Photosynthese-Licht-Kurven der Abb. 7 a-e charakterisieren alle untersuchten Grünalgen als typische Schwachlicht-Pflanzen. Insbesondere die niedrigen Lichtkompensations- und Lichtsättigungspunkte (RAVEN et al., 1979) sprechen für diese Klassifizierung. Im Gegensatz dazu gilt die nah verwandte *B.minima* als typische Starklicht-Pflanze, weil sie entsprechend einen hohen Lichtkompensations- und Lichtsättigungspunkt aufwies (KARSTEN und KIRST, 1989 a). Starklicht-Pflanzen besitzen im allgemeinen eine höhere photosynthetische Kapazität und Respirationsrate. Auch hinsichtlich des Wachstums sind sie an hohe Bestrahlungsstärken besser angepaßt (WIENCKE und DAVENPORT, 1987). Andererseits ist die relative Quantenausbeute der Photosynthese im lichtlimitierten Bereich bei den Schwachlicht-Pflanzen höher als bei den Starklicht-Pflanzen (BERRY und RAISON, 1981).

Die Charakterisierung als Schwachlichtalgen kann mit den Wachstumsdaten (3.1.2.) bestätigt werden. Interessant ist die Tatsache, daß der Lichtkompensationspunkt aller antarktischen Isolate sehr niedrig zwischen 5,8 und 7,8 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ lag, während für die subantarktische *U.rigida* ein Wert von 10,3 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ bestimmt wurde (Tab. 3). Für die

aus gemäßigten Zonen stammende *B.minima* wurde ein Lichtkompensationspunkt von 15–16 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ gemessen (KARSTEN und KIRST, 1989 a). RAHMEL (1990) konnte zeigen, daß der Lichtkompensationspunkt von der Temperatur abhängig ist. Für *E.bulbosa* wurde bei 0°C ein Lichtkompensationspunkt von 5,5 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ gefunden, welcher sich auf 22 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ erhöhte, wenn die Temperatur auf 15°C stieg. LÜNING (1988) führte ebenfalls aus, daß die Lage des Lichtkompensationspunktes durch die Umgebungstemperatur und durch die jahreszeitliche Wachstumsintensität der Pflanze mitbestimmt wird. Als Ursache wird eine Beeinflußung der Respirationsrate diskutiert.

Die Schwachlichtmerkmale der untersuchten Grünalgen sind, wie bereits bei den entsprechenden Wachstums-Versuchen besprochen (4.1.2.), insofern überraschend, als man bei eulitoralen Arten eher eine Anpassung an Starklichtbedingungen erwarten würde. An klaren Tagen wurden in der Ost-Antarktis Lichtintensitäten von über 1800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ gemessen (POST, 1990). Diese Autorin konnte an einem antarktischen Moos als Anpassung an Starklichtbedingungen ein verändertes Pigmentmuster nachweisen. Die Pflanze synthetisierte unter diesen Bedingungen vor allem die Carotinoide Neo- und Violaxanthin, welche als Schutzpigmente für das Chlorophyll bekannt sind (SIEFERMANN-HARMS, 1987). Ähnliche Anpassungen an Starklichtbedingungen sind für die eulitoralen Grünalgen am natürlichen Standort vorstellbar.

Die vorliegenden Ergebnisse wurden jedoch an Laborkulturen erzielt, die seit mehreren Jahren konstanten Lichtbedingungen ausgesetzt waren. SAND-JENSEN (1988 b) konnte an *Ulva lactuca* demonstrieren, daß das Anzucht-Lichtregime die Lage des Lichtkompensationspunktes und die maximale Photosyntheserate stark beeinflußt. Entsprechende Ergebnisse hinsichtlich einer maximalen Photosynthese- und Respirationsrate wurden auch für *Ulva rotundata* veröffentlicht (HENLEY und RAMUS, 1989 a). Weiterhin wird die Photosynthese-Licht-Kurve durch die Jahreszeit beeinflußt (KING und SCHRAMM, 1976), oder kann einer endogenen, circadianen Rhythmik unterliegen (MISHKIND et al., 1979). Zu berücksichtigen bleibt auch der Generationswechsel, denn Sporophyten und Gametophyten von *Ectocarpus siliculosus* zeigen oft einen charakteristisch unterschiedlichen Kurvenverlauf (THOMAS und KIRST, 1990).

4.2.2. Salinität

Alle Algen zeigten zwischen 7 und 68 ‰ photosynthetische und respiratorische Aktivitäten, wenn auch mit artspezifischen und unterschiedlichen Intensitäten (Abb. 8 a-e).

Die Präferenz von *U.implexa* für hyposaline Medien drückte sich, neben dem Wachstumsoptimum (Abb. 6 a), auch in einer maximalen Photosynthese- und Respirationrate aus. Eine hohe Photosyntheserate unter niedrigen Salinitäten wird auf die stabilisierende Wirkung der Calcium-Ionen auf die Membranstruktur zurückgeführt (DAWES und MCINTOSH, 1981).

Ähnlich breite Toleranzbereiche, wie bei den untersuchten Arten, sind auch für die Grünalgen *Ulva pertusa* (OGATA und MATSUI, 1965), *Cladophora rupestris* (THOMAS et al., 1989) und *B.minima* (KARSTEN und KIRST, 1989 a) beschrieben worden. Auch die Brackwasser-Rotalge *Bostrychia radicans* zeigte eine unbeeinflusste Photosynthese und Respiration nach verschiedenen hypo- und hypersalinen Behandlungen (KARSTEN und KIRST, 1989 b). Alle die besprochenen Arten kommen typischerweise in der Gezeitenzone vor. Sie müssen daher an stark schwankende Salzgehalte angepaßt sein, wenn sie langfristig überleben und sich reproduzieren wollen. Die hohe photosynthetische und respiratorische Aktivität dieser Organismen im Salinitätsbereich zwischen 7 und 68 ‰ ist ein Indiz für eine breite Toleranz. Unterstützt wird dies durch Untersuchungen an sublitoralen, meist stenohalinen Makroalgen, die eine sehr enge Toleranz der Photosynthese und Respiration aufwiesen (GESSNER und SCHRAMM, 1971).

Die dargestellten Experimente wurden unter steady-state Bedingungen durchgeführt, d.h. nach einer Adaptation von 72 Stunden an verschiedene Salzgehalte. Sie geben somit keine Informationen über eine kurzfristige und folglich ökologisch relevantere Reaktion der Photosynthese und Respiration nach einem Salzschock wieder. Die Abb. 21 zeigt den zeitlichen Verlauf der Photosyntheserate der eulitoralen *Enteromorpha intestinalis* nach einem hypersalinen Schock von 35 auf 105 ‰.

Zwei Minuten nach der hyperosmotischen Belastung wurden nur noch 40% der ursprünglichen Aktivität gemessen, während bereits nach einer Stunde die Photosynthese sich wieder zu zwei Dritteln erholte. Nach 24 Stunden war die Ausgangsaktivität nahezu wieder erreicht (EDWARDS et al., 1987). Eine ähnlich schnelle Erholung der Photosyntheserate, nach einem Salzschock von 35 auf 70 ‰, wurde für die grüne *Chaetomorpha capillaris* bestimmt (REED, 1989). Für die untersuchten Grünalgen kann ein entsprechendes Regenerationsverhalten angenommen werden.

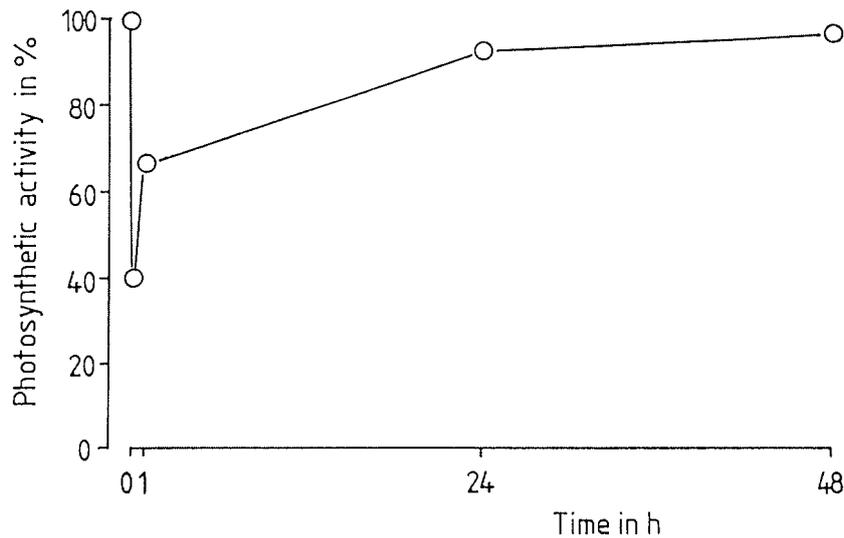


Abb. 21:
Die photosynthetische Aktivität von *Enteromorpha intestinalis* als eine Funktion der Zeit nach einem Transfer von 35 nach 105 ‰.
Berechnet und gezeichnet nach der Tabelle 1 aus der Arbeit von EDWARDS et al. (1987).

Die benötigte Zeitspanne für eine mehr oder weniger vollständige Erholung dieser Stoffwechselwege scheint von der untersuchten Spezies abhängig zu sein, denn Mikroalgen brauchen im Gegensatz zu den Makroalgen oft nur Minuten für eine komplette Regeneration ihrer ursprünglichen Photosyntheserate (GINZBURG, 1987). Als Erklärung wurde von KIRST (1990) für die Mikroalgen ein größeres Zytoplasma/Vakuolen-Verhältnis angegeben, welches diesen Arten im Vergleich zu Arten mit großen Vakuolen schnellere metabolische Prozesse für eine osmotische Anpassung ermöglicht. Interessant sind in diesem Zusammenhang auch Untersuchungen, welche die natürlich vorkommenden, fluktuierenden Salinitätsänderungen der Gezeitenzone simulierten (REED et al., 1980 b; WIENCKE und DAVENPORT, 1987). Die Rotalge *Porphyra purpurea* zeigte unter diesen Bedingungen eine Photosyntheserate, die synchron mit abfallender und wieder ansteigender Salinität entsprechend inhibiert bzw. stimuliert war (REED et al., 1980 b).

Eine gehemmte bzw. beeinträchtigte Photosynthese nach einem Salzschock kann mit Veränderungen in der Feinstruktur der Chloroplasten erklärt werden (WIENCKE, 1982).

KIRST und KRAMER (1981) konnten nach einer hypoosmotischen Belastung in der einzelligen *Platymonas (Tetraselmis) subcordiformis* einen angeschwollenen Chloroplasten mit auseinandergewichenen, d.h. desintegrierten Thylakoiden beobachten, während die Mitochondrien weniger stark verändert waren. Als Folge der Störungen in der Feinstruktur werden vor allem die Primärprozesse z.B. der Elektronentransport der Photosynthese beeinträchtigt, wie von SATOH et al. (1983) an *Porphyra perforata* demonstriert. Dabei wurde unter anderem ein reduzierter Energietransfer zwischen den beiden Photosystemen nachgewiesen.

Bemerkenswert ist außerdem die Tatsache, daß die untersuchten Grünalgen unter Salzstress eine proportional stärker beeinträchtigte Photosynthese im Vergleich zur Respiration aufwiesen. Auch WIENCKE und DAVENPORT (1987) kamen für *Cladophora rupestris* zu einem ähnlichen Ergebnis. Eine leichte Stimulation der Atmung unter hyposalinen Bedingungen wurde für beide *Ulothrix*-Arten und für *A.arcta* bestimmt, und ist auch für verschiedene Makroalgen beschrieben worden (OGATA und TAKADA, 1968; WIENCKE und DAVENPORT, 1987; MACLER, 1988; KARSTEN und KIRST, 1989 a). Demnach scheint der mitochondriale Metabolismus dieser Organismen unter niedrigen Salinitäten effektiver zu funktionieren als unter normalen Meerwasserbedingungen. Außerdem ist, wie bereits oben beschrieben, die Feinstruktur der Mitochondrien offenbar unempfindlicher gegenüber einem Salzstress als die der Chloroplasten.

Für eine Beurteilung der Toleranz muß auch der Entwicklungszustand und die jeweilige Phase im Generationswechsel der Art mit berücksichtigt werden. Wie bereits in den vorherigen Kapiteln diskutiert, zeigten Sporophyten und Gametophyten auch hinsichtlich der Photosynthese und Respiration oft signifikante Unterschiede in ihrem Toleranzmuster (THOMAS und KIRST, 1990). Dabei waren die Differenzen besonders groß, wenn die Isolate aus verschiedenen Populationen stammten und eigene Ökotypen ausgebildet hatten.

Die Photosynthese ist der wichtigste Stoffwechselweg zur Energiegewinnung bei Pflanzen. Der, wenn auch beeinträchtigte, Energiefluß nach einem Salzschock wird hauptsächlich für den osmotischen Regulationsprozeß benötigt, z.B. für den Betrieb von "Ionenpumpen". Außerdem sind viele "compatible solutes" Hauptphotosyntheseprodukte. Unterstützt wird diese Aussage auch durch die sehr stark verminderten, teilweise völlig gehemmten Wachstumsraten der Untersuchungsobjekte (Abb. 6 a-e), denn der Energiebedarf für die osmotische Adaptation geht zu Lasten anderer metabolischer Aktivitäten (YEO, 1983). Zusammengefaßt bleibt festzustellen, daß vor allem die breite Salinitätstoleranz der untersuchten Grünalgen

hinsichtlich der Photosynthese und Respiration eine erfolgreiche Besiedlung der Litoralzone ermöglicht hat.

4.3. Zell-Vitalität in Abhängigkeit von der Salinität

Im Gegensatz zu den salztoleranten eulitoralischen Grünalgen sind die Zellen der sublitoralischen Braunalge *Phaeurus antarcticus* wesentlich empfindlicher (Abb. 9 a-f).

Die Zell-Vitalität sollte immer im Zusammenhang mit Photosynthese- und/oder Wachstumsdaten gesehen werden (THOMAS und KIRST, 1990). Diese Autoren konnten an der Braunalge *Ectocarpus siliculosus* zeigen, daß viele Zellen bei 64 ‰ noch vital waren, aber trotzdem eine stark reduzierte Photosyntheserate hatten. Auch die eigenen Ergebnisse werfen ähnliche Probleme auf.

Gerade *U.implexa* hatte im hyposalinen Bereich ein Wachstums- und Photosyntheseoptimum, während in hypersalinen Medien beide Prozesse stark inhibiert waren (Abb. 6 a und 8 a). Im Gegensatz dazu waren die Zellen dieser Art zwischen 7 und 102 ‰ nahezu unbeeinträchtigt (Abb. 9 a). Aus diesen Daten kann einerseits geschlossen werden, daß die Vitalität ein gutes Maß für die Überlebensfähigkeit von Zellen darstellt, d.h. welche Extremsalinitäten ein Organismus "ertragen" kann, aber andererseits sagt die Vitalität kaum etwas über die physiologische Leistungsfähigkeit der Algen nach einem Salzschock aus.

RUSSELL (1987) nutzte den Vitalitätstest um die Algenzonierung im Phytal zu erklären. Er kam zu dem Ergebnis, daß die Zellen der eulitoralischen Arten signifikant breitere Toleranzen unter verschiedenen Salzgehalten aufwiesen als die Zellen von sublitoralischen Pflanzen. Diese Aussagen können mit den eigenen Untersuchungen bestätigt werden.

U.subflaccida zeigte in dieser Arbeit eine Vitalität von 66% bei der höchsten Salinität von 102 ‰, während zwei Isolate aus der Ostsee (ca. 7 ‰) bei diesen Salinitäten nur noch eine Vitalität von 0 bzw. 30% aufwiesen (RUSSELL, 1985). Gerade die Algenflora der Ostsee unterscheidet sich durch die Ausbildung von Ökotypen in physiologischer und morphologischer Hinsicht von ihrem Pendant des Nordatlantiks (RUSSELL, 1985). Demnach scheint die in dieser Arbeit untersuchte *U.subflaccida* einen eigenen Ökotypen darzustellen, der sich genetisch von den Ostseeformen unterscheidet.

4.4. Salzchock-Versuche

4.4.1. Zellwasser

Die Algen, mit Ausnahme von *A.arcta*, reagierten mit einer linearen Abnahme im Wassergehalt des Gewebes auf zunehmende Salinitäten (Abb. 10 a-e). Ähnliche Verhaltensweisen wiesen viele andere taxonomisch unterschiedliche Makroalgen (Rot-, Braun- und Grünalgen) auf (REED et al., 1985; YOUNG et al., 1987 a,b; KARSTEN und KIRST, 1989 a). Der Unterschied von 10–14% im Zellwassergehalt bei den untersuchten Arten zwischen 7 und 68 ‰ deckt sich gut mit den Werten von 9% für *B.minima* (KARSTEN und KIRST, 1989 a) und 10% für *Enteromorpha prolifera* (berechnet aus Daten von YOUNG et al., 1987 a). Eine Ausnahme stellt die eulitorale "terrestrische" Rotalge *Bostrychia scorpioides* dar, welche einen konstanten Zellwassergehalt unter verschiedenen Salinitäten aufwies (KARSTEN und KIRST, 1989 c), was mit der extremen Dicke und der chemischen Zusammensetzung der Zellwand erklärt werden kann.

Die Variationen im Wassergehalt verursachen Veränderungen im intrazellulären osmotischen Druck, beeinflussen die Hydratation von zellulären Molekülen und die Kationen-Austauschvorgängen in der Zellwand (Quellungsgrad) (EDWARDS et al., 1988). Die osmotische Regulation der Algen ist offenbar für eine vollständige Wiederherstellung des Turgors nicht ausreichend, und scheint außerdem zu einem großen Teil über Veränderungen im Zellvolumen erreicht zu werden (ähnlich einem Osmometerverhalten). Gestützt wird diese Vermutung durch die Untersuchungen von YOUNG et al. (1987 a,b) und EDWARDS et al. (1988) an verschiedenen *Enteromorpha*-Arten. Nach diesen Arbeiten ist das Protoplasten- und Zellvolumen eine Funktion der Salinität, d.h. mit ansteigendem Salzgehalt schrumpften die Zellen und entsprechend umgekehrt. Wenn die Turgorregulation zu einem gewissen Teil über Veränderungen im Zellvolumen erreicht wird, dann wäre eine perfekte Kontrolle der intrazellulären Osmotika via metabolische Prozesse ("Ionenpumpen" und Synthese von "compatible solutes") nicht notwendig. Zumindest über den Versuchszeitraum von 72 Stunden könnte so die osmotische Belastung überbrückt werden.

Überträgt man dies auf *A.arcta*, dann müßte diese Art ihren Turgor perfekt in den extremeren Bereichen zwischen 7 und 34 ‰, und zwischen 51 und 68 ‰ regulieren können, wenn auch auf einem anderen Niveau. Die Bilanz der Inhaltsstoffe (Tab. 5 d) läßt jedoch keine eindeutige Beurteilung zu. Der Wassergehalt blieb zwischen den beiden dargestellten Salinitätsbereichen jeweils konstant (Abb. 10 d). Problematisch scheint für *A.arcta* hingegen

ein leichter hypersaliner Schock von 34 auf 51 ‰ zu sein, denn unter diesen Bedingungen verlor die Alge extrem viel Zellwasser (>10%). Man kann daher annehmen, daß zwischen diesen Salzgehalten ein Schwellenwert existiert, der nach Überschreitung zu einem raschen Wasserausstrom aus den Zellen führt.

4.4.2. Osmotisch aktive Substanzen

Die osmotisch wichtigsten Kationen aller antarktischen Isolate waren K^+ und Na^+ , während in der subantarktischen *U.rigida* außerdem noch Mg^{2+} in hohen Konzentrationen bestimmt wurde (Abb. 11 a-e).

In *E.bulbosa*, *A.arcta* und *U.rigida* nahm der K^+ -Gehalt mit ansteigender Salinität zu, während die Na^+ -Konzentrationen relativ konstant und niedrig blieben. Wenn man die geringen K^+ -Gehalte im Medium von nur 10 mM unter Kontrollbedingungen mit den hohen intrazellulären K^+ -Konzentrationen (>150 mM) vergleicht, dann muß man für die Untersuchungsobjekte einen sehr effizienten K^+ -Aufnahme- bzw. K^+ -Akkumulationsmechanismus, d.h. eine " K^+ -Pumpe" postulieren. Solch eine " K^+ -Pumpe" wurde beispielsweise für *Valonia utricularis* nachgewiesen (GUTKNECHT et al., 1978). Auch für andere Makroalgen wurden hohe K^+/Na^+ -Verhältnisse beschrieben (KIRST und BISSON, 1979; YOUNG et al., 1987 a,b; EDWARDS et al., 1987; KARSTEN und KIRST, 1989 a,c). Alle diese Arten sind kleinzellig, und besitzen einen großen Zytoplasma-Anteil. Demnach scheint die K^+ -Konzentration im allgemeinen besonders hoch in zytoplasmareichen Zellen zu sein. Auch wenn stark vakuolisierte Arten wie *Griffithsia monilis* hohe K^+ -Gehalte aufweisen (BISSON und KIRST, 1979), so benutzen die großzelligen, vor allem siphonalen Algen in der Regel Na^+ -Ionen als Osmolyte (KIRST und BISSON, 1979).

Neben der osmoregulatorischen Funktion spielt K^+ noch andere wichtige Rollen im Zytoplasma. So benötigt beispielsweise die Pyruvatkinase, ein Schlüsselenzym der Glykolyse, hohe K^+ -Konzentrationen für eine maximale Aktivität (WIENCKE, 1980, 1984): *Porphyra umbilicalis* stirbt ab, wenn der intrazelluläre K^+ -Level unter den des Außenmediums absank. In einem Übersichtsartikel von LAUCHLI und PFLÜGER (1978) wird die Wichtigkeit von K^+ für Photosynthese und Respiration und für die Aktivierung von Enzymen zusammenfassend dargelegt. Folglich scheinen hohe intrazelluläre K^+ -Konzentrationen für stoffwechselphysiologische Prozesse unbedingt notwendig zu sein.

Beide *Ulothrix*-Arten zeigten, im Gegensatz zu den anderen Algen, nach einer Aufsatzung auf 51 ‰ eine deutliche Abnahme der K^+ -Gehalte, während der Na^+ -Spiegel drastisch anstieg

(Abb. 11 a und b). Jedoch wurden nach einer weiteren Erhöhung der Salinität auf 68 ‰ bei beiden Pflanzen wieder eine Abnahme der Na^+ -Konzentrationen beobachtet. BISSON und KIRST (1980 a) stellten einen ähnlichen Na^+ -Anstieg und K^+ -Abfall in der euryhalinen *Lamprothamnium papulosum* nach einer Aufsalzung fest. Diese Ergebnisse wurden als ein Zusammenbruch der selektiven Permeabilitätseigenschaften des Plasmalemmas oder als Hemmung der Na^+ -ATPasen mit nachfolgender Na^+ -Akkumulation interpretiert. Demnach könnte nach einem milden hypersalinen Schock das Plasmalemma von beiden *Ulothrix*-Arten seine Durchlässigkeit für Na^+ deutlich erhöhen, weil das Zytoplasma von diesem Ion und dem begleitenden Anion quasi überflutet wurde. Nach einer weiteren Aufsalzung scheinen jedoch beide Isolate die Fähigkeit zurückzugewinnen, dieses Kation wieder auszuschleusen. Aufgrund der Tatsache, daß dies nur bei *U.implexa* und *U.subflaccida* beobachtet wurde, kann geschlossen werden, daß solch ein Verhalten artspezifisch ist.

Im allgemeinen muß Na^+ aus dem Zytoplasma ferngehalten werden, weil es bereits in niedrigen Konzentrationen viele Enzyme hemmt (GINZBURG und GINZBURG, 1986). Um das zu erreichen, wird Na^+ aktiv aus der Zelle herausgepumpt (KIRST und BISSON, 1979). RAVEN (1976) schlug als Mechanismus einen kombinierten K^+/Na^+ -Austausch vor, d.h. die selektive K^+ -Aufnahme ist mit dem gleichzeitigen Na^+ -Ausschluß gekoppelt.

Während in fast allen Algen Mg^{2+} kaum zum osmotischen Potential der Zellen beitrug, wurden in *U.rigida* hohe, d.h. osmotisch signifikante Konzentrationen gemessen (Abb. 11 e). Allerdings änderten sich die Mg^{2+} -Gehalte nicht mit den veränderten Salinitäten, sondern blieben über den gesamten Meßbereich nahezu konstant. Eine direkte Beteiligung an der osmotischen Regulation kann daher ausgeschlossen werden. Auch DICKSON et al. (1980) bestimmten hohe Mg^{2+} -Gehalte in der verwandten *Ulva lactuca*, die mit steigender oder fallender Salinität unverändert blieben. Konstante Mg^{2+} -Konzentrationen nach Salzschocks wurden ebenfalls bei der einzelligen *Platymonas subcordiformis* (DICKSON und KIRST, 1986) und bei der Süßwasser Charophyceae *Chara vulgaris* (WINTER und KIRST, 1990) festgestellt. Eine mögliche Beziehung zum relativ hohen Mg^{2+} -Gehalt des Meerwassers ist damit unwahrscheinlich. Hohe Mg^{2+} -Konzentrationen scheinen meist mit dem Chloroplasten assoziiert zu sein (YOUNG et al., 1987 a).

Ca^{2+} spielte als osmotisch wirksame Substanz weder bei den hier untersuchten Algen (Abb. 11 a-e), noch bei anderen Arten eine Rolle (KIRST, 1990). Seine Bedeutung liegt viel mehr im Bereich der Stoffwechselregulation und des Ionentransportes. KAUSS (1987) beschreibt dies für den pflanzlichen Metabolismus in seinem Übersichtsartikel. Als ein Beispiel für die

Beteiligung an Ionen-transportprozessen sei die Aktivierung vieler Ionenkanäle genannt (TESTER, 1990).

Als Hauptanion wurde in den meisten Untersuchungsobjekten Cl^- nachgewiesen. In *A.arcta* zeigte zwischen 7 und 51 ‰ SO_4^{2-} die höchsten Konzentrationen (Abb. 12 a-e). In *U.implexa*, *U.subflaccida* und *E.bulbosa* war die Cl^- -Konzentration zumindest zwischen 7 und 51 ‰ proportional zur Außenkonzentration und somit Bestandteil der osmotischen Regulation, während bei 68 ‰ in diesen Arten eine deutliche Reduzierung der Gehalte beobachtet wurde. Im Gegensatz dazu wurden in *A.arcta* in Ergänzung zum SO_4^{2-} und in *U.rigida* die Cl^- -Level über alle Salinitäten perfekt dem osmotischen Wert des Mediums angepaßt, d.h. je höher die externen Salzgehalte desto mehr Cl^- wurde akkumuliert. Insbesondere siphonale und großzellige Algen zeigen eine starke Cl^- -Aufnahme nach einem hyperosmotischen Schock, wie z.B. *Codium decortatum* (BISSON und GUTKNECHT, 1977), *Caulerpa racemosa*, *Bryopsis plumosa* und *Griffithsia monilis* (KIRST und BISSON, 1979) oder *Chaetomorpha capillaris* (REED, 1989). Auch wenn die untersuchten Grünalgen in der Regel als Hauptanion Cl^- aufwiesen, so waren die intrazellulären Konzentrationen deutlich niedriger als bei den aufgezählten Arten. Diese relativ niedrigen Cl^- -Gehalte stehen in Übereinstimmung mit Untersuchungen an nah verwandten Grünalgen, wie z.B. *Enteromorpha prolifera* (YOUNG et al., 1987 a), *Enteromorpha intestinalis* (EDWARDS et al., 1987), *Ulva lactuca* (RITCHIE, 1988) und *B.minima* (KARSTEN und KIRST, 1989 a). Auch Rotalgen wie *Bostrychia scorpioides* (KARSTEN und KIRST, 1989 c) und *Porphyra umbilicalis* (WIENCKE und LÄUCHLI, 1981) hatten sehr niedrige interne Cl^- -Konzentrationen. Im Gegensatz zu den großzelligen Algen besitzen diese Arten kleine Zellen ohne eine große Zentralvakuole und damit einen hohen Zytoplasma-Anteil am Gesamtzellvolumen. Sie ähneln somit Mikroalgen, welche dafür bekannt sind, Cl^- aus diesem Kompartiment mehr oder weniger fernzuhalten (KIRST, 1977; DICKSON und KIRST, 1986). Dies wird unterstützt durch die Ergebnisse an beiden *Ulothrix*-Arten und *E.bulbosa*, die bei 68 ‰ wieder eine deutliche Reduzierung der Cl^- -Level zeigten (Abb. 12 a-c). Vergleichbar dem Na^+ -Ion, gelten auch große Cl^- -Konzentrationen als schädlich für den Stoffwechsel, z.B. werden pflanzliche Ribosomen durch hohe Cl^- -Gehalte gehemmt (RITCHIE, 1988). GIMMLER et al. (1984) konnten an der einzelligen *Dunaliella parva* demonstrieren, daß vor allem Enzyme, die anionische Substrate benötigen (z.B. ATPasen), durch Cl^- beeinflußt werden.

Bei *Codium decorticatum* wurde eine aktive Cl^- -Aufnahme beobachtet (BISSON und GUTKNECHT, 1980), welche durch Turgoränderungen beeinflusst werden konnte. Auch für *Enteromorpha intestinalis* wurde eine nach innen gerichtete " Cl^- -Pumpe" nachgewiesen (RITCHIE und LARKUM, 1984). Auf der anderen Seite sprechen niedrige intrazelluläre Cl^- -Konzentrationen, wie auch in den untersuchten Algen festgestellt, gegen eine aktive Cl^- -Aufnahme über das Plasmalemma (RITCHIE, 1988). Aufgrund der deutlich höheren Cl^- -Gehalte in den Medien müßte dieses Anion eigentlich aus den Zellen ausgeschleust werden.

SO_4^{2-} spielte vor allem in *A.arcta* und *U.rigida* eine wichtige Rolle als Basisosmotikum (Abb. 12 d und e). Dieses Anion wurde bei vielen Untersuchungen über die osmotische Regulation nach einem Salzstress nicht gemessen, sicherlich auch aufgrund methodischer Schwierigkeiten. Auf der anderen Seite konnten bereits BISSON und GUTKNECHT (1975) an *Codium decorticatum* eine Abhängigkeit der SO_4^{2-} -Konzentration von der externen Salinität zeigen. Auch WIENCKE (1980) bestimmte in *Porphyra umbilicalis* einen hohen intrazellulären SO_4^{2-} -Gehalt, der deutlich über dem des Mediums lag. Jedoch wurden nach meinem Wissen, so hohe SO_4^{2-} -Konzentrationen wie in *A.arcta*, nur für einige Arten der Braunalgen-Gattung *Desmarestia* beschrieben, die in ihren Vakuolen das SO_4^{2-} in Form freier Schwefelsäure enthalten (ANDERSON und VELIMIROV, 1982). Diese Autoren bestimmten beispielsweise in *Desmarestia firma* $25 \text{ mg SO}_4^{2-} \text{ g}^{-1}$ Frischgewicht (FG) was ca. 260 mM entspricht. Aufgrund der Schwefelsäure (0,44 N) hatte die Vakuole von *Desmarestia munda* einen pH-Wert um 1,0, und machte diese Alge für Freßfeinde nahezu ungenießbar (EPPLEY und BOVELL, 1958). In *A.arcta* lag das SO_4^{2-} nicht in Form freier Schwefelsäure vor, weil der pH-Wert der Vakuole bei 6-7 lag (Daten nicht gezeigt).

Die SO_4^{2-} -Aufnahme geht aktiv vonstatten, und wurde besonders intensiv an der einzelligen Grünalge *Chlorella spec.* untersucht (siehe den Übersichtsartikel von SCHIFF, 1983). LASS (1987) postulierte einen $3\text{H}^+/\text{SO}_4^{2-}$ -Kotransport bei *Lemna gibba*, wobei die SO_4^{2-} -Aufnahme von der intrazellulären SO_4^{2-} -Konzentration abhängig war, und durch Schwefelmangel stimuliert wurde.

Interessant ist auch, daß höhere Pflanzen das freie gespeicherte SO_4^{2-} , welches die höchste Oxidationsstufe des Schwefels darstellt, jederzeit mobilisieren können, d.h. über eine Kaskade an Reduktionen metabolisch transformieren. Auf der anderen Seite kann der Schwefel aus organischen Molekülen in der Pflanze auch wieder zu SO_4^{2-} oxidiert werden (MENGEL, 1979; SCHIFF, 1983).

Aufgrund dieser Ergebnisse sind bei *A.arcta* zwei Prozesse für eine SO_4^{2-} -Akkumulation vorstellbar. Denkbar wäre zum einen eine spezifische nach innen gerichtete " SO_4^{2-} -Pumpe",

und/oder aber ein sehr effektiver intrazellulärer Umbauprozess, der vielen Makromolekülen den Schwefel entzieht und zu SO_4^{2-} oxidiert.

Phosphat wurde in hohen Konzentrationen vor allem in *U.implexa*, *E.bulbosa* und *A.arcta* bestimmt (Abb. 12 a,c,d). Jedoch nur bei der ersten Art stieg der Gehalt mit einer Erhöhung der Salinität, und war somit Bestandteil der osmotischen Adaptation. Literaturangaben über die Rolle des Phosphats in der Regulation des intrazellulären osmotischen Potentials nach einem Salzschock liegen kaum vor.

In *Platymonas subcordiformis* führte allerdings eine hypo- und hyperosmotische Belastung zu einer starken Hemmung der Phosphat-Aufnahme (KIRST, 1980). Dieses Ergebnis wurde durch die für den osmotischen Adaptationsprozess benötigten Energieäquivalente erklärt, welche somit nicht mehr für einen aktiven Phosphat-Transport zur Verfügung standen. Jedoch zeigen die neuesten Untersuchungen an der Braunalge *Ectocarpus siliculosus*, daß die Phosphat-Gehalte deutlich über denen vom Cl^- und SO_4^{2-} lagen, und nach einer hyperosmotischen Belastung von der Salinität des Mediums bestimmten wurden (Dr. D.THOMAS, persönliche Mitteilung).

Der Phosphat-Anreicherungsfaktor gegenüber dem Außenmedium betrug nach den eigenen Ergebnissen bei Arten mit hohen Gehalten das 10^3 - 10^4 fache. Ein sehr effizienter und aktiver Aufnahmemechanismus wurde für viele Algen nachgewiesen (RAVEN, 1976), und kann auch für die untersuchten Pflanzen angenommen werden. Im Gegensatz zu *Platymonas subcordiformis* (siehe oben) scheint der Phosphat-Transport in den Grünalgen durch genügend Energieäquivalente aus der photosynthetischen Elektronentransportkette gewährleistet zu sein. Die unempfindliche Photosynthese und Respiration im Salinitätsbereich zwischen 7 und 68 ‰ (3.2.2.) sind ein Indiz für diese Annahme.

Nitrat, das andere neben Phosphat intensiv in den Stoffwechsel eingebundene Anion trug nur in den nah verwandten Arten *E.bulbosa* und *U.rigida* zu einem gewissen Prozentsatz zum internen osmotischen Potential bei. Normalerweise wird NO_3^- sofort umgesetzt und nicht gespeichert (Ausnahme siehe unten). Es war daher zu erwarten, daß die NO_3^- -Konzentration nicht durch eine ansteigende Salinität erhöht wurde, und somit auch keine Rolle in der osmotischen Regulation spielte. In *B. minima* stellte NO_3^- zwar das Hauptanion dar, aber auch in dieser Pflanze wurde keine Konzentrationszunahme nach einer hyperosmotischen Behandlung beobachtet (KARSTEN und KIRST, 1989 a). Im Gegensatz dazu stehen Untersuchungen an der Braunalge *Laminaria digitata*, die mit ansteigender Salinität die NO_3^- Level der Zellen deutlich erhöhte. Außerdem akkumulierte diese Art unter natürlichen Bedingungen zu bestimmten Jahreszeiten bis zu 200 mM NO_3^- , während gleichzeitig der

Mannitol-Pool drastisch reduziert wurde (DAVISON und REED, 1985). NO_3^- wird aktiv aufgenommen, wahrscheinlich durch einen H^+/NO_3^- -Kotransport, und dann in den Zellen entweder gespeichert oder metabolisiert (z.B. Aminosäuren) (ULLRICH, 1983).

Enteromorpha spec. zeigte für NO_3^- eine Aufnahme-Kinetik von $129,4 \mu\text{mol h}^{-1} \text{g}^{-1}$ Trockengewicht, was im Vergleich zu anderen Makroalgen einen extrem hohen Wert darstellt (LOBBAN et al., 1985). Das erklärt auch, warum *E.bulbosa* in der Antarktis häufig in nährstoffreichen Gezeitentümpeln in der Nähe von Vogelkolonien wächst (HEYWOOD und WHITAKER, 1984). Generell scheinen speziell Grünalgen von einer Überdüngung durch NO_3^- und Phosphat zu profitieren, indem sie zu Massenentwicklungen neigen, ein Problem was in den letzten Jahren vor allem in der belasteten Nordsee und Adria auftritt.

Zusätzlich zu den verschiedenen anorganischen Ionen synthetisierten bzw. akkumulierten die untersuchten Grünalgen nach einem Salzshock die Iminosäure Prolin, das Disaccharid Saccharose und die quaternäre Sulfoniumverbindung β -Dimethylsulfoniumpropionat (DMSP) (Abb. 13 a-e). Interessanterweise waren bei allen Arten alle drei organischen Moleküle mehr oder weniger an der osmotischen Regulation beteiligt. Jedoch wurden nicht alle Substanzen proportional gleichermaßen bei Bedarf angereichert, sondern jede Art zeigte eine spezifische Präferenz für mindestens eine Verbindung (z.B. *E.bulbosa* für DMSP). In der Literatur wurden meistens Kombinationen aus zwei verschiedenen organischen Verbindungen angegeben, wie z.B. Sorbitol/Prolin bei *Stichococcus bacillaris* (BROWN und HELLEBUST, 1978), Sorbitol/Dulcitol bei *Bostrychia scorpioides* (KARSTEN und KIRST, 1989 c), Mannitol/Altritol bei *Himantalia elongata* (WRIGHT und REED, 1985) u.a.. *Enteromorpha intestinalis* enthält zwar die drei Moleküle Prolin, Saccharose und DMSP, jedoch spielten auch in dieser Art nur zwei Substanzen nach einer Aufsalzung eine Rolle in der osmotischen Regulation (EDWARDS et al., 1987).

Mit Ausnahme von *U.subflaccida* bezüglich des Prolins, zeigten alle anderen antarktischen Isolate eine deutliche Akkumulation aller organischen Osmotika mit ansteigender Salinität. Da solch ein Phänomen in der Literatur für Makroalgen bisher noch nicht beschrieben wurde, könnte dieses Verhalten als spezifische Anpassung an den Extremstandort Antarktis gedeutet werden. Auch wenn man die angegebenen Konzentrationen dieser Verbindungen mit Literaturangaben von mehr gemäßigten Arten wie z.B. *B. minima* (KARSTEN und KIRST, 1989 a) oder *Enteromorpha intestinalis* (EDWARDS et al., 1987) vergleicht, dann fallen sofort die signifikant höheren Gehalte der antarktischen Isolate auf. Folglich scheinen die hohen intrazellulären Konzentrationen an Prolin, Saccharose und DMSP nicht nur durch einen

Salzstress bedingt zu sein, sondern zusätzlich auch durch niedrige Temperaturen gefördert zu werden. Hinsichtlich des DMSP konnte der stimulierende Einfluß niedriger Temperaturen auf die zellulären Gehalte experimentell nachgewiesen werden (3.5.3.).

Auch Prolin gilt als kryoprotektive Substanz bei *Zea mays* (WITHER und KING, 1979). Man kann von daher alle drei Verbindungen nicht nur als Osmotikum, sondern auch als Gefrierschutzsubstanz klassifizieren. Das Vorkommen von Prolin als osmotisch aktive Substanz wurde in verschiedenen Mikro- und Makroalgen (BROWN und HELLEBUST, 1978; WEGMANN, 1986; EDWARDS et al., 1987, 1988; KARSTEN und KIRST, 1989 a) und für Halophyten (STEWART und LEE, 1974) bereits nachgewiesen. Die Untersuchungsobjekte zeigten alle eine deutliche Abnahme im Protein-Gehalt bei 68 ‰ gegenüber den Kontrollbedingungen (Tab. 8). Besonders groß war diese Verminderung bei *A.arcta*, welche unter Salzstress die höchsten Prolin-Konzentrationen im Vergleich zu den anderen Arten akkumulierte. Dies spricht dafür, daß das Prolin durch den Abbau des Protein-Pools entstanden ist und nicht durch eine Neusynthese. Eine ähnliche Korrelation zwischen dem Protein-Gehalt und der Prolin-Konzentration wurde auch bei *B. minima* festgestellt (KARSTEN und KIRST, 1989 a).

Prolin wirkt als "compatible solute", wie beispielsweise Untersuchungen an der Malat-Dehydrogenase aus *Rhizophora mangle* (SOMMER et al., 1990) und an der Glutamat-Dehydrogenase aus dem Hummer gezeigt haben (CLARK, 1985). In *R.mangle* führte eine 600 mM Prolinlösung sogar zu einer Aktivitätssteigerung des Enzyms, während eine 400 mM NaCl-Lösung eine Hemmung von 59% verursachte. Die stabilisierende Wirkung des Prolins auf Biomoleküle des Stoffwechsels wird von SCHOBERT (1977 a, b, 1979) wie folgt erklärt: Nach einem hyperosmotischen Schock sind Makromoleküle wegen des niedrigen Wasserpotentials nicht mehr ausreichend hydratisiert, was mit einem Aktivitäts- bzw. Funktionsverlust gekoppelt ist. Der hydrophobe Teil des Prolins legt sich an ebenfalls hydrophobe Bezirke der Biopolymere und läßt so eine hydrophile Oberfläche entstehen. Durch diese "Umwandlung" wird die Löslichkeit der Makromoleküle unter ungünstigen Bedingungen gesteigert und folglich bleibt die Funktion länger erhalten. Auch andere physiko-chemische Eigenschaften des Prolins und weiterer "compatible solutes" tragen zu einem stabilisierenden Einfluß auf die Enzymsysteme bei: Im allgemeinen sind diese Substanzen noch in hohen Konzentrationen sehr gut löslich und ungeladen oder neutrale Zwitterionen (bei physiologischem pH-Wert). Außerdem besitzen sie ein niedriges Molekulargewicht und daher einen hohen osmotischen Wert. Sie können in hohen Quantitäten im Zytoplasma angereichert werden. Dort schützen sie die Biomoleküle gegen Denaturierung

und Inaktivierung nach einem Salzstress, sicherlich auch deshalb, weil Wechselwirkungen dieser Verbindungen mit intrazellulären Substraten und Co-Faktoren zu fehlen scheinen (YANCEY et al., 1982; BOROWITZKA, 1985).

Der Saccharose-Anstieg in den untersuchten Grünalgen nach einer hyperosmotischen Belastung kann einer *de novo* Synthese zugeschrieben werden, weil der Stärke-Pool unter diesen Bedingungen unverändert blieb. Zu ähnlichen Ergebnissen kamen GIMMLER und MÖLLER (1981) und RICHTER (1987) mit ihren Untersuchungen an Mikroalgen. Diese Autoren führen den Konzentrationsanstieg des Hauptphotosyntheseproduktes nach einer Aufsalzung allein auf die photosynthetischen Aktivitäten zurück, ein Abbau der Reservestoffe erfolgte unter Lichtbedingungen nur unter extremen Belastungen (bei *Platymonas*, RICHTER (1987)). Auch die antarktischen Algen zeigten bei 68 ‰ noch eine relativ gut funktionierende Photosynthese (3.2.2.). Demnach wäre die Bereitstellung von Energie- und Reduktionsäquivalenten für die Saccharose-Synthese gewährleistet.

Saccharose ist der wichtigste Transportzucker grüner Pflanzen und gilt als schnell verfügbarer Energiespeicher. Seine Anreicherung unter osmotischem Stress wurde für verschiedene Blaualgen (WARR et al., 1987) und Makroalgen (Edwards et al., 1987; KARSTEN und KIRST, 1989 a; WINTER und KIRST, 1990) bereits beschrieben.

Saccharose hat in physiologischen Konzentrationen (≤ 200 mM) keinen negativen Einfluß auf den Stoffwechsel, während höhere Gehalte hemmend auf Enzyme wirken (WARR et al., 1988). Demnach ist es sehr fraglich, ob dieses Disaccharid allen Anforderungen eines "compatible solutes" entspricht. Trotz dieser Vorbehalte hat die Synthese von Saccharose den Vorteil, sehr schnell einzusetzen (WARR et al., 1987) und somit den anfänglichen Ionenstress zumindest teilweise zu kompensieren. Ähnlich verhält es sich bei *Platymonas subcordiformis*, die ihre maximale Konzentration an Mannitol, dem Hauptphotosyntheseprodukt, bereits 2 Stunden nach einem Salzchock erreichte (DICKSON und KIRST, 1986). Im Gegensatz dazu setzte die Synthese von DMSP, Glycin Betain und Homarin erst nach 2 Stunden ein und war nach 24 Stunden beendet. Für eine genauere Interpretation der Rolle von organischen Verbindungen in der osmotischen Adaptation bei antarktischen Makroalgen fehlen jedoch kinetische Untersuchungen.

Die Beteiligung des DMSP an der osmotischen Regulation ist noch nicht eindeutig zu beurteilen. Untersuchungen an Mikroalgen (DICKSON et al., 1986, 1987 a,b) und der Rotalge *Polysiphonia lanosa* (REED, 1983 b) haben gezeigt, daß die intrazellulären DMSP-Gehalte eine Funktion der Salinität sind. Im Widerspruch dazu stehen die Arbeiten von REED

(1983 a), YOUNG et al. (1987 a,b) und EDWARDS et al. (1987), die in verschiedenen Makroalgen solch einen Zusammenhang nicht demonstrieren konnten. KIRST (1990) kommt in seinem Übersichtsartikel-Artikel zu dem Schluß, daß DMSP zumindest für eine kurzzeitige osmotischen Adaptation keine Rolle spielt, während ein langandauernder Salzstress sehr wohl die Gehalte steigern kann. EDWARDS et al. (1987, 1988) konnten an *Enteromorpha intestinalis* demonstrieren, daß unter einem Langzeitstress von 35 Tagen die DMSP-Konzentrationen signifikant zunahm, jedoch nach nur 2 Tagen Inkubation in hypersalinen Medien keine Veränderungen festgestellt wurden.

Im Gegensatz dazu haben die eigenen Untersuchungen eindeutig gezeigt, daß alle antarktischen Grünalgen bereits nach einem hyperosmotischen Stress von 72 Stunden hohe DMSP-Gehalte akkumulierten (Abb. 13 a-d). Aber auch hier zeigten sich unterschiedliche Reaktionen. Bei der subantarktischen *U.rigida* wurde zwar zunächst ein starker DMSP-Anstieg nach einer Aufsalzung auf 51 ‰ beobachtet, aber eine weitere Erhöhung der Salinität hatte eine leichte Abnahme der DMSP-Konzentration zur Folge (Abb. 13 e). Ein sehr ähnliches Verhalten wurde für *B. minima* beschrieben (KARSTEN und KIRST, 1989 a).

Die widersprüchlichen Literaturangaben können auf die jeweils angewendete Analysen-Methode zurückgeführt werden. So benutzten DICKSON und KIRST (1986) eine semi-quantitative dünnschichtchromatographische Technik (DC). Es ist nicht auszuschließen, daß bei der DC erhebliche Verluste an DMSP durch den Zerfall der Verbindung in Kauf genommen werden müssen. YOUNG et al. (1987 a,b) verwendeten einen Gaschromatographen mit einem sehr unspezifischen Flammen-Ionisations-Detektor, welcher eine eindeutige Quantifizierung fraglich erscheinen läßt. In dieser Arbeit wurde ein Gaschromatograph mit einem spezifischen Schwefel-Detektor benutzt, der besonders für die DMS-Spurenanalytik geeignet ist (siehe 2.5.3.5.).

Die quaternäre Ammoniumverbindung Glycin-Betain gilt als "compatible solute" hinsichtlich der Proteinsynthese, der Polysomenstabilität, der CO₂-Fixierung im Chloroplasten und vieler Enzymaktivitäten (WYN JONES und STOREY, 1981). Aufgrund der strukturellen Ähnlichkeit zwischen Glycin-Betain und DMSP wird auch für DMSP eine "stoffwechselperträgliche Funktion" angenommen. Enzymuntersuchungen an *Platymonas subcordiformis* mit DMSP als Zusatz in *in vitro*-Tests scheinen diese Annahme zu rechtfertigen (T.Gröne, persönliche Mitteilung).

Da das Zytoplasma der Untersuchungsobjekte nur einen relativ kleinen Anteil am intrazellulären Volumen darstellt, würde bei einer ausschließlich zytoplasmatischen Lokalisation

der organischen Osmotika deren osmotische Bedeutung signifikant ansteigen. Ritchie (1988) gibt für *Ulva lactuca* einen Plasmaanteil von 25% am Protoplasten an. Legt man diesen Wert zugrunde, dann müßten die angegebenen Konzentrationen an Prolin, Saccharose und DMSP mit dem Faktor 4 multipliziert werden.

REED (1983 a) zeigte bei verschiedenen Makroalgen eine Korrelation zwischen dem DMSP-Gehalt und dem zytoplasmatischen Protein-Pool, und postulierte deshalb ein Vorkommen des DMSP im Zytoplasma. Mit Hilfe einer Röntgenmikrosonde und einem Rasterelektronenmikroskop wurden erste Schwefelanalysen an verschiedenen Kompartimenten von *E.bulbosa*-Zellen durchgeführt (AG Dr. Stelzer, Hannover). Die vorläufigen Ergebnisse deuten auf eine überwiegend plasmatische Lokalisation des Schwefels. Es sei noch erwähnt, daß die Lokalisation eines "compatible solutes" nur im Plasma sinnvoll erscheint, wo sich alle entscheidenden Stoffwechselleistungen abspielen.

Die Bilanz der Konzentrationen aller gemessenen Osmotika läßt bei den untersuchten Arten nur die Aussage zu, daß mit steigender Salinität immer ein negativer Turgor entsteht (Tab. 5 a-e). Demnach wären sämtliche Zellen einer Art bei 34-68 ‰ plasmolysiert, was jedoch nach mikroskopischen Kontrollen ausgeschlossen werden kann. Außerdem zeigten alle Algen unter Salzstress photosynthetische und respiratorische Aktivitäten, die bei plasmolysierten Zellen sehr stark gehemmt wären. Folglich kann davon ausgegangen werden, daß die Zellen bei der höchsten Salinität noch einen positiven Turgor haben, d.h. ein internes osmotisches Potential von $> 2000 \text{ mosmol kg}^{-1}$. Die daraus resultierende große Diskrepanz zwischen den berechneten und theoretisch erwarteten Gesamtsummen der Inhaltsstoffe kann auf zweierlei Wegen erklärt werden.

Zum einen besteht die Möglichkeit, daß einige wichtige Osmotika nicht erfaßt wurden. Demnach müßten diese postulierten unbekanntes Substanzen in hohen Konzentrationen zwischen 150 und 1300 mM (nach Tab. 5 a-e) in der Zelle vorliegen. Es ist jedoch unwahrscheinlich, daß diese Mengen bei der Analyse übersehen wurden.

Eine zweite Erklärungsmöglichkeit liegt in der Wahl der Bezugsgröße "Zellwassergehalt". Während bei Untersuchungen an großzelliger Algen oft direkt Zellsaft oder Preßsaft gewonnen und analysiert werden kann, besteht bei kleinzelligen Arten diese Möglichkeit als gut reproduzierbare Routinemethode für Serienexperimente nicht. Die Zellsaftentnahme bietet den Vorteil einer direkten Bestimmung des intrazellulären osmotischen Potentials und somit des Turgors. Bei kleinzelligen Arten müssen hingegen die Gewebe erst extrahiert und dann die Inhaltsstoffe analysiert werden. Über die Summierung aller gemessenen Substanzen kommt

man dann mathematisch zum Turgor. Bei diesen Berechnungen müssen viele Dinge berücksichtigt werden, wie z.B. eine Korrektur um das extrazelluläre Wasser, das je nach Algenart zwischen 5 und 17% des Frischgewichtes schwanken kann (KIRST und BISSON, 1979). Auch das nicht-osmotische Volumen des Protoplasten, welches bei *Porphyra umbilicalis* 15-25% (WIENCKE und LÄUCHLI, 1981) und bei *Platymonas subcordiformis* 40-50% (KIRST, 1977) beträgt, ist für solch eine Kalkulation sehr wichtig. Da diese Faktoren in der vorliegenden Arbeit unberücksichtigt blieben, müssen die angegebenen Konzentrationen der untersuchten Algen als deutlich unterbestimmt gelten. Die Bezugsgrößen "Frischgewicht" oder "Zellwassergehalt" liefern bei kleinzelligen Arten nur Informationen über qualitative Aufnahme-, Abgabe- und Akkumulationsprozesse. Sie sind aber für exakte quantitative Angaben über die intrazellulären Gehalte völlig ungeeignet. Interessanterweise kommen neuere Arbeiten zur osmotischen Regulation bei kleinzelligen Grünalgen zu sehr ähnlichen Konzentrationen der Inhaltsstoffe wie in den untersuchten Pflanzen und gehen auf das dargestellte Problem in der Regel nicht ein (YOUNG et al., 1987 a,b; RITCHIE, 1988; EDWARDS et al., 1987; KARSTEN und KIRST, 1989 a).

WIENCKE und LÄUCHLI (1981) haben für *Porphyra umbilicalis* eine sehr aufwendige Methodik vorgestellt, welche die oben beschriebenen Fehlermöglichkeiten eliminiert. Sie fordern für die Berechnung der Konzentrationen der osmotisch aktiven Substanzen 4 notwendige Untersuchungen:

1. Bestimmung des protoplasmatischen Volumens
2. Bestimmung der Relation zwischen Thallusfläche und Zellzahl
3. Bestimmung der Relation zwischen Thallusfläche und Frischgewicht
4. Bestimmung des nicht-osmotischen Volumens

Aus diesen 4 Bestimmungen ergibt sich schließlich eine salinitätsabhängige Relation zwischen dem Frischgewicht und dem osmotischen Volumen (z.B. *Porphyra* bei 35 ‰: 4,396 g Frischgewicht = 1 ml osmotisches Volumen). Wendet man die bei WIENCKE und LÄUCHLI (1981) angegebenen Faktoren auf die eigenen Ergebnisse an, so können die oben dargestellten Differenzen zwischen dem internen und externen osmotischen Potential zufriedenstellend erklärt werden. Eine Beispielrechnung an *E.bulbosa* für 34 ‰ (ca. 980 mosmol kg⁻¹), die hinsichtlich der Zellanordnung *Porphyra umbilicalis* ähnelt, verdeutlicht diese Aussage:

$$\begin{array}{rcl} \Sigma \text{ Inhaltsstoffe in} & * & \text{Faktor} = \Sigma \text{ Inhaltsstoffe in} \\ \text{mosmol kg}^{-1} \text{ FG} & & \text{mosmol kg}^{-1} \text{ o V} \\ 426,7 & * & 4,396 = 1875,8 \end{array}$$

FG = Frischgewicht, o V = osmotisches Volumen

Daraus würde sich ein Turgor von über 800 mosmol kg⁻¹ für *E.bulbosa* ableiten lassen. Dieser Wert liegt in der Größenordnung von *Ulva lactuca* mit einem Turgor von 650 mosmol kg⁻¹ bei 33 ‰ (DICKSON et al., 1980).

Zusammengefaßt kann festgestellt werden, daß für exakte intrazelluläre Konzentrationsberechnungen bei kleinzelligen Makroalgen ergänzende mikroskopische und elektronenmikroskopische Daten zur Struktur bzw. Ultrastruktur der Zellen unbedingt notwendig sind. Eine Alternative bietet der Einsatz einer Röntgenmikrosonde, mit deren Hilfe auch in kleinen Kompartimenten der Zelle Elementanalysen durchgeführt werden können (WIENCKE et al., 1983).

4.5. Abschlußbemerkungen zu den ökophysiologischen Versuchen

Ein Vergleich der hier vorgelegten Ergebnisse mit den Daten aus zahlreichen Veröffentlichungen führt zu dem Schluß, daß die antarktischen Grünalgen in ihrem Verhalten bezüglich der Salztoleranz den gemäßigten Arten entsprechen. Die Euryhalinität hinsichtlich des Wachstums, der Photosynthese und der Zell-Vitalität kann somit als allgemeines Charakteristikum eulitoraler Grünalgen aus unterschiedlichen geographischen Regionen gedeutet werden. Auch die Akkumulation bzw. Abgabe verschiedener Ionen-Spezies nach einer hyper- bzw. hypoosmotischen Belastung stimmt mit den bekannten Befunden gemäßigter Algen überein. Demnach scheinen die dahinterstehenden Regulationsmechanismen, z.B. diverse "Ionenpumpen", nach allgemeinen Prinzipien zu funktionieren.

Im Gegensatz dazu kann die Synthese von 3 verschiedenen organischen Osmotika, die alle Bestandteil der osmotischen Adaptation sind, als spezifische Anpassung an den natürlichen Standort gewertet werden. Aufgrund der Tatsache, daß die antarktischen Algen der Gezeitenzone neben einem Salzstress auch häufig einem Einfrierstress ausgesetzt sind, müssen die hohen intrazellulären Konzentrationen der 3 organischen Verbindungen, neben ihrer Funktion als "compatible solutes", auch als Gefrierschutz angesehen werden.

Eine weitere Besonderheit der antarktischen Grünalgen ist sicherlich ihr relativ niedriger Temperatur- und Lichtbedarf für das Wachstum im Vergleich zu gemäßigten Arten. Auch die sehr niedrigen Lichtkompensationspunkte bei der Photosynthese zeigen die Fähigkeit dieser Organismen, mit geringsten Lichtintensitäten auskommen zu können.

Das Hauptproblem bei den Salzversuchen lag in der Erstellung vollständiger Bilanzen über alle Inhaltsstoffe und der rechnerische Ermittlung des Turgors. Die Diskussion zeigte eindeutig, daß die Benutzung üblicher Bezugsgrößen wie z.B. Frischgewicht für exakte Kalkulationen ungeeignet sind. Die Bestimmung einer geeigneten Bezugsgröße beinhaltet zwar einen sehr hohen methodischen Aufwand (z.B. Elektronenmikroskopie) und konnte daher in dieser vergleichenden Arbeit auch nicht mehr geleistet werden, muß aber bei zukünftigen Untersuchungen viel mehr berücksichtigt werden.

4.6. DMSP-Metabolismus

Der Einfluß der Salinität auf die intrazellulären DMSP-Gehalte der Untersuchungsobjekte wurde im Kapitel 4.4.2. ausführlich diskutiert. Da bisher keine Veröffentlichungen über den Einfluß des Lichtes und der Temperatur auf die DMSP-Biosynthese vorliegen, ist eine Diskussion schwierig zu gestalten.

In den dargestellten Untersuchungen wurde eine eindeutige Korrelation zwischen dem jahreszeitlichen Verlauf der Tageslängen, der Lichtintensität und der intrazellulären DMSP-Konzentration der antarktischen Grünalgen festgestellt (Abb. 14 a-d und 16 a-e). Die DMSP-Gehalte stiegen simultan mit ansteigender Tageslänge, und entsprechend umgekehrt. Zusätzlich war der DMSP-Spiegel positiv mit der Lichtintensität korreliert (KARSTEN et al., 1990 b,c).

Während der Einfluß einer saisonal fluktuierenden Lichtperiode auf die Photosyntheserate, den Pigmentgehalt und die Entwicklung bei Makroalgen nachgewiesen ist (KING und SCHRAMM, 1976; GUTKOWSKI und MALESZEWSKI, 1989; WIENCKE, 1990 b,c), wurde dieser Parameter bei jahreszeitlichen Untersuchungen über Änderungen der intrazellulären Inhaltsstoffe (DAVISON und REED, 1985) und Enzymaktivitäten (KÜPPERS und WEIDNER, 1980) nicht beachtet.

Viele Stoffwechselwege und folglich Enzyme bei Algen werden durch das Licht beeinflusst bzw. gesteuert (RUYTERS, 1989). Obgleich die DMSP-Biosynthese noch nicht eindeutig aufgeklärt ist, kann davon ausgegangen werden, daß auch Teile dieses Reaktionsweges direkt vom Licht

beeinflusst werden, oder zumindest indirekt über die Bereitstellung von Energie- und Reduktionsäquivalenten aus der photosynthetischen Elektronentransportkette.

Außerdem zeigten die Abb.(16 a-e) eine artspezifische Relation zwischen dem intrazellulären DMSP-Level und der Lichtintensität. Zwei Typen der DMSP-Anreicherung können unterschieden werden. Während *U.implexa*, *A.arcta*, *U.rigida* (Abb. 16 a,d,e) und *E.bulbosa* (Abb. 15) DMSP linear mit ansteigender Photonenflussrate akkumulierten, fiel in *U.subflaccida* und *B.minima* der DMSP-Gehalt stetig bis zu einer mittleren Lichtintensität. Jedoch führte eine weitere Erhöhung der Bestrahlung in beiden Arten zu einer deutlichen DMSP-Zunahme. Auch wenn die vorliegenden Daten nicht ausreichen, um eine Korrelation zwischen dem natürlichen Habitat der Algen und der Art der DMSP-Akkumulation aufzuzeigen, so ist es trotzdem interessant festzustellen, daß die antarktische *U.subflaccida* und die gemäßigte *B.minima*, die aus unterschiedlichen phytogeographischen Regionen stammten, identische Reaktionen aufwiesen. Da zwei Typen der DMSP-Anreicherung festgestellt wurden, kann davon ausgegangen werden, daß jede Algenart eine bestimmte Lichtintensität für eine optimale DMSP-Synthese benötigt.

Viele Untersuchungen zur osmotischen Adaptation, wie beispielsweise von DICKSON und KIRST (1986), wurden im Dauerlicht durchgeführt, was den natürlichen Bedingungen nicht entsprach. Die in solchen Publikationen beobachtete Akkumulation von DMSP und anderer organischer Osmotika nach einem hypersalinen Stress beruhte sicherlich nicht nur allein auf dem Einfluß der Salinität, sondern auch auf dem zusätzlichen Einfluß des Dauerlichtes. Die eigenen Salzschock-Versuche, die in völliger Dunkelheit durchgeführt wurden (Abb. 19 a-e), haben eindeutig die Bedeutung des Lichtfaktors für die Anreicherung von DMSP gezeigt, d.h. im Dunkeln schienen die Untersuchungsobjekte nach einer hyperosmotischen Belastung unfähig zu sein, die DMSP-Synthese durchzuführen. Umgekehrt lassen die Untersuchungen zum Einfluß der Tageslängen auf die DMSP-Gehalte die Interpretation zu, daß allein ein intensives Lichtangebot zu einer Akkumulation von DMSP führen kann. Folglich muß den Versuchsbedingungen hinsichtlich des Lichtregimes bei Experimenten zur osmotischen Adaptation viel mehr Aufmerksamkeit gewidmet werden, in dem ein naturnaher Hell-Dunkel-Rhythmus gewählt wird. Unter natürlichen Bedingungen müssen jedoch die interaktiven Einflüsse aller abiotischen Faktoren berücksichtigt werden (THOMAS et al., 1988).

Das Verhalten des DMSP-Pools in völliger Dunkelheit läßt auf taxonomische Unterschiede zwischen den **Ulotrichales** und **Acrosiphoniales** schließen, diese Verbindung zu metabolisieren. Beide *Ulothrix*-Arten, *E.bulbosa* und *U.rigida*, welche den **Ulotrichales** zugerechnet werden, wiesen nach 4 Wochen Dunkelheit einen unveränderten DMSP-Level auf (Abb. 17 a,b,d und

18). Auch die nah verwandte *B.minima* verhielt sich entsprechend (Daten nicht gezeigt). Der DMSP-Pool wird unter diesen Bedingungen also nicht verändert oder abgebaut. Im Gegensatz dazu nimmt in beiden *Acrosiphoniales* *A.arcta* und *Urospora penicilliformis* nach der selben Zeitspanne der intrazelluläre DMSP-Gehalt signifikant ab (Abb. 17 c und e). Die Abnahme in den DMSP-Gehalten muß einem metabolischen Abbau zugeschrieben werden, weil eine Abgabe dieser Verbindung in die Medien nicht gemessen wurde (Daten nicht gezeigt). Auch bei *E.bulbosa* wurde eine Verminderung des DMSP-Pools festgestellt, aber erst nach einem deutlich längeren Zeitraum. Es könnte vermutet werden, daß auch die DMSP-Konzentration der übrigen *Ulotrichales* sich ähnlich verhält und nach extrem langer Inkubation in Dunkelheit abnehmen wird.

DMSP und andere "compatible solutes" gelten als energetisch aufwendige Moleküle (KIRST, 1990). Die hohe Investition an Energie für die DMSP-Biosynthese könnte zumindest teilweise wieder in den Stoffwechsel zurückgeführt werden, in dem diese Verbindung als Substrat für die Dunkelatmung genutzt wird. Bevor DMSP jedoch veratmet wird, werden die Algen im Dunkeln sicherlich erst den viel leichter zugänglichen Stärke-Pool aufbrauchen. EDWARDS et al. (1987) registrierten an *Enteromorpha intestinalis* nach nur 48 Stunden in Dunkelheit einen Stärkeabbau auf bis die Hälfte der ursprünglichen Konzentration. Die Ergebnisse der kinetischen Untersuchung des DMSP-Pools von *E.bulbosa* im Dunkeln kann demnach wie folgt erklärt werden: Die Alge veratmet unter Bedingungen völliger Dunkelheit zuerst alle leicht zugänglichen Energiespeicher, wie z.B. Stärke und andere mögliche Reservekohlenhydrate, Reserveproteine und Reservefette. Erst wenn diese Polymere aufgebraucht sind, werden andere energiereiche Verbindungen, wie z.B. DMSP, dem respiratorischen Stoffwechsel zugeführt.

Für *A.arcta* und *U.penicilliformis* kann demnach postuliert werden, daß ihr Reservestoffgehalt niedriger ist oder aber viel schneller aufgebraucht wird als bei den anderen Arten, weil ein Zugriff auf das DMSP viel früher erfolgte.

Außerdem erscheint es als sehr unwahrscheinlich, daß die Algen viel Energie in die Synthese und Akkumulation von DMSP investieren, wenn dieser Stoffwechselweg quasi eine Sackgasse darstellen würde. Neben der Rolle als Osmotikum und möglicher Gefrierschutz kann DMSP somit auch als "sekundärer" Energiespeicher bezeichnet werden.

Darüber hinaus müssen dieser Verbindung noch andere bisher unbekannte Funktionen zugeschrieben werden. So entsteht beispielsweise bei der Spaltung von DMSP neben DMS auch Akrylsäure, welche als Antibiotikum bekannt ist (SIEBURTH, 1961, 1964). BARNARD et al. (1984) postulierten, daß Akrylsäure die Zellwand von Algen gegenüber bakteriellen

Angriffen schützt. Nach diesen Autoren würde dann das DMS ein Abfallprodukt darstellen. Auch wird dem DMSP bzw. der Akrylsäure eine Funktion als Fraßschutz zugeschrieben (KELLER et al., 1989). Unterstützt wird diese These durch Untersuchungen an einem Räuber-Beute-System (Mikroalge-Ciliat)(J.Luers, persönliche Mitteilung). Eine weitere Funktion des DMSP als chemische Vorstufe für halogenierte organische Verbindungen schlug WHITE (1982) vor. Nach diesem Autor soll das DMSP-Molekül eine seiner Methylgruppen leicht gegen Halogene (Cl^- , Br^- etc) austauschen können.

Eine signifikante Diskrepanz wurde zwischen einem unveränderten DMSP-Pool in dunkelinkubierten Arten (vor allem *Ulotrichales*) und einem reduzierten DMSP-Pool in Pflanzen, die bei niedrigen Lichtintensitäten wuchsen, gefunden (Abb. 16 a-e). Eine Erklärung liefert das Wachstumsverhalten dieser Algen unter verschiedenen Photonenflussraten. Beispielsweise zeigte *U.rigida* eine Wachstumskurve (Abb. 5 e), die mit dem DMSP-Verlauf in Abb. korrelierte, d.h. mit ansteigenden Wachstumsraten nahm gleichzeitig der DMSP-Gehalt zu. Außerdem kann man davon ausgehen, daß bei niedrigen Lichtintensitäten die DMSP-Synthese stark eingeschränkt ist, während die Alge sehr wohl noch wächst. Unter diesen Bedingungen scheint ein gemischtes Gewebe zu entstehen, welches aus den ursprünglichen Zellen mit steady-state DMSP-Konzentrationen und aus jüngeren, frisch zugewachsenen Zellen ohne oder nur mit Spuren an DMSP besteht (KARSTEN et al., 1990 c). Eine Beispielrechnung unterstützt diese These: Das Frischgewicht von *U.implexa* nahm nach 4 Wochen Inkubation bei $2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ mit einer Wachstumsrate von $0,9\% \text{ Tag}^{-1}$, d.h. um insgesamt 25,2% zu. Während der selben Zeitspanne unter identischen Bedingungen nahm die DMSP-Konzentration von 42,7 mM (konstanter Dunkelwert) auf 29,6 mM ab, was einer Verminderung um 30,7% entsprach. Ähnlich gute Übereinstimmungen konnten für die anderen Photonenflussraten bestimmt werden. Neben dieser Erklärungsmöglichkeit ist es auch vorstellbar, daß bei sehr niedrigen Lichtintensitäten das DMSP-Molekül für Wachstumsprozesse genutzt wurde und somit insgesamt alle Zellen einen niedrigeren Level aufwiesen.

Eine ähnliche Relation hinsichtlich Wachstum und stabiler Kohlenstoffisotopen-Verhältnisse in Abhängigkeit von der Bestrahlung wurde für Braunalgen beschrieben (WIENCKE und FISCHER, 1990). Diese Autoren beobachteten eine starke ^{13}C -Anreicherung mit ansteigenden Lichtintensitäten und Wachstumsraten. In einigen Arten waren die $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ -Verhältnisse im Dunkeln deutlich höher als unter niedrigen Photonenflussraten, was darauf deutet, daß das während der Vorkultur entstandene $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ -Verhältnis unter Bedingungen völliger Dunkelheit, wo kein Wachstum stattfand, konstant gehalten wurde.

Speziell aus der jahreszeitlichen Untersuchung über den Lichteinfluß auf die intrazellulären DMSP-Gehalte ergibt sich die Frage, ob es eine biologische Bedeutung für die Produktion und Akkumulation solch variabler Konzentrationen in antarktischen Grünalgen gibt. Auch wenn eine eindeutige Antwort zur Zeit noch nicht möglich ist, so wird die folgende Hypothese vorgeschlagen:

Die eulitoralen Grünalgen überwintern in der felsigen Gezeitenzone unter einer Meereisbedeckung. Unter diesen Bedingungen ist der Lichteinfall sehr gering, und die Temperatur und die Salinität relativ konstant. Die niedrigen intrazellulären DMSP-Gehalte der Algen können diesen stabilen abiotischen Umweltfaktoren zugeschrieben werden, d.h. es besteht für die Pflanzen keine Notwendigkeit hohe Konzentrationen eines Osmotikums oder einer kryoprotektiven Substanz zu synthetisieren und zu akkumulieren. Im antarktischen Frühjahr schmilzt die Eis- und Schneebedeckung, und die wachsenden Grünalgen sind aufgrund der Tide wieder häufig stark schwankenden Salinitäten und Temperaturen ausgesetzt. Unter diesen Bedingungen erfahren die exponierten Pflanzen eine Kombination aus einem Salz- und einem Einfrierstress. Folglich sind hohe DMSP-Gehalte von vitaler Bedeutung zur Kompensation des entsprechenden Stresses. Die im Frühjahr/Sommer zunehmenden Tageslängen und Photonenzustromraten ermöglichen eine gesteigerte DMSP-Biosynthese.

Wie bereits im vorherigen Kapitel (4.4.2.) am Rande erwähnt, zeigten alle untersuchten Grünalgen unter niedrigen Temperaturen eine erhöhte DMSP-Akkumulation (Abb. 20 a-e). Man muß jedoch bei diesen Untersuchungen die Kultivierungstemperatur der Vorkulturen von 10°C und die kurze Versuchsdauer von 4-6 Wochen berücksichtigen. Gerade die sehr langfristigen saisonalen Experimente (3.5.1.), die bei 0°C angesetzt wurden, führten bei allen Untersuchungsobjekten zu durchschnittlich doppelt so hohen DMSP-Gehalten im Vergleich zu den selben Arten, die nur einer relativ kurzfristigen niedrigen Inkubationstemperatur ausgesetzt waren. Diese Ergebnisse deuten auf eine langsame DMSP-Anreicherung nach einem Transfer in kältere Medien und lassen auch den Schluß zu, daß bei einer zeitlichen Ausdehnung der 4-6 wöchigen Experimente die Pflanzen noch höhere Konzentrationen aufgewiesen hätten. Die folgende Abb. 22, welche exemplarisch den zeitlichen Verlauf der DMSP-Akkumulation in *U.rigida* nach einer Temperaturniedrigung von 10 auf 0°C zeigt, unterstützt die obigen Aussagen.

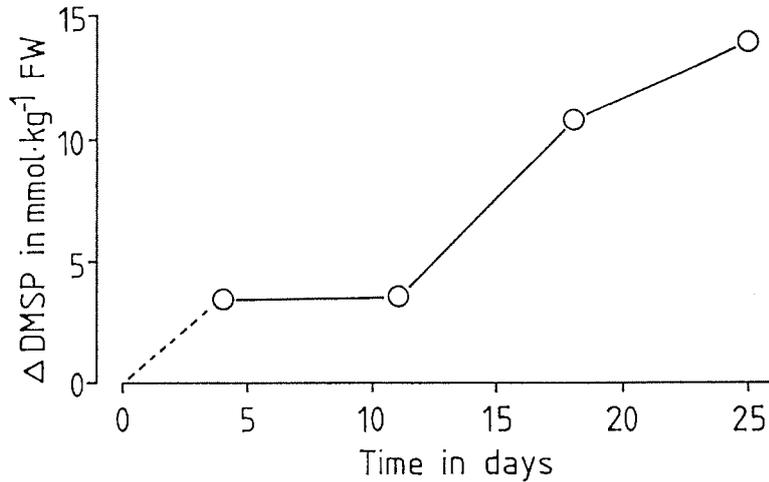


Abb. 22:

Die Differenz zwischen der DMSP-Konzentration bei 0 und 10°C in *Ulva rigida* als eine Funktion der Zeit und nach einer Temperaturerniedrigung von 10 auf 0°C. FW=Frischgewicht.

Dargestellt ist die Differenz zwischen der DMSP-Konzentration bei 0 und 10°C über einen Zeitraum von 25 Tagen. Wie aus der Abb. 22 zu ersehen ist, setzte eine verstärkte DMSP-Akkumulation erst nach einer lag-Phase von rund 11 Tagen ein. Danach wurde stetig DMSP angereichert. Wie bereits bei den Wachstums-Versuchen diskutiert (4.1.1.), kann eine biochemische Anpassung an niedrige Temperaturen über verschiedene Strategien realisiert werden. Aufgrund der langen lag-Phase bei *U.rigida* kann die schnell greifende sogenannte "Modulationsstrategie" ausgeschlossen werden (SCHLEE, 1986). Folglich muß eine Anpassung an niedrige Temperaturen über eine Konzentrationsänderung bereits existierender Enzyme oder über eine Ausbildung neuer Enzymvarianten bei verschiedenen Temperaturen verlaufen. Beide Prozesse benötigen eine gewisse Zeit.

Interessant ist auch der additive Effekt einer niedrigen Temperatur auf die DMSP-Anreicherung nach einer hypersalinen Belastung in *E.bulbosa* (Tab. 7). Dieses Ergebnis zusammen mit den oben diskutierten Daten deutet auf die sehr wahrscheinliche Funktion des DMSP als Gefrierschutz.

Die extrem hohen DMSP-Konzentrationen von *E.bulbosa* können auf die Tatsache zurückgeführt werden, daß diese Art als endemisch für die Antarktis und Subantarktis gilt (RICKER, 1987). *E.bulbosa* muß somit schon seit langer Zeit das südliche Eismeer besiedeln und sich den dort vorherrschenden niedrigen Temperaturen angepaßt haben. Die Synthese von Frostschutzsubstanzen hat solch eine Anpassung sicherlich erst ermöglicht. Auch die, im Vergleich zu Grünalgen aus gemäßigten Breiten (REED, 1983 a), hohen DMSP-Gehalte der übrigen antarktischen Isolate können mit einer Adaptation an niedrige Temperaturen erklärt werden (KARSTEN et al, 1990 a).

In der Gezeitenzone erfahren die hier lebenden Algen häufig einen Einfrierstress, denn die Lufttemperatur am natürlichen Standort auf der König-Georg-Insel fluktuiert jährlich zwischen -30 und +10°C mit 120 Tagen um den Gefrierpunkt (BARSCH et al., 1985). Unter diesen extremen Bedingungen sind kryoprotektive Substanzen von vitaler Bedeutung für die Überlebensfähigkeit der eulitoralen Organismen. Unterstützt wird diese These durch die niedrigen DMSP-Gehalte der sublitoralen antarktischen Makroalgen, die in einem relativ stabilen Milieu hinsichtlich Salinität und Temperatur leben (KARSTEN et al., 1990 a).

Bei der Diskussion der Wachstums- und Photosynthese-Versuche (4.1. und 4.2.) tauchte immer wieder das Problem unterschiedlicher physiologischer Verhaltensweisen der Sporophyten und Gametophyten auf. Entsprechende Untersuchungen hinsichtlich der DMSP-Biosynthese sind nach meinem Wissen bisher nicht publiziert worden.

Die folgende Abb. 23 faßt den Einfluß verschiedener abiotischer Faktoren auf die DMSP-Synthese von Algen schematisch zusammen, und gibt die möglichen biologischen Funktionen dieser Verbindung wieder.

Von den drei für eine DMSP-Akkumulation verantwortlichen Parametern ist eine erhöhte Salinität der Faktor, welcher bereits nach 72 Stunden deutliche Effekte zeigte. Hohe Lichtintensitäten führten hingegen erst nach 2-3 Wochen zu einer Anreicherung von DMSP, während eine Inkubation unter niedrigen Temperaturen mindestens 4-6 Wochen bedurfte, um angewachsene DMSP-Gehalte festzustellen. Folglich spielt als kurzfristig wirkender Faktor nur der Salzgehalt eine wichtige Rolle, während bei längerer Einwirkung auch die Photonenfluenzrate und die Temperatur zum Tragen kommen. Die höchsten DMSP-Konzentrationen wurden in Algen bestimmt, die gleichzeitig hypersalinen und Starklicht-Bedingungen kombiniert mit tiefen Temperaturen ausgesetzt waren.

Weil, wie bereits geschildert, ein kurzfristiger Salzschock eine deutliche DMSP-Akkumulation bedingte, muß diese Verbindung vor allem als Osmolyt betrachtet werden. Die weiteren

biologischen Funktionen sind nach wie vor spekulativ, und fordern zur Aufklärung vertiefende, d.h. vor allem biochemische Untersuchungen.

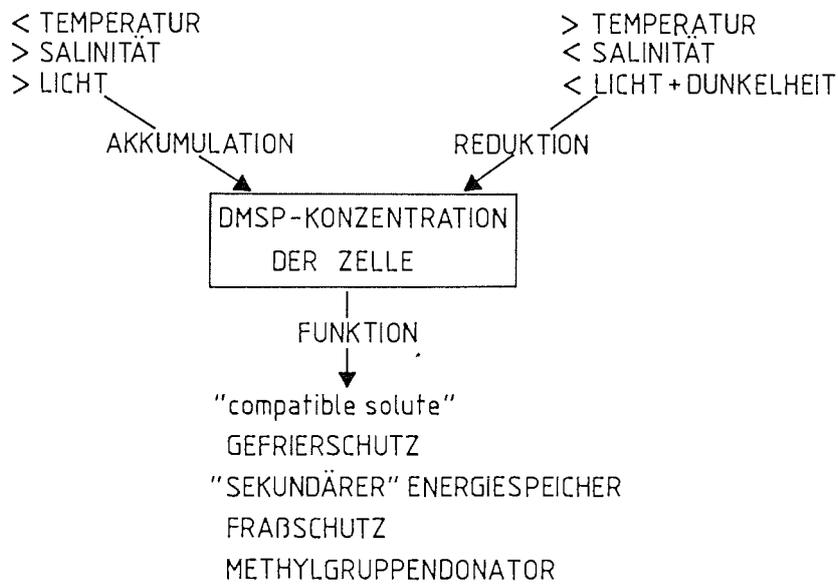


Abb. 23:
Schematische Darstellung über den Einfluß der wichtigsten abiotischen Faktoren auf die intrazellulären DMSP-Gehalte von Algen, und deren biologische Funktionen.

4.6.1 Bedeutung des DMSP für die marinen Schwefelemissionen

Um die Bedeutung des DMSP für die marinen Schwefelemissionen in Form von DMS zu verstehen, muß man das weitere Schicksal dieses Moleküls betrachten. CANTONI und ANDERSON (1956) zeigten an *Polysiphonia lanosa*, daß DMS durch enzymatische Spaltung des intrazellulären DMSP gebildet werden kann. IIDA et al. (1985) beobachteten bei verschiedenen Makroalgen, daß der DMS-Gehalt in Extrakten bei 25°C deutlich höher war als bei erhitzten Proben. Diese Autoren postulierten auch einen enzymatischen Einfluß auf die DMS-Freisetzung und isolierten bei *Ulva conglobata* ein entsprechendes, teilweise gereinigtes Enzym mit einer maximalen Aktivität bei 40°C und pH 7,0-7,5. Ansonsten gelangt das DMSP-Molekül in das Medium, wenn die Zellen durch Alterungsprozesse oder durch Beweidung absterben. Im Meerwasser ist diese Verbindung relativ stabil, d.h. erst bei pH >9 zerfällt das DMSP in DMS und Akrylsäure (TURNER et al., 1988; KAWABE et al., 1989). Trotzdem wird das ins Meerwasser abgegebene DMSP sehr schnell gespalten, was auf einen mikrobiellen Abbau deutet (TURNER et al., 1988). Das freigesetzte DMS-Molekül wiederum kann durch verschiedene Prozesse chemisch verändert bzw. abgebaut werden:

1. Oxidation zu Dimethylsulfoxid (DMSO) durch phototrophe Purpurbakterien (ZEYER et al., 1987).
2. Photooxidation zu DMSO in Gegenwart von Photosensibilisierern wie beispielsweise Huminsäuren (BRIMBLECOMBE und SHOOTER, 1986).
3. Verbrauch von DMS durch Bakterien, die nach Abspaltung der Methylgruppen diese als einzige C-Quelle nutzen können (SUYLEN und KUENEN, 1986).

Der größte Teil des freigesetzten DMS diffundiert jedoch, wie bereits in der Einleitung beschrieben, vom Meerwasser in die Atmosphäre, und beeinflusst dort, nach chemischer Umwandlung, als Kondensationskern die Wolkenbildung und letztlich das Klima (CHARLSON et al., 1987).

Während das Phytoplankton die Hauptquelle an DMSP und DMS in den offenen Ozeanen darstellt, sind die marinen Makroalgen, d.h. vor allem Grün- und einige Rotalgen, von lokaler Bedeutung in den Küstengebieten. Man muß sich dabei folgende Überlegungen vor Augen führen. Die marine Primärproduktion wird mit $30 \cdot 10^9 \text{ t C Jahr}^{-1}$ veranschlagt (LÜNING, 1985). Von dieser Menge werden $2 \cdot 10^9 \text{ t}$, d.h. 6,7% durch Makroalgen und Seegräser produziert (SMITH, 1981). Berücksichtigt man jedoch die relativ kleine Fläche der Küsten, die von Makroalgen besiedelt wird, dann ergibt sich für diese Organismen eine extrem hohe

Primärproduktionsrate pro Flächeneinheit und Jahr (LÜNING, 1985). Gerade flache Meeresgebiete wie das Wattenmeer weisen saisonal dichte Bestände an Grünalgen auf (z.B. *Enteromorpha*, *Ulva*), die somit ein riesiges Potential an gespeichertem DMSP darstellen. In den vergangenen Jahren zeigten speziell *Enteromorpha*-Arten im Wattenmeer ein so ungehemmtes Wachstum, daß 10-20 cm dicke Algenteppiche viele Quadratkilometer bedeckten (E.Parusel, Biologische Anstalt Helgoland, Litoralstation Sylt, persönliche Mitteilung). Auch wenn jegliche Untersuchung fehlt, so kann man doch davon ausgehen, daß beim Absterben dieser gewaltigen Biomasse riesige Mengen an DMSP und DMS freigesetzt werden (HOLLIGAN und KIRST, 1989).

Allgemein sollte der DMS-Eintrag in die Atmosphäre, bedingt durch die DMSP-Produktion der Makroalgen, zumindest regional nicht unterschätzt werden. Andererseits ist natürlich klar, daß global gesehen das marine Phytoplankton der quantitativ wichtigste Verursacher für DMS-Emissionen ist. Trotzdem sollte man aber gerade Makroalgen, die hohe DMSP-Konzentrationen enthalten, als gut geeignete Test-Organismen betrachten, an denen man die Langzeiteffekte von abiotischen Parametern auf den DMSP-Metabolismus studieren kann. Makroalgen sind im Gegensatz zum Phytoplankton in der Regel ohne großen Aufwand zu kultivieren und zu handhaben. Auch lassen sich physiologische Experimente relativ einfach an ihnen durchführen.

Die in dieser Arbeit an Makroalgen erzielten Daten zum DMSP-Stoffwechsel haben hinsichtlich der Beeinflussung durch abiotische Faktoren eine hohe ökologische Signifikanz, welche noch weiter ansteigt, wenn entsprechende Versuche am Phytoplankton, dem Hauptproduzenten von DMS, durchgeführt werden. Viele Spekulationen in der Diskussion rufen förmlich nach weiteren Untersuchungen.

5. Literatur

- ANDERSON,R.J. und VELIMIROV,B. (1982)
An experimental investigation of the palatability of kelp bed algae to the sea urchin *Parechinus angulosus* Leske. P.S.Z.N.I.
Marine Ecology 3, 357 - 373.
- ANDREAE,M.O. (1986)
The ocean as a source of atmospheric sulphur compounds.
In: P.Buat-Menard (Hrsg.): The role of air-sea exchange in geochemical cycling. D.Reidel, Dordrecht, pp. 331 - 362.
- ANDREAE,M.O., FERREK,R.J., BERMOND,F., BYRD,K.P., ENGSTROM,R.T., HARDIN,S., HONMERE,P.D., LEMARREC,F., RAEMDONCK,H. und CHATFIELD,R.B. (1985)
Dimethylsulfide in the marine atmosphere.
Journal of Geophysical Research 90, 12891 - 12900.
- ARNOLD,K.E. und MURRAY,S.N. (1980)
Relationships between irradiance and photosynthesis for marine benthic green algae (Chlorophyta) of differing morphologies.
Journal of experimental marine Biology and Ecology 43, 183 - 192.
- BACHMANN,P., KORNMANN,P. und ZETSCHKE,K. (1976)
Regulation der Entwicklung und des Stoffwechsels der Grünalge *Urospora* durch die Temperatur.
Planta 128, 241 - 245.
- BARNARD,W.R., ANDREAE,M.O. und IVERSON,R.L. (1984)
Dimethylsulfide and *Phaeocystis poucheti* in the southeastern Bering Sea.
Continental Shelf Research 3, 103 - 113.
- BARSCHE,D., BLÜMEL,W.D., FLÜGEL,W.A., MAUSBACHER,R., STABLEIN,G. und ZICK,W. (1985)
Untersuchungen zum Periglazial auf der König-Georg-Insel, Südshetlandinseln/Antarktika.
Reports on Polar Research 24, 1 - 75.
- BATES,L.S., WALDREN,R.P. und TEARE,I.D. (1973)
Rapid determination of free proline for water-stress studies.
Plant and Soil 39, 205 - 207.
- BECKER,E.W. (1982)
Physiological studies on Antarctic *Prasiola crispa* and *Nostoc commune* at low temperatures.
Polar Biology 1, 99 - 104.
- BEN-AMOTZ,A. und AVRON,M. (1983)
Accumulation of metabolites by halotolerant algae and its industrial potential.
Annual Review of Microbiology 37, 95 - 119.
- BERRY,J.A. und RAISON,J.K. (1981)
Response of macrophytes to temperature.
In: O.L.Lange, P.S.Nobel, C.B.Osmond & H.Ziegler (Hrsg.): Encyclopedia of plant physiology, new series vol. 12 A. Physiological plant ecology I - responses to the physical environment.
Springer Verlag Berlin.

- BIRD, N.L., CHEN, L.C.M. und MCLACHLAN, J. (1979)
Effects of temperature, light and salinity on growth in culture of *Chondrus crispus*, *Furcellaria lumbicalis*, *Gracilaria tikvahiae* (Gigartinales, Rhodophyta), and *Fucus serratus* (Fucales, Phaeophyta).
Botanica Marina 22, 521 - 527.
- BISSON, M.A. und GUTKNECHT, J. (1975)
Osmotic regulation in the marine alga, *Codium decorticatum*. I. Regulation of turgor pressure by control of ionic composition.
Journal of Membrane Biology 24, 183 - 200.
- BISSON, M.A. und GUTKNECHT, J. (1977)
Osmotic regulation in the marine alga, *Codium decorticatum*. II. Active chloride influx exerts negative feedback control on the turgor pressure.
Journal of Membrane Biology 37, 85 - 98.
- BISSON, M.A. und KIRST, G.O. (1979)
Osmotic adaptation in the marine alga *Griffithsia monilis* (Rhodophyceae): the role of ions and organic compounds.
Australian Journal of Plant Physiology 6, 523 - 538.
- BISSON, M.A. und GUTKNECHT, J. (1980)
Osmotic regulation in algae.
In: R.W.Spanswick, W.J.Lucas & J.Dainty (Hrsg.): *Plant membrane transport: Current conceptual issues*.
Elsevier Biomedical Press Amsterdam, pp. 131 - 142.
- BISSON, M.A. und KIRST, G.O. (1980)
Lamprothamnium, a euryhaline charophyte: I. Osmotic relations and membrane potential at steady state.
Journal of Experimental Botany 31, 1223 - 1235.
- BLUNDEN, G. und GORDON, S.M. (1986)
Betaines and their sulphonio analogues in marine algae.
In: F.E.Round & D.J.Chapman (Hrsg.): *Progress in phycological research vol.4*.
Biopress Ltd. Bristol, pp. 39 - 80.
- BOLTON, J.J. (1983)
Ecoclinical variation in *Ectocarpus siliculosus* (Phaeophyceae) with respect to temperature growth optima and survival limits.
Marine Biology 73, 131 - 138.
- BOROWITZKA, L.J. (1985)
Glycerol and other osmotic effectors.
In: R.Gilles & M.Gilles-Baillien (Hrsg.): *Transport processes, ionic- and osmoregulation*.
Springer Verlag Berlin, pp. 437 - 453.
- BRIMBLECOMBE, P. und SHOOTER, D. (1986)
Photo-oxidation of dimethylsulfide in aqueous solution.
Marine Chemistry 19, 343 - 353.
- BROWN, A.D. und SIMPSON, J.R. (1972)
Water relations of sugar-tolerant yeasts: the role of intracellular polyols.
Journal of General Microbiology 72, 589 - 591.

- BROWN, L.M. und HELLEBUST, J.A. (1978)
Sorbitol and proline as intracellular osmotic solutes in the green alga *Stichococcus bacillaris*.
Canadian Journal of Botany 56, 676 - 679.
- CAMBRIDGE, M.L., BREEMAN, A.M. und VAN DEN HOEK, C. (1990)
Temperature responses limiting the geographical distribution of two temperate species of
Cladophora (Cladophorales; Chlorophyta) in the North Atlantic Ocean.
Phycologia 29, 74 - 85.
- CANTONI, G.L. und ANDERSON, D.G. (1956)
Enzymatic cleavage of dimethylpropiothetin by *Polysiphonia lanosa*.
Journal of Biological Chemistry 222, 171 - 177.
- CHALLENGER, F. (1959)
Aspects of the organic chemistry of sulphur.
Butterworths, London.
- CHARLSON, R.J., LOVELOCK, J.E., ANDREAE, M.O. und WARREN, S.G. (1987)
Oceanic phytoplankton, atmospheric sulphur, cloud albedo and climate.
Nature 326, 655 - 661.
- CLARK, M.E. (1985)
The osmotic role of amino acids: discovery and function.
In: R. Gilles & M. Gilles-Baillien (Hrsg.): Transport processes, iono- and osmoregulation.
Springer Verlag Berlin, pp. 412 - 423.
- CLAYTON, M.N. und WIENCKE, C. (1986)
Techniques and equipment for culturing Antarctic benthic marine algae, and for preparing
specimens for electron microscopy.
Serie Cientifica Instituto Antartico Chileno 34, 93 - 97.
- CLAYTON, M.N. und WIENCKE, C. (1990)
The anatomy, life history and development of the Antarctic brown alga *Phaeurus antarcticus*
(Desmarestiales).
Phycologia (in press).
- CRC HANDBOOK OF CHEMISTRY AND PHYSICS (1971)
R.C. Weast (Hrsg.): 52 nd Edition, The chemical Rubber Co, Cleveland Ohio, USA.
- DAWES, C.J. und MCINTOSH, R.P. (1981)
The effect of organic material and inorganic ions on the photosynthetic rate of the red alga
Bostrychia binderi from a Florida estuary.
Marine Biology 64, 213 - 218.
- DAVISON, I.R. und REED, R.H. (1985)
Osmotic adjustment in *Laminaria digitata* (Phaeophyta) with particular reference to seasonal
changes in internal solute concentrations.
Journal of Phycology 21, 41 - 50.
- DAVISON, I.R., DUDGEON, S.R. und RUAN, H.M. (1989)
Effect of freezing on seaweed photosynthesis.
Marine Ecology Progress Series 58, 123 - 131.
- DESCOLAS-GROS, C. und DE BILLY, G. (1987)
Temperature adaptation of RuBP carboxylase: kinetic properties in marine Antarctic diatoms.
Journal of experimental marine Biology and Ecology 108, 147 - 158.

- DICKSON,D.M.J., WYN JONES,R.G. und DAVENPORT,J. (1980)
Steady state osmotic adaptation in *Ulva lactuca*.
Planta 150, 158 - 165.
- DICKSON,D.M.J. und KIRST,G.O. (1986)
The role of dimethylsulphoniopropionate, glycine betaine and homarine in the osmoacclimation of *Platymonas subcordiformis*.
Planta 155, 409 - 415.
- DICKSON,D.M.J. und KIRST,G.O. (1987 a)
Osmotic adjustment in marine eukaryotic algae: the role of inorganic ions, quaternary ammonium, tertiary sulfonium and carbohydrate solutes: I. diatoms and a rhodophyte.
New Phytologist 106, 645 - 655.
- DICKSON,D.M.J. und KIRST,G.O. (1987 b)
Osmotic adjustment in marine eukaryotic algae: the role of inorganic ions, quaternary ammonium, tertiary sulfonium and carbohydrate solutes: II. prasinophytes and haptophytes.
New Phytologist 106, 657 - 666.
- DÖPFNER,M., WIENCKE,C. und KIRST,G.O. (1990)
Calcium compartmentation in Antarctic brown algae.
Ultramicroscopy 32, 7 - 11.
- DREW,E.A. (1977)
The physiology of photosynthesis and respiration in some Antarctic marine algae.
British Antarctic Survey Bulletin 46, 59 - 76.
- EDWARDS,D.M., REED,R.H., CHUDEK,J.A., FOSTER,R. und STEWART,W.D.P. (1987)
Organic solute accumulation in osmotically-stressed *Enteromorpha intestinalis*.
Marine Biology 95, 583 - 592.
- EDWARDS,D.M., REED,R.H. und STEWART,W.D.P. (1988)
Osmoacclimation in *Enteromorpha intestinalis*: long-term effects of osmotic stress on organic solute accumulation.
Marine Biology 98, 467 - 476.
- EPPLEY,R.W. und BOVELL,C.R. (1958)
Sulfuric acid in *Desmarestia*.
Biology Bulletin 115, 101 - 106.
- FRAZER,A.W.J., BROWN,M.T. und BANNISTER,P. (1988)
The frost resistance of some littoral and sub-littoral algae from Southern New Zealand.
Botanica Marina 31, 461 - 464.
- FORTES,M.D. und LÜNING,K. (1980)
Growth rates of North Sea macroalgae in relation to temperature, irradiance and photoperiod.
Helgoländer Meeresuntersuchungen 34, 15 - 29.
- GEIDER,R.J., OSBORNE,B.A. und RAVEN,J.A. (1985)
Light dependence of growth and photosynthesis in *Phaeodactylum tricorutum* (Bacillariophyceae).
Journal of Phycology 21, 609 - 619.

- GEIDER, R.J., OSBORNE, B.A. und RAVEN, J.A. (1986)
Growth, photosynthesis and maintenance metabolic cost in the diatom *Phaeodactylum tricorutum* at very low light levels.
Journal of Phycology 22, 39 - 48.
- GERARD, V.A. und DU BOIS, K.R. (1988)
Temperature ecotypes near the southern boundary of the kelp *Laminaria saccharina*.
Marine Biology 97, 575 - 580.
- GERLACH, E. und DEUTICKE, B. (1963)
Eine einfache Methode zur Mikrobestimmung von Phosphat in der Papierchromatographie.
Biochemische Zeitschrift 337, 477 - 479.
- GESSNER, F. und SCHRAMM, W. (1971)
Salinity: Plants.
In: O.Kinne (Hrsg.): Marine ecology, Vol 1(2) environmental factors.
Wiley Interscience London, pp. 705 - 820.
- GIMMLER, H. und MÖLLER, E.M. (1981)
Salinity-dependent regulation of starch and glycerol metabolism in *Dunaliella parva*.
Plant, Cell and Environment 4, 367 - 375.
- GIMMLER, H., KAADEN, R., KIRCHNER, U. und WEYAND, A. (1984)
The chloride sensitivity of *Dunaliella parva* enzymes.
Zeitschrift für Pflanzenphysiologie 114, 131 - 150.
- GINZBURG, M. (1987)
Dunaliella: a green alga adapted to salt.
Advances in Botanical Research 14, 93 - 183.
- GINZBURG, M. und GINZBURG, B. (1986)
The osmotic components of halotolerant algae: unanswered questions.
Trends in Biochemical Sciences 11, 359 - 360.
- GRANT, W.D. und ROSS, H.N.M. (1986)
The ecology and taxonomy of halobacteria.
FEMS Microbiology Reviews 39, 9 - 15.
- GUTKNECHT, J., HASTINGS, D.F. und BISSON, M.A. (1978)
Ion transport and turgor pressure regulation in giant algal cells.
In: G.Giebisch, D.C.Tosteson & H.H.Ussing (Hrsg.): Membrane transport in biology III: Transport across biological membranes.
Springer Verlag Berlin, pp. 125 - 174.
- GUTKOWSKI, R. und MALESZEWSKI, S. (1989)
Seasonal changes of the photosynthetic capacity of the Antarctic macroalga *Adenocystis utricularis* (Bory) Skottsberg.
Polar Biology 10, 145 - 148.
- HANISAK, M.D. (1979)
Growth pattern of *Codium fragile* ssp. *tomentosoides* in response to temperature, irradiance, salinity, and nitrogen source.
Marine Biology 50, 319 - 332.

- HEMPEL, G. (1987)
Die Polarmeere - ein biologischer Vergleich.
Polarforschung 57, 173 - 189.
- HENLEY, W.J. und RAMUS, J. (1989 a)
Time course of physiological response of *Ulva rotundata* to growth irradiance transitions.
Marine Ecology Progress Series 54, 171 - 177.
- HENLEY, W.J. und RAMUS, J. (1989 b)
Photoacclimation and growth rate responses of *Ulva rotundata* (Chlorophyta) to intraday variations in growth irradiance.
Journal of Phycology 25, 398 - 401.
- HEYWOOD, R.B. und WHITACKER, T.M. (1984)
The Antarctic marine flora.
In: R.M.Laws (Hrsg.): Antarctic ecology vol.2, pp. 373 - 419.
- HOLLIGAN, P.M. und KIRST, G.O. (1989)
Marine algae as a source of dimethylsulphide emissions to the atmosphere.
In: The ocean as a source and sink for atmospheric trace constituents. Final report of SCOR-working group 72.
UNESCO technical papers in marine science 56, 64 - 69.
- IIDA, H., NAKAMURA, K. und TOKUNAGA, T. (1985)
Dimethyl sulfide and dimethyl- β -propiothetin in sea algae.
Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries 51, 1145 - 1150.
- INSKEEP, W.P. und BLOOM, P.R. (1985)
Extinction coefficients of chlorophyll a and b in N,N-dimethylformamide and 80% acetone.
Plant Physiology 77, 483 - 485.
- IVERSON, R.L., NEARHOOF, F.L. und ANDREA, M.O. (1989)
Production of dimethylsulfonium propionate and dimethylsulfide by phytoplankton in estuarine and coastal waters.
Limnology and Oceanography 34, 53 - 67.
- JEFFREY, S.W. und HUMPHREY, G.F. (1975)
New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c₁ and c₂ in higher plants, algae and natural phytoplankton.
Biochemie und Physiologie der Pflanzen 167, 191 - 194.
- KARSTEN, U. und KIRST, G.O. (1989 a)
Intracellular solutes, photosynthesis and respiration of the green alga *Blidingia minima* in response to salinity stress.
Botanica Acta 102, 123 - 128.
- KARSTEN, U. und KIRST, G.O. (1989 b)
The effect of salinity on growth, photosynthesis and respiration in the estuarine red alga *Bostrychia radicans* Mont..
Helgoländer Meeresuntersuchungen 43, 61 - 66.
- KARSTEN, U. und KIRST, G.O. (1989 c)
Incomplete turgor pressure regulation in the "terrestrial" red alga, *Bostrychia scorpioides* (Huds.) Mont..
Plant Science 61, 29 - 36.

KARSTEN,U., WIENCKE,C. und KIRST,G.O. (1990 a)
The β -dimethylsulphoniopropionate (DMSP) content of macroalgae from Antarctica and Southern Chile.
Botanica Marina 33, 142 - 146.

KARSTEN,U., WIENCKE,C. und KIRST,G.O. (1990 b)
The effect of light intensity and daylength on the β -dimethylsulphoniopropionate (DMSP) content of marine green macroalgae from Antarctica.
Plant, Cell and Environment (in press)

KARSTEN,U., WIENCKE,C. und KIRST,G.O. (1990 c)
Growth pattern and β -dimethylsulphoniopropionate (DMSP) content of green macroalgae at different irradiances.
Marine Biology (in press)

KAUSS,H. (1987)
Some aspects of calcium-dependent regulation in plant metabolism.
Annual Review of Plant Physiology 38, 47 - 72.

KAWABE,T., NAGAOKA,T., NAGAHAMA,G., MORITA,H. und OHBAYASHI,A. (1989)
Generation of dimethyl sulfide from dimethyl- β -propiothetin in an extract of green alga *Monostroma nitidum* and its retention by cyclodextrin.
Agricultural and Biological Chemistry 53, 2587 - 2591.

KELLER,M.D., BELLOWS,W.K. und GUILLARD,R.R.L. (1989)
Dimethyl sulfide production in marine phytoplankton.
In: E.S.Saltzman & W.J.Cooper (Hrsg.): *Biogenic Sulfur in the Environment*, American Chemical Society, pp. 167 - 182.

KING,R.J. und SCHRAMM,W. (1976)
Photosynthetic rates of benthic marine algae in relation to light intensity and seasonal variations.
Marine Biology 37, 215 - 222.

KIRST,G.O. (1977)
Ion composition of unicellular marine and freshwater algae with special reference to *Platymonas subcordiformis* cultivated in media with different osmotic strength.
Oecologia 28, 177 - 189.

KIRST,G.O. (1980)
Phosphate transport in *Platymonas subcordiformis* after osmotic stresses.
Zeitschrift für Pflanzenphysiologie 97, 289 - 297.

KIRST,G.O. (1990)
Salinity tolerance of eukaryotic marine algae.
Annual Review of Plant Physiology 41, 21 - 53.

KIRST,G.O. und BISSON,M.A. (1979)
Regulation of turgor pressure in marine algae: ions and low-molecular-weight organic compounds.
Australian Journal of Plant Physiology 6, 539 - 556.

KIRST,G.O. und KRAMER,D. (1981)
Cytological evidence for cytoplasmic volume control in *Platymonas subcordiformis* after osmotic stress.
Plant, Cell and Environment 4, 455 - 462.

- KORNMANN,P. (1964 a)
Die *Ulothrix*-Arten von Helgoland.I.
Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen 11, 27 - 38.
- KORNMANN,P. (1964 b)
Der Lebenszyklus von *Acrosiphonia arcta*.
Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen 11, 110 - 117.
- KORNMANN,P. und SAHLING,P.H. (1983)
Meeresalgen von Helgoland
Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen 29, 1 - 289.
- KÜPPERS,U. und WEIDNER,M. (1980)
Seasonal variation of enzyme activities in *Laminaria hyperborea*.
Planta 148, 222 - 230.
- LÄUCHLI,A. und PFLÜGER,R. (1978)
Potassium transport through plant cell membranes and metabolic role of potassium in plants.
In: Potassium Research - Review and Trends, 111 - 163.
International Potash Institute Bern.
- LARA,R.J., WIENCKE,C. und ERNST,W. (1989)
Association between exudates of brown algae and polychlorinated biphenyls.
Journal of Applied Phycology 1, 267 - 270.
- LARSON,E., HOWLETT,B. und JAGENDORF,A. (1986)
Artificial reductant enhancement of the Lowry method for Protein determination.
Analytical Biochemistry 155, 243 - 248.
- LASS,B. (1987)
Regulation und Energetisierung des Sulfattransports bei *Lemna gibba* L.
Dissertation Technische Hochschule Darmstadt.
- LOBBAN,C.S., HARRISON,P.J. und DUNCAN,M.J. (1985)
The physiological ecology of seaweeds.
Cambridge University Press, Cambridge.
- LOKHORST,G.M. und VROMAN,M. (1974)
Taxonomic studies on the genus *Ulothrix* (Ulothrichales, Chlorophyceae) III.
Acta Botanica Neerlandica 23, 561 - 602.
- LOVELOCK,J.E. (1988)
The ages of Gaia.
Oxford University Press, Oxford.
- LÜNING,K. (1984)
Temperature tolerance and biogeography of seaweeds: the marine algal flora of Helgoland (North Sea) as an example.
Helgoländer Meeresuntersuchungen 38, 305 - 317.
- LÜNING,K. (1985)
Meeresbotanik. Verbreitung, Ökophysiologie und Nutzung der marinen Makroalgen.
Thieme Verlag Stuttgart.

- LÜNING, K. und TOM DIECK, I. (1989)
Environmental triggers in algal seasonality.
Botanica Marina 32, 389 - 397.
- LUTJEHARMS, J.R.E., STAVROPOULOS, C.C. und KOLTERMANN, K.P. (1985)
Tidal measurements along the Antarctic coastline.
Antarctic Research Series 43, 273 - 289.
- MACLER, B.A. (1988)
Salinity effects on photosynthesis, carbon allocation, and nitrogen assimilation in the red alga, *Gelidium coulteri*.
Plant Physiology 88, 690 - 694.
- MAYKUT, G.A. (1985)
The ice environment.
In: R.A. Horner (Hrsg.): *Sea ice biota*.
CRC Press, Boca Raton, Florida, pp. 21 - 83.
- MENGEL, K. (1979)
Ernährung und Stoffwechsel der Pflanze.
VEB Gustav Fischer Verlag Jena.
- MISHKIND, M., MAUZERALL, D. und BEALE, S.I. (1979)
Diurnal variation in situ of photosynthetic capacity in *Ulva* is caused by a dark reaction.
Plant Physiology 64, 896 - 899.
- MONASTERSKY, R. (1987)
The plankton-climate connection.
Science News 132, 362 - 365.
- MUNDA, I. (1967)
Der Einfluß der Salinität auf die chemische Zusammensetzung, das Wachstum und die Fruktifikation einiger Fucaceen.
Nova Hedwigia 13, 471 - 508.
- OGATA, E. und MATSUI, T. (1965)
Photosynthesis in several marine plants of Japan as affected by salinity, drying and pH, with attention to their growth habitats.
Botanica Marina 8, 199 - 217.
- OGATA, E. und TAKADA, H. (1968)
Studies on the relationship between the respiration and the changes in salinity in some marine plants in Japan.
Journal of the Shimonoseki College of Fishery 16, 67 - 88.
- OHNO, M. (1969)
A physiological ecology of the early stage of some marine algae.
Report of the Usa Marine Biological Station, Kochi University 16.
- O'NEAL, S.W. und PRINCE, J.S. (1988)
Seasonal effects of light, temperature, nutrient concentration and salinity on the physiology and growth of *Caulerpa paspaloides* (Chlorophyceae).
Marine Biology 97, 17 - 24.

- PHILLIPS, J.A. (1990)
Life history studies of *Ulva rigida* C.Ag. and *Ulva stenophylla* S. et G. (Ulvaceae, Chlorophyta) in Southern Australia.
Botanica Marina 33, 79 - 84.
- POST, A. (1990)
Photoprotective pigment as an adaptive strategy in the Antarctic moss *Ceratodon purpureus*.
Polar Biology 10, 241 - 245.
- PROVASOLI, L. (1968)
Media and prospects for cultivation of marine algae.
In: A.Watanabe & A.Hattori (Hrsg.): Cultures and collections of algae. Japanese Society of Plant Physiology, Tokyo, pp. 47 - 74.
- RAHMEL, J. (1990)
Zur Physiologie antarktischer Makroalgen: Photosynthese und Respiration.
Diplomarbeit Universität Bremen.
- RAVEN, J.A. (1976)
Transport in algal cells.
In: U.Lüttge & M.G.Pitman (Hrsg.): Encyclopedia of plant physiology, new series vol. 2. Transport in plants II.
Springer Verlag Berlin, pp. 129 - 188.
- RAVEN, J.A., SMITH, F.A. und GLIDEWELL, S.M. (1979)
Photosynthetic capacities and biological strategies of giant-celled and small-celled macroalgae.
New Phytologist 83, 299 - 309.
- REED, R.H. (1983 a)
Measurement and osmotic significance of β -dimethylsulphonio-propionate in marine macroalgae.
Marine Biology Letters 4, 173 - 181.
- REED, R.H. (1983 b)
The osmotic responses of *Polysiphonia lanosa* (L.) Tandy from marine and estuarine sites: evidence for incomplete recovery of turgor.
Journal of experimental marine Biology and Ecology 68, 169 - 193.
- REED, R.H. (1989)
Osmotic adjustment and organic solute accumulation in *Chaetomorpha capillaris*.
British Phycological Journal 24, 21 - 37.
- REED, R.H., COLLINS, J.C. und RUSSELL, G. (1980 a)
The effects of salinity upon cellular volume of the marine red alga *Porphyra purpurea* (Roth) C.Ag.
Journal of Experimental Botany 31, 1521 - 1537.
- REED, R.H., COLLINS, J.C. und RUSSELL, G. (1980 b)
The influence of variations in salinity upon photosynthesis in the marine alga *Porphyra purpurea* (Roth) C.A.G. (Rhodophyta, Bangiales).
Zeitschrift für Pflanzenphysiologie 98, 183 - 187.
- REED, R.H., DAVISON, I.R., CHUDEK, J.A. und FOSTER, R. (1985)
The osmotic role of mannitol in the Phaeophyta: an appraisal.
Phycologia 24, 35 - 47.

- RICHTER, D.F.E. (1987)
 Untersuchung zum D-Mannitolmetabolismus in *Platymonas subcordiformis* Hazen: Der Nachweis der beteiligten Enzyme und der Abbau von Reservestärke nach osmotischer Belastung.
 Dissertation Universität Bremen.
- RICKER, R.W. (1987)
 Taxonomy and biogeography of Macquarie Island seaweeds.
 British Museum (Natural History), London.
- RITCHIE, R.J. (1988)
 The ionic relations of *Ulva lactuca*.
 Journal of Plant Physiology 133, 183 - 192.
- RITCHIE, R.J. und LARKUM, A.W.D. (1984)
 Chloride transport in *Enteromorpha intestinalis* (L.) Link.
 New Phytologist 97, 319 - 345.
- RIVKIN, R.B. (1990)
 Photoadaptation in marine phytoplankton: variations in ribulose 1,5-bisphosphate activity.
 Marine Ecology Progress Series 62, 61 - 72.
- RIVKIN, R.B. und PUT, M. (1987)
 Photosynthesis and cell division by Antarctic microalgae: comparison of benthic, planktonic and ice algae.
 Journal of Phycology 23, 223 - 229.
- RUSSELL, G. (1985)
 Recent evolutionary changes in the algae of the Baltic Sea.
 British phycological Journal 20, 87 - 104.
- RUSSELL, G. (1987)
 Salinity and seaweed vegetation.
 In: R.M.M. Crawford (Hrsg.): The physiological ecology of amphibious and intertidal plants.
 Blackwell, Oxford, pp. 35 - 52.
- RUYTERS, G. (1989)
 Einfluß der Lichtqualität auf den Stoffwechsel von Algen.
 Biologische Rundschau 27, 7 - 22.
- SAND-JENSEN, K. (1988 a)
 Minimum light requirements for growth in *Ulva lactuca*.
 Marine Ecology Progress Series 50, 187 - 193.
- SAND-JENSEN, K. (1988 b)
 Photosynthetic responses of *Ulva lactuca* at very low light.
 Marine Ecology Progress Series 50, 195 - 201.
- SATOH, K., SMITH, C.M. und FORK, D.C. (1983)
 Effects of salinity on primary processes of photosynthesis in the red alga *Porphyra perforata*.
 Plant Physiology 73, 643 - 647.

- SCHIFF, J.A. (1983)
Reduction and other metabolic reactions of sulfate.
In: A.Läuchli & R.L.Bielecki (Hrsg.): Encyclopedia of plant physiology, new series vol. 15 A.
Inorganic plant nutrition.
Springer Verlag Berlin, pp. 401 - 421.
- SCHLEE, D. (1986)
Ökologische Biochemie.
Springer Verlag Berlin.
- SCHOBERT, B. (1977 a)
The anomalous colligative properties of proline.
Naturwissenschaften 64, 386.
- SCHOBERT, B. (1977 b)
Is there an osmotic regulatory mechanism in algae and higher plants?
Journal of theoretical Biology 68, 17 - 26.
- SCHOBERT, B. (1979)
Die Akkumulierung von Prolin in *Phaeodactylum tricornutum* und die Funktion der
"compatible solutes" in Pflanzenzellen unter Wasserstreß.
Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft 92, 23 - 30.
- SIEBURTH, J.M. (1961)
Antibiotic properties of acrylic acid, a factor in the gastrointestinal antibiosis of polar marine
animals.
Journal of Bacteriology 82, 72 - 79.
- SIEBURTH, J.M. (1964)
Antibacterial substances produced by marine algae.
Developments in Industrial Microbiology 5, 124 - 134.
- SIEFERMANN-HARMS, D. (1987)
The light-harvesting and protective functions of carotenoids in photosynthetic membranes.
Physiologia Plantarum 69, 561 - 568.
- SMITH, S.V. (1981)
Marine macrophytes as a global carbon sink.
Science 211, 838 - 840.
- SOMMER, C., THONKE, B. und POPP, M. (1990)
The compatibility of D-pinitol and 1D-1-O-methyl-muco-inositol with malate dehydrogenase
activity.
Botanica Acta 103, 270 - 273.
- STEWART, G.R. und LEE, J.A. (1974)
The role of proline accumulation in halophytes.
Planta 120, 279 - 289.
- SUYLEN, G.M.H. und KUENEN, J.G. (1986)
Chemostat enrichment and isolation of *Hyphomicrobium* EG: A dimethyl-sulfide oxidizing
methylotroph and reevaluation of *Thiobacillus* MS1.
Antonie van Leeuwenhoek 52, 281 - 293.

- TESTER, M. (1990)
Plant ion channels: whole-cell and single-channel studies.
New Phytologist 114, 305 - 340.
- THENIUS, E. (1977)
Meere und Länder im Wechsel der Zeiten. Die Paläogeographie als Grundlage für die Biogeographie.
Springer Verlag Berlin.
- THOMAS, D.N., COLLINS, J.C. und RUSSELL, G. (1988)
Interactive effects of temperature and salinity upon net photosynthesis of *Cladophora glomerata* (L.) Kütz. and *C. rupestris* (L.) Kütz..
Botanica Marina 31, 73 - 77.
- THOMAS, D.N., COLLINS, J.C. und RUSSELL, G. (1989)
Physiological responses to salt stress of two ecologically different *Cladophora* species.
Botanica Marina 32, 259 - 265.
- THOMAS, D.N. und KIRST, G.O. (1990)
Salt tolerance of *Ectocarpus siliculosus* (Dillw.) Lyngb.: comparison of gametophytes, sporophytes and isolates of different geographic origin.
Botanica Acta 103 (in press)
- TRUESDALE, G.A., DOWNING, A.L. und LOWDEN, G.F. (1955)
The solubility of oxygen in pure water and sea-water.
Journal of Applied Chemistry 5, 53 - 62.
- TURNER, S.M., MALIN, G., LISS, P.S., HARBOUR, D.S. und HOLLIGAN, P.M. (1988)
The seasonal variation of dimethyl sulfide and dimethylsulfonium-propionate concentrations in nearshore waters.
Limnology and Oceanography 33, 364 - 375.
- ULLRICH, W.R. (1983)
Uptake and reduction of nitrate: algae and fungi.
In: A.Läuchli & R.L.Bielecki (Hrsg.): Encyclopedia of plant physiology, new series vol. 15 A. Inorganic plant nutrition.
Springer Verlag Berlin, pp. 376 - 397.
- VAIRAVAMURTHY, A., ANDREAE, M.O. und IVERSON, R.L. (1985)
Biosynthesis of dimethylsulfide and dimethylpropiothetin by *Hymenomonas carterae* in relation to sulfur source and salinity variations.
Limnology and Oceanography 30, 59 - 70.
- VAN DEN HOEK, C. (1982)
Phytogeographic distribution groups of benthic marine algae in the North Atlantic Ocean. A review of experimental evidence from life history studies.
Helgoländer Meeresuntersuchungen 35, 153 - 214.
- VAN DEN HOEK, C. (1984)
Algen.
Thieme Verlag Stuttgart.
- VERMAAT, J.E. und SAND-JENSEN, K. (1987)
Survival, metabolism and growth of *Ulva lactuca* under winter conditions: a laboratory study of bottlenecks in the life cycle.
Marine Biology 95, 55 - 61.

- WARR,S.R.C., REED,R.H. und STEWART,W.D.P. (1987)
Low-molecular-weight carbohydrate biosynthesis and the distribution of Cyanobacteria (Blue-green algae) in marine environments.
British phycological Journal 22, 175 - 180.
- WARR,S.R.C., REED,R.H. und STEWART,W.D.P. (1988)
The compatibility of osmotica in cyanobacteria.
Plant, Cell and Environment 11, 137 - 142.
- WEGMANN,K. (1986)
Osmoregulation in eukaryotic algae.
FEMS Microbiology Reviews 39, 37 - 43.
- WHITE,R.H. (1982)
Analysis of dimethyl sulfonium compounds in marine algae.
Journal of Marine Research 40, 529 - 536.
- WIENCKE,C. (1980)
Cytologische und physiologische Untersuchungen zur osmotischen Regulation bei der marinen Rotalge *Porphyra umbilicalis* (L.) Kütz. f. *umbilicalis*.
Dissertation, Universität Hannover.
- WIENCKE,C. (1982)
Effect of osmotic stress on thylakoid fine structure in *Porphyra umbilicalis*.
Protoplasma 111, 215 - 220.
- WIENCKE,C. (1984)
The response of pyruvate kinase from the intertidal red alga *Porphyra umbilicalis* to sodium and potassium ions.
Journal of Plant Physiology 116, 447 - 453.
- WIENCKE,C. (1988)
Notes on the development of some benthic marine macroalgae of King George Island (Antarctica).
Serie Cientifica Instituto Antartico Chileno 37, 23 - 47.
- WIENCKE,C. (1990 a)
Seasonality of brown macroalgae from Antarctica - a long-term culture study under fluctuating Antarctic daylengths.
Polar Biology (in press).
- WIENCKE,C. (1990 b)
Seasonality of red and green macroalgae from Antarctica - a long-term culture study under fluctuating Antarctic daylengths.
Polar Biology (in press).
- WIENCKE,C. und LAUCHLI,A. (1981)
Inorganic ions and floridoside as osmotic solutes in *Porphyra umbilicalis*.
Zeitschrift für Pflanzenphysiologie 103, 247 - 258.
- WIENCKE,C., STELZER,R. und LAUCHLI,A. (1983)
Ion compartmentation in *Porphyra umbilicalis* determined by electron probe X-ray microanalysis.
Planta 159, 336 - 341.

- WIENCKE,C. und DAVENPORT,J. (1987)
Respiration and photosynthesis in the intertidal alga *Cladophora rupestris* (L.) Kütz. under fluctuating salinity regimes.
Journal of experimental marine Biology and Ecology 114, 183 - 197.
- WIENCKE,C. und CLAYTON,M.N. (1990)
Sexual reproduction, life history and early development in culture of the Antarctic brown alga *Himantothallus grandifolius* (Desmarestiales, Phaeophyceae).
Phycologia 29, 9 - 18.
- WIENCKE,C. und FISCHER,G. (1990)
Growth and stable carbon isotope composition of cold-water macroalgae in relation to light and temperature.
Marine Ecology Progress Series
- WIENCKE,C. und TOM DIECK,I. (1989)
Temperature requirements for growth and temperature tolerance of macroalgae endemic to the Antarctic region.
Marine Ecology Progress Series 54, 189 - 197.
- WIENCKE,C. und TOM DIECK,I. (1990)
Temperature requirements for growth and survival of macroalgae from Antarctica and Southern Chile.
Marine Ecology Progress Series 59, 157 - 170.
- WINTER,U. und KIRST,G.O. (1990)
Salinity response of a freshwater charophyte, *Chara vulgaris*.
Plant, Cell and Environment 13, 123 - 134.
- WITHERS,L.A. und KING,P.J. (1979)
Proline: a novel cryoprotectant of the freeze preservation of cultured cells of *Zea mays* L.
Plant Physiology 64, 675 - 678.
- WRIGHT,P.J. und REED,R.H. (1985)
The effects of osmotic stress on intracellular hexitols in the marine brown alga *Himantothalia elongata*.
Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 93, 183 - 190.
- WYN JONES,R.G. und STOREY,R. (1981)
Betaines.
In: L.G.Paleg & D.Aspinall (Hrsg.): Physiology and biochemistry of drought resistance in plants.
Academic Press London, pp. 171 - 204.
- YANCEY,P.H., CLARK,M.E., HAND,S.C., BOWLUS,R.D. und SOMERO,G.N. (1982)
Living with water stress: evolution of osmolyte systems.
Science 217, 1214 - 1222.
- YARISH,C., KIRKMAN,H. und LÜNING,K. (1987)
Lethal exposure times and preconditioning to upper temperature limits of some temperate North Atlantic red algae.
Helgoländer Meeresuntersuchungen 41, 323 - 327.
- YEO,A.R. (1983)
Salinity resistance: physiologies and prices.
Physiologia Plantarum 58, 214 - 222.

- YOUNG,A.J., COLLINS,J.C. und RUSSELL,G. (1987 a)
Solute regulation in the euryhaline marine alga *Enteromorpha prolifera* (O.F.Müll) J.Ag..
Journal of Experimental Botany 38, 1298 - 1308.
- YOUNG,A.J., COLLINS,J.C. und RUSSELL,G. (1987 b)
Ecotypic variation in the osmotic responses of *Enteromorpha intestinalis* (L.) Link.
Journal of Experimental Botany 38, 1309 - 1324.
- ZEYER,J., EICHER,P., WAKEHAM,S.G. und SCHWARZENBACH,R.P. (1987)
Oxidation of dimethyl sulfide to dimethyl sulfoxide by phototrophic purple bacteria.
Applied and Environmental Microbiology 53, 2026 - 2032.

Danksagung

Herrn Prof. Dr. G.O.Kirst danke ich für Anregung und Förderung, und daß er mich bei meiner Arbeit frei schalten und walten ließ.

Herrn Dr. habil. C.Wiencke danke ich für die Überlassung des Themas, für die Einführung in die Geheimnisse der antarktischen Grünalgen und für seine stete Hilfsbereitschaft und Kooperation.

Frau C.Langreder danke ich für technische Unterstützung bei der Kultivierung und den Photoarbeiten.

Frau R.Ulmke danke ich für technische Unterstützung am AAS.

Allen Mitgliedern der Arbeitsgruppe sei für vielfältige Hilfen und zahlreiche wissenschaftliche Diskussionen gedankt.

Außerdem möchte ich mich recht herzlich bei meiner Familie, d.h. insbesondere bei meiner Frau Heike für vielfältige Anregungen und Hilfestellungen bedanken. Meinen Eltern ist diese Arbeit gewidmet, weil sie mir das Biologie-Studium ermöglicht und mich stets in all meinen Entscheidungen unterstützt haben.

