

**Photosynthese-Charakteristika  
und Lebensstrategien  
antarktischer Makroalgen**

**Photosynthetic characteristics and  
life-strategies of Antarctic macroalgae**

---

**Gabriele Weykam**

Gabriele Weykam

Alfred-Wegener-Institut  
für Polar- und Meeresforschung  
Postfach 120161  
D- 27515 Bremerhaven

Die vorliegende Arbeit ist die inhaltlich unveränderte Fassung  
einer Dissertation, die im Mai 1995 dem Fachbereich  
Biologie/Chemie der Universität Bremen vorgelegt wurde.

## INHALTSVERZEICHNIS:

<b>Kurzfassung</b> .....	1
<b>Abstract</b> .....	3
<b>1. Einleitung</b>	
1.1 Marine Makroalgen in der Antarktis.....	5
1.2 Fragestellung.....	11
<b>2. Material und Methoden</b>	
2.1 Untersuchungsgebiet und untersuchte Arten im Feld.....	13
2.2 Untersuchte Arten im Labor.....	15
2.2.1 Zur Biologie der im Labor untersuchten Rotalgen.....	15
2.2.2 Kulturbedingungen.....	17
2.3 Bestimmung der Wachstumsrate.....	18
2.3.1 Bestimmung des Trockengewichts.....	18
2.4 Lichtmikroskopische Präparation.....	19
2.5 Bestimmung der Photosyntheseaktivität.....	19
2.5.1 Allgemeiner Versuchsaufbau.....	19
2.5.2 Aufbau der verwendeten Inkubationskammern.....	20
2.5.3 Parameter der Photosynthese-Licht-Kurve.....	22
2.5.4 Kohlenstoffassimilation.....	23
2.6 Bestimmung der Inhaltsstoffe.....	23
2.6.1 Chlorophyll <i>a</i> .....	23
2.6.2 Kohlenstoff und Stickstoff.....	24
2.6.3 Floridosid.....	24
2.6.4 Florideenstärke.....	24
2.7 Erläuterungen zu den experimentellen Ansätzen.....	25
2.7.1 Photosynthesecharakteristika antarktischer Makroalgen...25	
2.7.2 Einfluß der Lichtbedingungen unterschiedlicher Wasser- tiefen auf die Photosynthese ausgewählter Arten.....	25
2.7.3 Saisonalität der Photosynthese (Feldversuche).....	26
2.7.4 Saisonalität der Photosynthese (Laborversuche).....	26
2.7.5 Einfluß der Photonenflussrate auf die saisonalen Veränderungen der Photosynthese von <i>Iridaea cordata</i> .....	26
2.7.6 Einfluß verkürzter Tageslängen im Sommer auf die Photosynthese bei <i>Palmaria decipiens</i> .....	27
2.7.7 Einfluß winterlicher Dunkelexposition auf die Photo- synthese von <i>Palmaria decipiens</i> und <i>Iridaea cordata</i> .....	28

### **3. Ergebnisse**

3.1	Photosynthesecharakteristika antarktischer Makroalgen...	29
3.2	Einfluß des Lichtklimas unterschiedlicher Wassertiefen auf die Photosynthese ausgewählter Arten.....	35
3.3	Saisonalität der Photosynthese (Feldversuche).....	38
3.3.1	Photosynthese ausgewählter Arten im Spätwinter und Frühsommer.....	38
3.3.2	Veränderung der Photosynthese bei <i>Palmaria decipiens</i> und <i>Iridaea cordata</i> von Spätwinter bis Sommer.....	41
3.4	Photosynthese bei <i>Iridaea cordata</i> und <i>Palmaria decipiens</i> unter simulierten antarktischen Tageslängen.....	45
3.5	Spezielle Untersuchungen zur Saisonalität.....	56
3.5.1	Einfluß der Lichtintensität auf die saisonalen Veränderungen der Photosynthese bei <i>Iridaea cordata</i> .....	56
3.5.2	Einfluß verkürzter Tageslängen im Sommer auf die Photosynthese bei <i>Palmaria decipiens</i> .....	58
3.5.3	Einfluß winterlicher Dunkelexposition auf die Photosynthese bei <i>Palmaria decipiens</i> und <i>Iridaea cordata</i> .....	61

### **4. Diskussion**

4.1	Photosynthesecharakteristika antarktischer Makroalgen...	72
4.1.1	Photosyntheseaktivität der im Feld untersuchten Makroalgen .....	73
4.1.2	Photosyntheseaktivität und Thallusstruktur.....	77
4.1.3	C:N-Verhältnisse und Photosynthese.....	79
4.2	Einfluß des Lichtangebots auf die Photosynthese .....	82
4.2.1	Lichtbedarf der im Feld untersuchten Arten.....	82
4.2.2	Akklimatisation an unterschiedliche Lichtintensitäten.....	83
4.2.3	Die Zonierung im Phytal.....	86
4.3	Saisonalität bei <i>Palmaria decipiens</i> und <i>Iridaea cordata</i> ...	89
4.3.1	Phänologische Entwicklung.....	89
4.3.2	Photosynthese und Respiration unter simulierten antarktischen Tageslängen.....	90
4.3.3	Saisonale Variation der Photosyntheseeffizienz.....	93
4.3.4	Einfluß unterschiedlicher Lichtintensitäten auf die saisonale Veränderung der Photosynthese bei <i>Iridaea cordata</i> .....	95
4.3.5	Einfluß verkürzter Tageslängen im Sommer auf die Photosynthese bei <i>Palmaria decipiens</i> .....	96
4.3.6	Saisonale Veränderungen im Kohlenstoffhaushalt.....	99
4.3.7	Überdauerung von Dunkelperioden.....	102

4.4	Saisonalität bei Feldmaterial ausgewählter Arten.....	108
4.4.1	"Season responder" und "Season anticipator".....	108
4.4.2	Veränderungen des Photosyntheseapparates.....	109
<b>5.</b>	<b>Lebensstrategien antarktischer Makroalgen.....</b>	<b>111</b>
	(Zusammenfassung und Abschlußbetrachtung)	
<b>6.</b>	<b>Literaturnachweis.....</b>	<b>115</b>
	<b>Danksagung.....</b>	<b>132</b>

---

#### Verzeichnis der Abkürzungen:

P/I-Kurve	Photosynthese-Licht-Kurve
P <sub>max</sub>	arithmetisches Mittel der maximalen Netto-Photosyntheseraten im lichtgesättigten Bereich
<sup>14</sup> CAssim.	photosynthetische Kohlenstoffassimilation unter lichtgesättigten Bedingungen
alpha (α)	linearer Anstieg der Photosynthese-Licht-Kurve im lichtlimitierten Bereich; ermittelt durch eine Regressionsanalyse
LKP	Lichtkompensationspunkt; die Photosyntheserate ist gleich der Respirationsrate
I <sub>k</sub>	Lichtsättigungspunkt; der Schnittpunkt der Geraden aus P <sub>max</sub> und α
PQ	Photosynthesequotient; molares Verhältnis von photosynthetischer Sauerstoffproduktion zu Kohlenstoffassimilation
TG	Trockengewicht
FG	Frischgewicht
Chl <i>a</i>	Chlorophyll <i>a</i>
C	Kohlenstoff
N	Stickstoff
C:N	molares Verhältnis von Kohlenstoff zu Stickstoff
O <sub>2</sub>	Sauerstoff
CO <sub>2</sub>	Kohlendioxid
PAR	photosynthetic active radiation

Es wurden die allgemeingültigen SI-Einheiten verwendet



## Kurzfassung

In der vorliegenden Arbeit wurde die Photosynthese antarktischer Makroalgen sowie der Einfluß des saisonal stark schwankenden abiotischen Faktors Licht auf die Photosynthese untersucht. An Feldmaterial eines breiten Spektrums bei den South Shetland Islands (Antarktika) häufiger Algenarten wurden die Photosynthesecharakteristika bestimmt und in Zusammenhang mit der Thallusstruktur und dem C:N-Verhältnis der einzelnen Arten gebracht. Der Einfluß der in der Antarktis stark saisonal variierenden Tageslängen auf die Photosynthese ausgewählter Arten wurde sowohl an Feld- als auch an Kulturmaterial untersucht. Das saisonale Photosynthesemuster gibt zusammen mit den saisonalen Veränderungen anderer Parameter wie Reservestoff- und Pigmentgehalt Hinweise auf die Lebensstrategie der Arten.

Photosynthese-Licht-Kurven wurden während einer Expedition zur King George Island (South Shetland Islands) bei 36 Arten durch polarographische Messung der Sauerstoffentwicklung erstellt. Die Arten zeigen bei 0 °C maximale Photosyntheseraten ( $P_{max}$ ) im gleichen Bereich wie Kulturmaterial antarktischer Makroalgen und sind ebenfalls vergleichbar mit  $P_{max}$ -Raten kaltemperierter Arten bei höheren Temperaturen. Die Photosyntheserate hängt deutlich mit der Thallusstruktur der einzelnen Arten zusammen, mit höchsten  $P_{max}$ -Raten bei filamentösen und foliosen Arten und niedrigeren Werten bei verzweigt-berindeten, sackartigen und ledrigen Arten. Die C:N-Verhältnisse der meisten antarktischen Algen zeigen eine negative Korrelation zur Photosyntheserate. Die bei den meisten Arten hohen  $\alpha$ -Werte (0,2 bis 4,4  $\mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ FG h}^{-1} (\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1})^{-1}$ ) sowie die niedrigen Lichtsättigungs- ( $I_k$ ) und Lichtkompensationspunkte (LKP) der Photosynthese (14,3 bis 48,6 bzw. 4,5 bis 14,7  $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) deuten auf eine Schwachlichtadaptation antarktischer Makroalgen. Darüberhinaus kann für einige Arten eine gute Akklimatisation an die Lichtbedingungen in unterschiedlichen Wassertiefen aufgezeigt werden.

In den Untersuchungen zur Saisonalität an Feld- und Kulturmaterial der beiden antarktischen Rotalgen *Palmaria decipiens* und *Iridaea cordata* wurden unterschiedliche Lebensstrategien deutlich.

Die endemische Art *P. decipiens* zeigt ein Photosyntheseoptimum unter Spätwinter / Frühjahrsbedingungen und eine deutliche Abnahme noch vor dem Hochsommer. Diese Verringerung der P<sub>max</sub>-Rate im Sommer geht nicht auf eine Photoinhibition aufgrund langer täglicher Belichtung zurück, sondern wird vermutlich durch einen endogenen Rhythmus gesteuert. Das saisonale Photosynthesemuster ist mit der Wachstumsrate dieser Art korreliert. Im Sommer gespeicherte Florideenstärke ermöglicht der Alge nicht nur die Überdauerung von geringen Lichtintensitäten im Winter, sondern unterstützt auch die Ausbildung neuer Phylloide im darauffolgenden Frühjahr. Dies konnte sogar während einer sechsmonatigen Dunkelperiode beobachtet werden. Zeitgleich mit der Ausbildung neuer Seitenzweige im Dunkeln wurde die gespeicherte Florideenstärke fast vollständig remobilisiert. Aufgrund dieser saisonalen Veränderungen kann *P. decipiens* als "season anticipator" charakterisiert werden. Insgesamt ist die Lebensstrategie von *P. decipiens* eine gute Anpassung an die sich saisonal stark verändernden Lichtbedingungen der Antarktis.

Bei der antarktisch-kaltgemäßigten Art *I. cordata* ändert sich die Photosyntheserate saisonal nur sehr wenig. Dagegen wurde bei dieser Art ein deutliches Wachstumsoptimum im Sommer ermittelt, das in Zusammenhang mit der Veränderung der Tageslänge steht. Ähnlich *P. decipiens* akkumuliert auch *I. cordata* im Sommer Florideenstärke, die eine Überdauerung langer Dunkelperioden im darauffolgenden Winter ermöglicht. Dabei zeigt sich eine Verringerung des Florideenstärkegehalts erst nach vier Monaten Dunkelheit. Nach sechsmonatiger Dunkelperiode ist bei *I. cordata* noch etwa 30-50 % der ursprünglichen Photosyntheserate erhalten. *I. cordata* ist mit dieser opportunistischen Lebensstrategie und der Fähigkeit zur Überdauerung langer Dunkelperioden ebenso gut, aber andersartig, an die saisonalen antarktischen Lichtbedingungen angepaßt wie *P. decipiens*.

**Abstract**

In the present study the photosynthesis of Antarctic macroalgae, as well as the influence of the seasonally strong changing factor light on photosynthesis has been investigated. Photosynthetic characteristics were determined in field material of numerous macroalgal species common to the South Shetland Islands (Antarctica) and are discussed in relation to thallus morphology and carbon:nitrogen ratios. The influence of the seasonally changing daylength in the Antarctic on photosynthesis was investigated in field and in culture material of selected species. The seasonal photosynthetic pattern combined with the seasonal changes of other parameters such as contents of storage compounds and pigments gives an indication for the life-strategy of the species.

During an expedition to King George Island (South Shetland Islands) photosynthesis vs. irradiance curves of 36 species were determined by polarographic oxygen measurements. Maximum photosynthetic rates ( $P_{max}$ ) measured at 0 °C were in the same range as determined in culture material of the same and other Antarctic species, and were comparable with  $P_{max}$  rates of cold-temperate species at higher temperatures. A relation between  $P_{max}$  and thallus structure of the species was found: Filamentous and foliose species had higher  $P_{max}$  rates than terete, saccate and leathery plants. The generally low C:N ratios were negatively correlated to the photosynthetic rate in most Antarctic species. The high photosynthetic efficiency ( $\alpha$ ) of the investigated species ( $0.2 - 4.4 \mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1} (\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1})^{-1}$ ) as well as the low light saturation ( $I_k$ ) and light compensation ( $I_c$ ) values (14.3, 48.6 and  $4.5 - 14.7 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , respectively) characterise Antarctic macroalgae as low light adapted. Moreover, several species exhibited an acclimation to the light conditions in different water depth.

The seasonal physiological performance of two Antarctic rhodophytes, *Palmaria decipiens* and *Iridaea cordata*, studied in field and the laboratory, indicates a different life-strategy in both species. The endemic Antarctic species *P. decipiens* had an opti-

mum in photosynthesis in late winter / spring conditions with a significant decrease before mid summer. The lower  $P_{max}$  during summer was not an effect of photoinhibition due to long daily exposure to light, but presumably caused by an endogenous rhythm. The seasonal photosynthetic pattern of this species was clearly correlated with growth rate. Floridean starch stored during summer did not only enable the algae to survive periods of low irradiance in winter, but also to produce new fronds in the following spring. This could even be observed at the end of a dark period of six months. Due to this seasonal variation *P. decipiens* may be considered as season anticipator. On the whole, the life strategy of *P. decipiens* appears to be well adapted to the light conditions in Antarctica, which drastically change with the seasons.

The photosynthetic rate of the Antarctic-cold temperate species *I. cordata* shows only small seasonal changes. However, there was a distinct growth maximum in summer, obviously related to daylength. Similar to *P. decipiens*, *I. cordata* also accumulates Floridean starch, which allows survival of long dark periods during the following winter. A reduction of Floridean starch content was noticed after four months of darkness. After six months of darkness, the initial photosynthetic rate of *I. cordata* had dropped to about 30 to 50%. *I. cordata* with its opportunistic life-strategy and its ability to survive prolonged dark periods thus appears to be equally well adapted to the seasonality of the Antarctic light regime albeit in a different way as *P. decipiens*.

## 1. Einleitung

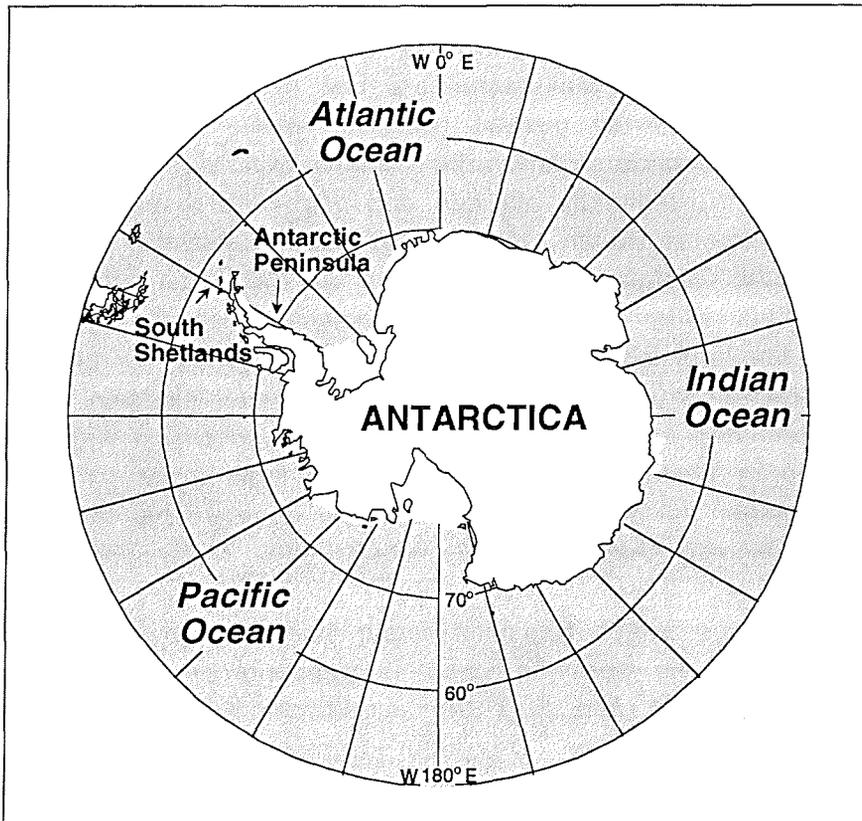
### 1.1 Marine Makroalgen in der Antarktis

Zur marinen Makroalgenflora der Antarktis werden heute mehr als 120 Arten gezählt (Clayton 1994). Die wesentlichen Verbreitungsgebiete antarktischer Makroalgen sind die Küstenlinien der Westantarktis mit den dort liegenden Inselgruppen der South Shetlands, South Orkneys und South Sandwich Islands bis nach South Georgia und Bouvet. Etwa die Hälfte der Arten kommt ausschließlich im Bereich der Antarktischen Halbinsel und der South Shetland Islands vor. Makroalgen sind jedoch zirkumantarktisch verbreitet und finden sich an den meisten eisfreien Küstenbereichen des antarktischen Kontinents. Wahrscheinlich wegen des ca. 150 m breiten Schelfeisgürtels fehlen Makroalgen im inneren Weddellmeer. Im Rossmeer erreichen sie dagegen bei fast 78° S ihre südlichste Verbreitung (Zaneveld 1968, Miller und Pearse 1991).

Alle genannten Regionen liegen innerhalb der antarktischen Konvergenz, die der nördlichen Begrenzung der antarktischen Region entspricht (Abb. 1.1). Die antarktische Konvergenz ist eine etwa 40 km breite Wasserkörpergrenze, die durch ein Aufeinandertreffen unterschiedlich temperierter Meeresströmungen entsteht. Der Verlauf der antarktischen Konvergenz im Bereich 58° bis 60° südlicher Breite begrenzt das Südpolarmeer und entspricht in etwa der maximalen Ausbreitungsgrenze des Packeises im Winter (Hempel 1987). Nördlich dieser Grenze erstreckt sich die subantarktisch-kaltgemäßigte Region.

Durch den seit etwa 14 Millionen Jahren andauernden Kaltwassercharakter (Crame 1993) sowie die starke Isolation des Kontinents durch das Fehlen von Kontinentalverbindungen ist der Endemismus bei antarktischen Makroalgen, mit etwa einem Drittel aller Arten (Heywood und Whittaker 1984), sehr hoch. In der Arktis sind dagegen von den 150 bekannten Arten nur 5 endemisch (Lüning 1990).

Schon zu einem recht frühen Zeitpunkt begann die Untersuchung der benthischen Makroalgenvegetation in der antarktischen Region (z.B. Montagne 1845, Skottsberg 1907). Bis in die heutige Zeit basiert der größte Teil unseres Wissens über die Biologie



**Abb. 1.1:** Karte der antarktischen Region

antarktischer Makroalgen auf Untersuchungen zur Taxonomie (Lamb und Zimmermann 1977), Biogeographie (Neushul 1968) und zur Vertikalzonierung im Phytal (Zaneveld 1968, Zielinski 1990).

Auf Grund der periodischen Eisbedeckung und der damit verbundenen Abschürfung ist in der Antarktis die Vegetation der Gezeitenzone auf geschützte Gezeitentümpel und Felsspalten beschränkt. Auch im oberen Sublitoral, bis zu einer Tiefe von 5 m, ist der Algenbewuchs durch die Eisabschürfung beeinflusst (Délépine et al. 1966). Die Tiefenzone zwischen 5 und 20 m ist im Bereich der antarktischen Halbinsel die Haupt-Vegetationszone der Makroalgen, in der eine Vielzahl von Braun- und Rotalgen wächst. Obwohl diese Zone mehr oder weniger stark durch Eisberge beeinflusst werden kann (Neushul 1965), treten in diesem Bereich

Algen auch an exponierten Stellen in dichten Beständen auf (Heywood und Whitaker 1984). Bis zu einer Tiefe von 40-90 m dominieren die großen Tange der Braunalgenordnung *Desmarestiales* (Zielinski 1981), die ökologisch etwa die Bedeutung der *Laminariales* übernehmen, die in der Antarktis fehlen, aber in allen übrigen Regionen vorkommen (Moe und Silva 1977).

An den Küsten der Antarktis sind marine Makroalgen sehr niedrigen und weitgehend konstanten Wassertemperaturen ausgesetzt. Im Bereich der South Shetland Islands schwanken die Wassertemperaturen im Jahresverlauf nur zwischen  $-1,8\text{ }^{\circ}\text{C}$  und  $+1,4\text{ }^{\circ}\text{C}$  (Wiencke und tom Dieck 1989). Der antarktische Ozean ist das ganze Jahr hindurch optimal mit Nährstoffen versorgt (Deacon 1937, Gordon und Molinelli 1982). Konzentrationen der wichtigsten Nährstoffe Nitrat und Phosphat sind hoch und sogar während der Hauptwachstumsperioden von Makroalgen noch ausreichend vorhanden (Drew und Hastings 1992).

Während die Faktoren Temperatur und Nährstoffe also recht konstant sind, sind Makroalgen in der Antarktis einer starken saisonalen Variation der Lichtbedingungen ausgesetzt. Zum einen ist die tatsächlich auf die Meeresoberfläche auftreffende Strahlung abhängig von dem Einfallswinkel der Sonnenstrahlen. Zum anderen kann die tägliche Gesamtstrahlung in polaren Breiten, verglichen mit der während des ganzen Jahres recht konstanten Strahlung in der Äquatorregion, ebenfalls sehr hoch sein. Dies ist während des Polarsommers der Fall, wenn es bis zu 24 h hell ist. Auf King George Island variiert die Tageslänge zwischen  $\sim 5$  h im Winter und  $\sim 20$  h im Sommer (Wiencke 1990a, b).

Die Saisonalität wird noch verstärkt durch die Eisbedeckung, die zu langen Dunkelperioden im Winter führt. Besonders wenn das Eis mit Schnee bedeckt ist, kann nur sehr wenig oder kein Licht die benthische Algenflora erreichen, wie Untersuchungen in der Antarktis und Arktis zeigen (Chapman und Lindley 1980, Dunton und Schell 1986, Drew und Hastings 1992). Diese Dunkelperioden können an der südlichen Verbreitungsgrenze antarktischer Makroalgen bis zu 10 Monate dauern (Miller und Pearse 1991). Bei den South Orkney Islands bricht das Meereis etwa zwischen Anfang September und Ende Dezember auf (Clarke et al. 1988, Drew und Hastings 1992). Die anschließende Frühjahrs-Saison ist durch

schnell ansteigende Tageslängen, hohe Photonenfluenzraten und eine sehr hohe Wassertransparenz charakterisiert. In der Antarktis ist das Wasser dann so klar, daß zum Beispiel im Oktober und November im freien Wasser des Weddellmeeres mit der Secchi-Scheibe Sichttiefen bis 79 m gemessen wurden (Gieskes et al. 1987). Als untere Grenze der euphotischen Zone wird im allgemeinen die Wassertiefe angenommen an der noch 1 % der Oberflächenstrahlung messbar ist. In klarem Wasser des antarktischen Ozeans kann sie eine Tiefe von über 100 m erreichen (Glibert et al. 1982; Priddle et al. 1986). Die geringe Trübung des Wassers im Frühjahr reduziert das einfallende Licht nur wenig, so daß auch in großen Tiefen die Photonenfluenzrate noch ausreichend ist, um ein Algenwachstum zu ermöglichen. Selbst in küstennahen Gebieten der Potter Cove (King George Island) liegt die 1 %-Wassertiefe im November und Dezember noch bei 30 m (Wozniak et al. 1983, Klöser et al. 1993). Schon im Frühsommer wird jedoch das einfallende Licht durch Planktonblüten reduziert und besonders in Küstenbereichen steigt der Trübstoffgehalt durch Schmelzwasserzuflüsse an (Drew und Hastings 1992, Klöser et al. 1993). Die 1 %-Tiefe steigt in der Potter Cove im Januar auf 5-15 m (Klöser et al. 1993). Während des Sommers kann daher im Sublittoral das für Makroalgen zur Verfügung stehende Licht stark eingeschränkt sein, so daß die Zeitspanne guter Lichtbedingungen im antarktischen Frühjahr sehr kurz ist.

Intensive Studien zur Ökophysiologie antarktischer Makroalgen begannen während der letzten Dekade und wurden erst durch die erfolgreiche Kultur antarktischer Makroalgen möglich. Die Untersuchungen beinhalten u. a. die Darstellung von Lebenszyklen (Clayton 1987, Clayton und Wiencke 1990, Wiencke und Clayton 1990), jahreszeitlicher Wachstumsmuster (Wiencke 1990a, b) sowie des Temperatur- und Lichtbedarfs für Wachstum und Reproduktion (Wiencke und tom Dieck 1989, 1990, Wiencke 1990a, b, Wiencke und Fischer 1990) antarktischer Makroalgen.

Der Temperaturbedarf für das Wachstum endemisch antarktischer Arten liegt zwischen 0 und 5 °C. Dieser bisher niedrigste für Makroalgen beschriebene Temperaturbedarf, wie auch die ebenfalls sehr niedrige obere Temperaturtoleranzgrenze zwischen 11 und 15 °C, wird als eine Adaptation antarktischer Makroalgen an

niedrige, schon lange vorherrschende Temperaturen angesehen (Wiencke und tom Dieck 1989, 1990). Antarktische Makroalgen sind ebenfalls sehr gut an geringe Lichtintensitäten adaptiert. Der Lichtbedarf für das Wachstum und das Durchlaufen eines Lebenszyklus ist genauso niedrig oder teilweise sogar niedriger als bei vergleichbaren Kaltwasserarten (Wiencke 1990a, b, Wiencke und Fischer 1990). So haben z.B. die endemisch antarktischen Braunalgen *Himantothallus grandifolius* und *Desmarestia anceps* einen extrem niedrigen Lichtbedarf von  $31 \text{ mol m}^{-2} \text{ Jahr}^{-1}$  zur Vollendung ihres Lebenszyklus (Wiencke 1990a). Das Wachstum ihrer Sporophyten ist bereits bei einem Lichtangebot von  $20 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  gesättigt (Wiencke und Fischer 1990).

Bislang gibt es erst vereinzelte Untersuchungen zur Photosynthese antarktischer Makroalgen, aber auch hier zeigt sich eine Anpassung sowohl an niedrige Temperaturen, als auch an ein geringes Lichtangebot. Die Raten der in Laboruntersuchungen ermittelten, lichtgesättigten Photosynthese bei  $0 \text{ } ^\circ\text{C}$  sind vergleichbar mit denen borealer Arten, gemessen bei entsprechend höheren Temperaturen (Thomas und Wiencke 1991, Wiencke et al. 1993). Wie auch das Wachstum, hat die Photosynthese antarktischer Makroalgen ein erniedrigtes Temperaturoptimum. So liegt zum Beispiel in den Braunalgen *Ascoseira mirabilis* und *H. grandifolius* das Temperaturoptimum der Photosynthese bei  $5$  und  $10 \text{ } ^\circ\text{C}$  und in der Rotalge *Gigartina skottsbergii* bei  $15 \text{ } ^\circ\text{C}$ , was ebenfalls auf eine beträchtliche Adaptation an niedrige Temperaturen hinweist (Wiencke et al. 1993).

Darüber hinaus ist, als Indikator einer Schwachlichtanpassung, die Photosyntheseeffizienz in den untersuchten Arten relativ hoch, und die Lichtsättigung der Photosynthese wird schon bei geringen Photonenfluenzraten erreicht (Wiencke et al. 1993). Dies steht allerdings im Gegensatz zu der Aussage von Drew (1977), der in einer Feldstudie an 13 Makroalgenarten von Signy Island (South Orkney Islands) keine deutliche Adaptation der Photosynthese an niedrige Licht- oder Temperaturbedingungen fand. Es konnte bisher nicht überprüft werden, ob es sich bei dem geringen Lichtbedarf des Kulturmaterials um eine Anpassung an die Lichtbedingungen im Labor handelt und daher für Feldmaterial nicht

zutrifft, oder ob diese unterschiedlichen Ergebnisse methodisch begründet sind.

Der o. g. Lichtbedarf für die Vollendung des Lebenszyklus einer Art determiniert unter anderem die untere Verbreitungsgrenze (Lüning und Dring 1979, Sand-Jensen 1988). An Hand des Lichtbedarfs für das Wachstum kann daher die untere Verbreitungsgrenze der einzelnen Arten kalkuliert werden (Wiencke 1990a, b). Untersuchungen zur Akklimatisation der Photosynthese antarktischer Makroalgen an niedrige Photonenfluenzraten, wie sie in großen Wassertiefen herrschen, liegen jedoch bisher nicht vor.

Sowohl Wachstum als auch Photosynthese zeigen saisonale Variationen. In Kulturexperimenten unter fluktuierenden Tageslängen zeigten endemisch antarktische Arten ein Wachstumsoptimum im Spätwinter und Frühjahr, während Arten mit antarktisch-kaltgemäßiger Verbreitung unter Sommerbedingungen am stärksten wuchsen (Wiencke 1990a, b). Arten, bei denen das Wachstum bereits unter Kurztagbedingungen im Spätwinter beginnt, wie z.B. bei der Braunalge *Ascoseira mirabilis*, den antarktischen *Desmarestiales* und der Rotalge *Palmaria decipiens*, werden als "season anticipator" charakterisiert (Wiencke 1990a, b). Dies sind Arten, die sich langfristig auf stabile, vorhersagbare Umweltbedingungen einstellen (Kain 1989; Typ 2 und 3 bei Lüning und tom Dieck 1989). Dagegen werden Arten, die sich kurzfristig auf veränderte Umweltbedingungen einstellen, als "season responder" bezeichnet (Kain 1989; Typ 1 bei Lüning und tom Dieck 1989). Zu dieser Gruppe werden z.B. die Rotalgen *Iridaea cordata* und *Gigartina skottsbergii* mit einem Sommer-Optimum des Wachstums gezählt (Wiencke 1990b).

In Kulturexperimenten unter fluktuierenden Tageslängen, zeigt sich bei der endemisch antarktischen *P. decipiens* parallel zur Wachstumsrate, ein starker Anstieg der Photosyntheserate im Frühjahr (Weykam und Wiencke 1995). Ebenfalls hohe Photosyntheseraten im Frühjahr wurden bei Feldmaterial der antarktischen Braunalgen *Adenocystis utricularis*, *Himantothallus grandifolius* und *Ascoseira mirabilis* gemessen (Gutkowski und Maleszewski 1989, Drew und Hastings 1992, Gómez et al. 1995b). Auffallend ist, daß die Photosyntheseraten bereits vor dem Hochsommer abgesunken sind, wofür möglicherweise ein photoinhibitorischer Effekt

aufgrund der extremen täglichen Belichtungsdauer die Ursache sein könnte. Diese Vermutung basiert auf Ergebnissen der kürzlich veröffentlichten Studie zur Photoinhibition bei *P. decipiens* und *A. utricularis* im tageszeitlichen Rahmen (Hanelt et al. 1994).

Bei der endemisch antarktischen Braunalge *Himantothallus grandifolius* von Signy Island beginnt die saisonale Wachstumsphase der Alge schon einen Monat vor dem Aufbrechen des Meereseises (Drew und Hastings 1992). Direkt im Anschluß steigt die Photosyntheserate an. Inwieweit der frühe jahreszeitliche Anstieg im Wachstum durch eine Remobilisierung von Reservestoffen unterstützt wird, bzw. welche Bedeutung Reservestoffe zur Überdauerung von Perioden mit geringem Lichtangebot im Winter haben, ist bei antarktischen Makroalgen noch unklar. Ein Einsetzen des Wachstums noch unter der Eisdecke, also bei fast völliger Dunkelheit, läßt eine endogene Steuerung des jahreszeitlichen Wachstums vermuten, wie sie bei *P. decipiens* bereits nachgewiesen werden konnte (Wiencke, unveröff.).

## 1.2 Fragestellung

Die abiotischen Faktoren Nährstoffe, Salinität und Temperatur sind in der Antarktis nahezu konstant. Der Faktor Licht unterliegt dagegen starken saisonalen Veränderungen. Der Schwerpunkt dieser Arbeit liegt daher bei dem Einfluß des Lichts auf die Photosynthese antarktischer Makroalgen.

Bisher wurden Messungen der Photosynthese nur an einer begrenzten Artenanzahl durchgeführt. Der in Kulturexperimenten ermittelte geringe Lichtbedarf für Wachstum und Photosynthese, deutet auf eine Schattenadaptation antarktischer Algen hin (Wiencke 1990a, b, Wiencke et al. 1993). Ein Ziel dieser Arbeit war es, die Photosyntheseaktivität an Feldmaterial eines möglichst breiten Artenspektrums zu ermitteln, um zu prüfen, ob ein geringer Lichtbedarf generell für antarktische Makroalgen charakteristisch ist. Darüber hinaus soll das Akklimatisationspotential sublitoraler Arten als Anpassung an das in den einzelnen Wassertiefen unterschiedliche Lichtklima untersucht werden.

Die Variation der Tageslänge, die Photoperiode, ist der dominante abiotische Faktor, der die saisonale Photosyntheseaktivität von Makroalgen in der Antarktis beeinflusst. Die Frage, wie sich antarktische Makroalgen an die saisonal stark verändernden Lichtbedingungen angepaßt haben bzw. welcher Lebensstrategie sie dabei folgen, soll exemplarisch an Feld- und Kulturmateriale der endemisch antarktischen Rotalge *Palmaria decipiens* und der antarktisch-kaltgemäßigten Rotalge *Iridaea cordata* untersucht werden. Bei beiden Arten soll geprüft werden, ob die Photosynthese mit dem jahreszeitlichen Wachstumsmuster korreliert ist und in welchem Zusammenhang Photosynthese und Wachstum mit der Akkumulation bzw. Remobilisierung von Reservestoffen stehen. Desweiteren soll der Einfluß der Photonenfluenzrate auf das saisonale Photosynthesemuster bei *I. cordata* sowie die Möglichkeit einer Photoinhibition als Ursache für den bereits in Kulturexperimenten nachgewiesenen sommerlichen Rückgang der Photosynthese bei *P. decipiens* experimentell überprüft werden.

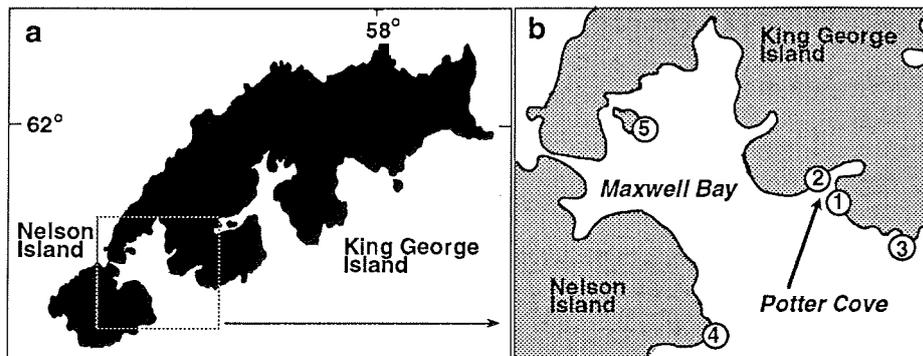
Antarktische Makroalgen müssen nicht nur an die starke saisonale Veränderung der Tageslänge angepaßt sein, sie müssen insbesondere während der Eisbedeckung im Winter langanhaltende Dunkelperioden überstehen. Durch eine entsprechende Simulation der Lichtbedingungen sollte der Frage, wie sich die Physiologie bei *P. decipiens* und *I. cordata* während einer winterlichen Dunkelperiode verändert, nachgegangen werden.

Insgesamt soll diese Arbeit einen Überblick über die Photosynthesecharakteristika antarktischer Makroalgen geben. Im speziellen sollen die Lebensstrategien der endemisch antarktischen *Palmaria decipiens* und der antarktisch-kalttemperierten *Iridaea cordata* dargestellt werden, um auf diese Weise die Kenntnisse zur Biologie antarktischer Makroalgen zu erweitern.

## 2. Material und Methoden

### 2.1 Untersuchungsgebiet und untersuchte Arten im Feld

Die Felduntersuchungen wurden zwischen Ende August 1993 und Mitte Februar 1994 im Dallmann-Labor auf King George Island (Antarktis) durchgeführt. Gesammelt wurde das Algenmaterial im Bereich der Potter Cove und der Maxwell Bay (Abb. 2.1a). Sammelstellen (Abb. 2.1b) waren neben einer felsigen Plattform in der Gezeitenzone (Peñon Uno) ein sublittoraler Abhang am äußeren Rand der Bucht (Peñon de Pesca), sowie verschiedene Örtlichkeiten in der Maxwell Bay (Stranger Point, Duthoit Point, Ardley Island).



**Abb. 2.1:** a) King George Island und Nelson Island, b) Probenahmestellen im Bereich der Potter Cove und Maxwell Bay (Peñon Uno (1), Peñon de Pesca (2), Stranger Point (3), Duthoit Point (4), Ardley Island (5)).

Die untersuchten Arten, ihre Thallusstruktur sowie die jeweilige Sammelstelle und -tiefe sind in Tabelle 2.1 zusammengefasst. Die Algen wurden direkt an ihrem Standort von Tauchern gesammelt. Dabei gab es bezüglich des Standorts zwei Ausnahmen: Driftmaterial von *Phycodrys quercifolia* wurde auf einem Seeigel hängend gefunden und *Cystosphaera jacquinotii*, die nach einem Sturm abgerissen war, wurde von der Wasseroberfläche gesammelt. Es wurde darauf geachtet, daß die Arten, an denen saisonale Untersuchungen durchgeführt wurden (*Palmaria decipiens*, *Iridaea cordata* u.a.), vom gleichen Standort stammten. Das Algenmaterial wurde in der Regel sofort untersucht oder für maximal drei Tage gehältert. Die Hälterung erfolgte, nach Arten

getrennt, in 3 l-Bechergläsern, gefüllt mit natürlichem, filtriertem (0,2 µm Membranfilter, Sartorius Sartobran II) Seewasser, bei einer Temperatur von 0 bis 5 °C. Während dieser Zeit wurden die Algen natürlichem Tageslicht, aber nicht direkter Sonneneinstrahlung, ausgesetzt und die Photonenflussrate durch Graufolie (Cinelux 209, Fa. Strand Lighting) reduziert.

**Tab. 2.1:** Die untersuchten Arten, ihre charakteristische Thallusstruktur, sowie Sammelstelle (siehe Abb. 2.1b) und -tiefe

Species	Thallusstruktur	Sammel-Stelle+Tiefe
<b>CHLOROPHYTA</b>		
<i>Enteromorpha bulbosa</i> (Suhr) Montagne	folios	(1) 0 m
<i>Monostroma hariotii</i> Gain	folios	(1) 0 m
<i>Urospora penicilliformis</i> (Roth) Areschoug	filamentös	(1) 0 m
<b>CHRYSOPHYTA</b>		
<i>Antarctosaccion applanatum</i> (Gain) Délépine	folios	(2) 5 m
<b>PHAEOPHYTA</b>		
<i>Adenocystis utricularis</i> (Bory) Skottsberg	sackartig	(1) 0 m
<i>Ascoseira mirabilis</i> Skottsberg	ledrig	(1) 3 m
<i>Cystosphaera jacquinotii</i> (Montagne) Skottsberg	ledrig	*
<i>Desmarestia anceps</i> Montagne	verzweigt-berindet	(2) 10 m
<i>Desmarestia antarctica</i> Moe et Silva	juvenil: filamentös adult: ledrig	(1) 2 m (1) 2 m
<i>Desmarestia menziesii</i> Agardh	verzweigt-berindet	(1) 3 m
<i>Geminocarpus geminatus</i> (Hooker et Harvey) Skottsberg	filamentös	(1) 1 m
<i>Halopteris obovata</i> (Hooker et Harvey) Sauvageau	verzweigt-berindet	(2) 20 m
<i>Himantothallus grandifolius</i> (A. et E.S.Gepp) Zinova	ledrig	(2) 10 m
<i>Phaeurus antarcticus</i> Skottsberg	filamentös	(1) 2 m
<b>RHODOPHYTA</b>		
<i>Ballia callitricha</i> (Agardh) Kützing	verzweigt-berindet	(5) 12 m
<i>Callophyllis variegata</i> (Bory) Kützing	folios	(5) 11 m
<i>Callophyllis</i> sp.	ledrig	(5) 11 m
<i>Curdiea racovitzae</i> Hariot	ledrig	(1) 2 m
<i>Delesseria lancifolia</i> (Hooker) Agardh	folios	(2) 8 m
<i>Georgiella confluens</i> (Reinsch) Kylin	verzweigt-berindet	(2) 5 m
<i>Gigartina skottsbergii</i> (Bory) Setchell et Gardner	ledrig	(1) 3 m

Fortsetzung nächste Seite

Tab. 2.1: Fortsetzung

Species	Thallus- struktur	Sammel- Stelle+Tiefe
<i>Gymnogongrus antarcticus</i> Skottsberg	ledrig	(1) 1 m
<i>Hymenocladopsis crustigena</i> Moe	ledrig	(3) 12 m
<i>Iridaea cordata</i> (Turner) Bory	ledrig	(1) 3 m
<i>Kallymenia antarctica</i> Hariot	ledrig	(1) 2 m
<i>Myriogramme mangini</i> (Gain) Skottsberg	folios	(1) 2 m
<i>Myriogramme smithii</i> (Hooker et Harvey) Kylin	folios	(3) 12 m
<i>Palmaria decipiens</i> (Reinsch) Ricker	ledrig	(1) 8 m
<i>Pantoneura plocamioides</i> Kylin	verzweigt-berindet	(2) 15 m
<i>Phycodrys quercifolia</i> (Bory ) Skottsberg	folios	* *
<i>Phyllophora ahnfeltioides</i> Skottsberg	verzweigt-berindet	(2) 5 m
<i>Phyllophora appendiculata</i> Skottsberg	ledrig	(5) 1 m
<i>Picconiella plumosa</i> (Kylin) De Toni	verzweigt-berindet	(2) 20 m
<i>Plocamium cartilagineum</i> (Linné) Dixon	verzweigt-berindet	(2) 10 m
<i>Porphyra endiviifolium</i> (A. et E.S.Gepp) Chamberlain	folios	(1) 0 m
unbekannte Art (CW / MC 56)	ledrig	(4) 10 m

\* : Driftmaterial auf der Wasseroberfläche

\*\* : Driftmaterial (auf einem Seeigel in 30 m Tiefe)

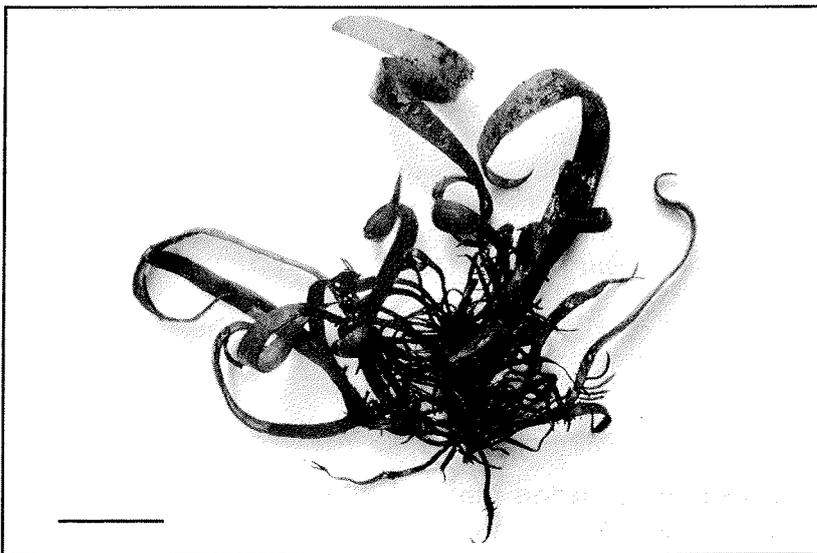
## 2.2 Untersuchte Arten im Labor

Die Untersuchungen im Labor wurden an den antarktischen Rotalgen *Iridaea cordata* (Turner) Bory und *Palmaria decipiens* (Reinsch) Ricker durchgeführt. Die Algen wurden als Sporen am natürlichen Standort auf King George Island isoliert (Clayton und Wiencke 1986; Wiencke 1988) und als unialgale Kulturen im Labor gehalten. Zum Zeitpunkt des Versuchsbeginns waren sie bereits mehrere Jahre alt.

### 2.2.1 Zur Biologie der im Labor untersuchten Rotalgen

*Palmaria decipiens* ist eine endemisch antarktische Alge. Die Art gilt als zirkumantarktisch, da sie sowohl an der Westküste des antarktischen Kontinents, als auch in der Ostantarktis gefunden wurde (Lamb und Zimmermann 1977). Ihr natürlicher Standort in der Antarktis ist das obere Sublitoral, mit Tiefen zwischen fünf und zehn Meter, sie kann aber durchaus auch in Bereichen des Eulitorals vorkommen, dort aber nur in geschützten Gezeitentümpeln bzw. in Felsspalten (Klöser et al. 1995). Während

im Freiland bisher nur Tetrasporophyten gefunden wurden, handelt es sich bei dem Kulturmaterial um einen männlichen Gametophyten (Abb. 2.3), der sich aus einer Tetraspore entwickelt hat. *P. decipiens* ist eine pseudoperennierende Alge, an dessen männlichem Gametophyt die in verschiedenen Jahren gewachsenen Thallusabschnitte deutlich zu erkennen sind (Wiencke 1990b).



**Abb. 2.2:** *Palmaria decipiens* (männlicher Gametophyt; Balkenlänge = 2 cm)

*Iridaea cordata* (Abb. 2.4) ist eine Art mit antarktisch bis kaltgemäßiger Verbreitung. Die Art ist ebenfalls zirkumantarktisch (Lamb und Zimmermann 1977) und gilt als eine der am südlichsten (bis fast 78 °S) vorkommenden Arten (Miller und Pearse 1991). Die Hauptverbreitung in der Vertikalzonierung liegt im oberen Sublitoral, in Bereichen, die nicht vom Eisabrieb beeinflusst sind, sowie in Gezeitentümpeln des unteren Eulitorals (Klöser et al. 1995). *I. cordata* ist eine perennierende Art mit diffusem Wachstum im gesamten Phylloid. Der Habitus von Gametophyten und Sporophyten ist bei *I. cordata* identisch, erst im fertilen Stadium lassen sich die beiden voneinander unterscheiden.

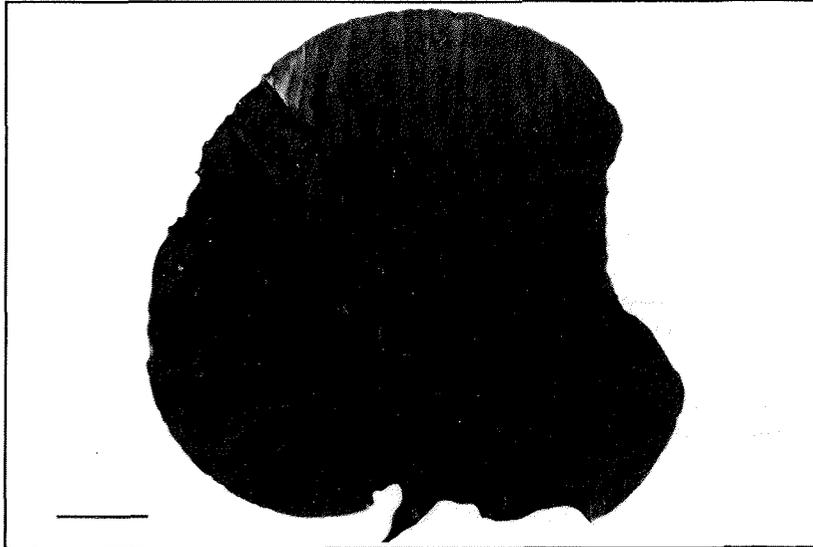
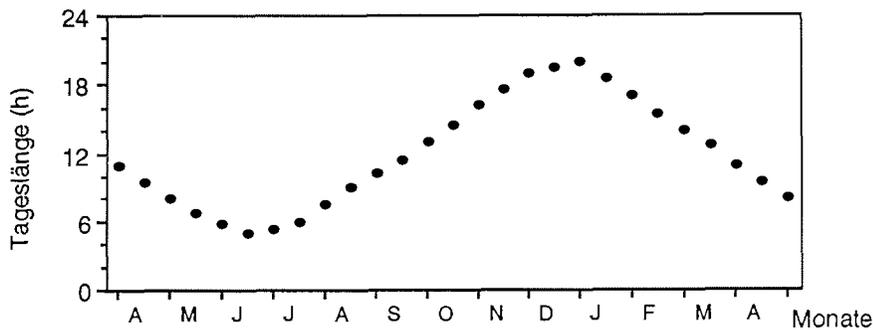


Abb. 2.3: *Iridaea cordata* (Balkenlänge = 2 cm)

### 2.2.2 Kulturbedingungen

Die Algen wurden unter simulierten antarktischen Bedingungen, in Kulturräumen, die auf eine konstante Temperatur von  $0 (\pm 1)$  °C eingestellt waren, gehalten. Als Kulturgefäße dienten 2-3 l Bechergläser, die mit einer Kristallisierschale abgedeckt wurden. Feinfiltriertes Nordseewasser ( $0,2 \mu\text{m}$  Cellulose-Nitrat-Filter; Sartorius Sartobran II), das mit einem Nährstoff-Zusatz nach Provasoli (1968) angereichert war, diente als Kulturmedium. In dem Medium mit einer Salinität von 34 ‰ wurde durch die permanente Zufuhr von Druckluft eine ausreichende Versorgung mit  $\text{CO}_2$  gewährleistet. Die Algen wurden dadurch ständig umgewälzt und gleichmäßig bestrahlt. Als Lichtquelle dienten Tageslicht-Neonröhren (Osram L58/W19), die so über den Kulturen befestigt wurden, daß am Boden der Kulturgefäße eine Photonenfluenzrate von etwa  $25 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , mit einem Licor Inc. Quantummeter (Li-185B, mit Quantum-Sensor Li-190SB), gemessen wurde. Die tägliche Beleuchtungsdauer in der Kultur entsprach den sinusoidal fluktuierenden Tageslängen auf der King George Island (Antarktis; Abb. 2.2) und wurde wöchentlich angeglichen.



**Abb. 2.4:** Tageslängen-Rhythmus in den Laborkulturen, entsprechend den Tageslängen auf King George Island

### 2.3 Bestimmung der Wachstumsrate

Das Wachstum der Kulturalgen wurde in zweiwöchigen Abständen bestimmt. Dazu wurde das Frischgewicht, der mit Filterpapier vorsichtig abgetupften Thalli, ermittelt und daraus die spezifische Wachstumsrate nach Lüning (1990) berechnet. Die spezifische Wachstumsrate errechnet sich durch die Gewichtsdiﬀerenz zweier Meßdaten und der Anzahl der Tage innerhalb dieses Zeitintervalls:

$$\text{spezifische Wachstumsrate (in \% Tag}^{-1}\text{)} = 100 \ln(W_t - W_a) / t$$

Dabei ist  $W_a$  das Frischgewicht der Alge zum Zeitpunkt Null und  $W_t$  das Gewicht nach einer Zeitspanne, die als  $t$  (in Tagen) in die Formel eingeht.

#### 2.3.1 Bestimmung des Trockengewichts

Zur Bestimmung des Trockengewichts wurden die Proben vorsichtig mit Zelltüchern abgetupft, um anhaftendes Wasser zu entfernen, einzeln gewogen und dann bei  $-30\text{ }^\circ\text{C}$  gefroren. Nach einer Gefriertrocknung (im Feld: Lyovac GT 2, Finn-Aqua, im Labor: Alpha I-5, Christ), über 48 h bei 0,02 mbar, wurden die Proben erneut gewogen und der prozentuale Anteil des Trockengewichts am Frischgewicht berechnet. Die so getrockneten Proben wurden für spätere Analysen aufbewahrt.

## **2.4 Lichtmikroskopische Präparation**

Zur Herstellung von Dünnschnitten für die Lichtmikroskopie wurden Algen thalli fixiert und eingebettet. Zunächst erfolgte eine Fixierung der Proben mit 6 % Glutaraldehyd in 0,1 M Cacodylatpuffer (pH 6,9). Dazu wurde das Material im Fixiermedium mit einer Rasierklinge in Würfel von ca. 1,5 mm Kantenlänge geschnitten. Die Proben wurden über Nacht fixiert und dann in dreifach verdünntem Cacodylatpuffer fünf Mal gespült. Es folgte eine zwei-stündige Nachfixierung mit 1 % Osmium ( $\text{OsO}_4$ ), anschließend wurden die Proben wieder mit Cacodylatpuffer gespült. In einer Ethanol-Verdünnungsreihe (15 bis 100 %) wurden die Proben entwässert und am Ende der Reihe in ein 1:1 Ethanol/Propylenoxyd Gemisch, und letztendlich in 100 % Propylenoxyd überführt. Den Proben wurde dann tropfenweise Araldit (Serva) zugegeben, bis ein Mischungsverhältnis von 1:1 erreicht war. Nach etwa einem Tag Inkubationszeit in geschlossenen Glasgefäßen wurde das Propylenoxyd bei Zimmertemperatur abgedampft. Die Proben wurden an den fünf darauffolgenden Tagen täglich in frisches Araldit überführt. Nach dieser Prozedur wurde das Araldit mit den Proben für zwei Tage bei 50 °C polymerisiert. Die so eingebetteten Proben wurden im Mikrotom mit einem Glasmesser geschnitten (Schnittdicke 1-3  $\mu\text{m}$ ).

## **2.5 Bestimmung der Photosyntheseaktivität**

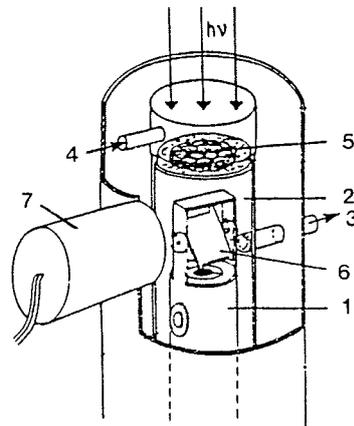
### **2.5.1 Allgemeiner Versuchsaufbau**

Die Photosynthese-Licht-Kurven (P/I-Kurven) der Algen wurden anhand ihrer Sauerstoffproduktion bzw. ihres -verbrauchs bei unterschiedlichen Photonenfluenzraten erstellt. Dazu wurden bei flächigen Pflanzen Gewebeprobe mit einem Korkbohrer (Durchmesser 15,5 mm) aus dem mittleren Bereich des Thallus bereits einen Tag vor der Messung geschnitten, um einen möglichen Verwundungseffekt auszuschließen (Bidwell und McLachlan 1985). Gewebeprobe filamentöser oder verzweigter Algen wurden aus dem peripheren Bereich des Thallus entnommen (ca. 100-500 mg). Zur Sauerstoff-Messung wurde das Untersuchungsmaterial in eine geschlossene, mit Medium gefüllte Inkubationskammer aus Plexiglas gebracht, an die eine Clark-Sauerstoffelektrode angeschlossen

war. Das Meßprinzip war in den Feld- und Laborexperimenten gleich, jedoch wurden unterschiedliche Inkubationskammern, sowie Sauerstoffelektroden unterschiedlicher Hersteller eingesetzt (Abb. 2.5 und 2.6). In beiden Fällen wurde natürliches, filtriertes Seewasser ( $0,2 \mu\text{m}$ , Sartorius Sartobran II) als Inkubationsmedium verwendet, das in der Küvette durch einen Magnetrührer ständig durchmischt wurde. Um eine ausreichende Versorgung mit anorganischem Kohlenstoff zu gewährleisten, wurde das Medium mit  $3 \text{ mol m}^{-3} \text{ NaHCO}_3$  angereichert und dann mit  $8 \text{ mol m}^{-3} \text{ TRIS}$  (pH 8,0) gepuffert. In den Feldexperimenten wurde der Sauerstoffgehalt im Medium durch Erhitzen reduziert, und das Medium danach langsam wieder auf  $0 \text{ }^\circ\text{C}$  gekühlt. Im Laborversuch wurde der Gehalt an gelöstem Sauerstoff im Medium, das bereits auf eine Temperatur von  $0 \text{ }^\circ\text{C}$  gekühlt war, mit gasförmigen Stickstoff reduziert. Die Temperatur von Inkubationskammer und Sauerstoffelektrode wurde während der Messung bei  $0 \pm 0,01^\circ\text{C}$  in einem Wasserbad konstant gehalten. Als Lichtquelle diente ein Diaprojektor (Leica P 2000 Pradovit, mit 250 W Halogen-Lampe), mit Blaulichtfilter (BG 38, Schott GmbH), um die Lichtqualität den natürlichen Bedingungen im Phytal anzupassen (Lüning und Dring 1985). Photonenfluenzraten, in 15 Abstufungen zwischen  $1$  und  $800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , wurden durch Neutralglasfilter (NG, Schott GmbH) eingestellt und mit einem Quantummeter (im Feld: Li-1000 mit UWQ Sensor Li-192SB, Licor Inc.; im Labor: Li-185B, mit Quantum-Sensor Li-190SB, Licor Inc.) kontrolliert. Vor der Messung der Photosynthese wurde über einen Zeitraum von 20 min die Respirationsrate in völliger Dunkelheit ermittelt und anschließend die Sauerstoffentwicklung bei ansteigenden Photonenfluenzraten, für jeweils 10 min pro Photonenfluenzrate aufgezeichnet.

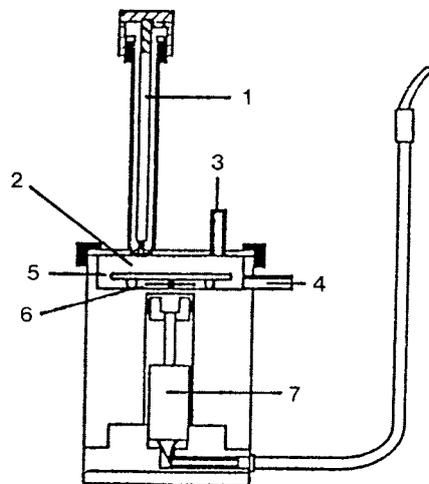
### **2.5.2 Aufbau der verwendeten Inkubationskammern**

Für die polarographische Messung der  $\text{O}_2$ -Konzentration mit einer Clark-Elektrode (OXI 92 mit EOT 190, WTW) wurde im Feld eine Meßküvette nach Huppertz et al. (1990, Abb. 2.5) verwendet, mit einem Volumen von 20 ml. Im Labor wurde eine Meßküvette (Eschweiler GmbH) mit definiertem Volumen von 41 ml für die polarographische Messung der  $\text{O}_2$ -Konzentration mit einer Clark-Mikro-Elektrode (Eschweiler GmbH) verwendet (Abb. 2.6).



1. O<sub>2</sub>-Elektrode
2. Inkubationskammer
3. Abfluß
4. Zufluß
5. Glastischchen
6. Rührkern
7. Magnetrührer

**Abb. 2.5:** Inkubationskammer für Feldmessungen (nach Huppertz et al. 1990)



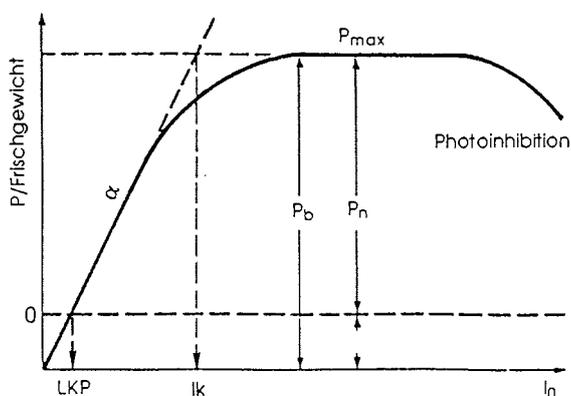
1. O<sub>2</sub>-Elektrode
2. Inkubationskammer
3. Abfluß
4. Zufluß
5. Glastischchen
6. Rührkern
7. Magnetrührer

**Abb. 2.6:** Inkubationskammer für Labormessungen

### 2.5.3 Parameter der Photosynthese-Licht-Kurve

Bei der Messung der Photosyntheserate unter ansteigenden Photonenfluenzraten ergibt sich ein typischer Verlauf der Photosynthese-Licht-Kurve (P/I-Kurve; Abb. 2.7), in die auch die Respi-rationsrate, der Sauerstoffverbrauch im Dunkeln, mit eingeschlossen ist. Im Anfangsbereich ist die Photosynthese lichtlimitiert, die P/I-Kurve steigt daher mit zunehmender Photonenfluenzrate linear an. Bei einer weiteren Erhöhung der Photonenfluenzrate wirken die enzymatischen Reaktionen der Photosynthese begrenzend und die P/I-Kurve erreicht ein Plateau. Bei sehr hohen Photonenfluenzraten kann es zur Photoinhibition, einer Verringerung der Photosyntheserate, kommen.

Die maximale Photosyntheserate ( $P_{max}$ ) wurde aus dem arithmetischen Mittel der Photosyntheseraten im lichtgesättigten Bereich, in der Regel von 300-800  $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , berechnet. Der Anstieg der P/I-Kurve im lichtlimitierten Bereich ( $\alpha$ ) wurde durch eine lineare Regression der Photosyntheseraten bei 1 bis 10  $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$  ermittelt. Dabei ergibt der Schnittpunkt dieser Geraden mit der x-Achse den Lichtkompensationspunkt (LKP) und der Schnittpunkt des linearen Anfangsbereichs und der lichtgesättigten Photosyntheserate beschreibt den Lichtsättigungspunkt ( $I_k$ ).



**Abb. 2.7:** schematische Darstellung einer Photosynthese-Licht-Kurve (nach Lobban et al. 1985; weitere Erläuterungen im Text)

#### 2.5.4 Kohlenstoffassimilation

Zur Bestimmung der Kohlenstoffassimilation im Licht und im Dunkeln wurden Thallusstücke in Seewasser-Kulturmedium mit radioaktiv markiertem Kohlenstoff inkubiert. Einem Volumen von 20 ml Medium wurden 0,2  $\mu\text{Ci}$  (= 7,4 KBq)  $^{14}\text{C}$   $\text{ml}^{-1}$  (als  $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ ; Amersham Buchler GmbH) zugegeben. Die Thallusstücke wurden 30 min, bei einer Temperatur von  $0 \pm 1^\circ\text{C}$  und unter lichtsättigenden Photonenfluenzraten ( $130 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) inkubiert. Nach der Inkubation wurden die Proben in kaltem, unmarkiertem Medium gewaschen und in flüssigem Stickstoff eingefroren. Die Solubilisierung des markierten Algenmaterials wurde nach einer Methode von Lobban (1974), mit Perchlorsäure und  $\text{H}_2\text{O}_2$  durchgeführt. Zu jeder Probe wurden 5 ml Hionic Fluor Scintillations-Cocktail (Packard Inc.) zugegeben und die Aktivität mit einem Packard Tri-Carb 460C Flüssig-Scintillations-Zähler gemessen. Die Quench-Korrektur wurde dabei automatisch durch einen externen Standard vorgenommen.

## 2.6 Bestimmung der Inhaltsstoffe

### 2.6.1 Chlorophyll *a*

Der Chlorophyll *a* (Chl *a*) Gehalt der Algen wurde photometrisch mit einer modifizierten Methode nach Inskeep und Bloom (1985) bestimmt. Die Proben wurden in N,N-Dimethylformamid (DMF) für vier Tage extrahiert. Während der Extraktionszeit wurden die Proben bei  $4^\circ\text{C}$  im Dunkeln gelagert. Die Extinktion der Grünalgenextrakte wurde bei 647 und 665 nm, und die Extinktion der Braun- und Rotalgenextrakte nur bei 665 nm gemessen (Spectronic 401, Milton Roy). Die Extinktion der im Laborversuch erhaltenen Rotalgenextrakte wurde bei 664,5 nm in einem Phillips Scanning Spectrophotometer (PU 8720 UV/VIS) bestimmt. Die Chl *a*-Konzentration wurde dann mit dem von Inskeep und Bloom (1985) angegebenen Koeffizienten berechnet. Vorversuche zeigten, daß mit dieser Methode, die ursprünglich für höhere Pflanzen entwickelt wurde, gleiche Chl *a*-Werte erhalten werden wie bei einer Aceton-Extraktion nach Evans (1988).

### **2.6.2 Kohlenstoff und Stickstoff**

Die Bestimmung des Gesamt-Kohlenstoff- (C) und -Stickstoff- (N) Gehalts der untersuchten Makroalgen wurde in Kooperation mit Dipl.-Biol. Katrin Iken (Alfred-Wegener-Institut, Bremerhaven) durchgeführt. Die gefriergetrockneten Thallusproben wurden noch einmal für 24 h bei 60°C nachgetrocknet und etwa 0,5-1,0 mg jeder Algenprobe wurde zur Bestimmung des C- und N-Gehalts mit einem CHN Autoanalyzer (Carlo Erba NA-1500) eingesetzt. Bei der Analyse diente Helium als Trägergas und Sauerstoff als Verbrennungsgas. Aus den Integralen der Peakflächen wurden die C- und N-Gehalte, gegen Acetanilid (C<sub>8</sub>H<sub>9</sub>NO, Carlo Erba) als Standard, berechnet.

### **2.6.3 Floridosid**

Die Proben zur Floridosid-Extraktion nach Karsten et al. (1991) wurden für zwei Tage bei 60°C getrocknet und anschließend zu einem feinen Pulver zermörsert. Die Proben wurden in 70 % (v/v) Ethanol p.a. gelöst und 1,5 Stunden bei 80°C gekocht. Anschließend wurden die Proben zentrifugiert (5 Minuten bei 800 g) und die Überstände vorsichtig abgenommen. Das Pellet wurde in 50 % Ethanol (v/v) aufgenommen und noch einmal für 1,5 Stunden auf 80 °C erhitzt. Nach erneuter Zentrifugation (5 Minuten bei 800 g) wurden die Überstände vereinigt. Der ethanolische Extrakt wurde eingeeengt (Bachhofer GmbH, Speed Vac Concentrator SVC 100 H) und das verbliebene Pulver in Aqua bidest aufgenommen. Das Floridosid in dieser wässrigen Lösung wurde mittels Hochdruck-Flüssigkeits-Chromatographie (HPLC) gemessen. Die verwendete Bio-Rad HPLC-Anlage war mit einer MERCK-Fertigsäule (Art. 51280) bestückt und wurde mit Aqua bidest als Eluent betrieben. Die Peakfläche wurde mit einem Integrator (HP 3396 A, Hewlett Packard) bestimmt und nach Vergleich mit einem Standard quantifiziert. Der Floridosidstandard wurde freundlicherweise von Prof. Wehrmeier aus Marburg zur Verfügung gestellt.

### **2.6.4 Florideenstärke**

Der Gehalt an Florideenstärke wurde in einem Dimethylsulfoxid (DMSO)-Extrakt mit einem enzymatischen Test bestimmt (Boehringer 207748). Zur Herstellung des Extrakts wurden ca. 4-10 mg gefriergetrocknetes und gemörsertes Algenmaterial in 2 ml

DMSO aufgenommen. Dieser Lösung wurden 500 µl 8 M HCL zugegeben und für 3 h bei 60 °C in einem Schüttel-Wasserbad inkubiert. Nach schneller Abkühlung auf Zimmertemperatur wurde die Lösung mit 500 µl 8 M NaOH neutralisiert. Die Hälfte des Extrakts (1,5 ml) wurde mit 3,5 ml Citratpuffer (pH 4) gepuffert und anschließend 5 min bei 2000 g zentrifugiert. Sofort danach wurde in dem Überstand der Stärkegehalt mit dem Boehringer-Test bestimmt. Mit diesem Test wird Stärke enzymatisch zu D-Glucose gespalten, die wiederum zu Glucose-6-Phosphat phosphoryliert wird. Glucose-6-Phosphat wird anschließend oxidiert. Das dabei gebildete NADPH wird photometrisch quantifiziert und ist proportional zur Menge an D-Glucose.

## **2.7 Erläuterungen zu den experimentellen Ansätzen**

### **2.7.1 Photosynthesecharakteristika antarktischer Makroalgen**

In einer Feldstudie wurden die Photosynthesecharakteristika von insgesamt 36 Arten der Rhodophyceae, Phaeophyceae, Chlorophyceae und Chrysophyceae (Tab. 2.1) in einem Zeitraum von fünf Wochen, von Anfang November bis Anfang Dezember 1993, untersucht. Dabei wurden für die Jahreszeit charakteristische Entwicklungsstadien der Algen für die Messungen ausgewählt. Parallel zu Messungen der photosynthetischen Sauerstoffproduktion (O<sub>2</sub>-Prod.) wurde der Chl *a*-Gehalt, das Trockengewicht und später der Gehalt an Kohlenstoff und Stickstoff bestimmt.

### **2.7.2 Einfluß der Lichtbedingungen unterschiedlicher Wassertiefen auf die Photosynthese ausgewählter Arten**

Das Akklimatisationspotential der Photosynthese an unterschiedliche Lichtbedingungen wurde an Freilandmaterial der Braunalgen *Desmarestia anceps* und *Himantothallus grandifolius* und der Rotalgen *Plocamium cartilagineum* und *Palmaria decipiens* untersucht. Die Arten wurden im antarktischen Frühjahr (Anfang November 1993) aus drei verschiedenen Tiefen (10, 20 und 30 m) gesammelt und die Photosyntheseparameter bestimmt.

### 2.7.3 Saisonalität der Photosynthese (Feldversuche)

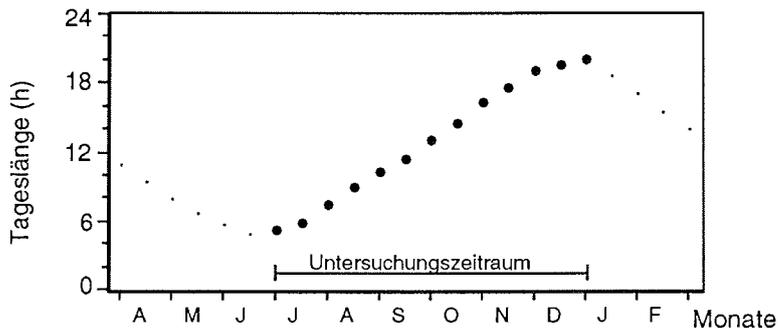
Bei Feldmaterial der Braunalgen *Adenocystis utricularis*, *Desmarestia antarctica* und *Phaeurus antarcticus* sowie der Rotalgen *Curdiea racovitzae*, *Myriogramme mangini*, *Pantoneura plocamioides* und *Picconiella plumosa*, wurden zusätzlich zur Messung im Frühsommer (Kap. 2.7.1) Photosynthesemessungen im Spätwinter (September) durchgeführt. Darüber hinaus wurde die saisonale Veränderung der Photosynthese an Feldmaterial der Rotalgen *Palmaria decipiens* und *Iridaea cordata* monatlich, über einen Zeitraum von sechs Monaten (September '93 bis Februar '94), untersucht. Parallel zu den Photosynthesemessungen wurde der Chl *a* Gehalt sowie Trockengewicht und Frischgewicht bestimmt. In *I. cordata* und *P. decipiens* wurde zusätzlich der Gehalt an Kohlenstoff und Stickstoff ermittelt.

### 2.7.4 Saisonalität der Photosynthese (Laborversuche)

Die Rotalgen *Palmaria decipiens* und *Iridaea cordata* wurden im Labor unter simulierten antarktischen Tageslängen kultiviert (Abb. 2.4). Über den Zeitraum eines Jahres wurden in monatlichen Abständen die Photosyntheseparameter anhand der photosynthetischen Sauerstoffproduktion ( $O_2$ -Prod.) bestimmt. Parallel wurde der Chl *a*-Gehalt, das Trockengewicht und der Gehalt an Florideenstärke gemessen. In Abständen von zwei Wochen wurde die Wachstumsrate, und mit radioaktiv markiertem Kohlenstoff, die photosynthetische Kohlenstoffassimilation ( $^{14}C$ Assim.) sowie die Kohlenstofffixierung im Dunkeln gemessen.

### 2.7.5 Einfluß der Photonenfluenzrate auf die saisonalen Veränderungen der Photosynthese von *Iridaea cordata*

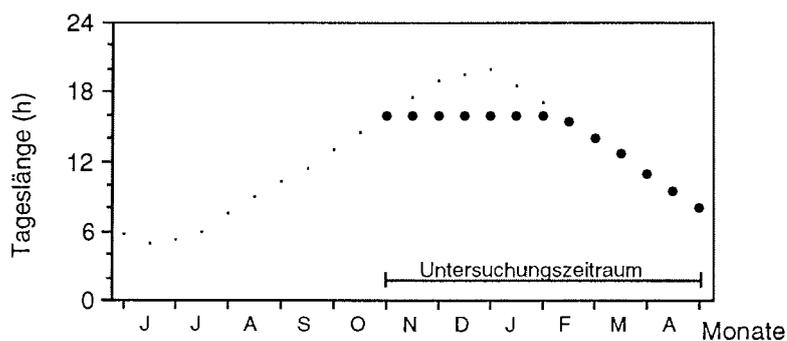
An Kulturmaterial von *Iridaea cordata* wurde der Einfluß unterschiedlicher Photonenfluenzraten auf die saisonalen Veränderungen der Photosyntheseparameter untersucht. Dazu wurden die Pflanzen unter fluktuierenden antarktischen Tageslängen, von Juli bis Januar (Abb. 2.8), in zwei verschiedenen Photonenfluenzraten ( $25$  und  $50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) kultiviert. Monatlich wurden die Photosyntheseparameter an Hand der  $O_2$ -Produktion gemessen. Als potentielle Bezugsgröße wurde der Chl *a*-Gehalt und das Trockengewicht bestimmt.



**Abb. 2.8:** Tageslängen im Untersuchungszeitraum der Kulturen bei Photonenfluenzraten von 25 und 50  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$

### 2.7.6 Einfluß verkürzter Tageslängen im Sommer auf die Photosynthese bei *Palmaria decipiens*

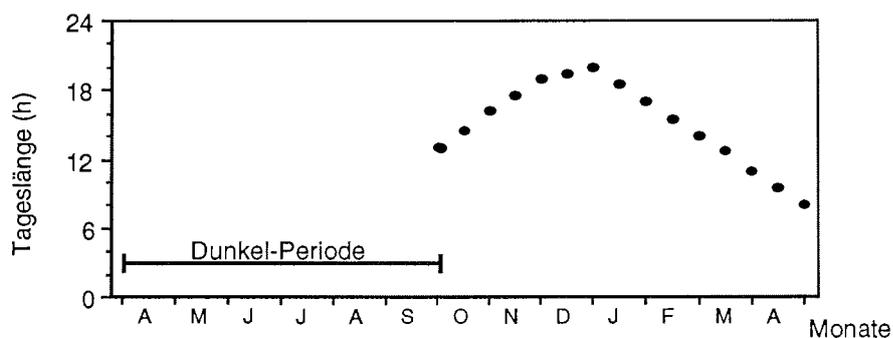
Pflanzen von *Palmaria decipiens*, die unter fluktuierenden antarktischen Tageslängen angezogen waren, wurden ab Anfang November, als in der Tageslängensimulation 16 Stunden Licht pro Tag erreicht waren, entnommen und in einem konstanten Tag-Nacht-Rhythmus von 16:8 Stunden (Abb. 2.9) unter gleichen Photonenfluenzraten weiterkultiviert. Nach vier Monaten, als der Rhythmus der simulierten Tageslängen wieder bei 16 Stunden lag, wurden die Pflanzen für weitere vier Monate den fluktuierenden Tageslängen, entsprechend Februar bis Mai, ausgesetzt. Während des gesamten Versuchszeitraums wurden wieder monatlich die Photosyntheseparameter an Hand der  $\text{O}_2$ -Produktion, sowie der Chl *a*-Gehalt, Frischgewicht und Trockengewicht bestimmt.



**Abb. 2.9:** Tageslängen und Untersuchungszeitraum der Versuche mit konstantem Tag-Nacht-Rhythmus (16:8 h) während der Sommermonate

### 2.7.7 Einfluß winterlicher Dunkelexposition auf die Photosynthese bei *Palmaria decipiens* und *Iridaea cordata*

Als Simulation einer winterlichen Eisbedeckung wurden *Palmaria decipiens* und *Iridaea cordata* im Herbst aus dem laufenden Tageslängenrhythmus entnommen und für acht Monate im Dunkeln kultiviert (Abb. 2.10). Während dieser Zeit wurden die Pflanzen alle zwei Wochen zur Bestimmung der Wachstumsrate und zum Mediumwechsel entnommen. Die zur monatlichen Messung der Photosynthese ( $O_2$ -Prod.) entnommenen Proben wurden zur Bestimmung von Chl *a*, Trockengewicht bzw. Florideenstärke weiterverarbeitet. Nach einer Dunkelperiode von sechs Monaten wurden Proben von *P. decipiens* entnommen, die zur lichtmikroskopischen Bearbeitung präpariert wurden. Vergleichsweise wurden zu diesem Zeitpunkt auch Proben der unter simulierten Tageslängen kultivierten Pflanzen entnommen. Nach der sechsmonatigen Dunkelperiode wurde der größte Teil der Pflanzen im Licht, unter simulierten antarktischen Tageslängen bei einer Photonenfluenzrate von  $25 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , weiterkultiviert. Bei diesen Pflanzen wurden weiterhin Wachstumsrate, Chl *a*-Gehalt, Trockengewicht und der Florideenstärke-Gehalt ermittelt. Zusätzlich zur photosynthetischen Sauerstoffproduktion wurde während der Lichtphase in zwei wöchigen Abständen die Rate der Kohlenstoffassimilation im Licht und im Dunkeln bestimmt.



**Abb. 2.10:** Dunkelperiode mit anschließender Simulation antarktischer Tageslängen

### 3. Ergebnisse

#### 3.1 Photosynthesecharakteristika und C:N-Verhältnisse antarktischer Makroalgen

Die untersuchten Arten zeigen maximale Netto-Photosynthese ( $P_{max}$ ) -Raten, gemessen als Sauerstoffproduktion, von nahe Null bis fast  $130 \mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$  (Abb. 3.1). Die niedrigste  $P_{max}$ -Rate wurde bei *Phyllophora ahnfeltioides* gemessen. Obwohl die Pflanze frisch gesammelt war und äußerlich einen intakten Eindruck machte, konnte die photosynthetische Sauerstoffproduktion den Sauerstoffverbrauch durch die Respiration nicht kompensieren. Eine ebenfalls sehr niedrige  $P_{max}$ -Rate von  $1,0 \mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$  wurde bei *Cystosphaera jacquinotii* gemessen. Die ledrigen Rotalgen *Gymnogongrus antarcticus*, *Gigartina skottsbergii*, die foliose Rotalge *Callophyllis variegata* und die ledrige Braunalge *Himantothallus grandifolius* hatten ebenfalls einen relativ niedrigen  $P_{max}$  mit Raten zwischen  $4,1$  und  $7,4 \mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$ . Zwei Drittel aller untersuchten Arten zeigten  $P_{max}$ -Raten im Bereich zwischen  $10$  und  $45 \mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$ . Höhere Sauerstoffproduktionen wurden bei den filamentösen Arten *Desmarestia antarctica* (juvenil), *Geminocarpus geminatus* sowie den foliosen Arten *Antarctosaccion applanatum* und *Porphyra endiviifolium* gemessen. Die filamentösen Arten *Urospora penicilliformis* und *Phaeurus antarcticus* hatten mit Abstand die höchsten  $P_{max}$ -Raten von  $125,2$  und  $128,8 \mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$ . Bei keiner der untersuchten Arten gab es bis zu der am Ende des ca. 3-stündigen Experiments erreichten Photonenflussrate von  $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  Anzeichen einer Absenkung der  $\text{O}_2$ -Produktion durch Photoinhibition. Die Respirationsrate lag bei etwa zwei Drittel der untersuchten Arten in einem Bereich von  $10$  bis  $35 \mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$  (Abb. 3.1). Es wurden aber auch in etlichen Arten niedrigere Respirationsraten unter  $10 \mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$  ermittelt. Die bei weitem höchsten Respirationsraten von  $40,2$  und  $61,2 \mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$  wurden bei *Phycodrys quercifolia* und *Antarctosaccion applanatum* gemessen.



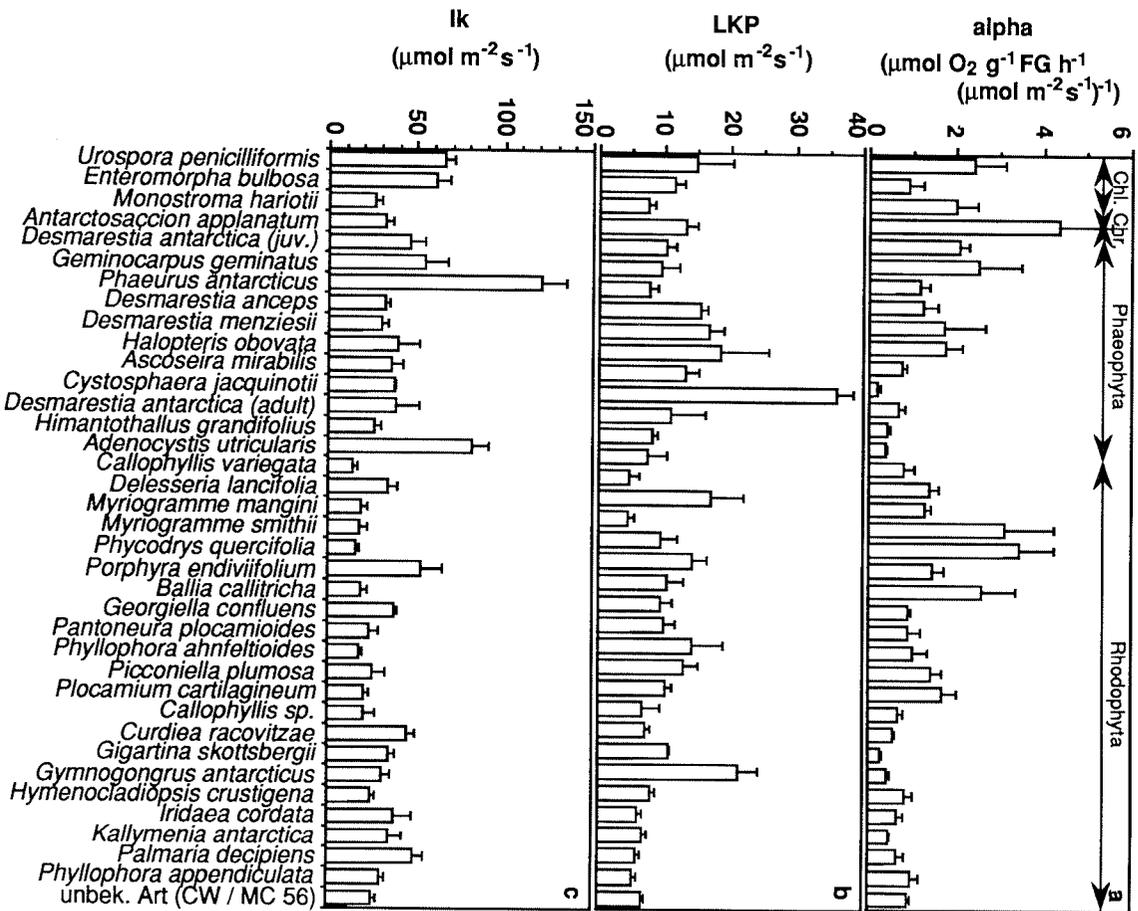


Abb. 3.2: Die P/I-Kurven-Parameter  $\alpha$  (a), LKP (b) und Ik (c) der im Feld untersuchten antarktischen Makroalgen.

Der Lichtsättigungspunkt (Ik) der untersuchten Arten lag hauptsächlich bei Photonenfluenzraten zwischen 14,3 und 48,6  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Abb. 3.2c). Höhere Ik-Werte über 50  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  wurden bei *Porphyra endiviifolium* (52,0), *Geminocarpus geminatus* (54,0), *Enteromorpha bulbosa* (60,8), *Urospora penicilliformis* (65,3), *Adenocystis utricularis* (81,8) und *Phaeurus antarcticus* (120,5) gemessen (Abb. 3.2c).

Der Chl a-Gehalt (Tab. 3.1) war besonders hoch bei den untersuchten Grünalgen (1,2 bis 1,7 mg g<sup>-1</sup> FG), der Rotalge *Porphyra endiviifolium* (1,6 mg g<sup>-1</sup> FG) sowie bei den Braunalgen *Phaeurus antarcticus* und *Geminocarpus geminatus* (1,9 und 2,2 mg g<sup>-1</sup> FG). Ein Chl a-Gehalt zwischen 0,2 und 1,2 mg g<sup>-1</sup> FG wurde bei allen anderen Rot- und Braunalgen bestimmt.

**Tab. 3.1:** Chlorophyll a (Chl a) -Gehalt, Trockengewicht (TG), Kohlenstoff- und Stickstoffgehalt sowie das C:N-Verhältnis antarktischer Makroalgen.

Species	Chl a	TG	C	N	C:N
<b>Chlorophyta</b>					
<i>Enteromorpha bulbosa</i>	1338 (63)	19,3 (1,1)	362,6 (13,9)	58,4 (0,3)	6,2
<i>Monostroma hariotii</i>	1207 (41)	24,0 (1,0)	352,8 (5,7)	45,0 (1,3)	7,8
<i>Urospora penicilliformis</i>	1719 (47)	16,2 (1,9)	305,2 *	54,5 *	5,6
<b>Chrysophyta</b>					
<i>Antarctosaccion applanatum</i>	1261 (30)	19,6 (1,7)	352,1 *	54,1 *	6,5
<b>Phaeophyta</b>					
<i>Adenocystis utricularis</i>	642 (59)	21,2 (1,7)	338,9 (5,4)	29,2 (0,5)	11,6
<i>Ascoseira mirabilis</i>	847 (15)	13,2 (0,6)	331,5 (3,9)	31,6 (0,8)	10,5
<i>Cystosphaera jacquinotii</i>	425 (39)	15,1 (1,6)	283,4 (0,1)	23,9 (1,0)	11,8
<i>Desmarestia anceps</i>	682 (39)	18,7 (2,3)	355,7 (2,4)	35,3 (0,3)	10,1
<i>Desmarestia antarctica</i> (adult)	931 (24)	28,7 (1,2)	328,8 *	33,4 *	9,9
<i>D. antarctica</i> (juvenil)	629 (12)	16,6 (1,1)	283,9 *	45,7 *	6,2
<i>Desmarestia menziesii</i>	1060 (81)	14,1 (0,9)	295,1 (2,2)	40,4 (0,1)	7,3
<i>Geminocarpus geminatus</i>	2177 (32)	22,9 (1,6)	328,9 (3,7)	44,1 (2,3)	7,5
<i>Halopteris obovata</i>	1178 (75)	41,5 (3,7)	340,6 (0,7)	22,5 (0,8)	15,2
<i>Himantothallus grandifolius</i>	304 (37)	12,7 (0,4)	313,9 (3,0)	20,7 (0,8)	15,2
<i>Phaeurus antarcticus</i>	1905 (79)	19,3 (0,7)	347,8 (29,5)	55,3 (6,6)	6,3

Fortsetzung nächste Seite

Tab. 3.1: Fortsetzung

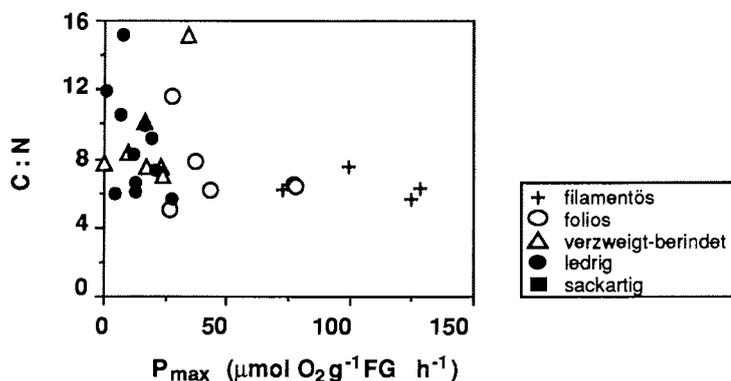
Species	Chl a	TG	C	N	C:N
<b>Rhodophyta</b>					
<i>Ballia callitricha</i>	642 (58)	54,7 (3,1)	n.d.	n.d.	
<i>Callophyllis variegata</i>	218 (5)	15,0 (2,4)	n.d.	n.d.	
<i>Callophyllis sp.</i>	610 (24)	27,2 (0,8)	290,2 *	43,7 *	6,6
<i>Curdiea racovitzae</i>	361 (5)	33,7 (0,1)	369,9 *	50,9 *	7,3
<i>Delesseria lancifolia</i>	771 (81)	20,9 (1,8)	330,0 (15,5)	65,8 (4,3)	5,0
<i>Georgiella confluens</i>	815 (51)	20,1 (0,4)	322,8 (6,4)	46,1 (1,5)	7,0
<i>Gigartina skottsbergii</i>	225 (3)	33,1 (0,4)	270,5 (3,4)	25,5 (1,0)	10,6
<i>Gymnogongrus antarcticus</i>	489 (27)	22,8 (1,4)	311,6 (4,3)	52,1 (0,6)	6,0
<i>Hymenocladopsis crustigena</i>	332 (26)	12,2 (0,4)	295,0 (6,0)	48,6 (1,9)	6,1
<i>Iridaea cordata</i>	334 (21)	28,7 (0,3)	282,6 (1,4)	30,9 (0,9)	9,2
<i>Kallymenia antarctica</i>	201 (14)	18,3 (2,2)	332,9 (1,5)	40,3 (0,9)	8,3
<i>Myriogramme mangini</i>	734 (35)	17,2 (0,4)	n.d.	n.d.	
<i>Myriogramme smithii</i>	1026 (51)	25,5 (3,1)	n.d.	n.d.	
<i>Palmaria decipiens</i>	290 (31)	10,7 (0,2)	288,3 (3,4)	51,5 (0,9)	5,6
<i>Pantoneura plocamioides</i>	531 (66)	28,3 (1,7)	323,9 (5,0)	38,5 (2,0)	8,4
<i>Phycodrys quercifolia</i>	1089(111)	32,5 (0,8)	n.d.	n.d.	
<i>Phyllophora ahnfeltioides</i>	156 (18)	27,2 (3,9)	304,8 *	39,6 *	7,7
<i>Phyllophora appendiculata</i>	617 (26)	23,0 (0,4)	n.d.	n.d.	
<i>Picconiella plumosa</i>	619 (54)	23,3 (3,0)	330,8 (4,5)	32,8 (0,2)	10,1
<i>Plocamium cartilagineum</i>	563 (23)	20,3 (2,0)	328,7 (10,1)	43,8 (3,6)	7,5
<i>Porphyra endiviifolium</i>	1609(107)	32,2 (1,6)	387,9 (9,1)	61,1 (0,5)	6,4
unbekannte Art (CW/MC 56)	604 (46)	21,8 (0,6)	n.d.	n.d.	

Chl a in:  $\mu\text{g g}^{-1}$  FG; TG in: % vom FG (Mittelwert  $\pm$  S.E.M., n=4); C und N in:  $\text{mg g}^{-1}$  TG; (Mittelwert  $\pm$  S.E.M., n=2). \*: n=1; n.d.: nicht determiniert.

Das Trockengewicht (TG; Tab. 3.1) der meisten untersuchten Arten lag zwischen 10 und 30 % des Frischgewichts. Einen sehr hohen Trockengewichtanteil hatten die Braunalge *Halopteris obovata* (41,5 %) und die Rotalge *Ballia callitricha* (54,7 %).

Die Gesamt-Kohlenstoff (C) -Gehalte der einzelnen Arten lagen zwischen 271 und 388  $\text{mg g}^{-1}$  TG (Tab. 3.1). Hohe Werte über 350  $\text{mg g}^{-1}$  TG wurden hauptsächlich bei foliosen Arten, und niedrigere Werte unter 300  $\text{mg g}^{-1}$  TG bei ledrigen Arten gefunden. Gesamt-Stickstoff (N) -Gehalte zwischen 44 und 66  $\text{mg g}^{-1}$  TG wurden bei filamentösen und foliosen Arten bestimmt, während verzweigt-berindete und ledrige Arten N-Gehalte zwischen 20 und

52 mg g<sup>-1</sup> TG aufwiesen (Tab. 3.1). Die C:N-Verhältnisse der untersuchten Arten lagen im Bereich von 5:1 bis 15:1 (Tab. 3.1). Die Braunalgen *Halopteris obovata* und *Himantothallus grandifolius* hatten die höchsten C:N-Verhältnisse von 15:1, gefolgt von *Adenocystis utricularis*, *Cystosphaera jacquintii*, *Desmarestia anceps* und den Rotalgen *Gigartina skottsbergii* und *Picconiella plumosa* mit Werten zwischen 10:1 und 12:1. Der größte Teil der untersuchten Arten hatte jedoch C:N-Verhältnisse zwischen 5:1 und 8:1. Die Beziehung zwischen dem C:N-Verhältnis und der P<sub>max</sub>-Rate der einzelnen Arten ist in Abb. 3.3 dargestellt. Es lassen sich drei Gruppen unterscheiden: eine Gruppe, in der die Arten hohe C:N-Verhältnisse in Kombination mit niedrigen P<sub>max</sub>-Raten haben. Eine zweite Gruppe beinhaltet Arten mit hohen P<sub>max</sub>-Raten und niedrigen C:N-Verhältnissen. In der dritten Gruppe finden sich Arten, die sowohl niedrige C:N-Verhältnisse als auch relativ niedrige P<sub>max</sub>-Raten haben.



**Abb. 3.3:** Beziehung zwischen dem C:N-Verhältnis und der P<sub>max</sub>-Rate.

### 3.2 Einfluß der Lichtbedingungen unterschiedlicher Wassertiefen auf die Photosynthese ausgewählter Arten

Die im Feld gesammelten Arten zeigten bei dem aus drei unterschiedlichen Tiefen stammenden Pflanzen insgesamt nur geringe Unterschiede in der  $P_{\max}$ -Rate (Abb. 3.4a). Die Braunalge *Desmarestia anceps* aus 10 und 30 m Tiefe hatte eine fast gleiche hohe  $P_{\max}$ -Rate von 22,7 bzw. 23,9  $\mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$ . Bei der Pflanze aus 20 m Tiefe wurde ein höherer Wert gemessen, da die Respirationsrate dieser Alge mit 11,1  $\mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$  niedriger war als bei den Algen aus 10 und 30 m (Tab. 3.2). Die  $P_{\max}$ -Rate der Braunalge *Himantothallus grandifolius* aus den verschiedenen Tiefen lag zwischen 7,4 und 11,5  $\mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$ , die Respirationsrate zwischen 3,2 und 5,0  $\mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$ . Die Rotalge *Palmaria decipiens* aus 10 m zeigte mit 25,5  $\mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$  eine niedrigere  $P_{\max}$ -Rate als aus 20 m Tiefe (Abb. 3.4a). Die  $P_{\max}$ -Rate der Alge aus 30 m lag jedoch mit 11,5  $\mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$  am niedrigsten. Die höchste Respirationsrate bei *P. decipiens* wurde bei der 10 m Alge gemessen. Die bei *Plocamium cartilagineum* ermittelten  $P_{\max}$ -Raten lagen im Bereich von 11,1 bis 17,5  $\mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$ . Die niedrigste  $P_{\max}$ -Rate hatte dabei die Alge aus 20 m Tiefe, bei der auch die höchste Respirationsrate gemessen wurde (Tab. 3.2).

Die Photosyntheseparameter  $\alpha$ , LKP und  $I_k$  zeigten bei den untersuchten Arten unterschiedliche Ergebnisse (Abb. 3.4b, Tab. 3.2). Bei den Braunalgen *D. anceps* und *H. grandifolius* wurde mit zunehmender Tiefe ein leicht steigender  $\alpha$ -Wert ermittelt, während bei den Rotalgen *P. decipiens* und *P. cartilagineum* nur geringe Unterschiede gemessen wurden. Der LKP war bei *D. anceps* am niedrigsten bei der Pflanze aus 20 m Tiefe. Bei *H. grandifolius* war der LKP der Pflanzen aus 20 und 30 m gleich hoch, gegenüber der Pflanze aus 10 m jedoch niedriger. Eine deutliche Verringerung des LKP wurde bei *P. decipiens* mit zunehmender Tiefe gemessen, während bei *P. cartilagineum* der LKP bei Pflanzen aus verschiedenen Tiefen nur geringe Unterschiede aufwies. Der  $I_k$  veränderte sich bei den Braunalgen nur wenig und wurde bei *D. anceps* zwischen 27,5 und 32,1  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  bzw. zwischen 22,2 und 26,5  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  bei *H. grandifolius* ermittelt. Bei *P. decipiens* lag der  $I_k$ -Wert der Alge aus 30 m Tiefe deutlich unter dem der Pflanzen

aus 10 und 20 m. Der höchste Ik wurde allerdings bei der 20 m Probe ermittelt. *P. cartilagineum* aus verschiedenen Tiefen zeigte nur geringe Unterschiede im Ik-Wert.

Der Chl *a*-Gehalt war bei allen Proben aus unterschiedlichen Tiefen fast gleich (Abb. 3.4c). Nur bei der Braunalge *H. grandifolius*, stieg mit zunehmender Tiefe der Chl *a*-Gehalt von 304 auf 452  $\mu\text{g g}^{-1}$  FG an. Der prozentuale Anteil des Trockengewichts (TG) am Frischgewicht zeigte ebenfalls nur geringe Unterschiede bei den Algen aus verschiedenen Tiefen (Tab. 3.2).

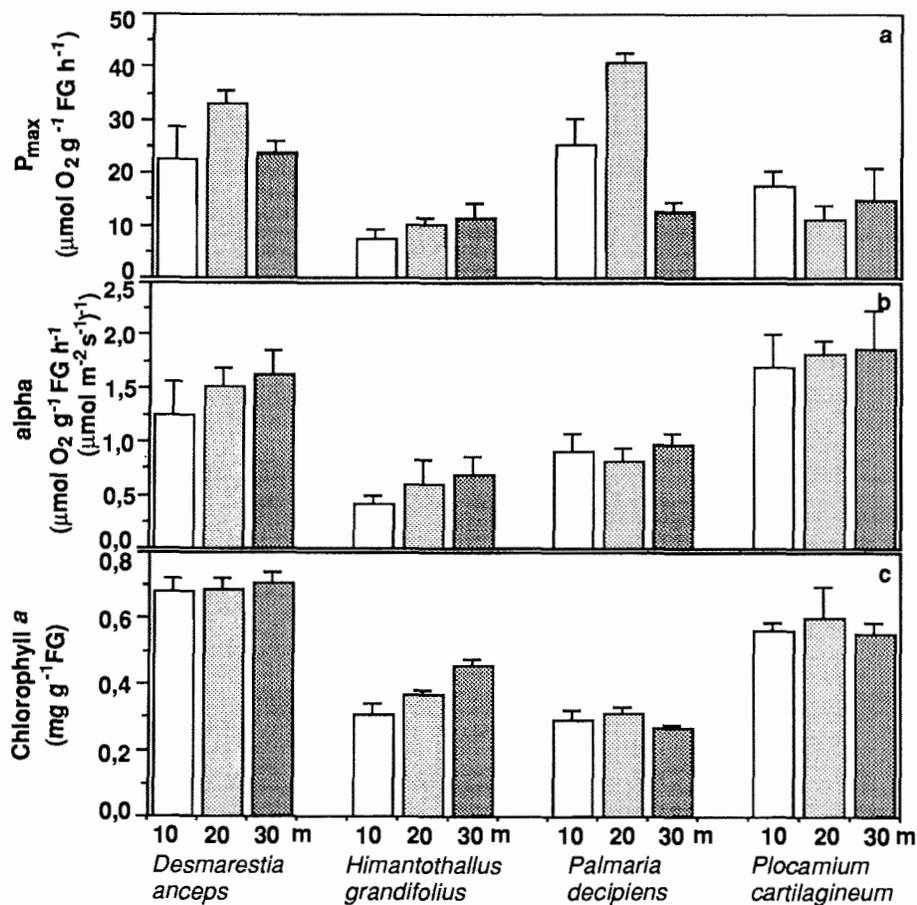


Abb. 3.4: Maximale Photosyntheserate ( $P_{max}$ , a),  $\alpha$  (b) und Chl *a*-Gehalt (c) bei Algen aus unterschiedlichen Tiefen.

**Tab. 3.2:** Respiration (Resp.), Lichtkompensationspunkt (LKP), Lichtsättigungspunkt (Ik) und Trockengewicht (TG) bei Algen aus unterschiedlichen Tiefen.

Arten	Resp.	LKP	Ik	TG
<i>Desmarestia anceps</i>				
10 m	19,9 (3,6)	15,5 (1,1)	32,1 (3,1)	18,7 (2,3)
20 m	11,1 (1,1)	7,0 (0,4)	29,4 (4,1)	16,5 (1,1)
30 m	22,2 (5,4)	13,2 (0,3)	27,5 (1,5)	18,9 (2,7)
<i>Himantothallus grandifolius</i>				
10 m	4,0 (1,0)	8,1 (0,8)	26,5 (3,3)	12,7 (0,4)
20 m	3,2 (0,9)	5,5 (0,4)	25,5 (7,3)	12,6 (0,3)
30 m	5,0 (1,5)	5,7 (0,5)	22,2 (1,6)	11,5 (0,4)
<i>Palmaria decipiens</i>				
10 m	9,8 (1,1)	11,9 (2,0)	33,0 (7,2)	7,0 (0,9)
20 m	6,7 (0,9)	7,1 (0,9)	42,6 (2,9)	8,7 (0,5)
30 m	5,5 (0,7)	4,8 (1,5)	18,1 (2,9)	9,4 (1,0)
<i>Plocamium cartilagineum</i>				
10 m	19,6 (2,8)	10,3 (0,9)	20,5 (3,0)	20,3 (2,0)
20 m	22,8 (3,2)	11,2 (1,5)	17,2 (0,6)	21,9 (0,7)
30 m	20,0 (9,5)	9,4 (2,2)	20,1 (4,5)	19,0 (1,8)

Respiration in:  $\mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$ ; LKP und Ik in:  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ; (Mittelwert  $\pm$  S.E.M., n=3-4); TG in: % vom FG (Mittelwert  $\pm$  S.E.M., n=4).

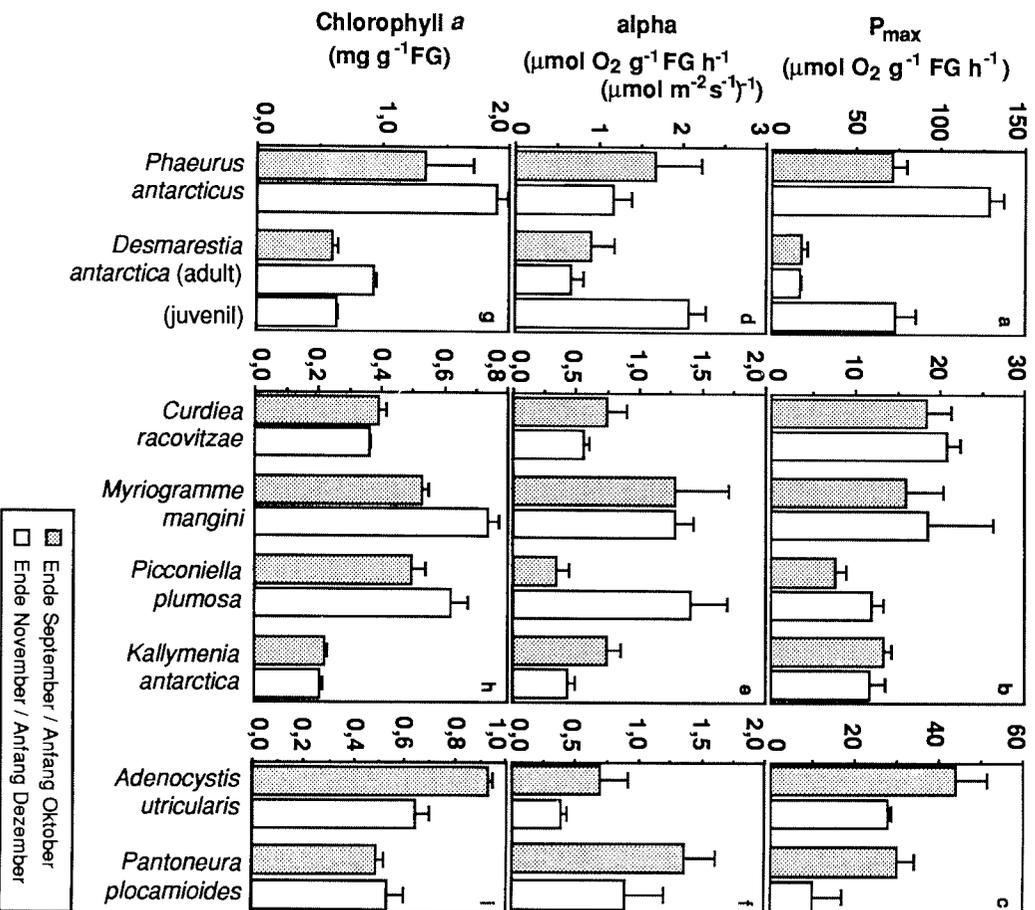
### 3.3 Saisonalität der Photosynthese (Feldversuche)

#### 3.3.1 Photosynthese ausgewählter Arten im Spätwinter und Fröhsommer

Die im Spätwinter (Ende September / Anfang Oktober) und Fröhsommer (Ende November / Anfang Dezember) untersuchten Arten zeigen sehr unterschiedliche Veränderungen in der  $P_{max}$ -Rate (Abb. 3.5a-c). Ein starker Anstieg in der  $P_{max}$ -Rate wurde in den Braunalgen *Phaeurus antarcticus* und *Desmarestia antarctica* ermittelt (Abb. 3.5a). Bei *D. antarctica* lag der Unterschied jedoch in der  $P_{max}$ -Rate adulter und juveniler Pflanzen. In den Rotalgen *Curdiea racovitzae* und *Myriogramme mangini* gab es nur sehr geringe Veränderungen in der  $P_{max}$ -Rate (Abb. 3.5b). Die Rotalgen *Picconiella plumosa* und *Kallymenia antarctica* zeigten eine ansteigende bzw. leicht abfallende  $P_{max}$ -Rate (Abb. 3.5b). Eine deutliche Verringerung der  $P_{max}$ -Rate zwischen Spätwinter und Fröhsommer gab es bei der Braunalge *Adenocystis utricularis* und der Rotalge *Pantoneura plocamioides* (Abb. 3.5c). Eine im Fröhsommer erhöhte Respirationsrate wurde in der juvenilen Pflanze von *D. antarctica* sowie in *P. plumosa* und *P. plocamioides* ermittelt (Tab. 3.3). Alle anderen Arten zeigten nur geringe Unterschiede in der Respirationsrate (Tab. 3.3).

Der Parameter  $\alpha$  war bei den meisten untersuchten Arten im Spätwinter höher als im Fröhsommer (Abb. 3.5d-f). Ausgenommen waren die juvenile *D. antarctica*, die im Fröhsommer einen deutlich höheren  $\alpha$ -Wert gegenüber den im Spätwinter gemessenen adulten Pflanze hatte (Abb. 3.5d), sowie *P. plumosa* mit ebenfalls ansteigendem und *M. mangini* mit gleich bleibendem  $\alpha$ -Wert (Abb. 3.5e). Von Spätwinter bis Fröhsommer gab es bei den untersuchten Arten insgesamt ansteigende LKP- und  $I_k$ -Werte (Tab. 3.3). Bei *P. plocamioides* blieb der  $I_k$ -Wert nahezu gleich und nur bei *P. plumosa* sank der  $I_k$ -Wert deutlich ab.

Der Chl *a*-Gehalt stieg bei *P. antarcticus*, *M. mangini* und *P. plumosa* zwischen Spätwinter und Fröhsommer deutlich an (Abb. 3.5g-h). Dagegen wurden bei *D. antarctica*, *C. racovitzae*, *K. antarctica* und *P. plocamioides* keine Veränderungen im Chl *a*-Gehalt ermittelt (Abb. 3.5g-h). Eine Abnahme im Chl *a*-Gehalt zeigte sich lediglich bei *A. utricularis* (Abb. 3.5h).



**Abb. 3.5:** Maximale Photosyntheserate (P<sub>max</sub>, a-c), α (d-f) und Chl a-Gehalt (g-i) ausgewählter Arten im Spätwinter und Frühsommer.

**Tab. 3.3:** Respiration (Resp.), Lichtkompensationspunkt (LKP), Lichtsättigungspunkt (Ik) und Trockengewicht (TG) ausgewählter Arten im Spätwinter (SW) und Frühsommer (FS).

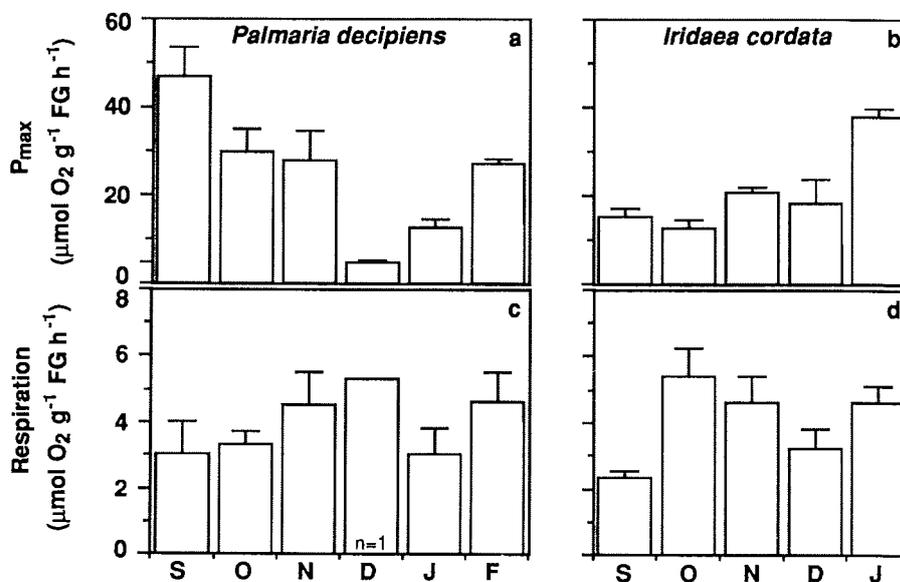
Arten		Resp.	LKP	Ik	TG
<i>Adenocystis utricularis</i>	SW	3,0 (1,9)	3,8 (0,2)	64,3 (7,5)	16,4 (1,3)
	FS	2,3 (0,8)	7,4 (3,1)	81,8 (9,5)	21,2 (1,7)
<i>Desmarestia antarctica</i>	SW	6,4 (2,0)	3,9 (0,5)	24,4 (2,0)	23,2 (1,4)
	FS	8,0 (2,4)	11,0 (5,3)	38,0 (13,3)	28,7 (1,2)
<i>D. antarctica</i> (juvenil)	FS	21,7 (4,0)	10,2 (1,4)	45,8 (8,9)	16,6 (1,1)
<i>Phaeurus antarcticus</i>	SW	11,3 (3,0)	6,6 (1,5)	53,6 (13,8)	19,4 (2,7)
	FS	8,8 (2,7)	7,8 (1,3)	120,5 (14,4)	19,3 (0,7)
<i>Curdiea racovitzae</i>	SW	3,5 (0,9)	4,6 (1,8)	29,7 (3,6)	24,3 (0,3)
	FS	4,6 (0,5)	7,3 (0,6)	44,8 (5,3)	33,7 (0,1)
<i>Kallymenia antarctica</i>	SW	2,1 (1,6)	1,7 (1,7)	20,2 (4,3)	12,3 (0,6)
	FS	3,0 (0,2)	6,8 (0,7)	34,4 (8,0)	18,3 (2,2)
<i>Myriogramme mangini</i>	SW	3,4 (2,2)	1,7 (1,1)	14,5 (0,8)	21,5 (1,2)
	FS	6,1 (0,9)	4,5 (1,0)	18,7 (3,7)	17,2 (0,4)
<i>Pantoneura plocamioides</i>	SW	1,8 (2,1)	1,4 (1,6)	23,9 (5,9)	22,4 (0,7)
	FS	10,6 (2,4)	14,2 (4,8)	23,1 (5,8)	28,3 (1,7)
<i>Picconiella plumosa</i>	SW	6,3 (4,9)	11,8 (6,2)	29,0 (9,3)	21,4 (0,5)
	FS	19,7 (5,8)	13,1 (2,2)	25,3 (7,5)	23,3 (3,0)

Respiration in:  $\mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$ ; LKP und Ik in:  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ; (Mittelwert  $\pm$  S.E.M., n=3-4); TG in: % vom FG (Mittelwert  $\pm$  S.E.M., n=4).

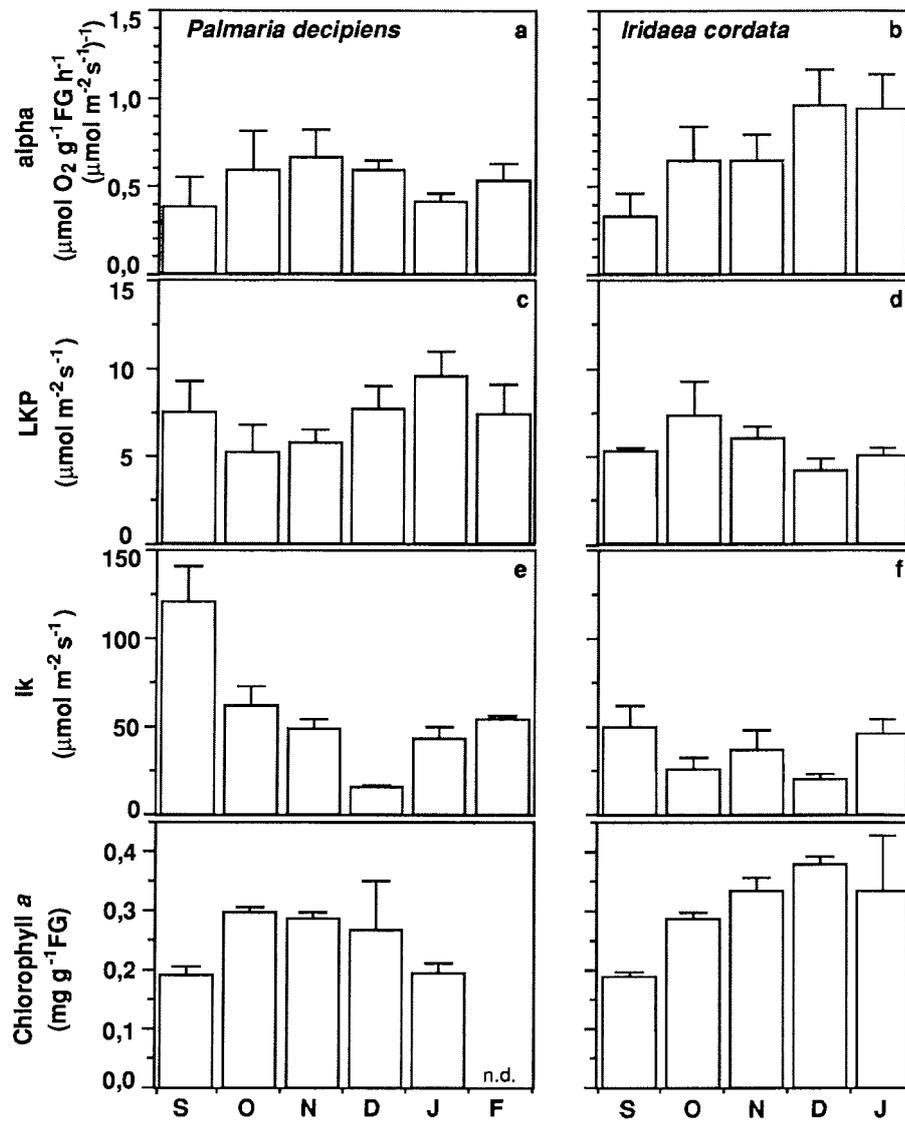
### 3.3.2 Veränderungen bei *Palmaria decipiens* und *Iridaea cordata* von Spätwinter bis Sommer

#### Photosynthesecharakteristika:

Die Photosynthese der zwischen September und Februar auf King George Island untersuchten Rotalgen *Palmaria decipiens* und *Iridaea cordata* zeigte unterschiedliche saisonale Veränderungen. Bei *P. decipiens* war  $P_{max}$  im September mit  $46,6 \mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$  am höchsten und fiel dann während des Frühjahres ab (Abb. 3.6a). Im Dezember wurde mit  $4,7 \mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$  der niedrigste Wert gemessen. Von Dezember bis Februar stieg  $P_{max}$  wieder auf  $27,7 \mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$ . Bei *I. cordata* war  $P_{max}$  im Frühjahr relativ konstant und zeigte nur einen leichten Anstieg zwischen Oktober und November (Abb. 3.6b). Im Sommer war  $P_{max}$  mit  $37,6 \mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$ , auf etwa das Doppelte der Frühjahrs-Werte gestiegen. Die Respirationsraten lagen bei *P. decipiens* und *I. cordata* während der gesamten Untersuchung unter  $5,4 \mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$ . Bei *P. decipiens* (Abb. 3.6c) stieg die Respiration von September bis Dezember kontinuierlich an, während bei *I. cordata* (Abb. 3.6d) die Respiration zwischen September und Oktober anstieg und dann bis Dezember wieder abnahm.



**Abb. 3.6:** Saisonale Veränderung von  $P_{max}$  (a+b) und Respiration (c+d) bei Feldmaterial von *Palmaria decipiens* und *Iridaea cordata*.



**Abb. 3.7:** Saisonale Veränderung der Parameter  $\alpha$  (a+b), LKP (c+d) und Ik (e+f), sowie des Chl a-Gehalts (g+h) bei Feldmaterial von *Palmaria decipiens* und *Iridaea cordata*.

Der Wert  $\alpha$  war bei *P. decipiens* in den Monaten Oktober bis Dezember leicht erhöht und sank von  $0,65 \mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$  ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) im November, auf  $0,41 \mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$  ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) im Januar ab (Abb. 3.7a). Dagegen stieg  $\alpha$  bei *I. cordata* während des gesamten Zeitraums an (Abb. 3.7b). Im September wurde ein Wert von  $0,33 \mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$  ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) ermittelt, der sich bis Januar fast verdreifachte. Die Veränderungen des LKP stehen in engem Zusammenhang mit der Respirationsrate der untersuchten Arten. Bei *P. decipiens* stieg der LKP von Oktober bis Januar an (Abb. 3.7c), während der LKP bei *I. cordata* in diesen Monaten absank (Abb. 3.7d). Generell ist aber der ermittelte LKP beider Arten, mit Werten zwischen  $5,2$  und  $9,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  bei *P. decipiens* und zwischen  $4,2$  und  $7,3 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  bei *I. cordata*, sehr niedrig. Der Ik-Wert beider Arten lag, mit nur einer Ausnahme, unter  $62 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . Zwischen September und Dezember sank der Ik bei *P. decipiens* auf  $15,4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  ab, stieg dann im Sommer aber wieder auf Werte um  $50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (Abb. 3.7e). Bei *I. cordata* schwankte der Ik über den gesamten Untersuchungszeitraum zwischen  $20$  und  $50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (Abb. 3.7f).

#### Chlorophyll a, C- und N-Gehalt und Trockengewicht:

Der Chl a-Gehalt bei *P. decipiens* zeigte einen starken Anstieg zwischen September und Oktober von  $200$  auf  $300 \mu\text{g g}^{-1} \text{ FG}$  (Abb. 3.7g). In den folgenden Monaten sank der Gehalt allmählich bis zum Februar wieder auf  $200 \mu\text{g g}^{-1} \text{ FG}$  ab. Ganz anders veränderte sich dagegen der Chl a-Gehalt bei *I. cordata* (Abb. 3.7h). Der Chl a-Gehalt stieg im Untersuchungszeitraum kontinuierlich an und erreichte dabei fast den doppelten Wert, gegenüber dem im September ermittelten Chl a-Gehalt.

Der prozentuale Anteil des Trockengewichts (TG) am Frischgewicht (Tab. 3.4) verringerte sich bei *P. decipiens*, zwischen September und Oktober von  $14,5$  auf  $8,4\%$  und stieg dann bis Februar wieder auf  $12,8\%$  an. Dagegen gab es bei *I. cordata* zwischen September und Februar keine Veränderungen im Trockengewicht.

Der C- und N-Gehalt der beiden Arten zeigte unterschiedliche saisonale Veränderungen (Tab. 3.4). Bei *P. decipiens* verrin-

gerte sich der C-Gehalt zwischen September und Dezember von 350 auf 250 mg g<sup>-1</sup> TG, und stieg dann im Januar wieder auf den Ausgangswert an. Im Gegensatz zu *P. decipiens*, stieg bei *I. cordata* der C-Gehalt von September bis Januar kontinuierlich an. Im N-Gehalt zeigte sich bei *P. decipiens* eine Abnahme von Oktober bis Dezember. Im Zeitraum Dezember bis Februar blieb der N-Gehalt bei *P. decipiens* konstant. Bei *I. cordata* gab es zwischen September und Januar keine Veränderung im N-Gehalt.

Das C:N-Verhältnis (Tab. 3.4) war bei *P. decipiens* in den Monaten Oktober bis Dezember niedriger als im September und Januar / Februar. Im Oktober und November waren die niedrigeren Werte mit dem erhöhten N-Gehalt in diesen Monaten verbunden und nur im Dezember ging das C:N-Verhältnis auf den niedrigen C-Gehalt zurück. Bei *I. cordata* zeigte sich ein, von September bis Januar konstantes C:N-Verhältnis .

**Tab. 3.4:** Saisonale Veränderung des Trockengewichts (TG), des Kohlenstoff- (C) und Stickstoffgehalts (N), sowie des C:N-Verhältnisses bei Feldmaterial von *Palmaria decipiens* und *Iridaea cordata*.

Monat	TG	C	N	C:N
<b><i>Palmaria decipiens</i></b>				
September	14,5 (0,7)	345,9 (4,3)	43,1 (2,9)	8,0
Oktober	8,4 (0,4)	334,0 (2,8)	57,0 (0,1)	5,9
November	10,7 (0,2)	288,3 (3,4)	51,5 (0,9)	5,6
Dezember	10,5 (1,8)	253,7 (4,5)	39,8 (0,6)	6,4
Januar	13,5 (1,4)	348,4 (2,2)	41,9 (0,3)	8,3
Februar	12,8 (0,4)	311,2 (1,8)	38,3 (0,4)	8,1
<b><i>Iridaea cordata</i></b>				
September	29,5 (0,3)	258,0 (2,6)	27,5 (0,2)	9,4
Oktober	29,3 (0,5)	256,9 (2,4)	27,9 (0,4)	9,2
November	28,7 (0,4)	282,6 (1,4)	30,9 (0,9)	9,2
Dezember	28,4 (0,8)	285,3 (2,8)	27,2 (0,3)	10,5
Januar	25,3 (1,2)	305,3 (4,7)	31,1 (1,0)	9,8

TG in: % vom FG; (Mittelwert ± S.E.M., n=3-4); C und N in: mg g<sup>-1</sup> TG; (Mittelwert ± S.E.M., n=2).

### 3.4 Veränderungen bei *Palmaria decipiens* und *Iridaea cordata* in Kultur unter simulierten antarktischen Tageslängen

#### Wachstum:

Die spezifische Wachstumsrate bei *P. decipiens* war geprägt durch ein Frühjahrs-Optimum (Abb. 3.8a). Schon ab August stieg die Wachstumsrate, ausgehend von etwa 0,8 % Tag<sup>-1</sup>, stetig an. Im November wurden die höchsten Wachstumsraten von 2,2 und 2,4 % Tag<sup>-1</sup> gemessen. Von Mitte Dezember bis März schwankte die Wachstumsrate sehr stark, nahm aber insgesamt ab und lag ab Mitte April wieder unter 1 % Tag<sup>-1</sup>. Das saisonale Wachstumsmuster bei *I. cordata* war dagegen gekennzeichnet durch ein Optimum in den Sommer-Monaten (Abb. 3.8b). Unter Winterbedingungen lag die spezifische Wachstumsrate um 0,5 % Tag<sup>-1</sup> und stieg dann während des Frühjahres langsam an. Zwischen Mitte November und Anfang Februar wurden hohe Wachstumsraten, mit Werten von 1,2 bis 1,4 % Tag<sup>-1</sup> gemessen. Ab Februar sank die spezifische Wachstumsrate deutlich und hatte ab April wieder die winterlichen Ausgangswerte erreicht.

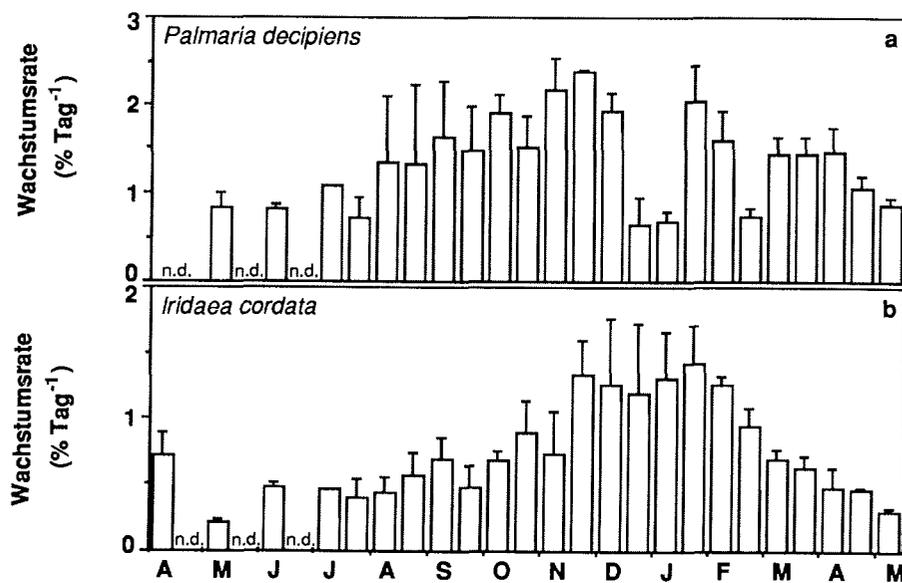


Abb. 3.8: Saisonale Veränderung der Wachstumsrate bei *Palmaria decipiens* (a) und *Iridaea cordata* (b).

Photosynthesecharakteristika:

Die saisonale Variation der Photosynthese bei *P. decipiens* war durch ansteigende  $P_{\max}$ -Raten in den Wintermonaten (ab Juni) und sinkende Raten im Sommer (ab November) gekennzeichnet (Abb. 3.9b). Im Oktober erreichte  $P_{\max}$  den höchsten Wert ( $25,6 \mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$ ) und sank während der darauffolgenden Monate kontinuierlich ab. Die niedrigste  $P_{\max}$  Rate von  $11,3 \mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$  wurde im Februar gemessen. Die  $^{14}\text{C}_{\text{Assim.}}$  hatte dagegen ein Optimum im Winter, etwa zwischen März und Juli (Abb. 3.9a). In dieser Zeit wurden Raten von 11 bis  $13 \mu\text{mol C g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$  erreicht. In den übrigen Monaten lag die  $^{14}\text{C}_{\text{Assim.}}$ , abgesehen von den relativ hohen Raten, die zu Beginn der Untersuchung gemessen wurden und vermutlich methodische Ursachen hatten, niedriger und sank im Dezember sogar bis auf  $3,8 \mu\text{mol C g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$ . Die Photosyntheserate bei *I. cordata*, sowohl die maximale Netto-Sauerstoffproduktion ( $P_{\max}$ ; Abb. 3.10b) als auch die Kohlenstoffassimilation im Licht ( $^{14}\text{C}_{\text{Assim.}}$ ; Abb. 3.10a), änderte sich saisonal nur geringfügig. Im November stieg  $P_{\max}$  leicht an, fiel jedoch in den folgenden Monaten wieder ab.  $P_{\max}$  variierte im gesamten Jahresverlauf zwischen  $12,1$  und  $23,8 \mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$ . Abgesehen von einigen Extremwerten lag die Rate der  $^{14}\text{C}_{\text{Assim.}}$  in den Monaten November bis April zwischen  $6,7$  und  $12,7 \mu\text{mol C g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$ . Etwas höhere Werte ( $9,7$  bis  $14,5 \mu\text{mol C g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$ ) wurden in den Monaten Mai bis Oktober gemessen. Generell wurden bei beiden Arten bei der photosynthetischen  $\text{O}_2$  Produktion höhere Werte gemessen als bei der  $^{14}\text{C}$  Assimilation. Das molare Verhältnis der  $\text{O}_2$ -Produktion zur  $^{14}\text{C}$ -Assimilation, der photosynthetische Quotient (PQ), zeigte bei *P. decipiens* saisonale Veränderungen (Abb. 3.9d). In den Wintermonaten (April-Juli und Februar-März) lag der PQ unter 2 und zeigte höhere Werte in den Sommermonaten. Im Dezember erreichte der PQ bei *P. decipiens* den höchsten Wert von 4. Bei *I. cordata* war die saisonale Veränderung des PQ weniger stark ausgeprägt als bei *P. decipiens*. Von Juni bis März lag der PQ zwischen 1 und 2, es wurden jedoch im April / Mai deutlich höhere Werte bis zu 5,4 ermittelt (Abb. 3.10d).

Die Respirationsrate wies bei *P. decipiens* im September einen auffallend hohen Wert auf (Abb. 3.9c). Mit  $8,7 \mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$  war die Respiration fast doppelt so hoch, wie in den übrigen Monaten, in denen es keine deutliche saisonale Veränderung gab. Die

Respirationsrate bei *I. cordata* zeigte, im Gegensatz zu  $P_{max}$ , eine deutliche saisonale Veränderung mit erhöhten Werten während der Sommermonate (Abb. 3.10c). Schon ab August stieg die Respirationsrate bei *I. cordata* und erreichte im November den höchsten Wert von  $8,1 \mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$ . Im Dezember und Januar war die Respirationsrate weiterhin hoch, fiel dann aber ab Februar wieder auf niedrigere Werte.

Der Wert  $\alpha$  war bei *P. decipiens* in den Monaten September und Oktober deutlich erhöht (Abb. 3.11a). Werte von  $0,76$  bzw.  $0,60 \mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$  ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) wurden ermittelt, während im weiteren Verlauf, wie auch in den vorherigen Monaten April bis August,  $\alpha$  zwischen  $0,20$  und  $0,44 \mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$  ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) lag. Bei *I. cordata* zeigte der Wert  $\alpha$  keine wesentlichen saisonalen Veränderungen (Abb. 3.12a). Abgesehen von relativ hohen Ausgangswerten, lag  $\alpha$  im Jahresverlauf zwischen  $0,49$  und  $0,67 \mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$  ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). Sowohl der LKP als auch der Ik stieg bei *P. decipiens* noch während der Wintermonate (April bis August) auf Werte von  $15$  bzw.  $98 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (Abb. 3.11b-c). Im September fielen beide Parameter deutlich ab. Der LKP variierte im weiteren Verlauf zwischen  $3,3$  und  $8,7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  und der Ik lag nach einem erneuten, leichterem Anstieg bei Photonendichten von  $44$  bis  $65 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . Bei *I. cordata* war der LKP in den Monaten November bis Januar deutlich erhöht und lag bei Photonendichten von  $8,9$  bis  $11,0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (Abb. 3.12b). Dagegen wurden von Februar bis Oktober wesentlich niedrigere LKP zwischen  $2,4$  und  $6,8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  ermittelt. Der Ik veränderte sich im Jahresverlauf nur wenig (Abb. 3.12c). Insgesamt wurden von Juni bis Mai Werte zwischen  $29,8$  und  $43,1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  gemessen.

Die Raten der  $^{14}\text{C}$  Dunkelfixierung lagen bei *P. decipiens* zwischen  $0,10$  und  $1,59 \mu\text{mol C g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$  und bei *I. cordata* zwischen  $0,18$  und  $1,33 \mu\text{mol C g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$  (Tab. 3.5). Insgesamt stiegen die Dunkelfixierungsraten beider Arten im Verlauf der Untersuchung an, zeigten aber keine deutlichen saisonalen Veränderungen. Parallel zu den ansteigenden Raten stieg auch der prozentuale Anteil der Dunkelfixierung an der  $^{14}\text{C}_{Assim.}$ , der gegen Ende der Untersuchung  $23-31\%$  bei *P. decipiens* und bis zu  $17\%$  bei *I. cordata* ausmachen konnte.

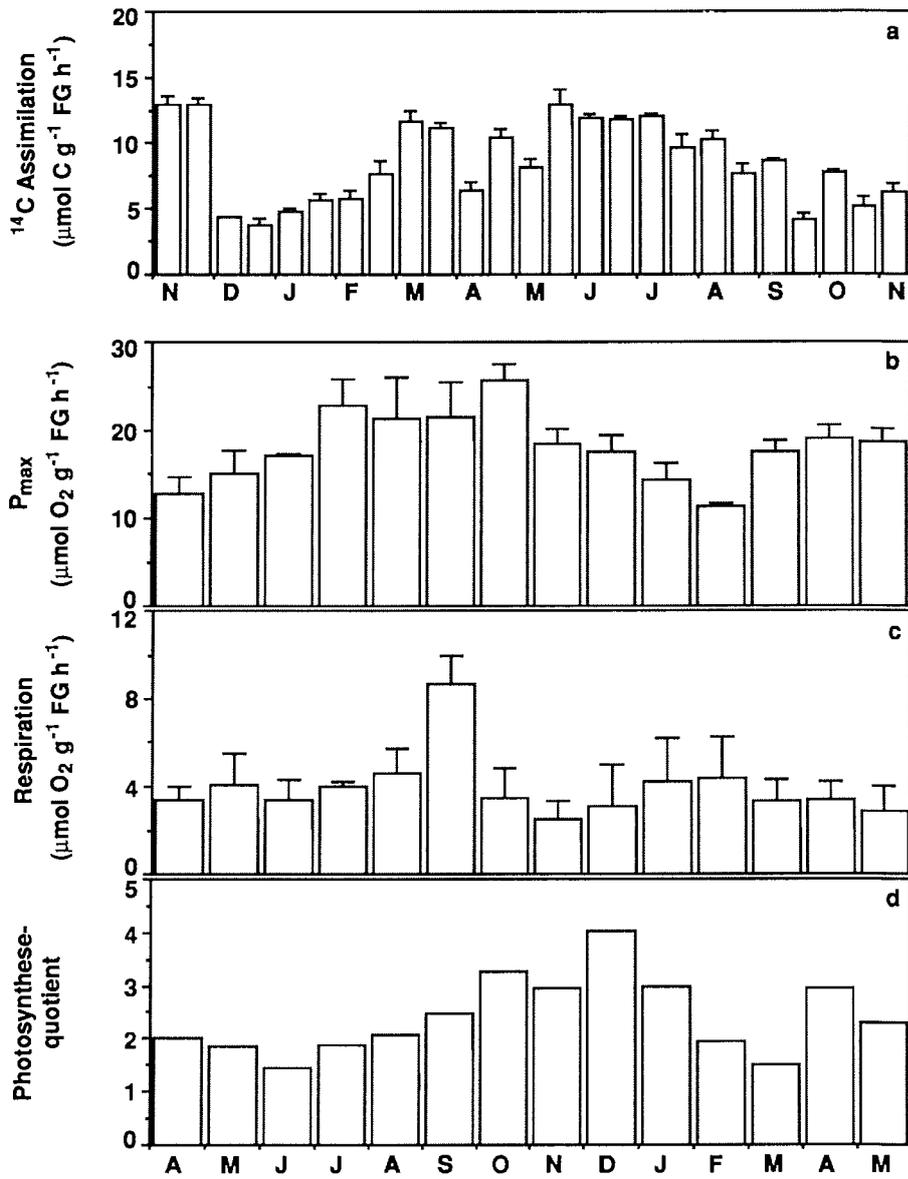
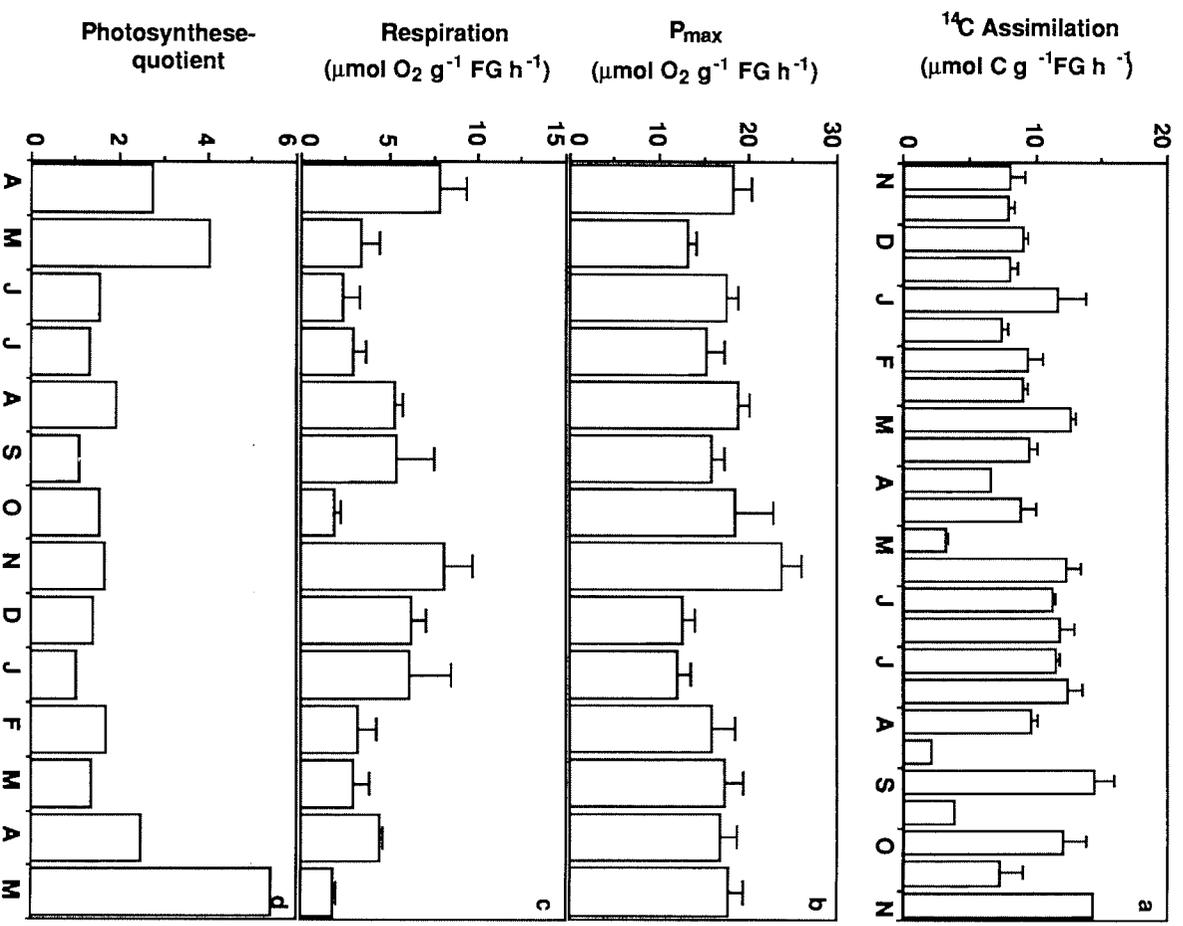


Abb. 3.9: Saisonale Veränderung der Kohlenstoffassimilation (a), der P<sub>max</sub>-Rate (b), der Respirationsrate (c) und des Photosynthesequotienten (d) bei *Palmaria decipiens*.



**Abb. 3.10:** Saisonale Veränderung der Kohlenstoffassimilation (a), der  $P_{\text{max}}$ -Rate (b), der Respirationrate (c) und des Photosynthesequotienten (d) bei *Iridaea cordata*.

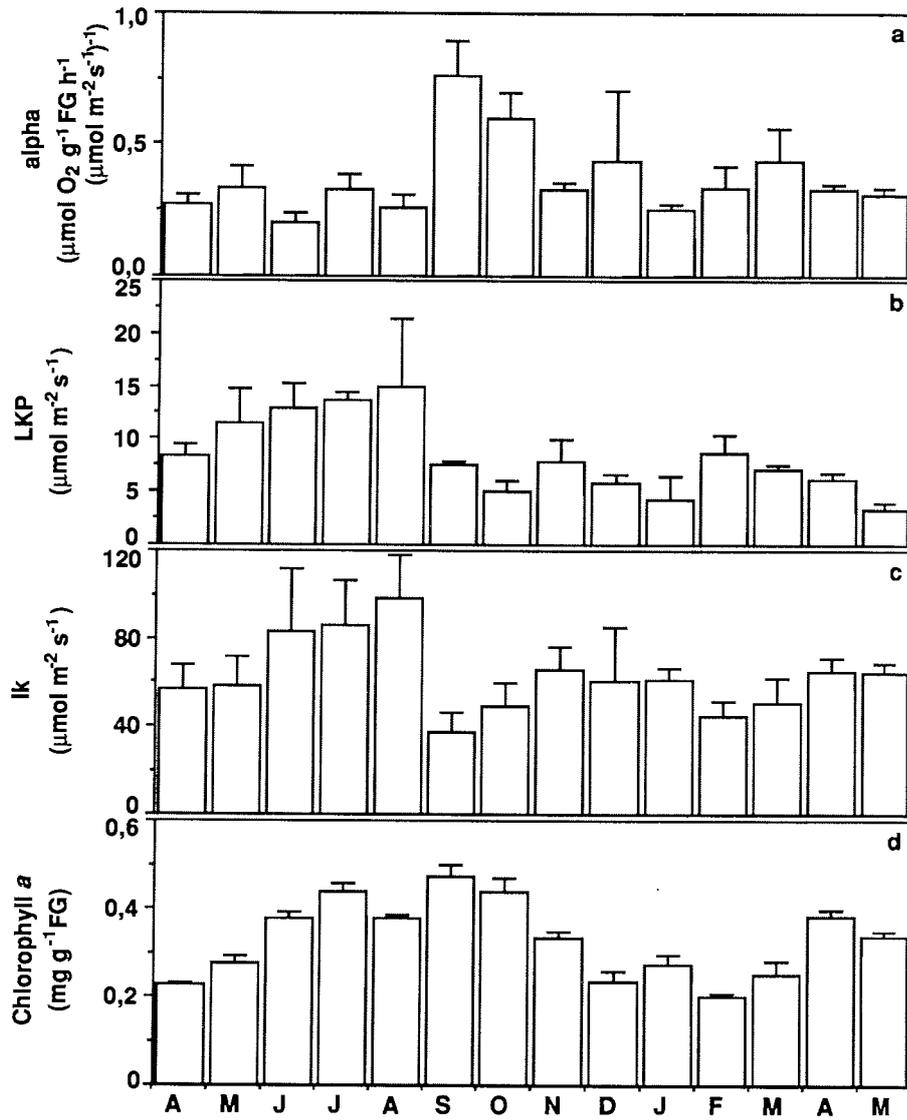
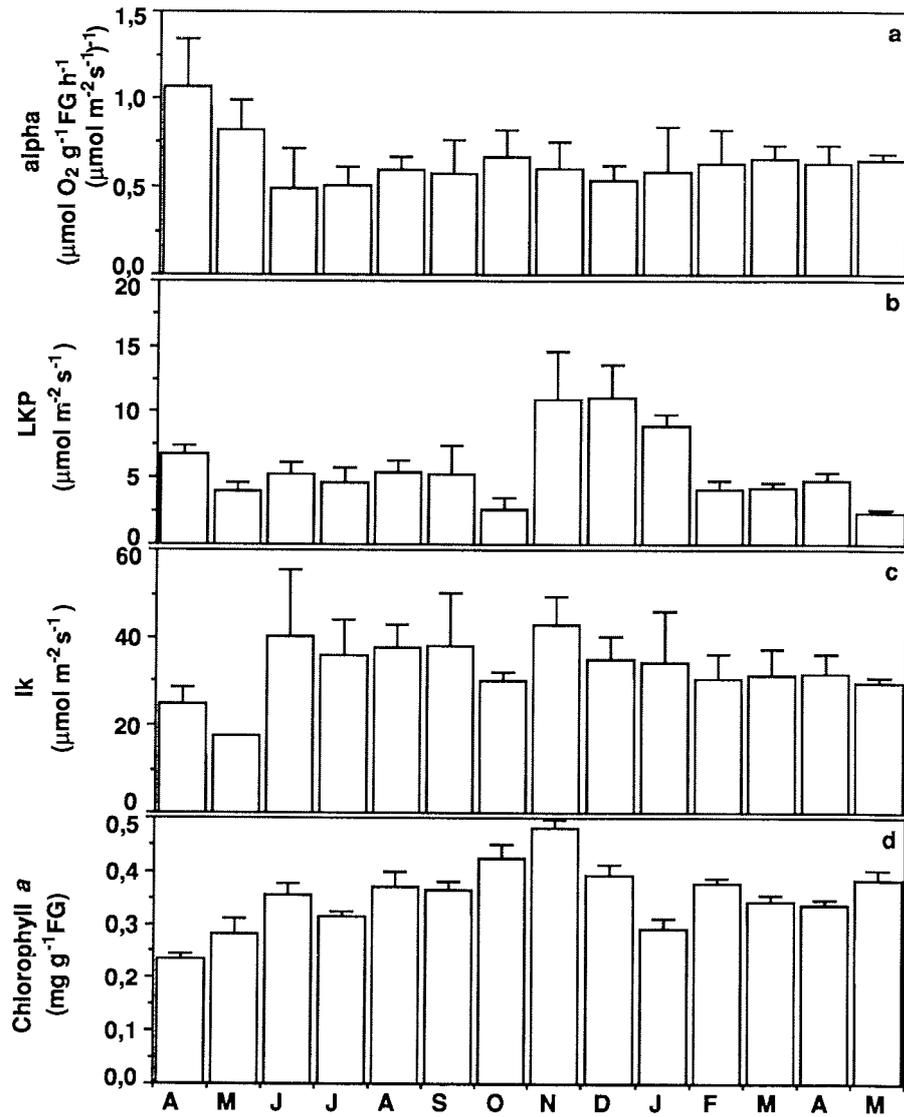


Abb. 3.11: Saisonale Veränderung der Parameter  $\alpha$  (a), LKP (b) und lk (c), sowie des Chl a-Gehalts (d) bei *Palmaria decipiens*.



**Abb. 3.12:** Saisonale Veränderung der Parameter  $\alpha$  (a), LKP (b) und  $I_k$  (c), sowie des Chl *a*-Gehalts (d) bei *Iridaea cordata*.

**Tab. 3.5** : Saisonale Veränderung der Kohlenstoff-Dunkelfixierung (DF) und des prozentualen Anteils der Dunkelfixierung an der Kohlenstoffassimilation im Licht (LA) bei *Palmaria decipiens* und *Iridaea cordata*.

Monat	<i>Palmaria decipiens</i>		<i>Iridaea cordata</i>	
	<sup>14</sup> C DF	% DF an der LA	<sup>14</sup> C DF	% DF an der LA
1. September	0,30 (0,07)	1,3	0,29 (0,08)	3,4
15. September	n.d.		n.d.	
1. Oktober	0,14 (0,03)	0,7	0,26 (0,01)	2,6
15. Oktober	0,23 (0,02)	7,7	0,35 (0,05)	2,4
1. November	0,20 (0,02)	1,5	0,21 (0,06)	2,6
15. November	0,19 (0,02)	1,5	0,34 (0,07)	4,3
1. Dezember	0,12 (0,01)	2,7	0,18 (0,01)	2,0
15. Dezember	0,36 (0,01)	9,5	0,26 (0,02)	3,3
1. Januar	0,12 (0,02)	2,6	0,22 (0,04)	1,9
15. Januar	0,10 (0,01)	1,7	0,70 (0,09)	9,5
1. Februar	0,35 (0,04)	6,1	0,58 (0,12)	6,1
15. Februar	0,42 (0,03)	5,4	0,76 (0,02)	8,5
1. März	0,53 (0,04)	4,5	0,33 (0,07)	2,6
15. März	0,44 (0,05)	3,9	0,66 (0,08)	6,9
1. April	0,50 (0,03)	7,9	0,47 (0,03)	7,0
15. April	0,51 (0,04)	4,9	0,34 (0,05)	3,8
1. Mai	0,55 (0,21)	6,8	0,53 (0,07)	16,1
15. Mai	0,90 (0,02)	7,0	1,29 (0,05)	10,5
1. Juni	0,75 (0,09)	6,3	0,88 (0,00)	7,8
15. Juni	0,31 (0,05)	2,6	0,36 (0,08)	3,0
1. Juli	0,62 (0,08)	5,2	0,63 (0,10)	5,4
15. Juli	0,93 (0,08)	9,6	0,92 (0,04)	7,4
1. August	1,43 (0,13)	13,9	1,33 (0,08)	13,7
15. August	0,78 (0,04)	10,3	0,35 (0,11)	16,5
1. September	0,71 (0,04)	8,2	1,28 (0,28)	8,8
15. September	0,43 (0,04)	10,4	0,60 (0,17)	15,7
1. Oktober	1,19 (0,12)	15,2	2,08 (0,51)	17,2
15. Oktober	1,59 (0,26)	31,1	0,69 (0,33)	9,5
1. November	1,46 (0,21)	23,4	1,19 (0,21)	8,3

<sup>14</sup>C Assimilation in:  $\mu\text{mol C g}^{-1} \text{FG h}^{-1}$  (Mittelwert  $\pm$  S.E.M., n=3); n.d.: nicht determiniert.

Chlorophyll a, Trockengewicht, Floridosid und Florideenstärke:

Im Chl *a*-Gehalt zeigte sich bei beiden Arten ein stetiger Anstieg vom Winter bis zum Frühjahr (Abb. 3.11d, 3.12d). Der höchste Gehalt war bei *P. decipiens* schon im September, bei *I. cordata* im November, erreicht. In den darauffolgenden Monaten fiel bei beiden Arten der Chl *a*-Gehalt wieder langsam ab.

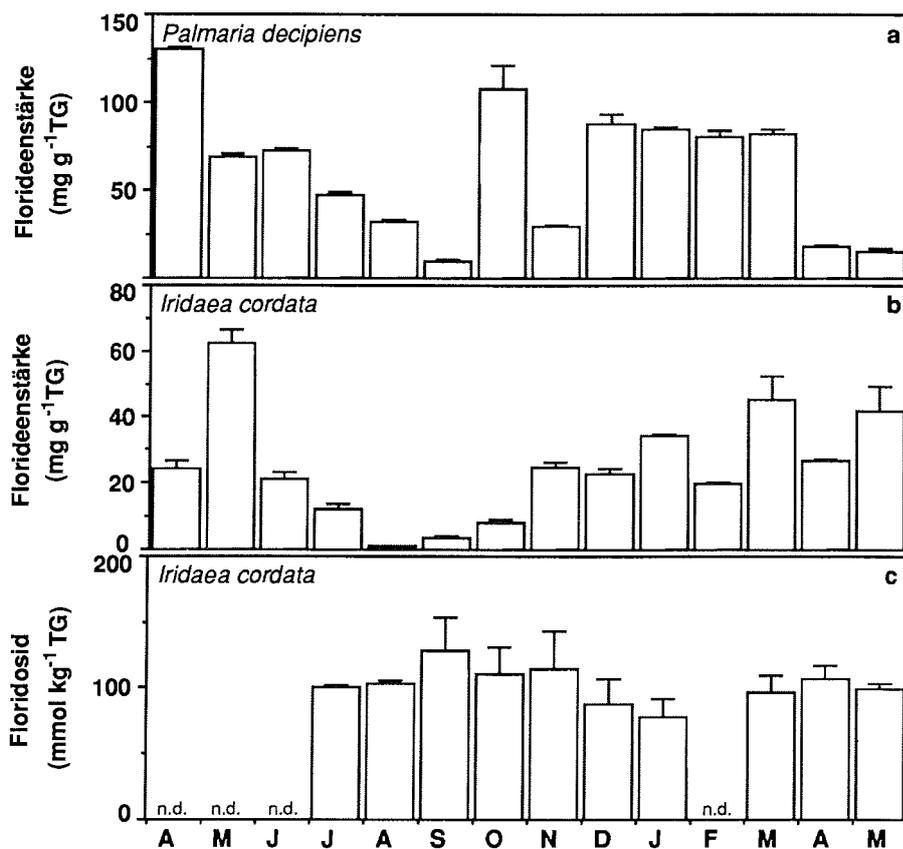
Im prozentualen Anteil des Trockengewichts am Frischgewicht gab es bei *P. decipiens* eine Abnahme Trockengewichts im Frühjahr (Tab 3.6). Ab November erhöhte sich der Anteil des Trockengewichts wieder und erreichte einen Höhepunkt im März. Bei *I. cordata* lag der Anteil des Trockengewichts durchschnittlich bei 27 % des Frischgewichts und zeigte keine saisonalen Veränderungen (Tab 3.6).

**Tab. 3.6:** Saisonale Veränderungen des Trockengewichts (TG) bei *Iridaea cordata* und *Palmaria decipiens*.

Monat	<i>Palmaria decipiens</i>	<i>Iridaea cordata</i>
April	18,2 (1,9)	27,3 (1,1)
Mai	20,0 (1,2)	29,0 (0,8)
Juni	22,5 (2,0)	32,2 (0,5)
Juli	25,0 (1,4)	25,9 (0,3)
August	21,1 (1,4)	26,4 (1,3)
September	18,1 (4,8)	31,5 (8,5)
Oktober	16,3 (1,9)	23,3 (0,1)
November	17,1 (1,6)	26,0 (1,5)
Dezember	19,0 (1,0)	26,9 (0,9)
Januar	19,3 (1,0)	25,6 (0,9)
Februar	24,3 (3,3)	26,7 (0,7)
März	26,2 (7,3)	24,9 (1,0)
April	20,1 (1,3)	24,3 (0,2)
Mai	21,2 (1,6)	28,1 (1,1)

TG in: % vom FG (Mittelwert  $\pm$  S.E.M., n=4).

Der Gehalt an Florideenstärke fiel bei *P. decipiens* während des Winters (April bis September) von 130 auf 10 mg g<sup>-1</sup> TG ab (Abb. 3.13a). Veränderungen gab es auch bei *I. cordata* im Gehalt an Floridosid (Abb. 3.13b) und Florideenstärke (Abb. 3.13c). Der Gehalt an Floridosid hatte leicht erhöhte Werte im Frühjahr, zwischen September und November, während die Florideenstärke gerade in dieser Zeit niedrig war. Nach einer starken Abnahme im Winter, wurde im August der niedrigste Gehalt an Florideenstärke von 0,8 mg g<sup>-1</sup> TG gemessen. In den Sommermonaten stieg der Florideenstärke-Gehalt wieder an und erreichte im März einen Wert von 45,1 mg g<sup>-1</sup> TG.



**Abb. 3.13:** Saisonale Veränderung des Florideenstärkegehalts bei *Palmaria decipiens* (a), sowie des Floridosid- (b), und Florideenstärkegehalts (c) bei *Iridaea cordata*.

Zusammenfassend ergab sich bei den untersuchten Arten *P. decipiens* und *I. cordata* folgendes Bild:

Bei *P. decipiens* verlief die saisonale Veränderung der Wachstumsrate (Abb. 3.8a) mit einem Optimum im Frühjahr, antizyklisch zur  $^{14}\text{C}$ Assim. und der Pmax-Rate. Die  $^{14}\text{C}$ Assim. (Abb. 3.9a) war während der Wintermonate am höchsten, dagegen zeigte die Pmax-Rate ein Optimum im Spätwinter / Frühjahr (Abb. 3.9b). Durch diese Diskrepanz zwischen  $\text{CO}_2$ -Assimilation und  $\text{O}_2$ -Produktion ergab sich eine deutliche saisonale Veränderung des Photosynthesequotienten (Abb. 3.9d).

Die Pmax-Rate veränderte sich im gleichen saisonalen Zyklus wie die Parameter  $\alpha$ , LKP und Ik (Abb. 3.11a-c). Der Zyklus der P/I-Kurven-Parameter war wiederum mit der saisonalen Veränderung des Chl a-Gehalts (Abb. 3.11d) verbunden.

Nach dem Optimum der Wachstumsrate stieg der Gehalt der Florideenstärke an (Abb. 3.13a), der während der Wintermonate sehr niedrig war. Zeitgleich mit der Ausbildung neuer Phylloide im September wurde der niedrigste Wert ermittelt. Zu dieser Zeit wurde auch eine ausgesprochen hohe Respirationrate (Abb. 3.9c) gemessen.

Bei *I. cordata* wurde ein ausgeprägtes Optimum der Wachstumsrate im Sommer ermittelt (Abb. 3.8b). Dagegen zeigten die  $^{14}\text{C}$ Assim. (Abb. 3.10a) und die Pmax-Rate (Abb. 3.10b) keine deutliche saisonale Veränderung. Ohne saisonale Veränderung waren auch die Parameter  $\alpha$  und Ik, (Abb. 3.12a+c) obwohl der Chl a-Gehalt (Abb. 3.12d) während des Frühjahrs anstieg.

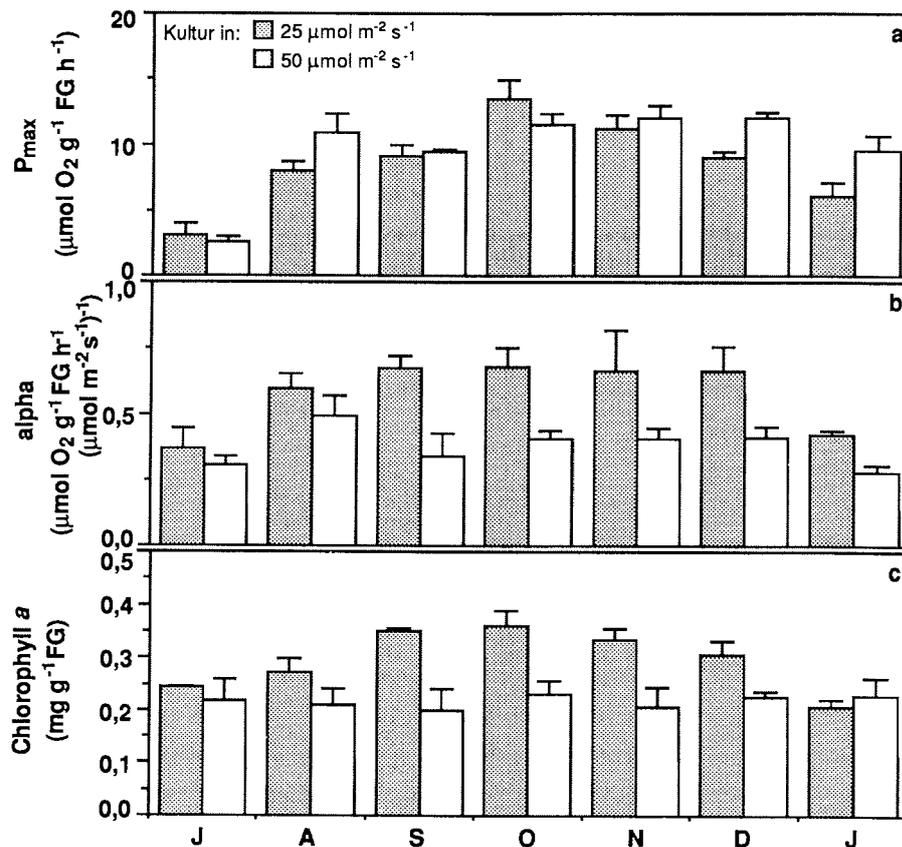
Im gleichen Zyklus der Wachstumsrate veränderte sich jedoch die Respiration (Abb. 3.10c) und damit einhergehend auch der LKP (Abb. 3.12b). Parallel zur Wachstumsrate stieg auch der Gehalt an Florideenstärke (Abb. 3.13c), der während der Wintermonate deutlich abnahm und bis August auf nahe Null gesunken war. Im Gegensatz zur Florideenstärke verlief der Floridosid-Gehalt (Abb. 3.13b) im Jahresgang nahezu konstant.

### 3.5 Spezielle Untersuchungen zur Saisonalität

#### 3.5.1 Einfluß der Lichtintensität auf saisonale Veränderungen der Photosynthese bei *Iridaea cordata*

In der Kultur bei unterschiedlichen Photonenflussraten zeigte  $P_{max}$  bei *Iridaea cordata* aus beiden Ansätzen, zwischen Juli und August einen starken Anstieg (Abb. 3.14a). Die Pflanzen aus der  $50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ -Kultur hatten im weiteren Verlauf, von August bis Januar, mit Werten zwischen  $9,4$  und  $12,0 \mu\text{mol O}_2 \text{g}^{-1} \text{FG h}^{-1}$ , nur geringe Schwankungen, während  $P_{max}$  bei der  $25 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ -Kultur nach einem Maximum im Oktober, stetig bis Januar absank. Die Respirationsrate lag bei der  $25 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ -Kultur generell höher als bei den Pflanzen der  $50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ -Kultur (Tab. 3.7). Dazu waren die saisonalen Veränderungen, mit erhöhten Werten in den Wintermonaten und im Frühsommer, bei der  $25 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ -Kultur stärker ausgeprägt.

Im Wert  $\alpha$  zeigten die Pflanzen der  $25 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ -Kultur sowohl generell höhere Werte als auch eine deutlichere saisonale Veränderung als Pflanzen der  $50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ -Kultur (Abb. 3.14b). Zwischen Juli und August stieg  $\alpha$  bei den Pflanzen aus beiden Photonenflussraten von  $0,37$  auf  $0,60 \mu\text{mol O}_2 \text{g}^{-1} \text{FG h}^{-1} (\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1})^{-1}$  bzw. von  $0,31$  auf  $0,49 \mu\text{mol O}_2 \text{g}^{-1} \text{FG h}^{-1} (\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1})^{-1}$  an und blieb bis zum Sommer relativ konstant. Im Januar sank  $\alpha$  deutlich von  $0,66$  auf  $0,42 \mu\text{mol O}_2 \text{g}^{-1} \text{FG h}^{-1} (\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1})^{-1}$  bzw. von  $0,41$  auf  $0,28 \mu\text{mol O}_2 \text{g}^{-1} \text{FG h}^{-1} (\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1})^{-1}$  ab. Der LKP (Tab. 3.7) veränderte sich parallel zur saisonalen Veränderung der Respirationsrate. Im Winter wurden LKP von  $6,4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  bei der  $25 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ -Kultur und  $5,4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  bei der  $50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ -Kultur gemessen, die dann bis Oktober auf  $1,9$  bzw.  $2,1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  absanken. Der erneute Anstieg im LKP von Oktober bis Januar war bei der  $25 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ -Kultur wiederum stärker als bei der  $50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ -Kultur. Die  $I_k$ -Werte (Tab. 3.7) stiegen bei den Pflanzen aus beiden Kulturen zwischen Juli und August von  $10,5$  auf  $22,1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  bzw. von  $14,1$  auf  $27,2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  an und blieben dann, abgesehen von dem niedrigeren  $I_k$ -Wert der  $25 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ -Kultur im September, bis zum Frühjahr relativ konstant. In den Monaten November bis Januar zeigten sich unterschiedliche Entwicklungen im  $I_k$ -Wert der



**Abb. 3.14:** Einfluß unterschiedlicher Lichtintensitäten auf die saisonale Veränderung der P<sub>max</sub>-Rate (a), des Wertes  $\alpha$  (b) und des Chl a-Gehalts bei *Iridaea cordata*.

Pflanzen aus den beiden Kulturen. Während bei den Pflanzen der 25  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ -Kultur der Ik leicht anstieg, zeigte sich im Ik der 50  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ -Kultur ein gegenläufiger Trend, so daß sich im Januar die Ik der beiden Kulturen mit Werten von 19,8 und 37,3  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  stark unterschieden.

Der Chl a-Gehalt (Abb. 3.14c) stieg bei der 25  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ -Kultur während der Frühjahrsmonate deutlich an. Dagegen veränderte sich bei der 50  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ -Kultur der Chl a-Gehalt zwischen Juli und Januar nicht wesentlich. Der prozentuale Anteil

des TG am FG (Tab. 3.7) zeigte nur leichte saisonale Veränderungen. Der Anteil des TG, der bei Pflanzen der  $50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ -Kultur allgemein höher lag als bei Pflanzen der  $25 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ -Kultur, nahm während des Frühjahrs bei beiden Kulturen leicht ab.

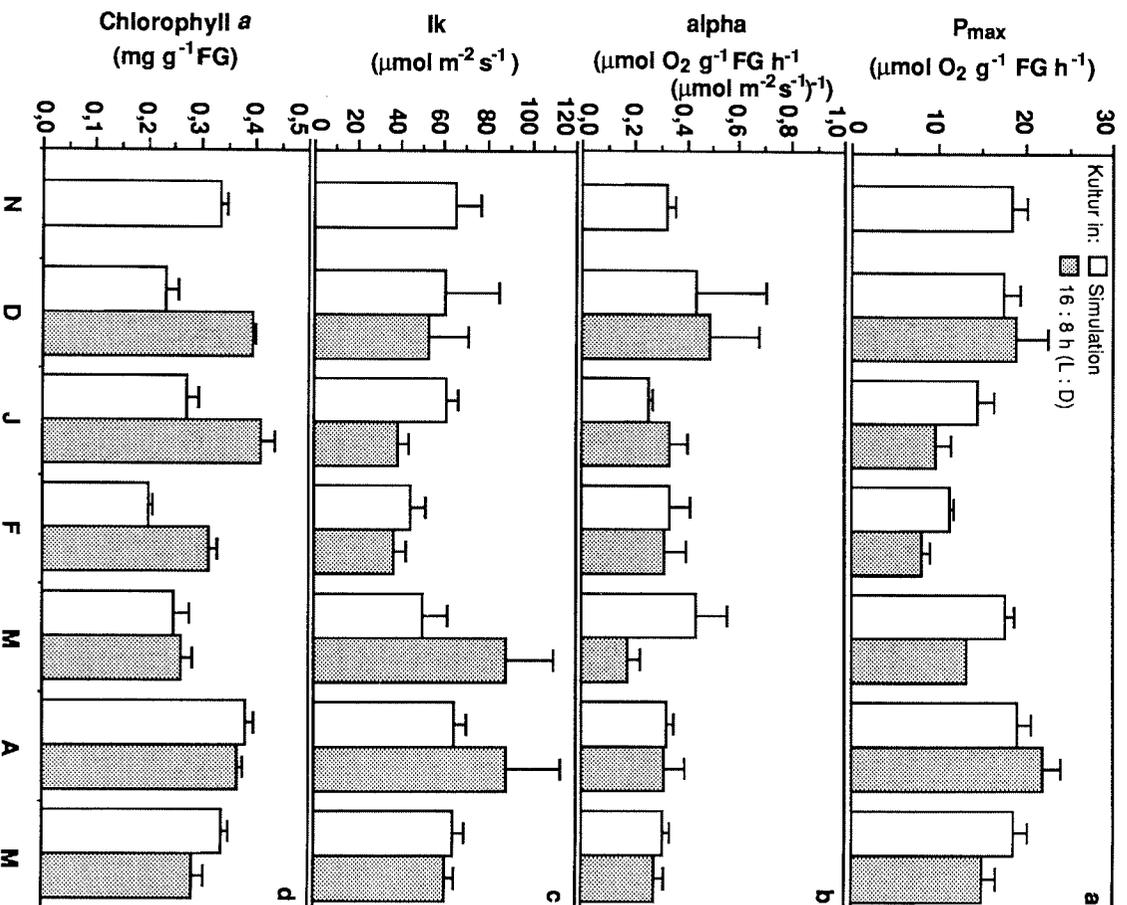
**Tabelle 3.7:** Einfluß unterschiedlicher Lichtintensitäten auf die saisonale Veränderung der Respiration, des LKP und Ik sowie des Trockengewichts (TG) bei *Iridaea cordata*.

Monat	Resp.	LKP	Ik	TG
<b>Kultur in <math>25 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}</math></b>				
Juli	1,7 (0,7)	2,3 (0,6)	10,5 (1,0)	22,0 (0,9)
August	3,9 (1,6)	6,4 (1,9)	22,1 (5,5)	23,8 (2,6)
September	2,5 (0,3)	2,8 (0,4)	16,8 (2,9)	24,7 (2,0)
Oktober	1,2 (0,2)	1,9 (0,9)	24,1 (6,3)	23,3 (2,0)
November	2,7 (1,1)	2,1 (0,8)	20,8 (5,1)	21,7 (1,1)
Dezember	2,9 (0,3)	4,2 (0,9)	18,0 (2,6)	20,2 (0,6)
Januar	2,2 (0,3)	5,2 (1,1)	19,8 (2,2)	18,8 (1,5)
<b>Kultur in <math>50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}</math></b>				
Juli	2,0 (0,7)	5,3 (2,0)	14,1 (3,1)	30,2 (1,0)
August	2,1 (1,4)	5,4 (1,8)	27,2 (4,4)	30,0 (0,5)
September	1,1 (0,5)	3,5 (0,5)	28,2 (3,7)	31,1 (0,6)
Oktober	1,0 (0,2)	2,1 (0,1)	30,0 (1,6)	30,4 (0,2)
November	1,2 (0,2)	2,6 (0,1)	35,0 (3,9)	29,6 (0,7)
Dezember	1,4 (0,4)	2,7 (0,4)	33,3 (4,0)	27,8 (0,3)
Januar	0,9 (0,3)	3,4 (0,3)	37,3 (3,4)	28,8 (0,5)

Respiration in:  $\mu\text{mol O}_2 \text{g}^{-1} \text{FG h}^{-1}$ ; LKP und Ik in:  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; (Mittelwert  $\pm$  S.E.M., n=3-4); TG in: % vom FG (Mittelwert  $\pm$  S.E.M., n=4).

### 3.5.2 Einfluß verkürzter Tageslängen im Sommer auf die Photosynthese bei *Palmaria decipiens*

Die bei *Palmaria decipiens* unter konstantem Tag-Nacht-Rhythmus ermittelten P<sub>max</sub>-Raten zeigen einen Verlauf wie er auch bei *P. decipiens* unter simulierten antarktischen Tageslängen ermittelt wurde (Abb. 3.15a, s.a. Kap. 3.4). P<sub>max</sub> sank zwischen Dezember und Februar um mehr als die Hälfte (von 18,9 auf 8,2  $\mu\text{mol O}_2 \text{g}^{-1} \text{FG h}^{-1}$ ) und stieg nach dem Transfer in fluktuierenden Tageslängen im Februar wieder auf einen Wert von 21,9  $\mu\text{mol O}_2 \text{g}^{-1} \text{FG h}^{-1}$  im April an. Die Respiration rate lag von Januar bis Mai



**Abb. 3.15:** Einfluß verkürzter Tageslängen im Sommer auf die saisonale Veränderung von  $P_{max}$  (a), der Parameter  $\alpha$  (b) und  $I_k$  (c) sowie des Chl *a*-Gehalts (d) bei *Palmaria decipiens* (die unschraffierten Balken sind identisch mit den in Abb. 3.9b, Kap. 3.4 angegebenen Daten).

etwas unter der, unter fluktuierenden Tageslängen ermittelten Respirationsrate, zeigte aber insgesamt einen ähnlichen Verlauf (Tab. 3.8).

Im Wert  $\alpha$  (Abb. 3.15b) wurden ebenfalls keine deutlichen Unterschiede zwischen den Pflanzen aus beiden Versuchsreihen gemessen. Abgesehen von den divergierenden Werten im März blieb  $\alpha$  unverändert. Der LKP lag bei der Kultur unter konstanten Tageslängen in den Monaten Dezember und Januar höher, blieb aber auch nach der Rückführung in fluktuierende Tageslängen über den, bei den Vergleichspflanzen gemessenen LKP (Tab. 3.8). Etwas geringere Werte wurden im Ik während der Kultur in konstanten Tageslängen gemessen (Abb. 3.15c). Im Anschluß an die Periode konstanter Tageslängen stieg im März und April der Ik jedoch auf  $88 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Damit lag der Ik über den Werten, die bei den Vergleichspflanzen, kultiviert unter fluktuierenden Tageslängen, beobachtet wurden.

Während der Kultur in konstanten Tageslängen wurde bei den Pflanzen ein erhöhter Chl a-Gehalt gemessen (Abb. 3.15d). Nach dieser Zeit, von März bis Mai, war der Chl a-Gehalt bei den Pflanzen aus konstanten und fluktuierenden Tageslängen nahezu identisch. Der prozentuale Anteil des Trockengewichts war im Dezember und Januar etwas erhöht, zeigte aber im weiteren Verlauf nur geringfügige Unterschiede zwischen den beiden Kulturen (Tab. 3.8).

**Tabelle 3.8:** Einfluß verkürzter Tageslängen im Sommer auf die saisonale Veränderung der Respiration, des LKP und des Trockengewichts (TG) bei *Palmaria decipiens*.

Monat	Resp.	LKP	TG
November	2,5 (0,8)	7,8 (2,1)	17,1 (1,6)
Dezember	3,9 (1,1)	7,5 (1,6)	27,3 (0,5)
Januar	3,7 (1,1)	8,5 (0,6)	29,0 (1,5)
Februar	3,3 (1,6)	9,0 (1,3)	20,9 (1,4)
März	3,4 (0,2)	8,1 (0,9)	23,2 (0,4)
April	2,6 (1,0)	7,1 (1,0)	24,3 (1,7)
Mai	2,6 (1,3)	5,0 (1,0)	20,8 (1,6)

Respiration in:  $\mu\text{mol O}_2 \text{g}^{-1} \text{FG h}^{-1}$ ; LKP in:  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; (Mittelwert  $\pm$  S.E.M., n=3-4); TG in: % vom FG; (Mittelwert  $\pm$  S.E.M., n=4).

### 3.5.3 Einfluß winterlicher Dunkelexposition auf *Palmaria decipiens* und *Iridaea cordata*

#### Wachstum und Entwicklung:

Die spezifischen Wachstumsraten bei *P. decipiens* und *I. cordata* waren während der Dunkelperiode generell niedrig und bei beiden Arten wurde gegen Ende sogar ein Verlust an Frischgewicht verzeichnet (Abb. 3.16). Nach dem Transfer in fluktuierende Tageslängen im Oktober, zeigten die spezifischen Wachstumsraten beider Arten einen Anstieg, der etwa bis Dezember anhielt. Während der Sommermonate waren die Wachstumsraten bei *P. decipiens* wieder niedriger (Abb. 3.16a).

Trotz des Verlusts an Frischgewicht begann bei *P. decipiens* Anfang August, noch während der Dunkelheit, die Ausbildung neuer Seitenzweige. Innerhalb von vier bis fünf Wochen hatten diese Seitenzweige eine Länge von von bis zu 10 mm erreicht (Abb. 3.17a-b). Zu Beginn waren die Seitenzweige noch hell-rosa, wechselten aber allmählich die Farbe zu grün.

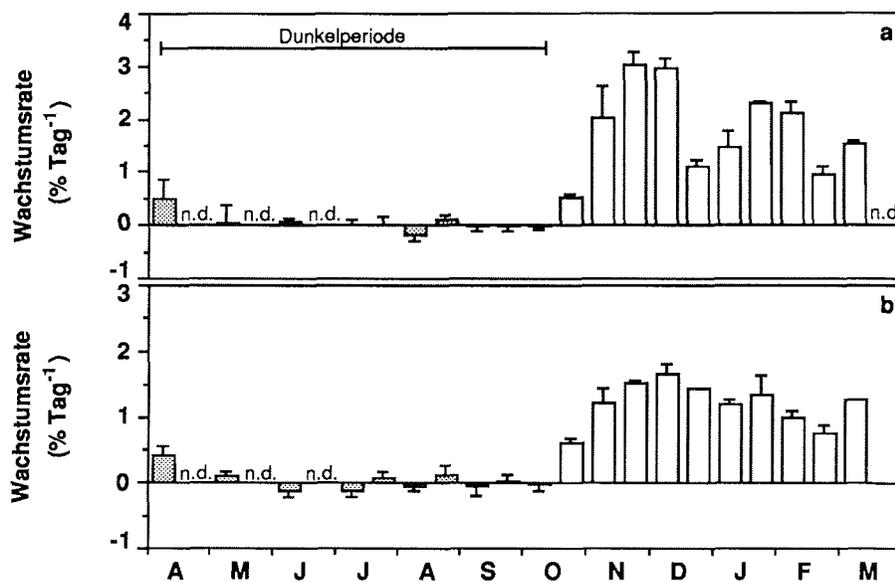
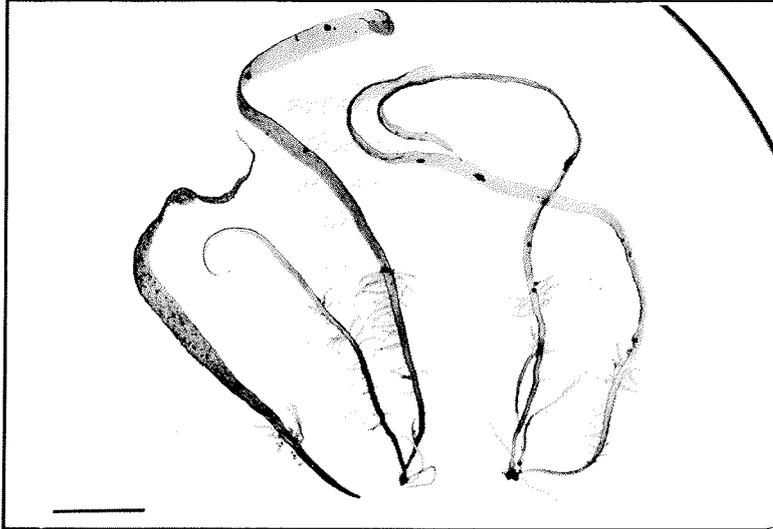
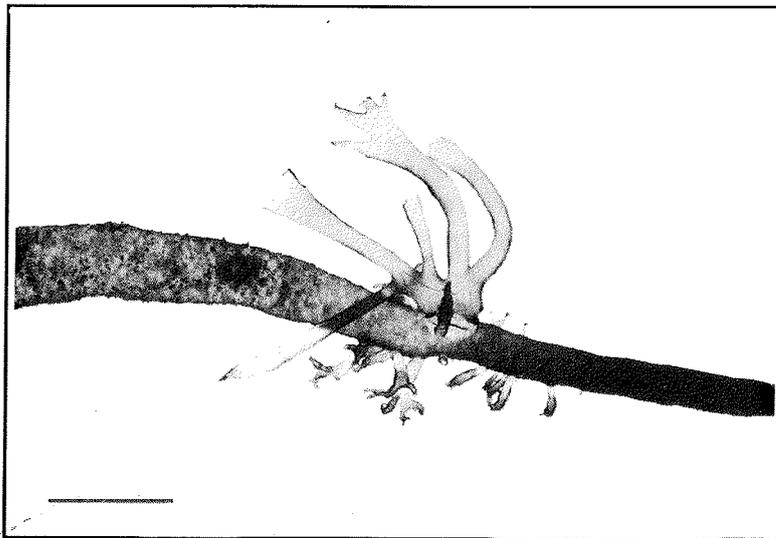


Abb. 3.16: Veränderung der Wachstumsrate bei *Palmaria decipiens* (a) und *Iridaea cordata* (b) während sechs-monatiger Dunkelheit und anschließender Simulation antarktischer Tageslängen.

a

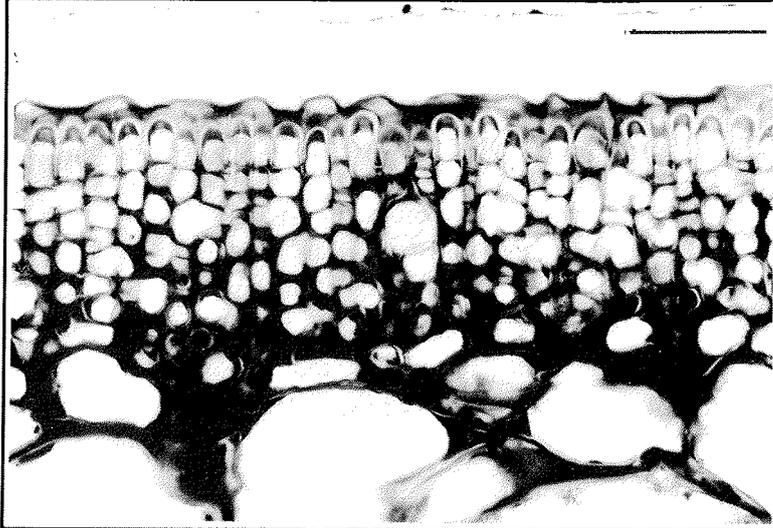


b

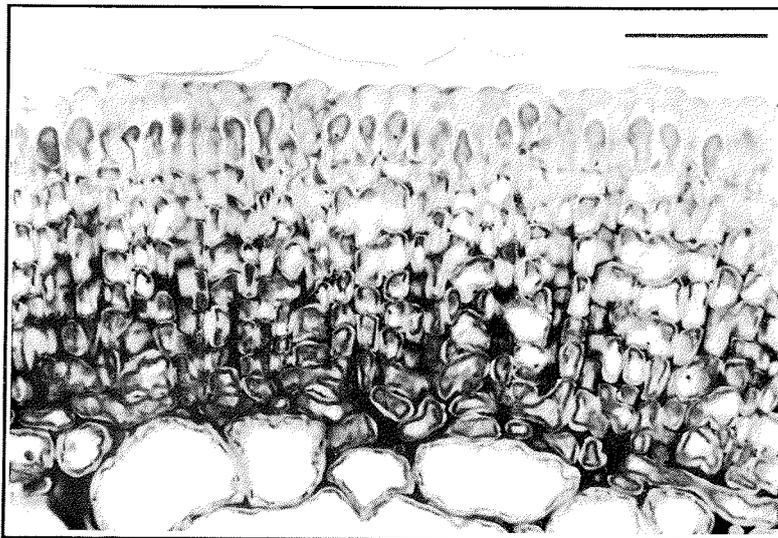


**Abb. 3.17:** Seitenzweige bei *Palmaria decipiens* (a: Balkenlänge = 2 cm; b: Balkenlänge = 0,5 cm).

a



b



**Abb. 3.18:** Dünnschnitte einjähriger Thallusteile von *P. decipiens* nach sechsmonatiger Dunkelperiode (a; Balkenlänge = 10  $\mu\text{m}$ ) und aus Kultur bei fluktuierenden Tageslängen (b; Balkenlänge = 10  $\mu\text{m}$ ).

Die bei *P. decipiens* am Ende der Dunkelperiode entnommenen Probe zur Anfertigung von Dünnschnitten einjähriger Thallusteile (Abb. 3.18a) zeigte gegenüber den parallel angefertigten Dünnschnitten der in simulierten antarktischen Tageslängen kultivierten Pflanze (Abb. 3.18b), folgendes Bild: Die im Dunkeln kultivierte Pflanze hatte im Cortex-Bereich weniger Zellschichten und die Vakuole war in diesen Zellen deutlich ausgebildet. Das Cytoplasma enthielt nur wenig Chloroplasten, die in den äußeren Zellen deutlich nach außen orientiert waren. Die im Licht kultivierte Pflanze enthielt dagegen zahlreiche Chloroplasten in allen Bereichen der Cortex-Zellen. Die Zellen der Medulla waren bei der im Dunkeln kultivierten Pflanze größer als in der unter simulierten antarktischen Tageslängen kultivierten Pflanze.

### Photosynthesecharakteristika:

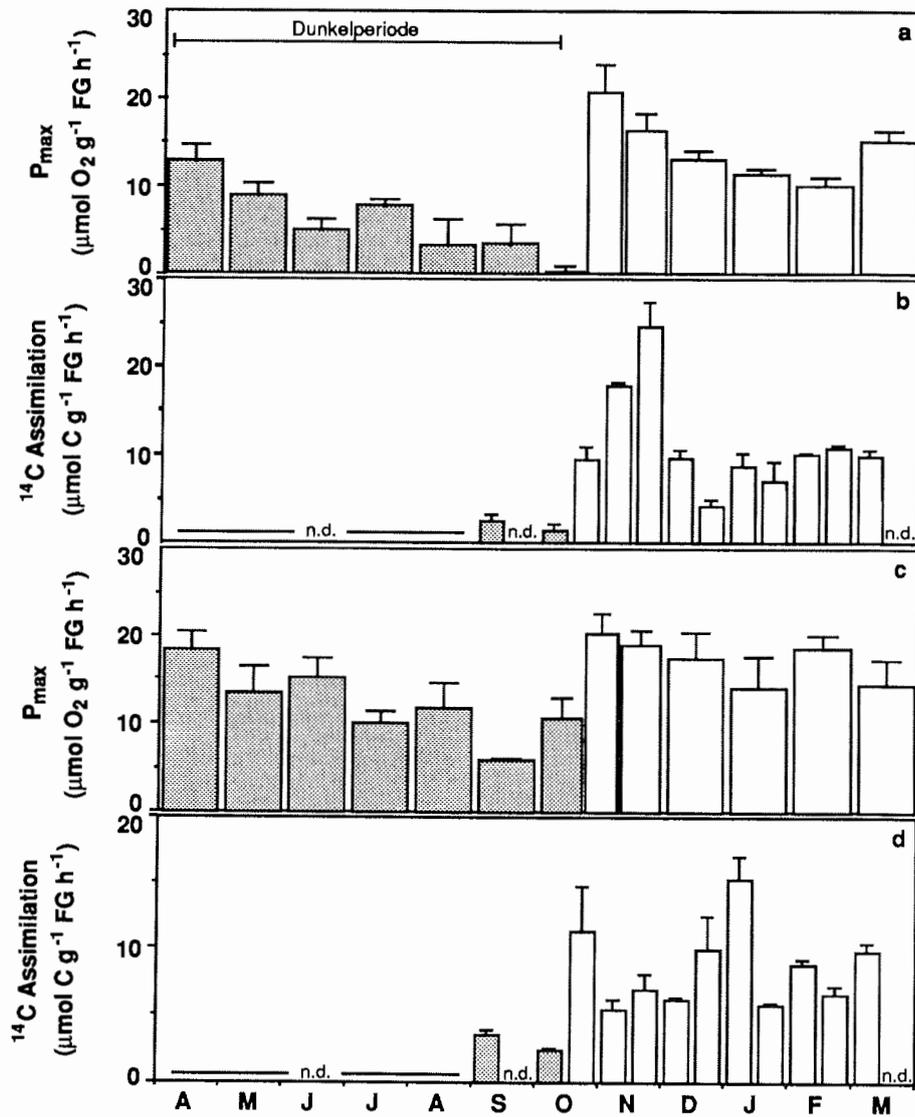
Die  $P_{max}$ -Rate lag bei *P. decipiens* zu Beginn der Dunkelperiode im April noch bei  $12,9 \mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$  und sank dann während der sechs-monatigen Dunkelheit auf sehr kleine Werte (Abb. 3.19a). Nach dem Transfer in fluktuierende Tageslängen gab es bei *P. decipiens* innerhalb der ersten zwei Wochen einen schnellen Anstieg bei  $P_{max}$  bis zu  $20,8 \mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$ .  $P_{max}$  nahm dann aber in der folgenden Sommer-Periode wieder ab. Bei *I. cordata* nahm  $P_{max}$  während der Dunkelexposition ebenfalls ab und sank dabei von  $18,3$  im April auf  $10,6 \mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$  im Oktober (Abb. 3.19c). Im September wurde allerdings, mit einer  $P_{max}$ -Rate von  $5,9 \mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$  der niedrigste Wert gemessen.  $P_{max}$  stieg nach dem Transfer ins Licht von  $10,6$  auf  $20,2 \mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$  innerhalb der ersten zwei Wochen. Zwischen November und Januar, wurde bei *I. cordata* wieder eine leichte Abnahme der  $P_{max}$ -Rate ermittelt. Die Respirationsraten lagen innerhalb des gesamten Versuchszeitraums bei *P. decipiens* zwischen  $1,7$  und  $8,3 \mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$  (Tab. 3.9) und zwischen  $1,0$  und  $8,5 \mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$  bei *I. cordata* (Tab. 3.9). Dabei wurden die höchsten Raten zwei bis vier Wochen nach dem Umsetzen in fluktuierende Tageslängen gemessen.

Die  $^{14}\text{C}_{\text{Assim.}}$  unter lichtgesättigten Bedingungen betrug bei *P. decipiens* am Ende der Dunkelperiode bei  $1,4 \mu\text{mol C g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$  (Abb. 3.19b). Nach dem Transfer in fluktuierende Tageslängen stieg die  $^{14}\text{C}_{\text{Assim.}}$  kontinuierlich, über einen Zeitraum von sechs Wochen,

auf  $24,5 \mu\text{mol C g}^{-1} \text{FG h}^{-1}$  an. Nach dieser Anstiegs-Phase fiel die  $^{14}\text{C}_{\text{Assim.}}$  wieder auf  $9,7 \mu\text{mol C g}^{-1} \text{FG h}^{-1}$  ab und blieb im weiteren Verlauf relativ konstant. Auch bei *I. cordata* wurden am Ende der Dunkelperiode niedrige  $^{14}\text{C}_{\text{Assim.}}$ -Raten gemessen (Abb. 3.19d). Innerhalb der ersten zwei Wochen nach der Wiederbelichtung stieg die  $^{14}\text{C}_{\text{Assim.}}$  von  $2,4$  auf  $11,3 \mu\text{mol C g}^{-1} \text{FG h}^{-1}$ , und schwankte in den folgenden Monaten bis März zwischen  $5,4$  und  $15,3 \mu\text{mol C g}^{-1} \text{FG h}^{-1}$ .

Da sich bei beiden Arten nach der Wiederbelichtung die  $P_{\text{max}}$ -Rate und die  $^{14}\text{C}_{\text{Assim.}}$  unterschiedlich entwickelten, gab es deutliche Veränderungen im Photosynthesequotienten (PQ; Tab. 3.10). Bei *P. decipiens* lag der PQ am Ende der Dunkelexposition bei  $0,15$ . Zwei Wochen nach der Wiederbelichtung wurde ein hoher PQ von  $2,2$  ermittelt, der jedoch im November wieder unter  $1,0$  fiel. Nach einem erneuten Anstieg lag der PQ bei *P. decipiens* Mitte Dezember noch einmal bei einem sehr hohen Wert von  $3,1$ . In der Zeit von Januar bis März wurden niedrigere PQ zwischen  $0,9$  und  $1,6$  ermittelt. Bei *I. cordata* sank der PQ nach der Wiederbelichtung, von  $4,4$  am Ende der Dunkelexposition, auf einen Wert von  $1,8$ . Anfang November lag der PQ wieder höher ( $3,5$ ) und zeigte bis Anfang Dezember Werte um  $2,8$ . Nach einem deutlichen Absinken des PQ wurde Anfang Januar der niedrigste Wert von  $0,9$  ermittelt. In der folgenden Zeit (Mitte Januar bis März) lag der PQ bei *I. cordata* wieder höher, bei Werten zwischen  $1,5$  bis  $2,8$ .

Die Dunkelfixierung lag am Ende der Dunkelperiode bei *P. decipiens* bei  $0,16 \mu\text{mol C g}^{-1} \text{FG h}^{-1}$  im September und bei  $0,13 \mu\text{mol C g}^{-1} \text{FG h}^{-1}$  im Oktober und entsprach damit  $6,5$  bzw.  $9,9\%$  der Kohlenstofffixierung (Tab. 3.10). Nach der Wiederbelichtung stieg die Dunkelfixierung an, so daß sie auch während dieser Zeit noch einen Anteil von bis zu  $6,9\%$  der  $^{14}\text{C}_{\text{Assim.}}$  ausmachen konnte. Bei *I. cordata* zeigte sich nach dem Übergang von der Dunkel- zur Lichtperiode ein Anstieg in der Dunkelfixierung von  $0,12 \mu\text{mol C g}^{-1} \text{FG h}^{-1}$  im September auf  $0,37 \mu\text{mol C g}^{-1} \text{FG h}^{-1}$  innerhalb der ersten zwei Wochen nach der Wiederbelichtung (Tab. 3.10). Gegen Ende des Versuchszeitraums stieg die Dunkelfixierung weiter auf Raten zwischen  $0,56$  und  $0,68 \mu\text{mol C g}^{-1} \text{FG h}^{-1}$ . Der prozentuale Anteil der Dunkelfixierung an der  $^{14}\text{C}_{\text{Assim.}}$  lag zu dieser Zeit zwischen  $6,9$  und  $8,6\%$  (Tab. 3.10).



**Abb. 3.19:** Veränderung der  $P_{max}$ -Rate und der  $^{14}\text{C}$ Assim. bei *Palmaria decipiens* (a+b) und *Iridaea cordata* (c+d) während sechsmonatiger Dunkelheit und anschließender Simulation antarktischer Tageslängen.

**Tabelle 3.9:** Respiration (Resp.) und Trockengewicht (TG) während sechs-monatiger Dunkelheit und anschließender Simulation antarktischer Tageslängen.

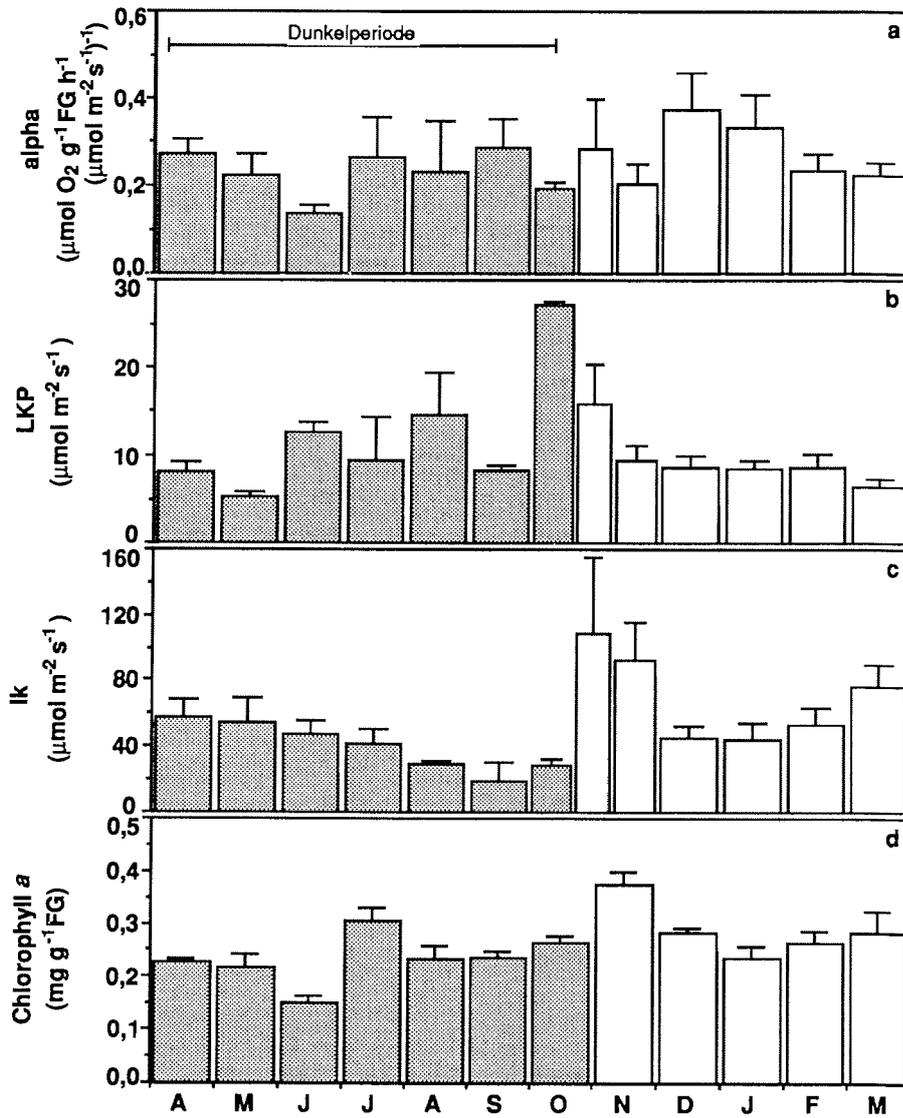
Monat	<i>Palmaria decipiens</i>		<i>Iridaea cordata</i>	
	Resp.	TG	Resp.	TG
<b>Dunkel-Periode</b>				
April	3,4 (0,6)	18,2 (1,9)	7,8 (1,5)	27,3 (1,1)
Mai	1,8 (1,2)	18,4 (1,2)	4,1 (0,7)	27,2 (0,6)
Juni	2,5 (0,6)	18,3 (0,1)	1,0 (0,4)	30,0 (1,1)
Juli	3,8 (1,2)	18,8 (0,5)	1,6 (0,8)	29,9 (0,6)
August	3,8 (1,1)	20,5 (1,0)	2,7 (1,3)	31,9 (1,1)
September	3,8 (1,5)	16,5 (1,1)	2,7 (0,4)	24,6 (1,0)
Oktober	6,1 (1,1)	17,4 (1,8)	1,6 (0,1)	24,9 (0,1)
<b>Licht-Periode</b>				
15. Oktober	5,9 (2,7)	n.d.	4,0 (0,4)	n.d.
November	3,8 (2,0)	19,7 (1,9)	5,5 (0,6)	30,6 (1,4)
Dezember	2,2 (0,7)	n.d.	8,5 (2,4)	n.d.
Januar	3,1 (0,8)	20,3 (1,0)	4,3 (1,6)	n.d.
Februar	3,0 (0,7)	24,0 (1,1)	6,2 (3,0)	23,0 (1,3)
März	1,7 (0,5)	21,3 (0,9)	3,5 (2,6)	23,3 (1,4)

Respiration in:  $\mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$  (Mittelwert  $\pm$  S.E.M., n=3-4); TG in % FG (Mittelwert  $\pm$  S.E.M., n=4); n.d.: nicht determiniert.

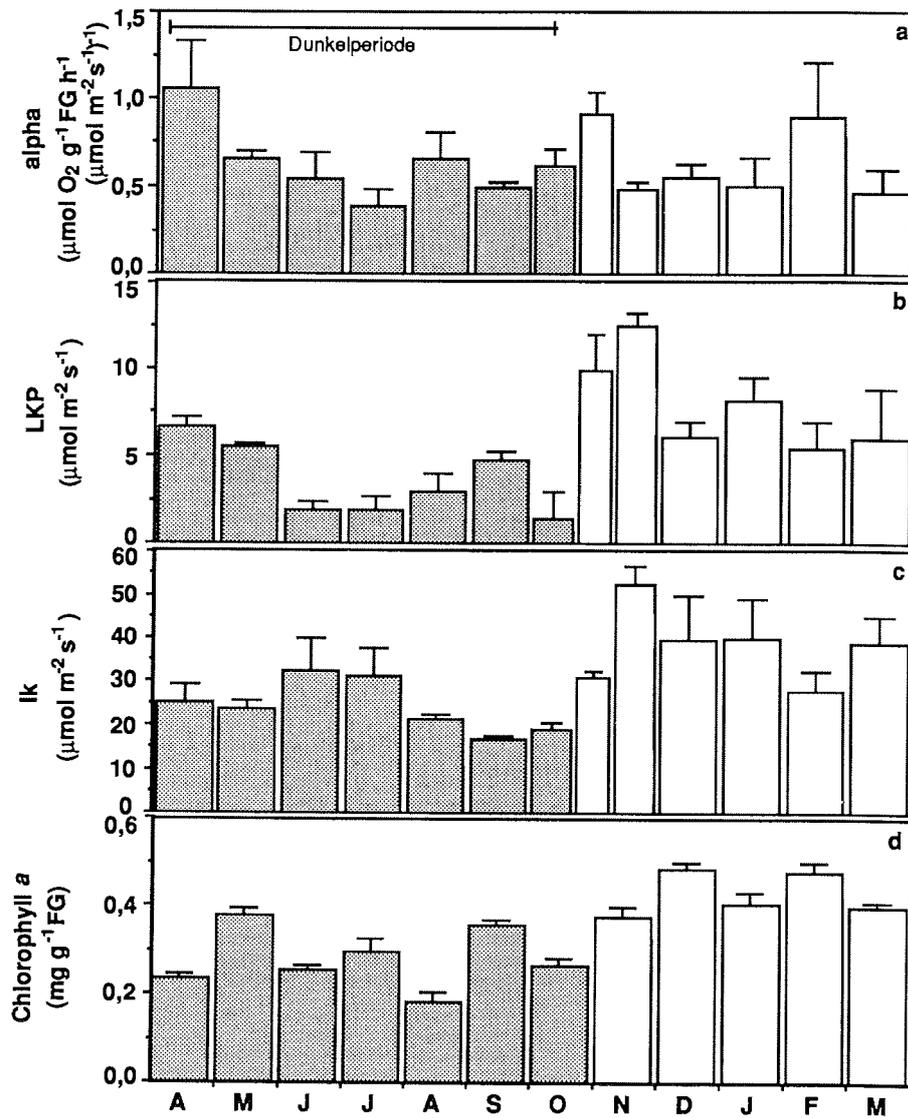
**Tabelle 3.10:** Photosynthesequotient (PQ), Dunkelfixierung (DF) und prozentualer Anteil der Dunkelfixierung an der Kohlenstoff-assimilation im Licht (LA) während sechs-monatiger Dunkelheit und anschließender Simulation antarktischer Tageslängen.

Monat	<i>Palmaria decipiens</i>			<i>Iridaea cordata</i>		
	PQ	$^{14}\text{C}$ DF	% DF	PQ	$^{14}\text{C}$ DF	% DF
<b>Dunkel-Periode</b>						
1. September	1,40	0,16 (0,04)	6,50	1,69	0,12 (0,02)	3,37
1. Oktober	0,15	0,13 (0,03)	9,92	4,42	0,05 (n=1)	1,91
<b>Licht-Periode</b>						
15. Oktober	2,22	0,24 (0,01)	2,59	1,79	0,37 (0,04)	3,24
1. November	0,93	0,21 (0,08)	1,18	3,51	0,27 (0,11)	4,94
15. November	0,67	0,25 (0,02)	1,02	2,75	0,12 (0,07)	1,74
1. Dezember	1,35	0,43 (0,06)	4,43	2,82	0,22 (0,01)	3,57
15. Dezember	3,11	0,29 (0,02)	6,89	1,74	0,24 (0,04)	2,37
1. Januar	1,31	0,18 (0,02)	2,08	0,92	0,43 (0,08)	2,82
15. Januar	1,63	0,16 (0,07)	2,35	2,41	0,30 (0,10)	5,21
1. Februar	1,00	0,36 (0,07)	3,61	2,10	0,69 (0,13)	7,87
15. Februar	0,92	0,56 (0,09)	5,72	2,81	0,56 (0,04)	8,64
1. März	1,54	0,40 (0,04)	4,04	1,46	0,68 (0,03)	6,91

$^{14}\text{C}$  Assimilation in:  $\mu\text{mol C g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$  (Mittelwert  $\pm$  S.E.M., n=3).



**Abb. 3.20:** Saisonale Veränderung der Parameter  $\alpha$  (a), LKP (b) und lk (c), sowie des Chl a-Gehalts (d) bei *Palmaria decipiens* während sechs-monatiger Dunkelheit und anschließender Simulation antarktischer Tageslängen.



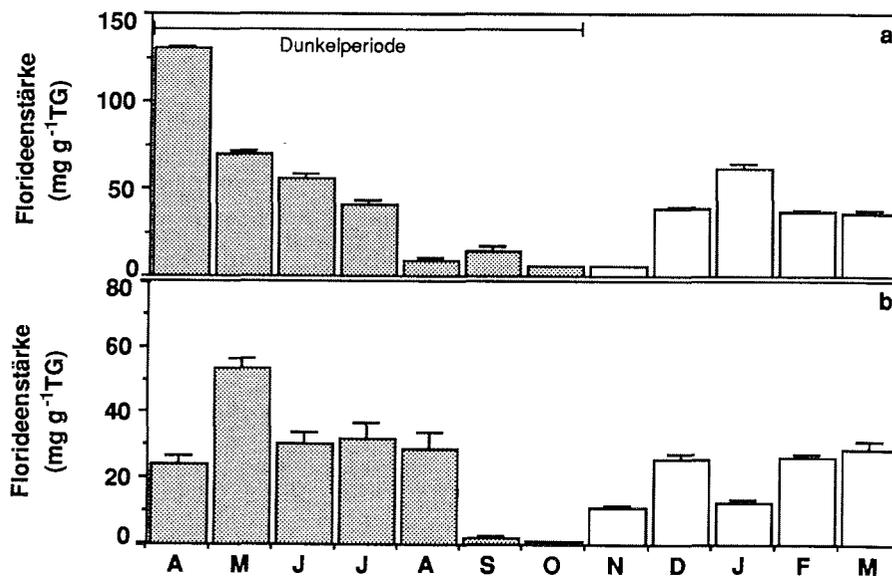
**Abb. 3.21:** Saisonale Veränderung der Parameter  $\alpha$  (a), LKP (b) und Ik (c), sowie des Chl a-Gehalts (d) bei *Iridaea cordata* während sechs-monatiger Dunkelheit und anschließender Simulation antarktischer Tageslängen.

Bei dem Wert  $\alpha$  gab es nur geringe Unterschiede zwischen der Dunkel- und der Lichtperiode. Während des gesamten Versuchszeitraums wurden Werte von 0,135 bis 0,373  $\mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$  ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )<sup>-1</sup> bei *P. decipiens* bestimmt (Abb. 3.20a) und bei *I. cordata* variierte  $\alpha$  zwischen 0,384 und 1,047  $\mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$  ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )<sup>-1</sup> (Abb. 3.21a). Die LKP und Ik-Werte zeigten bei beiden Arten deutliche Veränderungen. Bei *P. decipiens* schwankte der LKP von April bis September zwischen 5,2 und 14,6  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (Abb. 3.20b). Der mit Abstand höchste LKP von 27,1  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  wurde im Oktober, noch während der Dunkelperiode ermittelt. Nach dem Transfer in simulierte antarktische Tageslängen sank der LKP bei *P. decipiens* innerhalb vier Wochen, und blieb mit Werten zwischen 9,5 und 6,5  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  relativ stabil. Bei *I. cordata* wurden generell niedrigere LKP ermittelt (Abb. 3.21b). Während der Dunkelperiode sank der LKP zunächst ab, stieg dann aber erneut auf 4,7  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  im September. Innerhalb der ersten vier Wochen nach dem Transfer ins Licht stieg der LKP aufgrund der angestiegenen Respirationsraten, auf 12,4  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . In den folgenden Monaten wurden bei *I. cordata* wieder niedrigere LKP zwischen 5,4 und 8,1  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  ermittelt. Die Ik-Werte nahmen bei beiden Arten während der Dunkelperiode deutlich ab. Nach dem Transfer ins Licht stieg der Ik bei *P. decipiens* innerhalb der ersten zwei Wochen von 28,0 auf 108,9  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (Abb. 3.20c). Von Dezember bis März lag der Ik mit Werten zwischen 44,6 und 76,3  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  wieder niedriger. Auch bei *I. cordata* stieg der Ik nach dem Umsetzen, erreichte aber erst nach vier Wochen den höchsten Wert von 52,2  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (Abb. 3.21c). Danach sank der Ik wieder leicht ab, auf Werte um 39  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ .

#### Chlorophyll a, Trockengewicht und Florideenstärke:

Der Chl a-Gehalt lag bei *P. decipiens* durchschnittlich bei 0,256  $\text{mg g}^{-1} \text{ FG}$  und zeigte weder in der Dunkel-, noch in der Licht-Periode größere Veränderungen (Abb. 3.20d). Bei *I. cordata* war der Chl a-Gehalt während der Licht-Periode etwas höher, war aber generell variabler mit Werten zwischen 0,183 und 0,482  $\text{mg g}^{-1} \text{ FG}$  (Abb. 3.21d). Bei keiner der beiden Arten gab es nennenswerte Veränderungen des Trockengewichts. *P. decipiens* und *I. cordata*

hatten während des gesamten Versuchszeitraums ein durchschnittliches Trockengewicht von 19,5 bzw. 27,3 % des Frischgewichts (Tab. 3.9). Im Gehalt an Florideenstärke gab es dagegen wesentliche Veränderungen. Während der Dunkel-Periode verminderte sich der Gehalt an Florideenstärke bei beiden Arten bis auf sehr geringe Werte. Bei *P. decipiens* sank die Florideenstärke während der sechs-monatigen Dunkelexposition von 129,8 bis auf 5,2 mg g<sup>-1</sup> TG (Abb. 3.22a). Bei *I. cordata* sank der Gehalt an Florideenstärke von einem Ausgangsgehalt von 51,6 mg g<sup>-1</sup> TG sogar bis auf 0,8 mg g<sup>-1</sup> TG (Abb. 3.22b). Nach dem Transfer in fluktuierende Tageslängen stieg der Gehalt an Florideenstärke bei beiden Arten langsam an und hatte ab Dezember wieder höhere Werte erreicht.



**Abb. 3.22:** Veränderung des Florideenstärkegehalts bei *Palmaria decipiens* (a) und *Iridaea cordata* (b) während sechs-monatiger Dunkelheit und anschließender Simulation antarktischer Tageslängen.

#### **4. Diskussion**

In der vorliegenden Untersuchung zur Photosynthese antarktischer Makroalgen werden verschiedene Teilaspekte behandelt. Im folgenden wird zunächst die allgemeine Photosynthesecharakteristik eines breiten, im Feld untersuchten Artenspektrums diskutiert. Dieser Teil beinhaltet den Vergleich mit anderen Untersuchungen der Photosynthese antarktischer und borealer Arten, sowie Zusammenhänge der Photosyntheserate mit der Thallusstruktur und dem C:N-Verhältnis der untersuchten Arten. Im zweiten Teil wird der Lichtbedarf der Photosynthese, sowie der an ausgewählten Arten untersuchte Einfluß der Lichtintensität auf die Photosynthese antarktischer Makroalgen diskutiert. Zusammen mit den allgemeinen Photosynthesecharakteristika wird dieser Aspekt mit der Tiefenzonierung der einzelnen Arten verglichen. Der dritte Teil der Diskussion behandelt saisonal bedingte Veränderungen und deren mögliche Ursachen bei den antarktischen Rotalgen *Palmaria decipiens* und *Iridaea cordata* und basiert hauptsächlich auf Kultur-Experimenten. Neben der Photosynthese unter verschiedenen Aspekten, werden auch saisonale Variationen des Wachstums, des Pigmentgehalts und der Speicherstoffe einbezogen, die weitere Hinweise auf die Lebensstrategie der Arten geben. Im vierten und letzten Teil wird die Saisonalität der Photosynthese in stichprobenartig untersuchtem Feldmaterial behandelt. Die einzelnen Arten werden anhand der Veränderung in der Photosynthese den unterschiedlichen Lebensstrategien zugeordnet.

##### **4.1. Photosynthesecharakteristika antarktischer Makroalgen**

Mit den Messungen zur Photosyntheseaktivität konnte die aus früheren Kulturexperimenten bereits bekannte Anpassung antarktischer Makroalgen an ihren Lebensraum bestätigt werden. Trotz der niedrigen Temperaturen um 0 °C zeigen antarktische Makroalgen unter lichtgesättigten Bedingungen ähnlich hohe Photosyntheseraten ( $P_{max}$ ) wie vergleichbare Arten aus gemäßigten Breiten bei höheren Temperaturen. Darüber hinaus wurden zwischen den untersuchten Arten Unterschiede in der Photosyntheseaktivität gefunden, die sich auf die Thallusstruktur der Algen zurückführen

lassen. Solche Strukturen sind in ähnlicher Weise auch für Makroalgen aus anderen Breiten beschrieben.

#### 4.1.1 Photosyntheseaktivität der im Feld untersuchten Makroalgen

Die auf King George Island untersuchten Arten haben Netto-Photosyntheseraten ( $P_{max}$ ) etwa im gleichen Bereich, wie sie bereits in früheren Feld-Untersuchungen bestimmt wurden (Tab. 4.1). Drew (1977) untersuchte 13 Arten antarktischer Makroalgen von Signy Island und ermittelte Photosyntheseraten von 48 bzw. 95  $\mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ TG h}^{-1}$  bei den Rotalgen *Iridaea cordata* und *Myriogramme mangini*. Diese Werte sind ähnlich den  $P_{max}$ -Raten wie sie hier bei den gleichen Arten gemessen wurden. Bei *Himantothallus grandifolius* wurde ein etwas höherer Wert ermittelt als von Drew (1977) und Drew und Hastings (1992) für diese, bei Signy Island gesammelte Art, angegeben wurde. Höhere  $P_{max}$ -Werte wurden ebenfalls bei *Desmarestia anceps* und *Palmaria decipiens* gemessen, ein niedrigerer Wert dagegen bei *Monostroma hariotii*. Gutkowski und Maleszewski (1989) bestimmten, verglichen mit Ergebnissen dieser Arbeit, niedrigere  $P_{max}$ -Werte bei *Adenocystis utricularis* von King George Island.

**Tab. 4.1:**  $P_{max}$ -Raten verschiedener Feldstudien  
(in:  $\mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ TG h}^{-1}$ )

Arten	Drew 1977	Drew und Hastings 1992	Gutkowski und Maleszewski 1989	diese Unter- suchung
	(Winkler)	(Winkler)	(Winkler)	( $\text{O}_2$ - Elektrode)
<i>Monostroma hariotii</i>	280			155
<i>Adenocystis utricularis</i>			50-90	131
<i>Desmarestia anceps</i>	80			121
<i>Desmarestia antarctica</i>	200			58 bzw. 438
<i>Himantothallus grandifolius</i>	35	43		59
<i>Gigartina skottsbergii</i>	26			20
<i>Iridaea cordata</i>	48			66
<i>Myriogramme mangini</i>	95			108
<i>Palmaria decipiens</i>	170			258
<i>Plocamium cartilagineum</i>	150			89

$P_{\max}$ -Raten bei Kulturmateriale von *Ascoseira mirabilis*, *Desmarestia anceps*, *Himantothallus grandifolius* und *Gigartina skottsbergii* von Thomas und Wiencke (1991) und Wiencke et al. (1993) stimmen ebenfalls gut überein mit den Werten, die in der vorliegenden Studie an Feldmaterial ermittelt wurden (Tab. 4.2). Die bei *Phaeurus antarcticus* ermittelten  $P_{\max}$ -Raten weichen dagegen stark voneinander ab. Hier wurden wahrscheinlich sehr unterschiedliche Entwicklungsstadien dieser Art untersucht. Für *Palmaria decipiens* wurden von Thomas und Wiencke (1991) zwar niedrigere  $P_{\max}$ -Raten bestimmt, aber auch Werte von  $\leq 24 \mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$  wurden bei *P. decipiens* ermittelt (Weykam und Wiencke 1995), die dem hier gemessenen  $P_{\max}$  von  $27,7 \mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$  entsprechen.

**Tab. 4.2:** Vergleich von  $P_{\max}$ -Raten aus Laborstudien mit den in dieser Untersuchung an Feldmaterial ermittelten  $P_{\max}$ -Raten (in:  $\mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$ )

Arten	Thomas und Wiencke 1991		Wiencke et al. 1993	diese Untersuchung
	( $\text{O}_2$ -Elektrode)	(Winkler)	( $\text{O}_2$ -Elektrode)	( $\text{O}_2$ -Elektrode)
<i>Ascoseira mirabilis</i>	7,2-23,9	14,0-21,4	9,0	15,9
<i>Desmarestia anceps</i>	22,7-27,7	16,3-23,2	17,5	22,7
<i>Desmarestia antarctica</i> (adult)	7,5-9,5	7,8		16,6
<i>D. antarctica</i> (juvenil)		43,5		72,7
<i>Himantothallus grandifolius</i>	14,2	17,2	19,1	7,4
<i>Phaeurus antarcticus</i>	9,5			128,8
<i>Gigartina skottsbergii</i>			6,8	6,6
<i>Iridaea cordata</i>			9,4	19
<i>Palmaria decipiens</i>	4,4-9,3	9,0-16,4	19	27,7

Darüber hinaus sind die von Wiencke et al. (1993) an kultiviertem Material bestimmten  $\alpha$ -Werte ( $0,35-1,09 \mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ FG h}^{-1} (\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1})^{-1}$ ) ähnlich den hier, für die gleichen Arten, ermittelten Werten ( $0,28-1,26 \mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ FG h}^{-1} (\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1})^{-1}$ ; Abb. 3.2a). Bei einzelnen Arten gibt es jedoch auch beachtliche Unterschiede. Die größte Diskrepanz zeigt sich bei *Himantothallus grandifolius*, mit  $\alpha$ -Werten von 1,09 und  $0,41 \mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ FW h}^{-1} (\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1})^{-1}$  bei Kultur- bzw. Feldmaterial, was auf das vorhandene Potential zur Anpassung an verschiedene

Lichtbedingungen hindeutet. Die größte Ähnlichkeit zwischen Kultur- und Feldmaterial in Bezug auf  $\alpha$  zeigt sich bei *Iridaea cordata* (0,69 und 0,64  $\mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$  ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )). LKP- und Ik-Werte bei kultiviertem Material liegen bei  $\leq 16,6$  bzw. 18,2 bis 52,6  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (Wiencke et al. 1993), und stimmen damit ebenfalls gut mit den bei Feldmaterial ermittelten Werten überein (Abb. 3.2c-d). 33 der 36 hier untersuchten Arten haben LKP-Werte  $\leq 18,4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  und Ik-Werte zwischen 14,3 und 54  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ .

Respirationsraten, die in der vorliegenden Studie gemessen wurden, liegen im Bereich von 2,3 bis etwa 30  $\mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$  (Tab. 3.1). Arten, deren Respiration in früheren Laboruntersuchungen von Thomas und Wiencke (1991) und Wiencke et al. (1993) ebenfalls mit einer  $\text{O}_2$ -Elektrode gemessen wurde, zeigen eine große Ähnlichkeit mit den hier für die gleichen Arten ermittelten Raten (Tab. 4.3). Bemerkenswert sind die hohen Respirationsraten von *Phycodrys quercifolia* und der koloniebildenden Chrysophyceae *Antarctosaccion applanatum* (40,2 und 61,2  $\mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ; Abb. 3.1). Möglicherweise kann die hohe Respiration bei *P. quercifolia* mit einem durch die Remobilisierung von Reservestoffen gestützten Wachstum im Frühjahr in Verbindung gebracht werden. Erst kürzlich wurde berichtet, daß zu Beginn der Wachstumsperiode im Frühjahr die Respirationsrate bei *Ascoseira mirabilis* ebenfalls erhöht ist (Gómez et al. 1995b).

**Tab. 4.3:** Respirationsraten antarktischer Makroalgen  
(in:  $\mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$ )

Arten	Thomas und Wiencke 1991 ( $\text{O}_2$ -Elektrode; Laborstudie)	Wiencke et al. 1993 ( $\text{O}_2$ -Elektrode; Laborstudie)	diese Untersuchung ( $\text{O}_2$ -Elektrode; Feldstudie)
<i>Ascoseira mirabilis</i>	4,6-7,9	3,5	10,3
<i>Desmarestia anceps</i>	6,0-9,9	2,8	19,9
<i>Desmarestia antarctica</i>	5,4-6,9		8,0 bzw. 21,7
<i>Himantothallus grandifolius</i>	2,4-7,4	2,0	4,0
<i>Phaeurus antarcticus</i>	4,7		8,8
<i>Gigartina skottsbergii</i>		3,4	3,2
<i>Iridaea cordata</i>		3,5	4,6
<i>Palmaria decipiens</i>	2,1-3,0	3,0	4,5

Zusammenfassend gibt es eine große Übereinstimmung zwischen dieser Feldstudie und früheren Untersuchungen im Feld und Labor. Unterschiede in den Photosyntheseraten der einzelnen Untersuchungen können verschiedene Ursachen haben. Erstens werden durch die eingesetzten Meßtechniken, Sauerstoffelektrode, Sauerstoffmessung nach Winkler oder  $^{14}\text{C}$ -Aufnahme, unterschiedliche Photosyntheseraten gemessen, wie von Thomas und Wiencke (1991) berichtet. Zweitens können die Lichtbedingungen im Feld und die im Labor während der Kultur eingesetzten Lichtquellen zu unterschiedlichen Ergebnissen führen, da sich die Algen an die unterschiedlichen Lichtbedingungen akklimatisieren (Falkowski und LaRoche 1991). Und drittens kann die Photosyntheseaktivität innerhalb einzelner Arten im Thallusprofil (longitudinal), tagesperiodisch (diurnal) und jahreszeitlich (saisonal) variieren. Longitudinale Unterschiede in der Photosynthese, wie sie von Braunalgen der Nord-Hemisphäre bekannt sind (Küppers und Kremer 1978, Johnston und Raven 1986, Gao und Umezaki 1988) wurden auch für die antarktischen Braunalgen *Himantothallus grandifolius* (Drew und Hastings 1992) und *Ascoseira mirabilis* beschrieben (Gómez et al. 1995a). Diurnale Veränderungen sind ebenfalls bei kaltgemäßigten Arten bekannt (Ramus und Rosenberg 1980, Post et al. 1984, Knoop und Bate 1988) und treten vermutlich auch bei antarktischen Makroalgen auf. Saisonale Untersuchungen der Photosynthese antarktischer Makroalgen zeigten erhöhte Photosyntheseraten im Frühjahr und niedrige Werte während der übrigen Zeit. Dieses Muster wurde in Feldstudien bei den Braunalgen *Adenocystis utricularis* (Gutkowski und Maleszewski 1989) und *H. grandifolius* (Drew und Hastings 1992), aber auch im Labor bei der Rotalge *Palmaria decipiens* nachgewiesen (Weykam und Wiencke 1995, diese Arbeit Kap. 3.3). In diesem Zusammenhang können auch die extrem niedrigen  $P_{\max}$ -Werte, gemessen bei *Cystosphaera jacquinotii* und *Phyllophora ahnfeltioides* (Abb. 3.1) möglicherweise als charakteristisch für das saisonale Entwicklungsstadium dieser Arten gelten.

Die meisten der hier untersuchten antarktischen Algen zeigen bei 0 °C  $P_{\max}$ -Raten zwischen 10 und 45  $\mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$  und liegen damit etwa im gleichen Bereich, wie Arten aus der Arktis (10-30  $\mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$ ), gemessen bei 5 °C (Latala

1990). Die  $P_{max}$ -Raten der antarktischen Algen sind ebenfalls vergleichbar mit denen kaltgemäßiger Arten, gemessen bei 10-15 °C (Surif und Raven 1989, Raven et al. 1989). Dies deckt sich mit früheren Laboruntersuchungen von Thomas und Wiencke (1991) und Wiencke et al. (1993). Die Fähigkeit antarktischer Makroalgen bei 0 °C eine ähnlich hohe photosynthetische Leistung zu erbringen wie temperierte Algen bei höheren Temperaturen, kann als eine beträchtliche Adaptation an die niedrigen Temperaturen in der Antarktis angesehen werden. Die Adaptation an niedrige Temperaturen spiegelt sich ebenfalls im Temperatur-Optimum der Photosynthese antarktischer Makroalgen wieder: während das Optimum arktischer und kalttemperierter Arten bei 20-25 °C (Healey 1972, Fralick und Mathieson 1975) ermittelt wurde, liegt es bei antarktischen Algen bei  $\leq 15$  °C (Wiencke et al. 1993). Bei den Braunalgen *Desmarestia anceps* und *Himantothallus grandifolius* und den Rotalgen *Gigartina skottsbergii* und *Palmaria decipiens* liegen die Temperatur-Optima zwischen 10 und 15 °C (Drew 1977, Wiencke et al. 1993). Das bisher niedrigste Temperatur-Optimum für die Photosynthese wurde bei der endemisch antarktischen *Ascoseira mirabilis* nachgewiesen. Drew (1977) ermittelte bei *A. mirabilis* ein breites Temperatur-Optimum zwischen 1 und 15 °C, das in Laboruntersuchungen von Wiencke et al. (1993) auf einen Bereich von 5-10 °C eingegrenzt wurde. Eine starke Adaptation an niedrige Temperaturen antarktischer Algen wurde auch anhand des Temperaturbedarfs für das Wachstum und der Temperaturtoleranz festgestellt (Wiencke und tom Dieck 1989, 1990, Wiencke et al. 1994). Arktische Makroalgen zeigen demgegenüber deutlich höhere Temperaturansprüche (Bischoff und Wiencke 1993). Aufgrund der geographischen Isolation der Antarktis und des langen Kaltwassercharakters (14 Mio. Jahre; Crame 1993) zeigen antarktische Makroalgen eine stärkere physiologische Adaptation an tiefe Temperaturen als Arten aus der arktischen Region, in der diese Entwicklung erst vor ca. 3 Mio. Jahren begann (Thiede 1986).

#### 4.1.2 Photosyntheseaktivität und Thallusstruktur

Eine Beziehung zwischen der Photosyntheseaktivität der Algen und ihrer Thallusstruktur ist deutlich zu erkennen (Abb. 3.3): Arten von filamentöser Struktur haben eine höhere  $P_{max}$ -Rate als foliose, während verzweigt-berindete, sackartige und ledrige

Arten die niedrigsten  $P_{max}$ -Raten aufweisen. Zurückgehend auf die unterschiedlichen Respirationsraten, ist die Brutto-Photosynthese der verzweigt-berindeten Arten höher als die der ledrigen Arten. Ähnliche Beziehungen zwischen Photosynthese und Thallusstruktur wurden auch von Arnold und Murray (1980), Littler (1980) und Littler und Arnold (1982) beschrieben. Ausschlaggebend für die unterschiedlichen Photosyntheseraten ist neben dem Anteil photosynthetisch aktiver Zellen, das Verhältnis der Oberfläche zum Volumen der Alge (Littler und Arnold 1980), da die größere Oberfläche eine höhere  $CO_2$  Aufnahme ermöglicht. Dies stimmt mit der vorliegenden Untersuchung antarktischer Makroalgen überein. Zum Beispiel wurde bei der juvenilen, filamentösen *Desmarestia antarctica* eine hohe  $P_{max}$ -Rate bestimmt, während die adulte, ledrige Pflanze eine wesentlich niedrigere Rate hat. Für opportunistische Arten sind ein hohes Oberfläche-Volumen-Verhältnis, schnelles Wachstum, hohe Reproduktionsraten und eine hohe Photosyntheseaktivität charakteristisch (Littler und Littler 1980). Filamentöse und foliose Arten enthalten hauptsächlich photosynthetisch aktive Zellen, und die hohe photosynthetische Sauerstoffproduktion bei diesen Arten ist in der Regel mit einem hohen Chl *a*-Gehalt verbunden (Tab. 3.1). Arten mit verzweigt-berindetem oder ledrigem Thallus bestehen auch aus Zellen, die nicht photosynthetisch aktiv sind und die  $CO_2$  Versorgung erschweren. Diese Arten haben darüberhinaus oft einen hohen Gehalt an Gallerten, wie vermutlich die ledrige Rotalge *Gigartina skottsbergii*, die eine niedrige  $P_{max}$ -Rate und einen sehr hohen prozentualen Trockengewichtanteil aufweist (Abb. 3.1; Tab. 3.1). Andererseits ist die Photosyntheseaktivität nicht immer in dieser Weise mit dem Trockengewicht verbunden. Zum Beispiel hat die ebenfalls ledrige Braunalge *Himantothallus grandifolius* eine niedrige  $P_{max}$ -Rate und einen geringen Trockengewichtanteil (Abb. 3.1; Tab. 3.1). Ein anderes Beispiel ist die foliose *Porphyra endiviifolium*, die aufgrund der dicken Zellwände und ihrer vakuolenfreien Plasmastruktur (Wiencke pers. Mittlg.) ein sehr hohes prozentuales Trockengewicht hat. Da *P. endiviifolium* einschichtig ist und die Zellen gut mit  $CO_2$  versorgt werden können, zeigt sie aber auch eine hohe  $P_{max}$ -Rate, die wahrscheinlich in diesem Fall zusätzlich auf den besonders hohen Chl *a*-Gehalt der Alge zurückzuführen ist (Abb. 3.1; Tab. 3.1).

Ähnlich den verzweigt-berindeten, sackartigen und ledrigen Arten, haben die foliosen Arten *Delesseria lancifolia*, *Phycodrys quercifolia*, *Myriogramme smithii* und *Myriogramme mangini* relativ niedrige P<sub>max</sub>-Raten (Abb. 3.1). Wenigstens zwei dieser Arten, *Phycodrys quercifolia* und *Myriogramme smithii*, leben unter Schwachlichtbedingungen in vergleichsweise großen Wassertiefen (Klöser, pers. Mittlg.). Die niedrigen P<sub>max</sub>-Raten dieser Unterwuchsalgen (Abb. 3.1) sind möglicherweise das Resultat einer Beschattung durch andere Algen und des dadurch verringerten Lichtangebots in ihrem Biotop. Diese Beziehung zwischen P<sub>max</sub> und Lichtangebot wurde bereits an einigen Beispielen demonstriert. So ist die P<sub>max</sub>-Rate der Unterwuchsalge *Delesseria sanguinea* von Helgoland niedriger im Vergleich zu den Deckalgen der Gattung *Laminaria* (Lüning 1979). Wahrscheinlich unterliegen diese Unterwuchsarten auch einem saisonalen Einfluß und zeigen möglicherweise höhere P<sub>max</sub>-Raten unter günstigeren Lichtbedingungen.

#### 4.1.3 C:N-Verhältnisse und Photosynthese

Der Gesamt-Kohlenstoff (C) -Gehalt der untersuchten Arten ist ähnlich dem von Makroalgen aus anderen Regionen. Duarte (1992) gibt einen Bereich von 10-50 % Kohlenstoff am Trockengewicht an. Innerhalb dieses Bereiches liegen auch die Gehalte der hier untersuchten Arten (27,1-38,8 %; Tab. 3.1). Obwohl es keine signifikante Korrelation zwischen dem C-Gehalt und der Photosyntheserate oder den Algengruppen gibt, weisen die foliosen Arten allgemein höhere C-Gehalte auf, während niedrigere Werte hauptsächlich bei ledrigen Arten vorkommen. Duarte (1992) postulierte, daß Unterschiede im C-Gehalt den Gehalt an strukturellem Kohlenstoff reflektieren, während Kohlenstoff in Verbindung mit metabolischen Prozessen eine untergeordnete Bedeutung hat. Unterschiede im C-Gehalt sind auch bei den hier untersuchten Arten wahrscheinlich nicht auf eine unterschiedliche Photosyntheseaktivität zurückzuführen.

Die höchsten Stickstoff (N) -Gehalte wurden dagegen in photosynthetisch aktiven Arten bestimmt, bedingt durch einen vermutlich hohen Gehalt an Proteinen und Aminosäuren. Die ermittelten N-Gehalte von 2,1 bis 6,6 % am TG (Mittel = 4,3 %; Tab. 3.1) sind extrem hoch verglichen mit den Werten, die in der von Duarte (1992) zusammengestellten Häufigkeitsverteilung, mit

einem Mittel von 1,9 % am TG, angegeben werden. Die N-Gehalte der hier untersuchten antarktischen Arten liegen ebenfalls weit über dem kritischen N-Gehalt von 1,5 % für maximales Algenwachstum (Fujita et al. 1989). Unterschiede im Gesamt-N-Gehalt sind verantwortlich für die Unterschiede im C:N-Verhältnis (Duarte 1990, 1992), was sich auch in den Ergebnissen dieser Untersuchung deutlich widerspiegelt.

Die C:N-Verhältnisse der antarktischen Arten (Tab. 3.1), im Bereich zwischen 4:1 und 16:1, sind niedrig verglichen mit C:N-Verhältnissen zwischen 10:1 und 70:1 in benthischen Pflanzen (Fenchel und Jørgensen 1977). Die hier gezeigten C:N-Verhältnisse liegen auch unter dem durchschnittlichen Verhältnis von 20:1, das durch Kohlenstoff- und Stickstoff-Analysen von 92 benthischen marinen Makroalgen und Seegräsern aus verschiedenen geographischen Regionen ermittelt wurde (Atkinson und Smith 1983). Es wird allgemein davon ausgegangen, daß das Nährstoffangebot der wichtigste Faktor ist, der das C:N-Verhältnis beeinflusst. Signifikante Unterschiede im C:N-Verhältnis sind bedingt durch lokal oder saisonal variable Nährstoffverfügbarkeit (Atkinson und Smith 1983, Levitt und Bolton 1990, Neori et al. 1991, Delgado et al. 1994). Rotalgen in einem nährstoffreichen Auftriebsgebiet in Südafrika haben ein ähnlich niedriges C:N-Verhältnis zwischen 7:1 und 12:1 (Levitt und Bolton 1990) wie die antarktischen Algen. Die niedrigen C:N-Verhältnisse der hier untersuchten antarktischen Arten reflektieren daher die hohe Verfügbarkeit an anorganischem Stickstoff im antarktischen Ozean (Gordon und Molinelli 1982; Harrison und Cota 1991).

Innerhalb der antarktischen Arten wurden die höchsten C:N-Verhältnisse (11-16:1) in einigen Braunalgen bestimmt. Die untersuchten Rot- und Grünalgen haben niedrigere C:N-Verhältnisse als die meisten Braunalgen (Abb. 3.3). Allerdings gibt es auch innerhalb dieser Klasse Arten mit niedrigen C:N-Verhältnissen. Dies ist insgesamt in Übereinstimmung mit einer Untersuchung von Neill (1976), der bei Arten des Atlantiks über eine Korrelation zwischen C:N-Verhältnis und Algenklassen berichtet. Bei der Betrachtung von C:N-Verhältnis und Thallusstruktur, haben Arten mit verzweigt-berindeter oder ledriger Struktur, ein hohes C:N-Verhältnis, während filamentöse und foliose Arten ein niedriges C:N-Verhält-

nis aufweisen. Allerdings treten ähnlich niedrige C:N-Verhältnisse wiederum in allen Gruppen verschiedener Thallusstrukturen auf (Abb. 3.3). Eine Korrelation zwischen der phylogenetischen Gruppe und dem C:N-Verhältnis oder zwischen der Thallusstruktur und dem C:N-Verhältnis ist daher nicht unbedingt signifikant. Es ist dagegen auffällig, daß Arten mit einer hohen  $P_{max}$ -Rate ein niedriges C:N-Verhältnis haben (Abb. 3.3), während Arten mit einem niedrigen  $P_{max}$  ein hohes C:N-Verhältnis aufweisen. Eine ähnlich gegenläufige Korrelation zwischen C:N-Verhältnis und Wachstumsaktivität, vergleichbar mit der Photosyntheseaktivität, wurde auch von Mann (1972) und Neill (1976) beschrieben. Beide Autoren stellten fest, daß ein hohes oder niedriges C:N-Verhältnis charakteristisch für niedrige bzw. hohe Produktivität ist. Dennoch bedeutet ein niedriges C:N-Verhältnis nicht zwangsläufig eine hohe  $P_{max}$ -Rate, und ein hohes C:N-Verhältnis ist nicht immer verbunden mit einer niedrigen  $P_{max}$ -Rate (Abb. 3.3). Niedrige C:N-Verhältnisse in Kombination mit niedrigem  $P_{max}$  wurden ebenfalls bei einigen der hier untersuchten Arten bestimmt, was möglicherweise für das saisonale Entwicklungsstadium dieser Arten typisch sein könnte. Ein Zusammenhang zwischen Phänologie und C:N-Verhältnis wurde von Mann (1972) erwähnt. Letzten Endes scheint aber das C:N-Verhältnis hauptsächlich in Verbindung mit der Photosyntheseaktivität zu stehen.

## 4.2 Einfluß des Lichtangebots auf die Photosynthese

Die untersuchten antarktischen Makroalgen sind deutlich an Schwachlicht adaptiert. Dies zeigt sich an den hohen  $\alpha$ -Werten und den generell niedrigen LKP- und  $I_k$ -Werten. Der Einfluß der Lichtintensität auf die Photosynthese wurde anhand einiger ausgewählter Arten untersucht. Dabei zeigte sich, daß die Algen sowohl hohe als auch niedrige Photonenfluenzraten effizient ausnutzen können. Darüberhinaus konnte für einige Arten ein Zusammenhang zwischen der Photosyntheseeffizienz und der Tiefenverbreitung festgestellt werden.

### 4.2.1 Lichtbedarf der im Feld untersuchten Arten

Arten mit ihrem Hauptvorkommen im Flachwasser wie *Adenocystis utricularis*, *Curdiea racovitzae*, *Iridaea cordata* und *Gigartina skottsbergii* (Lamb und Zimmermann 1977, Brouwer et al. 1995) haben niedrige  $\alpha$ -Werte im Bereich von 0,3 bis 0,6  $\mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$  ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )<sup>-1</sup> (Abb. 3.2a). Hohe  $\alpha$ -Werte zwischen 0,9 und 4,4  $\mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$  ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )<sup>-1</sup> wurden bei typischen Tiefenwasserarten (Lamb und Zimmermann 1977, Zielinski 1990, Brouwer et al. 1995, Klöser pers. Mtg.) wie *Georgiella confluens*, *Pantoneura plocamioides*, *Phycodrys quercifolia*, *Myriogramme smithii*, *Plocamium cartilagineum* und deren Epiphyt *Antarctosaccion applanatum* ermittelt (Abb. 3.2a). Ebenfalls sehr hohe  $\alpha$ -Werte haben filamentöse und foliose Algen aus dem Eulitoral und oberen Sublitoral, wie *Geminocarpus geminatus* und *Urospora penicilliformis* (Abb. 3.2a), die auch durch sehr hohe  $P_{\text{max}}$ -Raten charakterisiert sind (Abb 3.1). Diese Arten sind daher in der Lage, sowohl hohe als auch geringe Photonenfluenzraten, die in ihrem Lebensraum auftreten (Klöser et al. 1993), effizient auszunutzen, während die Tiefenwasseralgen, mit Ausnahme von *Antarctosaccion applanatum*, auf die Photosynthese bei niedrigen Photonenfluenzraten spezialisiert sind.

Generell ist der Lichtbedarf der untersuchten Arten aus dem Feld oft niedriger als bei vergleichbaren Arten der Arktis oder temperierter Breiten (Dunton und Jodwalis 1988, Levitt und Bolton 1990, Lüning 1990). Die LKP-Werte aller untersuchten Arten liegen mit Photonenfluenzraten zwischen 4,5 und 21,2 (33,6)  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  sehr niedrig (Abb. 3.2b). Bei 31 der 36 untersuchten Arten wurde ebenfalls ein sehr niedriger  $I_k$ -Wert im Bereich von 14,3 bis

48,6  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  gemessen (Abb. 3.2c). Dabei ist der LKP- und Ik-Wert eulitoralischer Arten (z.B. *Enteromorpha bulbosa*, *Urospora penicilliformis*, *Porphyra endiviifolium*) etwas höher als bei sublitoralischen Arten wie *Himantothallus grandifolius*, *Callophyllis variegata*, *Myriogramme mangini*.

Dieser geringe Lichtbedarf ist als eine Adaptation an die Lichtbedingungen in der Antarktis zu betrachten, die es den Algen ermöglicht, niedrige Photonenflussraten effizient zu nutzen. Die ermittelten Ik, LKP und  $\alpha$ -Werte kennzeichnen die untersuchten Arten als an Schwachlichtbedingungen adaptiert, wie es für kultivierte antarktische Makroalgen auch von Wiencke et al. (1993) gezeigt wurde.

Trotz des insgesamt geringen Lichtbedarfs für die Photosynthese gab es bei den untersuchten Arten, bis zu den experimentell verwendeten Photonenflussraten von fast 1000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , keine Anzeichen einer Photoinhibition, d.h. einer Absenkung von  $P_{\text{max}}$  bei hohen Photonenflussraten. Dies ist sicherlich auf die relativ kurzen Expositionszeiten in dieser Untersuchung zurückzuführen. Erst kürzlich konnte bei den eulitoralischen Arten *Adenocystis utricularis* und *Palmaria decipiens* aus dem oberen Sublitoral das Auftreten einer Photoinhibition nach mehrstündiger Einwirkung von natürlichem Sonnenlicht mit Photonenflussraten über 1000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  nachgewiesen werden (Hanelt et al. 1994).

#### 4.2.2 Akklimation an unterschiedliche Lichtintensitäten

Lichtmessungen (PAR) in der Potter Cove ergaben, daß in den Monaten November-Dezember in 10, 20 und 30 m Tiefe noch 15, 5 bzw. 2 % der Oberflächenstrahlung die benthische Makroalgenvegetation erreichen (Klöser et al. 1993). In der Potter Cove ist im Frühjahr die Trübung des Wassers so gering, daß es dem ozeanischen Wassertyp III nach Jerlov (1978) entspricht (Klöser et al. 1993). Die Wellenlängen in dem für die Photosynthese wichtigen Spektralbereich von 400 bis 600 nm werden bei diesem Wassertyp am wenigsten absorbiert. Eine stärkere Abschwächung findet aber im Bereich von 600 bis 700 nm statt. In Gewässern des Jerlov Typs III verändert sich also neben der geringen Abnahme der Lichtintensität mit zunehmender Tiefe die spektrale Zusammensetzung des Lichts nur wenig.

Die in verschiedenen Wassertiefen unterschiedliche Photonenfluenzrate beeinflusst die  $P_{max}$ -Rate der untersuchten Braunalgen *Desmarestia anceps* und *Himantothallus grandifolius* und der Rotalgen *Plocamium cartilagineum* und *Palmaria decipiens* insgesamt nur wenig (Abb. 3.4a). Ähnlich hohe  $P_{max}$ -Raten wurden bei *H. grandifolius* und *P. cartilagineum* aus unterschiedlichen Tiefen gemessen (Abb. 3.4a). Bei der aus 20 m gesammelten *D. anceps* ist die hohe Netto- $P_{max}$ -Rate das Resultat der niedrigen Respirationsrate (Tab. 3.2). Die Brutto- $P_{max}$ -Raten dieser Art zeigen mit Werten von 42,6 bis 46,1 eine wesentlich geringere Varianz.

Niedrige Photonenfluenzraten werden von den Braunalgen in größeren Tiefen besser ausgenutzt als in geringen Tiefen, was sich in den hohen  $\alpha$ -Werten des Materials aus größeren Tiefen ausdrückt (Abb. 3.4b). Zur erhöhten Absorption unter Schwachlichtbedingungen trägt eine Erhöhung des Gehalts an photosynthetisch aktiven Pigmenten bei (Ramus 1981). Dies zeigt sich bei *H. grandifolius*, deren Gehalt an Chl *a* mit zunehmender Tiefe deutlich ansteigt (Abb. 3.4c). Bei *D. anceps* bleibt der Gehalt an Chl *a* nahezu gleich (Abb. 3.4c), jedoch trägt bei dieser Art wahrscheinlich ein Anstieg der akzessorischen Pigmente, Chl *c* und Fucoxanthin, zu einer besseren Photosyntheseeffizienz bei. Ein Anstieg im Gehalt der Pigmente unter Schwachlichtbedingungen ist bei vielen Arten anderer Regionen sowie an terrestrischen Pflanzen bereits nachgewiesen (Björkmann 1981, Larkum und Barrett 1983, Prézelin 1981, Ramus 1981).

Makroalgen können ihren Pigmentgehalt auf zwei Arten an unterschiedliche Lichtbedingungen anpassen. Eine Erhöhung des Pigmentgehalts kann entweder auf eine Veränderung in der Anzahl oder in der Größe der Photosynthese-Einheiten zurückgehen (Ramus 1981). Im ersten Fall kann die  $P_{max}$ -Rate (auf FG-Basis) höhere Werte erreichen, und bei mehr oder weniger gleichbleibendem  $\alpha$  verschiebt sich der Lichtsättigungspunkt zu einer höheren Photonenfluenzrate. Bezogen auf den Chl *a*-Gehalt bleiben beide Parameter unverändert. Im zweiten Fall bleibt  $P_{max}$  auf FG-Basis gleich, während  $\alpha$  erhöht ist. Ist der Chl *a*-Gehalt die Bezugsgröße, zeigt sich bei einer Vergrößerung der Photosynthese-Einheiten ein Anstieg in beiden Parametern.

Bei den untersuchten Braunalgen weist der in größerer Tiefe höhere  $\alpha$ -Wert pro FG auf eine vergrößerte Antenne der Photo-

synthese-Einheiten hin. Die Quantenausbeute wird gesteigert, und es werden geringere Photonenfluenzraten zur Lichtsättigung benötigt. Bei *H. grandifolius* aus größeren Tiefen deutet die höhere P<sub>max</sub>-Rate sowie der höhere Chl *a*-Gehalt zusätzlich auf eine Veränderung in der Anzahl der Photosynthese-Einheiten. Auf eine Erhöhung der Anzahl deutet auch der Bezug auf den Chl *a*-Gehalt der Alge. P<sub>max</sub> und auch  $\alpha$  sind in dem Fall bei Pflanzen aus verschiedenen Tiefen gleich.

Die untersuchten Rotalgen können im Gegensatz zu den beiden Braunalgen, bei denen in größeren Tiefen  $\alpha$  erhöht ist, niedrige Photonenfluenzraten in den verschiedenen Wassertiefen gleich gut nutzen. Sowohl in  $\alpha$  als auch in dem Chl *a*-Gehalt (Abb. 3.4b-c) zeigen sich keine nennenswerten Unterschiede in Bezug auf die Tiefe. Die hohe P<sub>max</sub>-Rate bei *P. decipiens* aus 20 m Tiefe könnte auf eine Erhöhung der Photosynthese-Einheiten gegenüber der Pflanze aus 10 m Tiefe deuten, da sich der  $\alpha$ -Wert nicht unterscheidet (Abb. 3.4b). Die deutlich geringere P<sub>max</sub>-Rate bei der Pflanze aus 30 m (Abb. 3.4a) ist möglicherweise durch unterschiedliche phänologische Entwicklungsstadien begründet, da sie in ihrer äußeren Wuchsform deutlich weniger entwickelt war als die Pflanzen aus 10 und 20 m. Bei *P. cartilagineum* aus den drei Tiefen weisen neben  $\alpha$  auch die P<sub>max</sub>-Raten keine Unterschiede auf (Abb. 3.4a-b). Eine der o.g. Veränderungen der Photosynthese-Einheiten als Anpassung an unterschiedliche Lichtintensitäten hat hier offenbar nicht stattgefunden. Als Unterwuchsart (Klöser et al. 1995) ist *P. cartilagineum* wahrscheinlich in allen drei untersuchten Tiefen an Schwachlichtbedingungen angepasst.

Die generelle Schwachlichtanpassung zeigt sich bei allen untersuchten Arten in den geringen Photonenfluenzraten zur Sättigung der Photosynthese. Bei den Algen aus 30 m Tiefe wurde ein I<sub>k</sub>-Wert zwischen 18,1 und 27,5  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  ermittelt, während eulitorale Grün- und Braunalgen der Antarktis einen I<sub>k</sub>-Wert zwischen 60 und 120  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Kap. 4.1). Starklichtpflanzen von Helgoland weisen dagegen einen I<sub>k</sub>-Wert von etwa 500  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  auf (Lüning 1990). Anhand permanenter Lichtmessungen über Wasser und mehrmaliger Lichtmessungen zur Tagesmitte in der Wassersäule, in einem Zeitraum von zwei Wochen im November 1993 (je eine Woche vor und nach dieser Untersuchung), wurde in der Potter Cove in 30 m Tiefe eine durch-

schnittliche Photonenfluenzrate von  $25 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  ermittelt (Klöser, unveröffentlichte Daten). In 10 m Tiefe standen den Algen durchschnittlich  $125 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  zur Verfügung, der Ik liegt aber bei den Pflanzen aus dieser Tiefe, mit Werten zwischen 20,5 und  $33,0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , nicht wesentlich über denen aus größeren Tiefen. Obwohl im Tagesdurchschnitt sehr hohe Photonenfluenzraten erreicht werden können, führen möglicherweise die durch den Stand der Sonne relativ langen Dämmerungsphasen zu der starken Schwachlichtanpassung antarktischer Algen.

Neben der artspezifischen Photosynthesecharakteristik der untersuchten Algen, die in engem Zusammenhang mit der Thallusstruktur steht, besteht innerhalb der einzelnen Arten ein Potential zur Akklimatisation an unterschiedliche Lichtbedingungen. Hohe Photonenfluenzraten können von Algenmaterial aus 30 m Tiefe ebenso effizient genutzt werden wie von Material aus geringeren Tiefen. Geringe Photonenfluenzraten dagegen können von den untersuchten Rotalgen *Plocamium cartilagineum* und *Palmaria decipiens* ohnehin sehr effizient genutzt werden, und die Braunalgen *Desmarestia anceps* und *Himantothallus grandifolius* waren in der Lage, ihre Photosyntheseeffizienz bei geringerem Lichtangebot zu erhöhen.

#### 4.2.3 Die Zonierung im Phytal

Obwohl in den einzelnen Bereichen des Phytals unterschiedliche physikalische Faktoren wie z.B. Exposition und Eisabrieb die Zonierung bestimmen (Klöser et al. 1993), hängt der Erfolg der verschiedenen Arten in den zu besiedelnden Bereichen stark von ihrer Fähigkeit zur Lichtabsorption und ihrem photochemischen Wirkungsgrad im Schwachlicht ab. Im folgenden sollen die hier an antarktischen Makroalgen ermittelten Photosyntheseparameter im Zusammenhang mit der vertikalen Artenzonierung, speziell der für die Umgebung der Potter Cove beschriebenen Zonierung (Klöser et al. 1995), betrachtet werden.

Im oberen Eulitoral wachsen Arten wie *Porphyra endiviifolium*, *Enteromorpha bulbosa* und *Urospora penicilliformis* (Neushul 1965, Délépine 1966, Lamb und Zimmermann 1977). Diese Arten können für längere Perioden trockenfallen und sind damit den Schwankungen der Lufttemperatur und starker Sonneneinstrahlung ausgesetzt. Dies sind opportunistische Arten, die unter günstigen

Bedingungen, d.h. hohen Photonenfluenzraten und in feuchtem Zustand, sehr hohe Photosyntheseraten aufweisen. Das meist hohe Lichtangebot in dieser Region wird durch die verhältnismäßig hohen  $I_k$ -Werte (Abb. 3.2c) und  $P_{max}$ -Raten (Abb. 3.1) dieser Arten widergespiegelt. Die bei starker Sonneneinstrahlung auftretenden höheren Temperaturen (Klöser, pers. Mittlg.) führen bei diesen Arten zu einer erhöhten Wachstumsrate (Wiencke und tom Dieck 1990).

Im Eulitoral und im Übergangsbereich zum Sublitoral wird die Artenzusammensetzung stark von Turbulenzen und Abrieb durch Meereis beeinflusst (Zaneveld 1966, Klöser et al. 1995). In diesem Bereich siedeln Arten wie z.B. die ledrigen Rotalgen *Curdiea racovitzae*, *Iridaea cordata* und *Notophycus fimbriatus*. (Klöser, pers. Mittlg.). Diese Arten haben ihre Hauptwachstums- und -photosyntheseperiode wahrscheinlich im Sommer. Andere Arten dieser Zone wie die Braunalgen *Adenocystis utricularis*, *Desmarestia antarctica*, *Phaeurus antarcticus* und die Rotalge *Palmaria decipiens* zeigen dagegen schon im Frühjahr hohe Wachstums- und Photosyntheseraten (Wiencke 1990a, b). Während dieser Zeit steht offensichtlich ausreichend Licht zur Verfügung, was sich bei *A. utricularis* und *P. antarcticus* in sehr hohen  $I_k$ -Werten ausdrückt (Abb. 3.2c). Das frühe jahreszeitliche Optimum ermöglicht den Algen eine gute Ausnutzung des Lichts im Frühjahr, während im Sommer die einfallende Bestrahlung oder die Dauer der täglichen Bestrahlung zu hoch sein kann und zu einer Photoinhibition führt. Für *A. utricularis* und *P. decipiens* wurde eine Photoinhibition bei hohen Bestrahlungsstärken bereits nachgewiesen (Hanelt et al. 1994).

Im Sublitoral beginnt eine dichte Gesellschaft der größeren Braunalgen und die Lichtlimitierung gewinnt zunehmend an Bedeutung für die Zonierung. Man findet zunächst *Desmarestia menziesii* und / oder *Ascoseira mirabilis* und daran anschließend *Desmarestia anceps*. Beide *Desmarestia*-Arten und *A. mirabilis* haben einen ähnlich hohen Lichtbedarf und zeigen auch ähnliche  $P_{max}$ -Raten. Hier scheinen *D. menziesii* und *A. mirabilis* in Bezug auf Turbulenzen, die den oberen Bereich noch beeinflussen, konkurrenzstärker gegenüber *D. anceps* zu sein (Klöser et al. 1995).

An steiler abfallenden Hängen ist der Bestand der *Desmarestia*-Arten deutlich dünner, es kommt hier wahrscheinlich

zu einer starken Selbstbeschattung dieser buschigen Algen. In den freigewordenen Lücken siedeln Rotalgen mit geringerem Lichtbedarf wie *Gigartina* sp. und *Myriogramme mangini* (Klöser et al. 1995).

Ist der Hang sehr flach, werden oft großflächig Bereiche von strandenden Eisbergen förmlich "abgeschmirgelt". In geschützten Felsspalten entstehen dann Mikrobiotope mit den Rotalgen *Georgiella confluens*, *Ballia callitricha*, *Delesseria lancifolia*, *Phycodrys quercifolia* und *Myriogramme smithii* (Klöser et al. 1995). Diese Arten zeigen in ihrem geringen Lichtbedarf, insbesondere durch ihre hohe Photosyntheseeffizienz bei geringen Lichtintensitäten (Abb. 3.2a), eine besondere Anpassung an diesen lichtarmen Lebensraum.

Mit einer klaren Abgrenzung zu den *Desmarestia*-Arten können in der untersten Zone des Phytals ausgedehnte Wälder von *Himantothallus grandifolius* entstehen. *H. grandifolius* ist eine mehrjährige und langsam wachsende Alge (Dieckmann et al. 1985), die offensichtlich empfindlich ist gegen Turbulenzen und Eisabrieb (Klöser et al. 1995). Sie unterliegt aber keinem Fraßdruck durch in der Region dominante Herbivore (Iken 1995). Bei dieser Braunalge, die bis in 100 m Tiefe vorkommen kann (Zaneveld 1966, Hastings 1977, Zielinski 1981), muß die Adaptation an Schwachlicht besonders ausgeprägt sein.

### 4.3. Saisonalität bei *Palmaria decipiens* und *Iridaea cordata*

#### 4.3.1 Phänologische Entwicklung

Die Phänologie der untersuchten Rotalgen *Palmaria decipiens* und *Iridaea cordata* zeigt für die jeweilige Art charakteristische Veränderungen von Wachstum und Photosynthese im Lebenszyklus. Bei *P. decipiens* beginnt bereits im August die Entwicklung neuer Seitenzweige, gefolgt von einer Phase schnellen Wachstums, das im November ein Maximum erreicht (Abb. 3.8a). Im Dezember nimmt die spezifische Wachstumsrate rapide ab, steigt dann aber kurze Zeit später erneut an. Dieses saisonale Entwicklungsmuster, mit der Hauptwachstumsperiode im Frühjahr, bestätigt frühere Beobachtungen im Feld (Gain 1912) und Untersuchungen des Wachstums im Labor (Wiencke 1990b, Weykam und Wiencke 1995).

Die spezifische Wachstumsrate steigt bei *I. cordata* während des Frühjahrs langsam an und zeigt eine Periode maximalen Wachstums zwischen Mitte November und Anfang Februar (Abb. 3.8b). Nach diesem deutlichen Sommeroptimum sinkt die Wachstumsrate im Herbst wieder auf ihr anfängliches Niveau ab. Dieses Wachstumsmuster wurde ebenfalls von Wiencke (1990b) für *I. cordata* beschrieben.

Anhand der charakteristischen Wachstumsmuster können *P. decipiens* und *I. cordata* unterschiedliche Strategien zugesprochen werden. Die unter lichtlimitierten Spätwinter- und Frühjahrsbedingungen wachsende *P. decipiens* kann als "season anticipator" bezeichnet werden (Wiencke 1990b). "Season anticipators" sind in der Regel perennierende Arten, die sich langfristig auf stabile, vorhersagbare Umweltbedingungen einstellen. Dieser Strategie folgen z.B. auch die Rotalge *Delesseria sanguinea* (Kain 1989) und die endemisch arktische Braunalge *Laminaria solidungula*, die fast ausschließlich im Winter wächst und dabei fast 90 % des jährlichen Wachstums noch während der Polarnacht abschließt (Dunton 1985). *I. cordata* zeigt mit einem sommerlichen Wachstumsoptimum den typischen Wachstumsverlauf eines "season responders" (Wiencke 1990b). Dies sind Arten, die sich kurzfristig auf veränderte Umweltbedingungen einstellen können. Zu dieser opportunistischen Gruppe werden z.B.

auch die Rotalge *Plocamium cartilagineum* (Kain 1989) und Grünalgen wie z.B. *Enteromorpha bulbosa* und *Acrosiphonia arcta* (Wiencke 1990b) gezählt, die in ihrem Wachstum direkt auf die Umweltbedingungen reagieren.

#### **4.3.2 Photosynthese und Respiration unter simulierten antarktischen Tageslängen**

Neben dem jahreszeitlichen Wachstumsmuster weist auch das jahreszeitliche Photosynthesemuster der beiden Rotalgen auf unterschiedliche Strategien. Das Wachstumsoptimum bei *P. decipiens* wird unterstützt durch eine erhöhte  $P_{max}$ -Rate im Spätwinter / Frühjahr (Abb. 3.9b). Die  $P_{max}$ -Rate ist bereits im Juli, unter Kurztagbedingungen, erhöht und fällt nach dem Maximum im Oktober wieder ab. Diese saisonale Entwicklung zeigt sich ebenfalls bei Feldmaterial von *P. decipiens* (Abb. 3.6a). Im Gegensatz zur maximalen Sauerstoffproduktion steigt die photosynthetische Kohlenstoffassimilation ( $^{14}C_{Assim.}$ ) schon im Herbst an und erreicht ein Optimum während der Wintermonate (Abb. 3.9a).

Bei *I. cordata* spiegelt sich die opportunistische Lebensweise auch in der  $P_{max}$ -Rate wieder, die sich saisonal nur wenig verändert (Abb. 3.10b). Die  $^{14}C_{Assim.}$  (Abb. 3.10a) liegt zwischen November und April bei durchschnittlichen Raten von 8-9  $\mu\text{mol C g}^{-1} \text{FG h}^{-1}$ . Während der Wintermonate, von Mai bis August, ist die  $^{14}C_{Assim.}$  etwas höher (11-12,5  $\mu\text{mol C g}^{-1} \text{FG h}^{-1}$ ). Die  $P_{max}$ -Raten liegen mit Minimal- und Maximalwerten von 12,1 bzw. 23,8  $\mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{FG h}^{-1}$  deutlich über der  $^{14}C_{Assim.}$ . Während des Frühjahrs variiert  $P_{max}$  sowohl im Kultur- als auch im Feldmaterial von *I. cordata* nur wenig (Abb. 3.10b, 3.6b). Im November ist  $P_{max}$  in den Pflanzen aus der Kultur am höchsten, gefolgt von niedrigeren Raten im Dezember und Januar. Dagegen zeigt *I. cordata* in der Feldstudie einen deutlichen Anstieg in  $P_{max}$  im Januar. Insgesamt gibt es in der  $P_{max}$ -Rate jedoch keine deutlichen saisonalen Veränderungen. Das heißt, der vollständig entwickelte Photosyntheseapparat wird ganzjährig erhalten. Das Wachstumsoptimum bei *I. cordata* im Sommer wird wahrscheinlich hauptsächlich durch das längere tägliche Lichtangebot und in Abhängigkeit davon, einer höheren täglichen Photosyntheseleistung ermöglicht.

Die unterschiedlichen Raten der Sauerstoffproduktion und Kohlenstoffassimilation bei *P. decipiens* und *I. cordata* führen zu einem relativ hohen Photosynthesequotienten (PQ). Bei *P. decipiens* liegt der PQ im Jahresmittel bei 2,4 und ist in den Sommermonaten deutlich erhöht (Abb. 3.9d). Bei *I. cordata* liegt der PQ im Jahresmittel bei 1,8 und zeigt in den Wintermonaten April und Mai stark erhöhte Werte (Abb. 3.10d). Die parallele Messung von Sauerstoffproduktion und Kohlenstoffassimilation wird aufgrund des hohen Aufwands selten durchgeführt, so daß bisher nur wenige PQ-Werte für marine Makroalgen vorliegen. Obwohl rein rechnerisch ein PQ von 1 angenommen wird, liegen die bisher für Makroalgen angegebenen PQ hauptsächlich im Bereich von 1,0 bis 1,5 (Buesa 1980, Hoffman und Dawes 1980), es werden aber auch höhere Werte bis zu 3,1 angegeben (Kindig und Littler 1980). Bei antarktischen Makroalgen wurden PQ zwischen 1,1 und 2,7 ermittelt (Thomas und Wiencke 1991). In der Untersuchung von Thomas und Wiencke (1991) lagen die für *P. decipiens* angegebenen PQ von 1,1 und 1,4 bei alten bzw. jungen Thallusteilen ungefähr in dem Bereich, der hier bei *P. decipiens* unter Winterbedingungen ermittelt wurde (Abb. 3.9d).

Die saisonalen Veränderungen des PQ bei *P. decipiens* und *I. cordata* sind von einer Amplitude, wie sie bisher in der Literatur nicht beschrieben wurde. Hatcher et al. (1977) berichten von einer saisonalen Veränderung des PQ bei *Laminaria longicruris*. Dabei wurden niedrige PQ unter 1,0 sowohl im Herbst (Januar-April) als auch kurzzeitig im Sommer (Juni-Juli) gemessen, und hohe PQ von 1,3 bis 1,5 traten hauptsächlich im Sommer (Juli-September) auf.

Im allgemeinen wird der zur Verfügung stehenden Stickstoff-Quelle der bedeutendste Einfluß auf den PQ zugesprochen. Hohe PQ sind zu erwarten, wenn Nitrat die primäre Stickstoff-Quelle ist, während bei verstärkter Ammonium-Aufnahme niedrige PQ auftreten (Williams et al. 1979, Williams und Robertson 1991). Die bei *P. decipiens* und *I. cordata* teilweise sehr hohen PQ können mit der im Kulturmedium angebotenen hohen Nitratkonzentration zusammenhängen. Es kann aber trotz des ganzjährig hohen Nitrat Angebots nicht ausgeschlossen werden, daß sich die Aufnahmekinetik für Stickstoffverbindungen saisonal nicht verändert. Aus Untersuchungen an Mikroalgen ist bekannt, daß Unterschiede in der Synthese von Proteinen, Lipiden und Aminosäuren zu unterschied-

lichen PQ-Werten führten (Kirk 1983, Williams und Robertson 1991). Die saisonale Variation des PQ bei den beiden hier untersuchten Rotalgen kann also verschiedene Ursachen haben. Um diese Frage zu klären, bedarf es allerdings weiterer Untersuchungen hinsichtlich Stickstoffaufnahme und -metabolismus der Algen in verschiedenen Jahreszeiten.

Die saisonale Variation der Photosynthese (Abb. 3.9b) bei *P. decipiens*, mit einem Optimum im Spätwinter / Frühjahr, ist korreliert mit der Wachstumsrate dieser Art (Abb. 3.8a), und deckt sich mit Ergebnissen von Weykam und Wiencke (1995). Innerhalb antarktischer Rotalgen gibt es bislang keine weiteren Untersuchungen zur Saisonalität der Photosynthese, aber ähnliche Beobachtungen wurden an Unterwuchsrotalgen anderer Regionen im Labor (King und Schramm 1976) und im Feld (Levitt und Bolton 1990) gemacht. Die letztgenannten Autoren beschrieben für drei südafrikanische Arten einen Anstieg der Photosyntheserate im späten Frühjahr, gefolgt von einer Abnahme im Sommer. Saisonale Variationen der Photosynthese, vergleichbar mit dem bei *P. decipiens* gefundenem Muster, wurden auch bei einigen perennierenden *Laminariales* der Nordhemisphäre (King und Schramm 1976, Drew 1983), aber auch *in situ* bei der endemisch antarktischen Alge *Himantothallus grandifolius* (Drew und Hastings 1992) beobachtet. Ein weiteres Beispiel ist die anuelle antarktische Braunalge *Adenocystis utricularis*, die zwischen Mai und Oktober hohe und während des Sommers niedrige Photosyntheseraten aufweist (Gutkowski und Maleszewski 1989). Erst kürzlich wurde die Photosyntheseaktivität der mehrjährigen antarktischen Braunalge *Ascoseira mirabilis* untersucht (Gómez et al. 1995a, b). Diese Untersuchungen an Kultur- und Feldmaterial deuten bei *A. mirabilis* ebenfalls auf hohe Photosyntheseraten im Frühjahr.

Das bei *I. cordata* gefundene Photosynthesemuster mit saisonal nur gering variierenden  $P_{max}$ -Raten (Abb. 3.10b), deckt sich nicht wie bei *P. decipiens* mit dem Wachstumsmuster (Abb. 3.8b). Das sommerliche Wachstumsoptimum kann jedoch auf die höhere tägliche Photosyntheseleistung, bedingt durch Tageslängen von bis zu 20 h im Sommer, zurückgeführt werden. Jahresmaxima der Photosynthese ( $P_{max}$ ) im Sommer, wie für einige Arten der Nordhemisphäre beschrieben sind (Hatcher et al. 1977, Smith et al.

1983, Wheeler et al. 1984, Matta und Chapman 1991, O'Neill und Prince 1982), wurden hauptsächlich mit den Veränderungen der Temperatur oder des Nährstoffangebots korreliert. Die P<sub>max</sub>-Rate bei *I. cordata* ist jedoch durch diese Faktoren nicht beeinflusst, da in der Antarktis der Nährstoffgehalt und die Wassertemperatur im Jahresgang nur wenig variieren (Gordon und Molinelli 1982, Drew und Hastings 1992).

Während die P<sub>max</sub>-Rate bei *P. decipiens* saisonale Veränderungen zeigt, ist die Respirationsrate, mit Ausnahme einer hohen Rate im September, im Jahresverlauf gleichbleibend niedrig (Abb. 3.9c) wie es auch für *Himantothallus grandifolius* beschrieben wurde (Drew und Hastings 1992). Dies steht im Gegensatz zu den Veränderungen der Respirationsrate bei *I. cordata*, die durch erhöhte Raten im Frühjahr gekennzeichnet ist (Abb. 3.10c). Saisonale Veränderungen der Respirationsrate wurden auch bei der antarktischen Alge *Ascoseira mirabilis* (Gómez et al. 1995b) und bei verschiedenen kalifornischen Algen (Heine 1983) ermittelt, wobei bei letzteren Arten die Veränderung der Respirationsrate wahrscheinlich an saisonale Temperaturveränderungen gekoppelt war. Dies ist aber sicher nicht der Fall bei antarktischen Algen, die ganzjährig relativ konstanten Temperaturen ausgesetzt sind (Wiencke und tom Dieck 1989). Bei *I. cordata* ist die Respirationsrate parallel zur ansteigenden Wachstumsrate erhöht und auch die Braunalge *A. mirabilis* zeigte erhöhte Respirationsraten im Frühjahr, parallel zum jährlichen Wachstumsoptimum (Gómez et al. 1995b). Die erhöhten Respirationsraten deuten hier wahrscheinlich auf eine gesteigerte metabolische Aktivität der Algen zur Zeit hoher Wachstumsraten. Eine ähnliche Korrelation zwischen Wachstums- und Respirationsrate wurde auch von Durako und Dawes (1980) für boreale Arten beschrieben.

#### 4.3.3 Saisonale Variation der Photosyntheseeffizienz

Das saisonale Optimum der P<sub>max</sub>-Rate bei *P. decipiens* ist begleitet von Veränderungen in den anderen Photosyntheseparametern. Parallel zur Erhöhung der P<sub>max</sub>-Rate im Spätwinter (Juli bis Oktober) steigen bei zunächst gleichbleibendem  $\alpha$  der LKP- und Ik-Wert langsam an (Abb. 3.11a-c). Diese Veränderungen stehen mit dem während dieser Zeit steigenden Chl a-Gehalt in Verbindung

(Abb. 3.11d) und deuten auf eine Erhöhung der Anzahl der Photosynthese-Einheiten. Wird  $P_{max}$  auf den Chl *a*-Gehalt der Alge bezogen, zeigt sich keine Veränderung, was diese Deutung unterstützt (s.a. Kap. 4.2). Diese Anpassung an die kurzen Tageslängen im Winter ist vergleichbar mit Entwicklungen wie sie für eine Akklimation an unterschiedliche Photonenflussraten beschrieben wurden (Prézelin und Sweeney 1979; Prézelin 1981; Richardson et al. 1983).

In den Monaten September und Oktober ist der Wert  $\alpha$  bei *P. decipiens* deutlich höher als in den übrigen Monaten. In einer Untersuchung von Weykam und Wiencke (1995) wurden ebenfalls unter Frühjahrsbedingungen (Oktober/November) hohe Photosyntheseraten und hohe Steigungen im lichtlimitierten Bereich der P/I-Kurve bei *P. decipiens* gemessen. Auch die Braunalgen *Laminaria saccharina* und *Laminaria hyperborea* aus der Nordsee zeigen im Frühjahr dieses Muster, während beide Parameter in den Monaten Juli bis September deutlich absinken (Drew 1983).

Die abrupte Veränderung der Parameter  $\alpha$ ,  $I_k$  und LKP bei *P. decipiens* im September (Abb. 3.11a-c) ist korrelierbar mit der Ausbildung neuer Seitenzweige. Während die Pflanzen bis einschließlich August aus im vorherigen Jahr gebildeten Thallusteilen bestanden, überwiegen ab September die neugebildeten Phylloide. Eine höhere Lichtdurchlässigkeit des jungen Phylloids ist wahrscheinlich der Grund für den höheren  $\alpha$ - und den niedrigeren LKP- und  $I_k$ -Wert. Die neugebildeten Verzweigungen haben im Verhältnis zu mehrjährigen Thallusabschnitten eine wesentlich feinere Struktur. Dies ermöglicht eine effektivere Ausnutzung der auftreffenden Lichtquanten, da der Anteil photosynthetisch aktiven Gewebes in den jungen Thallusbereichen noch sehr hoch und die Selbstbeschattung gering ist. Von September bis Dezember zeigt der  $I_k$  bei *P. decipiens* wieder einen Anstieg (Abb. 3.11c) wie er auch von Weykam und Wiencke (1995) beschrieben wurde. Ähnliche saisonale Veränderungen im  $I_k$  ermittelten auch Levitt und Bolton (1990) an zwei Rotalgen von der Küste Südafrikas. Der LKP zeigt nach dem Absinken im September keine signifikanten saisonalen Veränderungen.

Bei *I. cordata* variieren neben der  $P_{max}$ -Rate auch die anderen Photosyntheseparameter der P/I-Kurve saisonal nur sehr wenig. Im Frühjahr war ein leichter, aber nicht signifikanter

Anstieg im Wert  $\alpha$  zu verzeichnen (Abb. 3.12a), der wahrscheinlich mit dem zu dieser Zeit erhöhten Chl *a*-Gehalt einhergeht (Abb. 3.12d). Der Chl *a*-Gehalt steigt während des Frühjahrs deutlich an und erreicht im November den höchsten Wert. Anders als bei *P. decipiens* ist das Optimum im Chl *a*-Gehalt nicht mit einer deutlichen Veränderung von  $P_{max}$  korreliert. Bei einem Bezug der  $P_{max}$ - und  $\alpha$ -Werte auf den Chl *a*-Gehalt zeigt sich ebenfalls, daß es bei *I. cordata* keine saisonalen Veränderungen der Photosyntheserate oder -effizienz gibt. Unter Frühjahrsbedingungen zeigt sich ein Anstieg im  $I_k$ -Wert (Abb. 3.12c), der jedoch wesentlich schwächer ist als bei *P. decipiens* oder den von Levitt und Bolton (1990) untersuchten Rotalgen. Eine deutliche saisonale Veränderung gibt es lediglich im LKP, der im Sommer (von November bis Januar) fast auf das Doppelte der während des übrigen Jahres ermittelten Werte steigt (Abb. 3.12b). Der erhöhte LKP wird durch die in dieser Zeit hohe Respirationsrate hervorgerufen (Abb. 3.10c). Die relativ niedrigen  $I_k$  ( $\leq 43 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) und LKP ( $\leq 11 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) weisen auf eine Schattenadaptation bei *I. cordata*, wie sie auch bei *P. decipiens* und anderen antarktischen Makroalgen beschrieben wurde (Weykam und Wiencke 1995, Wiencke et al. 1993). Insgesamt deuten die geringen saisonalen Veränderungen auf eine opportunistische Lebensstrategie bei *I. cordata*.

#### 4.3.4 Einfluß unterschiedlicher Lichtintensitäten auf die saisonale Veränderung der Photosynthese bei *Iridaea cordata*

Die erhöhte Wachstumsrate bei *I. cordata* zwischen November und Februar geht hauptsächlich auf die längere tägliche Belichtungsdauer im Sommer zurück. Bei *I. cordata* wird das jeweils zur Verfügung stehende Licht also direkt umgesetzt. Nach den Beobachtungen der geringen saisonalen Veränderungen der photosynthetischen Sauerstoffproduktion, sowie der P/I-Kurvenparameter, stellte sich noch einmal die Frage nach dem Einfluß der Photonenfluenzrate auf die Photosynthesecharakteristika. Daher wurde *I. cordata* unter simulierten antarktischen Tageslängen und zusätzlich unter zwei verschiedenen Photonenfluenzraten (25 und  $50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) kultiviert.

In der  $P_{max}$ -Rate zeigen die Pflanzen aus beiden Versuchsansätzen den gleichen saisonalen Verlauf mit gleich hohen Raten

(Abb. 3.14a). Bei der Kultur in  $25 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  war jedoch der Wert  $\alpha$  gegenüber den Pflanzen aus  $50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , deutlich erhöht (Abb. 3.14b). Diese verbesserte Ausnutzung geringer Photonenfluenzraten wird durch eine Erhöhung des Chl *a*-Gehalts ermöglicht (Abb. 3.14c). Bei höherem  $\alpha$  und gleichbleibendem  $P_{\text{max}}$  verschiebt sich der  $I_k$ -Wert zu einer niedrigeren Photonenfluenzrate (Tab. 3.7). Diesem Muster der Photoakklimatisation (s.a. Kap. 4.2) liegt eine Vergrößerung der Antenne der Photosystem-I-Einheiten zugrunde (Ramus 1981, Prézelin 1981, Richardson et al. 1983). Vermutlich findet auch eine Erhöhung des Phycobilin-Gehalts statt, die jedoch ausschließlich das Photosystem-II versorgen (Larkum und Weyrauch 1977, Kursar und Alberte 1983).

Damit konnte gezeigt werden, daß *I. cordata* in der Lage ist, eine Erniedrigung des Lichtangebots durch eine Erhöhung des Chl *a*-Gehalts auszugleichen. Die gesteigerte Photosyntheseeffizienz im lichtlimitierten Bereich bei Kultur in geringen Photonenfluenzraten deutet auf ein hohes Akklimatisationspotential bei *I. cordata*.

#### **4.3.5 Einfluß verkürzter Tageslängen im Sommer auf die Photosynthese bei *Palmaria decipiens***

Ein saisonales Photosynthesemuster mit charakteristischem Optimum im Frühjahr und einer Verringerung der  $P_{\text{max}}$ -Rate im Sommer wie es bei *P. decipiens* auftritt, wird in der Literatur sehr unterschiedlich interpretiert. Die sommerliche Abnahme der Photosyntheseaktivität bei *Himantothallus grandifolius* wird auf eine durch Planktonblüten und Schmelzwassereintrag verringerte Lichtintensität unter Wasser zurückgeführt (Drew und Hastings 1992). Gutkowski und Maleszewski (1989) erklären die verringerte Photosyntheseaktivität im Sommer bei *Adenocystis utricularis* als das Ergebnis einer Photoinhibition. Bei den drei südafrikanischen Rotalgen, die von Levitt und Bolton (1990) untersucht wurden, steht das saisonale Photosynthesemuster in keinem Bezug zur Lichtintensität. Daher schloßen die Autoren, daß die Saisonalität der Photosynthese durch einen "angeborenen" Mechanismus kontrolliert wurde. Bei *Laminaria pallida* aus Südafrika wird ebenfalls ein endogener Rhythmus vermutet (Dieckmann 1980).

Eine Wassertrübung durch Planktonblüten im Sommer, und die damit verbundene Verringerung der Photonenfluenzraten im

Litoral, kann in den Laboruntersuchungen an *P. decipiens* die Photosynthese nicht beeinflusst haben, da die Photonenfluenzrate in der Kultur konstant war. Es bleibt jedoch die Möglichkeit einer Photoinhibition, die durch die Länge der täglichen Belichtung bei einer hohen Photonendosis hervorgerufen werden kann (Nultsch 1991). Das Auftreten einer Photoinhibition nach längerer Einwirkung von natürlichem Sonnenlicht wurde erst kürzlich bei *P. decipiens* nachgewiesen (Hanelt et al. 1994). Etwa zur Tagesmitte tritt, unter Einfluß gleichzeitig hoher Photonenfluenzraten über  $1300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , eine reversible Hemmung der Photosynthese auf. Aufgrund der schnellen Erholung, die bei *P. decipiens* noch während der Nachmittagsstunden einsetzt, wird die Photoinhibition nicht als Schädigung sondern als Schutzmechanismus betrachtet (Nultsch et al. 1990).

Es stellt sich daher die Frage, inwieweit bei *P. decipiens* die Abnahme von  $P_{\text{max}}$  ab November eine Reaktion auf die sehr lange tägliche Belichtung von bis zu 20 Stunden ist. Um diese Frage experimentell zu klären, wurden parallel zu den Simulationsversuchen Pflanzen unter konstanten Tageslängen kultiviert. Im November erreicht die Tageslänge in der Antarktis eine Dauer von 16 Stunden. Ab diesem Zeitpunkt wurde ein Teil der Pflanzen nicht mehr unter simulierten antarktischen Tageslängen, sondern in einem konstanten 16:8-Stunden-Rhythmus weiterkultiviert.

Ein Rückgang der Photosyntheserate während der Sommermonate tritt in diesem Laborversuch auch unter verkürzten Tageslängen auf. In dem Tag-Nacht-Rhythmus von 16:8 h verringert sich  $P_{\text{max}}$  zwischen Dezember und Februar (Abb. 3.15a) parallel zu der im Simulationsversuch ermittelten Abnahme (Abb. 3.9b). Die saisonale Veränderung von  $P_{\text{max}}$  läßt sich also durch eine Verkürzung der Tageslängen im Sommer nicht manipulieren. Ebenfalls unbeeinflusst von der Tageslänge bleiben die Respirationsrate und die Parameter  $\alpha$ , LKP und  $I_k$  (Abb. 3.15b-c, Tab. 3.8). Da der Wert  $\alpha$  konstant bleibt, wirkt sich die saisonale Veränderung von  $P_{\text{max}}$  auf den  $I_k$  aus, der einen parallelen Verlauf zu  $P_{\text{max}}$  zeigt. Dagegen wird die Variation des LKP eher durch die Respirationsrate beeinflusst. Der während der Kultur unter konstanten Tageslängen erhöhte Chl *a*-Gehalt spiegelt sich nicht in den Photosynthese-Parametern wieder. Insgesamt zeigt dieses Experiment, daß die Veränderungen

der Photosynthese bei *P. decipiens* im Sommer nicht durch extreme Tageslängen mit einer Belichtungsdauer über 16 Stunden induziert wurde. Der Effekt der Photoinhibition durch eine zu hohe tägliche Bestrahlungsdauer kann als Ursache für die sommerliche Depression der  $P_{max}$ -Rate bei *P. decipiens* ausgeschlossen werden. Die Möglichkeit einer Photoinhibition bei starker Bestrahlung ( $>1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), wie sie von Hanelt et al. (1994) beschrieben wurde, bleibt wahrscheinlich im Rahmen diurnaler Variationen.

Es liegt die Vermutung nahe, daß für die saisonale Variation der Photosynthese bei *P. decipiens* ein endogener Rhythmus verantwortlich ist, da das jahreszeitliche Photosyntheseoptimum dem Tageslängenmaximum vorausgeht und die Verringerung der Photosyntheserate im Sommer wahrscheinlich nicht durch eine Photoinhibition hervorgerufen wird. Die saisonale Veränderung von  $P_{max}$  erfolgt ohne direkten Einfluß der Tageslänge und geht wahrscheinlich auf eine endogene Steuerung zurück, die durch die Photoperiode synchronisiert wird. Es konnte bereits nachgewiesen werden, daß das Wachstumsmuster bei *P. decipiens* einem endogenen circannualen Rhythmus unterliegt (Wiencke, unpubl.). Grundlage des Nachweises circannualer Rhythmen ist ein freilaufender Rhythmus, z.B. des saisonalen Wachstumsmusters, unter konstanten Dauerbedingungen und dessen Synchronisation durch einen externen Faktor wie die jahreszeitliche Variation der Tageslänge (Lüning 1991, Lüning und tom Dieck 1989).

Endogene Rhythmen, ermittelt anhand von Untersuchungen des Wachstums, wurden auch für die Braunalgen *Pterigophora californica*, *Laminaria setchellii*, *L. hyperborea* und *L. digitata* beschrieben (Lüning 1991, tom Dieck 1991, Schaffelke und Lüning 1994). Für die Rotalge *Delesseria sanguinea* wird aufgrund ihres Wachstumsmusters ebenfalls ein circannualer Rhythmus vermutet (Kain 1989). Eine endogene Steuerung der Photosynthese wurde bisher nur bei circadianen Veränderungen nachgewiesen (Post et al. 1984, Sweeney 1987), so daß die hier vorliegenden Untersuchungen an *P. decipiens* erstmalig auf eine genetisch fixierte circannuelle Rhythmik der Photosynthese hindeuten. Wenn auch der endgültige Beweis, ein freilaufender Rhythmus der Photosynthese ohne äußere saisonale Informationen, also unter gleichbleibenden Dauerbedingungen, noch nicht erbracht werden kann, ist doch die Verringerung

der P<sub>max</sub>-Rate im Sommer ein Indiz für eine endogene Steuerung der Photosynthese.

#### 4.3.6 Saisonale Veränderungen im Kohlenstoffhaushalt

Neben der bereits beschriebenen <sup>14</sup>C-Assim. im Licht wurde bei *I. cordata* und *P. decipiens* auch die lichtunabhängige Fixierung von CO<sub>2</sub> (Dunkelfixierung) bestimmt. Die Dunkelfixierung durch das Enzym Phosphoenolpyruvat-Carboxykinase (PEP-CK) ist vor allem bei Braunalgen verbreitet (Kremer 1981). Das Enzym katalysiert durch Kondensation eines CO<sub>2</sub>-Moleküls an Phosphoenolpyruvat die Bildung von Malat oder Aspartat. Obgleich dieses Enzym in den antarktischen Rotalgen *I. cordata* und *P. decipiens* nicht nachgewiesen wurde, kann die gemessene lichtunabhängige <sup>14</sup>C-Assimilation auf die Aktivität der PEP-CK zurückgehen. Die Rate der Dunkelfixierung liegt bei *I. cordata* zwischen 0,18 und 2,08 μmol C g<sup>-1</sup> FG h<sup>-1</sup> und bei *P. decipiens* zwischen 0,10 und 1,59 μmol C g<sup>-1</sup> FG h<sup>-1</sup> und macht damit bis zu 17 bzw. 31 % der CO<sub>2</sub> Fixierung aus (Tab. 3.5). Die von Thomas und Wiencke (1991) bei *P. decipiens* ermittelte Dunkelfixierung von 0,2 μmol C g<sup>-1</sup> FG h<sup>-1</sup> liegt im unteren Bereich der hier gemessenen Raten. Es wurden aber für antarktische Braunalgen auch höhere Dunkelfixierungsraten von bis zu 2,5 μmol C g<sup>-1</sup> FG h<sup>-1</sup> (Thomas und Wiencke 1991) und 3,2 μmol C g<sup>-1</sup> FG h<sup>-1</sup> (Gómez 1995c) angegeben.

Bei *P. decipiens* und *I. cordata* zeigt die Dunkelfixierung starke Schwankungen, läßt jedoch keine jahreszeitliche Abhängigkeit erkennen. Die von Kremer (1981) postulierte Theorie, daß die Dunkelfixierung in den Wintermonaten an Bedeutung in der Kohlenstofffixierung gewinnt, kann an den hier vorliegenden Ergebnissen nicht bestätigt werden. Es kann bei *I. cordata* und *P. decipiens* auch kein Zusammenhang zwischen der Dunkelfixierung und der Wachstumsaktivität festgestellt werden, wie von *Laminaria hyperborea* berichtet wird, bei der die maximale Aktivität der PEP-CK mit dem Wachstumsmaximum der Alge zusammen fällt (Küppers und Weidner 1980). Trotz der kurzzeitigen Schwankungen zeigt sich bei beiden hier untersuchten Arten eine im Verlauf des Untersuchungszeitraums ansteigende Tendenz in der Dunkelfixierung (Tab. 3.5). Möglicherweise ist diese Veränderung in einem Alterungsprozess der Algen begründet. Eine Zunahme der Dunkelfixierung in älteren Thallusteilen wurde bisher nur von Gómez et

al. (1995a, c) für die Braunalge *Ascoseira mirabilis* beschrieben. Thomas und Wiencke (1991) bestimmten gleich hohe Dunkel-fixierungsraten in alten und jungen Thallusteilen von *P. decipiens*. Der prozentuale Anteil der Dunkelfixierung an der Gesamt-C-Fixierung liegt jedoch in alten Thallusteilen mit 3,6 % weit über dem junger Thallusbereiche (Thomas und Wiencke 1991).

Das wichtigste Photoassimilationsprodukt der Rotalgen ist das kleinmolekulare Kohlenhydrat Floridosid (Kremer 1981), das aus einem Molekül Galactose und einem Molekül Glycerol synthetisiert wird (Kremer und Kirst 1981, 1982). Schon nach einer Photosynthese-Periode von 30 sec. konnte bei *Iridaea laminarioides*  $^{14}\text{C}$ -markiertes Floridosid nachgewiesen werden (Bean und Hassid 1955). Der Floridosid-Gehalt liegt bei *I. cordata* zwischen 16,5 und 32,2 mmol kg<sup>-1</sup> FG, wobei im Frühjahr hohe und im Sommer niedrige Werte ermittelt wurden (Abb. 3.13b). Dagegen hat *P. decipiens* im Winter den niedrigsten Wert (15 mmol kg<sup>-1</sup> FG) und erreicht nach einem stetigen Anstieg im Februar den Maximalwert von 62 mmol kg<sup>-1</sup> FG (Weykam 1991). Kirst (1980) ermittelte Floridosidkonzentrationen bei im Sommer gesammelten Arten der Florideophyceae zwischen 6 und 133 mmol kg<sup>-1</sup> FG. Auch er beschrieb geringere Floridosid-Konzentrationen in einigen Arten im Frühjahr, führte dies aber auf den Einfluß der veränderten Salinität zurück. Neben der Funktion als Transportmetabolit spielt Floridosid auch eine Rolle als Osmotikum (Kirst und Bisson 1979, Reed et al. 1980, Wiencke und Läubli 1981, Reed 1990). Eine Akkumulation des Floridosids bei *P. decipiens* und *I. cordata* durch einen osmotischen Effekt kann aber aufgrund konstanter Salinitäten in der Kultur ausgeschlossen werden.

Der Gehalt an Floridosid zeigt saisonale Veränderungen, die mit der Photosynthese- und Wachstumsrate in Verbindung stehen. Der Anstieg im Floridosid-Gehalt bei *P. decipiens* im Sommer hängt mit der verringerten Wachstumsrate zusammen (Weykam 1991). Die durch die Photosynthese produzierte Energie wird zu dieser Zeit nicht mehr in Wachstum umgesetzt. Floridosid dient hier offensichtlich als Vorstufe zur Synthese von Reservepolysacchariden, da nach dem jahreszeitlichen Optimum im Floridosid-Gehalt der Gehalt an Florideenstärke deutlich zunimmt (Abb. 3.13a). Es ist anzunehmen, daß Florideenstärke als Speichersubstanz für

die winterliche Dunkelphase akkumuliert und zu Beginn der Wachstumsphase als Energiereserve mobilisiert wird. Diese Annahme wird durch die deutliche Verringerung der Florideenstärke zu Beginn der Wachstumsphase im August/ September unterstützt (Abb. 3.13a).

Bei *I. cordata* zeigt sich ein ganzjährig nahezu gleichbleibender Floridosid-Gehalt (Abb. 3.13b). Mit zunehmender Tageslänge im Sommer wird Floridosid nicht akkumuliert, sondern direkt im Wachstums-Prozeß oder zur Bildung von Florideenstärke eingesetzt. Stärke wird jedoch nicht erst akkumuliert, wenn die Kapazität des Monosaccharid-Transports erschöpft ist, sondern die Akkumulation von Stärke ist möglicherweise kontrolliert (Stitt 1984). Die Fähigkeit zu einer kontrollierten Umlagerung des Kohlenstoffs in Struktur- oder Speicherpolysaccharide konnte bereits an einer Rotalge nachgewiesen werden (Chopin et al. 1991). Die bei *I. cordata* im Sommer gespeicherte Florideenstärke wird im Winter allmählich remobilisiert und u. a. dazu benötigt, die Lebensprozesse und Enzymsysteme unter lichtlimitierten Winterbedingungen aufrecht zu erhalten. Dies zeigt sich an dem im Winter abnehmenden Florideenstärkegehalt (Abb. 3.13c), der nicht mit dem Wachstum korreliert ist.

Ein ähnlicher Anstieg im Gehalt der Photosyntheseprodukte bzw. Reservestoffe im Sommer wurde von verschiedenen Autoren für Arten der Gattung *Laminaria* beschrieben. So wurden z.B. bei *L. longicuris* hohe Mannit- und Laminaran-Gehalte in den Sommermonaten ermittelt (Chapman und Craigie 1978). Auch *L. hyperborea* zeigt einen ähnlichen saisonalen Verlauf im Gehalt der Reservekohlenstoffe (Lüning et al. 1973, Davison und Stewart 1983). Die endemisch arktische Alge *L. solidungula* speichert im Sommer Kohlenstoff und Stickstoff, die zur Unterstützung des Wachstums während geringer Lichtintensitäten im Winter allmählich remobilisiert werden (Chapman und Lindley 1980, Dunton 1985, Dunton und Shell 1986, Dunton und Jodwalis 1988).

Die Abnahme des C-Gehalts im Frühjahr, gemessen bei Feldmaterial von *P. decipiens* (Tab. 3.4), geht wahrscheinlich auf eine ähnliche Strategie zurück. Saisonale Variationen im C:N-Verhältnis, wie sie bei *P. decipiens* beobachtet wurden, spiegeln wahrscheinlich eine aktive Remobilisierung von Kohlenstoff im Frühjahr wieder. Wie bereits in Kapitel 4.1 diskutiert, stehen die niedrigen

C:N-Verhältnisse im Frühjahr mit einer hohen Photosyntheseaktivität in Verbindung. Niedrige C:N-Verhältnisse im Spätwinter / Frühjahr wurden an verschiedenen Arten der *Laminariales* ermittelt (Hatcher et al. 1977, Jensen et al. 1985, Rossel und Srivastava 1985). Auch die Rotalge *Botryocarpa prolifera* zeigte ein niedriges C:N-Verhältnis im Frühjahr und Sommer, während im Herbst und Winter das C:N-Verhältnis am höchsten war (Levitt und Bolton 1990).

#### 4.3.7 Überdauerung von Dunkelperioden

##### Veränderungen während sechs-monatiger Dunkelheit:

Während einer Dunkelexposition findet bei *P. decipiens* und *I. cordata* so gut wie kein Wachstum statt, teilweise wird sogar Biomasse reduziert (Abb. 3.16). Trotzdem beginnt bei *P. decipiens* im August die Entwicklung neuer Seitenzweige. Diese Seitenzweige (Abb. 3.17) sind allerdings zu klein, um eine deutliche Veränderung der Wachstumsrate zu bewirken. Ein vergleichbares Austreiben neuer Seitenzweige während der Kultur in Dunkelheit wurde bisher nur bei der ebenfalls pseudoperennierenden Rotalge *Delesseria sanguinea* von Helgoland gefunden (Lüning und Schmitz 1988). Aber auch die arktische Braunalge *Laminaria solidungula* ist in der Lage, im Dunkeln zu wachsen. Die Alge wächst im Winter unter der arktischen Eisdecke und schließt dabei nahezu das gesamte jährliche Wachstum ab (Dunton 1985).

Unterstützt wird die Ausbildung der Seitenzweige bei *P. decipiens* durch eine Remobilisierung der Reservestoffe. Während der ersten vier Monate Dunkelheit zeigt sich eine stetige Abnahme im Gehalt der Florideenstärke, mit einer deutlichen Reduktion zwischen Juli und August (Abb. 3.22a). Diese offensichtliche Erhöhung der Stärkeremobilisierung stimmt zeitlich sehr gut überein mit dem Wachstumsbeginn der Seitenzweige. Bei *I. cordata* bleibt der Gehalt der Florideenstärke während der ersten vier Monate Dunkelheit (bis August) relativ hoch, fällt dann aber ebenfalls auf sehr geringe Werte (Abb. 3.22b). Im Gegensatz zu *P. decipiens* ist dies nicht verbunden mit einer offensichtlichen Entwicklung neuer Thallusstrukturen. Ähnlich der hier für *P. decipiens* beschriebenen Veränderung im Gehalt der Florideenstärke wird bei der im Dunkeln wachsenden, arktischen

*L. solidungula* eine Remobilisierung der Speicherstoffe zur Unterstützung des Wachstums beschrieben (Dunton 1985).

Weder bei *P. decipiens* noch bei *I. cordata* ist die schnelle Abnahme des Florideenstärkegehalts mit einer messbaren Veränderung in einem der anderen Parameter ( $P_{max}$ ,  $\alpha$ , LKP und  $I_k$ ; Abb. 3.19-21, Tab. 3.9) gekoppelt. Insbesondere in der respiratorischen Aktivität (Tab. 3.9) gibt es keine Veränderung, die ein Anzeichen für beginnende Wachstumsaktivitäten hätte sein können (Gómez et al. 1995b). Möglicherweise waren die neugebildeten Phylloideninitialen bei *P. decipiens* zu klein, um Änderungen hervorzurufen.

Die (mögliche) maximale Sauerstoffproduktion ( $P_{max}$ ) nimmt während der Dunkelperiode kontinuierlich ab und ist schon nach drei Monaten auf etwa 50 % des Ausgangswertes reduziert (Abb. 3.19a). Nach sechs Monaten Dunkelheit hat *P. decipiens* die Fähigkeit zur Photosynthese fast vollständig verloren. Dies zeigt sich sowohl in der am Ende der Dunkelperiode sehr niedrigen  $O_2$ -Produktion ( $P_{max}$ ) als auch in der niedrigen Rate der  $^{14}C$ -Assimilation ( $^{14}C_{Assim.}$ , Abb. 3.19b). Da die Anlage der neuen Seitenzweige bei *P. decipiens* kein photomorphogenetischer Effekt ist, liegt die Möglichkeit nahe, daß diese Entwicklung auf eine endogene Steuerung zurückgeht.

Bei *I. cordata* nimmt die  $P_{max}$ -Rate in der Dunkelheit ebenfalls ab. Diese Abnahme ist jedoch deutlich geringer als bei *P. decipiens*, so daß am Ende der sechs-monatigen Dunkelperiode die  $P_{max}$ -Rate noch etwa 50 % des Ausgangswertes erreicht (Abb. 3.19c). Die  $^{14}C_{Assim.}$  bei *I. cordata* erreicht am Ende der Dunkelperiode ebenfalls noch die Hälfte der später in der Lichtperiode ermittelten  $^{14}C_{Assim.}$ -Rate (Abb. 3.19d). *I. cordata* kann insgesamt in der Dunkelheit länger mit höheren (möglichen)  $P_{max}$ -Raten überstehen. Diese Fähigkeit ist eine gute Voraussetzung für das Vorkommen dieser Art in größeren Populationen bis in 77 °S (Miller und Pearse 1991), bei der sie bis zu 10 Monaten Eisbedeckung ausgesetzt sein kann.

In beiden hier untersuchten Arten bleibt der Chl *a*-Gehalt während der Dunkelperiode relativ konstant (Abb. 3.20d, 3.21d), so daß die Verringerung der Photosyntheseaktivität bei *P. decipiens* nicht auf eine Veränderung des Chl *a*-Gehalts zurückgeführt

werden kann. Es ist wahrscheinlich, daß die Abnahme von  $P_{max}$  mit einer Reduzierung der Phycobiline zusammenhängt, obgleich sich dies nicht in einer Veränderung des  $\alpha$ -Wertes zeigt (Abb. 3.20a). Die Vermutung eines Abbaus der Phycobiline wird jedoch unterstützt durch die Beobachtung, daß *P. decipiens* nach sechs bis acht Monaten Dunkelheit langsam grün wird. Die Thallusfarbe bei *I. cordata* bleibt dagegen bis zu acht-monatiger Dunkelheit noch bräunlich-rot. Hier ist also nicht nur der Chl *a*-Gehalt relativ konstant, sondern wahrscheinlich werden auch die Phycobiline teilweise erhalten. Aufgrund des geringen verbliebenen Materials konnten jedoch während dieser Zeit weder bei *P. decipiens* noch bei *I. cordata* weitere Untersuchungen der Photosynthese oder des Pigment-Gehalts durchgeführt werden. Es ist zu vermuten, daß die Phycobiline als zusätzliche Stickstoffquelle gegen Ende der Dunkelperiode verbraucht werden.

Im Gegensatz zu dem bei einjährigen Thallusteilen von *P. decipiens* und *I. cordata* relativ konstant bleibenden Chl *a*-Gehalt, steht die Beobachtung bei der Rotalge *Delesseria sanguinea* von Helgoland. Die im Dunkeln kultivierte Alge bildet neue Phylloide, die jedoch kein Chl *a* enthalten. Dagegen konnten Phycobiline bei *D. sanguinea* anhand von Absorptionsspektren nachgewiesen werden. Eine ähnliche Veränderung der Pigmente zeigt auch die Tiefenrotalge *Maripelta rotata*, bei der im Dunkeln gewachsene Phylloide Phycobiline aber kein Chl *a* enthalten (Bowen 1971). Es bleibt zukünftigen Untersuchungen vorbehalten, die Pigmentzusammensetzung der im Dunkeln gebildeten Phylloide bei *P. decipiens* zu charakterisieren.

Am Ende der Dunkelperiode zeigen einjährige Thallusteile von *P. decipiens* gegenüber denen der Pflanze aus simulierten antarktischen Tageslängen ein weniger ausgeprägtes photosynthetisch aktives Gewebe (Abb. 3.18). Die Zellen im Cortexbereich sind durch große Vakuolen und einer geringen Anzahl Chloroplasten gekennzeichnet, die in der äußeren Zellschicht deutlich nach außen orientiert sind (Abb. 3.18a). Dagegen enthalten die Zellen der in simulierten antarktischen Tageslängen kultivierten Pflanze wesentlich mehr Chloroplasten, so daß fast die gesamte Zelle ausgefüllt ist (Abb. 3.18b). Die Unterschiede in der Anzahl der Chloroplasten spiegeln sich im Chl *a*-Gehalt der Pflanzen wieder: während bei der

unter simulierten antarktischen Bedingungen kultivierten Pflanze bereits ab Spätwinter der Chl *a*-Gehalt ansteigt (Abb. 3.11d) bleibt dieser bei der im Dunkeln kultivierten Alge unverändert (Abb. 3.20d).

#### Wiederanpassung an Belichtung:

Nach dem Transfer in fluktuierende Tageslängen im Oktober ist in beiden Arten eine deutliche Übergangsphase zu erkennen, in der es größere Veränderungen gibt. In den ersten acht Wochen (bis Dezember) steigen die Wachstumsraten beider Arten rapide an (Abb. 3.16). Bei *P. decipiens* wird erst mit dem Erreichen des Wachstumsmaximums im November eine Akkumulation der Florideenstärke deutlich (Abb. 3.22a). Dies deutet darauf, daß der assimilierte Kohlenstoff bis dahin zum Wachstum verwendet oder als niedermolekularer Speicherstoff wie Floridosid abgelagert wird. Bei *I. cordata* wird in dieser Zeit nicht nur neue Biomasse aufgebaut, sondern bereits Florideenstärke angelegt (Abb. 3.22b). Der ansteigende Gehalt an Florideenstärke stimmt zeitlich überein mit ansteigenden  $^{14}\text{C}$ Assim.-Raten (Abb. 3.19d) und der Veränderung der Wachstumsrate. Von Dezember an bleibt der Florideenstärke-Gehalt bei *I. cordata* nahezu unverändert.

Beide Arten zeigen schon zwei Wochen nach der Dunkelperiode wieder ähnlich hohe  $P_{\text{max}}$ -Raten wie sie auch unter simulierten antarktischen Tageslängen gemessen werden (Abb. 3.19a+c). Lüning und Schmitz (1988) berichten, daß bei Phylloiden der im Dunkeln kultivierten *Delesseria sanguinea* die Photosynthese erstmals nach 72 Stunden Dauerlicht messbar war. Nach einer Woche hatte die Photosynthese bei *D. sanguinea* etwa 40 % der im Feld gesammelten Vergleichspflanzen erreicht. Bei *P. decipiens* und *I. cordata* ermöglicht der nach der Dunkelperiode in beiden Arten noch hohe Chl *a*-Gehalt (Abb. 3.20d, 3.21d) den schnellen Anstieg der Photosynthese. Die  $P_{\text{max}}$ -Rate bei *P. decipiens* zeigt nach den ersten zwei Wochen im Licht einen sehr hohen Initialwert und nimmt dann wieder ab, während die  $^{14}\text{C}$ Assim. kontinuierlich über einen Zeitraum von sechs Wochen zunimmt und Ende November ein Optimum erreicht (Abb. 3.19b). Bei *I. cordata* zeigen  $P_{\text{max}}$  und die  $^{14}\text{C}$ Assim. ebenfalls nach den ersten zwei Wochen einen hohen Initialwert (Abb. 3.19c+d). Die  $P_{\text{max}}$ -Rate nimmt im weiteren

Verlauf leicht ab während die  $^{14}\text{C}$ Assim. nach einem erneuten Abfall, langsam bis Januar ansteigt.

Die nach der Wiederbelichtung unterschiedlichen Veränderungen von  $P_{\max}$  und  $^{14}\text{C}$ Assim. bei *P. decipiens* und *I. cordata* führen zu starken Veränderungen des PQ (Tab. 3.10). Der PQ kann nicht nur Hinweise auf die Stickstoffquelle (Williams et al. 1979, Williams und Robertson 1991), sondern unter anderem auch auf die Syntheseprodukte (Polysaccharide, Lipide, Aminosäuren) geben (Kirk 1983, Williams und Robertson 1991). Die Synthese energiereicher Stoffe, wie Aminosäuren (AS) oder Lipide führt zu hohem PQ (1,5-1,7 bzw.  $\sim 1,4$ ), während sich die Synthese von Polysacchariden in einem niedrigeren PQ ( $\sim 1,0$ ) ausdrückt (Laws 1991). Demnach deutet der bei *P. decipiens* und *I. cordata* zwei Wochen nach der Wiederbelichtung ermittelte hohe PQ (Tab. 3.10) auf eine verstärkte Synthese von AS und Lipiden, die zum Aufbau des Photosyntheseapparates (Phycobiliproteide und Membranen) benötigt werden. In der Folgezeit liegt der PQ bei *P. decipiens* wieder niedriger und weist auf die erhöhte Synthese von Polysacchariden. Diese Entwicklung korreliert mit dem Anstieg der Wachstumsrate und der einsetzenden Florideenstärkeakkumulation. Der sehr hohe PQ Mitte Dezember ist in der ausgesprochen niedrigen  $^{14}\text{C}$ Assim. begründet. Bei *I. cordata* deutet der über einen längeren Zeitraum kontinuierlich abfallende PQ auf eine langsamere Verschiebung von der AS- und Lipid-Synthese zur Synthese von Polysacchariden.

Bei beiden Arten gibt es nach dem Transfer in fluktuierende Tageslängen nicht nur signifikante Veränderungen in der Photosynthese, sondern auch in der Respirationsrate (Tab. 3.9). Die hohen  $P_{\max}$ -Raten während der Übergangsphase sind bei beiden Arten von sehr hohen Respirationsraten begleitet. Die starken Veränderungen in Photosynthese und Respiration wirken sich auch auf die Lichtparameter der Photosynthese (LKP und  $I_k$ ) aus (Abb. 3.20b+c, 3.21b+c). Da bei beiden Arten der Wert  $\alpha$  während der Übergangsphase konstant bleibt (Abb. 3.20a, 3.21a), bewirken die hohen  $P_{\max}$ -Raten höhere  $I_k$ -Werte, was bei *P. decipiens* besonders deutlich wird. Dabei ist ein starker Anstieg des  $I_k$ -Wertes auch durch die erhöhte Respirationsrate bedingt.

Nach den ausgeprägten Initialwerten zu Beginn der Wiederbelichtung im Oktober nehmen  $P_{\max}$ , LKP und  $I_k$  bei beiden Arten

wieder ab. Trotz der langen Dunkelperiode stellt sich der gleiche saisonale Verlauf ein, wie unter simulierten antarktischen Tageslängen beobachtet wird (Abb. 3.9-12). Es scheint also schon nach kurzer Zeit eine Normalisierung der physiologischen Prozesse einzutreten.

#### 4.4 Saisonalität bei Feldmaterial ausgewählter Arten

An einigen ausgewählten Arten wurde die saisonale Veränderung der Photosynthese stichprobenartig einmal unter Kurztagbedingungen im Spätwinter (Ende September bis Anfang Oktober) und ein weiteres Mal unter Langtagbedingungen im späten Frühjahr (Ende November bis Anfang Dezember) untersucht. Die Photosynthese zeigt für die einzelnen Arten charakteristische, saisonale Veränderungen, die sich nicht nur in  $P_{max}$ , sondern auch in den anderen Parametern der P/I-Kurve ausdrücken.

##### 4.4.1 "Season responder" und "Season anticipator"

Die endemisch antarktischen Braunalgen *Phaeurus antarcticus* und *Desmarestia antarctica* zeigen zwischen September und Dezember einen deutlichen Anstieg der  $P_{max}$ -Rate und lassen auf ein Sommeroptimum der Photosynthese schließen (Abb. 3.5a). Dies wiederum deutet auf eine opportunistische Strategie und die Arten können damit der Gruppe der "season responder" zugeordnet werden.

Eine jahreszeitliche Veränderung der Photosyntheseaktivität kann aber auch auf das Entwicklungsstadium der Alge zurückzuführen sein, wie es bei *D. antarctica* der Fall ist. Die adulten Pflanzen zeigen zwischen September und Dezember keine Veränderung, während die juvenilen Pflanzen im Dezember im Vergleich zu den adulten eine wesentlich höhere  $P_{max}$ -Rate aufweisen (Abb. 3.5a). Ähnliche Unterschiede wurden auch in *Macrocystis integrifolia* gefunden, bei der junge Thalli eine höhere Photosyntheserate gegenüber alten Thalli zeigen (Smith et al. 1983).

In juvenilen Sporophyten von *P. antarcticus* und *D. antarctica* wurden im Laborversuch hohe Wachstumsraten, mit einem Maximum von September bis Januar ermittelt (Wiencke 1990a), was mit der Veränderung der  $P_{max}$ -Rate übereinstimmt. Da die morphogenetische Entwicklung bei *P. antarcticus* und *D. antarctica* durch die Photoperiode kontrolliert, jedoch nicht durch die Photonenflussrate beeinflussbar ist, klassifizierte Wiencke (1990a) beide Arten als "season anticipator". Möglicherweise verhalten sich diese Arten in ihrer Reproduktion als "season anticipator", während die Photosynthese eher der opportunistischen Strategie eines "season anticipators" entspricht. Hier bedarf es offensichtlich weiter-

führender Untersuchungen, um aus der Summe einzelner Kriterien die Lebensstrategie der Arten zu erklären.

Bei anderen Arten ist die Veränderung der P<sub>max</sub>-Rate zwischen September und Dezember weniger deutlich ausgeprägt. Die Rotalgen *Curdiea racovitzae* und *Myriogramme mangini* zeigen einen leichten, aber nicht signifikanten Anstieg und die Rotalge *Kallymenia antarctica* zeigt einen leichten und ebenfalls nicht signifikanten Abfall der P<sub>max</sub>-Rate zwischen September und Dezember (Abb. 3.5b). Die geringen Veränderungen in der P<sub>max</sub>-Rate bei *C. racovitzae*, *M. mangini* und *K. antarctica* sind vergleichbar mit der in Kapitel 4.3 vorgestellten saisonalen Entwicklung der Photosynthese bei *Iridaea cordata*. Diese Ähnlichkeit mit dem "Iridaea-Typ", bei dem eine sommerliche Wachstumsaktivität auf die Erhöhung der täglichen Photosyntheseleistung zurückgeht, erlaubt eine Zuordnung der Rotalgen *C. racovitzae*, *M. mangini* und *K. antarctica* zur Gruppe der "season responder". Allein bei der Rotalge *Picconiella plumosa* kann der Anstieg der P<sub>max</sub>-Rate von 7,6 auf 11,9  $\mu\text{mol O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ FG h}^{-1}$  (Abb. 3.5b), also um etwa 50 %, als signifikant betrachtet werden. Es läßt sich hier also ein sommerliches Photosyntheseoptimum und ebenfalls die opportunistische Strategie eines "season responder" vermuten.

Die Braunalge *Adenocystis utricularis* und die Rotalge *Pantoneura plocamioides* zeigen ein deutliches Absinken der Photosyntheserate zwischen September und Dezember (Abb. 3.5c). Beide Arten erreichen ihr Photosyntheseoptimum bereits unter Spätwinter- Frühjahrsbedingungen und können daher, vergleichbar mit der in Kapitel 4.3 vorgestellten *Palmaria decipiens*, als "season anticipator" klassifiziert werden. Gutkowski und Maleszewski (1989) ermittelten ebenfalls bei Feldmaterial von *A. utricularis* hohe Photosyntheseraten in den Wintermonaten sowie ein starkes Absinken zwischen Oktober und November. In Laborkulturen zeigen Makrothalli von *A. utricularis* zwischen September und November eine hohe Wachstumsrate (Wiencke 1990a), die wahrscheinlich zu der im Oktober hohen Präsenz juveniler Makrothalli im Eulitoral führt (de Reviere und Délépine 1981).

#### 4.4.2 Veränderungen des Photosyntheseapparates

Die untersuchten Arten zeigen zwischen September und Dezember neben Veränderungen in der P<sub>max</sub>-Rate, auch Unterschiede

in den anderen Parametern der P/I-Kurve (Abb. 3.5, Tab. 3.3). Während z.B. *Phaeurus antarcticus* im September eine niedrige P<sub>max</sub>-Rate und einen hohen  $\alpha$ -Wert aufweist, ist dies Anfang Dezember umgekehrt. Durch die hohe Effektivität im Schwachlichtbereich wird die Lichtsättigung der Photosynthese, die sich im I<sub>k</sub>-Wert ausdrückt, im September schon bei sehr niedrigen Photonenzustromraten erreicht. Der im September geringere Chl *a*-Gehalt läßt einen zu dieser Zeit höheren Gehalt der akzessorischen Pigmente vermuten.

Die Veränderung der Photosynthese bei *Desmarestia antarctica* geht vermutlich weniger auf eine Umstrukturierung im Photosyntheseapparat, sondern vielmehr auf die Thallusstruktur zurück. Trotz eines Anstiegs im Chl *a*-Gehalt der adulten Pflanzen ist sowohl die P<sub>max</sub>-Rate als auch der  $\alpha$ -Wert in den juvenilen gegenüber den adulten Pflanzen erhöht.

Eine bessere Ausnutzung geringer Lichtintensitäten im September zeigt sich auch bei den Rotalgen *Curdiea racovitzae* und *Kallymenia antarctica*. Bei beiden Arten ist der  $\alpha$ -Wert im September höher als im Dezember. Diese Veränderung führt bei nahezu gleichbleibender P<sub>max</sub>-Rate zu höheren I<sub>k</sub>-Werten im Dezember. Da der Chl *a*-Gehalt zwischen September und Dezember unverändert ist, läßt sich bei beiden Arten ein im September höherer Gehalt der lichtsammelnden Phycobiline vermuten.

Insgesamt können anhand der Veränderungen der P/I-Kurvenparameter Rückschlüsse auf eine Anpassung des Photosyntheseapparates der untersuchten Arten gezogen werden, wie sie auch für Prozesse der Photoakklimatisation bekannt sind (Ramus 1981, Prézelin 1981). Da es sich bei dieser Untersuchung um stichprobenartige Messungen handelt, sollten jedoch Rückschlüsse auf den Photosyntheseapparat unter Vorbehalt betrachtet werden. Um die Anpassung der Arten an die saisonale Veränderung der Tageslänge genauer zu charakterisieren sind weitere Untersuchungen notwendig.

## 5. Lebensstrategien antarktischer Makroalgen (Zusammenfassung und Abschlußbetrachtung)

Die vorliegende Untersuchung antarktischer Makroalgen zeigt, daß die an Feldmaterial bestimmten Photosynthesecharakteristika vergleichbar sind mit Daten, die in Laborstudien an kultiviertem Material ermittelt wurden. Im Gegensatz zu der Aussage von Drew (1977), daß antarktische Algen keine offensichtliche Adaptation an die extremen Bedingungen ihres Lebensraumes zeigen, konnten die hier gezeigten Ergebnisse verdeutlichen, daß antarktische Makroalgen, hinsichtlich der Faktoren Temperatur und jahreszeitlich wechselnde Lichtbedingungen, sogar sehr gut an die antarktischen Bedingungen angepaßt sind. P<sub>max</sub>-Raten der untersuchten Arten, ermittelt bei 0 °C, sind ähnlich den P<sub>max</sub>-Raten kalttemperierter Algen, gemessen bei höheren Temperaturen. Die Photosyntheserate hängt deutlich mit der Thallusstruktur der einzelnen Arten zusammen, mit höchsten P<sub>max</sub>-Raten bei filamentösen und foliosen Arten und niedrigeren Werten bei verzweigt-berindeten, sackartigen und ledrigen Arten. Die C:N-Verhältnisse der meisten antarktischen Algen zeigen eine negative Korrelation zur Photosyntheserate. Die C:N-Verhältnisse liegen bei den untersuchten Arten generell sehr niedrig, was daraufhin deutet, daß es im antarktischen Ozean keine Stickstoff-Limitierung für das Wachstum von Makroalgen gibt.

Die untersuchten antarktischen Makroalgen sind deutlich an Schwachlicht adaptiert. Dies zeigt sich an den generell niedrigen Lichtsättigungspunkten der Photosynthese (I<sub>k</sub>-Werte), hohen  $\alpha$ -Werten und niedrigen Lichtkompensationspunkten. Aber auch hohe Photonenfluenzraten können von Algenmaterial aus 30 m Tiefe ebenso effizient genutzt werden wie von Material aus geringeren Tiefen, wie durch Untersuchungen an den Braunalgen *Desmareestia anceps* und *Himantothallus grandifolius* und den Rotalgen *Palmaria decipiens*, *Plocamium cartilagineum* und *Iridaea cordata* verdeutlicht wurde. Darüberhinaus kann für einige Arten ein Zusammenhang zwischen der Photosyntheseeffizienz und der Tiefenverbreitung festgestellt werden. Bei typischen Tiefenwasser-algen ist die Effizienz der Photosynthese bei niedrigen Photonenfluenzraten höher als bei Algen, die hauptsächlich im oberen Sublitoral verbreitet sind. Der generell niedrige Lichtbedarf ermöglicht es den antark-

tischen Makroalgen, das tägliche Lichtangebot sehr effizient zu nutzen und kann als Adaptation an die Lichtbedingungen der Antarktis angesehen werden. Dies ist eine wichtige Voraussetzung für das Überleben in der Antarktis, besonders im Hinblick auf lange Dämmerungs- oder Dunkel-Perioden im Winter.

In den Untersuchungen zur Saisonalität der beiden antarktischen Rotalgen *Palmaria decipiens* und *Iridaea cordata* wurden zwei unterschiedliche Lebensstrategien deutlich. Die endemische Art *P. decipiens* kann aufgrund ihres ausgeprägten Wachstums- und Photosyntheseoptimums unter Spätwinter / Frühjahrsbedingungen als "season anticipator" charakterisiert werden. Das Wachstum steht bei *P. decipiens* in engem Zusammenhang mit der Photosyntheserate. Die Photosynthese ist unabhängig von saisonalen Veränderungen der Temperatur, der Verfügbarkeit an Nährstoffen oder der Photonenfluenzrate, da diese Faktoren zumindest im Kulturversuch konstant waren. Die Veränderungen in der Photosynthese und der damit korrelierten Wachstumsrate sind also allein auf die Photoperiode, die saisonale Veränderung der Tageslänge, zurückzuführen. Nach der Phase verstärkten Wachstums werden im Sommer Reservestoffe gespeichert, die der Alge nicht nur die Überdauerung von geringen Lichtintensitäten im Winter ermöglichen, sondern auch die Ausbildung neuer Phylloide im darauffolgenden Frühjahr unterstützen. Sogar während einer sechsmonatigen Dunkelperiode wurde bei *P. decipiens* die Ausbildung neuer Seitenzweige beobachtet, wobei die Florideenstärkereserven nahezu vollständig erschöpft wurden und die Fähigkeit zur Photosynthese ebenfalls fast verloren ging. *P. decipiens* ist in der Lage, noch unter der winterlichen Eisbedeckung neue Phylloide anzulegen, deren Wachstum und Photosynthese sich bei einsetzender Beleuchtung nach dem Aufbrechen des Meereises, sprunghaft entwickeln. Dies ermöglicht *P. decipiens* eine optimale Ausnutzung der Zeit hoher Wassertransparenz im Frühjahr, während im Sommer, wenn sich die Lichtbedingungen durch Planktonblüten oder suspendiertes Material aus Schmelzwasserzuläufen verändern, die Photosyntheserate bereits zurückgeht. Der saisonale Verlauf der Photosynthese bei *P. decipiens* unterliegt höchst wahrscheinlich, wie auch das Wachstum, einem endogenem Rhythmus, der durch die Photoperiode synchronisiert wird. Diesem Rhythmus kann sicher-

lich auch der Rückgang der Photosyntheseaktivität im Sommer zugeschrieben werden. Die Vermutung, daß dieser Rückgang das Resultat einer Photoinhibition durch die extrem lange tägliche Belichtungsdauer im Sommer ist, konnte im Laborversuch nicht bestätigt werden, da sich das gleiche Muster auch bei einer Tageslänge von maximal 16 Stunden ergab. Insgesamt ist die Lebensstrategie von *P. decipiens* eine gute Anpassung an die sich saisonal stark Verändernden Bedingungen der Antarktis.

Die antarktisch-kaltgemäßigte Art *I. cordata* kann aufgrund ihres saisonalen Wachstums- und Photosynthesemusters als "season responder" charakterisiert werden. Das Wachstumsoptimum im Sommer ist deutlich korrelierbar mit der Veränderung der Tageslänge, während die Photosyntheserate sich saisonal nur sehr gering verändert. Die Kultur in unterschiedlichen Photonenfluenzraten bewirkt bei geringerem Angebot eine verbesserte Ausnutzung niedriger Lichtintensitäten, während die maximale Photosyntheserate gegenüber den bei hohem Lichtangebot kultivierten Pflanzen keine Unterschiede zeigt. *I. cordata* reagiert also direkt auf die Umweltbedingungen bzw. auf das angebotene Licht. Ähnlich *P. decipiens* akkumuliert auch *I. cordata* im Sommer Reservestoffe, die zur Überdauerung des darauffolgenden Winters allmählich remobilisiert werden. Die Remobilisierung der Speicherstoffe steht bei *I. cordata* jedoch nicht in Verbindung mit einem Beginn der Wachstumsphase. Während einer lang andauernden Dunkelperiode ist bei *I. cordata* der Gehalt an Florideenstärke nach vier Monaten, im Gegensatz zu *P. decipiens*, noch fast unverändert. Auch hat *I. cordata* nach sechs-monatiger Dunkelperiode noch etwa 30-50 % ihrer ursprünglichen Photosyntheserate erhalten, die nach der Wiederbelichtung innerhalb von zwei Wochen wieder das ursprüngliche Niveau erreicht. Im Vergleich zu *P. decipiens* ist *I. cordata* mit dieser opportunistischen Lebensstrategie nicht weniger gut an die saisonalen antarktischen Bedingungen angepaßt. Während *P. decipiens* an die Ausnutzung einer kurzen Periode mit gutem Lichtangebot angepaßt ist, scheint *I. cordata* besonders gut an die Überdauerung von Dunkelperioden angepaßt zu sein. Eine Fähigkeit, die es *I. cordata* ermöglicht als eine der wenigen Arten, noch in Breiten von bis zu 78 °S, mit einer winterlichen Eisbedeckung von bis zu 10 Monaten, größere Populationen als z.B. *P. decipiens* zu bilden.

Saisonale Veränderungen der Photosynthese deuten auf unterschiedliche Strategien. Arten bei denen sich ein ausgeprägtes Sommeroptimum der Photosynthese vermuten läßt, können als Opportunisten oder "season responder" charakterisiert werden. Dagegen gehören Arten mit einem Optimum der Photosynthese unter Spätwinter / Frühjahrsbedingungen wahrscheinlich zu der Gruppe der "season anticipator". Die Zuordnung einer der beiden Strategien zu den einzelnen Arten ist jedoch allein anhand eines einzelnen Kriteriums wie der P<sub>max</sub>-Rate jedoch vage und sollte zukünftig durch weitere saisonale Untersuchungen dieser Arten bestätigt werden.

## 6. Literaturnachweis

Arnold, K.E & S.N. Murray (1980)

Relationships between irradiance and photosynthesis for marine benthic green algae (Chlorophyta) of differing morphologies. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 43: 183-192

Atkinson, M.J. & S.V. Smith (1983)

C:N:P ratios of benthic marine plants. *Limnol. Oceanogr.* 28: 568-574

Bean, R.C. & W.Z. Hassid (1955)

Assimilation of  $^{14}\text{CO}_2$  by a photosynthesizing red alga, *Iridophycus flaccidum*. *J. Biol. Chem.* 212: 411-425

Bidwell, R.G.S. & J. McLachlan (1985)

Carbon nutrition of seaweeds: photosynthesis, photorespiration and respiration. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 86: 15-46

Bienati, N.L. & R.A. Comes (1971)

Seasonal variation in the physico-chemical composition of sea water in Paradise Harbor - West Antarctica. In: J.D. Costlov (ed.) *Fertility of the Sea 1*: 51-69. Gordon and Breach Science Publishers

Bischoff, B. & C. Wiencke (1993)

Temperature requirements for growth and survival of macroalgae from Disko-Island (Greenland). *Helgoländer Meeresunters.* 47: 167-191

Björkmann, O. (1981)

Responses to different quantum flux densities. In: O.L. Lange, P.S. Nobel, C.B. Osmond & H. Ziegler (eds.) *Encyclopedia of plant physiology*, Vol. 12 A: 57-107, Springer-Verlag, Berlin

Bowen, K.Y. (1971)

The growth and development of the deep growing marine alga *Maripelta rotata* (Daws.) Daws. Univ. Microfilms Inc., Ann Arbor, Mich.: 1-220

Brouwer, P.E.M., E.F.M. Geilen, N.J.M. Gremmen, F. van Lent & R.W. Wood (1995)

An analysis of sublittoral zonation of macroalgae at Signy Island, South Orkney Islands, Antarctica. *Bot. Mar.* 38: 259-270

Buesa, R.J. (1980)

Photosynthetic quotients of marine plants. *Photosynthetica* 14: 337-342

Chapman, A.R.O. & J.S. Craigie (1978)

Seasonal growth in *Laminaria longicuris*: relations with reserve carbohydrate storage and production. *Mar. Biol.* 46: 209-213

Chapman, A.R.O. & J.E. Lindley (1980)

Seasonal growth of *Laminaria solidungula* in the Canadian High Arctic in relation to irradiance and dissolved nutrient concentrations. *Mar. Biol.* 57: 1-5

Chopin, T., M.D. Hanisak & F.E. Koehn (1991)

Effects of seawater Phosphorus concentration on Floridean starch content in *Agardhiella subulata* (C. Agardh) Kraft et Wynne (Rhodophyceae). *Bot. Mar.* 34: 369-373

Clarke, A., L.J. Holmes & M.G. White (1988)

The annual cycle of temperature, chlorophyll and major nutrients at Signy Island, South Orkney Islands, 1969-82. *Br. Antarct. Surv. Bull.* 80: 65-86

Clayton, M.N. (1987)

Isogamy and a fucalean type of life-history in the Antarctic brown alga *Ascoseira mirabilis* (Ascoseirales, Phaeophyta). *Bot. Mar.* 30: 447-455

Clayton, M.N. (1994)

Evolution of the Antarctic marine benthic algae. *J. Phycol.* 30: 897-904

Clayton, M.N. & C. Wiencke (1986)

Techniques and equipment for culturing antarctic benthic marine algae and for preparing specimens for electron microscopy. *Ser. Cient. INACH* 34: 93-97

Clayton, M.N. & C. Wiencke (1990)

The anatomy, life history and development of the Antarctic brown alga *Phaeurus antarcticus* (Desmarestiales, Phaeophyceae). *Phycologia* 29: 303-315

- Crame, J.A. (1993)  
 Latitudinal range fluctuations in the marine realm through geological time. *Trends Ecol. Evol.* 8: 162-166
- Davison, I.R. & W.D.P. Stewart (1983)  
 Occurrence and significance of nitrogen transport in the brown alga *Laminaria digitata*. *Mar. Biol.* 77:107-112
- Deacon, G.E.R. (1937)  
 The hydrology of the Southern Ocean. *Discovery Rep.* 15: 125-152
- Delépine, R. (1966)  
 La végétation marine dans l'Antarctique de l'ouest comparée à celle des Iles Australes Françaises. Conséquences biogéographiques. *C.R. de la Société de Biogéographie Paris*, 374: 52-68
- Delépine, R., I.M. Lamb & M.H. Zimmermann (1966)  
 Preliminary report on the marine vegetation of the Antarctic Peninsula. *Proc. Int. Seaweed Symp.* 5: 107-116
- Delgado, O., E. Ballesteros & M. Vidal (1994)  
 Seasonal variation in tissue Nitrogen and Phosphorus of *Cystoseira mediterranea* Sauvageau (Fucales, Phaeophyceae) in the Northwestern Mediterranean Sea. *Bot. Mar.* 37: 1-9
- Dieckmann, G. S. (1980)  
 Aspects of the Ecology of *Laminaria pallida* Grev. J. Ag. off the Cape Peninsula, South Africa. I: Seasonal growth. *Bot. Mar.* 23: 579-585
- Dieckmann, G.S., W. Reichardt & K. Zielinski (1985)  
 Growth and production of the seaweed, *Himantothallus grandifolius*, at King Georg Island. In: W.R. Siegfried, P.R. Condy & R.M. Laws (eds.) *Antarctic nutrient cycles and food webs*: 104-108, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg
- Drew, E.A. (1977)  
 Physiology of photosynthesis and respiration in some Antarctic marine algae. *Br. Antarct. Surv. Bull.* 46: 59-76

Drew, E.A. (1983)

Physiology of *Laminaria*. II: Seasonal variation of photosynthesis and respiration in *Laminaria digitata* Lamour, *L. hyperborea* Gunn. Fosl. and *L. saccharina* L. Lamour. and a model for calculation of annual carbon budgets. PSZNI: Mar. Ecol. 43: 227-250

Drew, E.A. & R.M. Hastings (1992)

A year-round ecophysiological study of *Himantothallus grandifolius* (Desmarestiales, Phaeophyta) at Signy Island, Antarctica. Phycologia 31: 262-277

Duarte, C.M. (1990)

Seagrass nutrient content. Mar. Ecol. Prog. Ser. 67: 201-207

Duarte, C.M. (1992)

Nutrient concentration of aquatic plants: patterns across species. Limnol. Oceanogr. 37: 882-889

Dunton, K.H. (1985)

Growth of dark-exposed *Laminaria saccharina* L. Lamour and *Laminaria solidungula* J. Ag., Laminariales, Phaeophyta, in the Alaskan Beaufort Sea. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 94: 181-189

Dunton, K.H. & Schell, D.M. (1986)

Seasonal carbon budget and growth of *Laminaria solidungula* in the Alaskan High Arctic. Mar. Ecol. Prog. Ser. 31: 57-66

Dunton, K.H. & Jodwalis, C.M. (1988)

Photosynthetic performance of *Laminaria solidungula* measured *in situ* in the Alaskan High Arctic. Mar. Biol. 98: 277-285

Durako, M.J. & C.J. Dawes (1980)

A comparative study of two populations of *Hypnea musciformis* from the east and west coasts of Florida, USA. II. Photosynthetic and respiratory rates. Mar. Biol. 59: 157-162

Evans, L.V. (1988)

The effect of spectral composition and irradiance level on pigment levels in seaweeds. In: C.S. Lobban, D.J. Chapman & B.P. Kremer (eds.) Experimental phycology: a laboratory manual. Cambridge University Press, Cambridge

- Falkowski, P.G. & J. LaRoche (1991)  
Acclimation to spectral irradiance in algae. *J. Phycol.* 27: 8-14
- Fenchel, T.M. & B.B. Jørgensen (1977)  
Detritus food chains of aquatic ecosystems: The role of bacteria. *Adv. Microbiol. Ecol.* 1: 1-58
- Fralick, R.A. & A.C. Mathieson (1975)  
Physiological ecology of four *Polysiphonia* species (Rhodophyta, Ceramiales). *Mar. Biol.* 29: 29-36
- Fujita, R.M. , P.A. Wheeler & R.L. Edwards (1989)  
Assessment of macroalgal nitrogen limitation in a seasonal upwelling region. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 53: 293-303
- Gain, L. (1912)  
La flore algologique des régions antarctiques et subantarctiques. In: J. Charcot (ed.) Deuxième expédition Antarctique française 1908-1910 sciences naturelles, Documents scientifiques Paris 8: 1-218
- Gao, K. & I. Umezaki (1988)  
Comparative photosynthetic capacities of the leaves of upper and lower parts of Sargassum plants. *Bot. Mar.* 31: 231-236
- Gieskes, W.W.C., C. Veth, A. Woehrmann & M. Graefe (1987)  
Secchi disk visibility world record shattered. *EOS* 68: 123
- Glibert, P.M., D.C. Biggs & J.J. McCarthy (1982)  
Utilization of ammonium and nitrate during austral summer in the Scotia Sea. *Deep-Sea Res.* 29: 837-850
- Gómez, I., D.N. Thomas & C. Wiencke (1995a)  
Longitudinal profiles of growth, photosynthesis and light independent carbon fixation in the Antarctic brown alga *Ascoseira mirabilis*. *Bot. Mar.* 38: 157-164
- Gómez, I., C. Wiencke & G. Weykam (1995b)  
Seasonal photosynthetic characteristics of the brown alga *Ascoseira mirabilis* from King George Island (Antarctica). *Mar. Biol.* 123:167-172

## Literatur

---

- Gómez, I., C. Wiencke & D.N. Thomas (1995c)  
Age-dependent variations in photosynthetic characteristics of the Antarctic marine brown alga *Ascoseira mirabilis* Skottsberg. Eur. J. Phycol. (subm.)
- Gordon, A.L. & E.M. Molinelli (1982)  
Southern Ocean Atlas: Thermohaline and chemical distributions and the atlas data set. Columbia University Press, New York
- Gutkowski, R. & S. Maleszewski (1989)  
Seasonal changes of the photosynthetic capacity of the Antarctic macroalga *Adenocystis utricularis* (Bory) Skottsberg. Polar Biol. 10: 145-148
- Hanelt, D., J.M. Jaramillo, W. Nultsch, S. Senger & R. Westermeier (1994)  
Photoinhibition as a regulative mechanism of photosynthesis in marine algae of Antarctica. Ser. Cient. INACH 44: 67-77
- Hansen, J.E. (1977)  
Ecology and natural history of *Iridaea cordata* (Gigartinales, Rhodophyta) growth. J. Phycol. 13: 395-402
- Harrison, W.G. & G.F. Cota (1991)  
Primary production in polar waters: relation to nutrient availability. Polar Res. 10: 87-104
- Hastings, R.M. (1977)  
An investigation into the primary production of the Antarctic macroalga *Phyllogigas grandifolius* (A. & E.S. Gepp) Skottsberg. Ph. D. Thesis, University of St. Andrews
- Hatcher, B.G., A.R.O. Chapman & K.H. Mann (1977)  
Annual carbon budget for the kelp *Laminaria longicuris*. Mar. Biol. 44: 85-96
- Healey, F.P. (1972)  
Photosynthesis and respiration of some Arctic seaweeds. Phycologia 11: 267-271

Heine, J.N. (1983)

Seasonal productivity of two red algae in a Central California kelp forest. *J. Phycol.* 19: 146-152

Hempel, G. (1987)

Die Polarmeere - ein biologischer Vergleich. *Polarforschung* 57: 173-189

Heywood, R.B. & T.M. Whitaker (1984)

The Antarctic marine flora. In: R.M. Laws (ed.): *Antarctic Ecology* 2: 373-419, Academic Press, London

Hoffmann, W.E. & C.J. Dawes (1980)

Photosynthetic rates and primary production by two Florida benthic red algal species from a salt marsh and a mangrove community. *Bull. Mar. Sci.* 30: 358-364

Huppertz, K., D. Hanelt & W. Nultsch (1990)

Photoinhibition of photosynthesis in the marine brown alga *Fucus serratus* as studied in field experiments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 66: 175-182

Iken, K. (1995)

Nahrungsbeziehungen zwischen antarktischen Makroalgen und Herbivoren. In: C. Wiencke & W. Arntz (eds.) *Benthos in polaren Gewässern*, *Berichte zur Polarforschung* 155: 21-23

Inskip, W.P. & P.R. Bloom (1985)

Extinction coefficients of chlorophyll *a* and *b* in N,N-dimethylformamide and 80% acetone. *Plant Physiol.* 77: 483-485

Jensen, A., M. Indergaard & T.J. Holt (1985)

Seasonal variation in the composition of *Saccorhiza polyschides*. *Bot. Mar.* 28: 375-381

Jerlov, N.G. (1978)

The optical classification of seawater in the euphotic zone. *Rep. Kjob. Univ. Inst. Fys. Oceanogr.* 36: 1-46

Johnston, A.M. & Raven, J.A. (1986)

Dark carbon fixation studies on the intertidal macroalga *Ascophyllum nodosum* (Phaeophyta). *J. Phycol.* 22: 78-83

Kain, J.M. (1989)

The seasons in the subtidal. *Br. Phycol. J.* 24: 203-215

Karsten, U., D.N. Thomas, G. Weykam, C. Daniel & G.O. Kirst (1991)

A simple and rapid method for extraction and separation of low molecular weight carbohydrates from macroalgae using high-performance liquid chromatography. *Plant Physiol. and Biochem.* 29: 373-378

Kindig, A.C. & M.M. Littler (1980)

Growth and primary productivity of marine macrophytes exposed to domestic sewage effluents. *Mar. Envir. Res.* 3:81-100

King, R.J. & W. Schramm (1976)

Photosynthetic rates of benthic marine algae in relation to light intensity and seasonal variations. *Mar. Biol.* 37: 215-222

Kirk, J.T.O. (1983)

Light and photosynthesis in aquatic ecosystems. University Press, Cambridge.

Kirst, G.O. (1980)

Low MW carbohydrates and ions in Rhodophyceae: quantitative measurement of floridosid and digeneasid. *Phytochemistry* 19: 1107-1110

Kirst, G.O. & M.A. Bisson (1979)

Regulation of turgor pressure in marine algae: ions and low-molecular-weight organic compounds. *Aust. J. Plant. Physiol.* 6: 539-556

Klöser, H., G. Ferreyra, I. Schloss, G. Mercuri, F. Laturus & A. Curtosi (1993)

Seasonal variation of algal growth conditions in sheltered Antarctic bays: the example of Potter Cove (King George Island, South Shetlands). *J. Mar. Systems* 4: 289-301

Klöser, H., M.L. Quartino & C. Wiencke (1995)

Distribution of macroalgae and macroalgal communities in gradients of physical conditions in Potter Cove, King George Island, Antarctica. *Hydrobiologia* (in press)

- Knoop, W.T. & G.C. Bate (1988)  
The effect of wounding on the photosynthetic rates of three subtidal Rhodophytes. *Bot. Mar.* 31: 149-154
- Kremer, B.P. (1981)  
Metabolic implications of non-photosynthetic carbon fixation in brown macroalgae. *Phycologia* 20: 242-250
- Kremer, B.P. & G.O. Kirst (1981)  
Biosynthesis of 2-O-D-glycerol-a-D-galactopyranoside (Floridoside) in marine Rhodophyceae. *Plant Science Letters* 23: 349-357
- Kremer, B.P. & G.O. Kirst (1982)  
Biosynthesis of photosynthates and taxonomy of algae. *Z. Naturforsch.* 37: 761-771
- Küppers, U. & B.P. Kremer (1978)  
Longitudinal profiles of carbon dioxide fixation capacities in marine macroalgae. *Plant Physiol.* 62: 49-53
- Küppers, U. & M. Weidner (1980)  
Seasonal variation of enzyme activities in *Laminaria hyperborea*. *Planta* 148: 222-230
- Kursar, T.A. & R.S. Alberte (1983)  
Photosynthetic unit organisation in a red alga: relationships between light-harvesting pigments and reaction centers. *Plant Physiol.* 72: 409-414
- Lamb, I.M. & M.H. Zimmermann (1977)  
Benthic marine algae of the Antarctic Peninsula. *Antarctic Research Series* 23, *Biology of the Antarctic Seas V*: 129-229
- Larkum, A.W.D. & J. Barrett (1983)  
Light-harvesting processes in algae. *Adv. Bot. Res.* 10: 1-219
- Larkum, A.W.D. & S.K. Weyrauch (1977)  
Photosynthetic action spectra and light-harvesting in *Griffithia monilis* (Rhodophyta). *Photochem. Photobiol.* 25: 65-72

- Latala, A. (1990)  
Photosynthesis and respiration of some marine benthic algae from Spitsbergen. *Polar Res.* 8: 303-308
- Laws, E.A. (1991)  
Photosynthetic quotients, new production and net community production in the open ocean. *Deep-Sea Res.* 38: 143-167
- Levitt, G.J. & J.J. Bolton (1990)  
Seasonal primary production of understory Rhodophyta in an upwelling system. *J. Phycol.* 26: 214-220
- Littler, M.M. (1980)  
Morphological form and photosynthetic performances of marine macroalgae: tests of a functional-form hypothesis. *Bot. Mar.* 22: 161-165
- Littler, M.M. & K.E. Arnold (1980)  
Sources of variability in macroalgal primary productivity: sampling and interpretative problems. *Aquat. Bot.* 8: 141-156
- Littler, M.M. & K.E. Arnold (1982)  
Primary productivity of marine macroalgal functional-form groups from Southwestern North America. *J. Phycol.* 18: 307-311
- Littler, M.M. & D.S. Littler (1980)  
The evolution of thallus form and survival strategies in benthic marine macroalgae: field and laboratory tests of a functional form model. *Amer. Naturalist* 116: 25-44
- Lobban, C.S. (1974)  
A simple, rapid method of solubilizing algal tissue for scintillation counting. *Limnol. Oceanogr.* 19: 356-358
- Lobban, C.S., P.J. Harrison & M.J. Duncan (1985)  
The physiological ecology of seaweeds. Cambridge University Press, Cambridge, 242 pp.
- Lüning, K. (1979)  
Growth strategies of three *Laminaria* species (Phaeophyceae) inhabiting different depth zones in the sublittoral region of Helgoland (North Sea). *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1: 195-207

- Lüning, K. (1990)  
Seaweeds. John Wiley & Sons, Inc., New York, 527 pp.
- Lüning, K. (1991)  
Circannual growth rhythm in a brown alga *Pterygophora californica*. Bot. Acta 104: 157-162
- Lüning, K. & M.J. Dring (1979)  
Continuous underwater light measurement near Helgoland (North Sea) and its significance for characteristic light limits in the sublittoral region. Helgoländer Meeresunters. 32: 403-424
- Lüning, K. & M.J. Dring (1985)  
Action spectra and spectral quantum yield of photosynthesis in marine macroalgae with thin and thick thalli. Mar. Biol. 87: 119-129
- Lüning, K. & Schmitz, K. (1988)  
Dark growth of the red alga *Delesseria sanguinea* (Ceramiales): lack of chlorophyll, photosynthetic capability and phycobilisomes. Phycologia 27: 72-77
- Lüning, K. & I. tom Dieck (1989)  
Environmental triggers in algal seasonality. Bot. Mar. 32: 389-397
- Lüning K., K. Schmitz & J. Willenbrink (1973)  
CO<sub>2</sub> fixation and translocation in benthic marine algae. III. Rates and ecological significance of translocation in *Laminaria hyperborea* and *L. saccharina*. Mar. Biol. 23: 275-281
- Mann, K.H. (1972)  
Ecological energetics of the seaweed zone in a marine bay on the Atlantic coast of Canada. I. Zonation and biomass of seaweeds. Mar. Biol. 12: 1-10
- Matta, J.L. & D.J. Chapman (1991)  
Photosynthetic responses and daily carbon balance of *Colpomenia peregrina*: seasonal variations and differences between intertidal and subtidal populations. Mar. Biol. 108: 303-313

## Literatur

---

Miller, K.A. & J.S. Pearse (1991)

Ecological studies of seaweeds in McMurdo Sound, Antarctica. Amer. Zool. 31: 35-48

Moe, L.R. & P.C. Silva (1977)

Sporangia in the brown algal genus *Desmarestia* with special reference to Antarctic *D. ligulata*. Bull. Jpn. Soc. Phycol. 25 (Suppl.): 159-167

Montagne, J.F.C. (1845)

Plantes cellulaires. Voyage au Pole Sud sur l'Astrobale et la Zélée sous Dumont d'Urville pendant 1837-1840. Botanique 1, Paris

Neill, F.X. (1976)

C:N ratio in some marine macrophytes and its possible ecological significance. Bot. Mar. 19: 347-350

Neori, A., I. Cohen & H. Gordin (1991)

*Ulva lactuca* biofilters for marine fishpond effluents. II: Growth rate, yield and C:N ratio. Bot. Mar. 34: 483-489

Neushul, M. (1965)

Diving observations of sub-tidal Antarctic marine vegetation. Bot. Mar. 8: 234-243

Neushul, M. (1968)

Benthic marine algae. Am. Geogr. Soc. Antarctic Map Folio Series, 9-10, plate 14,15.

Nultsch, W. (1991)

Field experiments on photoinhibition in marine macroalgae. J. Phycol. 27 (Suppl.): 54

Nultsch, W., J. Pfau & K. Huppertz (1990)

Photoinhibition of photosynthetic oxygen production and its recovery in the subtidal red alga *Polyneura hilliae*. Bot. Acta 103: 62-67

O'Neill, S.W. & J.S. Prince (1982)

Relationship between seasonal growth, photosynthetic production and apex mortality of *Caulerpa paspaloides* (Chlorophyceae). Mar. Biol. 72: 61-67

Post, A.F., Z. Dubinsky, K. Wyman & P.G. Falkowski (1984)  
Kinetics of light-intensity adaptation in a marine planktonic diatom. *Mar. Biol.* 83: 321-238

Prézelin, B.B. (1981)  
Light reactions in photosynthesis. In: T. Platt (ed.) *The physiological bases of phytoplankton ecology*. *Can. Fish. Bull.* 210: 1-43

Prézelin, B.B. & B.M. Sweeney (1979)  
Photoadaptation of photosynthesis in two bloom-forming dinoflagellates. In: D. Taylor & H. Seliger (eds.) *Toxic dinoflagellate blooms*, Elsevier North Holland, Inc.: 101-106

Priddle, J., I. Hawes, J.C. Ellis-Evans & T.J. Smith (1986)  
Antarctic aquatic ecosystems as habitats for phytoplankton. *Biol. Rev.* 61: 199-238

Provasoli, L. (1968)  
Media and prospects for cultivation of marine algae. In: A. Watanabe & A. Hattori (eds.): *Cultures and collections of algae*. Japanese Soc. of Plant Phys., Tokyo, 47-74

Ramus, J. (1981)  
The capture and transduction of light energy. In: C.S. Lobban & M.J. Wynne (eds.) *The biology of Seaweeds*. Botanical Monographs 17: 458-492. Blackwell Scientific Publications, Oxford

Ramus, J. & G. Rosenberg (1980)  
Diurnal photosynthetic performance of seaweeds measured under natural conditions. *Mar. Biol.* 56: 21-28

Raven, J.A., F.A. Smith & S.M. Glidewell (1979)  
Photosynthetic capacities and biological strategies of giant-celled and small-celled macroalgae. *New Phytol.* 83: 299-309

Reed, R.H., J.C. Collins & G. Russell (1980)  
The effects of salinity upon galactosyl-glycerol content and concentration of the marine red alga *Porphyra purpurea* (Roth) C. Ag.. *J. Exp. Bot.* 31: 1539-1554

## Literatur

---

Reed, R.H. (1990)

Solute accumulation and osmotic adjustment. In: K.M. Cole & R.G. Sheath. (eds.) *Biology of the red algae*, Cambridge University Press, Cambridge

Richardson, K., J. Beardall & J.A. Raven (1983)

Adaptation of unicellular algae to irradiance: an analysis of strategies. *New Phytol.* 93: 157-191

Rossel, K.G. & L.M. Srivastava (1985)

Seasonal variations in total nitrogen, carbon and amino acids in *Macrocystis pyrifera* and *Nereocystis luetkeana* (Phaeophyta). *J. Phycol.* 21: 304-309

Sand-Jensen, K. (1988)

Photosynthetic responses of *Ulva lactuca* at very low light. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 50: 195-201

Schaffelke, B. & K. Lüning (1994)

A circannual rhythm controls seasonal growth in the kelps *Laminaria hyperborea* and *L. digitata* from Helgoland. *Eur. J. Phycol.* 29: 49-56

Skottsberg, C. (1907)

Zur Kenntnis der subantarktischen und antarktischen Meeresalgen. I. Phaeophyceen. In: O. Nordenskjöld (ed.) *Wissenschaftliche Ergebnisse der Schwedischen Südpolarexpedition 1901-1903*, Band IV, Stockholm, Lithogr. Inst. des Generalstabs, 1907, A. Asher & Co., Berlin W, Haar & Steinert, A. Eichler, Succir, Paris, Dulau & Co, London

Smith, R.G., W.N. Wheeler & L.M. Srivastava (1983)

Seasonal photosynthetic performance of *Macrocystis integrifolia* (Phaeophyceae). *J. Phycol.* 19: 352-359

Stitt, M. (1984)

Degradation of starch in chloroplasts: a buffer to sucrose metabolism. In: D.H. Lewis (ed.), *Storage carbohydrates in vascular plants*, Cambridge University Press, Cambridge, 205-229

- Surif, M.B. & Raven, J.A. (1989)  
Exogenous inorganic carbon sources for photosynthesis in seawater by members of the Fucales and the Laminariales (Phaeophyta): ecological and taxonomic implications. *Oecologia* 78: 97-105
- Sweeney, B.M. (1987)  
Rhythmic phenomena in plants. Academic Press, Inc., San Diego
- Thiede, J. (1986)  
Zur geologischen Geschichte der Polarmeere und ihrer Wassermassen. Geol. Paläontol. Inst. Univ. Kiel
- Thomas, D.N. & C. Wiencke (1991)  
Photosynthesis, dark respiration and light independent carbon fixation of endemic Antarctic macroalgae. *Polar Biol.* 11: 329-337
- Weykam, G. (1991)  
Saisonale Aktivität der Photosynthese: Sauerstoffproduktion und Pigmentgehalt der endemisch antarktischen Makroalge *Palmaria decipiens* (Reinsch) Ricker. Diplomarbeit, Universität Bremen
- Weykam, G. & C. Wiencke (1995)  
Seasonal photosynthetic performances of the endemic Antarctic alga *Palmaria decipiens* (Reinsch) Ricker. *Polar Biol.* (in press.)
- Wheeler, W.N., R.G. Smith & L.M. Srivastava (1984)  
Seasonal photosynthetic performance of *Nereocystis luetkeana*. *Can. J. Bot.* 62: 664-670
- Wiencke, C. (1988)  
Notes on the development of some benthic marine macroalgae of King George Island, Antarctica. *Ser. Cient. INACH* 37: 23-47
- Wiencke, C. (1990a)  
Seasonality of brown macroalgae from Antarctica - a long-term culture study under fluctuating Antarctic daylengths. *Polar Biol.* 10: 589-600
- Wiencke, C. (1990b)  
Seasonality of red and green macroalgae from Antarctica - a long-term culture study under fluctuating Antarctic daylengths. *Polar Biol.* 10: 601-607

Wiencke, C. & M.N. Clayton (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. & I. tom Dieck (1989)  
Temperature requirements for growth and temperature tolerance of macroalgae endemic to the Antarctic region. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 54: 189-197

Wiencke, C. & I. tom Dieck (1990)  
Temperature requirements for growth and survival of macroalgae from Antarctica and Southern Chile. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 59: 157-170

Wiencke, C. & G. Fischer (1990)  
Growth and stable carbon isotope composition of cold-water macroalgae in relation to light and temperature. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 65: 283-292

Wiencke, C. & A. Lauchli (1981)  
Inorganic ions and floridoside as osmotic solutes in *Porphyra umbilicalis*. *Z. Pflanzenphysiol.* 103: 247-258

Wiencke, C., J. Rahmel, U. Karsten, G. Weykam & G.O. Kirst (1993)  
Photosynthesis of marine macroalgae from Antarctica: Light and temperature requirements. *Bot. Acta* 106: 78-87

Wiencke; C. , I. Bartsch, B. Bischoff, A.F. Peters & A.M. Breeman (1994)  
Temperature requirements and biogeography of Antarctic, Arctic and amphiequatorial seaweeds. *Bot. Mar.* 37: 247-259

Williams, P.J. leB. & J.E. Robertson (1991)  
Overall planctonic oxygen and carbon dioxide metabolisms: the problem of reconciling observations and calculations of photosynthetic quotients. *J. Plankton Res.* 13: 153-169

Williams, P.J.leB., R.C.T. Raine & J.R. Bryan (1979)  
Agreement between the <sup>14</sup>C and oxygen methods of measuring phytoplankton production: reassessment of the photosynthetic quotient. *Oceanologica Acta* 2: 411-416

Wozniak, B., R. Hapter & B. Maj (1983)

The inflow of solar energy and the irradiance of the euphotic zone in the region of Ezcurra Inlet during the antarctic summer of 1977/78. *Oceanologia* 15: 141-173

Zaneveld, J.S. (1966)

The occurrence of benthic marine algae under shore fast-ice in the western Ross Sea, Antarctica. *Proc. 5<sup>th</sup> Int. Seaweed Symp.* 1965; Pergamon Press, Oxford, New York

Zaneveld, J.S. (1968)

Benthic marine algae. *Am. Geogr. Soc., Antarctic Map Folio Series*, 1-12, plate 13

Zielinski, K. (1981)

Benthic macroalgae of Admiralty Bay (King Georg Island, South Shetland Islands) and circulation of algal matter between the water and the shore. *Pol. Polar Res.* 2: 71-94

Zielinski, K. (1990)

Bottom macroalgae of the Admiralty Bay (King George Island, South Shetlands, Antarctica). *Pol. Polar Res.* 11: 95-131

## **Danksagung**

Herrn PD Dr. C. Wiencke (Alfred-Wegener-Institut, Bremerhaven) möchte ich ganz besonders für die gute Betreuung dieser Arbeit und die konstruktive Kritik am Manuskript danken. Mein Dank gilt auch Professor Dr. G. O. Kirst (Universität Bremen) für die freundliche Unterstützung und die Übernahme des Koreferats.

Dem Alfred-Wegener-Institut in Bremerhaven möchte ich für die Bereitstellung des Arbeitsplatzes und die Ermöglichung der Antarktis-Expedition danken. Der Deutschen Forschungsgemeinschaft danke ich für die dreijährige Unterstützung im Rahmen des Projektes "Lebensstrategie mariner Makroalgen".

Bei der Dirección Nacional del Antártico, den Kollegen des Instituto Antártico Argentino, Argentina und der Mannschaft der Station Jubany während der Kampagne `93-`94, möchte ich mich für die logistische Hilfe und die erfolgreiche Expedition bedanken. Besonders seien hier auch die Mitglieder der argentinisch-deutschen Tauchgruppe unter der Leitung von Dr. H. Klöser erwähnt, die mich immer ausreichend mit Algen versorgt haben.

Der Arbeitsgruppe "Makroalgen" und allen Mitarbeitern der Sektionen Bio I und Bio II des Alfred-Wegener-Instituts, möchte ich für die Hilfsbereitschaft und Diskussionen in den verschiedenen Phasen dieser Arbeit danken. Ganz besonders möchte ich mich bei B. Bischoff-Bäsmann und C. Langreder für die gute Zusammenarbeit bedanken. U. Lüder und J. Schönfeld danke ich für die technische Unterstützung bei der Probenaufarbeitung und K. Iken für die Überlassung der CN-Daten. Ein besonderer Dank geht auch an Dr. D. N. Thomas für die Anleitung bei der Isotopenarbeit und die (nicht nur) fachlichen Diskussionen.