

Temperaturcharakteristik von *Fucus vesiculosus* aus dem westlichen Baltikum

Daniel Liesner

aus Südlohn, geboren am 06.01.1992

Matrikelnummer: 211200160

Beginn der Laborarbeiten am 15.04.2014

eingereicht am 15.07.2014

Erstgutachter:

Prof. Dr. Ulf Karsten
Universität Rostock
Institut für Biowissenschaften
AG Angewandte Ökologie
und Phykologie
+49 381 498 6090
ulf.karsten@uni-rostock.de

Zweitgutachterin:

Dr. Inka Bartsch
Alfred-Wegener-Institut
Bremerhaven
Sektion Funktionelle Ökologie
Abteilung Makroalgenbiologie
+49 471 4831 1404
Inka.Bartsch@awi.de

Inhaltsverzeichnis

Zusammenfassung	III
Abstract.....	IV
1 Einleitung.....	1
1.1 <i>Fucus vesiculosus</i>	2
1.2 Vorversuche.....	3
1.3 Ziel und Hypothesen	6
2 Material und Methoden	8
2.1 Sammeln und Vorbereiten des Feldmaterials	8
2.2 Versuchsaufbau	9
2.3 Gefriertrocknung.....	10
2.4 Messmethoden	11
2.4.1 Wachstumsmessungen	11
2.4.2 Photosynthesemessungen	11
2.4.3 Chlorophyllanalyse	12
2.4.4 Kohlenstoff-Stickstoff-Analyse.....	12
2.5 Datenanalyse	12
2.5.1 Wachstumsraten.....	12
2.5.2 Photosynthese-Irradianz-Kurven	13
2.5.3 Chlorophyllanalyse.....	14
2.5.4 Statistische Analyse	14
3 Ergebnisse.....	16
3.1 Wachstumsraten	16
3.1.1 Wachstumsraten über 3 Wochen im Temperaturgradienten	16
3.1.2 Wachstumsraten im zeitlichen Verlauf	18
3.1.3 Wachstumsraten in der Nachkultur.....	24
3.2 Photosynthesemessungen.....	27
3.2.1 Effektive Quantenausbeute über die Zeit	27
3.2.2 Photosynthese-Irradianz-Kurven	29
3.3 Chlorophyllgehalt	34
3.4 Kohlenstoff- und Stickstoffgehalt.....	36
3.5 Weitere Beobachtungen	38
4 Diskussion	40
4.1 Fehlerquellen.....	40

4.2	Interpretation der Ergebnisse	41
4.2.1	Wachstumsraten	41
4.2.2	Photosynthesemessungen	45
4.2.3	Analyse auf Inhaltsstoffe	47
4.3	Fazit.....	49
5	Literaturverzeichnis	51
	Anhang.....	A1

Zusammenfassung

Die vorliegende Studie untersucht den Einfluss verschiedener Temperaturen auf das Wachstum und auf physiologische Parameter des Blasentang *Fucus vesiculosus* aus dem westlichen Baltikum (Kieler Förde). Auf 5 cm Länge zugeschnittene Proben wurden über 21 Tage in einem Temperaturgradienten von 5 bis 29 °C inkubiert, während alle anderen abiotischen Faktoren konstant gehalten wurden. In regelmäßigen Abständen wurde das Wachstum anhand der Parameter Länge, Fläche und Frischgewicht gemessen, zusätzlich wurden Photosynthesemessungen durchgeführt. In einer anschließenden Nachkultur über 10 Tage bei 16 °C wurde die Fähigkeit zur Erholung der *Fucus*-Stücke geprüft. Abschließende Analysen lieferten Erkenntnisse zu Chlorophyll-, Stickstoff- und Kohlenstoffgehalt der Proben vor und nach Ablauf des Experiments.

Ziel dieser Arbeit war es, eine genaue Temperaturcharakteristik für *Fucus vesiculosus* aus dem westlichen Baltikum zu ermitteln, mit besonderem Fokus auf der Reaktion bezüglich erhöhter Temperaturen und der oberen Überlebensgrenze.

Anhand der gesammelten Daten zeigt sich ein deutlicher Einfluss der Temperatur auf das Wachstum von *Fucus vesiculosus*. Während das schnellste Wachstum bei 15 bis 20 °C stattfindet, ist die Alge bei 26 bis 27 °C stark gestresst bei geringen Wachstumsraten. 28 °C führen nach 2 Wochen zum Absterben von mehr als 50 % der Proben, 29 °C liefern diesen Effekt bereits nach 7 Tagen.

15 und 20 °C sorgen ebenfalls für eine konstante effektive Quantenausbeute über die Zeit, während sich bei den anderen Temperaturen negative Effekte zeigen. Das Optimum der relativen Elektronentransportrate in der Photosynthese liegt etwas über dem Wachstumsoptimum bei 20 bis 26 °C, während das nichtphotochemische Quenching keine Temperatureffekte zeigt. Die Temperatur hat ebenfalls keinen Einfluss auf den Chlorophyllgehalt der Algen. Das Kohlenstoff-Stickstoff-Verhältnis liefert maximale Werte über einen weiten Temperaturbereich von 10 bis 27 °C.

Abstract

The present study investigates the influence of different temperatures on growth and physiological parameters of the bladder wrack *Fucus vesiculosus* from the western Baltic Sea (Kieler Förde). Samples cut to a length of 5 cm were incubated for 21 days in a temperature gradient ranging from 5 to 29 °C, while keeping every other abiotic factor constant. Growth was measured periodically by means of length, area and fresh weight, additional measurements involved photosynthesis parameters. In a subsequent change of temperature to 16 °C for 10 days, the ability to recover from the thermal stress was investigated. Concluding analyses revealed insights to the development of the chlorophyll, nitrogen and carbon contents before and after the experiment.

This study is aimed at determining accurate temperature characteristics of *Fucus vesiculosus* from the western Baltic Sea, with particular focus on the reaction regarding high temperatures and the upper temperature limit.

By means of the collected data, a conspicuous temperature influence on the growth of *Fucus vesiculosus* is revealed. While *Fucus* grows fastest at 15 to 20 °C, it is noticeably stressed in 26 to 27 °C while growing slowly. An exposure to 28 °C for 2 weeks causes death in more than 50 % of the samples. The same effect is shown in 29 °C after 7 days.

The effective quantum yield is constant over time in 15 and 20 °C, while the other temperatures cause negative effects. The relative electron transport rate is optimal at higher temperatures ranging from 20 to 26 °C, while non-photochemical quenching remains unaffected by temperature. Chlorophyll content is also not influenced by temperature. The carbon-nitrogen-ratio is maximal at a broad temperature spectrum from 10 to 27 °C.

1 Einleitung

Eine der Hauptaufgaben der modernen Meeresbiologie liegt in der Bestimmung und Vorhersage der Veränderungen, die der Klimawandel in marinen Ökosystemen bewirkt. Eine Erwärmung der Meeresoberfläche von 0,4 bis 0,8 °C in der postindustrialisierten Zeit ist mittlerweile belegt, Prognosen weisen zusätzlich auf eine Beschleunigung der Erwärmung hin. Hauptsächlich bedingt eine Erwärmung der Atmosphäre und der Ozeane zusätzlich einen Anstieg des Meeresspiegels und Veränderungen in Salinität und Acidität der Gewässer (Rhein *et al.*, 2013). Einerseits wirken Temperaturveränderungen direkt auf die Physiologie von Makrophyten und beeinflussen so deren Wachstum (Fortes & Lüning, 1980), andererseits trägt die anthropogen bedingte Akkumulation von Kohlendioxid in der Atmosphäre einen bedeutenden Teil zur Versauerung der Ozeane bei. So wird CO₂ im Wasser gebunden, wodurch Protonen und Hydrogencarbonationen entstehen. Erstere senken den pH-Wert, letztere können die Kohlenstofffixierungsmechanismen von Photoautotrophen beeinflussen (Porzio *et al.*, 2011).

Mit Blick auf die Ostsee ist vor allem die Reaktion des Blasentangs *Fucus vesiculosus* auf veränderte Umweltbedingungen wie zum Beispiel eine Temperaturerhöhung von Interesse, da dieser die Grundlage für die artenreichen Biotope in den Küstengebieten darstellt (Kautsky *et al.*, 1992). Die Erwärmung der Wasseroberfläche wirkt sich in diesem Bereich besonders stark auf die Alge aus, da die untere Tiefengrenze für *Fucus vesiculosus* im westlichen Baltikum bei nur 3 m liegt (Wahl *et al.*, 2011). Stress durch erhöhte Temperatur wird hauptsächlich durch die Denaturierung von Proteinen und die Störung der Balance des Stoffwechsels bewirkt. Sobald Schutz- und Reparaturmechanismen nicht mehr wirksam oder metabolisch zu kostspielig werden, nimmt die Alge Schaden (Wahl *et al.*, 2011).

Bisher sind keine Langzeituntersuchungen zur Akklimatisation des Wachstums und der Photosynthese von baltischem *Fucus vesiculosus* im Temperaturgradienten durchgeführt worden. Außerdem sind entsprechende Daten zur reinen Temperaturtoleranz und daraus resultierend eine Überlebenskurve unbekannt. Zwar existieren derartige Daten für *Fucus vesiculosus* aus der Nordsee, allerdings besteht Grund zur Annahme, dass sich das physiologische Verhalten von baltischen Proben von jenen aus der Nordsee unterscheidet, da bereits verschiedene Ökotypen gefunden wurden. Deren Entstehen kann in den Unterschieden in Salinität und Nährstoffkonzentration oder auch in der permanent submersen Wuchsform von baltischem *Fucus* begründet sein (Nygård & Dring, 2008; Pearson *et al.*, 2000).

1.1 *Fucus vesiculosus*

Taxonomisch betrachtet gehört *Fucus vesiculosus* der Ordnung der Fucales innerhalb der Klasse der Phaeophyceae an. Die Phaeophyceen zeichnen sich durch das Vorkommen des akzessorischen Pigments Fucoxanthin aus, welches die charakteristische grüne Farbe des Chlorophylls maskiert und der Klasse dadurch den deutschen Namen Braunalgen verleiht (van den Hoek *et al.*, 1995).

Kennzeichnend für die Fucales ist der Wuchs in Form eines derben, lederartigen Thallus, der sich im Laufe des Wachstums mehrfach gabelt und durch echte Gewebebildung ausgezeichnet ist (Kornmann & Sahling, 1977). Die Algen bilden Makrothalli von 0,1 bis 2 m Länge und wachsen apikal durch eine Meristemzelle (van den Hoek *et al.*, 1995).

Das Alleinstellungsmerkmal von *Fucus vesiculosus* sind die Gasblasen, die paarig beidseits der Mittelrippe den Auftrieb garantieren. Die riemenartigen Thalli sind regelmäßig verzweigt und die ausgeprägte Mittelrippe bildet basal nach Verlust der Randsäume den Stiel. Apikal befindet sich das Meristoderm, in dem durch eine Meristemzelle neue Zellen abgeschieden werden, die ihrerseits meristematisch aktiv sind, bevor sie sich schließlich differenzieren. Basal verankert sich der Blasentang mit einer rundlichen Haftscheibe am Hartsubstrat (van den Hoek *et al.*, 1995).

Der Lebenszyklus dieser diözischen Art ist stark heteromorph-diplohaplontisch, wobei der Gametophyt beider Geschlechter extrem reduziert ist (Clayton, 1984). Die angeschwollenen und schleimigen fertilen Spitzen der Thalli werden als Rezeptakel bezeichnet. Die Cryptostomata des vegetativen Thallus, Einbuchtungen mit Phaeophyceen-Haaren, sind in diesen Regionen zu Konzeptakeln entwickelt und beinhalten je nach Geschlecht der Alge die Oogonien oder Antheridien, welche die haploiden Eizellen respektive Spermatozoide freisetzen. Ein Individuum kann ein Alter von bis zu 5 Jahren erreichen (van den Hoek *et al.*, 1995).

Fucus vesiculosus ist weit verbreitet auf steinigen Küsten des Nordatlantik, von Grönland und Nordskandinavien bis Marokko und auch an der Ostküste Nordamerikas, und wächst dort im intertidalen Bereich unter zeitweiligem Trockenfall (Lüning, 1990; Powell, 1963). Hotspots der genetischen Diversität von *Fucus* finden sich im Südwesten Irlands, in der Bretagne und im Nordwesten der Iberischen Halbinsel, wahrscheinlich waren diese Regionen Refugialgebiete im Letzten Glazialen Maximum (Coyer *et al.*, 2003). Dagegen ist die genetische Diversität der Populationen von *Fucus vesiculosus* an der Nordamerikanischen

Atlantikküste sehr gering, was auf eine Wiederbesiedlung nach der Eiszeit schließen lässt (Muhlin & Brawley, 2009). Im Gegensatz zu atlantischen Standorten wächst der baltische *Fucus* ausschließlich submers und kann Tiefen von bis zu 12 m erreichen, außerdem bildet er Populationen bei niedrigen Salzgehalten bis 4 PSU (Practical Salinity Units) in der nördlichen Ostsee (Pekkari, 1973).

In der Ostsee bildet der Blasentang einen auffälligen Gürtel entlang der Küste (Wallentinus, 1979). Über große Bereiche der Ostsee ist *Fucus vesiculosus* die dominierende Art auf allen Formen von Hartsubstraten in seichten Gebieten (Kautsky *et al.*, 1992). Durch die Bereitstellung zahlreicher Nischen und seine Eigenschaft als ausdauernde Alge stellt er den Lebensraum für Lebewesen verschiedener trophischer Ebenen dar, unter anderem auch für kommerziell genutzte Fische. Es ist keine Alge bekannt, die die Funktion von *Fucus vesiculosus* im Ostseeraum übernehmen kann (Haage, 1976; Kautsky *et al.*, 1986).

Es wurde bereits beobachtet, dass die baltischen Populationen von *Fucus vesiculosus* in den letzten 50 Jahren stark reduziert wurden (Vogt & Schramm, 1991) und dass durch Prozesse wie Eutrophierung, Konkurrenz und Sedimentierung die untere Tiefengrenze nach oben verlagert wurde (Berger *et al.*, 2004; Eriksson *et al.*, 1998; Kautsky *et al.*, 1986; Korpinen *et al.*, 2007). Es wird außerdem erwartet, dass sich die nördliche Wachstumsgrenze von *Fucus vesiculosus* in der Ostsee verschiebt, da durch vorausgesagte stärkere Niederschläge in der Zukunft die nördliche Ostsee aussüßen und sich so die Salinitätsgrenze nach Süden verschieben wird (Graham *et al.*, 2008).

1.2 Vorversuche

Im Zuge des BIOACID II Projektes zur Untersuchung der biologischen Auswirkungen der Ozeanversauerung wurden in Kiel im Frühling und im Sommer 2013 Benthokosmen installiert, in denen baltischer *Fucus vesiculosus* unter kontrollierten Bedingungen beobachtet werden konnte. Das Experiment bestand aus 6 Tanks, die durch einen Durchlauf mit Wasser aus der Kieler Förde versorgt wurden. Bei der Hälfte der Tanks wurde das Wasser zusätzlich mit Kohlenstoffdioxid angereichert, außerdem wurde bei je 3 Tanks die Wassertemperatur um bis zu 5 °C erhöht, sodass 4 verschiedene Behandlungen bezüglich der Kombination von Temperatur und CO₂-Gehalt entstanden. Die Temperaturverläufe der verschiedenen Behandlungen sind in Abbildung 1.1 dargestellt.

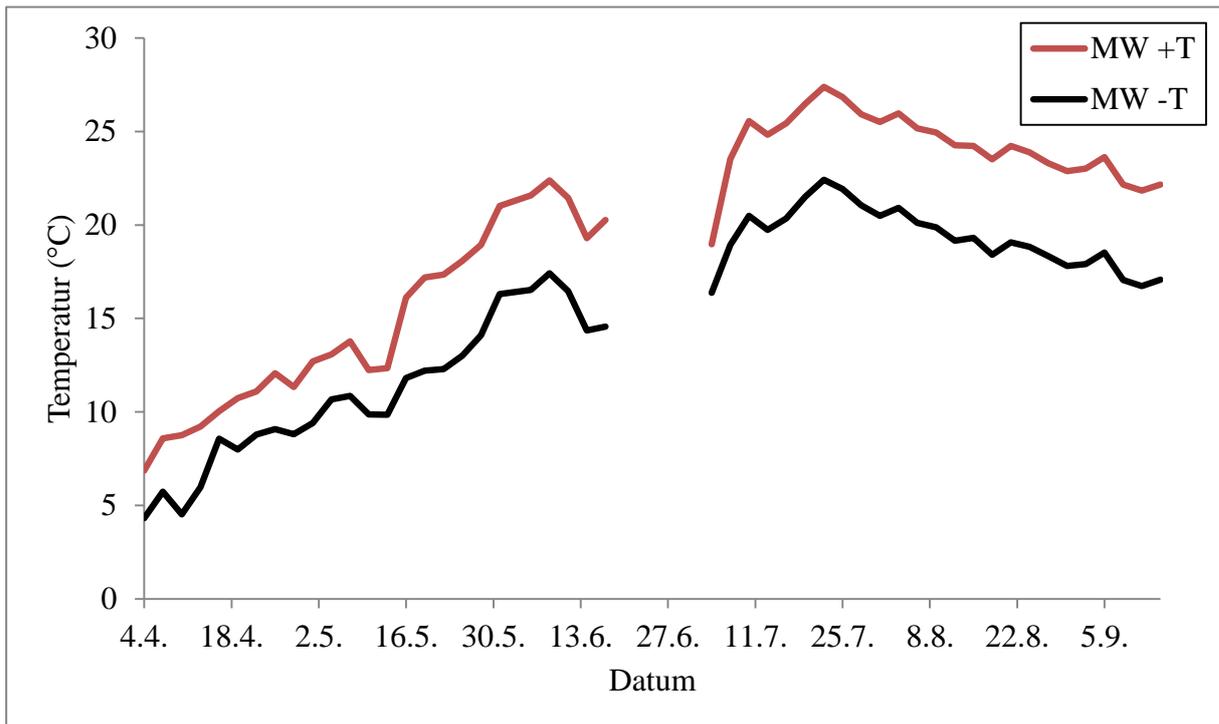


Abbildung 1.1: Darstellung der verschiedenen Temperaturbehandlungen in den Benthokosmen über die Zeit im Frühling und im Sommer 2013 (Graiff A., 2014, unveröffentlichte Daten). Mittelwerte über je 3 Tage. MW +T: Mittelwerte der 3 Tanks, deren Wassertemperatur um bis zu 5 °C erhöht wurde. MW -T: Mittelwerte der Tanks mit Wassertemperaturen entsprechend der Kieler Förde.

Einerseits zeigte sich dort, dass die verschiedenen Parameter zur Bestimmung des Wachstums – Längenzuwachs, Flächenzuwachs und Gewichtszunahme – möglicherweise nicht linear korreliert sind, andererseits führte eine Erhöhung der Temperatur auf 27 bis 28 °C über mehrere Tage mit gelegentlichen Maxima bis zu 29 °C (Abb. 1.2) in den letzten beiden Juliwochen zu einem Absterben der Algen, bemerkbar an einem offensichtlichen Faulen und an der Abnahme der Quantenausbeute (F_v/F_m), wie in Abbildung 1.3 dargestellt. Die Individuen in den Tanks, die der Umgebungstemperatur in den Sommermonaten angepasst waren und damit bis zu 5 °C unter der Durchschnittstemperatur der anderen Tanks lagen, zeigten dagegen keinerlei Schädigung. Dadurch, dass die Temperaturen nicht kontrolliert wurden und über die Zeit stark schwankten, ließ sich aus diesen Daten keine genaue Charakteristik der Temperaturtoleranz von *Fucus vesiculosus* erstellen.

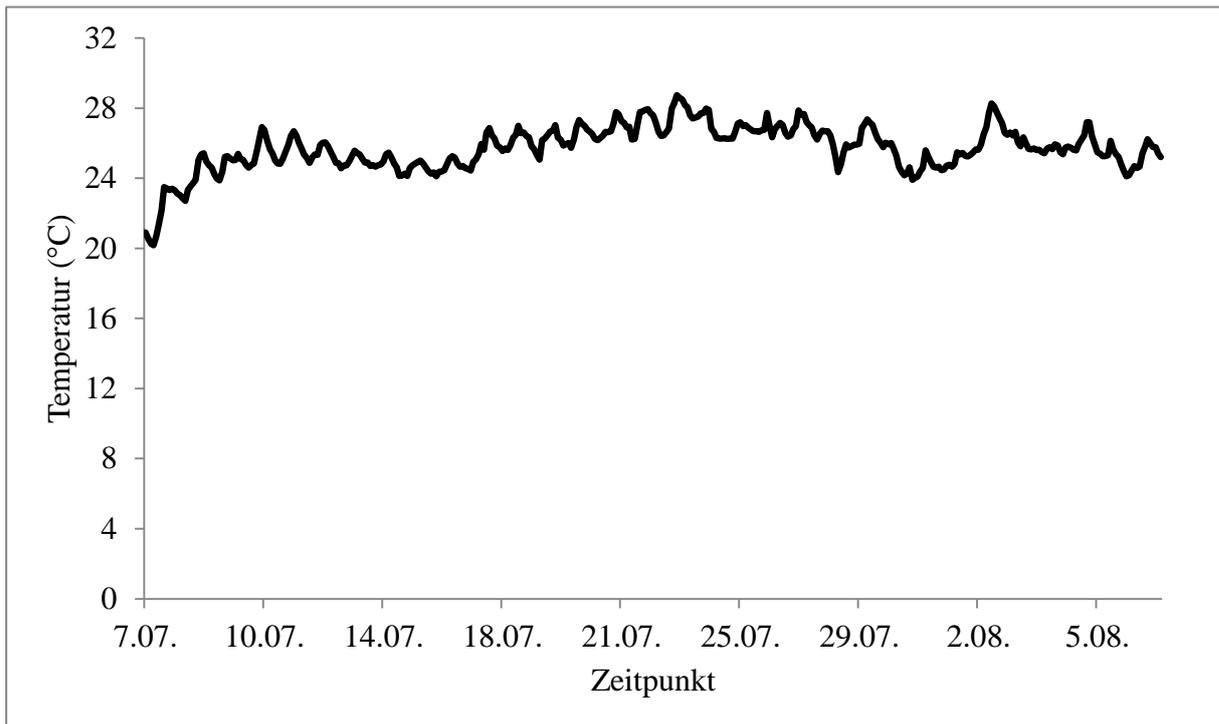


Abbildung 1.2: Darstellung der Hitzewelle im Sommer 2013 in den Benthokosmen (Graiff A., 2014, unveröffentlichte Daten). Mittelwerte der Temperaturen in den Becken mit erhöhter Temperatur in zweistündigen Intervallen vom 07.07.2013 bis zum 07.08.2013.

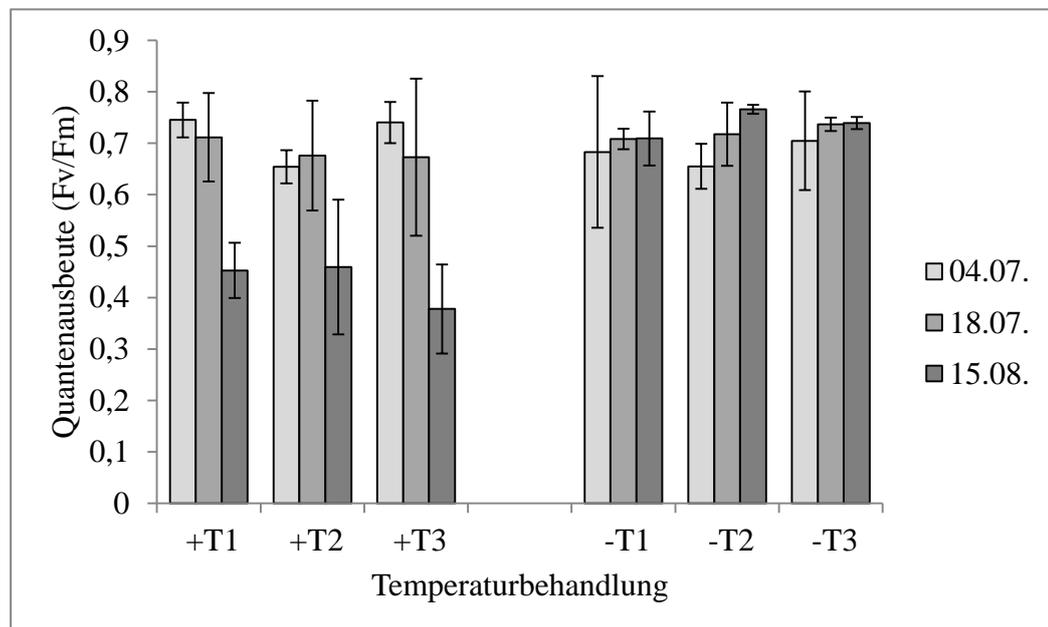


Abbildung 1.3: Vergleich der mittleren Quantenausbeute von *Fucus vesiculosus* an 3 aufeinander folgenden Zeitpunkten im Sommer 2013 (Graiff A., 2014, unveröffentlichte Daten). Mittelwerte \pm Standardabweichung (N=3) der Algen in den einzelnen Becken. +T: Wassertemperatur um bis zu 5 °C erhöht, -T: Wassertemperatur entsprechend der Kieler Förde.

Diese Versuchsreihe war außerdem als multifaktorielles Experiment angelegt, sodass die Stressantwort auf eine reine Temperaturerhöhung in Abhängigkeit von der Zeit nicht untersucht werden konnte. Im Gegensatz zu diesem Fall zeigten reine Temperaturversuche, dass die obere Überlebensgrenze von *Fucus vesiculosus* aus der Nordsee über eine Woche bei 28 °C liegt (Lüning, 1984). Andere Publikationen widersprechen sich bezüglich des Temperaturoptimums der Art: Während Nygård und Dring das photosynthetische Optimum für *Fucus vesiculosus* aus dem Bottnischen Meerbusen (Ostsee) bei 4 bis 10 °C und das für Proben aus der Irischen See bei 15 bis 20 °C ermitteln (Nygård & Dring, 2008), beschreiben Fortes und Lüning das Wachstums-Optimum von Helgoländer *Fucus* bei 15 °C (Fortes & Lüning, 1980). Die Temperaturoptima von Photosynthese und Wachstum liegen allerdings nicht immer in demselben Bereich (Eggert, 2012).

Auch in anderer Hinsicht wurde zwischen Ökotypen von *Fucus vesiculosus* unterschieden: Baltischer Blasentang ist im Vergleich mit atlantischem *Fucus* weniger tolerant gegenüber Einfrieren und Austrocknung, es ist also möglich, dass die Populationen der Ostsee im Lauf der Zeit die Toleranz gegen Emersionsstress reduziert haben, da sie in diesem atidalen Gewässer nicht vonnöten ist (Pearson *et al.*, 2000). Ein weiterer Unterschied ist die erhöhte Toleranz des Ostsee-*Fucus* gegenüber den geringen Salinitäten im nördlichen Ostseeraum (Nygård & Dring, 2008).

1.3 Ziel und Hypothesen

Das Ziel dieser Arbeit besteht nun darin, eine eindeutige Temperaturcharakteristik für baltischen *Fucus vesiculosus* zu ermitteln. Dazu werden Stücke der Alge für 3 Wochen kontrollierten Temperaturen zwischen 5 °C und 29 °C ausgesetzt, während alle anderen abiotischen Faktoren konstant bleiben. Durch Ansetzen von Nachkulturen über 10 Tage lässt sich auch eine mögliche Erholung von Stresstemperaturen nachweisen. Durch eine kleinschrittige Unterteilung des Temperaturgradienten bei den erhöhten Temperaturen soll die obere Überlebenstemperatur auf 1 °C genau ermittelt werden.

Das Maß des Zustandes der verschiedenen Proben sollen einerseits die zeitliche Entwicklung der Wachstumsparameter Länge, Fläche und Frischgewicht darstellen, erweiternd werden am Pulsamplitudenmodulations-Fluorometer (PAM-2100) die Quantenausbeute über die Zeit gemessen und zu Beginn und Ende des Experiments schnelle Photosynthese-Irradianz-Kurven (PI-Kurven) aufgenommen. Abschließende Analysen zum Chlorophyllgehalt (Chl) und zum Kohlenstoff-Stickstoff-Verhältnis (C/N) sollen ergänzende Ergebnisse liefern. Auf

diesem Weg lassen sich die optimale Wachstumstemperatur, die obere Überlebensgrenze und auch die Akklimatisationsgeschwindigkeit an den Temperaturgradienten ermitteln. Aus den erhaltenen Daten lässt sich anschließend eine Überlebenskurve in Abhängigkeit der Temperatur erstellen.

Die Hypothesen, die in dieser Arbeit untersucht werden, lauten wie folgt:

- Unterschiedliche Temperaturen haben einen Einfluss auf das Wachstum und auf physiologische Parameter von *Fucus vesiculosus*.
- Die Akklimatisationsfähigkeit von *Fucus vesiculosus* ändert sich im Temperaturgradienten.
- Die Überlebenstemperatur von baltischem *Fucus vesiculosus* unterscheidet sich von der des *Fucus vesiculosus* aus der Nordsee.

2 Material und Methoden

2.1 Sammeln und Vorbereiten des Feldmaterials

Am 23.04.2014 wurde bei trockenen Wetterbedingungen frisches vegetatives *Fucus vesiculosus* Material in Bülk bei Kiel gesammelt (Abb. 1). Die Thalli wurden mitsamt des Substrats, etwa faustgroßen Steinen, aus dem bis zu einen Meter tiefen und etwa 10 °C warmen Wasser an Land gebracht. Dort wurden direkt vegetative Spitzen von über 200 verschiedenen Algen abgeschnitten, in Beuteln mit etwas Ostseewasser in einer Kühlbox verstaubt und am selben Tag nach Bremerhaven gebracht. Noch abends wurden die Proben gewaschen, um Muscheln, Schnecken und Epiphyten zu entfernen und in einer Wanne mit verdünntem Seewasser (15,6 PSU) unter Belüftung im Kulturraum bei 10 °C aufbewahrt.

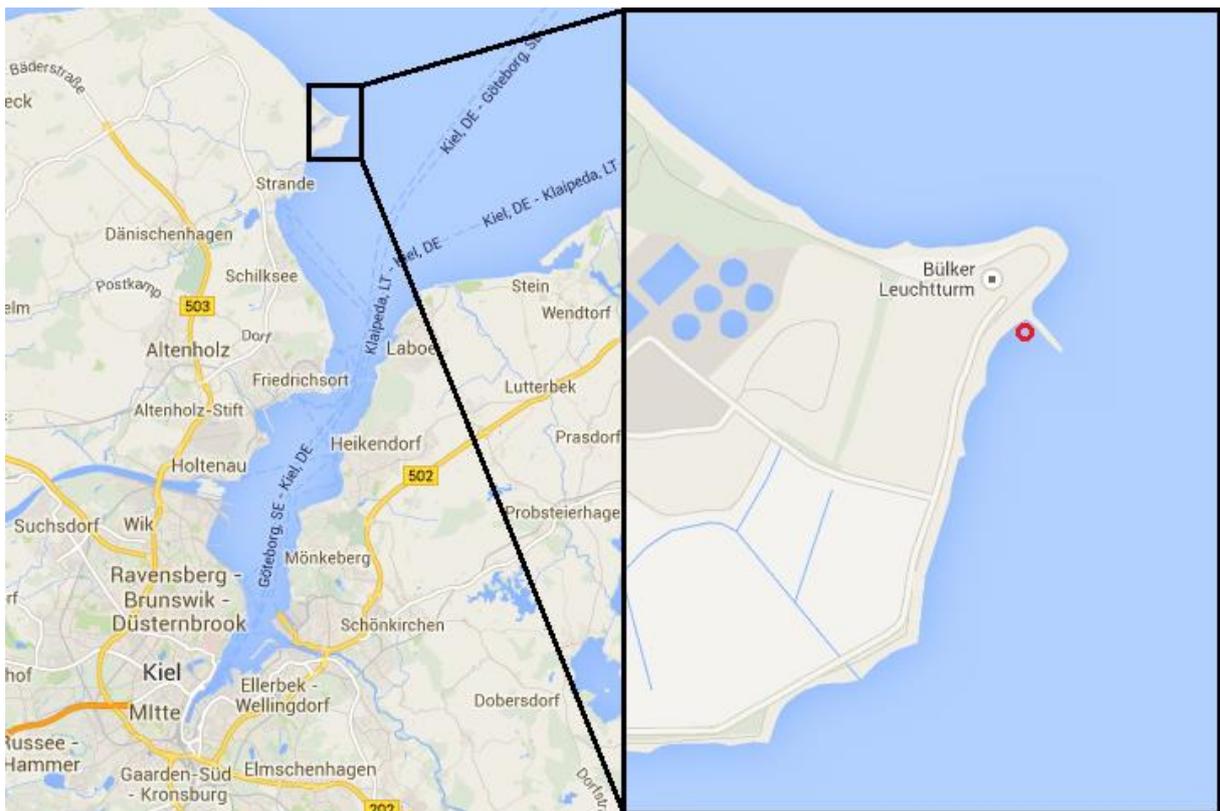


Abbildung 2.1: Entnahmeort Bülk bei Kiel (54.454547, 10.198301 bei <https://maps.google.com>)

Am folgenden Tag wurden die Proben auf eine Länge von 5 cm zugeschnitten und nach Qualität sortiert, wobei das Augenmerk darauf lag, eventuell fertile oder nekrotische Spitzen auszusortieren.

Im Verlauf der ersten Versuchswoche wurden die Proben an die endgültigen Temperaturen herangeführt, indem sie, entsprechend der Temperatur am Sammelort, ausgehend von 10 °C in 5 °C Schritten für je 2 Tage an die endgültige Temperatur akklimatisiert wurden. Dieses Vorgehen führte so auch zu einer Verteilung der Messzeitpunkte für die verschiedenen temperierten Proben über etwa eine Woche.

2.2 Versuchsaufbau

Im Kulturraum wurde bei 15 °C Raumtemperatur ein Temperaturgradient in neun Wasserbädern installiert (5, 10, 15, 20, 24, 26, 27, 28 und 29 °C ± 0,1 °C). Dazu wurden Plastikwannen mit Wasser gefüllt, das durch je einen Thermostaten auf die entsprechende Temperatur gekühlt oder geheizt wurde (Huber Variostat CC mit Pilot ONE Bedienelement, Peter Huber Kältemaschinen GmbH, Offenburg, Deutschland, für 5, 10 und 15 °C; Haake DC3, Thermo Fisher Scientific Inc., Waltham, USA, für 20 und 28 °C; Haake DC10 für 24, 26, 27 und 29 °C). Jedes Wasserbad wurde separat durch eine Halogenmetalllampen bestrahlt (NORKA Sirius 1XHIT-DE, NORKA Norddeutsche Kunststoff- und Elektrogenossenschaft Stäcker mbH & Co. KG, Hamburg, Deutschland, mit Leuchtmittel OSRAM Powerstar HGI-TS 150 W, OSRAM GmbH, München, Deutschland), wobei die Photonenflussdichte (PFD) am Boden der leeren Wannern mit Hilfe eines Photometers (LI-COR LI-189, LI-COR Environmental GmbH, Bad Homburg, Deutschland) auf 100 $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ eingestellt wurde.

Das im gesamten Versuch verwendete Wasser war im Verhältnis 1:1 mit vollentsalztem Wasser (VE-Wasser) verdünntes Helgoländer Seewasser, das mit 1/10 Nährmedium nach Provasoli (Provasoli, 1968) angereichert wurde. Es erreichte so eine Salinität von 15,6 PSU ± 10 ‰. Am 28.04.2014 wurden je 4 Bechergläser mit 2 L Fassungsvermögen (Schott Duran, DURAN Group GmbH, Mainz, Deutschland) mit 1,8 L des vorbereiteten Wassers gefüllt und in ein Wasserbad gestellt. Pro Becherglas wurden 4 *Fucus*-Spitzen mit kleinen Löchern basal im Thallus markiert (Abb. 2) und ins Medium überführt. Die Stücke A und B besaßen apikal 1 bis 2 Wachstumsspitzen, die Stücke C und D besaßen 3 bis 4. So ergaben sich pro Temperatur 4 Replikate mit je 4 Thallusstücken, die später einzeln vermessen werden sollten.

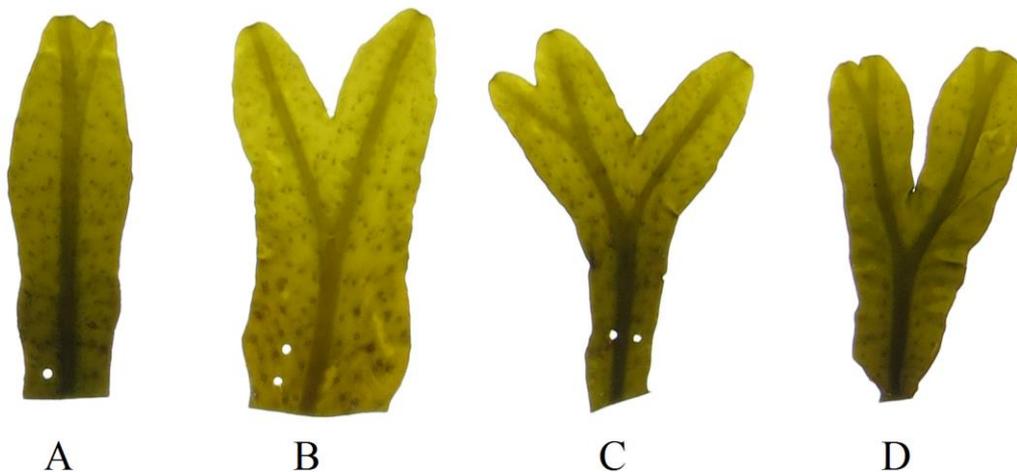


Abbildung 2.2: Markierungscodes der *Fucus vesiculosus*-Spitzen eines Replikats

Wasserwechsel wurden im Abstand von 3 bis 4 Tagen zusammen mit den Wachstumsmessungen durchgeführt. Die Belüftung der Bechergläser erfolgte über eine Gasmischanlage (HTK Hamburg GmbH, Hamburg, Deutschland), die einen konstanten Anteil von 380 ppm (parts per million) CO₂ in der Luft gewährleistete, welche dem Wasser in den Bechergläsern mit Belüftungsschläuchen zugeführt wurde. Die Photonenflussrate auf den Becherglasdeckeln betrug nach Korrekturen zu niedrigeren Werten $130 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1} \pm 10 \%$. Der Tag-Nacht-Zyklus war auf 16 h : 8 h (Licht : Dunkelheit) eingestellt.

Am Tag 22 des Experiments wurden die Thermostaten abgeschaltet, sodass die Wasserbäder durch die Raumtemperatur auf $16 \text{ }^\circ\text{C} \pm 0,4 \text{ }^\circ\text{C}$ temperiert wurden. In dieser Nachkultur wurden die restlichen *Fucus*-Spitzen, die nicht gefriergetrocknet wurden (A-Markierung) für weitere 10 Tage kultiviert, um eine mögliche Erholung vom Temperaturstress anhand der Messparameter feststellen zu können.

2.3 Gefriertrocknung

Am 25.04.14, 3 Tage vor Beginn des Temperaturexperiments, wurden 30 Proben für Analysen auf Chlorophyll a- Gehalt, C/N und Mannitol in 50 ml Röhrchen (Falcon™ 50 ml Conical Centrifuge Tubes, Thermo Fisher Scientific Inc., Waltham, USA) in flüssigem Stickstoff gefroren und daraufhin bei $-80 \text{ }^\circ\text{C}$ aufbewahrt. Weitere 10 Proben mit je 6 bis 7 Spitzen wurden für Analysen auf Laminaran tiefgefroren. Die Spitzen, die für die anfänglichen PI-Kurven verwendet wurden, sollten später für die Chlorophyllanalyse genutzt werden. Diese Proben stellen den Zustand der Algen zu Beginn des Experiments dar und werden folgend als Kontrolle bezeichnet.

Am Tag 22 des Experiments wurden jeweils die Spitzen B, C und D jedes Replikats in kleine Briefe aus Aluminiumfolie verpackt, ebenfalls in flüssigem Stickstoff tiefgefroren und weiter bei -80 °C konserviert. Die 3 Spitzen wurden jeweils auf die 4 verschiedenen Analysen auf Chlorophyll, C/N, Mannitol und Laminaran aufgeteilt, indem die größte Spitze längs geteilt wurde.

Die Proben wurden für 24 Stunden bei 1 mbar gefriergetrocknet (Alpha 1-4 LSC, Martin Christ Gefrier Trocknungsanlagen GmbH, Osterode am Harz, Deutschland), in einer Kugelmühle im 7 ml Schüttelbehälter mit 8 Mahlkugeln á 8 mm für je 150 s bei 2000 RPM (revolutions per minute) zermahlen (Mikro-Dismembrator U, B. Braun Biotech International GmbH, Melsungen, Deutschland) und anschließend in Dunkelheit bei 15 °C gelagert.

2.4 Messmethoden

2.4.1 Wachstumsmessungen

Wachstumsmessungen fanden im Abstand von 3 bis 4 Tagen statt. Dazu wurden die *Fucus*-Stücke definiert abgetrocknet und das Frischgewicht auf einer Sartorius LA310S Waage (Sartorius AG, Göttingen, Deutschland; Fehler: 0,1 mg) bestimmt. Zusätzlich wurden sie auf einem Leuchttisch zusammen mit einer definierten Referenzfläche fotografiert und mithilfe des Programms WinFOLIA Pro 2006a (Regent Instruments Inc., Quebec, Kanada) auf Länge und Fläche analysiert.

2.4.2 Photosynthesemessungen

Mithilfe eines PAM-2100 (Heinz Walz GmbH, Effeltrich, Deutschland) wurden an Tag 0, 1, 3, 7, 14 und 21 im Temperaturgradienten und an Tag 25, 28 und 31 in der Nachkultur Werte der effektiven Quantenausbeute der A-Stücke jedes Replikats gemessen, um den physisologischen Zustand der *Fucus*-Proben zu bestimmen. Dazu wurde die Spitze des Thallusstücks (bei mehreren Spitzen diejenige auf Seite des Markierungs-Lochs) mittels einer Magnetvorrichtung mit einem Abstand <1 mm unter der Messsonde eingespannt und in Medium der entsprechenden Temperatur eingelassen. Nach zusätzlicher Verdunklung durch Umwickeln mit schwarzem Stoff wurde mittels des Yield-Befehls am PAM-2100 die effektive Quantenausbeute der Probe ermittelt. Die variablen Parameter wurden wie folgt eingestellt: Light Meas. – Int: 4, 600 Hz, Gain 2, Damping 5; Sat. Pulse – Int: 8, 0.1s: 8.

Vor Beginn (25.04.14, Kontrolle) und zum Ende des Experiments (Tag 21) wurden zusätzlich schnelle PI-Kurven aufgenommen. Dafür galten folgende Einstellungen: Act. Light – Int: 1, s:

5; Far Red – Int: 3, s: 5. Die Photonenflussraten bei Aufnahme der PI-Kurven wurden mittels eines Photometers bestimmt. Die 10 verschiedenen Lichtstufen bewegten sich in einem Bereich von minimal 22 bis maximal 552 $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

2.4.3 Chlorophyllanalyse

Für die Analyse auf Chlorophyllgehalt wurden von jedem Replikat 5 mg der gefriergetrockneten und gemahlten Probe abgewogen, in einem 15 ml Zentrifugenröhrchen (Corning 15 ml Centrifuge Tubes, Sigma-Aldrich, St. Louis, USA) mit 4 ml 99,8% Ethanol überschichtet, mit einem Laborrüttler durchmischt und für 24 h bei 5 °C in Dunkelheit inkubiert. Anschließend wurden die Proben bei 5 °C mit 5000 rpm für 10 min zentrifugiert (Sigma 3 K 10, Sigma Laborzentrifugen GmbH, Osterode am Harz, Deutschland). In einem Spektrophotometer (Hitachi U-3310, Hitachi High-Technologies Corporation, Tokyo, Japan) wurden die Extinktionen bei 750 nm (Blindwert), 665 nm (Chlorophyll a) und 629 nm (Chlorophyll c) gemessen (Ritchie, 2006). Verwendet wurden UV-Küvetten halbmikro mit einer Länge von 10 mm (Brand GmbH + CO KG, Wertheim, Deutschland). Der Überstand wurde verworfen und eine zweite Extraktion wurde nach demselben Prinzip mit 2 ml Ethanol durchgeführt.

2.4.4 Kohlenstoff-Stickstoff-Analyse

Für die Analyse auf Kohlenstoff- und Stickstoffgehalt wurden für jedes Replikat etwa 3 mg der gefriergetrockneten und gemahlten Probe abgewogen (Sartorius M2P, Sartorius AG, Göttingen, Deutschland; Fehler: 0,001 mg) und in Zinnbriefchen luftdicht verschlossen. Die Analyse erfolgte im Elementaranalysator (Vario EL, Elementar Analysensysteme GmbH, Hanau, Deutschland). Die ermittelten Daten zu prozentuellem Anteil von Kohlenstoff und Stickstoff in der Trockenmasse und das Verhältnis von Kohlenstoff und Stickstoff zueinander gingen direkt in die Statistik ein.

2.5 Datenanalyse

2.5.1 Wachstumsraten

Aus den Werten zu Länge, Fläche und Frischgewicht zu den verschiedenen Messzeitpunkten wurden entsprechende Wachstumsraten für die Zeiträume zwischen den Messungen und auch über die 3 Wochen im Temperaturgradienten und die 10 Tage in der Nachkultur ermittelt. Für den kumulativen Zuwachs der Fläche und des Gewichts wurde bei Anwendung einer exponentiellen Regression durch die Werte von 5 bis 20 °C ein höherer

Regressionskoeffizient als bei einer linearen Regression ermittelt, sodass die relativen Wachstumsraten (RGR) mit der logarithmischen Formel

$$RGR (\%) = 100 \frac{\ln x_2 - \ln x_1}{t_2 - t_1}$$

berechnet wurden (mit t_2 als Messzeitpunkt nach t_1 ; x_2 und x_1 als Messwerte an t_2 und t_1). Das Längenwachstum wurde nach selbiger Methode als linear bestimmt und daher die RGR mit der folgenden linearen Formel berechnet:

$$RGR (\%) = 100 \frac{x_2 - x_1}{t_2 - t_1}$$

Um die Wachstumsraten in der Nachkultur mit denen im Temperaturgradienten vergleichen zu können, wurden zusätzlich nur die mittleren Wachstumsraten der *Fucus*-Stücke berechnet, die auch in die Nachkultur eingingen.

2.5.2 Photosynthese-Irradianz-Kurven

Die Daten der Photosynthese-Irradianz-Kurven wurden bezüglich der relativen Elektronentransportrate (rETR) nach dem Modell von Walsby (1997), das Photoinhibition einschließt, ausgewertet. Die relevanten zu ermittelnden Parameter waren der Anstieg α im linearen, lichtlimitierten Bereich der Kurve, die maximale Photosyntheserate P_{\max} und der Lichtsättigungspunkt E_k , an dem die Kurve in die Sättigung übergeht. Bei den Kurven ohne Photoinhibition wurde der Lichtsättigungspunkt mit dem potentiellen P_{\max} berechnet und nicht mit dem inhibierten P_{\max} .

Für die Analyse des Nichtphotochemischen Quenchings (NPQ) wurden die Daten der Proben im Temperaturgradienten nach Serôdio & Lavaud (2011) ausgewertet. Die relevanten Parameter waren in diesem Fall der Sigmoidizitätskoeffizient n , die maximale Rate des nichtphotochemischen Quenchings NPQ_{\max} und die Photonflussrate E_{50} , bei der 50 % des NPQ_{\max} erreicht werden.

In beiden Fällen lieferten die *Fucus*-Stücke bei 28 und 29 °C keine verwendbaren Werte, sodass eine Modellierung nicht möglich war.

2.5.3 Chlorophyllanalyse

Die Chlorophyllkonzentrationen wurden aus den Absorptionen bei Wellenlängen von 750 nm, 665 nm und 629 nm nach Ritchie (2006) ermittelt:

$$Chl\ a \left(\frac{\mu g}{ml} \right) = (12,1551 * (A_{665} - A_{750})) - (1,4014 * (A_{629} - A_{750}))$$

$$Chl\ c \left(\frac{\mu g}{ml} \right) = (-5,0212 * (A_{665} - A_{750})) + (27,2641 * (A_{629} - A_{750}))$$

Die ermittelten Werte wurden mit dem Quotienten $\frac{\text{Extraktionsvolumen (ml)}}{\text{trockene Biomasse (mg)}}$ multipliziert, sodass die Ergebnisse die Einheit $\frac{mg\ Chl}{g\ DW}$ aufwiesen. Die Werte aus der ersten und zweiten Extraktion wurden addiert.

2.5.4 Statistische Analyse

Wachstumsraten: Für jede Behandlung standen pro Temperatur je 4 Replikate zu Verfügung. Der Wert jedes Replikats wurde aus den Mittelwerten von je 4 *Fucus*-Stücken ermittelt.

PI-Kurven, Yield-Werte, Chlorophyllgehalt, C/N: Für jede Behandlung standen ebenfalls pro Temperatur 4 Replikate zur Verfügung, in die jedoch nur der Wert je eines *Fucus*-Stücks einging. Die anfangs ermittelten Werte für die Kontrolle hingegen wurden an 10 replizierten *Fucus*-Spitzen aufgenommen. Die Yield-Werte, Chlorophyllgehalte und C/N- Werte gingen direkt in die Statistik ein. Bezüglich der PI-Kurven wurden die zuvor ermittelten Parameter analysiert (rETR: α , P_{max} , E_k ; NPQ: n , NPQ_{max} , E_{50}). Bei der Analyse des NPQ wurden für die Temperaturen 5 und 24 °C nur je 3 Replikate analysiert, aufgrund unrealistischer Fits je eines Replikats in das Modell.

Die Auswertung erfolgte mit dem Programm Statistica 7.1 (StatSoft Inc., Tulsa, USA). Die Prüfung auf Homogenität der Varianzen erfolgte über den Levene-Test. Falls nötig, wurden Wachstumsraten arcsin-transformiert, um eine Varianzhomogenität zu gewährleisten (Akklimation des Flächenwachstums und des Längenwachstums im T-Gradienten). Verhältniswerte (Gewicht/Fläche-Verhältnis, Chlorophyll c- Gehalt, Stickstoffgehalt, NPQ_{max} , n) wurden log-transformiert (Underwood, 1997). Aufgrund der geringen Auswirkung der Normalverteilung auf Varianzanalysen wurde ein entsprechender Test ausgelassen, da außerdem mit der kleinen Probengröße (N=4) eine Normalverteilung nicht sinnig nachgewiesen werden kann (Underwood, 1997). In den meisten Fällen musste die Behandlung mit den Temperaturen 28 °C und 29 °C aus der Analyse herausgelassen werden, da die entsprechenden Daten sehr inhomogene Varianzen aufwiesen, was aber aufgrund der

offensichtlich letalen Wirkung dieser Temperaturen bei längeren Zeiträumen durchaus zu vertreten ist. In einigen Fällen konnten nur die Temperaturen von 5 bis 24 °C (Akklimation des Flächenwachstums und des Längenwachstums im T-Gradienten) oder 5 bis 26 °C berücksichtigt werden (Akklimation des Längenwachstums und der Gewichtszunahme im T-Gradienten und in der Nachkultur).

Signifikante Unterschiede zwischen den Temperatureffekten wurden durch unifaktorielle ANOVA (Analysis of Variance) ermittelt. Die kombinierte Auswirkung von Zeit und Temperatur beziehungsweise der Vergleich der Temperatureffekte und der Nachkultur wurde jeweils durch eine RM ANOVA (Repeated Measures Analysis of Variance) ermittelt. Die Homogenität der Varianzen über die Zeit wurde mithilfe des Mauchly-Tests auf Sphärizität geprüft. Bei Nichtbestehen des Mauchly-Tests ($p > 0,05$) musste eine Greenhouse-Geisser Korrektur vorgenommen werden (Akklimation des Flächenwachstums im T-Gradienten), der korrigierte p-Wert wurde folgend als Signifikanzmaß für ANOVA und Post-Hoc Tests verwendet. A posteriori Vergleiche zwischen den Behandlungen wurden mit dem Tukey HSD Post-Hoc Test vorgenommen ($\alpha = 0,05$). Falls zuvor unter keinen Umständen homogene Varianzen mit dem Levene-Test nachgewiesen werden konnten, wurde das Signifikanzniveau des Levene-Tests, der ANOVA und der Post-Hoc Tests von 5 % auf 1 % gesenkt (Akklimation des Längenwachstums im T-Gradienten, Akklimation der Gewichtszunahme im T-Gradienten und in der Nachkultur, Gewicht/Fläche-Verhältnis, NPQ_{\max}).

Die effektive Quantenausbeute über die Zeit wurde aufgrund zu heterogener Varianzen mit einem nichtparametrischen Test (Zweifach-Rangvarianzanalyse verbundener Stichproben, Friedman Test) im Programm IBM SPSS Statistics 20 (International Business Machines Corporation, Armonk, USA) analysiert.

3 Ergebnisse

3.1 Wachstumsraten

Um das Wachstum der *Fucus vesiculosus* Stücke differenziert analysieren zu können, wurden die Wachstumsraten für die Parameter Fläche, Länge und Gewicht zum Einen über den gesamten Zeitraum im Temperaturgradienten berechnet, um den allgemeinen Temperatureffekt zu ermitteln, zum Anderen für die einzelnen Zeiträume zwischen den Messungen, um die Akklimatisation analysieren zu können. Die Ergebnisse der statistischen Analysen der Wachstumsraten finden sich in den Tabellen A1 bis A3 im Anhang.

3.1.1 Wachstumsraten über 3 Wochen im Temperaturgradienten

Die relativen Wachstumsraten über den gesamten Zeitraum des Temperaturexperiments zeigen klassische Optimumkurven mit signifikanten Unterschieden zwischen den Temperaturen, Maximalwerten bei 15 bis 20 °C, minimalen positiven Werten bei 27 °C und negativen Wachstumsraten bei 28 und 29 °C.

In Abbildung 3.1 zeigt sich, bezogen auf das Wachstum der Fläche, ein Maximum bei 15 bis 20 °C mit fast 4 % Flächenwachstum pro Tag. Das Wachstum bei 15 °C ist dabei signifikant höher als bei allen anderen Temperaturen außer 20 °C, während die Wachstumsrate bei 20 °C zwar um mehr als 20 % höher liegt als bei 10 und 24 °C, aber nicht signifikant verschieden ist. Der Flächenzuwachs bei 5 °C beträgt 2 % pro Tag und diese Zuwachsraten sind nicht

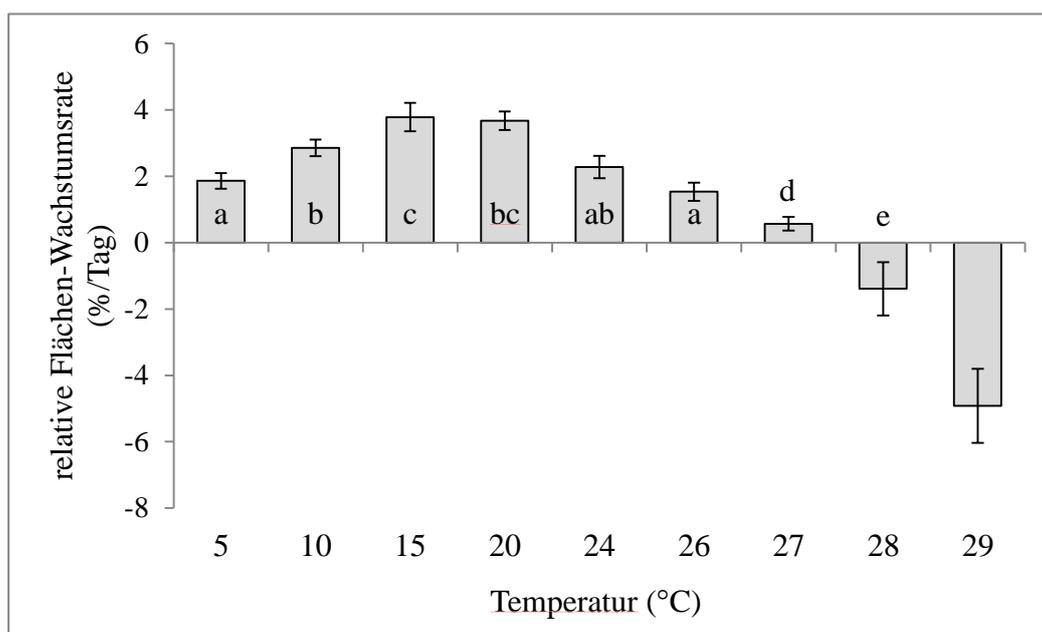


Abbildung 3.1: Relativer Flächenzuwachs pro Tag von *Fucus vesiculosus* über 3 Wochen im Temperaturgradienten. Mittelwerte \pm Standardabweichung (N=4, Mittelwerte der Mittelwerte). ANOVA über die Werte von 5 °C bis 28 °C mit $p=0,00000$. Signifikante Unterschiede (Tukey HSD Post-Hoc Test) sind mit Kleinbuchstaben angegeben.

verschieden zu den Werten bei 24 und 26 °C. Bei 27 °C zeigt *Fucus vesiculosus* über 3 Wochen noch minimales Wachstum, wobei eine Behandlung mit 28 °C offensichtlich letal wirkt und die Wachstumsrate negativ wird.

Mit Blick auf das Längenwachstum (Abb. 3.2) zeigt sich, dass das Maximum in diesem Fall etwas stärker, aber nicht signifikant, in Richtung der 20 °C verschoben ist. Im Gegensatz zum Flächenwachstum ist der Zuwachs bei 20 °C signifikant höher als bei 10 und 24 °C. Die Ähnlichkeit zwischen dem Wachstum bei 5, 24 und 26 °C besteht auch hier, ebenso ist das Längenwachstum bei 5 °C etwa halb so schnell wie das stärkste gemessene Wachstum. Bei 27 °C findet noch Wachstum statt, 28 und 29 °C führen zum Absterben der Alge.

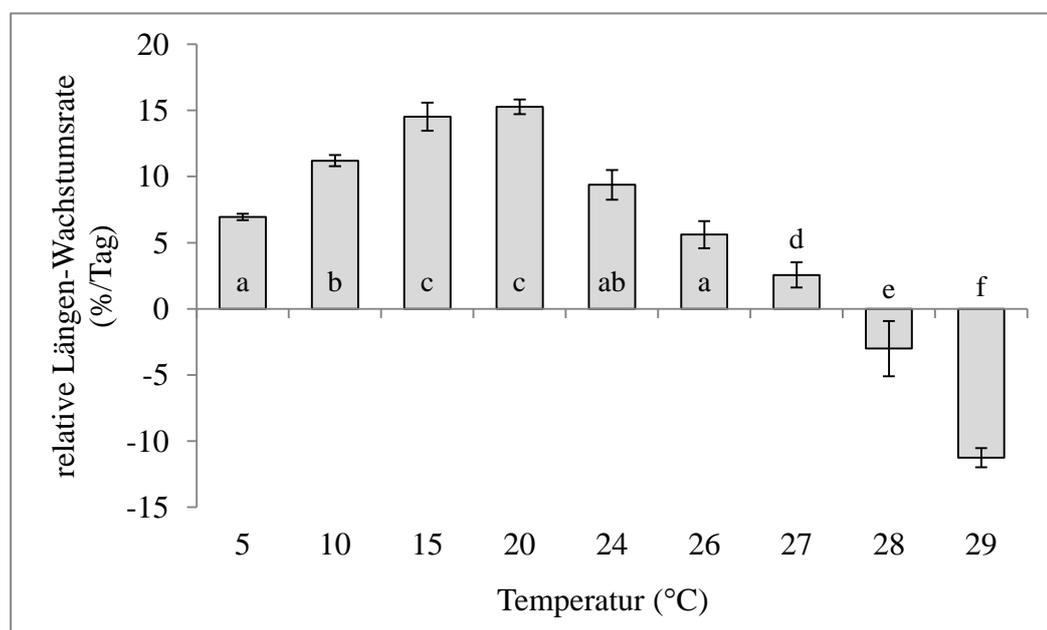


Abbildung 3.2: Relativer Längenzuwachs pro Tag von *Fucus vesiculosus* über 3 Wochen im Temperaturgradienten. Mittelwerte \pm Standardabweichung (N=4, Mittelwerte der Mittelwerte). ANOVA über die Werte von 5 °C bis 29 °C mit $p=0,00$. Signifikante Unterschiede (Tukey HSD Post-Hoc Test) sind mit Kleinbuchstaben angegeben.

Die Zunahme des Frischgewichts über die Zeit (Abb. 3.3) zeigt maximales Wachstum wiederum bei 15 °C. 5, 24 und 26 °C bilden auch hier eine Gruppe mit gleichen Zuwachsraten und auch der Bezug zwischen 10 °C und 20 °C besteht wie beim Flächenwachstum. In diesem Fall zeigen die Proben bei 28 °C im Gegensatz zu den anderen beiden Parametern lediglich ein gering negatives Wachstum, das sich aber deutlich vom positiven Wachstum bei 27 °C unterscheidet, auch ohne die Möglichkeit der statistischen Analyse aufgrund zu heterogener Varianzen.

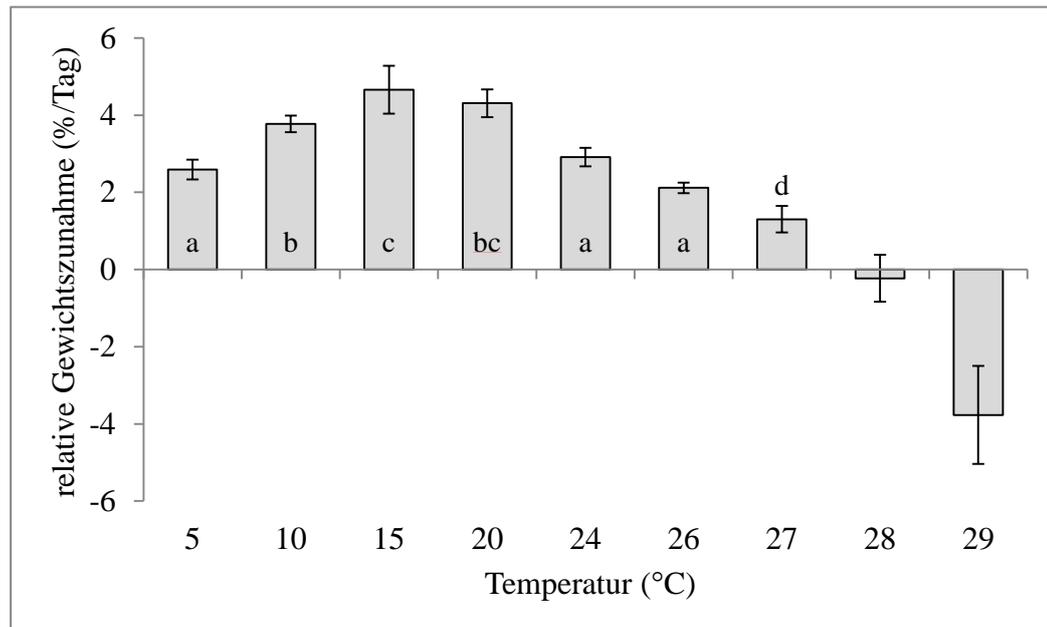


Abbildung 3.3: Relativer Gewichtszuwachs pro Tag von *Fucus vesiculosus* über 3 Wochen im Temperaturgradienten. Mittelwerte \pm Standardabweichung (N=4, Mittelwerte der Mittelwerte). ANOVA über die Werte von 5 °C bis 27 °C mit $p=0,00000$. Signifikante Unterschiede (Tukey HSD Post-Hoc Test) sind mit Kleinbuchstaben angegeben.

Vergleichend zeigt sich, dass sich die Wachstumsraten für die Parameter Fläche und Gewicht in einer ähnlichen Größenordnung bewegen, sodass das Maximum bei etwa 4 % Wachstum pro Tag liegt, während das Längenwachstum bedeutend stärker ausgeprägt ist und maximale Werte von mehr als 15 % pro Tag erreicht. Die höchsten Wachstumsraten werden bei allen Parametern zwischen 15 und 20 °C erreicht und die Wachstumsraten bleiben noch bis 27 °C positiv.

Aus diesen Daten erschließt sich bereits ein grobes Bild der Temperatureffekte; um genauere Aussagen zu treffen muss allerdings auch die Entwicklung der Wachstumsraten über die Zeit betrachtet werden. Auf diesem Weg kann die Temperaturtoleranz auch auf zeitliche Bereiche eingegrenzt werden und die Akklimatisationsfähigkeit bestimmt werden.

3.1.2 Wachstumsraten im zeitlichen Verlauf

Im Folgenden werden aus Platzgründen nur ausgewählte Datensätze dargestellt. Die Gesamtheit der aufgenommenen Daten findet sich im Anhang (Abb. A1 bis A6, Anhang).

Die Interaktion zwischen Temperatur und Zeit war bei allen drei Wachstumsparametern signifikant (für alle Parameter $p<0,01$, RM ANOVA). Ferner gab es auch signifikante Unterschiede zwischen den Temperaturen und zwischen den Zeitpunkten (für alle Parameter $p<0,01$, RM ANOVA).

In Abbildung 3.4 zeigt sich die Reaktion des Flächenwachstums der Algen auf die verschiedenen Temperaturen im zeitlichen Verlauf. Durch die Greenhouse-Geisser Korrektur

sind keine signifikanten Unterschiede im Tukey HSD-Test ersichtlich geworden. Als Vertreter des maximalen Wachstums ist das Wachstum der Proben bei 15 °C dargestellt, die Gruppe mit geringerem Wachstum wird durch die Werte bei 5 °C repräsentiert und die Proben ohne Zuwachs (27 °C) beziehungsweise mit negativen Wachstumsraten (28 und 29 °C) sind ebenfalls vergleichend dargestellt. So zeigt sich, dass das Wachstum im ersten Zeitraum bis Tag 3 des Experiments für alle Temperaturen ähnlich ist. 5 und 15 °C bleiben über die Zeit ungefähr auf ihrem anfänglichen Niveau, wobei *Fucus vesiculosus* bei 5 °C durchgehend bis zu 2 % pro Tag weniger wächst als bei 15 °C. 27 und 28 °C führen bis zum Tag 7 zu einem Einbruch der Wachstumsraten auf etwa 0 %. Während sich die Proben bei 27 °C vorerst auf diesem geringen Niveau halten können, fallen die Wachstumsraten bei 28 °C in der nachfolgenden Zeit in den negativen Bereich. Zwischen Tag 17 und Tag 21 wird hingegen auch die Wachstumsrate bei 27 °C leicht negativ. 29 °C führen schon nach 7 Tagen zu negativen Wachstumsraten.

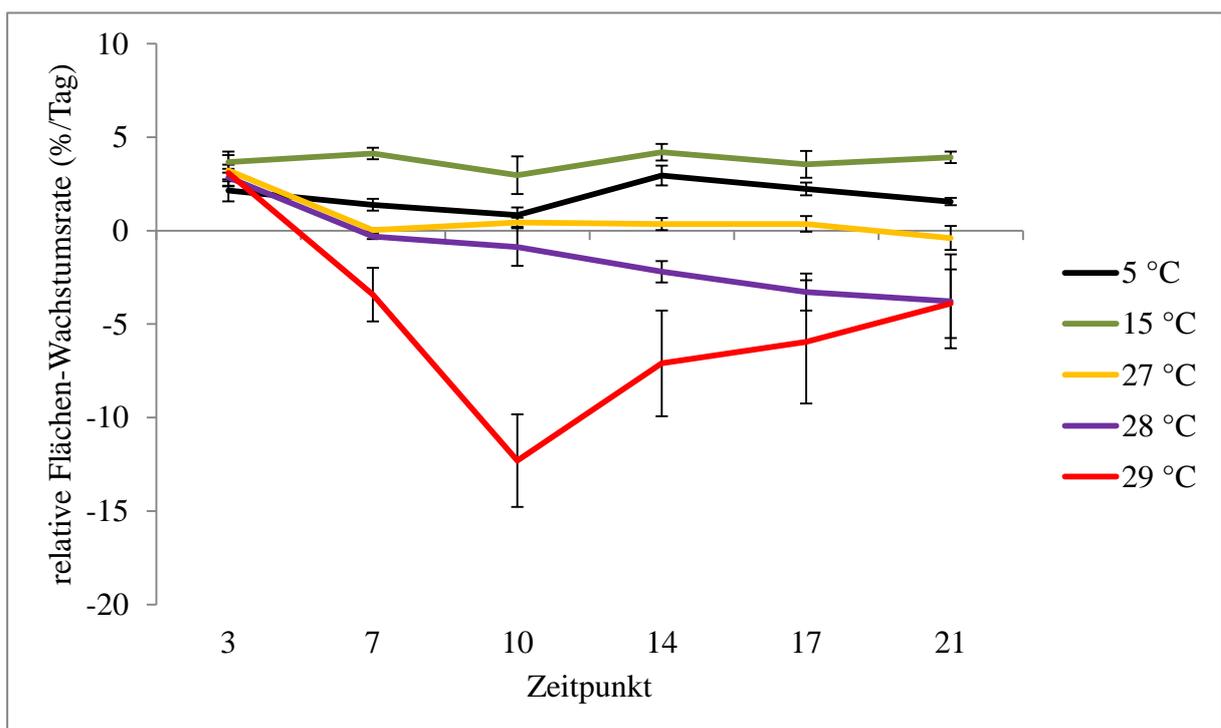


Abbildung 3.4: Relativer Flächenzuwachs pro Tag von *Fucus vesiculosus* zwischen den einzelnen Messzeitpunkten. Mittelwerte \pm Standardabweichung (N=4, Mittelwerte der Mittelwerte) für ausgewählte Temperaturbehandlungen.

Die zeitliche Entwicklung des relativen Längenwachstums ist in Abbildung 3.5 zu sehen. Die Parameter Länge und Fläche verhalten sich ähnlich, abgesehen von der Entwicklung der Proben bei 28 °C, die sich bis zum Tag 10 ähnlich entwickeln wie die *Fucus*-Stücke bei 27 °C und erst im Zeitraum zwischen Tag 10 und Tag 14 stark negative Wachstumsraten aufweisen.

Das relative Längenwachstum ist bei 27 °C mit Werten von über 3 % pro Tag stärker ausgeprägt als das Flächenwachstum, das die 1 %-Marke nach 7 Tagen nicht mehr überschreitet. Es gibt keine signifikanten Unterschiede über die Zeit für 5, 10 und 15 °C. Zu beachten ist, dass sich das Längenwachstum allgemein auf einer größeren Skala abspielt als Flächen- und Gewichtszunahme, obschon die Verhältnisse der verschiedenen Temperaturreaktionen zueinander ähnlich bleiben.

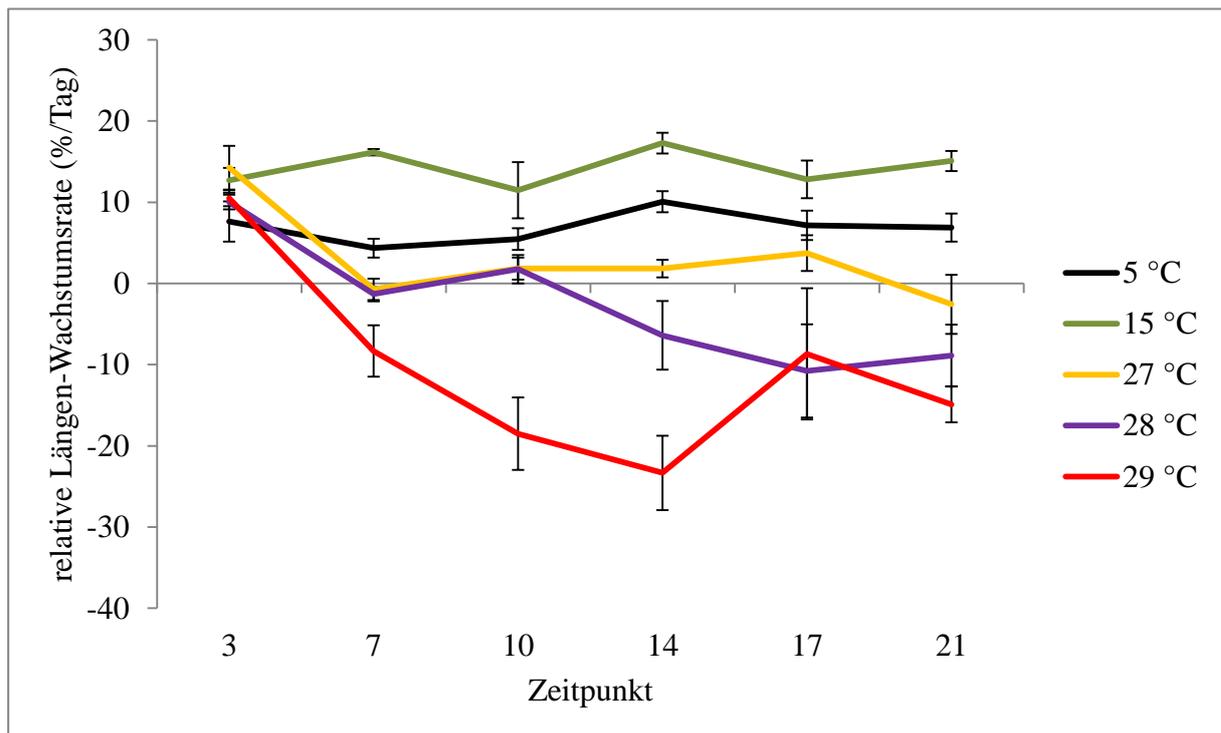


Abbildung 3.5: Relativer Längenwuchs pro Tag von *Fucus vesiculosus* zwischen den einzelnen Messzeitpunkten. Mittelwerte \pm Standardabweichung (N=4, Mittelwerte der Mittelwerte) für ausgewählte Temperaturbehandlungen.

Bei der relativen Gewichtszunahme über die Zeit (Abb. 3.6) fällt auf, dass auch in den ersten 3 Tagen schon signifikante Unterschiede zwischen den Temperaturen bestehen. Die Wachstumsrate bei 15 °C liegt dort bei mehr als 5 % pro Tag und bleibt über die Zeit auch in diesem Bereich, während bei den erhöhten Temperaturen von 27 bis 29 °C nur eine anfängliche Gewichtszunahme von etwa 2 % pro Tag erreicht wird. *Fucus vesiculosus* nimmt über die Zeit bei 27 °C mit etwa 1 % pro Tag weiterhin an Gewicht zu und unterschreitet nicht 0 % pro Tag, wie beim Längen- und Flächenwuchs beobachtet (Abb. 3.4 und 3.5). Auch hier zeigt sich erst nach 14 Tagen ein negatives Wachstum bei 28 °C, wie beim Längenwachstum. Die hohe Temperatur von 29 °C wird dagegen wieder nur 3 Tage ausgehalten, danach fallen die Wachstumsraten ins Negative. Bei 5 °C zeigt sich bis Tag 7 eine signifikante Erhöhung der Wachstumsrate, die daraufhin über die Zeit konstant bleibt.

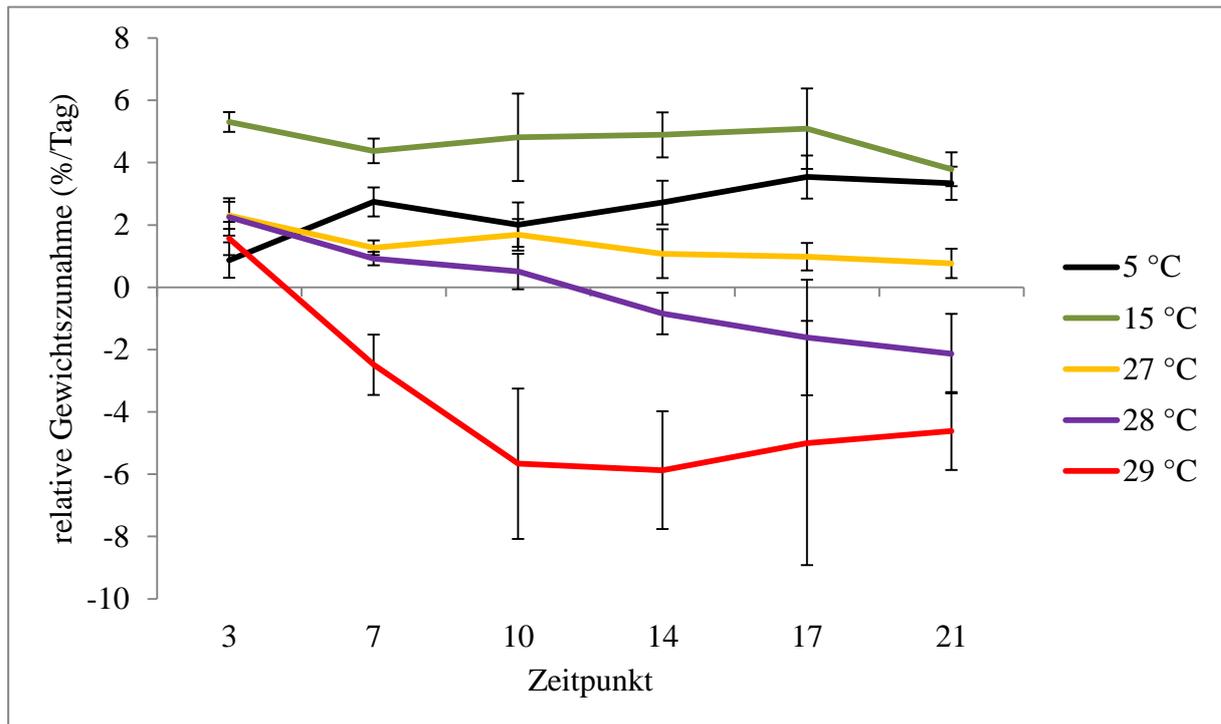


Abbildung 3.6: Relative Gewichtszunahme pro Tag von *Fucus vesiculosus* zwischen den einzelnen Messzeitpunkten. Mittelwerte \pm Standardabweichung (N=4, Mittelwerte der Mittelwerte) für ausgewählte Temperaturbehandlungen.

Bei den erhöhten, aber nicht letalen Temperaturen zeigen sich im Längenwachstum über die Zeit verschiedene Effekte, wie in Abbildung 3.7 dargestellt ist. Bei anfänglich ähnlichen Werten sinken die Wachstumsraten über die Zeit ab und differenzieren sich voneinander. Während das Wachstum bei 27 °C bei weniger als 4 % pro Tag liegt, bewegen sich die Wachstumsraten bei 26 °C bei etwa 5 % pro Tag, bei 24 °C werden etwa 7 % Längenwachstum pro Tag erreicht. Während bei 27 °C das Wachstum nach 7 Tagen eingestellt und nicht wieder effektiv aufgenommen wird, zeigen sich bei 24 °C bis zum Tag 17 keine signifikanten Unterschiede zwischen den Wachstumsraten über die Zeit, allerdings besteht ein signifikanter Unterschied zwischen dem Wachstum bis Tag 3 und dem Wachstum bis Tag 21. Die Gewichtszunahme liefert diesbezüglich keine signifikanten Unterschiede.

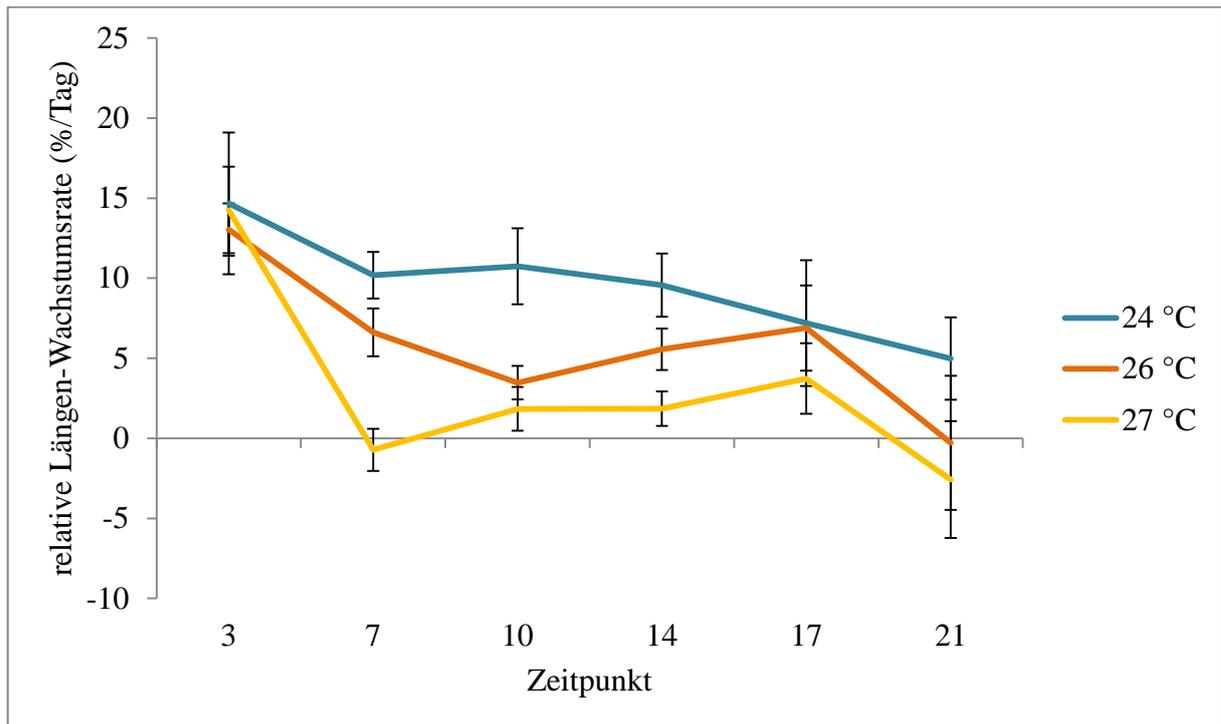


Abbildung 3.7: Relativer Längenzuwachs pro Tag von *Fucus vesiculosus* zwischen den einzelnen Messzeitpunkten. Mittelwerte \pm Standardabweichung (N=4, Mittelwerte der Mittelwerte) für ausgewählte Temperaturbehandlungen.

Allgemein auffällig ist ein signifikanter Einbruch der Wachstumsraten für alle Wachstumsparameter im Zeitraum bis Tag 10, zu sehen in Abbildung 3.8 am Beispiel der Länge, aber auch bei allen anderen Messungen sichtbar (s. Abb. A1 bis A3, Anhang). Signifikant ist dieser Effekt allerdings nur bei 20 °C für die Länge ($p < 0,01$, Tukey HSD). Die mittleren Wachstumsraten der *Fucus*-Stücke bei 20 °C fallen zwischen Tag 7 und Tag 10 um mehr als die Hälfte, steigen danach zwar wieder an, erreichen aber nicht mehr das vorherige Niveau.

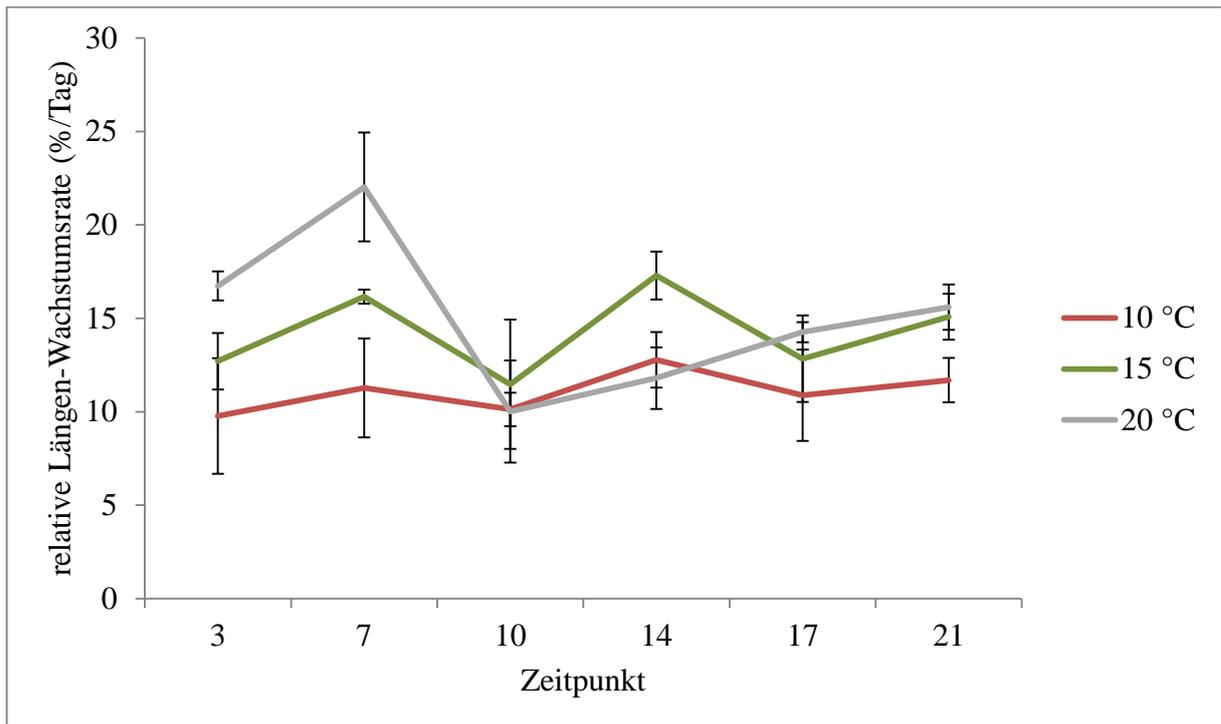


Abbildung 3.8: Relativer Längenzuwachs pro Tag von *Fucus vesiculosus* zwischen den einzelnen Messzeitpunkten. Mittelwerte \pm Standardabweichung (N=4, Mittelwerte der Mittelwerte) für ausgewählte Temperaturbehandlungen.

Für Gewicht und Länge zeigten RM ANOVA signifikante Unterschiede zwischen den Wachstumsraten bei unterschiedlichen Temperaturen. Die Ergebnisse der Tukey HSD Post-Hoc Tests zu den Temperatureffekten sind in Tabelle 3.1 zusammengefasst. Das Wachstum bei 5 °C besitzt signifikante Ähnlichkeiten zu dem bei 24 und 26 °C. Die Effekte von 10 °C lassen sich mit 20 und 24 °C gruppieren und die Wachstumsraten bei 15 °C besitzen signifikante Ähnlichkeiten zu den Effekten von 20 °C.

Tabelle 3.1: Signifikante Unterschiede der relativen Wachstumsraten entlang des Temperaturgradienten im Vergleich (Tukey HSD Post-Hoc Test, $p < 0,05$, N=4, Mittelwerte der Mittelwerte). Signifikante Unterschiede innerhalb eines Parameters sind mit Kleinbuchstaben angegeben.

	5 °C	10 °C	15 °C	20 °C	24 °C	26 °C	27 °C
Länge	a	b	c	c	b	-	-
Gewicht	a	b	c	bc	a	ad	d

3.1.3 Wachstumsraten in der Nachkultur

Um eine mögliche Erholung der durch die Temperatur gestressten Algen nachzuweisen, wurde eine Nachkultur für 10 Tage bei 16 °C angesetzt. In diese Nachkultur ging nur jeweils eine *Fucus*-Spitze pro Replik ein, dementsprechend werden die relativen Wachstumsraten in der Nachkultur nur mit den Wachstumsraten derselben Spitzen verglichen, die zuvor im Temperaturgradienten waren. 28 und 29 °C werden aus dieser Betrachtung aufgrund des offensichtlichen Todes der entsprechenden Algen herausgelassen.

Die Interaktion zwischen der Temperatur im Experiment und der Nachkultur war für alle drei Parameter signifikant (jeweils $p < 0,01$, RM ANOVA), der Effekt der Temperaturumstellung war nur beim Flächenwachstum signifikant, ($p < 0,01$, RM ANOVA) (s. Tab. A1 bis A3, Anhang).

Bezogen auf das Flächenwachstum (Abb. 3.9) zeigen nur die Spitzen, die zuvor bei 5 °C gehalten wurden, einen signifikanten Anstieg der Wachstumsrate in der Nachkultur. Einen bemerkenswerten, aber nicht signifikanten Wachstumsschub zeigen auch die *Fucus*-Spitzen, die zuvor bei 10 °C wuchsen. Alle anderen Wachstumsraten zeigen nur eine leichte, nicht signifikante Verringerung der Werte in der Nachkultur, aber keinesfalls eine Erholung.

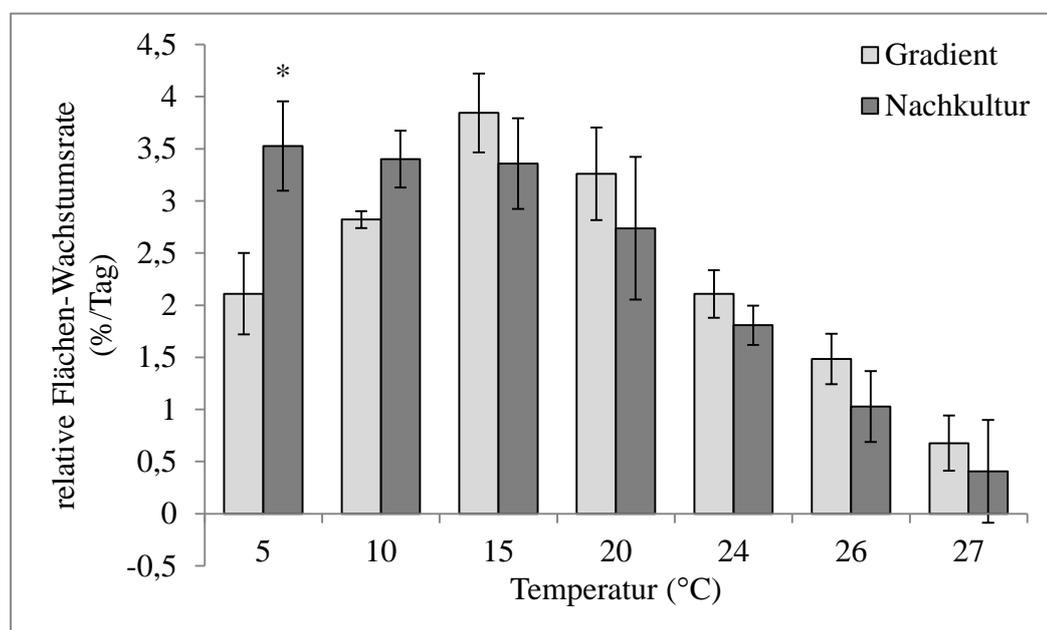


Abbildung 3.9: Vergleich der relativen Wachstumsraten der *Fucus vesiculosus* Flächen über 21 Tage im Temperaturgradienten (Gradient) und über 10 Tage in der Nachkultur bei 16 °C (Nachkultur). (N=4, Mittelwerte \pm Standardabweichung). Markierung signifikanter Unterschiede (Tukey HSD Post-Hoc Test) zwischen den Wachstumsraten im Temperaturgradienten und in der Nachkultur durch Sternchen (*).

Mit Blick auf das Längenwachstum (Abb. 3.10) zeigt sich auch eine signifikante Steigerung der Wachstumsrate der zuvor bei 10 °C gehaltenen *Fucus*-Stücke. Die Erholung der 5 °C-Spitzen zeigt sich bei diesem Parameter noch stärker als bei der Fläche, da die Wachstumsrate gemittelt über die 10 Tage in der Nachkultur um mehr als das Doppelte des Wertes bei 5 °C ansteigt. Auch wird in diesem Fall ein leichter, nicht signifikanter Anstieg der Wachstumsraten bei den zuvor in 24 und 26 °C gehaltenen Spitzen sichtbar, im Gegensatz zu dem leichten Abfall beim Flächenwachstum.

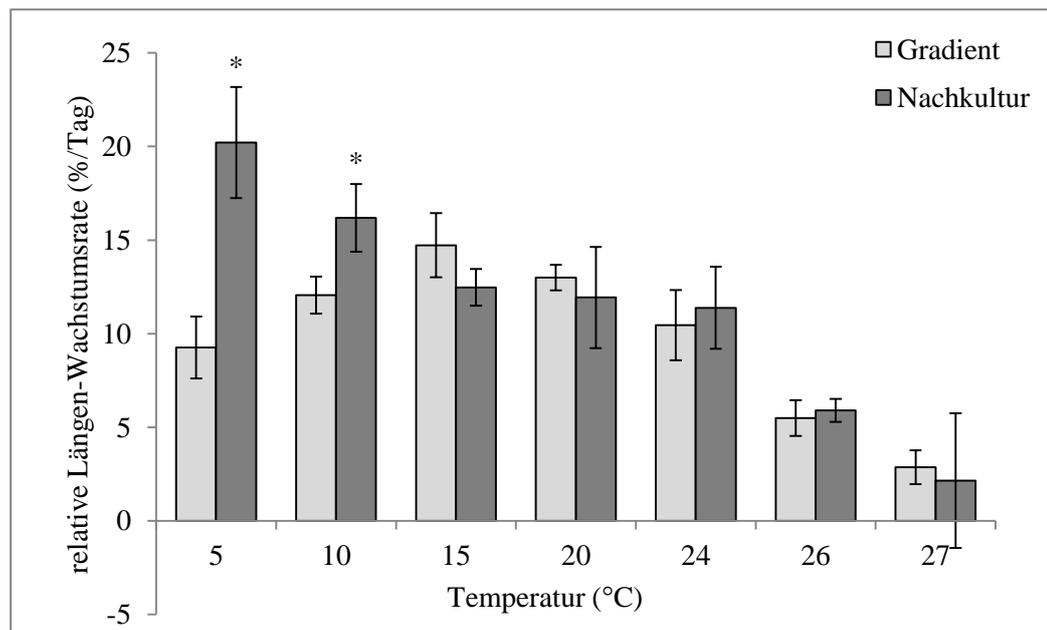


Abbildung 3.10: Vergleich der relativen Wachstumsraten der Länge von *Fucus vesiculosus* über 21 Tage im Temperaturgradienten (Gradient) und über 10 Tage in der Nachkultur bei 16 °C (Nachkultur). (N=4, Mittelwerte \pm Standardabweichung). Markierung signifikanter Unterschiede (Tukey HSD Post-Hoc Test) zwischen den Wachstumsraten im Temperaturgradienten und in der Nachkultur durch Sternchen (*).

Die Gewichtszunahme in der Nachkultur (Abb. 3.11) zeigt eine signifikante Zunahme der Wachstumsrate für die *Fucus*-Stücke bei zuvor 5 °C, wie auch die anderen Wachstumsparameter, allerdings wird in diesem Fall auch eine signifikante Abnahme der Wachstumsraten der Spitzen bei zuvor 15 °C deutlich. Bei den erhöhten Temperaturen zeigt sich auch hier keine Steigerung des Wachstums.

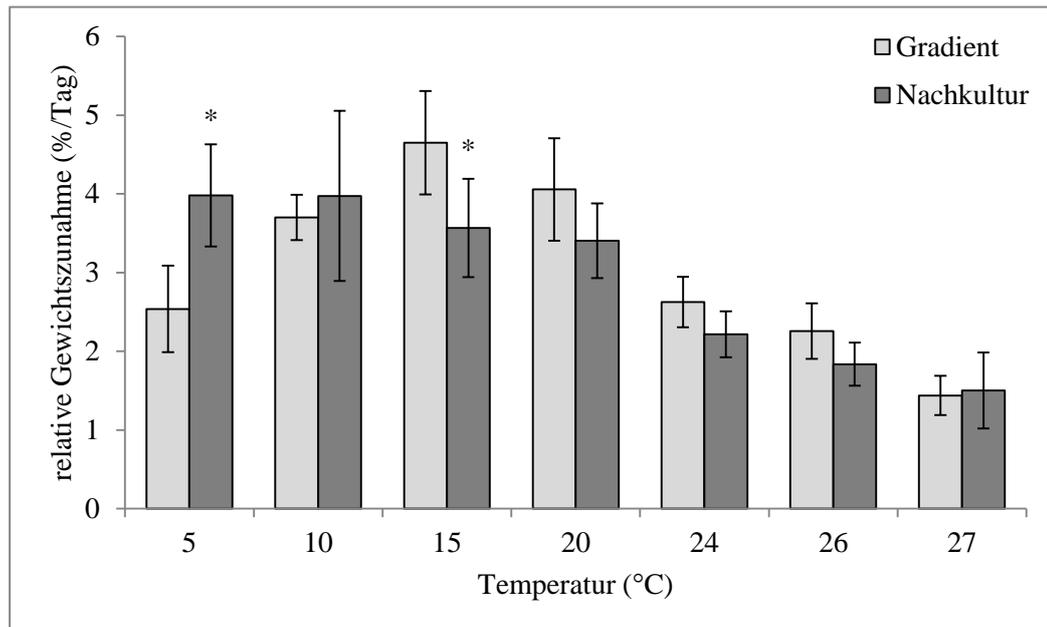


Abbildung 3.11: Vergleich der relativen Wachstumsraten des Gewichts von *Fucus vesiculosus* über 21 Tage im Temperaturgradienten (Gradient) und über 10 Tage in der Nachkultur bei 16 °C (Nachkultur). (N=4, Mittelwerte \pm Standardabweichung). Markierung signifikanter Unterschiede (Tukey HSD Post-Hoc Test) zwischen den Wachstumsraten im Temperaturgradienten und in der Nachkultur durch Sternchen (*).

Wie bereits dargestellt, ist die stärkste Reaktion der *Fucus*-Spitzen auf die Temperaturänderung die Steigerung des Längenwachstums. Bei einer vergleichenden Darstellung nur der tiefen und hohen Temperaturen im zeitlichen Verlauf (Abb. 3.12; für alle Temperaturen und Messparameter s. Abb. A4 bis A6, Anhang) zeigen sich die unterschiedlichen Reaktionen der *Fucus*-Spitzen auf die Temperaturänderung in Richtung des optimalen Bereichs.

Während die Längen-Wachstumsrate der 5 °C-Spitzen mit Beginn der Nachkultur sofort rapide ansteigt und die während des Gradientenversuches erreichten Wachstumsraten bis zum Tag 28 signifikant überschreitet, kann man zwar bei 24 und 26 °C einen leichten Trend zum Anstieg des Wachstums erkennen, allerdings ist dieser viel schwächer ausgeprägt. Bei 24 °C ist am Tag 31 aber ein signifikanter Unterschied zu Tag 21 zu verzeichnen, bei 26 °C treten keine signifikanten Effekte auf. Die Spitzen bei zuvor 27 °C zeigen zwar zu Beginn der Nachkultur einen Anstieg der Wachstumsraten, allerdings fallen diese zum Ende des Experiments wieder auf durchschnittlich 0 % pro Tag ab.

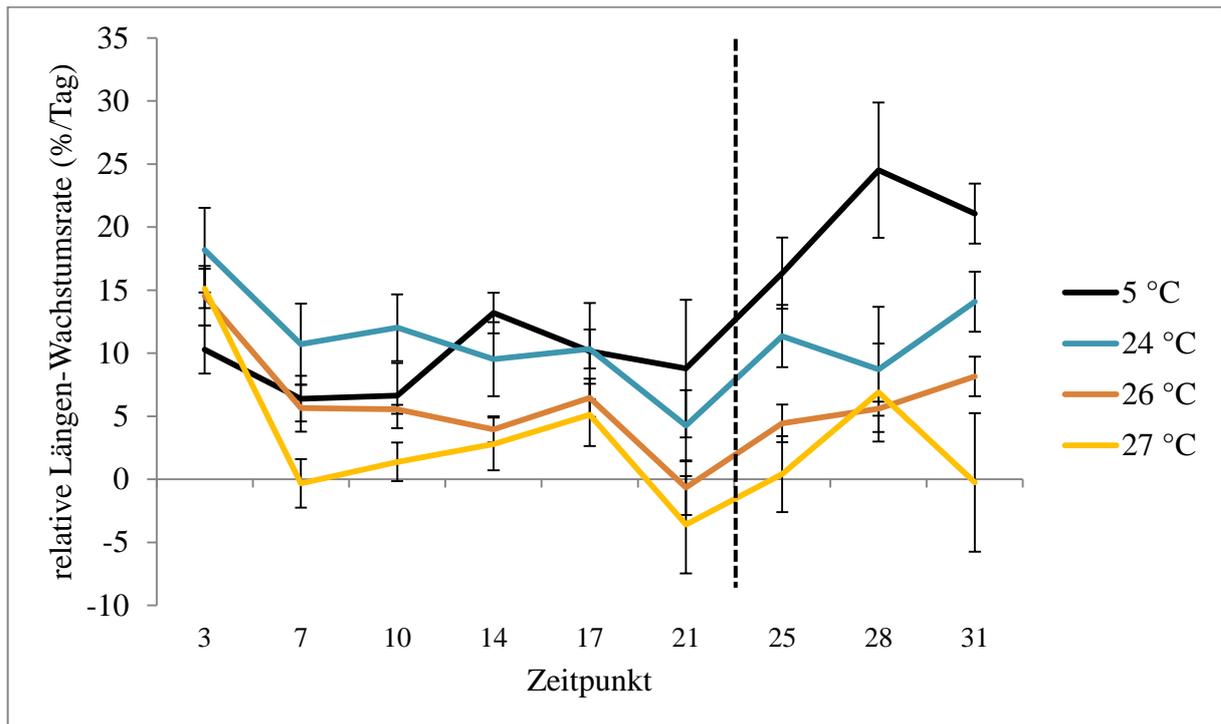


Abbildung 3.12: Relativer Längenzuwachs pro Tag von *Fucus vesiculosus* zwischen den einzelnen Messzeitpunkten. Mittelwerte \pm Standardabweichung (N=4) für ausgewählte Temperaturbehandlungen. Beginn der Nachkultur (Tag 22) markiert.

3.2 Photosynthesemessungen

3.2.1 Effektive Quantenausbeute über die Zeit

Die kontinuierlichen Yield-Messungen mit dem PAM-2100 liefern einen Überblick über den physiologischen Zustand der *Fucus*-Stücke im zeitlichen Verlauf. Alle Daten sind in Tabelle 3.2 zusammengefasst. Mit Hilfe des nichtparametrischen Friedman-Tests für mehrere abhängige Stichproben konnte der Effekt der Zeit für die einzelnen Temperaturen getestet werden. Die Ergebnisse der Analyse finden sich in Tabelle A5 im Anhang. Bei allen Temperaturen außer 15 und 20 °C zeigen sich signifikante Unterschiede im zeitlichen Verlauf. Bei 5 °C zeigt sich, dass sich die effektive Quantenausbeute im Bereich zwischen 0,6 und 0,8 bewegt. Signifikante Unterschiede zum Tag 0 zeigen sich nach 14 und 21 Tagen, dort sinken die Werte ab, um in der Nachkultur wieder so weit zu steigen, dass keine signifikanten Unterschiede zu anderen Zeitpunkten auftreten.

Als Beispiel für die effektive Quantenausbeute eines ungestressten *Fucus* sollen die Werte bei 15 und 20 °C dienen. Diese sind ohne große Ausreißer zwischen 0,7 und 0,8 verteilt und besitzen nur sehr geringe Standardabweichungen. Eine recht konstante Entwicklung ergibt sich bei den Temperaturen von 10 bis 26 °C. Allerdings zeichnet sich bei den Temperaturen 10, 24, 26 und 27 °C ein signifikantes Absinken der Quantenausbeute in der Nachkultur ab. Bei 27 °C zeigt sich bis zum Tag 7 keine besondere Auswirkung der erhöhten Temperatur. Am Tag 14 der Messungen allerdings wird eine Abnahme der Quantenausbeute bei gleichzeitiger Zunahme der Standardabweichung deutlich. Die Werte sinken von anfänglich fast 0,8 auf etwa 0,7 und in der Nachkultur auch darunter. Signifikant ist erst der Unterschied des niedrigen Werts am Tag 31 verglichen mit Tag 0.

Bei 28 °C tritt der erste Einbruch am Tag 7 des Experiments auf. Der mittlere Wert sinkt auf etwa 0,6 ab und die Standardabweichung wird merklich größer als zuvor. Am Tag 14 beträgt der mittlere Yield nur noch etwas mehr als 0,4 und sinkt weiterhin ab. Am Tag 21 wird der Unterschied der Werte zu den Tagen 0, 1 und 3 signifikant. Die Spitzen sind abgestorben und auch nicht mehr zu einer Erholung fähig.

Bei 29 °C zeigt sich der erste Einbruch bereits am Tag 3. Dort ist der Yield um einen Wert von 0,1 im Vergleich zum Beginn des Experiments gesunken. Am Tag 7 erreicht der mittlere Yield nicht einmal mehr einen Wert von 0,4, was den Tod der Spitzen markiert und in der Analyse einen signifikanten Unterschied zu Tag 0 darstellt. Zu diesem Zeitpunkt waren die Spitzen der Algenstücke abgestorben und degeneriert, es konnte also keine genaue Messung der Quantenausbeute mehr gewährleistet werden.

Tabelle 3.2: Effektive Quantenausbeute von *Fucus vesiculosus* an den einzelnen Messzeitpunkten im Temperaturgradienten und in der Nachkultur. Mittelwerte \pm Standardabweichung (N=4) für alle Temperaturen.

Temp. Zeitpkt.	5 °C	10 °C	15 °C	20 °C	24 °C	26 °C	27 °C	28 °C	29 °C
0	0,7418 $\pm 0,014$	0,7443 $\pm 0,008$	0,745 $\pm 0,0157$	0,756 $\pm 0,014$	0,7483 $\pm 0,016$	0,7598 $\pm 0,004$	0,7763 $\pm 0,004$	0,7593 $\pm 0,008$	0,7735 $\pm 0,011$
1	0,7028 $\pm 0,026$	0,7533 $\pm 0,008$	0,7538 $\pm 0,0119$	0,7605 $\pm 0,012$	0,755 $\pm 0,019$	0,7578 $\pm 0,012$	0,778 $\pm 0,010$	0,737 $\pm 0,027$	0,7203 $\pm 0,042$
3	0,653 $\pm 0,01$	0,729 $\pm 0,013$	0,7428 $\pm 0,0078$	0,7508 $\pm 0,014$	0,7583 $\pm 0,007$	0,7643 $\pm 0,003$	0,7655 $\pm 0,026$	0,7325 $\pm 0,035$	0,676 $\pm 0,098$
7	0,7008 $\pm 0,015$	0,7233 $\pm 0,013$	0,7465 $\pm 0,0068$	0,7558 $\pm 0,016$	0,7683 $\pm 0,007$	0,7668 $\pm 0,029$	0,7595 $\pm 0,028$	0,6158 $\pm 0,162$	0,389 $\pm 0,140$
14	0,636 $\pm 0,018$	0,727 $\pm 0,021$	0,7475 $\pm 0,01$	0,7575 $\pm 0,014$	0,7638 $\pm 0,010$	0,7795 $\pm 0,012$	0,7025 $\pm 0,111$	0,4263 $\pm 0,100$	0,429 $\pm 0,039$
21	0,6028 $\pm 0,080$	0,7353 $\pm 0,022$	0,740 $\pm 0,0281$	0,7473 $\pm 0,023$	0,766 $\pm 0,012$	0,7855 $\pm 0,010$	0,717 $\pm 0,060$	0,3378 $\pm 0,075$	0,4928 $\pm 0,062$
25	0,731 $\pm 0,033$	0,7463 $\pm 0,011$	0,7138 $\pm 0,0295$	0,7305 $\pm 0,024$	0,7355 $\pm 0,005$	0,7253 $\pm 0,029$	0,6903 $\pm 0,044$	0,441 $\pm 0,045$	0,3998 $\pm 0,068$
28	0,7208 $\pm 0,022$	0,719 $\pm 0,020$	0,7208 $\pm 0,0273$	0,743 $\pm 0,024$	0,7185 $\pm 0,005$	0,7315 $\pm 0,016$	0,6805 $\pm 0,045$	0,5278 $\pm 0,023$	0,4888 $\pm 0,022$
31	0,7098 $\pm 0,010$	0,7115 $\pm 0,018$	0,6795 $\pm 0,437$	0,7408 $\pm 0,027$	0,7178 $\pm 0,018$	0,7268 $\pm 0,020$	0,6683 $\pm 0,046$	0,5313 $\pm 0,014$	0,5018 $\pm 0,021$

3.2.2 Photosynthese-Irradianz-Kurven

Vor Beginn und zum Ende des Experiments wurden schnelle Photosynthese-Irradianz-Kurven aufgenommen, um die Photosyntheseaktivität bei verschiedenen Temperaturen untereinander und mit den Werten des *Fucus vesiculosus* aus dem Feld vergleichen zu können. Die Ergebnisse der statistischen Analysen finden sich in den Tabellen A6 und A7 im Anhang. Die Werte für die Spitzen bei 28 und 29 °C werden aufgrund der offensichtlich letalen Auswirkungen dieser Temperaturen über 21 Tage aus der Betrachtung herausgelassen.

3.2.2.1 Relative Elektronentransportrate

Bezogen auf die relative Elektronentransportrate werden die 3 Parameter α , P_{\max} und E_k untersucht. Der Lichtsättigungspunkt α (Abb. 3.13) zeigt keine signifikanten Unterschiede zwischen den Temperaturbehandlungen. Eine leichte, aber nicht signifikante Verringerung der Mittelwerte ist bei 5, 26 und 27 °C zu erkennen.

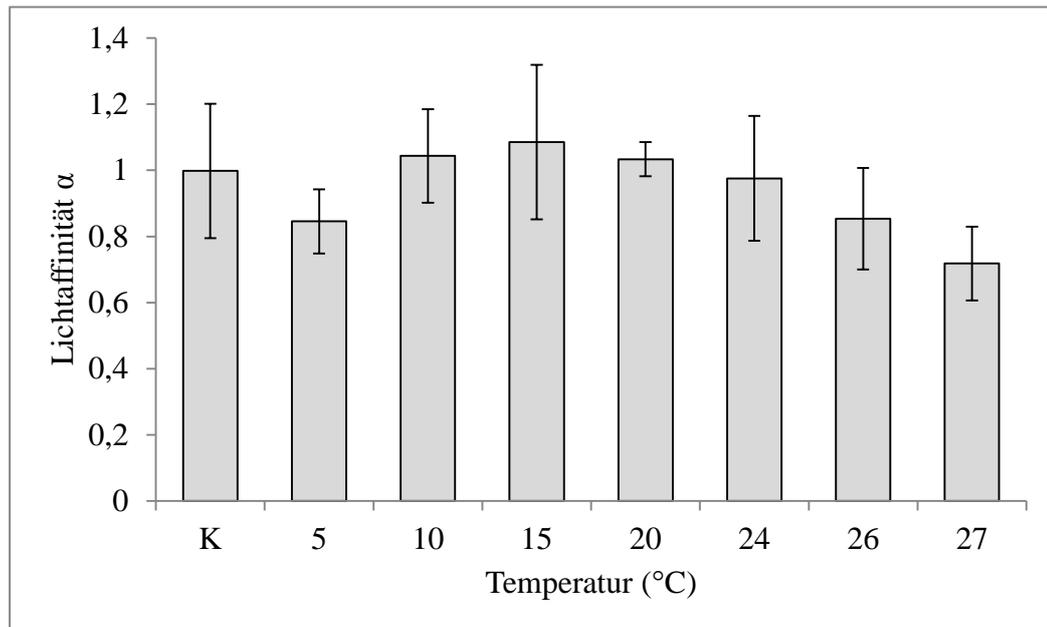


Abbildung 3.13: Mittlere Lichtaffinität α bei verschiedenen Behandlungen. K=Kontrolle, Mittelwerte \pm Standardabweichung mit N=10. Zeitpunkt der Messung der Spitzen im Temperaturgradienten: t(21). Temperaturen in °C, Mittelwerte \pm Standardabweichung mit N=4. ANOVA mit $p=0,5128$.

Die maximale Photosyntheserate P_{\max} (Abb. 3.14) zeigt im Gegensatz dazu signifikante Unterschiede zwischen den Behandlungen. Der Bereich von 20 bis 26 °C bildet mit rETR-Werten von 150 bis 200 die Gruppe mit den höchsten maximalen Photosyntheseraten. Die Werte der Kontrolle lassen sich mit 5, 10, 15, 20 und 27 °C gruppieren, bei maximalen rETR-Werten von etwa 100 bis 120. Damit liegen die geringsten Werte etwa bei 50 % der maximalen P_{\max} -Werte.

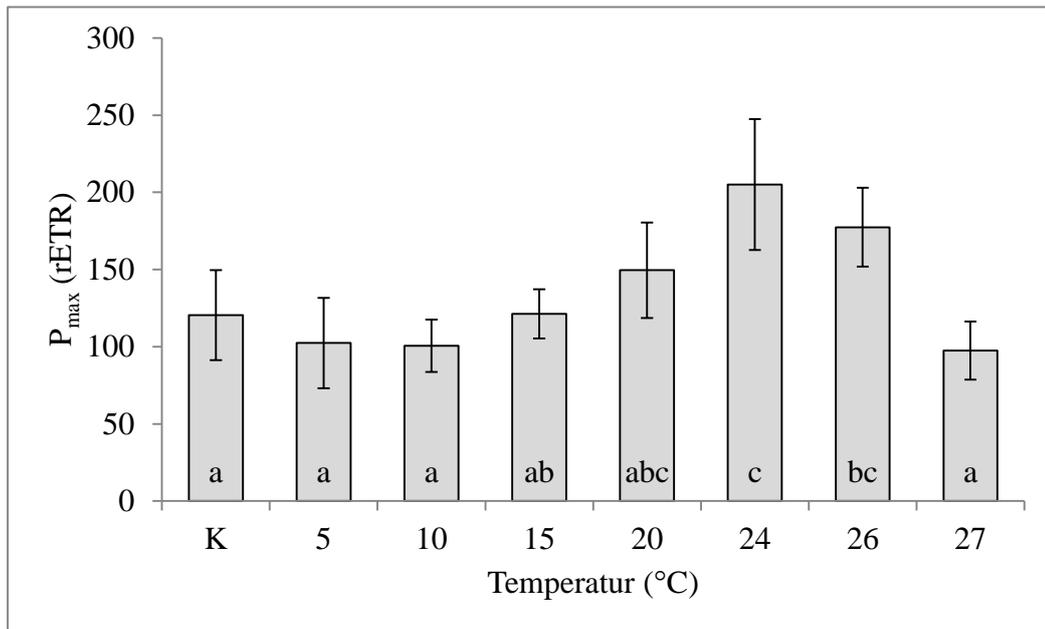


Abbildung 3.14: Mittlere maximale Photosyntheserate P_{\max} bei verschiedenen Behandlungen. K=Kontrolle, Mittelwerte \pm Standardabweichung mit $N=10$. Zeitpunkt der Messung der Spitzen im Temperaturgradienten: $t(21)$. Temperaturen in $^{\circ}\text{C}$, Mittelwerte \pm Standardabweichung mit $N=4$. ANOVA mit $p=0,00001$. Signifikante Unterschiede (Tukey HSD Post-Hoc Test) sind mit Kleinbuchstaben angegeben.

Ein ähnliches Bild ergibt sich bei der Darstellung des Lichtsättigungspunkts E_k in Abbildung 3.15. Die höchsten Werte werden bei 24 und 26 $^{\circ}\text{C}$ erreicht, in diesen Fällen beginnt die Sättigung erst bei starker Belichtung, bei etwas mehr als 200 $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Alle restlichen Behandlungen lassen sich zu einer signifikant ähnlichen Gruppe zusammenfassen, wobei die Effekte von 20 und 27 $^{\circ}\text{C}$ ebenfalls eine Ähnlichkeit zu den Werten bei 24 und 26 $^{\circ}\text{C}$ aufweisen. Der niedrigste E_k -Wert wird bei 10 $^{\circ}\text{C}$ erreicht und liegt bei weniger als 100 $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Hier zeigt sich also ein deutlicher Effekt der Temperaturen über 3 Wochen auf die maximale Photosyntheserate und den Lichtsättigungspunkt. Diese Auswirkungen sind zudem bei beiden Parametern ähnlich ausgeprägt.

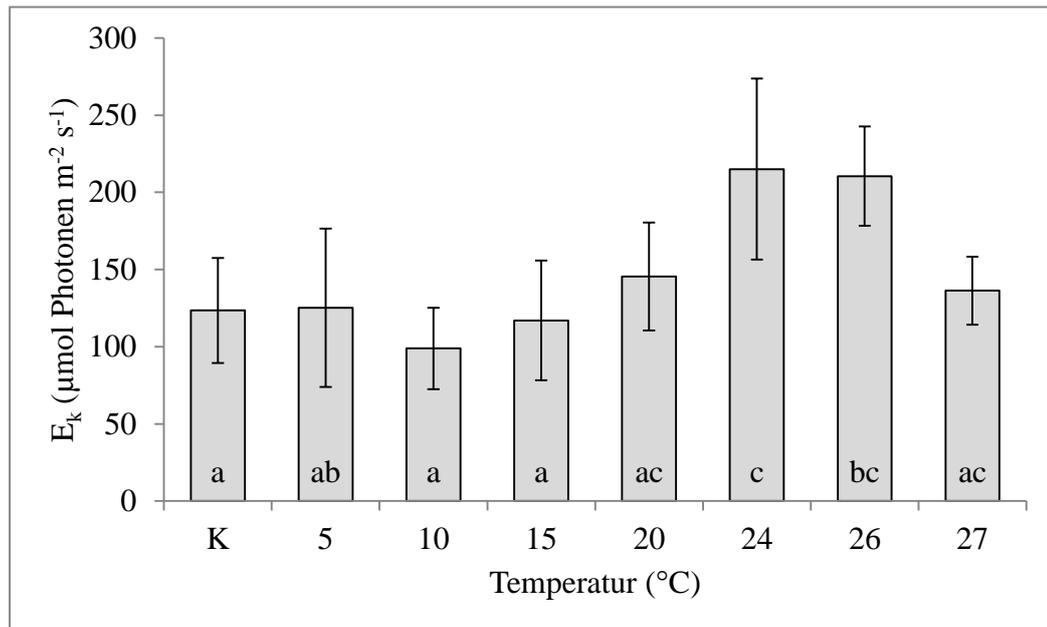


Abbildung 3.15: Mittlerer Lichtsättigungspunkt E_k bei verschiedenen Behandlungen. K=Kontrolle, Mittelwerte \pm Standardabweichung mit $N=10$. Zeitpunkt der Messung der Spitzen im Temperaturgradienten: $t(21)$. Temperaturen in $^{\circ}\text{C}$, Mittelwerte \pm Standardabweichung mit $N=4$. ANOVA mit $p=0,00044$. Signifikante Unterschiede (Tukey HSD Post-Hoc Test) sind mit Kleinbuchstaben angegeben.

3.2.2.2 Nichtphotochemisches Quenching

Die Analyse des nichtphotochemischen Quenchings erfolgte durch Ermitteln des maximalen Werts NPQ_{max} , der Photonенflussrate E_{50} , bei der 50 % des NPQ_{max} erreicht werden, und des Sigmoidizitätskoeffizienten n , der den Anstieg der Kurve in einer Darstellung des NPQ über der PFD beschreibt. $n < 1$ bedeutet eine asymptotische Annäherung der Kurve an NPQ_{max} , $n > 1$ steht für eine sigmoidale Kurve (Serôdio & Lavaud, 2011). Je ein Replikat der Behandlungen bei 5 und 24 $^{\circ}\text{C}$ wurde aus der statistischen Analyse aufgrund unrealistischer Fits in das Modell herausgelassen.

Die statistische Analyse des Sigmoidizitätskoeffizienten n ergibt keine signifikanten Unterschiede zwischen den Temperaturen (Abb. 3.16). Die Mittelwerte bewegen sich zwischen etwa 1,5 für 24 $^{\circ}\text{C}$ und fast 3 für 5 $^{\circ}\text{C}$. Die Mittelwerte bei 5 $^{\circ}\text{C}$ weisen eine hohe Standardabweichung von fast 1,5 auf.

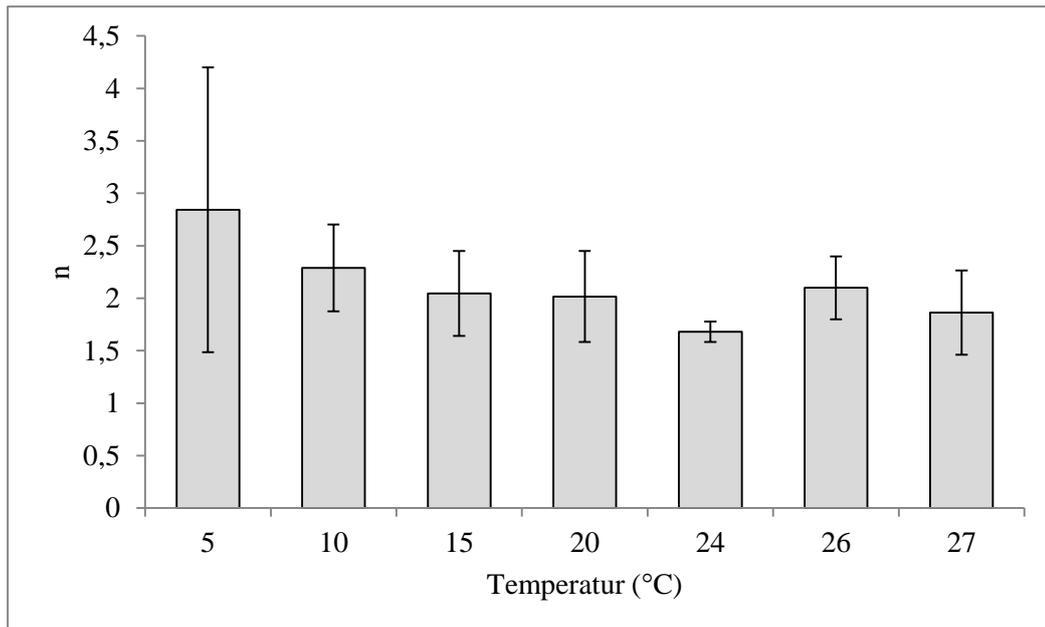


Abbildung 3.16: Mittlerer Sigmoidizitätskoeffizient n nach 3 Wochen im Temperaturgradienten. Mittelwerte \pm Standardabweichung mit $N=4$, für 5 und 24 °C $N=3$. ANOVA zeigt keine signifikanten Unterschiede ($p=0,27817$).

Auch für die maximale Rate des nichtphotochemischen Quenchings NPQ_{max} zeigen sich keine signifikanten Unterschiede (Abb. 3.17). Allerdings zeigen die Mittelwerte bei 5 °C auch hier eine hohe Standardabweichung. NPQ_{max} scheint bei 5 und 27 °C etwas geringer auszufallen als bei den Temperaturen dazwischen.

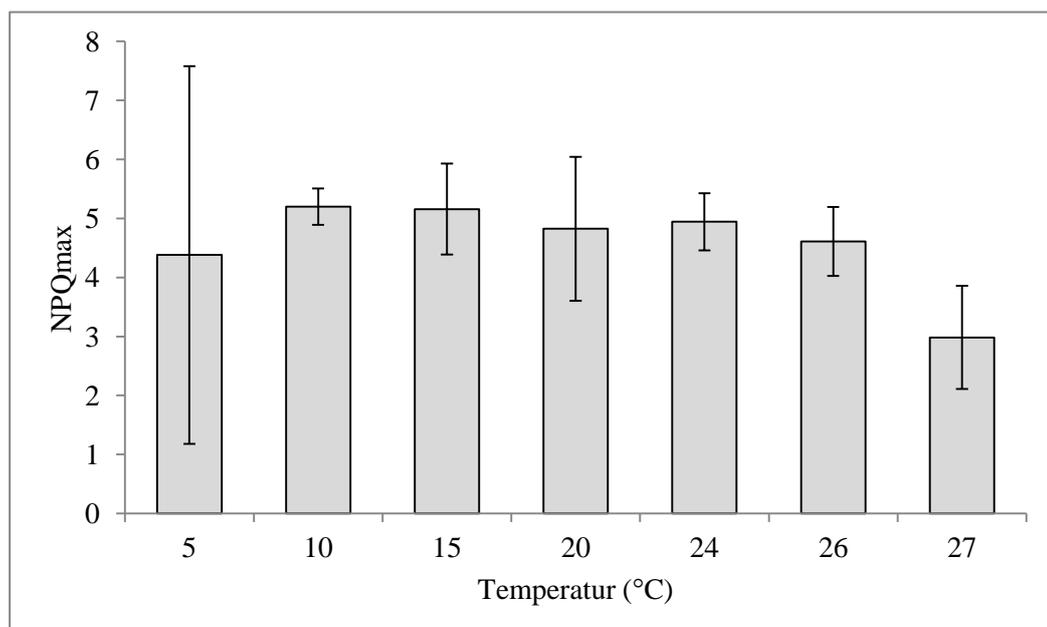


Abbildung 3.17: Mittlere maximale Rate des nichtphotochemischen Quenchings NPQ_{max} nach 3 Wochen im Temperaturgradienten. Mittelwerte \pm Standardabweichung mit $N=4$, für 5 und 24 °C $N=3$. ANOVA mit $p=0,11344$.

Für den E_{50} Wert zeigen sich ebenfalls keine signifikanten Unterschiede zwischen den Temperaturbehandlungen (Abb. 3.18). Die Mittelwerte bewegen sich im Bereich zwischen 300 und 400 $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$, wobei bei 27 °C der geringste und bei 24 °C der höchste Wert erreicht wird.

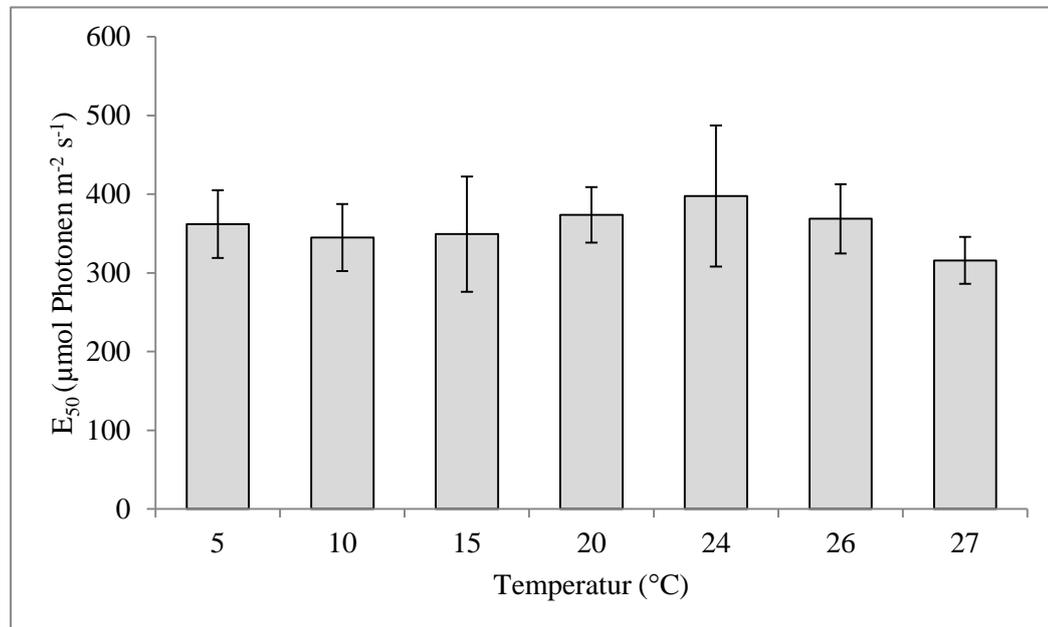


Abbildung 3.18: Mittlerer E_{50} Wert nach 3 Wochen im Temperaturgradienten. Mittelwerte \pm Standardabweichung mit $N=4$, für 5 und 24 °C $N=3$. ANOVA mit $p=0,55133$.

3.3 Chlorophyllgehalt

Die Analyse der gefriergetrockneten und gemahlten Proben auf den Chlorophyll a- sowie den Chlorophyll c- Gehalt in mg g^{-1} DW (dry weight) zeigte in beiden Fällen keine signifikante Auswirkung der Temperaturen von 5 bis 27 °C auf die Pigmentkonzentration in der Trockenmasse (Tab. A8, Anhang). Obwohl das Material bei 28 und 29 °C zum Versuchsende bereits stark degeneriert war, sind die Messwerte vergleichend dargestellt, aber nicht in der Statistik berücksichtigt worden. Bei 5 und 10 °C zeigen sich im Vergleich zu den anderen Behandlungen leicht geringere Werte in der Chlorophyll a- Konzentration (Abb. 3.19). Bei der Chlorophyll c- Konzentration fallen die großen Standardabweichungen für den Bereich von 15 bis 24 °C auf, allerdings sind die Mittelwerte alle sehr ähnlich zueinander (Abb. 3.20). Allgemein liegt die Konzentration des Chlorophyll a etwa achtfach höher als die des Chlorophyll c.

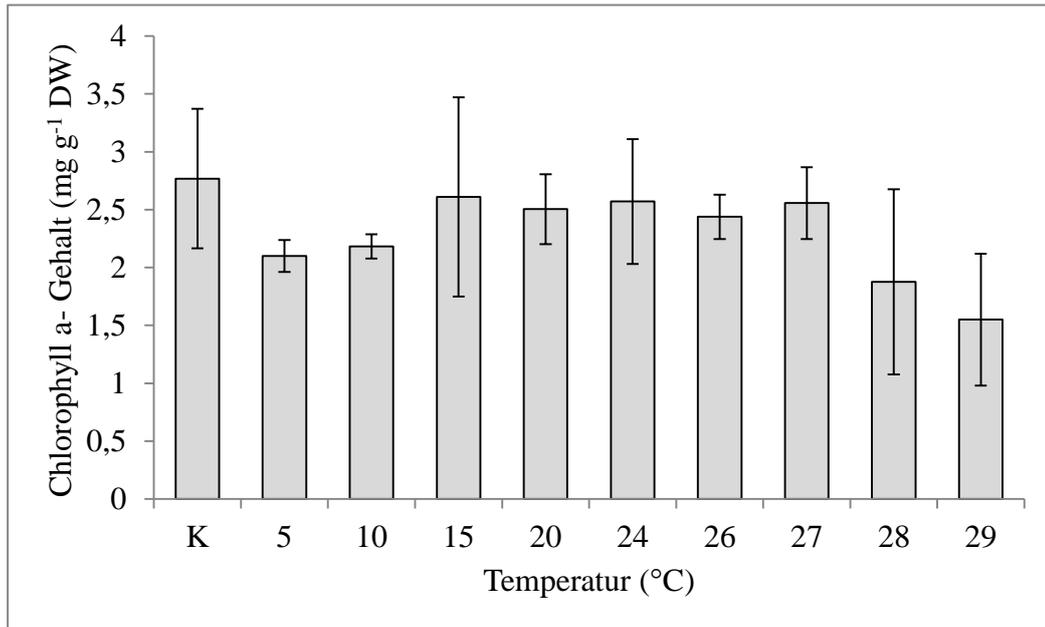


Abbildung 3.19: Mittlerer Chlorophyll a- Gehalt kurz nach Entnahme aus dem Feld (K=Kontrolle) und nach 3-wöchiger Temperaturbehandlung. Kontrolle: Mittelwerte \pm Standardabweichung mit N=10. Temperatur: Mittelwerte \pm Standardabweichung mit N=4. ANOVA (K, 5 – 27 °C) mit $p=0,37843$.

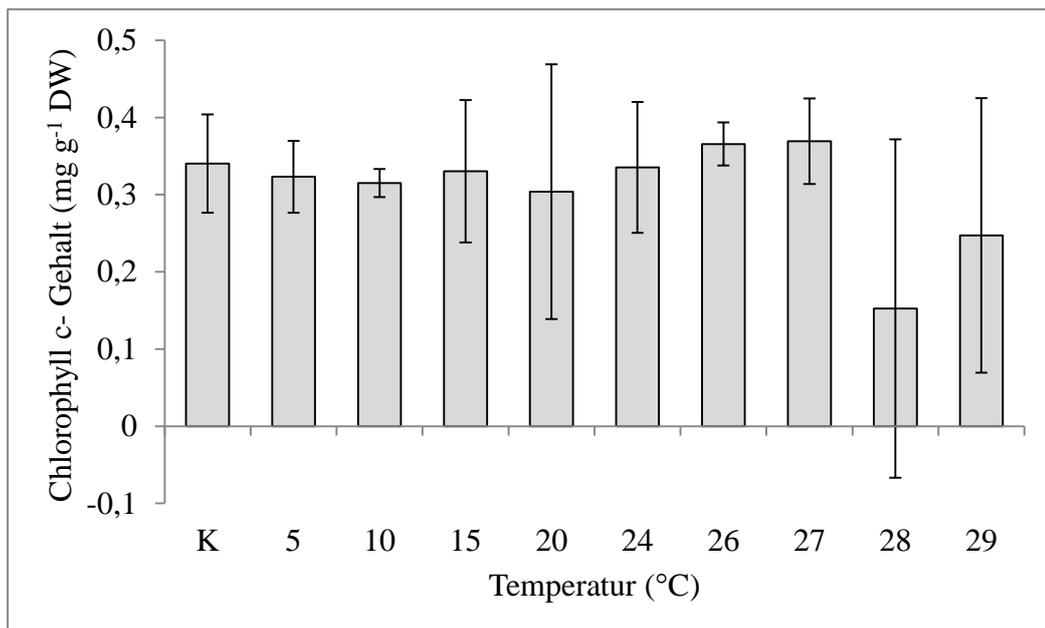


Abbildung 3.20: Mittlerer Chlorophyll c- Gehalt kurz nach Entnahme aus dem Feld (K=Kontrolle) und nach 3-wöchiger Temperaturbehandlung. Kontrolle: Mittelwerte \pm Standardabweichung mit N=10. Temperatur: Mittelwerte \pm Standardabweichung mit N=4. ANOVA (K, 5 – 27 °C) mit $p=0,92614$.

3.4 Kohlenstoff- und Stickstoffgehalt

Bei der Analyse auf Kohlenstoff und Stickstoff werden die einzelnen Gehalte in Prozent pro Trockengewicht betrachtet, sowie der Wert des Quotienten aus Kohlenstoff und Stickstoff. All diese Parameter zeigen signifikante Änderungen über die verschiedenen Behandlungen (Tab. A9, Anhang).

Wie in Abbildung 3.21 zu sehen, bewegt sich der mittlere Stickstoffgehalt zwischen 1,5 und 4 % der Trockenmasse. Den höchsten Stickstoffgehalt abseits der abgestorbenen Proben zeigen die Spitzen in der Kontrolle und bei 5 °C mit etwa 2,5 %. Bei 15 bis 26 °C ist der Stickstoffgehalt gegenüber diesen Werten nach 3 Wochen signifikant gesunken, mit einem minimalen Wert von etwa 1,5 % bei 20 °C. Bei 10 und 27 °C liegt der Stickstoffgehalt intermediär bei etwa 2 % der Trockenmasse. Bei 28 und 29 °C steigt der Stickstoffgehalt wieder auf etwa 3,8 % an.

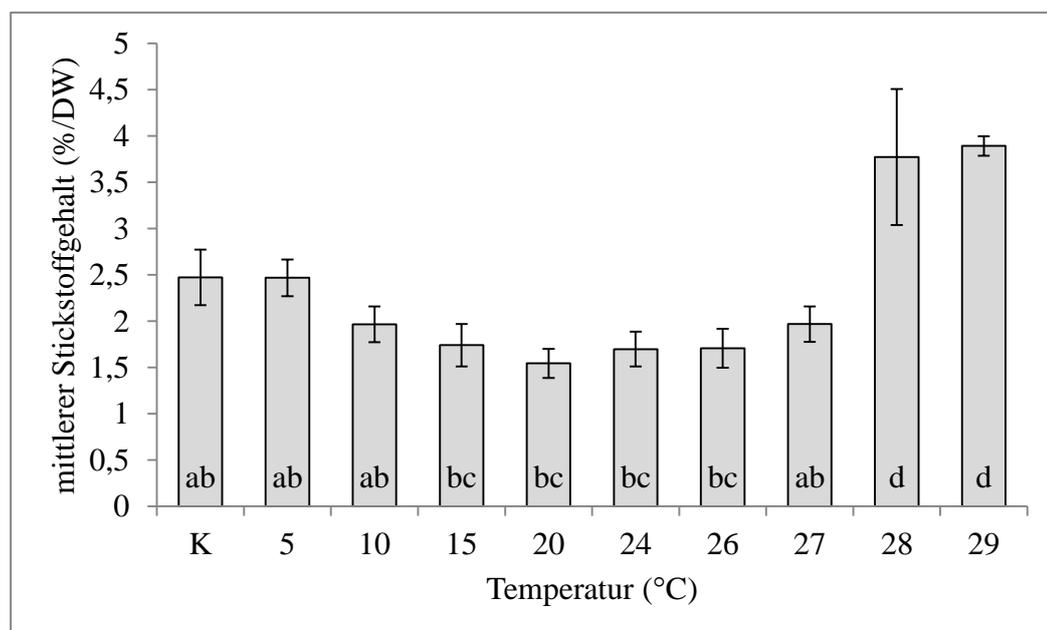


Abbildung 3.21: Mittlerer Stickstoffgehalt kurz nach Entnahme aus dem Feld (K=Kontrolle) und nach 3-wöchiger Temperaturbehandlung. Kontrolle: Mittelwerte \pm Standardabweichung mit N=10. Temperatur: Mittelwerte \pm Standardabweichung mit N=4. ANOVA mit $p=0,00000$. Signifikante Unterschiede (Tukey HSD Post-Hoc Test) sind mit Kleinbuchstaben angegeben.

Der mittlere Kohlenstoffgehalt (Abb. 3.22) spielt sich in einer höheren Größenordnung ab, mit Werten zwischen 37 und 40 % der Trockenmasse. Hier zeigt sich der geringste Wert bei den Spitzen bei 29 °C, signifikant ähnlich zur Kontrolle. Dem gegenüber werden signifikant erhöhte, maximale Kohlenstoffanteile bei 5 bis 15 und 24 bis 27 °C erreicht, wobei 15 bis 24 °C geringere Werte bedingen, nicht signifikant verschieden zur Kontrolle, mit einem lokalen Minimum bei 20 °C mit 37,5 % Kohlenstoff in der Trockenmasse.

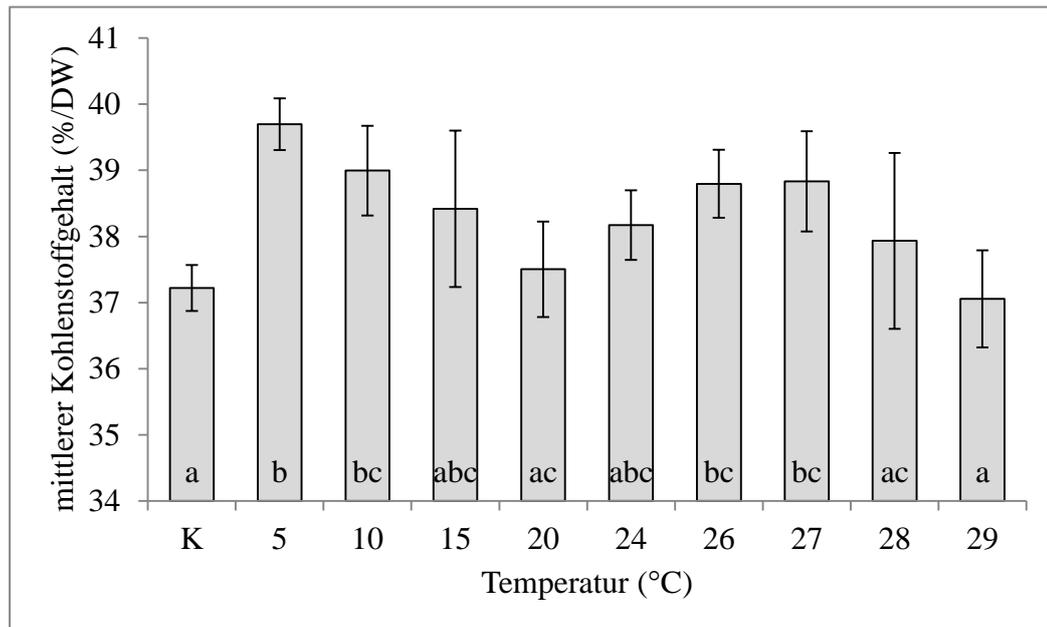


Abbildung 3.22: Mittlerer Kohlenstoffgehalt kurz nach Entnahme aus dem Feld (K=Kontrolle) und nach 3-wöchiger Temperaturbehandlung. Kontrolle: Mittelwerte \pm Standardabweichung mit $N=10$. Temperatur: Mittelwerte \pm Standardabweichung mit $N=4$. ANOVA mit $p=0,00000$. Signifikante Unterschiede (Tukey HSD Post-Hoc Test) sind mit Kleinbuchstaben angegeben.

Diese Ergebnisse in Relation gebracht ergeben das Kohlenstoff-Stickstoff-Verhältnis in Abbildung 3.23. Die abgestorbenen Proben bei 28 und 29 °C bilden das Minimum mit einem Verhältniswert von ungefähr 10-fach höherer Kohlenstoff- als Stickstoffkonzentration. Die geringsten Werte abseits dieser Proben liefern die *Fucus*-Spitzen aus dem Feld und bei 5 °C mit einem Verhältniswert von etwa 15. Die Werte zwischen 10 und 27 °C folgen zwar einer leichten Optimumkurve mit den höchsten C/N-Werten bei 15 bis 26 °C und einem leicht ausgeprägten Maximum bei 20 °C, sind aber nicht signifikant verschieden zueinander, sondern nur zur Kontrolle und zu 28 und 29 °C. 15 bis 26 °C sind dazu signifikant verschieden zu 5 °C.

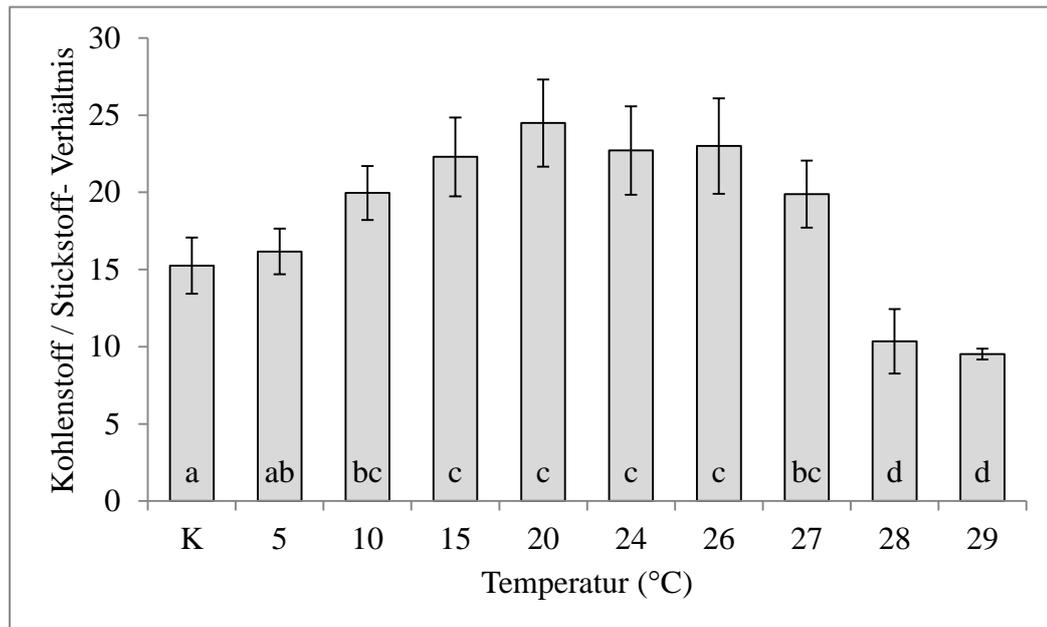


Abbildung 3.23: Mittleres Kohlenstoff / Stickstoff- Verhältnis kurz nach Entnahme aus dem Feld (K=Kontrolle) und nach 3-wöchiger Temperaturbehandlung. K=Kontrolle bei Start, Mittelwerte \pm Standardabweichung mit N=10. Mittelwerte \pm Standardabweichung mit N=4. ANOVA mit $p=0,00000$. Signifikante Unterschiede (Tukey HSD Post-Hoc Test) sind mit Kleinbuchstaben angegeben.

3.5 Weitere Beobachtungen

Ein weiterer Indikator für den Zustand der Algen waren die optischen und haptischen Eigenschaften der Spitzen. Anhand der Fotos konnte die Anzahl der nekrotischen Spitzen pro Temperaturbehandlung im zeitlichen Verlauf bestimmt werden (Tab. 3.3). So zeigte sich bei 29 °C ein rapides Absterben der Spitzen nach Tag 3. Bei 28 °C dauerte dieser Vorgang etwas länger, doch waren nach 17 Tagen auch dort alle Spitzen abgestorben. Bei 27 °C begann die Degradation der *Fucus*-Stücke nach 2 Wochen. Bis zum Ende der dritten Woche waren 25 % der Spitzen nekrotisch. Aus dieser Tabelle lassen sich Überlebenskurven für die verschiedenen Temperaturen erstellen (Abb. 3.24).

Tabelle 3.3: Anzahl der nekrotischen Spitzen pro Zeitpunkt und Temperatur für erhöhte Temperaturen. Werte in Prozent ermittelt aus 16 Spitzen pro Temperaturbehandlung. Keine nekrotischen Spitzen bei 27 °C bis Tag 10 und bei 28 und 29 °C bis Tag 3. Farbmarkierung – Grün: 0 % nekrotisch; orange: ≤ 50 % nekrotisch; rot: >50 % nekrotisch

	27 °C	28 °C	29 °C
t(0)	0,00	0,00	0,00
t(3)	0,00	0,00	0,00
t(7)	0,00	12,50	81,25
t(10)	0,00	50,00	100,00
t(14)	6,25	81,25	100,00
t(17)	12,50	100,00	100,00
t(21)	25,00	100,00	100,00

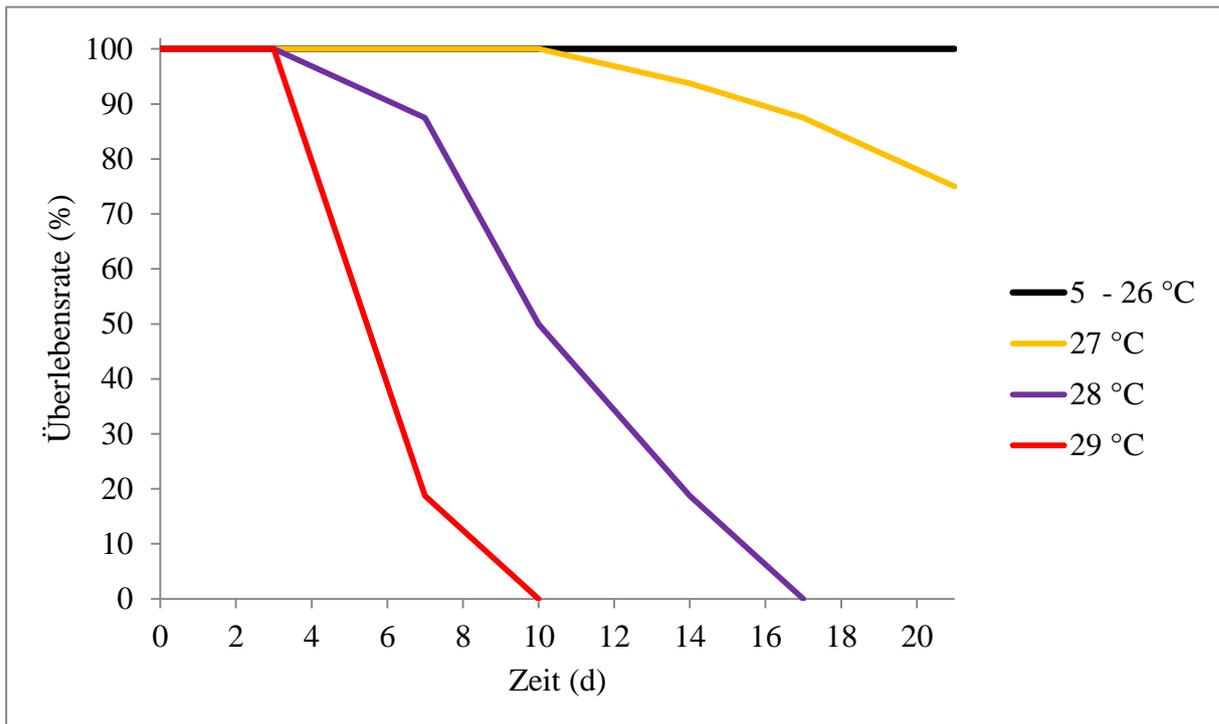


Abbildung 3.24: Überlebenskurve für *Fucus vesiculosus* für verschiedene Temperaturen über die Zeit. Überlebensrate in % bei N=16.

24 und 26 °C führten zwar nicht zum Absterben der Algen, aber die erhöhte Temperatur wirkte sich trotzdem auf die *Fucus*-Spitzen aus. Sie wurden unflexibel, brüchig und hart. Die Spitzen bei 5 °C, die ähnliche Wachstumsraten aufweisen, zeigten in dieser Hinsicht keine derartige Entwicklung. Ein Vergleich des Gewicht-Flächen-Verhältnisses zeigte allerdings keine signifikanten Unterschiede zwischen den Temperaturbehandlungen (ANOVA mit $p=0,205222$, Abb. A7 und Tab. A4, Anhang).

Eine vergleichende fotografische Darstellung von *Fucus*-Spitzen über die Zeit bei verschiedenen Temperaturen findet sich im Anhang (Tab. A10, Anhang).

4 Diskussion

4.1 Fehlerquellen

Zu Beginn ist es wichtig zu bemerken, dass in diesem Versuch mit Zuschnitten von *Fucus*-Spitzen gearbeitet wurde. Da das Wachstum ausschließlich durch das Apikalmeristem stattfindet, ist diese Methode im Rahmen dieser Arbeit gerechtfertigt. Allerdings ist zu erwarten, dass bei Experimenten mit intakten Algen oder auch mehreren variablen Faktoren andere Effekte auftreten.

Eine wichtige Voraussetzung für diesen Versuch war die Konstanzhaltung aller abiotischen Faktoren. Die individuelle Beleuchtung der Wasserbäder und die Zufuhr von künstlicher Luft ließen eine weitgehende Kontrolle der Faktoren zu, allerdings ließen sich einige Fehlerquellen nicht vermeiden. Die Beleuchtung wurde durch die Photonenflussrate am Boden der leeren Wasserbecken eingestellt, eine Messung auf den Becherglasdeckeln vor Beginn des Versuchs zeigte allerdings starke Unterschiede, sodass die Beleuchtung teilweise korrigiert werden musste, um zu große Unterschiede auszugleichen. Am 19.05.2014 (Tag 11 für 10 und 15 °C und Tag 9 für 20 °C) musste zudem die Lampe des 15 °C-Beckens ausgewechselt werden, was sich eventuell auch auf die angrenzenden Becken mit 10 und 20 °C auswirkte.

Am 01.05.2014 (Tag 3 für 5, 10 und 15 °C, Tag 1 für 20 °C) wurde die Belüftung gedrosselt, da die Gasmischanlage über ihrer Kapazität arbeitete. Das führte einerseits zu einer geringeren CO₂-Zufuhr als zuvor, und andererseits dazu, dass die Stücke nicht mehr dauerhaft im Medium rotierten und sich so teilweise gegenseitig beschatteten.

Das Medium wurde nach Augenmaß im Verhältnis 1:1 (VE-Wasser zu Helgoländer Seewasser) gemischt. Dadurch ergaben sich Schwankungen in den Salinitäten (15,6 PSU ± 10 %), aber es konnte eine möglichst konstante Nähstoffkonzentration gewährleistet werden, da das Volumen in den Wasserbehältern immer gleich war und dadurch im selben Verhältnis mit PE-Nährlösung angereichert werden konnte.

Mit der Zeit nahm auch das Epiphytenwachstum in den Bechergläsern zu. Obwohl zu jedem Messzeitpunkt die Epiphyten möglichst akkurat durch vorsichtiges Kratzen oder Abziehen entfernt wurden, konnte deren Wachstum nicht verhindert werden. Gerade bei den Proben in den erhöhten Temperaturen führte ein Entfernen der Epiphyten gelegentlich auch zur zusätzlichen Schädigung der *Fucus*-Stücke. Außerdem muss auch eine Reduktion der Produktivität durch Epiphyten berücksichtigt werden (D'Antonio, 1985). Einen geringen

Effekt können auch Epiphyten bedingen, die unbeachtet in die späteren Analysen auf Inhaltsstoffe eingegangen sind.

Ab Tag 7 war bei den Proben 10.4A und 15.4C die Ausbildung von je einer Rezeptakel an einer der beiden Spitzen zu erkennen. Diese beiden Proben stellten damit die einzigen fertilen Spitzen im Experiment dar, was sich auf das Wachstum ausgewirkt haben kann.

Bei den Wachstumsmessungen können Reflektionen bei der Aufnahme der Fotos die Flächen- und Längenanalyse beeinflusst haben. Außerdem kann das Ergebnis variieren, wenn die *Fucus*-Stücke über die Zeit nicht in jedem Bild gleichmäßig ausgerichtet sind oder sich Teile eines Algenstücks überlagern, was nicht immer vermieden werden konnte. Ebenso beeinflusst die Position der Referenzfläche die Auswertung. Rückständiges Wasser an den Proben kann trotz des definierten Abtrocknens die Messungen des Frischgewichts beeinflussen.

Messungen mit dem PAM-2100 unterlagen Variationen durch mögliche Messfehler bei Ausbildung von Blasen an den *Fucus*-Spitzen, wodurch der definierte Abstand zwischen Probe und Messsonde nicht mehr eingehalten werden konnte.

Die Anzahl der Replikate in diesem Versuch ist ressourcenbedingt sehr gering. Um genauere Ergebnisse der Statistik gewährleisten zu können, sollte der Stichprobenumfang mindestens $N=10$ betragen, um Zufallseffekte und Fehler geringer gewichten zu können.

Unter Berücksichtigung dieser Fehlerquellen werden die Ergebnisse im Folgenden ausgewertet und diskutiert.

4.2 Interpretation der Ergebnisse

4.2.1 Wachstumsraten

Aus den Ergebnissen der Wachstumsraten lässt sich schließen, dass die optimale Wachstumstemperatur von *Fucus vesiculosus* aus der Kieler Förde bei 15 bis 20 °C liegt. Fortes & Lüning (1980) stellten ein deutliches Maximum des Längenwachstums bei 15 °C für Helgoländer *Fucus vesiculosus* über 1 Woche fest. Deren Proben wurden im März oder April entnommen, also können jahreszeitliche Unterschiede zwischen den Ergebnissen der beiden Versuche ausgeschlossen werden. Die Intervalle im Temperaturgradienten betragen 5 °C, wie auch in diesem Versuch mit baltischem Material im Bereich von 5 bis 20 °C. Über 3 Wochen zeigen sich in diesem Versuch keine signifikanten Unterschiede zwischen dem Wachstum bei 15 und bei 20 °C, allerdings können sich außergewöhnliche Effekte in einem kürzeren Zeitraum stärker auf die durchschnittlichen Werte auswirken, wie auch in diesem Versuch,

wenn nur die erste Woche betrachtet wird, da dort der Einbruch der Wachstumsrate bei 20 °C noch nicht stattgefunden hat. Um eine Vergleichsbasis mit Fortes & Lüning (1980) zu schaffen, sind in Abbildung 4.1 die Längen-Wachstumsraten von baltischem *Fucus vesiculosus* über die ersten 7 Tage im Temperaturgradienten dargestellt (Statistik: s. Tab. A2, Anhang). Das Längenwachstum ist dort bei 20 °C maximal mit signifikanten Unterschieden zu allen anderen Temperaturen. Es hat also scheinbar im Vergleich mit Helgoländer *Fucus* eine leichte Anpassung des baltischen *Fucus vesiculosus*- Stamms an erhöhte Temperaturen stattgefunden.

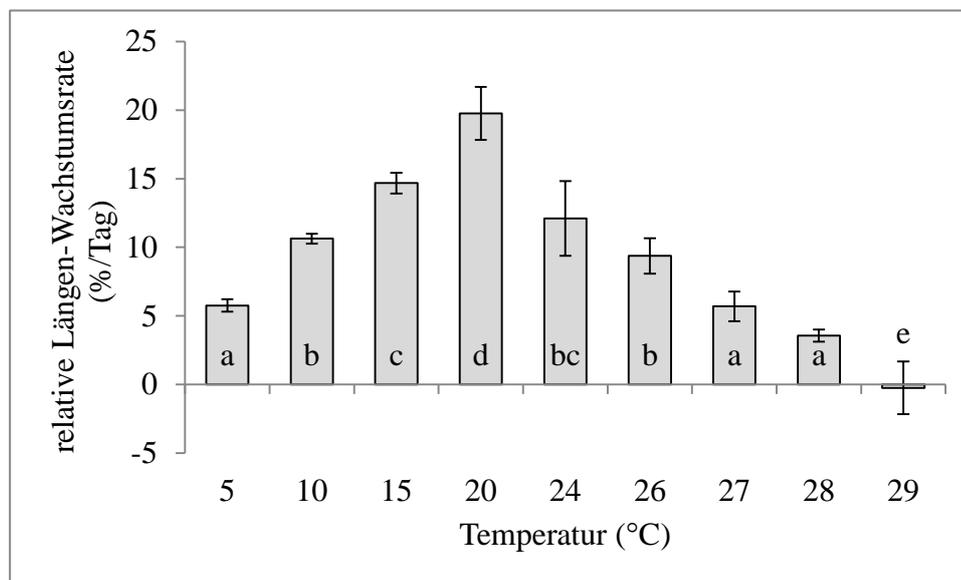


Abbildung 4.1: Relativer Längenzuwachs pro Tag von *Fucus vesiculosus* über 1 Woche im Temperaturgradienten. Mittelwerte \pm Standardabweichung (N=4, Mittelwerte der Mittelwerte). ANOVA über die Werte von 5 °C bis 29 °C mit $p=0,000000$. Signifikante Unterschiede (Tukey HSD Post-Hoc Test) sind mit Kleinbuchstaben angegeben.

Die obere Überlebens temperatur über 3 Wochen ist 27 °C. Das Wachstum bei dieser Temperatur wird schnell eingestellt und nicht wieder effektiv aufgenommen. Da nach 21 Tagen bereits 25 % der Spitzen bei 27 °C abgestorben waren, hätte sich dieser Trend des Absterbens der Proben eventuell bei Weiterführung des Experiments verstärken können. In dem Zeitraum von 3 Wochen allerdings ist dieser Effekt nicht stark genug, um 27 °C zu den letalen Temperaturen zu zählen, da 75 % der Spitzen das Ende des Experiments überlebten. Lüning (1984) legte die Überlebens temperatur über 1 Woche für Helgoländer *Fucus vesiculosus* bei 28 °C fest. Nach 7 Tagen bei 28 °C waren in diesem Experiment nur 2 der 16 *Fucus*-Spitzen nekrotisch, sodass, verglichen mit Lüning (1984), der baltische *Fucus vesiculosus* dieselbe Temperaturtoleranz aufweist wie der Helgoländer *Fucus*. Studien zu Langzeiteffekten von Temperaturstress zeigen, dass die obere Überlebens temperatur im Versuch über die Zeit sinkt. tom Dieck (1993) zeigt diesen Effekt anhand von Gamtophyten

verschiedener Laminariales und ermittelt im Zeitraum von Woche 2 bis Woche 8 im Temperaturgradienten noch eine Veränderung der oberen Überlebenstemperatur über die Zeit, sodass angenommen wird, dass selbst nach 8 Wochen die obere Langzeit-Überlebenstemperatur noch nicht erreicht wurde.

Die Effekte von 5, 24 und 26 °C auf das Wachstum ähneln sich, wobei diese wahrscheinlich durch unterschiedliche physiologische Prozesse bedingt sind, was sich auch haptisch bemerkbar machte. Wahl *et al.* (2011) fasst dazu zusammen, dass Stress durch hohe Temperatur durch die Denaturierung von Proteinen bedingt ist. Wenn nicht genügend Hitzeschutzproteine produziert werden können oder die Proteinbiosynthese zu langsam ist, um den Verlust zu ersetzen, nimmt die Alge Schaden. Allgemein können auch temperaturbedingte Veränderungen der Verhältnisse verschiedener Enzymaktivitäten zu Ansammlungen von Zwischenprodukten in Reaktionsketten führen. Niedrige Temperaturen dagegen reduzieren die metabolische Aktivität, was durch eine erhöhte Konzentration an Enzymen ausgeglichen werden kann. Trotzdem ist das Wachstum im Winter oft verhältnismäßig gering. Dementsprechend mögen die Wachstumsraten bei niedrigen und hohen Temperaturen zwar ähnlich sein, allerdings durch verschiedene Mechanismen bedingt und nur im Fall der hohen Temperaturen kritisch für die Gesundheit der Alge.

Dadurch, dass die Proben vor Beginn des Experiments langsam an die endgültige Temperatur akklimatisiert wurden, wurde ein Temperaturschock für die *Fucus*-Spitzen vermieden. Eine Akklimatisation an die endgültigen Temperaturen ist trotzdem in den Wachstumsraten zu sehen. Bei 5 °C zeigt sich in der Gewichtszunahme eine signifikante Steigerung der Wachstumsrate von Tag 3 bis Tag 7, danach treten über die Zeit keine signifikanten Unterschiede mehr auf, also findet eine Akklimatisation der Gewichtszunahme bei 5 °C innerhalb der ersten 7 Tage statt. Die anderen Parameter liefern für 5 °C keine signifikanten Effekte über die Zeit. Deutlich ist aber in allen Fällen, dass das Wachstum bei 5 °C langsamer stattfindet als bei optimalen Temperaturen. Bei 24 °C und 26 °C nimmt das Längenwachstum über die Zeit ab. Bei 26 °C zeigt *Fucus* keine Möglichkeit der Akklimatisation, bis Tag 21 ist das Wachstum eingestellt. Bei Betrachtung des Längenwachstums bei 24 °C (Abb. 3.7) ist ein deutlicher, aber nicht signifikanter Einbruch von Tag 3 auf Tag 7 festzustellen, gefolgt von einer Stabilisierung der Wachstumsrate. Ein weiteres leichtes Abfallen der Wachstumsrate über die Zeit führt zu signifikanten Unterschieden zwischen Tag 21 und Tag 3. In diesen Kurvenverlauf kann mit Vorsicht ein Akklimatisationseffekt interpretiert werden, allerdings besteht ein Trend zum weiteren Sinken der Wachstumsrate über die Zeit.

Fucus vesiculosus erholt sich schnell vom Wachstum bei 5 °C, der deutlichste Effekt zeigt sich im Längenwachstum. Nach 7 Tagen in der Nachkultur besteht ein signifikanter Unterschied der Längen-Wachstumsrate zum letzten Zeitpunkt im Temperaturgradienten. Die durchschnittliche Längen-Wachstumsrate über 21 Tage bei 5 °C liegt bei weniger als der Hälfte der durchschnittlichen Wachstumsrate derselben Proben bei 16 °C über 10 Tage in der Nachkultur. Kraufvelin *et al.* (2012) beschreibt bei derart niedrigen Temperaturen einen Ruhezustand zur Überdauerung des Winters. Strömngren (1977) ermittelte für *Fucus vesiculosus* nach dreitägiger Akklimatisation bei 7,5 °C ein sofortiges Ansteigen der Wachstumsrate innerhalb der ersten Stunde nach Transfer in ein Medium mit 19 °C, ähnlich wie in diesem Versuch. Das Wachstum wird also bei einem Wechsel ins Temperaturoptimum direkt beschleunigt und steigt über mehrere Tage an. In diesem Versuch sind die 5 °C-Proben nach 7 Tagen an 16 °C akklimatisiert. Auch bei 24 °C findet eine schwächer ausgeprägte, signifikante Erholung statt. 26 °C scheinen die Alge in einem solchen Maß zu stressen, dass sie sich in dem folgenden kurzen Zeitraum noch nicht erholen kann. Es ist zu bemerken, dass dieser Wachstumsschub durch die höhere Verfügbarkeit der Nährstoffe bedingt sein kann, da in der Nachkultur nur noch 1 *Fucus*-Spitze pro Becherglas bei gleicher Nährstoffkonzentration in der gleichen Menge des Mediums inkubiert wurde (54,8 µmol NO₃⁻ L⁻¹ zusätzlich zu Nährstoffen im Meerwasser, nach Sarker *et al.* (2013)). Allerdings war diese erhöhte Nährstoffverfügbarkeit in allen Nachkulturen gegeben, weshalb dieser schnelle Anstieg des Wachstums der 5 °C Spitzen in der Nachkultur eher zeigt, dass die dem Wachstum zugrunde liegenden biochemischen Prozesse bei 5 °C nicht geschädigt wurden, sondern sofort bei Überführung in optimale Temperaturen aktiviert werden konnten.

Der Einbruch der Wachstumsraten bis Tag 10 ist nicht eindeutig auf einen Faktor zurückzuführen. Die Reduzierung der Belüftung fand an Tag 1 für 20 °C statt, eine Auswirkung dessen erst zwischen Tag 7 und 10 ist sehr unwahrscheinlich. Nährstoffe wurden immer gleichmäßig zugegeben und kein Thermostat ist über die Zeit ausgefallen. Dementsprechend muss der Grund der Reaktion der Algen ein unbekannter Kultureffekt sein.

Die Wachstumsparameter zeigen grundlegend die gleichen Effekte, es gibt keine großen Unterschiede im zeitlichen Verlauf. Es wird allerdings klar, dass das Längenwachstum die sensibelsten Reaktionen zeigt, während die Gewichtszunahme keinen großen Schwankungen unterliegt und keine schnellen Veränderungen über die Zeit liefert. Die Fläche als integrativer Parameter von Längen- und Breitenwachstum der *Fucus*-Spitzen ist wahrscheinlich der verlässlichste Parameter, wurde in dieser Arbeit aber aufgrund der fehlenden Signifikanzen im

Post-Hoc Test nicht für die repräsentative Darstellung im Text gewählt.

4.2.2 Photosynthesemessungen

Allgemein liefern Wachstumsraten andere Aussagen über den Zustand der Alge als Photosynthesemessungen, da das Wachstum als integrativer Prozess alle positiven und negativen Einflüsse umsetzt, die auf die Alge wirken und in einem Parameter vereint (Bulthuis, 1987). So kann die Alge gemäß der photosynthetischen Leistung aktiv erscheinen, allerdings trotzdem nicht gut wachsen, wie hier bei 27 °C. Kübler & Davison (1993) beschreiben einen ähnlichen Effekt bei der Rotalge *Chondrus crispus*, die bei 30 °C nicht über längere Zeit wachsen oder überleben kann, aber über kurze Zeit bei 30 °C eine hohe Photosyntheserate zeigt. Dies wird als Anpassung an den intertidalen Lebensraum interpretiert, sodass trotz der variablen Umweltbedingungen eine kontinuierliche Primärproduktion stattfinden kann.

Bei 5 °C zeigt sich ein Absinken der Quantenausbeute nach 2 Wochen, die Alge ist demnach gestresst und wächst langsamer als bei optimaleren Temperaturen, zeigt aber keine offensichtlichen Schäden. Bei 15 und 20 °C gibt es keine signifikanten Effekte der Quantenausbeute über die Zeit, diese *Fucus*-Spitzen befinden sich im Temperaturoptimum und unterliegen keinen Schwankungen der photosynthetischen Leistung. Während sich bei 24 °C im Wachstum eine Erholung in der Nachkultur abzeichnet, wird ein signifikantes Absinken der Quantenausbeute in der Nachkultur deutlich, wie auch bei 10, 26 und 27 °C. Dies ist möglicherweise auf die plötzliche Temperaturänderung zurückzuführen oder auf die Tatsache, dass in der Nachkultur die Lichtverhältnisse verändert waren, weil keine gegenseitige Beschattung der 4 *Fucus*-Spitzen mehr stattfinden konnte. Ein signifikanter Abfall der Quantenausbeute zeigt sich bei 28 °C erst am Tag 21, wobei am Tag 7 schon ein Abfall von mehr als 0,1 im Vergleich zu Tag 3 festzustellen ist. Hier wirkt sich die erhöhte Temperatur erstmals merklich in der Photosynthese aus. Bis Tag 7 ist ebenfalls das Längenwachstum eingestellt worden. Der erste signifikante Effekt bei 29 °C stellt sich an Tag 7 ein, wobei auch an Tag 3 schon ein Einbruch der Quantenausbeute bemerkbar wird. Die Photosynthese reagiert also auf die erhöhte Temperatur, bevor sich der Effekt im Wachstum niederschlägt. Eventuell ist die Schädigung des Photosystems II durch erhöhte Temperaturen ein Faktor, der zum Absterben der Proben beiträgt (Lobban & Harrison, 1994).

Die Lichtaffinität α der rETR/PFD-Kurven zeigt keine signifikante Änderung im Temperaturgradienten, also wirkt sich die Temperatur in diesem Versuch nicht auf die

Ausnutzung geringer Photonenflussraten aus. Im Gegensatz dazu zeigt sich die optimale maximale Photosyntheserate P_{\max} bei 20 bis 26 °C mit einem Maximum bei 24 °C. Der Lichtsättigungspunkt E_k zeigt hohe Werte bei 20 bis 27 °C mit Maxima bei 24 bis 26 °C. Bei diesen Temperaturen setzt die Sättigung der Photosynthese erst bei höheren Photonenflussdichten ein. Nygård & Dring (2008) beschreiben in ihrer vergleichenden Studie Maxima für P_{\max} bei 15 bis 20 °C für *Fucus vesiculosus* aus der Irischen See, während *Fucus* aus dem Bottnischen Meerbusen ein Maximum bei 4 bis 10 °C auszeichnet. Diese Messungen wurden im Februar mit einem PAM durchgeführt. Das bestätigt die Vermutung, dass sich regionale Unterschiede zwischen abiotischen Faktoren auf die Physiologie der Alge auswirken. Der *Fucus* im Bottnischen Meerbusen scheint an die allgemein geringeren Temperaturen angepasst zu sein. Dementsprechend scheint sich der *Fucus vesiculosus* in der Kieler Förde in seiner Photosynthesekapazität deutlich an höhere Temperaturen angepasst zu haben. Es liegt die Vermutung nah, dass sich verschiedene Ökotypen von *Fucus vesiculosus* bezüglich der Lichtausnutzung entwickelt haben, während die Temperaturtoleranz zwischen Nordsee- und Ostseepopulationen ähnlich bleibt, wie zuvor diskutiert. Da die optimale Temperatur für die Photosynthese oft über dem Optimum für das Wachstum liegt (Eggert, 2012), passen diese Werte gut in das bisherige Bild der Temperaturtoleranz von *Fucus vesiculosus* aus dem westlichen Baltikum. Durch die Anpassung an hohe Temperaturen und erhöhte Strahlung im Sommer kann ein großer Anteil des einfallenden Lichts durch die Alge umgesetzt werden, während die Sättigung der Photosynthese erst bei stärkerer Bestrahlung eintritt als bei niedrigen Temperaturen. Auf diese Weise können unter den stressenden sommerlichen Bedingungen Hitzeschutzmechanismen und Wachstum betrieben werden. Davison *et al.* (1991) beschreibt bei *Laminaria saccharina* erhöhte Werte für sowohl α als auch für P_{\max} bei 15 °C über 3 bis 4 Wochen verglichen mit Proben bei 5 °C. *Laminaria* ist also im Gegensatz zu *Fucus vesiculosus* in ihrem Temperaturoptimum dazu fähig, geringe Lichtintensitäten besser umzusetzen als bei geringeren Temperaturen.

Der Sigmoidizitätskoeffizient n der NPQ/PFD-Kurve zeigt keine signifikante Änderung zwischen den Temperaturen. Der Wert ist allerdings bei allen Behandlungen größer als 1,5, was auf einen sigmoidalen Kurvenverlauf hinweist, sodass das nichtphotochemische Quenching erst bei stärkerer Belichtung aktiviert wird (Serôdio & Lavaud, 2011). Die Werte zum NPQ_{\max} und E_{50} zeigen ebenfalls keine signifikanten Unterschiede zwischen den Temperaturen. Unsignifikant geringere NPQ_{\max} Werte bei 5 und 27 °C lassen einen leichten Stresseffekt der Temperaturen vermuten. Das nichtphotochemische Quenching scheint aber

insgesamt von der Temperatur unbeeinflusst zu sein. Andersen (2013) ermittelt vergleichend bei *Saccharina latissima* eine signifikante Abnahme der Quantenausbeute und des NPQ_{max} unter Stress durch hohe Temperaturen. Da aber das NPQ und die Quantenausbeute in diesem Versuch über einen weiten Temperaturbereich stabil bleiben, kann hier keine eindeutige Schädigung des Photosystems durch die nicht-letalen Temperaturen festgestellt werden.

4.2.3 Analyse auf Inhaltsstoffe

Während verschiedene Photonenflussraten über die Zeit zu einer Modifikation des Chlorophyllgehalts in Makrophyten führen können (Fortes & Lüning, 1980), scheint die Temperatur in diesem Fall keinen solchen Einfluss zu haben. In dieser Untersuchung wurden keine signifikanten Unterschiede in sowohl Chlorophyll a- als auch Chlorophyll c- Gehalt der Trockenmasse gefunden. Nur in den abgestorbenen Proben bei 28 und 29 °C zeigt sich ein geringerer Pigmentgehalt, der aber höchstwahrscheinlich nicht durch Regulierungsmechanismen bedingt ist, sondern durch die Zersetzung der Spitzen. Raven & Samuelsson (1988) fanden bei *Fucus vesiculosus* an seiner nördlichen Grenze im Bottnischen Meerbusen eine um etwa $1 \text{ mg g}^{-1} \text{ DW}$ höhere Chlorophyll a- Konzentration in der Trockenmasse als in diesem Versuch. Das mag daran liegen, dass dort *Fucus* aus 4,5 m Tiefe untersucht wurde, wo die PFD nur $70 \text{ } \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ betrug und sich die Algen an die niedrigen Lichtverhältnisse durch höhere Chlorophyllkonzentrationen angepasst hatten. Die Werte des Chlorophyll c sind allerdings ähnlich zu den Ergebnissen dieses Versuchs. Davison *et al.* (1991) zeigt, im Gegensatz zu den Ergebnissen dieses Versuchs, bei der Braunalge *Laminaria saccharina* einen Zusammenhang zwischen erhöhtem Chlorophyllgehalt bei optimalen Temperaturen gegenüber geringeren Temperaturen. Die *Laminaria*-Proben wurden nach Fortes & Lünings (1980) Angaben bei Photosynthese-sättigenden PFD gehalten, dies trifft auf die *Fucus*-Proben in diesem Versuch nicht zu, da demzufolge erst 150 bis 250 $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ sättigend sind, während die Strahlung auf dem Becherglasdeckeln in diesem Versuch $130 \text{ } \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{ s}^{-1} \pm 10 \%$ betrug. Dementsprechend kann ein Temperatureffekt auf den Chlorophyllgehalt durch einen die nicht-sättigende Bestrahlung ausgleichenden Anstieg des Chlorophyllgehalts im Versuch maskiert worden sein (Fortes & Lüning, 1980).

Die Analyse auf Kohlenstoff- und Stickstoffgehalt zeigt, dass der Stickstoffgehalt bei den letalen Temperaturen maximal ist. Die anderen Temperaturen wirken sich untereinander ähnlich aus, aber es zeigt sich ein Minimum bei 15 bis 26 °C. Lehvo *et al.* (2001) beschreibt, dass *Fucus vesiculosus* aus der nördlichen Ostsee (Tvärminne Archipel) im Winter und

Frühling Stickstoff akkumulieren kann, solange die Konzentration in der Umgebung hoch ist. Im Sommer, wenn die Nährstoffe durch Phytoplanktonblüten rapide verbraucht werden, kann *Fucus* die Stickstoffvorräte im Wachstum umsetzen. Ob diese Theorie auf den aktuellen Versuch anzuwenden ist, ist fraglich, da keine Jahreszeiten simuliert wurden. Die Belichtung sowie die Nährstoffzufuhr waren konstant. Lehvo *et al.* (2001) findet im entsprechenden Versuch Stickstoffkonzentrationen von bis zu 4 % der Trockenmasse im März und weniger als 1 % der Trockenmasse im September und beschreibt die saisonalen Schwankungen mittels einer Sinuskurve. Von Mai bis August scheint *Fucus vesiculosus* von seinen Stickstoffreserven zu zehren. Derartig ausgeprägte Effekte werden in diesem Versuch nicht deutlich, allerdings lässt sich hier auch ein Trend zur geringeren Stickstoffkonzentration bei optimalen Temperaturen erkennen. Surif & Raven (1990) ermitteln bei *Fucus vesiculosus* an der schottischen Nordseeküste im März eine Stickstoffkonzentration von 2,7 % der Trockenmasse, was in etwa den Werten der Kontrolle und 5 °C in diesem Versuch entspricht.

Für 5 bis 27 °C ergibt sich beim Kohlenstoffgehalt ein ähnliches Bild wie beim Stickstoffgehalt, nur in einer deutlich höheren Größenordnung. Überraschend ist, dass der Kohlenstoffgehalt der Kontrolle eine signifikante Ähnlichkeit zu dem der abgestorbenen *Fucus*-Spitzen bei 29 °C aufweist, aber einen deutlichen Unterschied zu den Proben bei 10 °C. Zu erwarten wäre ein ähnlicher Wert für die Kontrolle und 10 °C, da dies der Temperatur am Sammelort entspricht, also müssen an dieser Stelle Kultureffekte gewirkt haben. Da keine Messdaten zum gelösten anorganischen Kohlenstoff (DIC, dissolved inorganic carbon) vorliegen, kann allerdings kein Vergleich des Ostseewassers mit dem Medium durchgeführt werden. Surif & Raven (1990) fanden einen Kohlenstoffgehalt von 32,7 % der Trockenmasse in der zuvor genannten Studie, was deutlich unter den Ergebnissen dieses Versuchs liegt. Dies ist ein weiteres Anzeichen dafür, dass die ermittelten Werte in diesem Laborexperiment nicht ohne Weiteres mit Werten von Algen aus dem Feld verglichen werden können.

Im C/N-Verhältnis zeigen sich die geringsten Werte für die abgestorbenen Proben. Die Kontrolle zeigt wieder keine Ähnlichkeit zu den höheren Werten bei 10 °C. Die maximalen Werte stellen sich zwischen 10 und 27 °C über einen weiten Temperaturbereich dar. Nach Hunter (1976) erhöht sich der Stickstoffgehalt bei der Zersetzung von *Fucus*, während der Kohlenstoffgehalt verringert wird. Dies findet bei den *Fucus*-Spitzen in 28 und 29 °C Anwendung. Für die Werte der Kontrolle und von 5 °C kann wieder die oben genannte Aussage von Lehvo *et al.* (2001) Anwendung finden, dass im Winter Stickstoff akkumuliert werden kann und die höchsten Stickstoffkonzentrationen im Frühling erreicht werden, was

das C/N-Verhältnis verringert. In der Studie von Young *et al.* (2007) zeigen sich im Jahresverlauf Schwankungen im C/N Wert von 15 zu Frühlingsbeginn bis zu 40 im Juli. Die geringen Werte lassen sich mit diesem Versuch vereinbaren, da die Kontrollgruppe ebenfalls einen Wert von etwa 15-fach höherer Kohlenstoff- als Stickstoffmasse im Trockengewicht aufweist. Ein Trend zum Ansteigen des Werts wird auch hier sichtbar, allerdings wird dieser möglicherweise durch die konstante Nährstoffkonzentration im Medium gedämpft, sodass der Stickstoffgehalt in den *Fucus*-Spitzen nicht so stark sinkt.

4.3 Fazit

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass die Temperaturcharakteristik von *Fucus vesiculosus* aus dem westlichen Baltikum anhand des Wachstums eindeutig bestimmt werden konnte. Mit Referenz zur ökologischen Potenz liegen 5 bis 10 °C im unteren Pejus, 15 bis 20 °C bilden das Optimum, 24 und 26 °C liegen im oberen Pejus und 27 °C markieren den Übergang ins obere Pessimum. Photosynthetisch kann sich *Fucus vesiculosus* an sommerliche Temperaturen anpassen und unter diesen Bedingungen mehr Lichtenergie umsetzen als bei kälteren Temperaturen, sodass Energie in Wachstum und Hitzeschutz fließen kann. Das Kohlenstoff-Stickstoff-Verhältnis bleibt über einen weiten Temperaturbereich stabil und es findet keine Anpassung des Chlorophyllgehalts statt. Weitere Analysen bezüglich der Inhaltsstoffe Mannitol und Laminaran können über diese Arbeit hinaus zusätzliche Erkenntnisse liefern. Über kurze Zeit kann *Fucus vesiculosus* wahrscheinlich auch erhöhte Temperaturen ertragen, allerdings wurde in diesem Versuch nicht untersucht, ob sich die Alge nach einem kurzen Einfluss erhöhter Temperaturen wieder erholen kann, wie zum Beispiel nach 3 Tagen bei 29 °C. Dort schienen zwar alle Stücke gesund, aber eventuell waren sie schon geschädigt und die Effekte traten erst später auf, wie aufgrund der bereits an Tag 3 gefallenen Werte der Quantenausbeute vermutet werden kann.

Bezogen auf das Projekt in den Kieler Benthokosmen kann also gesagt werden, dass wahrscheinlich die Temperaturerhöhung über 27 °C für die Algen tödlich wirkte. Wie in diesem Versuch gezeigt, steht *Fucus vesiculosus* aus der Kieler Förde über längere Zeit bei 27 °C unter hohem Temperaturstress, der sich gegen Ende auch als partiell letal abzeichnet. Da die Temperatur im Benthokosmen-Versuch aber im Tag- und Nachtrhythmus schwankte, wurde nie eine konstant hohe Temperatur erreicht. Es ist also davon auszugehen, dass die Algen durch allgemein hohe Temperaturen bereits stark gestresst waren und dann durch tägliche Maxima bis 28 °C endgültig an ihre physiologischen Grenzen gerieten. Am 18.07.2013 zeigte die Quantenausbeute noch keinen deutlichen Effekt (Abb. 1.3). Dieser

Zeitpunkt markiert gleichzeitig den Beginn der Hitzewelle, wie in Abbildung 1.2 zu sehen ist. Es folgen mehrere Tage mit Temperaturmaxima von 27 °C und darüber, welche wahrscheinlich das Absterben der Algen herbeiführten.

Rückblickend können die ersten beiden Hypothesen bestätigt werden: Unterschiedliche Temperaturen wirken sich auf Wachstum und physiologische Parameter von *Fucus vesiculosus* aus und die Akklimatisationsmöglichkeit ändert sich im Temperaturgradienten. Die Überlebenstemperatur von baltischem *Fucus vesiculosus* allerdings zeigt in diesem Versuch keinen Unterschied zu der von Lüning (1984) gefundenen oberen Grenze von *Fucus vesiculosus* aus der Nordsee bei 28 °C über eine Woche, daher wird die dritte Hypothese abgelehnt.

Es muss beachtet werden, dass in diesem Versuch strikt konstante Temperaturen untersucht wurden. Die Abweichung von der angestrebten Temperatur in den Wasserbädern betrug nur 0,1 °C. Um den Effekt von erhöhten, auf Dauer nicht letalen Temperaturen, gefolgt von kurzzeitigen Maxima ins ökologische Pessimum der Alge zu untersuchen, kann an dieser Stelle nur die Durchführung einer auf dieser Studie aufbauenden Versuchsreihe empfohlen werden. Diese könnte vertiefend auf die realitätsnahen Bedingungen eines Tag-Nacht-Rhythmus der Temperaturen in seichten Gewässern und deren Effekte auf Wachstum und Physiologie von *Fucus vesiculosus* eingehen, um diesen in der Ostsee essentiellen Makrophyten noch umfassender charakterisieren zu können.

5 Literaturverzeichnis

- Andersen G. S. (2013). Temperature acclimation and heat tolerance of photosynthesis in Norwegian *Saccharina latissima* (Laminariales, Phaeophyceae). *J. Phycol.* 49: 689-700
- Berger R., Bergström L., Granéli E. & Kautsky L. (2004). How does eutrophication affect different life stages of *Fucus vesiculosus* in the Baltic Sea? - a conceptual model. *Hydrobiologia* 514: 243-248
- Bulthuis D. A. (1987). Effects of temperature on photosynthesis and growth of seagrasses. *Aquat. Bot.* 27: 27-40
- Clayton M. N. (1984). Evolution of the Phaeophyta with particular reference to the Fucales. *Progress in Phycological Research* 3: 11-46
- Coyer J. A., Peters, A. F., Stam W. T. & Olsen L. (2003). Post-ice age recolonization and differentiation of *Fucus serratus* L. (Phaeophyceae; Fucaceae) populations in Northern Europe. *Mol. Ecol.* 12: 1817-1829
- D'Antonio C. (1985). Epiphytes on the rocky intertidal red alga *Rhodomela larix* (Turner) C. Agardh: Negative effects on the host and food for herbivores? *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 86: 197-218
- Davison I. R., Greene R. M. & Podolak E. J. (1991). Temperature acclimation of respiration and photosynthesis in the brown alga *Laminaria saccharina*. *Mar. Biol.* 110: 449-454
- Eggert A. (2012). 3: Seaweed Responses to Temperature. In: Wiencke C. & Bischof K. (Hrsg.) *Seaweed Biology – Novel Insights into Ecophysiology, Ecology and Utilization*. Springer, Heidelberg. S. 47-66
- Eriksson B. K., Johansson G. & Snoeijs P. (1998). Long-term changes in the sublittoral zonation of brown algae in the southern Bothnian Sea. *Eur. J. Phycol.* 33: 241-249
- Fortes M. D. & Lüning K. (1980). Growth rates of North Sea macroalgae in relation to temperature, irradiance and photoperiod. *Helgoländer Meeresunters.* 34: 15-29
- Graham L. P., Chen D., Christensen O. B., Kjellström E., Krysanova V., Meier H. E. M., Radziejewski M., Räisänen J., Rockel B. & Ruosteenoja K. (2008). 3: Projections of Future Anthropogenic Climate Change. In: The BACC Author Team. *Assessment of Climate Change for the Baltic Sea Basin*. Springer- Verlag, Berlin. S. 133-219
- Haage P. (1976). Quantitative investigations of the Baltic *Fucus* belt macrofauna, 3: Seasonal variation in biomass, reproduction and population dynamics of the dominant taxa. *Contrib. Aksö Lab. Univ. Stockholm* 10: 1-84
- Hunter R. D. (1976). Changes in carbon and nitrogen content during decomposition of three macrophytes in freshwater and marine environments. *Hydrobiologia* 51: 119-128
- Kautsky H., Kautsky L., Kautsky N., Kautsky U. & Lindblad C. (1992). Studies on the *Fucus vesiculosus* community in the Baltic Sea. *Acta Phytogeogr. Suec.* 78: 33-48
- Kautsky N., Kautsky H., Kautsky U. & Waern M. (1986). Decreased depth penetration of *Fucus vesiculosus* (L.) since the 1940's indicate eutrophication of the Baltic Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 28: 1-8

- Kornmann P. & Sahling P.-H. (1977). Fucales. In: Meeresalgen von Helgoland – Benthische Grün-, Braun- und Rotalgen. Sonderabdruck aus: Helgoländer Meeresunters. 29: 1-289. Westholsteinische Verlagsdruckerei Boyens & Co., Heide. S. 162-172
- Korpinen S., Jormalainen V. & Honkanen T. (2007). Effects of nutrients, herbivory, and depth on the macroalgal community in the rocky sublittoral. *Ecology* 88: 839-852
- Kraufvelin P., Ruuskanen A. T., Bäck S. & Russell G. (2012). Increased seawater temperature and light during early springs accelerate receptacle growth of *Fucus vesiculosus* in the northern Baltic proper. *Mar. Biol.* 159: 1795-1807
- Kübler J. E. & Davison I. R. (1993). High-temperature tolerance of photosynthesis in the red alga *Chondrus crispus*. *Mar. Biol.* 117: 327-335
- Lehvo A., Bäck S. & Kiirikki M. (2001). Growth of *Fucus vesiculosus* L. (Phaeophyta) in the Northern Baltic Proper: Energy and Nitrogen Storage in Seasonal Environment. *Bot. Mar.* 44: 345-350
- Lobban C. S. & Harrison P. J. (1994). 6: Temperature and Salinity. In: Seaweed Ecology and Physiology. Cambridge University Press, Cambridge. S. 210-240
- Lüning K. (1984). Temperature tolerance and biogeography of seaweeds: The marine algal flora of Helgoland (North Sea) as an example. *Helgoländer Meeresunters.* 38: 305-317
- Lüning K. (1990). 2: Seaweed Vegetation of the Cold and Warm Temperate Regions of the Northern Hemisphere. In: Yarish C. & Kirkman H. (Hrsg.) Seaweeds – Their Environment, Biogeography, and Ecophysiology. John Wiley & Sons, Inc., New York, USA. S. 22-163
- Muhlin J. F. & Brawley S. H. (2009). Recent versus relic: discerning the genetic signature of *Fucus vesiculosus* (Heterokontophyta; Phaeophyceae) in the northwestern Atlantic. *J. Phycol.* 45: 828-837
- Nygård C. A. & Dring M. J. (2008). Influence of salinity, temperature, dissolved inorganic carbon and nutrient concentration on the photosynthesis and growth of *Fucus vesiculosus* from the Baltic and Irish Seas. *Eur. J. Phycol.* 43(3): 253-262
- Pearson G., Kautsky L. & Serrão E. (2000). Recent evolution in Baltic *Fucus vesiculosus*: reduced tolerance to emersion stresses compared to intertidal (North Sea) populations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 202: 67-79
- Pekkari S. (1973). Effects of sewage water on benthic vegetation. Nutrients and their influence on the algae in the Stockholm archipelago during 1970. *Oikos. Suppl.* 15: 185-188
- Porzio L., Buia M. C. & Hall-Spencer J. M. (2011). Effects of ocean acidification on macroalgal communities. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 400: 278-287
- Powell H. T. (1963). Speciation in the genus *Fucus* L. and related genera. In: Harding J. P. & Tebble N. (Hrsg.) Speciation in the sea. System. Ass., London. S. 63-77
- Provasoli L. (1968). Media and prospects for cultivation of marine algae. In: Watanabe H. & Hattori A. (Hrsg.) Culture and Collection of Algae. Japanese Society of Plant Physiology, Hakone. S. 63-75
- Raven J. A. & Samuelsson G. (1988). Ecophysiology of *Fucus vesiculosus* L. close to its northern limit in the Gulf of Bothnia. *Bot. Mar.* 31: 399-410

- Rhein M., Rintoul S. R., Aoki S., Campos E., Chambers D., Feely R. A., Gulev S., Johnson G. C., Josey S. A., Kostianoy A., Mauritzen C., Roemmich D., Talley L. D. & Wang F. (2013). Observations: Ocean. In: Stocker T. F., Qin D., Plattner G.-K., Tignor M., Allen S. K., Boschung J., Nauels A., Xia Y., Bex V., & Midgley P. M. (Hrsg.) Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Working Group I Contribution to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, UK und New York, USA. S. 255-310
- Ritchie R.J. (2006). Consistent sets of spectrophotometric chlorophyll equations for acetone, methanol and ethanol solvents. *Photosynth. Res.* 89: 27-41
- Sarker M. Y., Bartsch I., Olischläger M., Gutow L. & Wiencke C. (2013). Combined effects of CO₂, temperature, irradiance and time on the physiological performance of *Chondrus crispus* (Rhodophyta). *Bot. Mar.* 56: 63-74
- Serôdio J. & Lavaud J. (2011). A model for describing the light response of the nonphotochemical quenching of chlorophyll fluorescence. *Photosynth. Res.* 108: 61-76
- Strömberg T. (1977). Short-term effects of temperature upon the growth of intertidal *Fucus*. *J. exp. Mar. Biol. Ecol.* 29: 181-195
- Surif M. B. & Raven J. A. (1990). Photosynthetic gas exchange under emersed conditions in eulittoral and normally submersed members of the Fucales and the Laminariales: interpretation in relation to C isotope ratio and N and water use efficiency. *Oecologia* 82: 68-80
- tom Dieck, I. (1993). Temperature tolerance and survival in darkness of kelp gametophytes (Laminariales, Phaeophyta): ecological and biogeographical implications. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 100: 253-264
- Vogt H. & Schramm W. (1991). Conspicuous decline of *Fucus* in Kiel Bay (Western Baltic): what are the causes? *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 69: 189-194
- Wahl M., Jormalainen V., Eriksson B. K., Coyer J. A., Molis M., Schubert H., Dethier M., Karez R., Kruse I., Lenz M., Pearson G., Rohde S., Wikström S. A. & Olsen J. L. (2011). Stress Ecology in *Fucus*: Abiotic, Biotic and Genetic Interactions. In: Lesser M. (Hrsg.) *Adv. Mar. Biol.*, Volume 59. Academic Press, Oxford. S. 37-106
- Wallentinus I. (1979). Environmental influences on benthic macrovegetation in the Trosa-Askö area, northern Baltic proper, 2: The ecology of macroalgae and submerged phanerogams. *Contrib. Askö Lab. Univ. Stockholm* 15: 1-210
- Walsby A.E. (1997). Numerical integration of phytoplankton photosynthesis through time and depth in a water column. *New Phytol.* 136: 189-209
- Underwood A.J. (1997). 7: Analysis of Variance. In: *Experiments in Ecology: Their Logical Design and Interpretation Using Analysis of Variance*. Cambridge University Press, Cambridge. S. 140-197
- van den Hoek C., Mann D. G. & Jahns H. M. (1995). Heterokontophyta: Class Phaeophyceae (brown algae). In: van den Hoek C., Mann D. G. & Jahns H. M. (Hrsg.) *Algae - An introduction to phycology*. University Press, Cambridge. S. 165-210
- Young E. B., Dring M. J., Savidge G., Birkett D. A. & Berges J. A. (2007). Seasonal variations in nitrate reductase activity and internal N pools in intertidal brown algae are correlated with ambient nitrate concentrations. *Plant, Cell and Environment* 30: 764-774

Anhang

Abkürzungsverzeichnis

α	-	Winkel des Anstiegs im linearen, lichtlimitierten Teil einer rETR/PFD-Kurve
ANOVA	-	Analysis of Variance, Varianzanalyse
C/N	-	Kohlenstoff-Stickstoff-Verhältnis
Chl	-	Chlorophyll
DIC	-	Dissolved inorganic carbon, gelöster anorganischer Kohlenstoff
DW	-	Dry weight, Trockengewicht
E_{50}	-	PFD, bei der in einer NPQ/PFD-Kurve 50 % des NPQ_{max} erreicht werden
E_k	-	Lichtsättigungspunkt in einer rETR/PFD-Kurve
n	-	Sigmoidizitätskoeffizient einer NPQ/PFD-Kurve
NPQ	-	Nichtphotochemisches Quenching
NPQ_{max}	-	maximale Rate des NPQ in einer NPQ/PFD-Kurve
PAM	-	Pulsamplitudenmodulation, auch Pulsamplitudenmodulations-Fluorometer
PI-Kurve	-	Photosynthese-Irradianz-Kurve
PFD	-	Photonenflussdichte
P_{max}	-	Maximale Photosyntheserate in einer rETR/PFD-Kurve
ppm	-	Parts per million, Teilchen pro Million
PSU	-	Practical Salinity Units, Einheit der Salinität
rETR	-	relative Elektronentransportrate
RGR	-	Relative growth rate, Relative Wachstumsrate
RM ANOVA	-	Repeated Measures Analysis of Variance, Varianzanalyse mit Messwiederholungen
rpm	-	Revolutions per minute, Umdrehungen pro Minute
T-Gradient	-	Temperaturgradient
VE-Wasser	-	Vollentsalztes Wasser

Darstellung der Messdaten

Wachstumsraten über die Zeit im T- Gradienten

Fläche

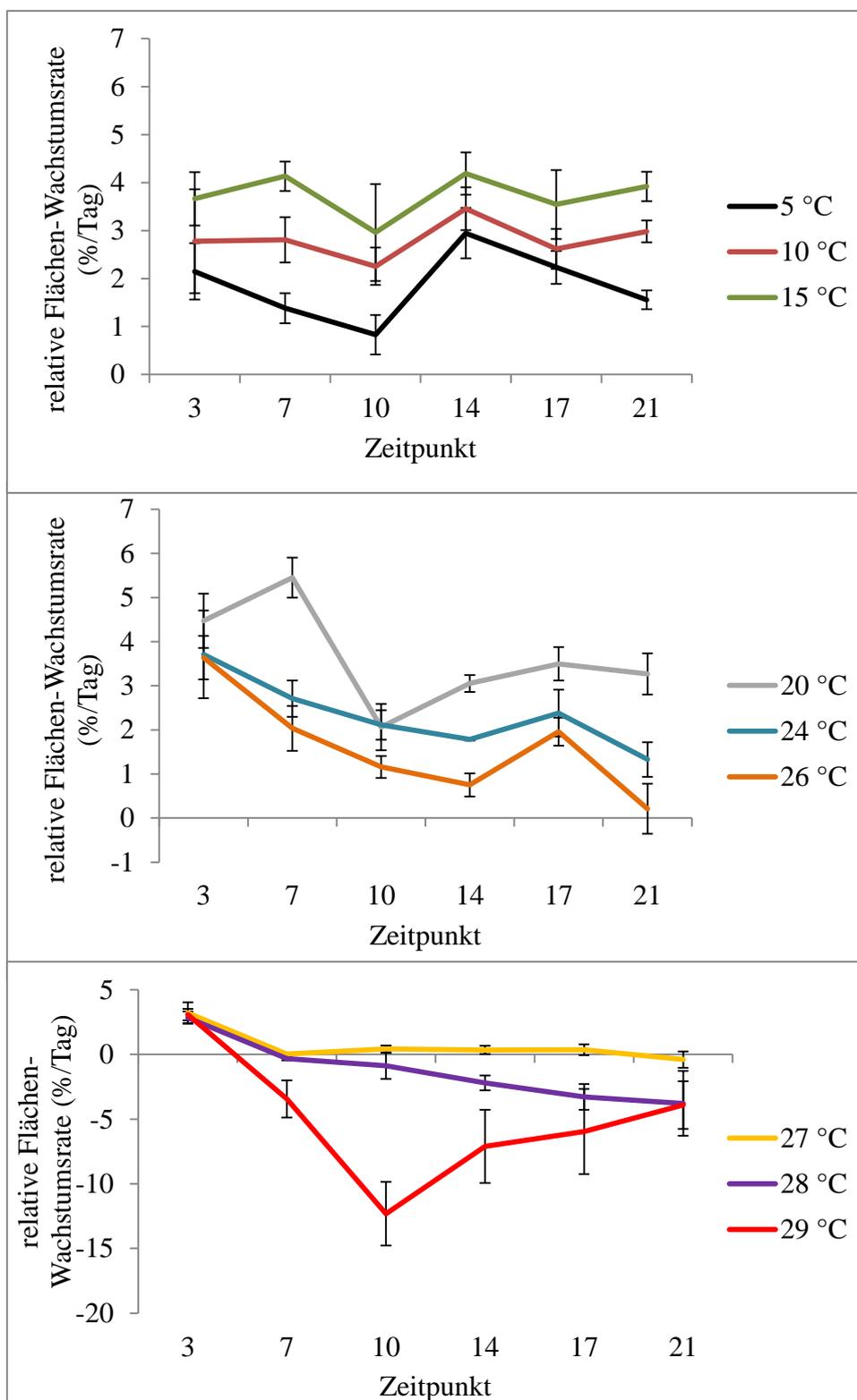


Abbildung A1: Relativer Flächenzuwachs pro Tag von *Fucus vesiculosus* zwischen den einzelnen Messzeitpunkten. Mittelwerte \pm Standardabweichung (N=4, Mittelwerte der Mittelwerte) für alle Temperaturen.

Länge

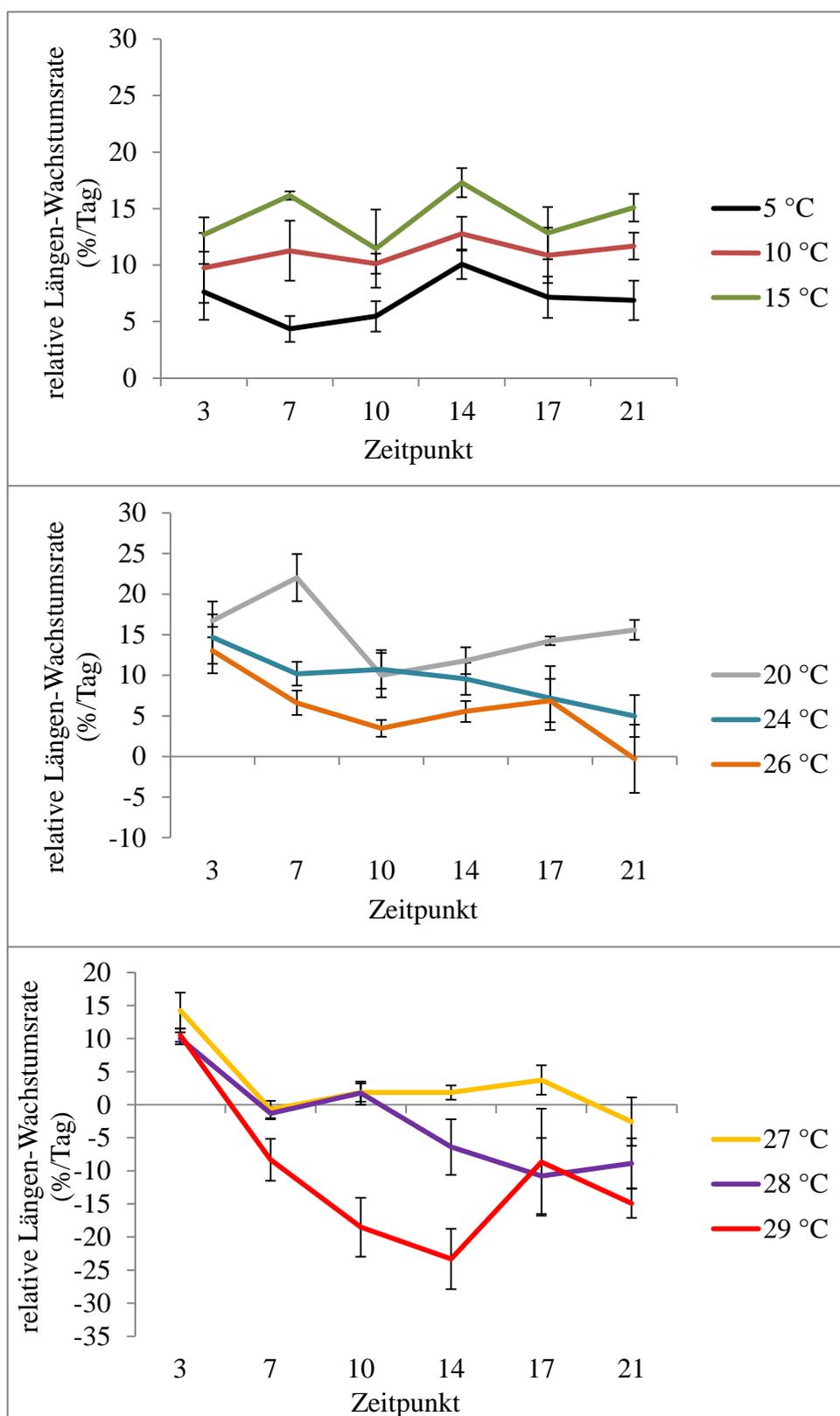


Abbildung A2: Relativer Längenzuwachs pro Tag von *Fucus vesiculosus* zwischen den einzelnen Messzeitpunkten. Mittelwerte \pm Standardabweichung (N=4, Mittelwerte der Mittelwerte) für alle Temperaturen.

Gewicht

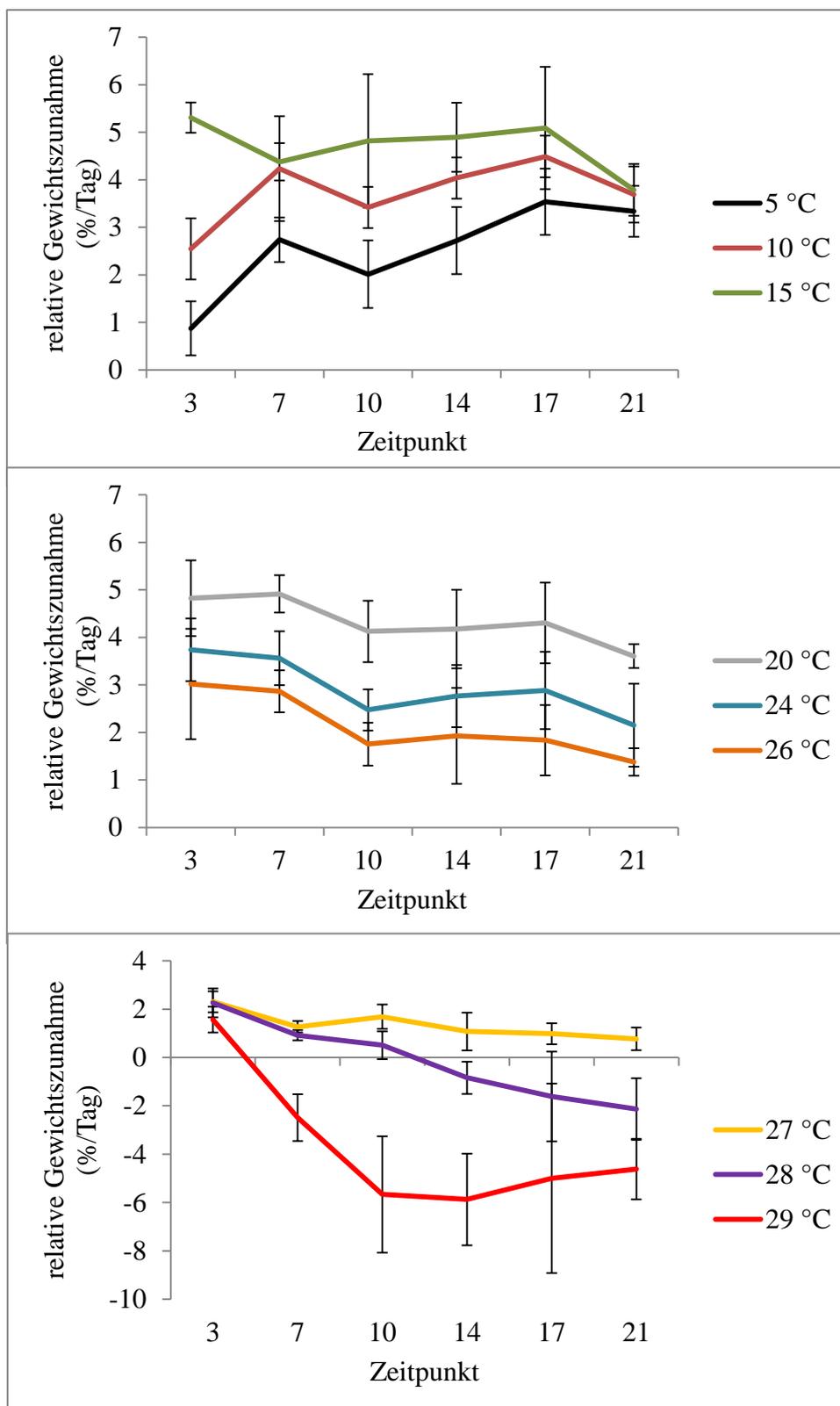


Abbildung A3: Relative Gewichtszunahme pro Tag von *Fucus vesiculosus* zwischen den einzelnen Messzeitpunkten. Mittelwerte \pm Standardabweichung (N=4, Mittelwerte der Mittelwerte) für alle Temperaturen.

Wachstumsraten über die Zeit im T-Gradienten und in der Nachkultur

Fläche

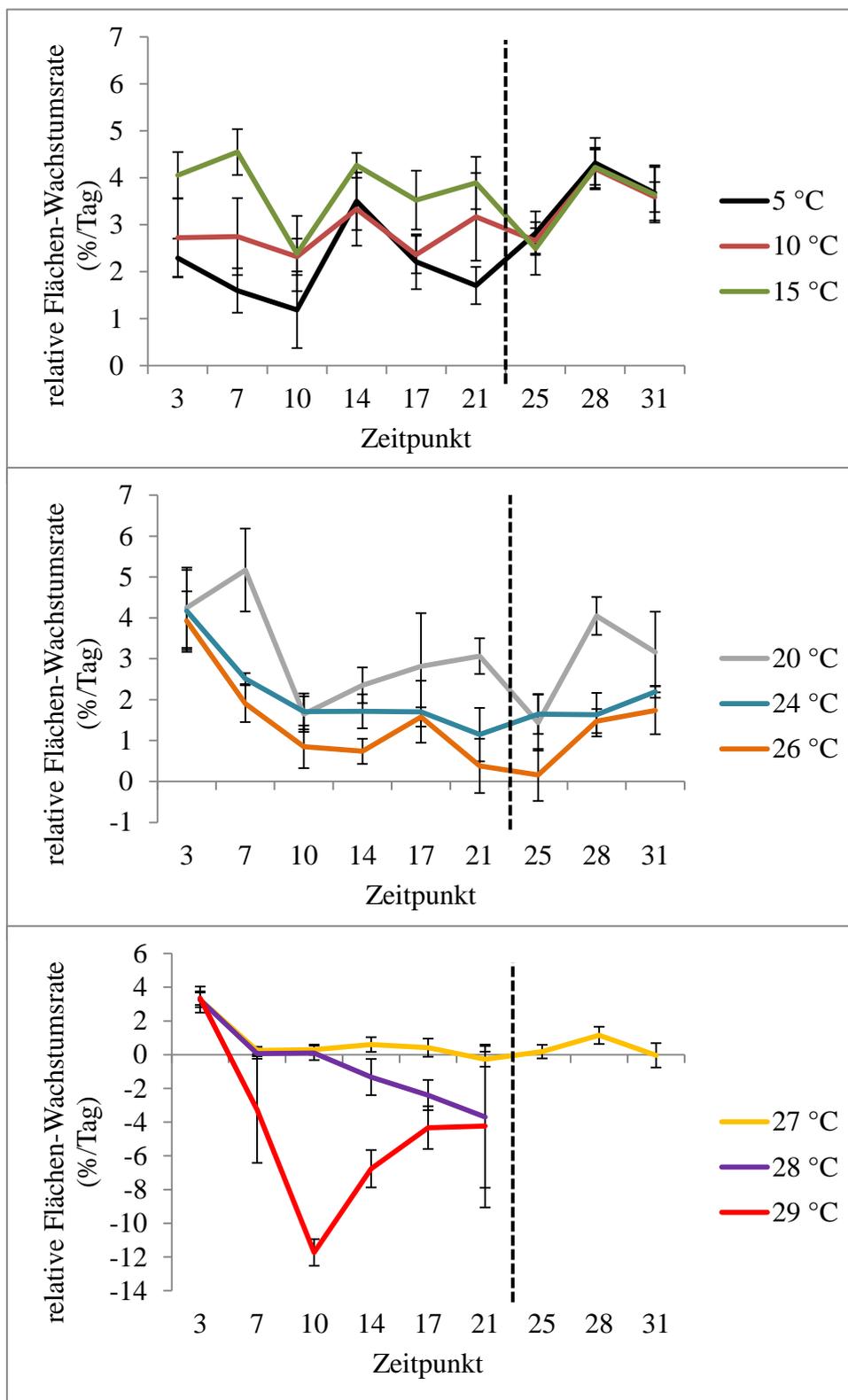


Abbildung A4: Relativer Flächenzuwachs pro Tag von *Fucus vesiculosus* zwischen den einzelnen Messzeitpunkten im T-Gradienten und in der Nachkultur. Mittelwerte \pm Standardabweichung (N=4) für alle Temperaturen. Beginn der Nachkultur (Tag 22) markiert.

Länge

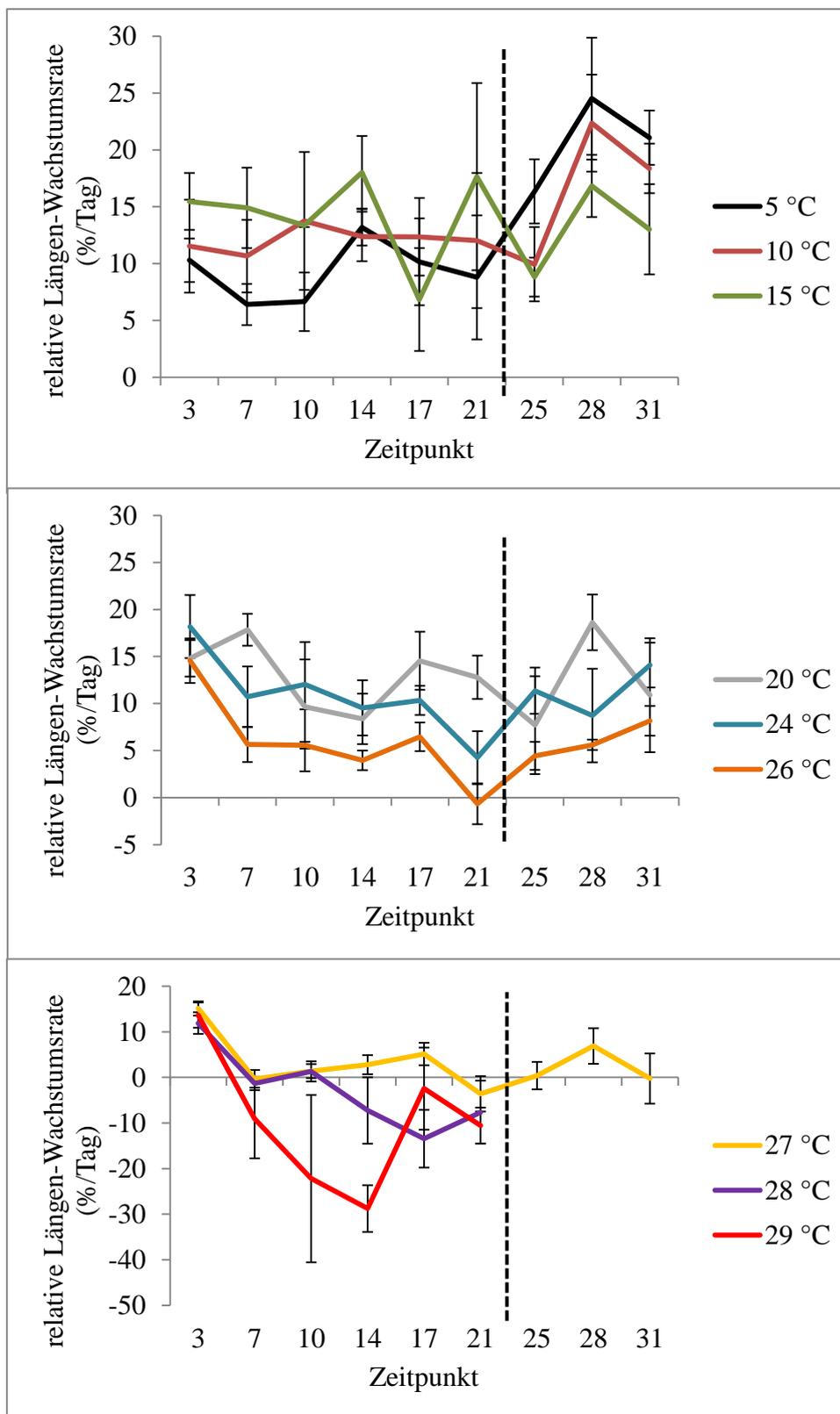


Abbildung A5: Relativer Längenzuwachs pro Tag von *Fucus vesiculosus* zwischen den einzelnen Messzeitpunkten im T-Gradienten und in der Nachkultur. Mittelwerte \pm Standardabweichung (N=4) für alle Temperaturen. Beginn der Nachkultur (Tag 22) markiert.

Gewicht

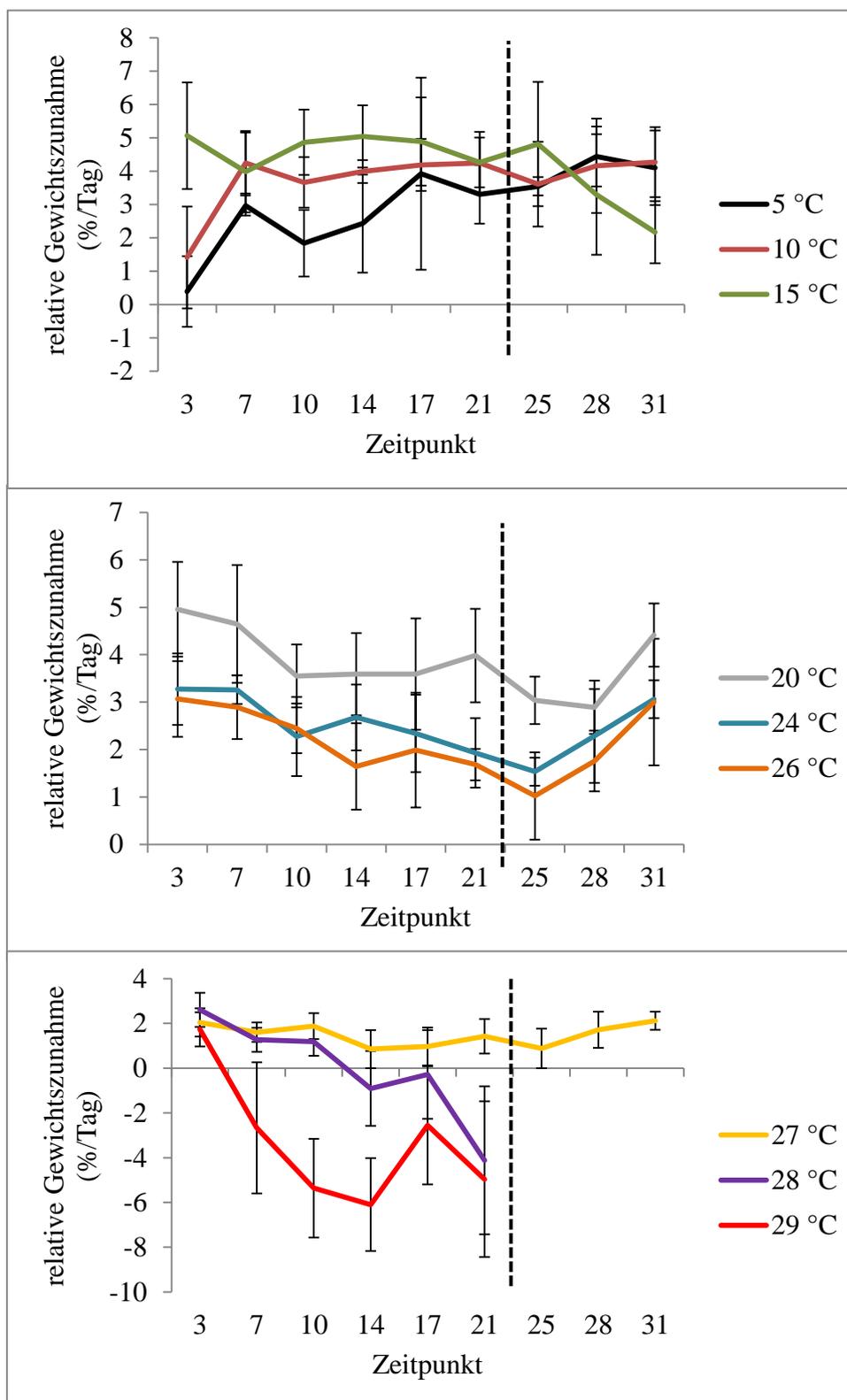


Abbildung A6: Relative Gewichtszunahme pro Tag von *Fucus vesiculosus* zwischen den einzelnen Messzeitpunkten im T-Gradienten und in der Nachkultur. Mittelwerte \pm Standardabweichung (N=4) für alle Temperaturen. Beginn der Nachkultur (Tag 22) markiert.

Gewicht / Fläche- Verhältnis über die Zeit im T- Gradienten

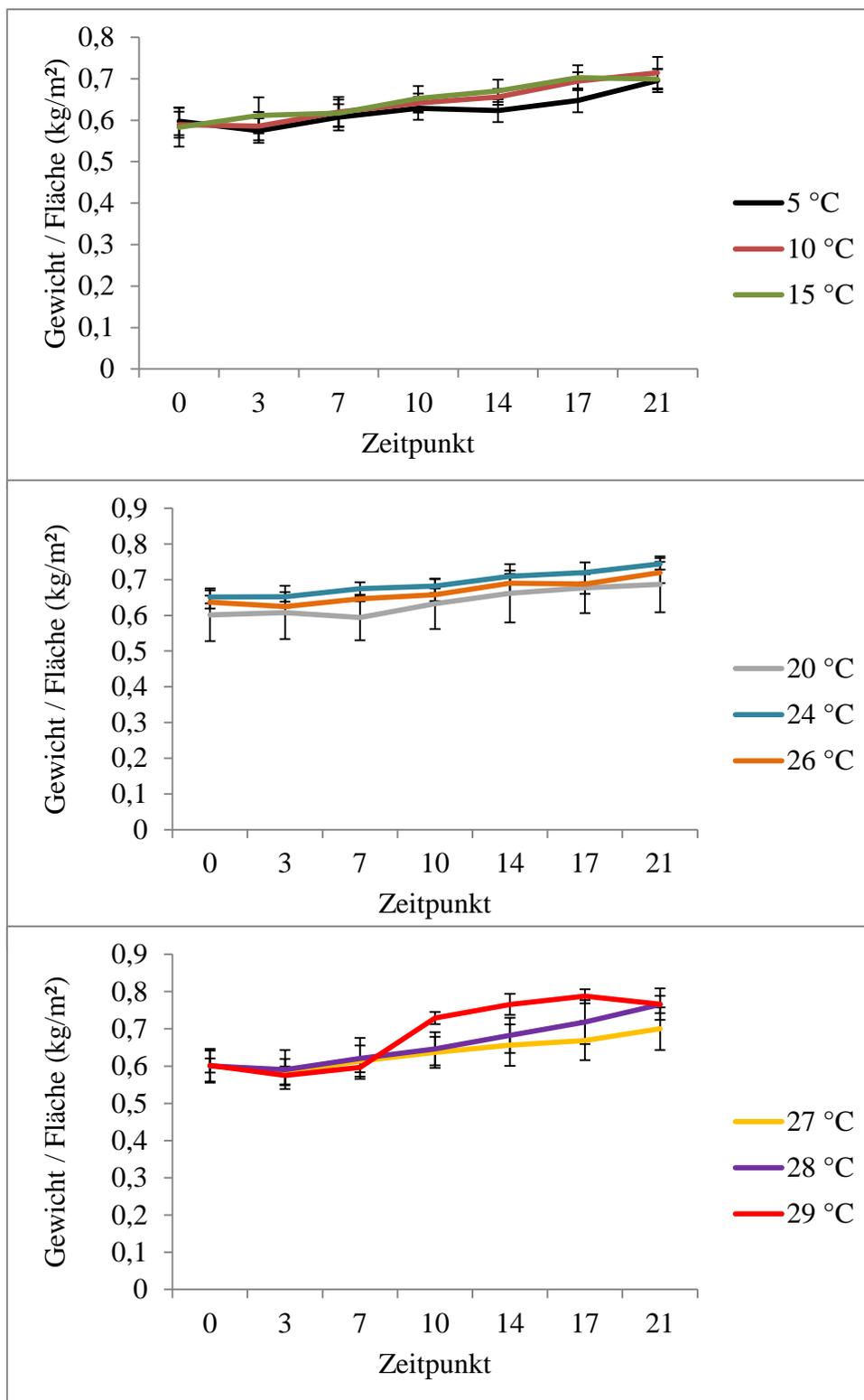


Abbildung A7: Gewicht/Fläche-Verhältnis von *Fucus vesiculosus* in kg/m² an den einzelnen Messzeitpunkten im T-Gradienten. Mittelwerte \pm Standardabweichung (N=4) für alle Temperaturen.

Ergebnisse der statistischen Analysen

Wachstumsraten

Fläche

Tabelle A1: Ergebnisse der Varianzanalysen für die relativen Flächenwachstumsraten von *Fucus vesiculosus* im Temperaturgradienten und in der Nachkultur. Werte für Akklimatisation im T-Gradienten haben Mauchley-Test nicht bestanden ($p=0,037078$), Effekte sind auch nach Greenhouse- Geisser Korrektur signifikant.

Effekt	df	Fehler	F	p-Wert
<u>Temperaturgradient</u>				
Über 3 Wochen				
Temperatur	7	24	74,7672	0,000000
Akklimatisation				
Temperatur	4	15	25,251	0,000002
Zeit	5	75	24,128	0,000000
Zeit * Temperatur	20	75	8,339	0,000000
<u>Nachkultur</u>				
T- Gradient vs. Nachkultur				
Temperatur	6	21	54,438	0,000000
Nachkultur	1	21	0,004	0,947412
Nachkultur * Temperatur	6	21	10,408	0,000022
Akklimatisation				
Temperatur	6	21	51,935	0,000000
Zeit	8	168	40,263	0,000000
Zeit * Temperatur	48	168	7,950	0,000000

Länge

Tabelle A2: Ergebnisse der Varianzanalysen für die relativen Längenwachstumsraten von *Fucus vesiculosus* im Temperaturgradienten und in der Nachkultur..

Effekt	df	Fehler	F	p-Wert
<u>Temperaturgradient</u>				
Über 1 Woche				
Temperatur	8	27	71,038	0,000000
Über 3 Wochen				
Temperatur	8	27	271,25	0,00
Akklimatisation				
Temperatur	4	15	66,19	0,000000
Zeit	5	75	5,17	0,000392
Zeit * Temperatur	20	75	5,39	0,000000
<u>Nachkultur</u>				
T- Gradient vs. Nachkultur				
Temperatur	6	21	32,93	0,000000
Nachkultur	1	21	22,705	0,000105
Nachkultur * Temperatur	6	21	21,232	0,000000
Akklimatisation				
Temperatur	5	14	7,7073	0,001714
Zeit	8	168	40,263	0,000000
Zeit * Temperatur	48	168	7,95	0,000000

Gewicht

Tabelle A3: Ergebnisse der Varianzanalysen für die relativen Gewichtswachstumsraten von *Fucus vesiculosus* im Temperaturgradienten und in der Nachkultur.

Effekt	df	Fehler	F	p-Wert
<u>Temperaturgradient</u>				
Über 3 Wochen				
Temperatur	6	21	50,008	0,000000
Akklimatisation				
Temperatur	6	21	48,228	0,000000
Zeit	5	105	5,094	0,00032
Zeit * Temperatur	30	105	4,035	0,000000
<u>Nachkultur</u>				
T- Gradient vs. Nachkultur				
Temperatur	6	21	19,012	0,000000
Nachkultur	1	21	1,076	0,311399
Nachkultur * Temperatur	6	21	8,311	0,000109
Akklimatisation				
Temperatur	5	18	11,541	0,000042
Zeit	8	144	1,48	0,169287
Zeit * Temperatur	40	144	3,646	0,000000

Gewicht/Fläche-Verhältnis

Tabelle A4: Ergebnisse der Varianzanalysen für die Werte des Gewicht/Fläche-Verhältnis von *Fucus vesiculosus* im Temperaturgradienten.

Effekt	df	Fehler	F	p-Wert
Temperatur	8	27	1,495	0,205222
Zeit	6	162	265,660	0,000000
Zeit * Temperatur	48	162	6,581	0,000000

Photosynthesemessungen

Effektive Quantenausbeute

Tabelle A5: Ergebnisse der Zweifach-Rangvarianzanalysen verbundener Stichproben (Friedman-Test) für die effektive Quantenausbeute von *Fucus vesiculosus* im Temperaturgradienten. Gesucht wurden signifikante Unterschiede zwischen den Zeitpunkten.

Effekt	Gesamtanzahl	Teststatistik	Freiheitsgrade	Asymptotische Signifikanz
Alle Temperaturen	36	65,955	8	0,000
5 °C	4	26,639	8	0,001
10 °C	4	21,272	8	0,006
15 °C	4	14,226	8	0,076
20 °C	4	10,454	8	0,235
24 °C	4	25,651	8	0,001
26 °C	4	22,797	8	0,004
27 °C	4	23,600	8	0,003
28 °C	4	26,333	8	0,001
29 °C	4	25,667	8	0,001

PI- Kurven

Tabelle A6: Ergebnisse der Varianzanalysen für die Werte der relativen Elektronentransportrate von *Fucus vesiculosus* im Temperaturgradienten.

Effekt	df	Fehler	F	p-Wert
α				
Temperatur	7	30	2,319	0,051278
E_k				
Temperatur	7	30	5,4004	0,000442
P_{max}				
Temperatur	7	30	8,331	0,000012

Tabelle A7: Ergebnisse der Varianzanalysen für die Werte des nichtphotochemischen Quenchings von *Fucus vesiculosus* im Temperaturgradienten.

Effekt	df	Fehler	F	p-Wert
n				
Temperatur	6	19	0,845	0,551334
E₅₀				
Temperatur	6	19	1,3659	0,278172
NPQ_{max}				
Temperatur	6	19	2,017	0,113437

Chlorophyllgehalt

Tabelle A8: Ergebnisse der Varianzanalysen für die Chlorophyllgehalte von *Fucus vesiculosus* im Temperaturgradienten.

Effekt	df	Fehler	F	p-Wert
Chlorophyll a				
Temperatur	7	30	1,117	0,37843
Chlorophyll c				
Temperatur	7	30	0,459	0,85625

Kohlenstoff-Stickstoff-Analyse

Tabelle A9: Ergebnisse der Varianzanalysen für die Werte zu Kohlenstoff- und Stickstoffgehalt von *Fucus vesiculosus* im Temperaturgradienten.

Effekt	df	Fehler	F	p-Wert
Stickstoff				
Temperatur	9	36	31,207	0,000000
Kohlenstoff				
Temperatur	9	36	6,6	0,000016
C/N-Verhältnis				
Temperatur	9	36	25,163	0,000000

Fotografische Dokumentation

Tabelle A10: Fotografische Dokumentation der A- Spitzen von *Fucus vesiculosus* jedes ersten Replikats über alle Temperaturen für die Zeitpunkte 0 (Beginn des T-Gradienten), 21 (Ende des T-Gradienten) und 31 (Ende der Nachkultur). Abbildungen nicht maßstabsgetreu.

	Tag 0	Tag 21	Tag 31
5 °C			
10 °C			
15 °C			
20 °C			
24 °C			
26 °C			
27 °C			
28 °C			
29 °C			

Danksagung

An dieser Stelle möchte ich mich bei all denen bedanken, die mich im Rahmen dieser Bachelorarbeit unterstützt haben. Besonderer Dank gilt Prof. Dr. Ulf Karsten und Dr. Inka Bartsch für die Bereitstellung des Themas, die Möglichkeit am AWI arbeiten zu dürfen und die herausragende Betreuung in Rostock und in Bremerhaven.

Das Gelingen der Laborarbeit am AWI beruht zu einem beachtlichen Anteil auf der Hilfestellung durch die beiden Biologisch-technischen Assistenten der AG, Claudia Daniel und Andreas Wagner. Außerdem vielen Dank an Angelika Graiff für die zusätzliche Unterstützung und die Beantwortung jeglicher kleiner Fragen, die mit der Zeit anfielen.

Zu guter Letzt herzlichen Dank für alles an meine Eltern.

Eidesstattliche Erklärung

Hiermit versichere ich, dass ich die vorliegende Bachelorarbeit selbstständig verfasst und keine anderen als die angegebenen Quellen und Hilfsmittel benutzt habe, alle Ausführungen, die anderen Schriften wörtlich oder sinngemäß entnommen wurden, kenntlich gemacht sind und die Arbeit in gleicher oder ähnlicher Fassung noch nicht Bestandteil einer Studien- oder Prüfungsleistung war.

Daniel Liesner