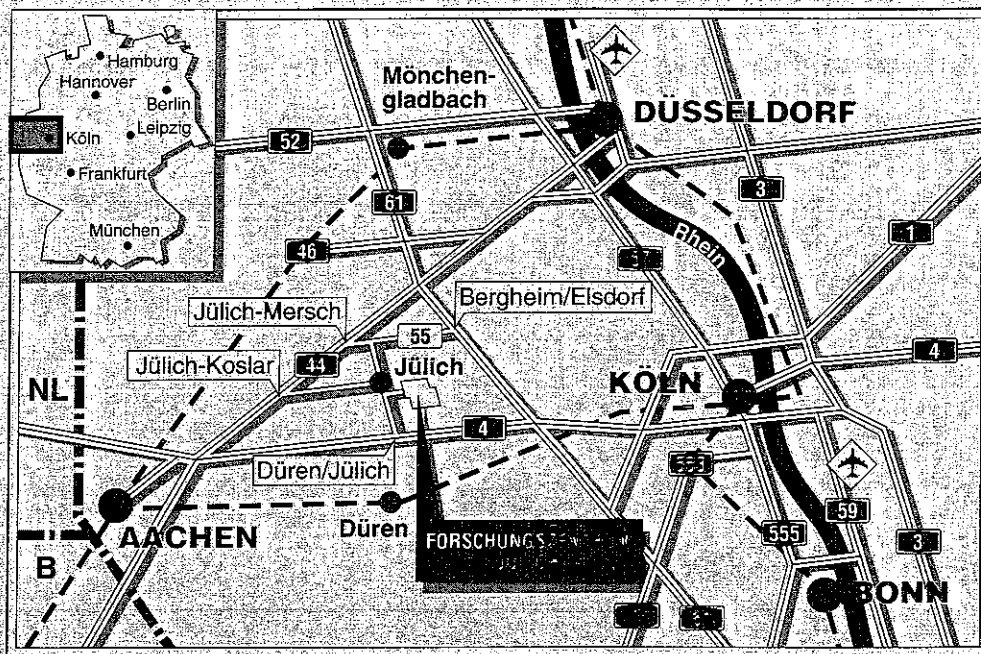


Institut für Biotechnologie

**Modellversuche zur planktischen Primär-
produktion in periodischem Wechsellicht
des Sekunden- bis Minutenbereichs**

Peter Uwe Hartig



Berichte des Forschungszentrums Jülich ; 2915

ISSN 0944-2952

Institut für Biotechnologie Jülich-2915

D 465 (Diss. Universität GH Essen)

Zu beziehen durch : Forschungszentrum Jülich GmbH · Zentralbibliothek
D-52425 Jülich · Bundesrepublik Deutschland
Telefon : 024 61 / 61 - 61 02 · Telefax : 024 61 / 61 - 61 03 · Telex : 833556-70 kfa d

Modellversuche zur planktischen Primärproduktion in periodischem Wechsellicht des Sekunden- bis Minutenbereichs

Peter Uwe Hartig

Inhaltsverzeichnis

1. Einleitung	1
2. Material und Methoden	10
2.1 Organismen	10
2.2 Kulturtechnik	13
2.2.1 Nährlösung	13
2.2.2 Vorkulturen.....	15
2.2.3 Kulturgefäß.....	15
2.3 Experimentiersysteme	15
2.3.1 Aufbau des Experimentiersystems für die Langzeitversuche.....	16
2.3.1.1 Allgemein.....	16
2.3.1.2 Aufbau der Black-Box und des Turbidostaten	19
2.3.2 Aufbau der Experimentiersysteme für die Kurzzeitversuche	22
2.3.2.1 Allgemein.....	22
2.3.2.2 Aufbau des Phototrons.....	23
2.3.2.3 Aufbau des Expo-Schlittens.....	26
2.4 Lichtbedingungen	29
2.4.1 Lichtquellen	29
2.4.1.1 Lichtquellen für die Black-Box und die Chemostaten	29
2.4.1.2 Lichtquellen für das Phototron.....	30
2.4.1.3 Lichtquelle für den Expo-Schlitten	30
2.4.2 Einstellung der Lichtgradienten	31
2.4.2.1 Lichtgradienten für das Phototron.....	31
2.4.2.2 Lichtgradienten für den Expo-Schlitten.....	31
2.4.3 Experimentelle Simulation intermittierender und fluktuierender Lichtbedingungen.....	32
2.4.3.1 Intermittierende LDW für die Black-Box	32
2.4.3.2 Intermittierende LDW für das Phototron	32
2.4.3.3 Fluktuierende Lichtwechsel für den Expo-Schlitten.....	33
2.5 Kulturbedingungen	33
2.5.1 Anzucht der Algen für Experimente im Phototron.....	33
2.5.2 Anzucht der Algen für Experimente im Expo-Schlitten.....	34
2.5.3 Temperatur.....	35
2.6 Analysen und Berechnungen	35
2.6.1 Allgemeine Analysen.....	35
2.6.1.1 Quantenflußdichte.....	35
2.6.1.2 Fremdinfection.....	36

2.6.1.3	Optische Dichte.....	36
2.6.1.4	Chlorophyll.....	36
2.6.2	Spezielle Analysen für die Langzeitexperimente.....	38
2.6.2.1	Trockenmasse	38
2.6.3	Spezielle Analysen für die Kurzzeitexperimente.....	38
2.6.3.1	Partikulärer organischer Kohlenstoff.....	40
2.6.3.2	Gelöster anorganischer Kohlenstoff	40
2.6.3.3	Markierung mit ^{14}C	41
2.6.3.4	Behandlung der Dunkelproben	41
2.6.3.5	Bestimmung des Total Counts	42
2.6.3.6	Bestimmung des Filter Counts.....	42
2.6.3.7	Messung im Szintillationszähler.....	43
2.6.4	Berechnungen	43
2.6.4.1	Berechnung der Primärproduktionsraten in den Langzeitversuchen.....	43
2.6.4.2	Berechnung der C-Einbauraten für Experimente in den Kurzzeitversuchen.....	44
2.6.4.3	Berechnung der P/I-Kurven	45
2.6.4.4	Berechnung der P/I-Parameter.....	46
2.6.4.5	Vergleichsansätze.....	47
2.6.4.6	Berechnung der mittleren Lichtintensität für Experimente im Expo-Schlitten.....	51
2.6.5	Verwendete Computerprogramme	52
3.	Ergebnisse	54
3.1	Langzeitversuche (Black-Box)	54
3.1.1	Überblick.....	54
3.1.2	Zeitlicher Verlauf	56
3.1.3	Vergleich der in intermittierendem Licht und im Konstantlicht gemessenen Produktivitätsraten mit Hilfe der Vergleichsansätze 1 und 2 (s. Kap. 2.6.4.5).....	59
3.2	Kurzzeitversuche (Phototron)	63
3.2.1	Überblick.....	63
3.2.2	Anmerkung zu der Qualität der Daten	66
3.2.3	POC- und Chlorophyllkonzentrationen.....	68
3.2.4	P/I-Kurven.....	73
3.2.6	Vergleich der lichtäquivalenten C-Einbauraten mit den im Konstantlicht gemessenen für Versuchsreihen 1 und 2.....	80
3.2.7	Vergleich der lichtäquivalenten C-Einbauraten mit den im Konstantlicht gemessenen für Versuchsreihe 3.....	87

3.3	Kurzzeitversuche (Expo-Schlitten)	94
3.3.1	Überblick.....	94
3.3.2	Inkubation in Konstantlicht.....	98
3.3.3	Vergleich der in Wechsellicht und in Konstantlicht gemessenen C-Einbauraten nach Vergleichsansatz 3 (s. Kap. 2.6.4.5).....	101
3.3.4	Vergleich der in Wechsellicht und in Konstantlicht erzielten C-Einbauraten nach Vergleichsansatz 2 (Kap. 2.6.4.5)	106
4.	Diskussion	111
4.1	Kulturbedingungen	111
4.2	Wirkung intermittierenden Lichtes (LDW) auf die photosynthetische Stoffproduktion	114
4.3	Wirkung fluktuierenden Lichtes (LW) auf die photosynthetische Stoffproduktion	123
4.4	Reaktion nach unterschiedlicher Adaptation	125
4.5	Vergleich M. obtusum und Syn. 6911	127
4.6	Schlußfolgerungen im Hinblick auf die planktische Primärproduktion in Binnengewässern und Ozeanen	128
4.7	Ausblick	133
5.0	Zusammenfassung	135
6.0	Literatur	137

a	=	Steigung im linearen Bereich der P/I-Kurve
C	=	Kohlenstoff
C _{ass}	=	eingebauter/assimilierter Kohlenstoff
C _B	=	Biomassekonzentration [mgTS l ⁻¹ h ⁻¹]
C _c	=	Chlorophyllkonzentration [mg l ⁻¹]
Chl a	=	Chlorophyll a
D	=	Durchflußrate [ml h ⁻¹]
d	=	Aufenthaltszeit [h]
f	=	Frequenz [s ⁻¹]
[g]	=	Gramm
[h]	=	Stunde
I	=	Lichtintensität im PAR-Bereich [$\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$]
I ₁	=	Lichtintensität am Starklichtende des Lichtgradienten im Expo-Schlitten [$\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$]
I ₂	=	Lichtintensität am Schwachlichtende des Lichtgradienten im Expo-Schlitten [$\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$]
I ₃	=	mittlere Lichtintensität, der die Algen während des Wechsels von I ₁ und I ₂ bzw. zwischen I ₂ und I ₁ im Expo-Schlitten ausgesetzt waren [$\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$]
$\bar{I}$	=	mittlere Lichtintensität während Inkubation [$\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$]
IC	=	gelöster anorganischer Kohlenstoff [mg l ⁻¹]
I ^H	=	Starklicht
I _K	=	Sättigungsintensität [$\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$]
I ^L	=	Schwachlicht
I _m	=	Lichtintensität bei der P _{max} erreicht wird
I ₀	=	Lichtintensität an der Wasseroberfläche
I _z	=	Lichtintensität in der Tiefe z
k _b	=	Extinktionskoeffizient [m ⁻¹]
k _c	=	spezifischer Extinktionskoeffizient für Chla [m ² mg(Chla) ⁻¹]
[l]	=	Liter
LDW	=	Licht/Dunkelwechsel; intermittierendes Licht
LL	=	Konstantlicht
LW	=	Lichtwechsel; fluktuierendes Licht
[m]	=	Meter
[mg]	=	Milligramm
[min]	=	Minute
[ms]	=	Millisekunde
P	=	POC-spezifische C-Einbauraten [mgC mgPOC ⁻¹ h ⁻¹] Indizierungen s. iii
P ^B	=	Chla-spezifische C-Einbauraten [mgC mgChla ⁻¹ h ⁻¹] Indizierungen s. iii
PAR	=	Photosynthetisch Aktive Strahlung (1 400-700 nm)
POC	=	partikulärer organischer Kohlenstoff [mg l ⁻¹]
PROD	=	Produktivität [mgTS l ⁻¹ h ⁻¹] Indizierungen s. iii

Q	=	Quanten
R	=	Röhrenvolumen [ml]
R ₁	=	Intermittierender Faktor für gleiche Intensität und gleiche totale Zeit (i_{IT} , nach Rabinowitch, 1957)
R ₂	=	Intermittierender Faktor für gleiche Intensität und gleiche Lichtzeit (i_{IE} , nach Rabinowitch, 1957)
R ₃	=	Intermittierender Faktor für gleiche Energie und gleiche Zeit (i_{ET} , nach Rabinowitch, 1957)
rel. t_d	=	relative Dunkelzeit (t_d/t_g)
[s]	=	Sekunde
SAG	=	Stammsammlung Göttingen
t_1	=	Verweilzeit am Starklichtende des Gradienten im Expo-Schlitten [s]
t_2	=	Verweilzeit am Schwachlichtende des Gradienten im Expo-Schlitten [s]
t_3	=	Übergangszeit zwischen I_1 und I_2 bzw. zwischen I_2 und I_1 [s]
t_d	=	Dunkelzeit [s]
t_g	=	Testzyklus ($t_h + t_d$) [s]
t_h	=	Hellzeit [s]
TS	=	Trockensubstanz
UpM	=	Umdrehungen pro Minute
z	=	Tiefe [m]
z_{eu}	=	euphotische Tiefe [m]
z_m	=	Durchmischungstiefe [m]
μ	=	Wachstumsrate [h^{-1}]
μCi	=	Mikro-Curie
μE	=	Mikro-Einstein
μ_{max}	=	maximale Wachstumsrate
[μS]	=	Mikro-Siemens

Langzeitversuche (Black-Box)

- PROD = Produktivität [$\text{mgTS l}^{-1} \text{h}^{-1}$]
 PROD_{LL} = Produktivität bei Konstantlicht
 PROD_{LDW} = Produktivität bei Licht/Dunkelwechsel
 PROD^{*}_{LDW} = lichtnormalisierte Produktivität bei Licht/Dunkelwechsel

Kurzzeitversuche (Photototron, Expo-Schlitten)

P ohne Index immer POC-spezifisch [$\text{mgC mgPOC}^{-1} \text{h}^{-1}$]
 P mit Index B immer Chla-spezifisch [$\text{mgC mgChla}^{-1} \text{h}^{-1}$]

- P = C-Einbauraten [$\text{mgC mgPOC}^{-1} \text{h}^{-1}$]
 P_{LL} = C-Einbauraten bei Inkubation mit Konstantlicht
 P_{LDW} = C-Einbauraten bei Inkubation mit Licht/Dunkelwechsel
 P_{LW} = C-Einbauraten bei Inkubation mit Lichtwechsel

 P^{*}_{LDW} = lichtäquivalente C-Einbauraten bei Inkubation mit Licht/Dunkelwechsel

 P^{*}_{LL} = aus der P/I-Kurve abgeleitete hypothetische C-Einbauraten, die man bei Inkubation mit LW erwarten würde

 P($\bar{I}$)_{LL} = C-Einbauraten bei Konstantlicht der mittleren Lichtintensität, die während LDW oder LW gegeben wurde

 P₅₀ = C-Einbauraten bei Inkubation mit der Lichtintensität von $50 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$
 P_{max} = maximale C-Einbauraten
 P₃₀₀₀ = C-Einbauraten bei Inkubation mit der Lichtintensität von $3000 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$

1. Einleitung

Ausgangspunkt der vorliegenden Arbeit ist die seit langem offene Frage, ob und wie die Photosynthese von Planktonalgen durch periodische Lichtintensitätswechsel im Sekunden- bis Minutenbereich beeinflusst wird. Derartige Lichtintensitätswechsel werden im folgendem als "fluktuierende" Lichtbedingungen bezeichnet. Sie gehören im allgemeinen zu den natürlichen Umweltfaktoren submerser Vegetationen.

Die allgemeine Lichtabhängigkeit der Photosynthese läßt sich auch für Algen durch Photosynthese-Licht-Kurven (P/I-Kurven) fallbezogen oder idealtypisch darstellen (Abb. 1.1). P/I-Kurven enthalten bedeutende Informationen über die Photophysiologie des Phytoplanktons (Richardson et al., 1983; Harding et al., 1987; Prezelin et al., 1991). Man unterscheidet drei Bereiche: Im steilen Anstieg der P/I-Kurve, dem α -Bereich, ist das Licht für die Algen der limitierende Faktor für die Produktion; im zweiten Bereich herrschen die Lichtintensitäten, bei denen die Algen ihre jeweils maximale Produktionsrate ($P_{\max}$) erzielen, und im β -Bereich kann die Produktion infolge der hohen Lichtintensitäten vermindert sein. Ferner wird die Sättigungsintensität I_K , nach Talling (1957) die Lichtintensität bei Erreichen der Lichtsättigung, häufig zur Charakterisierung von P/I-Kurven herangezogen. Bei $I_S = 0.5 P_{\max}$ (entspricht dem K_m -Wert der Michaelis-Menten-Konstante) ist die Quantenflußdichte das limitierende Substrat.

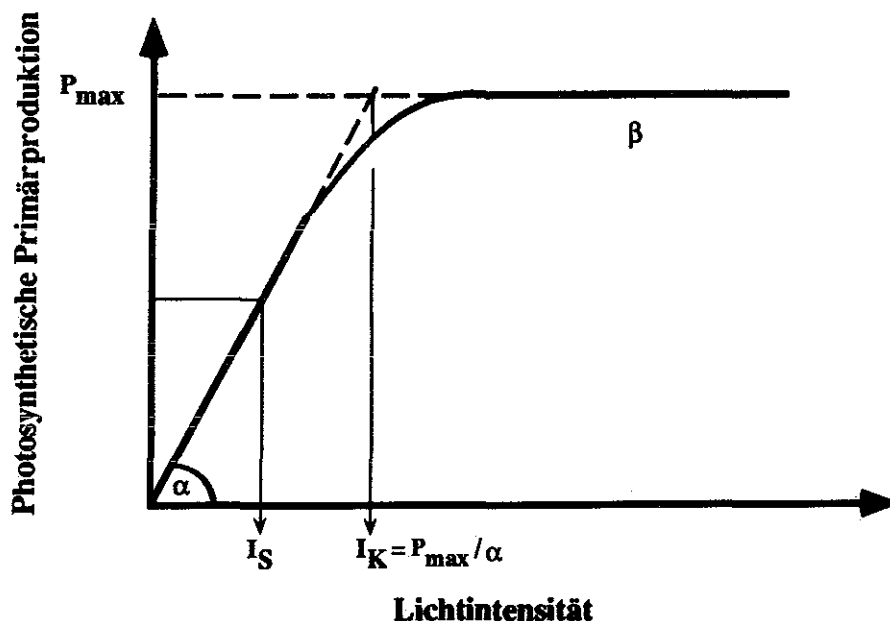


Abb. 1.1: Photosynthese-Licht-Kurve (P/I-Kurve)
Idealisierte Form wie sie im Inkubator erhalten wird

Für die im Wasserkörper befindlichen Algen sind als erstes die allgemeinen diurnalen Lichtintensitätsänderungen unmittelbar an der Wasseroberfläche von Bedeutung. Sie entstehen durch den Tagesgang, dessen Verlauf unter Wasser wiederum von der Jahreszeit und der geographischen Breite direkt abhängt (Grobbelaar et al., 1984). Aufgrund des im Tagesverlauf veränderten Sonnenstandes treten zusätzliche unterschiedlich hohe Reflexionsverluste auf (Kirk, 1983; Wetzel, 1983). Diese Basisänderungen werden überlagert durch episodische Änderungen:

- Auswirkungen der Wetterlage: z.B. Wolkenfelder und Sturmfronten (Gallegos et al., 1977, 1980; Abbott et al., 1982; Marra u. Heinemann, 1982), Eisbildung

Relative Lichtintensitätsveränderungen erfahren die Algen aber auch, wenn sie nach oben oder unten verfrachtet werden oder sich im Wasserkörper bewegen. Hier sind zu unterscheiden:

- die passive Verfrachtung (Oberflächenwellen, interne Wellen, Langmuirzirkulation, Konvektion, turbulente Durchmischung)
- die vertikale Eigenbewegung der Phytoflagellaten (tagesperiodische oder aperiodische Vertikalbewegung, (Sournia, 1982))
- die Wirkungen eines positiven oder negativen (Sedimentation) Auftriebs (Reynolds et al., 1987)

Änderungen des Lichtfeldes, denen die Algen im Wasserkörper letztendlich ausgesetzt sein können, setzen sich aus folgenden Faktoren zusammen:

- der Lichtintensität an der Wasseroberfläche
- dem Lichtintensitätsgradient im Wasserkörper (dieser wird vor allem durch die Stärke der Trübung beeinflusst, welche die Tiefe der euphotischen Zone bestimmt. Als euphotische Zone wird im Wasserkörper der Bereich zwischen Gewässer Oberfläche und der Tiefe bezeichnet, bei der die Lichtintensität 1 % der Oberflächenlichtintensität beträgt (Poole u. Atkins, 1929))
- dem Wellenlängenspektrum (welches durch die Art der Trübstoffe und durch die Tiefe verändert wird (Kirk, 1983))
- der Durchmischungstiefe
- der kritischen Durchmischungstiefe (Sverdrup, 1953; Talling, 1971)
- dem Zeitablauf der vertikalen Durchmischung

Die Algen sind somit im durchmischten System nicht nur dynamisch-variablen Lichtintensitäten ausgesetzt, sondern auch sich ändernden Lichtqualitäten (Wellenlängenspektren: s. auch Kap. 2.4).

Wie die Algenzelle die Lichtenergie in dem sie umgebenden Lichtklima zur Photosynthese ausnutzen kann, hängt von ihrer photophysiologischen Konstitution ab. Diese ist wiederum artenspezifisch und abhängig vom Adaptationsvermögen an schwaches bzw. starkes Licht (Übersichtsartikel: Ferris u. Christian, 1991).

Angesichts der Komplexität der das Lichtklima bestimmenden Einzelfaktoren ist es sicherlich unmöglich, in einem einzigen experimentellen Ansatz sämtliche Faktoren, die die Primärproduktion unter Wasser beeinflussen, zu berücksichtigen. Im Hinblick auf die kurzfristigen Lichtintensitätsänderungen ist außerdem zu berücksichtigen, daß nicht das Lichtregime allein durch die Wasserbewegung beeinflußt wird. Erhöhte Durchmischung oder aktive Vertikalwanderung bedeutet für nährstofflimitierte Algenpopulationen u. a. verbesserte Nährstoffversorgung infolge der Rezyklierung aus tieferen Schichten oder durch Abbau von Diffusionsgradienten zwischen Zellwand und liquidem Medium. Algenbürtige Schadstoffe, die selbst wiederum das Algenwachstum beeinflussen können, werden bei mehr oder weniger turbulenter Durchmischung abtransportiert (Müller et al., 1982). Hohe Konzentrationen von Sauerstoff, die hemmend auf die Algenrespiration und die Photosynthese einwirken können, werden entfernt (Lloyd, 1974). Andererseits werden Fortbewegung und Zellteilung von Dinoflagellaten bei hoher Turbulenz empfindlich gestört (Thomas u. Gibson, 1990).

Die möglichen Zeiträume, in denen Lichtintensitätsänderungen auftreten, können sich über die große Skala von wenigen ms bis zu einem Jahr erstrecken (Abb. 1.2). Ferner können die Algen in diesen Zeiträumen intermittierendem Licht (LDW) und/oder fluktuierendem Licht (LW) unterschiedlicher Phasenlänge (saisonale, episodische, diurnale und kurzperiodische Änderungen) ausgesetzt sein. Unter LDW sind die Wechsel zwischen Licht und Dunkel zu verstehen, wogegen die Algen bei LW sich ständig im Licht befinden, dessen Intensität jedoch periodischen Änderungen unterliegt.

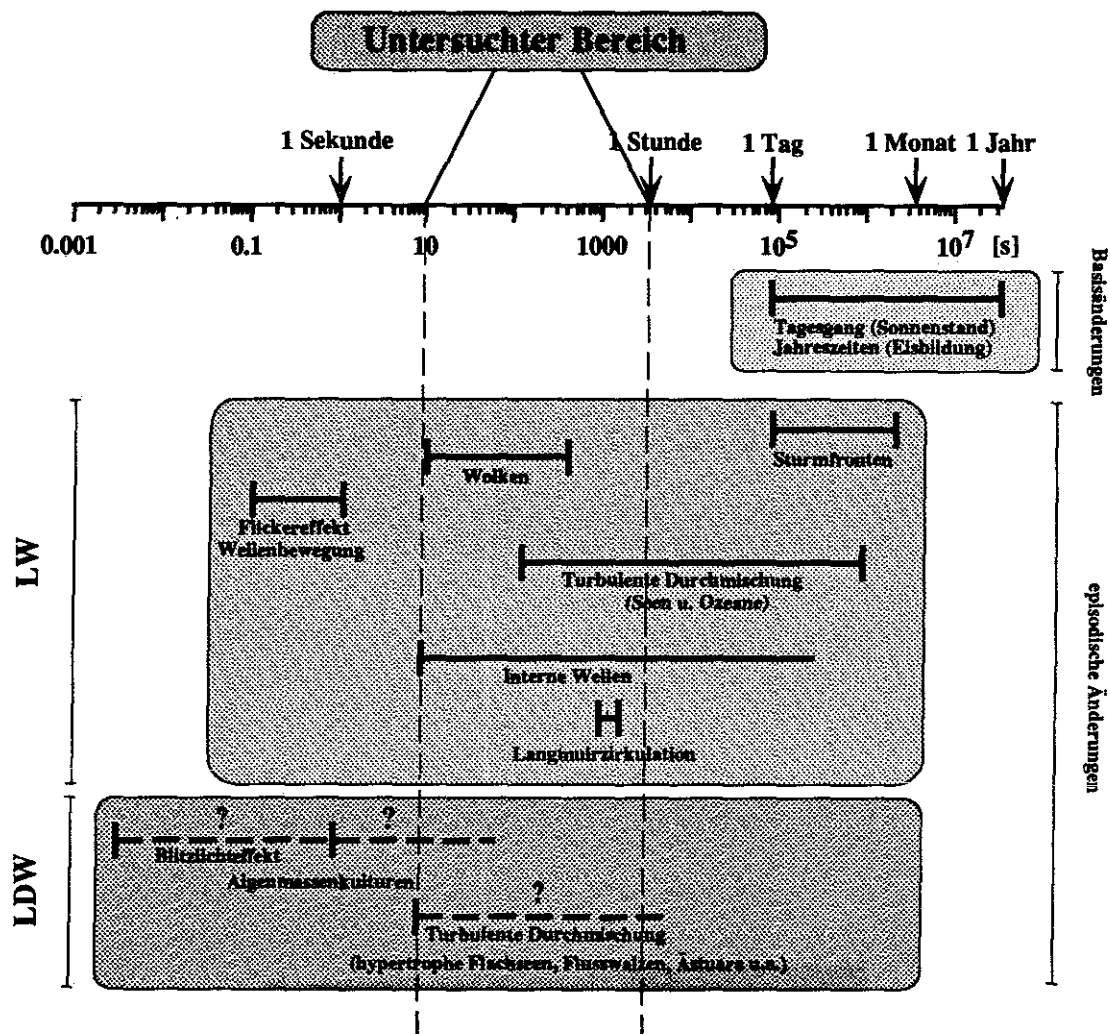


Abb. 1.2: Zeitskala für intermittierende (LDW) und fluktuierende (LW) Lichtbedingungen.

In der Natur gibt es keine LDW-Bedingungen mit Rechteckprofilen, wie sie seit Warburg (1919) für photobiologische Experimente erzeugt werden. Unter natürlichen Bedingungen sollten die Algen im Prinzip eher sinusartige Änderungen der Lichtintensität erfahren. Das entscheidende Kriterium dafür, ob Algen intermittierendem oder fluktuierendem Licht ausgesetzt sind, ist die Trübung des Wasserkörpers. Je höher die Trübung, desto rapider nimmt die in den Wasserkörper eindringende Lichtintensität mit zunehmender Tiefe ab, gemäß dem Lambert-Beer'schen Gesetz exponentiell. Je größer die Trübung, desto kleiner wird das Verhältnis zwischen der euphotischen Zone (z_{eu}) und der Durchmischungstiefe (z_m). In Systemen mit hohem Gehalt an Trübstoffen wird deshalb das photosynthetische Profil in Relation zum Wasserkörper stark zusammengedrückt

(Grobbelaar 1985, 1989 b). In diesem Fall bestimmt der große aphotische Teil der Wassersäule, verglichen mit dem kleinen euphotischen Teil, zusammen mit der Durchmischungstiefe und dem Energieeintrag die Zeit, die die Algen unterhalb des Kompensationspunktes verbringen. Unterhalb des Kompensationspunktes müssen sich die Algen nicht notwendigerweise im Dunkel befinden. Die kritische Größe von 1 % der Oberflächenintensität ist nur im Mittagsbereich als Erfahrungswert anzusehen (Vollenweider, 1965). Die Ausprägung dieser Effekte ändert sich natürlich tagesperiodisch, d. h. im Rahmen der Basisänderungen in der Lichtintensität.

Lichtintensitätswechsel, die man mit LDW simulieren kann, finden sich vor allem in Wasserkörpern mit kleinen Quotienten z_{eu}/z_m und mit hohem Absorptionskoeffizienten, wie z.B. in hypertrophen Seen, in Flußmündungen (Madden, 1986; Mallin u. Pearl, 1992), in stark eutrophierten Flüssen und/oder verschmutzten Flüssen, aber auch in künstlichen Systemen, wie in HROPs (High Rate Oxidation Ponds) oder HRAPs (High Rate Algal Ponds) (Shelef et al., 1976, 1980; Goldmann, 1979). Diese künstlichen Systeme werden entweder zur Produktion von Mikroalgen, zwecks Protein- oder Farbstoffgewinnung, und/oder zur Abwasserreinigung genutzt (Soeder, 1980; Soeder et al., 1980; Shelef u. Soeder, 1980; Borowitzka u. Borowitzka, 1988). Zeiträume für die Verfrachtungen der Algenzellen sind für derartige Systeme mit kleinem Quotienten z_{eu}/z_m nicht in der Literatur beschrieben.

Ähnliche Systeme, in denen Mikroalgen eindeutig LDW erfahren, sind Algenmassenkulturen. Wie Abb. 1.3 zeigt, bedingen in Algenmassenkulturen bereits geringe Flächendichten bzw. Biomassenkonzentrationen eine große prozentuale Abnahme des an der Oberfläche auftreffenden Lichtes innerhalb der Kultursuspension. Es wird weiterhin deutlich, daß der Übergang zwischen Licht- und Dunkelzonen auf eine dünne Schicht innerhalb der Kulturtiefe begrenzt ist, weshalb die Algen in diesen Kulturen in erster Linie LDW ausgesetzt sind. In den Algenmassenkulturen bewegen sich aber nur wenige Prozent der Algen in einem geordneten Fluß, die übrigen unterliegen einer turbulenten Durchmischung mit eher zufallsbedingter Verteilung (Powell et al., 1965).

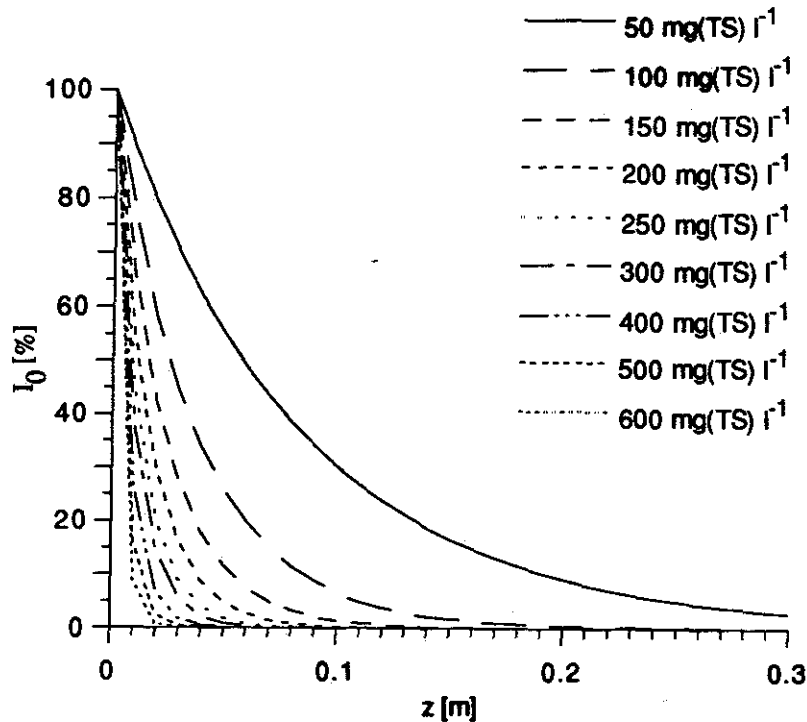


Abb. 1.3: Prozentuale Abnahme der eingestrahnten Lichtintensitäten an der Wasseroberfläche (I_0) innerhalb der Algensuspension (*Scenedesmus obliquus*) eines Algenmassenkulturbedens in Abhängigkeit von der Tiefe (z) und der Biomassenkonzentration (TS).

Die Abnahme wurde nach dem Lambert-Beer'schen Gesetz berechnet:

$$I(z) = I_0 e^{-K_b z}$$

I_0 = Lichtintensität an der Wasseroberfläche

I_z = Lichtintensität in der Tiefe z

z = Tiefe in m

K_b ist der Extinktionskoeffizient (m^{-1}) für die Absorption des Lichtes zwischen 400 und 700 nm durch Chlorophyll a. K_b ist das Produkt aus $k_c \cdot C$, wobei k_c der spezifische Extinktionskoeffizient [$\text{m}^2 (\text{Chla})^{-1}$] für die Absorption von Licht durch Phytoplanktonchlorophyll a ist. Sein Wert kann zwischen 0.0101 - $0.042 \text{ m}^2 (\text{mg Chla})^{-1}$ (Wyman et al., 1987) liegen. Hier wird der in der Literatur am häufigsten verwendete spektralkorrigierte Wert von $0.016 \text{ m}^2 (\text{mg Chla})^{-1}$ als Konstante eingesetzt (Bannister, 1974; Smith u. Baker, 1978; Taguchi, 1979; Dubinsky et al., 1984). Die Chlorophyllkonzentration (C) wurde aus den Biomassekonzentrationen berechnet, unter Anwendung der von Hartig (1986) angegebenen Umrechnungsfaktoren.

Tab. 1.1 : Korrelation zwischen Flächendichten und Biomassekonzentrationen in Algenmassenkulturen für zwei unterschiedlich hohe Füllhöhen.

Biomassekon- zentration	Flächendichte bei 29 cm Tiefe	15 cm Tiefe
[mg l ⁻¹]	[g(TS)m ⁻²]	
50	14.5	7.5
100	29.0	15.0
150	43.5	22.5
200	58.0	30.0
250	72.5	37.5
300	87.0	45.0
400	116.0	60.0
500	145.0	75.0
600	174.0	90.0
700	203.0	105.0

Die in einem Bioreaktor kultivierte Grünalge *Scenedesmus obliquus* erreichte die maximalen Produktivitätsraten bei Flächendichten zwischen 40-45 g(TS) m⁻² (Hartig et al., 1988). Nach der Tabelle 1.1 und Abb. 1.3 hätten sich die unter diesen Flächendichten kultivierten Mikroalgen bei beiden Füllhöhen (29 und 15 cm) zu 2/3 in der Zone unterhalb der Kompensationsebene befunden, wobei diese Zone mit $I_0 \leq 1\%$ definiert wird. Die Übergangsschicht ($I_{100\%}$ zu $I_{1\%}$) beträgt bei diesen Flächendichten 10 cm für die Füllhöhe 29 cm und 5 cm für die Füllhöhe 15 cm. Der Lichtgradient verläuft aber nicht linear, sondern nimmt mit zunehmenden Tiefen exponentiell ab (Abb. 1.3).

Die Primärproduktionsraten bei hohen Flächendichten waren höher als erwartet (Hartig, 1986). Sie können nur etwas mit einem positiven Wechsellichteffekt zu tun haben. Die Periodenlänge der Durchmischung ist aber unbekannt.

Für kürzere LDW im Millisekundenbereich sind Chloroplasten bzw. Mikroalgen in der Lage, die Lichtausnutzung um bis zu 400 % zu steigern (Emerson u. Arnold, 1932; Weller u. Franck, 1941; Rieke u. Gaffron, 1942; Phillips u. Myers, 1954; Kok, 1956; Fredrickson u. Tsuchiya, 1970; Terry, 1986). Voraussetzung für eine hohe Lichtausnutzung sind im Verhältnis zur Lichtzeit lange Dunkelperioden (60-600ms) mit rechteckigem Einstrahlungsprofil.

Bei LW, die im Gegensatz zu den oben angeführten Systemen vor allem in weniger trübstoffreichen Gewässern vorherrschen (oligotrophe Seen, Ozean), sind die Algen ebenfalls Lichtintensitätsschwankungen der verschiedensten Periodenlängen ausgesetzt (Abb. 1.2). Die Verfrachtung der Algenzellen kann entweder periodisch sein, wenn der vertikale Fluß geordnet ist, wie z.B. bei internen Wellen, bei Konvektion und bei der

Langmuirzirkulation, oder aber überwiegend irregulär, wenn die turbulente Durchmischung überwiegt (Denmann u. Gargett, 1983 a,b), erfolgen.

Die am besten untersuchten Einflüsse des fluktuierenden Lichtfeldes auf die Produktion der Algen liegen analog zum Blitzlichteffekt wiederum im ms-Bereich und werden hier als Flickereffekt bezeichnet, weil das Phytoplankton im Gegensatz zum Blitzlicht ("Rechteckkurven") nur Wechseln zwischen zwei Lichtintensitäten exponiert ist (Frechette u. Legendre, 1978; Abott et al. 1982; Walsh u. Legendre, 1983). Diese kürzesten LW entstehen an der Oberfläche des Wasserkörpers, indem durch die Wellenbewegung das auftreffende Licht fokussiert wird. Sie liegen in der Größenordnung von 0.1-1 s.

Interne Wellen verursachen vertikale Wasserbewegungen von ~ 10-30 m im Zeitraum von 3 min bis 17 h (Denman u. Gargett, 1983a). Wasserpakete an der Massachusetts Bay, U.S.A, wurden durch interne Wellen bis zu 30 m in 8-10 min vertikal verfrachtet (Haury et al., 1978). Die Lichtintensitäten, die die Phytoplanktonzellen in dieser Zeit erhielten, variierten von 0.1-26 % der Oberflächeneinstrahlung. Aber auch höhere Frequenzen im Sekunden-Bereich sind dokumentiert (Haury et al., 1983). Ein 8-10 m hohes Wasserpaket wurde durch interne Wellen in 10-30 s bewegt.

Ein physikalisch gut untersuchtes Durchmischungsphänomen ist die Langmuirzirkulation. Die Langmuirzirkulation entsteht bei Überschreitung der Windgeschwindigkeit von mehr als 3 m s^{-1} und wird an der Gewässeroberfläche stehender Gewässer durch Mitschleppen von Wasserpaketen erzeugt. In der Längsrichtung bewegen sich die Wassermassen mehr oder weniger helikal (Wetzel, 1983). Dabei werden Wassermassen mit einer Frequenz von $5.6 \times 10^{-4} \text{ Hz}$ (~ 30 min) bewegt. Die durch dieses Phänomen im stratifizierten See induzierte vertikale Durchmischung kann 10 m betragen. Nach Buranathanit et al. (1982) kann ein kompletter Zyklus 20 min dauern. In diesem Zeitraum bewegt sich eine Phytoplanktonzelle 4 m abwärts in 130 s, 4 m aufwärts in 270 s und 2 x 5 m horizontal in 670 s. Die Phytoplanktonzelle hält sich somit relativ lange Zeit nur im starken bzw. schwachen Licht auf.

Die meisten Autoren, die den Einfluß fluktuierender Lichtbedingungen auf die Phytoplanktonproduktion untersucht haben, exponierten die Algen deshalb bei Lichtwechseln zwischen 30 min bis zu 2 h. Sie erhielten verschiedene Resultate, wenn sie die aus statischen ("Konstantlicht") und dynamisch-variablen Inkubationen erzielten integralen Produktionsraten miteinander verglichen. Entweder waren die im LW erzielten Produktionsraten gegenüber den bei Konstantlicht erzielten erhöht (Marra, 1978; Joiris u. Bertels, 1985; Mallin u. Pearl, 1992), gleich (Jewson u. Wood, 1975; Gallegos u. Platt,

1982; Yoder u. Bishop, 1985; Nixdorf et al., 1990; Barkmann u. Landmesser, 1991) oder vermindert (Randall u. Day, 1987; Grobbelaar, 1989a). Tab. 1.2 gibt die dabei beobachteten Größenordnungen der prozentualen Unterschiede zwischen statischen und dynamischen Inkubationen wieder. Die zum Teil beträchtlichen Schwankungen erklären sich u.a. dadurch, daß mit natürlichem Phytoplanktonproben unterschiedlicher Probenahmestellen experimentiert wurde.

Tab. 1.2: Vergleich von statischen (Konstantlicht) und dynamischen Inkubationen (Als Basisgrößen dienen integrale Produktionsraten).

Quelle	Unterschied in % zu Konstantlicht	Schlußfolgerung der Autoren
Marra (1978)	+19 bis +87	erhöht
Joiris u. Bertels (1985)	+10 bis +127	erhöht
Mallin u. Pearl (1992)	im Mittel +15	erhöht
Jewson u. Wood (1975)	-20 bis +10	kein Einfluß
Gallegos u. Platt (1982)	-3 bis +76	kein Einfluß, außer bei Tiefenproben
Nixdorf et al. (1990)		kein Einfluß
Barkmann u. Landmesser (1991)	-14 bis +10	kein Einfluß
Yoder u. Bishop (1985)	meistens ± 30	kein Einfluß
Randall u. Day (1987)	-84 bis +42	vermindert für trübstoffreiches Wasser
Grobbelaar (1989a)	-35 bis +28	vermindert für $< z_{eu}/z_m$

Insgesamt ist wenig bekannt, welchen Einfluß fluktuierende Lichtänderungen, die im Minuten- bis Sekundenbereich liegen, auf die Produktion von Mikroalgen haben.

Zielsetzung:

Angesichts der Existenz von intermittierenden und fluktuierenden Lichtintensitätsänderungen in Gewässern beabsichtigte ich, zu untersuchen, welche Unterschiede zwischen den Photosyntheseraten unter solchen dynamischen Bedingungen und den im konstantem Licht gemessenen Raten bestehen. Da die Primärproduktionsraten üblicherweise unter stationären Lichtbedingungen bestimmt werden, die angesichts der Fülle dynamischer Lichtveränderungen in den Gewässern als artifiziell bezeichnet werden müssen, ist es von allgemeinem ökologischen Interesse, ob hierdurch systematische Fehler bedingt werden.

2. Material und Methoden

2.1 Organismen

Für die Experimente wurden verschiedene Algenarten ausgewählt.

In den Langzeitexperimenten wurde die im Süßwasser ubiquitär verbreitete coccale Grünalge *Scenedesmus obliquus* (SAG Göttingen 276-3a) (Uherkovich, 1966; Hegewald, 1982) verwendet (Abb. 2.1). *Scenedesmus obliquus* 276-3a entstammte der Stammsammlung des Institutes für Biotechnologie 3 des Forschungszentrum Jülich (KFA Jülich).

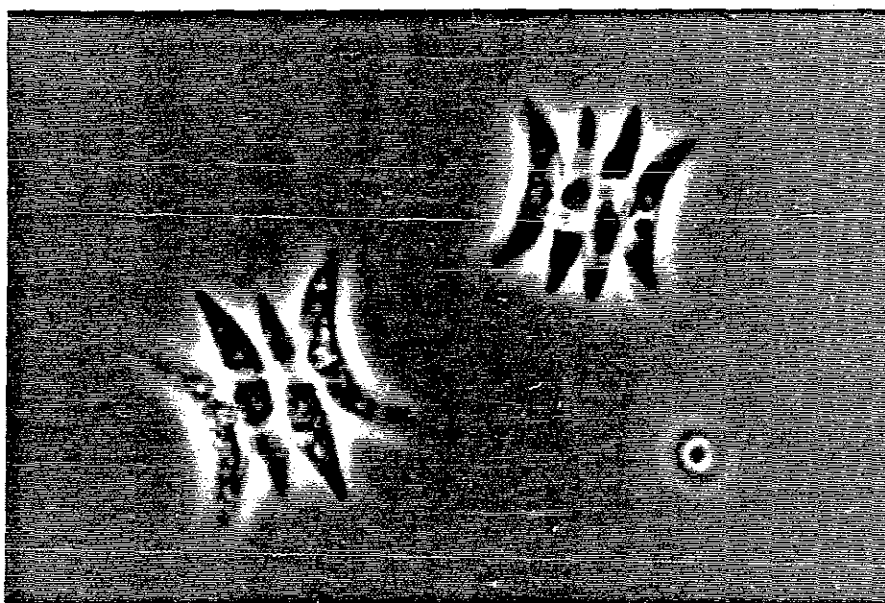


Abb. 2.1: *Scenedesmus obliquus* (SAG Göttingen 276-3a).

Diese Alge wurde seit Beijerinck (1891) immer wieder für algenphysiologische Untersuchungen, in der Photosyntheseforschung (s. Sammelreferat Hegewald u. Soeder, 1988), sowie in Algenmassenkulturen für die Proteingewinnung (Tamiya, 1957; Kawaguchi, 1980; Soeder, 1980) und für die Abwasserreinigung verwendet (Soeder et al., 1980; Garret u. Fallowfield, 1981; Shelef et al., 1980; Groeneweg, 1985). Die Kulturansprüche und die physiologischen Parameter dieser Alge sind deshalb hinlänglich beschrieben. Ich selbst arbeitete bereits im Rahmen meiner Diplomarbeit mit *S. obliquus* (Hartig, 1986).

Für die Kurzzeitexperimente am Max-Planck-Institut (MPI) für Limnologie in Plön konnte ich *S. obliquus* wegen seiner Neigung zum Sedimentieren (Mohn, 1980) allerdings nicht verwenden. Aus diesem Grunde mußten im Experimentalaufbau Expo-Schlitten, in dem keine Möglichkeit bestand, die Algen in den Reagenzgläsern zu durchmischen, Algenarten als Testorganismen ausgewählt werden, die sich während der Versuchsdauer nicht absetzten. Weiterhin sollte der Einfluß der LDW bzw. der LW auf die Produktivität von Mikroalgen nicht nur für chlorococcale Algengattungen untersucht werden, sondern auch für Cyanobakterien.

Für die Kurzzeitexperimente wurden deshalb zwei kleinzellige und somit kaum zur Sedimentation neigende Organismen (Mohn, 1980) aus verschiedenen Gattungen ausgewählt: als Vertreter der chlorococcalen Algen *Monoraphidium obtusum* 55.81 (SAG; T. Holtmann, No. 1977/5906, W-Germany, Westensee, Schleswig-Holstein) und als Vertreter der Cyanobakterien *Synechococcus* PCC 6911 (R.J. Stanier, Institute Pasteur, Paris). *M. obtusum* entstammte der Stammsammlung Göttingen (SAG).

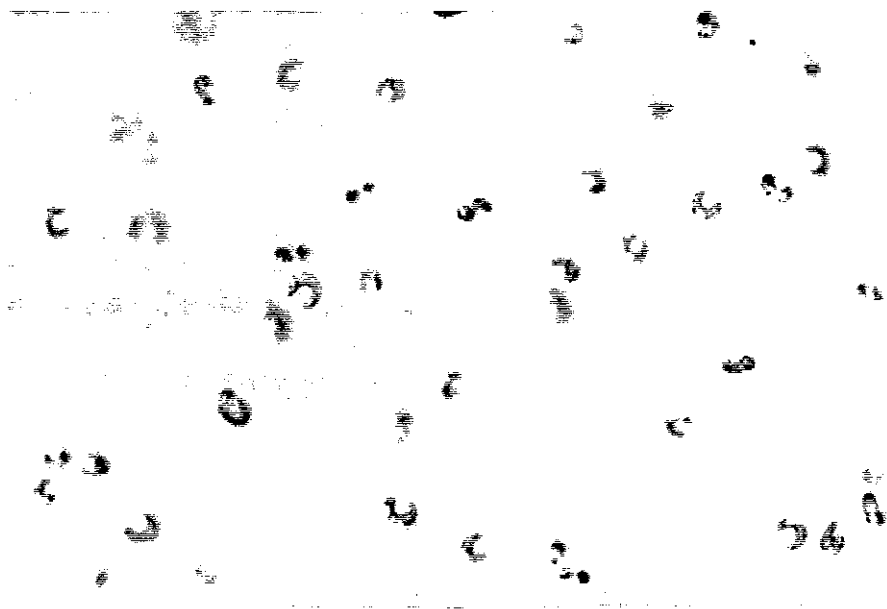


Abb. 2.2: *Monoraphidium obtusum* 55.81 (SAG.; T. Holtmann, No. 1977/5906, W-Germany, Westensee, Schleswig-Holstein)

Syn. 6911 erhielt ich dankenswerterweise aus der Stammsammlung Jüttner, Max-Planck-Institut für Limnologie, Plön.

Die halbmondförmigen Zellen von *M. obtusum* waren $< 4 \mu\text{m}$ lang (Abb. 2.2), die kreisrunden Zellen von *Syn. 6911* besaßen einen Durchmesser $< 2 \mu\text{m}$ (Abb. 2.3). Beide Algenarten sind im Gewässer ubiquitär verbreitet.

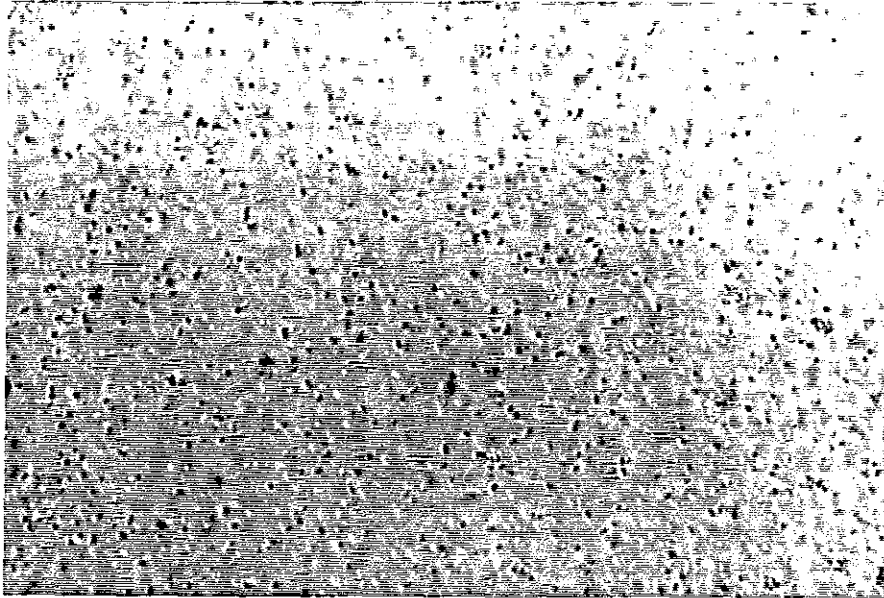


Abb. 2.3: *Synechococcus PCC 6911* (R.J. Stanier, Institute Pasteur, Paris)

Syn. 6911 wird aufgrund seiner geringen Größe zum Picoplankton gezählt. *Synechococcus* war zudem die erste Picoplanktongattung, die detailliert untersucht wurde (Waterbury et al., 1979; Johnson u. Sieburth, 1979). Diese, als akzessorisches Hauptpigment Phycoerythrin enthaltende, Gattung wird, neben ihrem Vorkommen im Süßwasser, ebenfalls häufig im Ozean vorgefunden, wo ihr Anteil am gesamten Phytoplankton mehr als die Hälfte betragen kann (Glover, 1985; Waterbury et al., 1986; Glover et al., 1986; Iturriaga u. Marra, 1988).

Neben der geringen Absetzbarkeit war ein weiterer Grund für die Auswahl dieser Algen, daß beide Organismen im gleichen Medium vorkultiviert werden konnten.

2.2 Kulturtechnik

2.2.1 Nährlösung

Als Kulturmedium wurde für *S. obliquus* in allen Versuchen das synthetische Harnstoffmedium NS I (Tab. 2.1) (Payer u. Trültzsch, 1972; Groeneweg, 1985) mit der Spurenelement-Stammlösung PAZ (Tab. 2.2) (Payer u. Trültzsch, 1972) verwendet.

M. obtusum und *Syn. 6911* wurden stets in dem Medium CHU 12 (Tab. 2.3) unter Zugabe einer Spurenelement - Stammlösung (Tab. 2.4) kultiviert.

Die einzelnen Nährlösungen wurden mit entionisiertem Wasser (mit einer Leitfähigkeit von $< 1 \mu\text{S}$) angesetzt. Alle Nährsalze wurden von der Fa. Merck (Darmstadt) bezogen und hatten den Reinheitsgrad pro analysi.

Das NS I - Medium wurde im Autoklaven mit Ausnahme des $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ 60 Minuten bei 120°C autoklaviert. Um eine Ausfällung von Magnesiumphosphat zu verhindern, wurde das $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ getrennt autoklaviert und nach Abkühlung der Lösungen an einem Steril-Arbeitsplatz dem Medium hinzugegeben.

Das CHU-Medium wurde unter Überdruck (4 bar) steril über einen GfK-Filter und einen Membranfilter der Porengröße $0.2 \mu\text{m}$ filtriert. Die Sterilfiltrationseinheit bestand aus einem Membrankompressor (Fa. Neuberger, Typ N 145 1.2 AN.18) und einer Sterilfiltereinheit der Fa. Schleicher & Schüll.

Tab. 2.1: Zusammensetzung der Nährlösung NS I

Harnstoff	300 mg l ⁻¹
K ₂ HPO ₄	184 mg l ⁻¹
K ₂ HPO ₄ · 3H ₂ O	376 mg l ⁻¹
MgSO ₄ · 7H ₂ O	137 mg l ⁻¹
NaCl	15 mg l ⁻¹
Fe(NO ₃) ₃ · 9H ₂ O	14.4 mg l ⁻¹
EDTA (Titriplex III)	13.3 mg l ⁻¹
Spurenelement-Stamm- lösung PAZ	1 ml l ⁻¹

Tab. 2.2: Zusammensetzung der Spurenelement - Stammlösung PAZ

MnCl ₂ · 4H ₂ O	99 mg l ⁻¹
ZnSO ₄ · 7H ₂ O	6.3 mg l ⁻¹
NiSO ₄ · 6H ₂ O	26.3 mg l ⁻¹
CoSO ₄ · 7H ₂ O	2.8 mg l ⁻¹
CuSO ₄ · 5H ₂ O	5 mg l ⁻¹
Al ₂ (SO ₄) ₃ · 18H ₂ O	6.7 mg l ⁻¹
(NH ₄) ₆ Mo ₇ O ₂ · 4H ₂ O	1.8 mg l ⁻¹
KJ	249 mg l ⁻¹
KBr	238 mg l ⁻¹
LiCl	8.5 mg l ⁻¹
H ₃ BO ₃	30.5 mg l ⁻¹
NH ₄ VO ₃	2.9 mg l ⁻¹

Tab. 2.3: Zusammensetzung der Nährlösung CHU 12

Ca(NO ₃) ₂ · 4H ₂ O	43.15 mg l ⁻¹
MgSO ₄ · 7H ₂ O	75 mg l ⁻¹
KCl	5 mg l ⁻¹
Na ₂ CO ₃	20 mg l ⁻¹
Na ₂ SiO ₃	50 mg l ⁻¹
K ₂ HPO ₄	5 mg l ⁻¹
Spurenelement- Stammlösung CHU 12	2 ml l ⁻¹

Tab. 2.4: Zusammensetzung der Spurenelement - Stammlösung CHU 12

EDTA (Titriplex III)	1000 mg l ⁻¹
FeCl ₃ · 6H ₂ O	194 mg l ⁻¹
MnCl ₂ · 4H ₂ O	36.1 mg l ⁻¹
ZnSO ₄ · 7H ₂ O	21.94 mg l ⁻¹
CoCl ₂ · 6H ₂ O	4.1 mg l ⁻¹
Na ₂ MoO ₄ · 2H ₂ O	12.6 mg l ⁻¹

2.2.2 Vorkulturen

S. obliquus wurde auf Schrägagarröhrchen aufbewahrt und unter sterilen Bedingungen in die Kulturröhren (s. Kap. 2.2.3) überimpft.

M. obtusum und *Syn. 6911* wurden in 100 ml Erlenmeyerkolben aufbewahrt und ebenfalls unter sterilen Bedingungen in die Kulturröhren überimpft.

2.2.3 Kulturgefäß



Als Kulturgefäße dienten Glasröhren mit konisch verjüngtem Boden (Groeneweg u. Soeder, 1978) und Nutzvolumina von 2000 ml (Abb. 2.4). Diese Grundeinheit wurde entsprechend den Anforderungen als Turbidostat oder Chemostat ausgebaut (s. unten).

Abb. 2.4: Kulturgefäß mit Zuluft und Abluft

2.3 Experimentiersysteme

Es wurden drei unterschiedliche Experimentiersysteme, je nach Aufgabenstellung, verwendet.

Die Langzeitexperimente wurden durchgeführt in einer von mir konstruierten Expositions-kammer, die im folgenden als "**Black-Box**" bezeichnet ist, die Kurzzeitexperimente in einer ebenfalls von mir konstruierten Versuchsanlage, dem "**Expo-Schlitten**" bzw. in einem Lichtinkubator, dem "**Phototron**", das mir das MPI zur Verfügung stellte.

Die Langzeitexperimente führte ich am Institut für Biotechnologie 3 des Forschungszentrums Jülich durch, die Kurzzeitexperimente am Max-Planck-Institut für Limnologie in Plön.

Das Konzept der Experimentanordnung ist in Tab. 2.5 zusammengefaßt.

Tab. 2.5: Konzept der Experimentanordnung. Die Abkürzungen sind in der Abkürzungsliste erläutert.

Experimentiersysteme	Langzeit-experimente	Kurzzeitexperimente	
	BLACK-BOX	PHOTOTRON	EXPO-SCHLITTEN
Organismen	<i>S. obliquus</i>	<i>M. obtusum</i> , Syn. 6911	<i>M. obtusum</i> , Syn. 6911
Vorkultivierung der Algen erfolgte im	Turbidostat	Chemostat	Chemostat
Lichtbedingungen bei der Vorkultivierung	Schwaches Licht bis genügend hohe Biomassendichte erreicht wurde	I ^L und I ^H	Syn. 6911 bei I ^L , <i>M. obtusum</i> bei I ^H
Lichtquellen für die Vorkultivierung	Leuchtstoffröhren	Leuchtstoffröhren	Leuchtstoffröhren
Lichtquelle während der Versuchsdurchführung	Leuchtstoffröhren	Niedervolt-halogenlampen	Quecksilber-dampflampe
Temperatur bei Vorkultivierung und Versuchsdurchführung	24 °C	20 °C	20 °C
Art der Experimente	LDW verglichen mit LL	LDW verglichen mit LL	LW verglichen mit LL
Intervalllänge	s bis min	s bis min	s bis min
Versuchsdauer	diverse Aufenthaltszeiten	2 h	2 h
Methodik	Bestimmung des Trockengewichts	¹⁴ C-Markierung	¹⁴ C-Markierung
Berechnung	Primärproduktionsraten	C-Einbauraten	C-Einbauraten
Bezugsgrößen	TS	POC, Chl a	POC

Die drei Experimentiersysteme werden in den folgenden Abschnitten gesondert beschrieben.

2.3.1 Aufbau des Experimentiersystems für die Langzeitversuche

2.3.1.1 Allgemein

Für die Langzeitversuche wurde der Grundaufbau der Kulturröhre (Abb. 2.4) zu einem Turbidostaten ausgebaut, welcher dann in die von mir entwickelte Black-Box integriert wurde (Abb. 2.5 und Abb. 2.6). Die Kulturröhre des Turbidostaten befand sich in einem Aluminiumbehälter, der gegenüber der Umgebung kurzfristig komplett abgedunkelt werden konnte (Zur Erzeugung von LD-Wechseln in der Black-Box vgl. 2.3.1.2 und 2.4.3.1). Aus diesem Grund wird das Experimentiersystem für die Langzeitversuche als "Black-Box" bezeichnet. Der Behälter war innen schwarz gestrichen, um Lichtreflexionen zu vermeiden. Die Algen wurden im Turbidostaten während der Kultivierung auch den Experimenten für die LDW unterzogen.

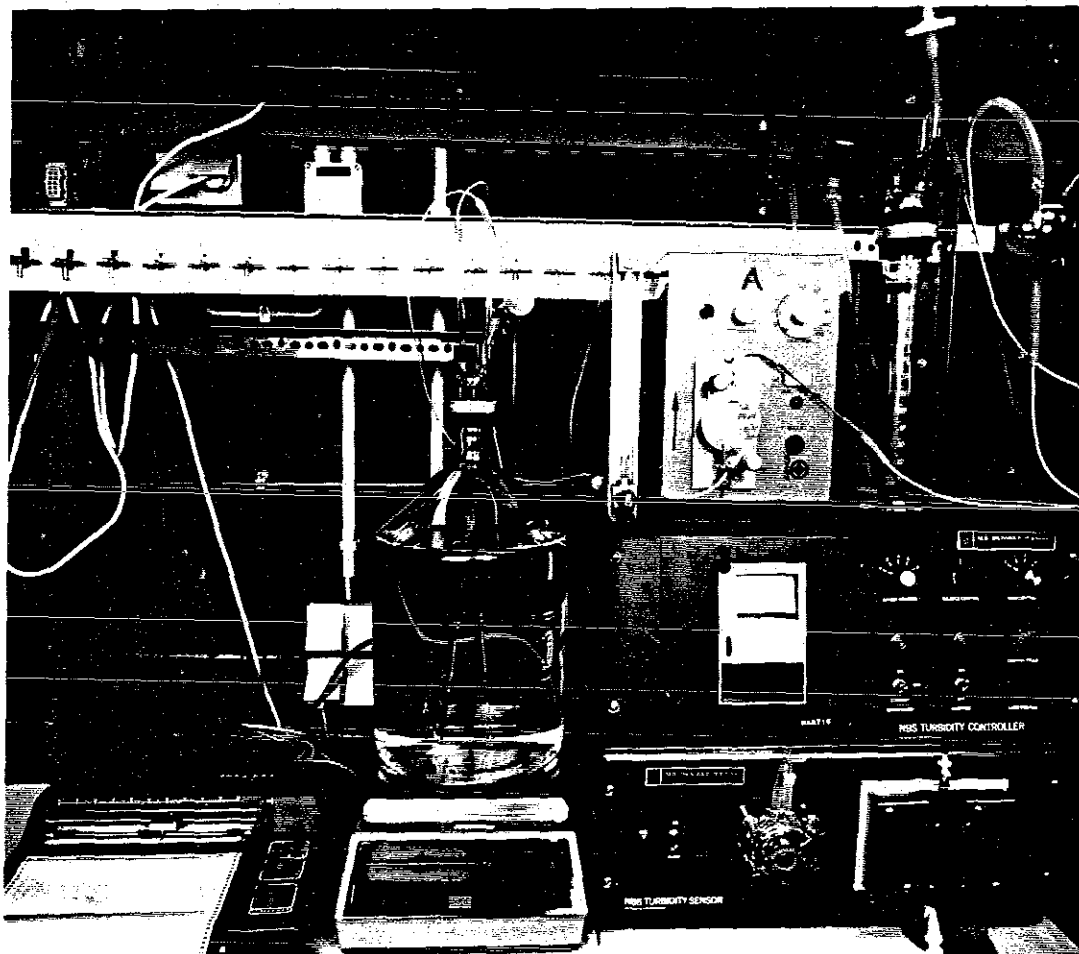


Abb. 2.5: Trübungsmeßgerät, Nährstoffpumpe und Nährstoffvorratsgefäß neben der Black-Box.

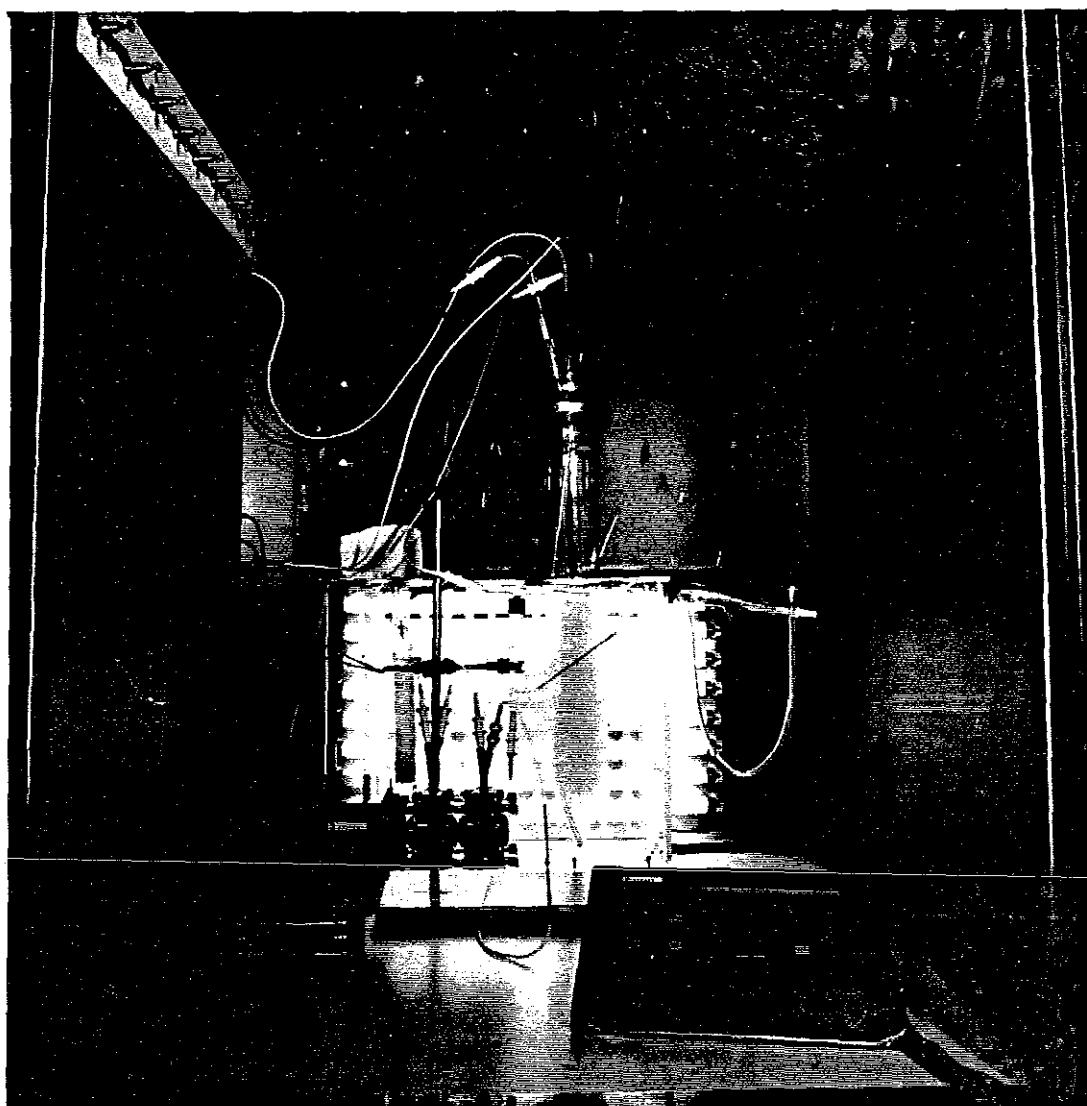


Abb. 2.6: Kulturgefäß, programmierbare Steuerung und Teil des Bypassystems in Black-Box bei geöffneter Blende.

Der Turbidostat wurde für die Langzeitversuche als kontinuierliches Algenkultursystem gewählt, weil die Algen unter den jeweils eingestellten Biomassekonzentrationen immer mit maximaler Wachstumsrate wachsen konnten (Pirt, 1975). Im Gegensatz zum Chemostaten als weiteres kontinuierliches Kultursystem, bei dem die Mediumzufuhr konstant eingestellt wird (Schlegel, 1975; Kohl u. Nicklisch, 1988), und sich somit die Biomassekonzentration nach dem Nährstoffangebot richtet, wird der Mediumzufluß im Turbidostaten durch die Wachstumsrate der Algen geregelt. Steigt die Biomassekonzentration, die durch ein Durchflußphotometer permanent gemessen wird, im Kulturgefäß über den eingestellten Sollwert an, wird durch einen einsetzenden Mediumzufluß die Biomassekonzentration auf den Sollwert zurückverdünnt.

Eine Anforderung an das Kultursystem war, daß die Algen in den Langzeitversuchen stets die gleichen Lichtintensitäten erhalten sollten. Diese Zielsetzung wird aufgrund der

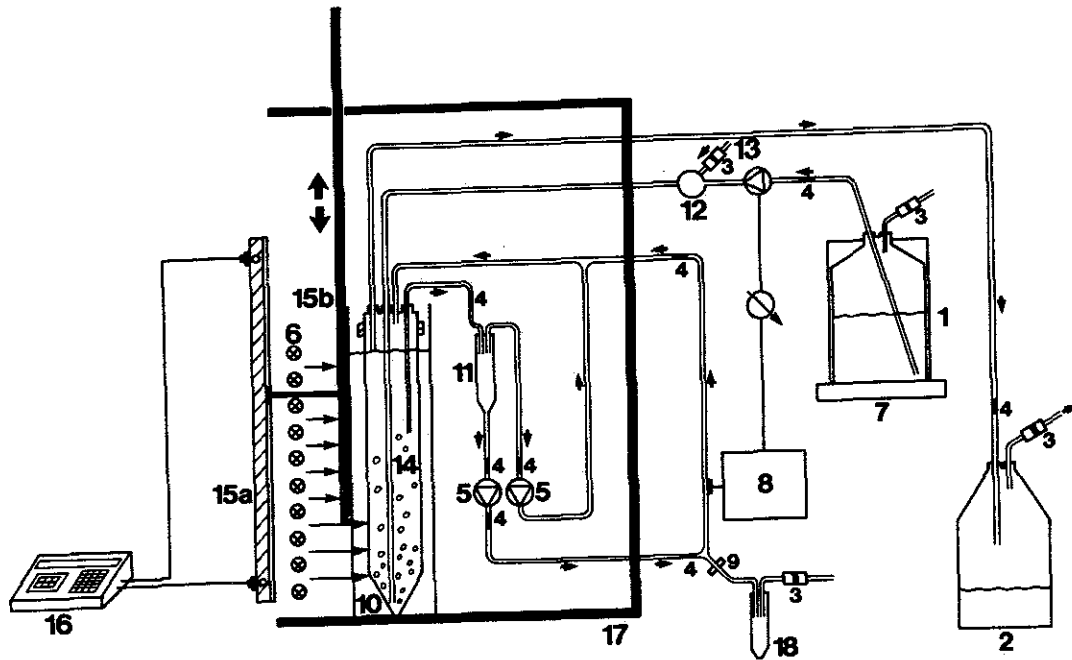
Selbstbeschattung der Algen nur erfüllbar, wenn die Kultursuspension innerhalb des Kulturgefäßes in den Versuchen mit Konstantlicht und in den Versuchen mit unterschiedlichen LDW stets die gleichen optischen Dichten aufweist (Seiss et al., 1985). Diese Forderung ist in der Praxis nur annähernd erreichbar; es ist mit Abweichungen von bis zu $\pm 5\%$ vom Sollwert zu rechnen (Erdmann u. Schiewer, 1976).

Weil sich ein neues Fließgleichgewicht im Turbidostaten sofort einstellt, ermöglichte in den Langzeitversuchen erst der Einsatz des Turbidostaten, die Wachstumsraten der Algen bei den Versuchen mit LDW in kleinen Zeiträumen zu bestimmen. Im Chemostaten hätte für jeden neuen LDW erst ein neues Fließgleichgewicht bestimmt werden müssen, mit dem dann die gleichen Lichtverhältnisse in der Kulturröhre hätten erzielt werden können. Wenn Algen von Starklicht zu Schwachlicht transferiert werden, steigt der Gehalt an Chlorophyll a und die Anzahl der Reaktionszentren pro Zelle an (Prezelin u. Matlick, 1980; Falkowski et al., 1981; Post et al., 1984; Pick et al., 1987), was zu veränderten Lichtverhältnissen innerhalb der Kulturröhre infolge der Selbstbeschattung führt. Weil es zudem zu erwarten war, daß in den LDW mit relativ langen Dunkelzeiten die Wachstumsraten der Algen aufgrund des geringen Lichtangebotes niedrig sein würden und das Erreichen eines Fließgleichgewichtes im Chemostaten mindestens fünf Aufenthaltszeiten erfordert, wäre beim Chemostaten die Einstellung auf die geforderte geringe optische Dichte in einem angemessenen Zeitraum nicht möglich gewesen.

2.3.1.2 Aufbau der Black-Box und des Turbidostaten

Anhand von Abb. 2.7 wird der Aufbau des Turbidostaten erklärt. In dieser Abbildung ist ebenfalls die Black-Box mit dem Mechanismus zur Erzeugung der LDW eingezeichnet. Der LDW-Mechanismus wird in Kapitel 2.4.3.1 ausführlich beschrieben.

Das Kulturgefäß besaß vier Öffnungen, von denen zwei für die Nährstoffversorgung (Mediumzulauf und Kulturgefäßablauf) benötigt wurden, die zwei anderen für den Zu- und Ablauf des Bypasses.



- | | |
|-----|--------------------|
| 1 | Medienvorratsgefäß |
| 2 | Ablaufflasche |
| 3 | Sterilfilter |
| 4 | Schnellkupplungen |
| 5 | Schlauchpumpe |
| 6 | Lichtbank |
| 7 | Waage |
| 8 | Trübungsmeßgerät |
| 9 | Quetschhahn |
| 10 | Wasserbad |
| 11 | Debubbler |
| 12 | Tropfenfänger |
| 13 | Hubpumpe |
| 14 | Kulturgefäß |
| 15a | Pneumatikzylinder |
| 15b | Blende |
| 16 | Steuereinheit |
| 17 | Aluminiumbox |
| 18 | Probennehmer |

Abb. 2.7 : Aufbau des Turbidostaten mit Black-Box und Mechanismus zur Erzeugung der LDW.

Die Nährlösung wurde durch eine Hubpumpe (Fa. Braun-Melsungen, Fe 211) aus einem abgedunkelten auf einer Waage (Fa. Satorius) stehenden Vorratsgefäß in das Kulturgefäß gepumpt. Zusammen mit der Nährlösung wurde ein Luft/CO₂-Gasgemisch (1 % (v/v) CO₂) durch ein Glasrohr direkt über den Boden des Fermenters eingeleitet. Das Gasgemisch wurde über einen Sterilfilter keimfrei gemacht. Die Vermischung des Gasgemisches mit dem Nährmedium erfolgte in einem Tropfenfänger. Der Tropfenfänger diente zusätzlich als Infektionsschranke, weil er ein mögliches Rückwandern der Organismen in das Medienvorratsgefäß erschwerte. Dieses Versorgungssystem bewirkte eine sofortige Durchmischung der Kultur mit neuem Medium und eine hohe Turbulenz, so daß sich die Algen nicht am Boden absetzen konnten. Der leichte Überdruck im Kulturgefäß, der durch die Begasung bedingt war, sorgte gleichzeitig über einen Niveauregler für ein im Chemostaten kontinuierliches, bzw. im Turbidostaten für ein der Pumpleistung entsprechendes Austreten von Suspension. Der Überlauf wurde in einem Auffanggefäß gesammelt.

Während das Medium in den Chemostatkulturen kontinuierlich mit einer bestimmten Pumpleistung in den Reaktor gefördert wird, wurde die Pumpleistung im Turbidostaten direkt in Abhängigkeit vom Algenwachstum geregelt. Durch den Bypass konnte die Biomasse kontinuierlich erfaßt und geregelt werden. Als Meß- und Regeleinrichtung wurde ein Trübungsmeßgerät (Turbidity Controller der Fa. New Brunswick Scientific, Modell TD-200) eingesetzt, welches in einer Durchlaufkuvette die Biomassekonzentration ermittelte und bei Abweichung des Istwertes vom Sollwert die Hubpumpe ansteuerte. Der Sollwert wurde auf einem niedrigen Wert eingestellt, entsprechend einer Biomassekonzentration zwischen 50 - 110 mgTS l⁻¹. Durch diese Maßnahme wurde eine Selbstbeschattung der Algen weitgehend ausgeschlossen (Falkowski, 1984).

Im Bypass sorgte eine Schlauchpumpe (Watson-Marlow, 602S/R) mit einem Fördervolumen von 540 ml min⁻¹ für die rasche Erfassung der Biomasse. Die hohe Pumpgeschwindigkeit verhinderte einen Algenbewuchs innerhalb der Kuvette.

Die Gewichtsabnahme des Vorratsgefäßes wurde kontinuierlich auf einem Schreiber protokolliert.

Zur Einstellung einer gleichmäßigen Temperatur standen die Kulturröhren in einem temperierbaren Wasserbad.

Um das gesamte Kultursystem steril betreiben zu können, wurden die Verbindungsschläuche mit Hilfe abflammbarer Kupplungen aus VA-Stahl (Schlüter, 1984; Fingerhut, 1985) verknüpft. Die Mediumflasche, das Auffanggefäß und die

Probenentnahmeröhrchen konnten deshalb durch die entsprechenden, bereits sterilisierten, Gegenstücke ersetzt werden und der Dauerbetrieb über einen großen Zeitraum aufrechterhalten werden. Ebenso erlaubten die Kupplungen die Platzierung des Reaktors in der Black-Box, während gleichzeitig das Trübungsmeßgerät und die Nährlösungs- bzw. Auffangflaschen außerhalb angeordnet werden konnten. Damit innerhalb der Schläuche kein Algenbewuchs auftreten konnte, bestanden die Verbindungen aus 2 mm dickem, schwarz ummanteltem Teflonschlauch. Der geringe Durchmesser hielt zudem das Totvolumen in den Schläuchen gering.

Das Probeentnahmesystem war so flexibel gestaltet, daß die Probeentnahmeröhrchen rasch ausgetauscht und verschiedene Größen je nach Art der zu bestimmenden Parameter verwendet werden konnten. Zudem konnte mit diesem System das Inokulum in den Reaktor eingebracht werden. Mit Druckluft konnte die nach dem Animpfen und nach jeder Probenahme in den Schläuchen verbleibende Algensuspension in den Bioreaktor zurückgedrückt werden.

2.3.2 Aufbau der Experimentiersysteme für die Kurzzeitversuche

2.3.2.1 Allgemein

Für die Kurzzeitexperimente im Phototron und im Expo-Schlitten sollten Algen eines möglichst zuverlässig reproduzierbaren physiologischen Zustandes eingesetzt werden. Sie wurden deshalb im Chemostaten angezogen. Bevor die Algen für die Kurzzeitexperimente benutzt wurden, waren sie für mindestens zehn Aufenthaltszeiten an die Kulturbedingungen adaptiert.

Für die Anzucht der in den Kurzzeitversuchen eingesetzten Algen (Kap. 2.5.1 u. 2.5.2) wurde das Kulturgefäß (Kap. 2.2.3) zu einem ebenfalls kontinuierlichem Kultursystem, dem Chemostaten, umfunktioniert (Abb. 2.8). Der Chemostat ist im wesentlichen ein vereinfachter Aufbau des Turbidostaten. Das Bypass-System des Turbidostaten entfällt. Im Chemostaten wird die Durchflußrate vorgegeben und die Biomassekonzentration richtet sich somit nach dem Nährstoffangebot (Kohl u. Nicklisch, 1988).

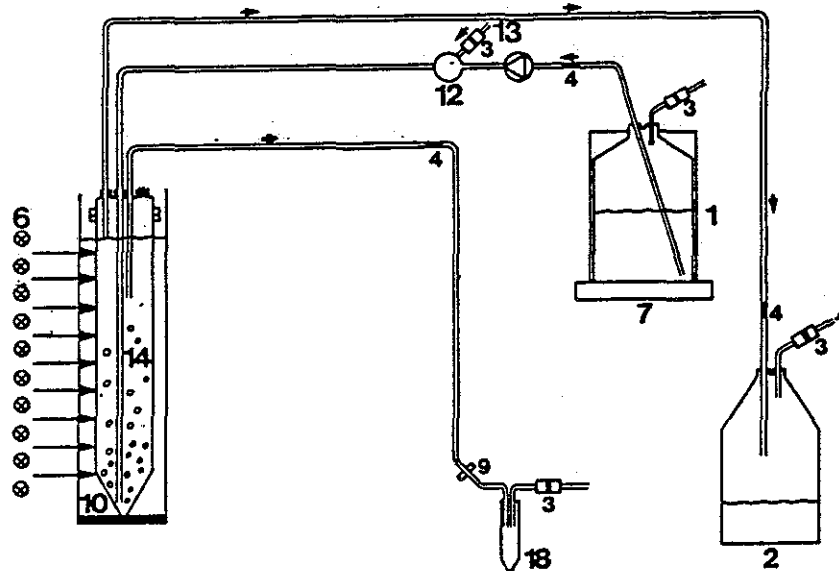


Abb. 2.8 : Aufbau des Chemostaten

Der Chemostat diente nur zur Vorkultivierung der Algen. Die eigentlichen Experimente erfolgten in eigens dafür konstruierten Experimentiersystemen, dem Phototron oder dem Expo-Schlitten (Angaben über den Versuchsablauf s. Kap. 2.6.3).

2.3.2.2. Aufbau des Phototrons

Das Phototron diente als Lichtinkubator, in dem die Algen gleichzeitig in Abhängigkeit verschiedener Lichtintensitäten entweder bei konstantem Licht oder bei LDW inkubiert werden konnten.

Das Phototron wurde von Herrn Dr. H. Rai, MPI Plön, konstruiert (Abb. 2.9). Der schematische Aufbau des Systems ist in Abb. 2.10 dargestellt. Das Phototron bestand im wesentlichen aus drei verschiedenen Einheiten: Schüttler, Elektronikgehäuse mit Transformator und Kühlkammer.

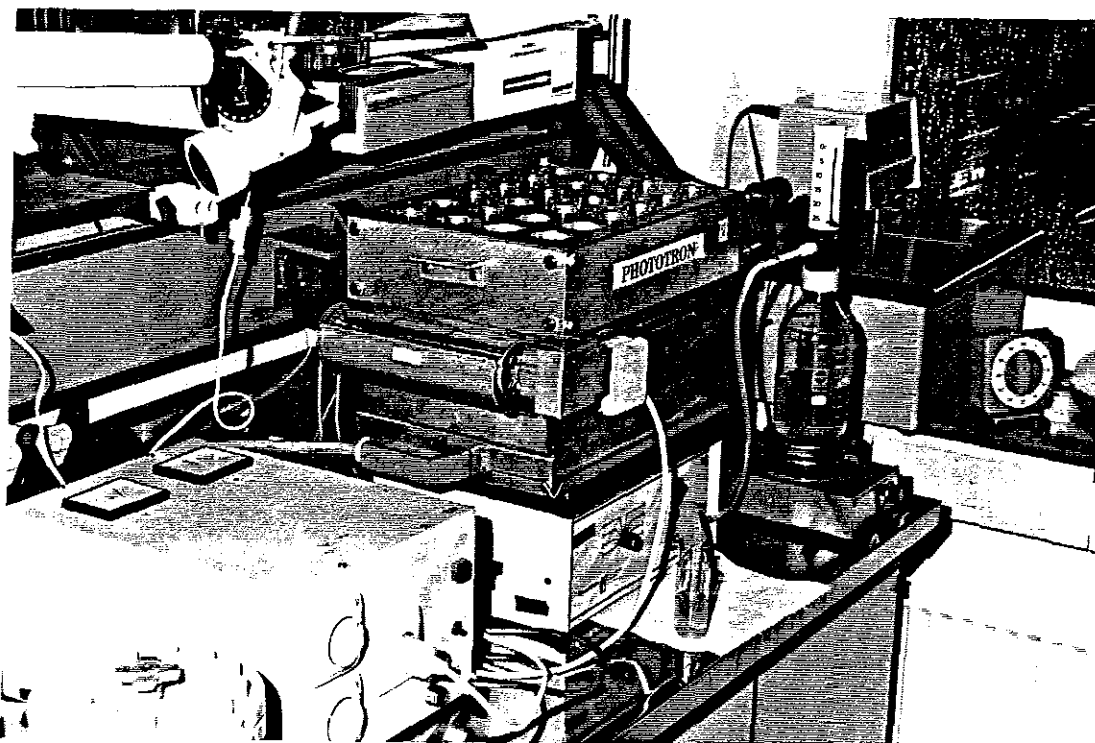
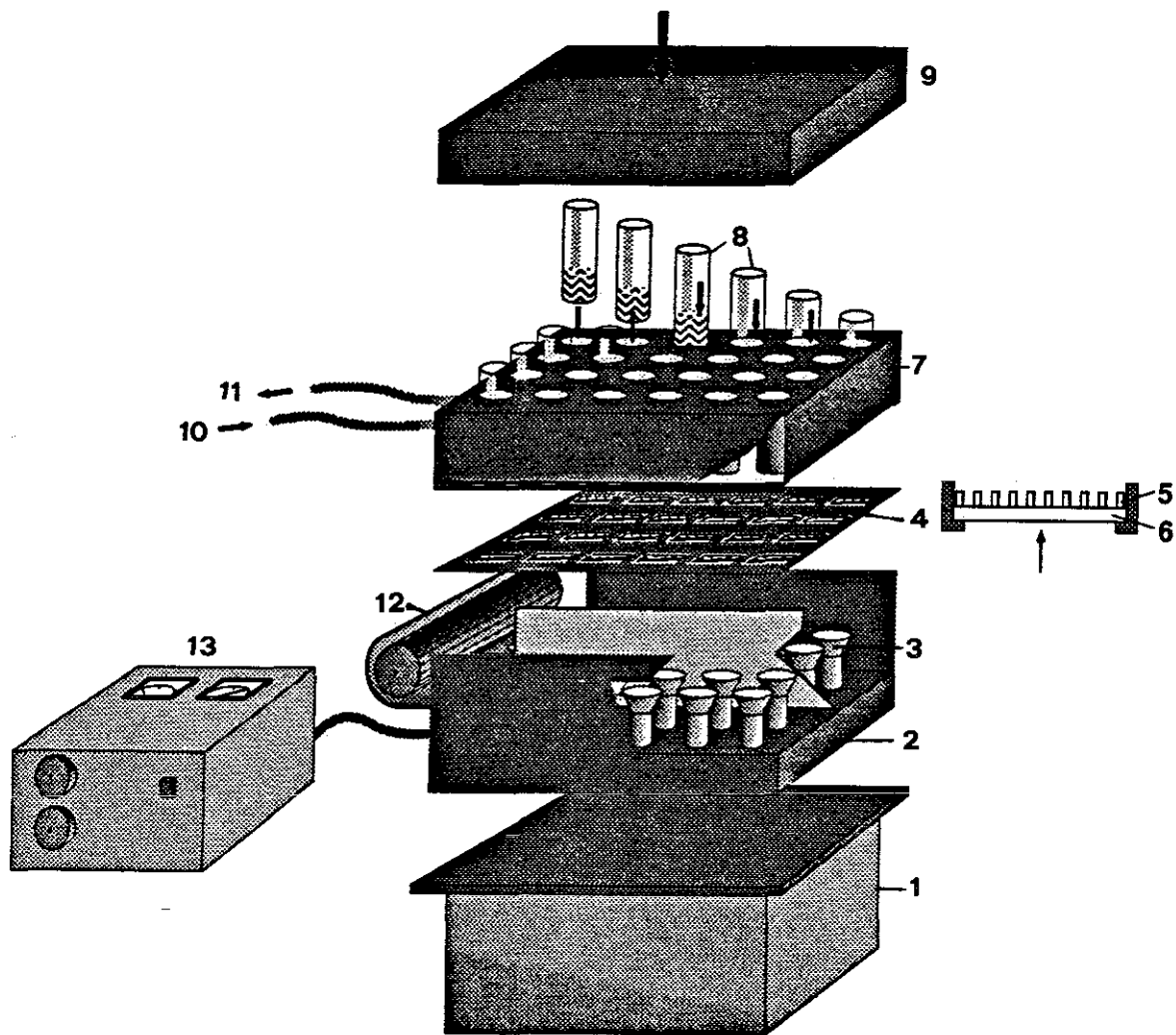


Abb. 2.9 : Phototron mit Thermostat, Transformator und Dispensiervorrichtung mit Inkubationsgefäß.

Das Elektronikgehäuse hatte eine Grundfläche von 420 mm Breite · 285 mm Tiefe und eine Höhe von 185 mm. Auf dem Boden waren 24 Leuchten (Kap. 2.4.1.2) angebracht, in der Art, daß sie zu je sechs Leuchten in vier Reihen parallel zueinander positioniert waren. Die Leuchten waren über einen Transformator einzeln zuschaltbar. Ein am Transformator angebrachter Dimmer konnte die Lichtintensität von jeweils 12 Lampen auf einen gewünschten Sollwert regulieren.



- | | |
|----|--------------------------------------|
| 1 | Schüttler |
| 2 | Elektronikgehäuse |
| 3 | Halogenleuchten |
| 4 | Halterung für Filter und Gitternetze |
| 5 | Kurzpaßfilter |
| 6 | Gitternetze |
| 7 | Kühlkammer |
| 8 | Inkubationsgläser |
| 9 | Abdeckung |
| 10 | Kühlwasserzufluß |
| 11 | Kühlwasserabfluß |
| 12 | Querstromventilator |
| 13 | Transformator |

Abb. 2.10: Schematischer Aufbau des Phototrons.

Eine Wand aus VA-Stahl, die zwischen den Lampen mit den gleichen Lichtintensitäten angebracht wurde, verhinderte Unregelmäßigkeiten in der Ausleuchtung während der

Versuche. Ein leistungsstarker Querstromventilator sorgte während der Versuchsdurchführung für die dauernde Wärmeabfuhr der durch den Betrieb der Lampen entstehenden Wärme. An der Unterseite des Kühlgehäuses konnte eine Platte aus VA-Stahl über eine Schiene eingeschoben werden. Die Platte besaß 24 Eintiefungen, auf die jeweils Kurzpaßfilter (Fa.Schott, KG 3) (Kap. 2.4.1.2) und genormte Gitternetze gelegt werden konnten. Die Filter und Netze waren so angebracht, daß sie mittig zwischen den Lampen und den Inkubationsgefäßen angeordnet waren (Abb. 2.10, Detailskizze).

Das Kühlgehäuse bestand aus einem Aluminiumkörper, der von Rohrleitungen durchzogen wurde. Durch die hohe Wärmeleitfähigkeit des Aluminiums wurde gewährleistet, daß der durch die Rohrleitungen im Kreislauf geführte Kühlwasserstrom sich im gesamten Gehäuse gleichmäßig bis zu den Wandungen für die Inkubationsgläser verteilte. An den Wandungen des Aluminiumgehäuses war in Bodennähe ein Ring mit 1 mm Dicke ausgespart, auf den die Inkubationsgläser gestellt werden konnten. Der Abstand zwischen Wandung und Glasgefäß betrug 1-2 mm.

Die Inkubationsgläser besaßen eine Querschnittsfläche von 40 mm^2 , hatten ein maximales Füllvolumen von 70 ml und bestanden aus Glas. Geringfügige Unterschiede in der Lichtdurchlässigkeit der Inkubationsgläser, wurden dadurch berücksichtigt, daß in allen Versuchen die gleichen Inkubationsgläser an dieselbe Position gestellt wurden.

Eine Abdeckung aus VA-Stahl verhinderte das Eindringen von Fremdkörpern während der Versuchsdauer und sorgte für eine vollständige Abdunklung der Inkubationsgläser während der Dunkelphasen in den Experimenten mit LDW.

Elektronik- und Kühlgehäuse wurden auf einen Schüttler (Fa.Bühler, Typ KS) gestellt, welcher für die Versuchsdurchführung mit einer niedrigen Stufe betrieben wurde. Die Algensuspension wurde hierdurch homogen durchmischt und ein Absetzen der Algen verhindert.

2.3.2.3 Aufbau des Expo-Schlittens

Der Expo-Schlitten (Abb. 2.11) wurde von mir am Max-Planck-Institut für Limnologie in Plön konstruiert. Im Unterschied zum Phototron wurden die Algen im Expo-Schlitten keinen LDW ausgesetzt, sondern sie oszillierten zwischen zwei verschieden hohen Lichtintensitäten. Gleichzeitig wurden Algen aus dem gleichem Ansatz an den Stark- und Schwachlichtgradienten konstant exponiert. Mit dem Expo-Schlitten ließ sich somit die

Frage beantworten, wie sich die C-Einbausraten bei konstantem und wechselndem Licht unterschieden. Die Einstellung des Lichtgradienten wird im Kapitel 2.4.2.2 beschrieben.

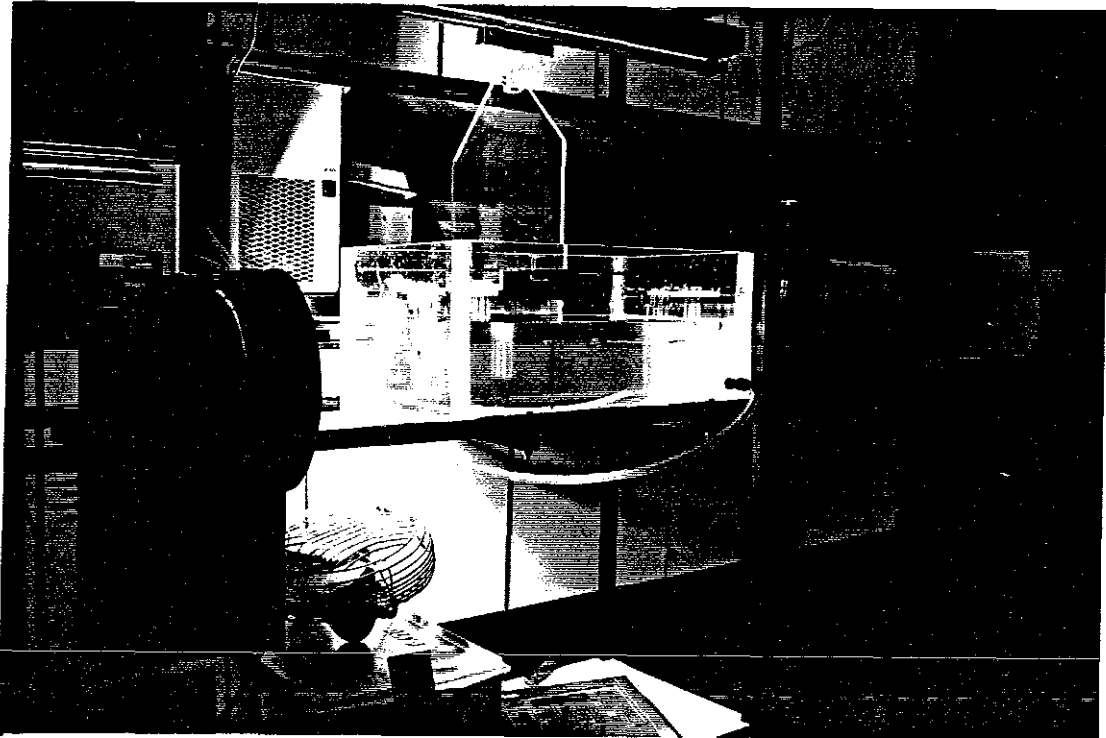
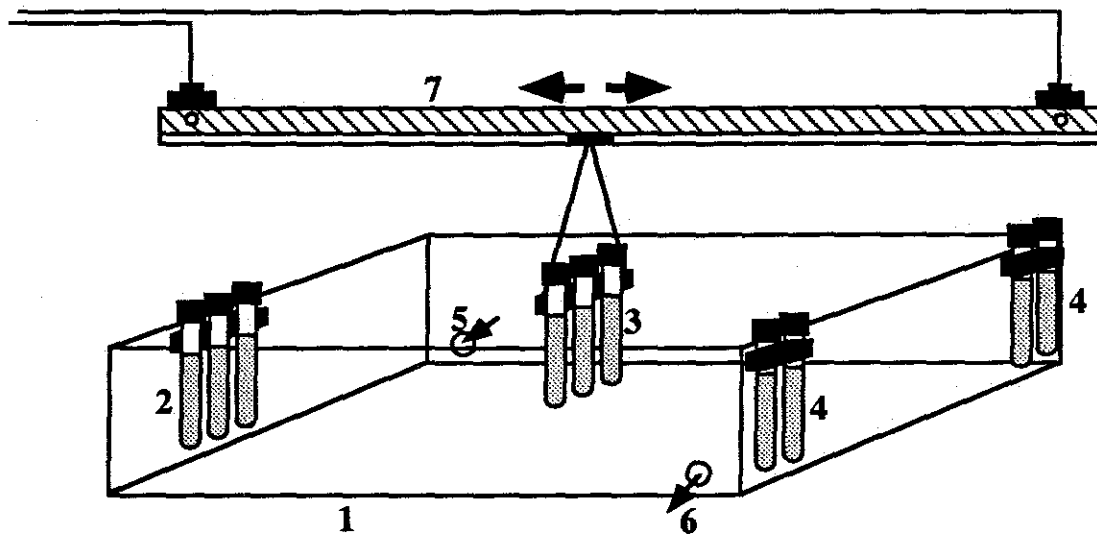


Abb. 2.11 : Photo des Expo-Schlitten

Zwölf Reagenzgläser (Fa. Schott, GI 18) mit ^{14}C -markierten Algen wurden in einem Behälter, welcher gleichzeitig als Temperiereinheit und Trübungsbecken diente, an dafür vorgesehene Halterungen aus Plexiglas vertikal gehängt (Abb. 2.12). An die Halterungen 2 und 3 wurden jeweils drei Reagenzgläser parallel positioniert, an die Halterung 4 wurden vier Reagenzgläser eingehängt. An den Halterungen 2 und 4 wurden die Algen am Starklicht (I_1)- bzw. am Schwachlichtende (I_2) des Gradienten konstant exponiert. Die in der Halterung 3 befindlichen Kulturröhren konnten dagegen zwischen den Lichtintensitäten I_1 und I_2 periodisch mit Hilfe eines Hydraulikzylinders bewegt werden.



- | | |
|-------|------------------------------|
| 1 | Plexiglasbehälter |
| 2,3,4 | Halteungen für Reagenzgläser |
| 5 | Kühlwasserzufluß |
| 6 | Kühlwasserabfluß |
| 7 | Hydraulikzylinder |

Abb. 2.12: Schematische Skizze des Expo-Schlitten

Der Behälter bestand aus farblosem, UV-durchlässigen, 20 mm starkem Plexiglas. Die Maße betrugen 510 mm Länge, 350 mm Breite und 300 mm Höhe.

Zur Temperierung wurde ein Umwälzthermostat mit integrierter Pumpe (Fa. Julabo, Typ F20) verwendet.

Am linken Seitenteil des Aquariums war vorne ein Einlaßstutzen für den Kühlzufluß angebracht. Ein am hinteren Ende der gegenüberliegenden Seite angebrachter Auslaufstutzen schloß den Kühlkreislauf. Von dem Einlaßstutzen wurde ein Schlauch so an dem Aquariumboden angebracht, daß er radial in die Beckenmitte hineinragte und eine Verwirbelung der Algenbiomasse in unmittelbarer Nähe der Kulturröhren, die dort zu nichtgewünschten Lichtveränderungen geführt hätte, verhinderte.

Durch die diagonale Strömungsrichtung und durch eine hohe Pumpgeschwindigkeit wurden Temperaturgradienten innerhalb des Beckens vermieden. In allen Versuchen wurde eine konstante Temperatur von 20 °C mit einer Genauigkeit von < 0.03 % des Sollwertes gehalten.

2.4 Lichtbedingungen

Weil in erster Linie das Licht, das auf die Wasseroberfläche auftrifft (Globalstrahlung), simuliert werden sollte, wurden zur Erzeugung der Lichtintensitäten und der Lichtqualitäten Lampentypen verwendet, deren Wellenlängenspektren dem Spektrum des Sonnenlichtes am nächsten kamen.

Jedoch ist es in der Natur so, daß das in das Wasser eindringende Licht beim Durchgang durch die Wasserschichten selektiv gestreut und absorbiert wird (Jerlov, 1976; Schwoerbel, 1984). Strahlungsintensitäten und spektrale Zusammensetzung des Lichtes sind für jeweils gleiche Tiefen in einzelnen Seen verschieden (Aberg u. Rodhe, 1948), weil die optischen Eigenschaften des Wasserkörpers von den gelösten und besonders von den organischen Stoffen (z.B. Huminstoffen), sowie von Partikeln aller Art beeinflußt werden (Jerlov, 1976; Kirk, 1983). Die Algen sind somit im durchmischten System nicht nur veränderten Lichtintensitäten ausgesetzt, sondern auch sich ändernden Lichtqualitäten (Wellenlängenspektren). Diese Änderungen konnten jedoch mit meinen Versuchsaufbauten nicht berücksichtigt werden.

Zum anderen mußte ich aus technischen Gründen für die Versuchsanordnungen unterschiedliche Lampentypen (Kap. 2.4.1) einsetzen.

2.4.1 Lichtquellen

2.4.1.1 Lichtquellen für die Black-Box und die Chemostaten

In den Langzeitexperimenten (Black-Box) und für die Vorkultivierung der in den Kurzzeitexperimenten exponierten Algen (Chemostat) sorgten sechs auf einer Lichtbank montierte Leuchtstoffröhren (Osram Daylight DELUXE 60W/33) für eine konstante Beleuchtung.

Aufgrund ihrer Größe, des diffus ausgestrahlten Lichtes und der relativ niedrigen Lichtintensität (die maximal erreichbare Lichtintensität betrug $580 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) erwiesen sich die Leuchtstoffröhren für die Beantwortung der in den Kurzzeitexperimenten (Phototron und Expo-Schlitten) geforderten Fragestellungen als nicht geeignet und wurden durch andere Lampentypen ersetzt.

2.4.1.2 Lichtquellen für das Phototron

Im Phototron wurden die benötigten Lichtintensitäten mit Niedervolthalogenlampen (Fa. Shimazu, 20 W) erzielt.

Diese besaßen die Vorteile, zum einem das Licht punktförmig auszustrahlen und zum anderen gleichzeitig sehr hohe Lichtintensitäten zu erreichen. Die maximal erzielbare Lichtintensität betrug $3150 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

In den Versuchen mit LDW war es zudem notwendig, daß die Lichtleistung unmittelbar nach Ausschalten des Lichtes verschwand und kein Nachglühen der Lampen stattfand, bzw., daß nach Anschalten der Lampen die Algen unmittelbar die volle Lichtintensität erhielten. Diese Forderung konnte mit den verwendeten Leuchten erfüllt werden.

Das kurzwellige UV-Licht wurde durch die zwischen Lampen und Reaktionsgefäßen angebrachten Kurzpaßfilter (Fa. Schott, KG 3) vollständig absorbiert (s. Abb. 2.11, Detailskizze).

2.4.1.3 Lichtquelle für den Expo-Schlitten

In den Schlittenexperimenten sorgte eine zur Aquarienvorderseite (Abb. 2.12) zentriert installierte Philipsleuchte (Typ MGR 102/400 IK), ausgestattet mit einer 400 W Metallhalogendampflampe (Typ HPI/I) für hohe Lichtintensitäten an der Wasseroberfläche. Die mit dieser Lampe erzielten Lichtintensitäten betrugen bis zu $4100 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Diese Lampe leuchtete die gesamte Aquarienvorderseite gleichmäßig aus.

2.4.2 Einstellung der Lichtgradienten

Die Lichtgradienten wurden in den Kurzzeitexperimenten und Langzeitexperimenten auf unterschiedliche Weisen erzielt und werden deshalb im folgenden gesondert beschrieben.

2.4.2.1 Lichtgradienten für das Phototron

Verschieden hohe Lichtintensitäten wurden im Phototron auf zwei Weisen erzielt:

- Metallplatten mit verschiedenen großen Perforationen wurden zwischen Lampen und Inkubationsgefäße in die Vertiefungen einer leicht auswechselbaren Platte aus VA-Stahl gelegt. Ein Anteil der eingestrahnten Lichtmenge wurde je nach Perforationsgröße absorbiert und zusätzlich reflektiert.
- Weil durch diese Maßnahmen keine ausreichend großen Unterschiede zwischen den gewünschten Lichtintensitäten erzielt werden konnten, wurden zwölf Lampen zusätzlich gedimmt.

Das Senken der angelegten Spannung an den Niedervolthalogenlampen führt ab einem großem Spannungsverlust zu einer Verschiebung des Wellenlängenspektrums. Um dieses zu verhindern, wurde die Leistung der Lampen nur um 40 % ihrer maximalen Leistung reduziert. Vergleichsmessungen zwischen den C-Einbauraten von Algen, die bei der gleichen Lichtintensität entweder nach der ersten oder nach der zweiten Methode exponiert wurden, zeigten die gleichen spezifischen C-Einbauraten.

2.4.2.2 Lichtgradienten für den Expo-Schlitten

Verschieden hohe Lichtintensitäten innerhalb des Schlittenbeckens an der Aquariumvorderwand und der Aquariumrückwand wurden erzielt, indem der Abstand der Leuchte zwischen Leuchtenunterkante und Aquariumvorderfront variiert wurde.

Um größere Unterschiede zwischen den Lichtintensitäten zu erzielen, wurde die Extinktion des Beckeninhaltes durch die Zugabe einer aus Blau - und Grünalgen bestehenden Mischsuspension erhöht. Es wurde darauf geachtet, daß die Algensuspension eine homogene Verteilung aufwies, um eine ungleichmäßige Streuung des Lichtes zu vermeiden.

2.4.3 Experimentelle Simulation intermittierender und fluktuierender Lichtbedingungen

Intermittierendes und fluktuierendes Licht wurde in den einzelnen Versuchsapparaturen auf unterschiedliche Weise simuliert. Für die Black-Box und das Phototron ergaben sich LDW mit Rechteckprofil. Für den Expo-Schlitten erfolgten die Wechsel zwischen den Lichtintensitäten ebenfalls nahezu nach Rechteckprofilen, weil die Zeiten, in denen sich die Algen im Lichtgradienten bewegten (t_3), verglichen mit den Verweilzeiten t_1 und t_2 relativ kurz waren.

2.4.3.1 Intermittierende LDW für die Black-Box

Vor der Lichtbank konnte eine Blende geöffnet und geschlossen werden, so daß sich die in der Aluminiumbox befindliche Kulturröhre des Turbidostaten bei geschlossener Blende völlig im Dunkeln befand, bei geöffneter Blende jedoch die gesamte eingestrahlte Lichtmenge erhielt (Abb. 2.6, Kap. 2.3.1.1 und Abb. 2.7, Kap. 2.3.1.2). Die Blende wurde in einer mit Gummilappen ausgekleideten Stahlschiene geführt.

Das Öffnen und Schließen der Blende wurde mit Hilfe eines seitlich an der Blende montierten Pneumatikzylinders (Fa. Norgreen Martonair, M/45700) bewerkstelligt, der über Magnetventile durch eine frei programmierbare Steuerung (Fa. Norgreen Martonair, M/3725 D) geregelt wurde.

Über die Steuerungseinheit ließen sich ebenfalls die vorgegebenen Verweilzeiten in den Dunkel- bzw. Lichtphasen regeln.

Die Verschluß- bzw. Öffnungszeiten konnten über den Luftvordruck und die Einstellung der Magnetventile sehr gering gehalten werden (≤ 0.5 s).

2.4.3.2 Intermittierende LDW für das Phototron

Die Hell- bzw. Dunkelzeiten wurden mit Hilfe eines Taktgebers (Fa. Kleinfeld) eingestellt. Mit dem Taktgeber wurde die Stromversorgung des Transformators direkt unterbrochen.

2.4.3.3 Fluktuierende Lichtwechsel für den Expo-Schlitten

Fluktuierende Lichtbedingungen wurden in diesem Fall simuliert, indem die Reagenzgläser (s. Abb. 2.11 und 2.12, Kap. 2.3.2.3) mit Hilfe eines über dem Aquarium installierten Pneumatikzylinders (Fa. Norgreen Martonair, M/45700) zwischen zwei unterschiedlich hohen Lichtintensitäten hin und her bewegt wurden. Als Verbindungsglied zwischen dem Hydraulikzylinder und den Reagenzgläsern diente eine Haltevorrichtung aus Plexiglas. Die vorgegebenen Verweilzeiten bei den jeweiligen Lichtintensitäten wurden über die gleiche Steuerungseinheit wie unter Kap. 2.4.3.1 beschrieben geregelt.

Die Zeit für einen Platzwechsel des Schlittens betrug ≤ 1.5 s und wurde in der Berechnung der mittleren eingestrahnten Lichtintensität berücksichtigt (s. Kap. 2.6.4.6, Gleichungen 2.23-2.27)

2.5 Kulturbedingungen

2.5.1 Anzucht der Algen für Experimente im Phototron

Für die Experimente im Phototron wurden die Algen entweder bei Schwachlicht (I^L) oder bei Starklicht (I^H) vorkultiviert (Tab. 2.6). Die Durchflußraten wurden so eingestellt, daß stets niedrige Biomassekonzentrationen im Reaktor vorhanden waren. Dies gewährleistete, daß die Algen trotz der ausschließlichen Versorgung mit Luft nie CO_2 -limitiert waren (Falkowski, 1984). Der Gehalt des Mediums an gelöstem anorganischem Kohlenstoff betrug 9 bis 11 mg l^{-1} .

Wie aus Tabelle 2.6 hervorgeht, waren die Kulturbedingungen bezogen auf Licht und Temperatur für beide Algen gleich. Die Ergebnisse der Kurzzeitexperimente konnten somit direkt verglichen werden.

Tab. 2.6: Bedingungen und Wachstumsleistungen der Algenvorkulturen, die für die Experimente im Phototron benutzt wurden. Die POC-Konzentrationen betrugen für I^L und I^H -*Syn.6911* $\approx 31 \text{ mg l}^{-1}$, für I^L und I^H -*M.obtusum* $\approx 48 \text{ mg l}^{-1}$ (vergl. dazu Kap. 3.2.3).

Lichtbedingungen	Algen	PAR [$\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]	Temperatur [$^{\circ}\text{C}$]	d [h]	μ [h^{-1}]
I^L	<i>Syn. 6911</i>	80	20	40	0.025
	<i>M. obtusum</i>	80	20	41.66	0.024
I^H	<i>Syn. 6911</i>	580	20	19.4	0.0515
	<i>M. obtusum</i>	580	20	21.41	0.0467

d = Verdopplungszeit der Biomasse

μ = Wachstumsrate

2.5.2 Anzucht der Algen für Experimente im Expo-Schlitten

Für die Experimente der Versuchsreihen 1-4 (Kap. 3.3.1, Tab. 3.3.1) wurden *Syn. 6911* bei $125 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ und *M. obtusum* bei $580 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ im Chemostat vorkultiviert. Für die Kurzzeitexperimente der Versuchsreihe 5 wurde *Syn. 6911* bei $80 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ vorkultiviert (s. Tab. 2.7).

Tab. 2.7: Bedingungen und Wachstumsleistungen der Algenvorkulturen, die in den Experimenten mit dem Expo-Schlitten in den verschiedenen Versuchsreihen eingesetzt wurden. Die POC-Konzentrationen betrugen für *Syn.6911* $\approx 19\text{-}21 \text{ mg l}^{-1}$, für *M.obtusum* $\approx 43\text{-}50 \text{ mg l}^{-1}$

Versuchsreihen	Algen	PAR [$\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]	Temperatur [$^{\circ}\text{C}$]	d [h]	μ [h^{-1}]
1-4	<i>Syn. 6911</i>	125	20	38.2	0.026
	<i>M. obtusum</i>	580	20	20.23	0.049
5	<i>Syn. 6911</i>	80	20	39.25	0.026

d = Verdopplungszeit der Biomasse

μ = Wachstumsrate

Die Lichtbedingungen waren den jeweiligen Lichtoptima der Algenarten angepaßt. Die optimalen Lichtbedingungen wurden von den wissenschaftlichen Mitarbeitern des Max-Planck-Institutes für Limnologie in Plön bezogen, weil sie für diese Algenarten die nötige Langzeiterfahrung besaßen.

Begründet war die Auswahl dieser Lichtintensitäten in der allgemein bekannten Tatsache, daß Cyanobakterien unter Schwachlichtbedingungen höhere Wachstumsraten aufweisen als unter Starklichtbedingungen, während die Wachstumsraten für chlorococcale Algen sich hinsichtlich der Lichtintensitäten umgekehrt verhalten

2.5.3 Temperatur

Die Temperatur betrug in den Langzeitversuchen (Turbidostat, Black-Box) stets 24°C; in den Kurzzeitversuchen (Chemostat, Phototron, Expo-Schlitten) stets 20°C. Die Algen wurden für die Kurzzeitversuche im Chemostaten bei 20°C vorkultiviert. Die Temperatur wurde mit geeichten Thermometern überprüft.

2.6 Analysen und Berechnungen

2.6.1 Allgemeine Analysen

2.6.1.1 Quantenflußdichte

Die Quantenflußdichte wurde mit einem 4 π -Kugelkopf-Quantameter der Fa. Biospherical Instruments gemessen. Das Quantameter erfaßte nur die Quantenmenge der photosynthetisch aktiven Strahlung I (PAR) bei den Wellenlängen 400 bis 700 nm unabhängig von der Energie der Photonen. Die Einheit des Meßgerätes wird in Q cm⁻² s⁻¹ angegeben. Weil in Veröffentlichungen häufig die Lichtintensität mit der Einheit μ E m⁻² s⁻¹ angegeben wird, wird der Umrechnungsfaktor von der Einheit Quanten zur Einheit Einstein angegeben, wobei folgende Umrechnung gilt (Harris, 1978) (Gl. 2.1 u. 2.2):

$$1 \text{ Q cm}^{-2} \text{ s}^{-1} = 1.66 \cdot 10^{-14} \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1} \quad (2.1)$$

$$1 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1} = 6.02 \cdot 10^{13} \text{ Q cm}^{-2} \text{ s}^{-1} \quad (2.2)$$

2.6.1.2 Fremdinfection

Die Kulturen wurden nach jeder Probenahme auf Fremdinfection untersucht. Dafür wurde die Kultursuspension auf Bakterienagar ausgestrichen.

Der Agar wurde wie folgt angesetzt:

- 1 Liter der für die Algenkultur verwendeten Nährlösung
- 2.5g Nährbouillon
- 10g Agar

Der Agar wurde gekocht, autoklaviert und in Petrischalen gegossen.

1 ml der Kultursuspension wurde auf dem Agar ausgestrichen und zwei Tage im Brutschrank bei 30°C bebrütet. Wurden Bakterien auf dem Agar gefunden, so wurden die Algenkulturen verworfen und neu angesetzt.

2.6.1.3 Optische Dichte

Die Messung der optische Dichte (O.D.) oder präziser gesagt, der spektrale Schwächungskoeffizient (SSK) bei 560 nm (nach DIN 1349 des Deutschen Einheitsverzeichnisses DEV, 1979) der Kultursuspension diente als Schnellmethode zur Bestimmung der Biomassekonzentration. Die O.D. wurde in einem Photometer (Medico, Fa. Dr. Lange) bei 560 nm (Gilson-Filter) gemessen.

2.6.1.4 Chlorophyll

5-10 ml der in den Chemostaten für die Kurzzeitexperimente vorkultivierten Algen wurden auf einem vorgeglühten (4 h bei 400°C) Glasfaserfilter (Whatman GF/F) abfiltriert, eingefroren und bis zur Analyse bei -22°C in Eppendorfhütchen aufbewahrt.

Zur Analyse wurden die Glasfaserfilter unter Zugabe von 5 ml heißem Ethanol (96 %) zwei Minuten homogenisiert. Nach diesem Aufbereitungsschritt wurde das Homogenisat über Nacht bei 8°C im Kühlschrank aufbewahrt.

Nach erneuter Filtrierung über drei vorgeglühte und homogenisierte Glasfaserfilter wurde die Extinktion des Filtrates bei 665 nm und 750 nm im Spektralphotometer gemessen.

Alle Aufbereitungsschritte erfolgten weitgehend im Dunkeln.

Zur Differenzierung zwischen Chlorophyll und Phaeophytin, die beide bei 665 nm ein Absorptionsmaximum haben, wurde das Chlorophyll durch Ansäuern mit 0.1 N HCl ($5 \cdot 10^3$ mmol) in Phaeophytin überführt und nach 10 min nochmals bei den gleichen Wellenlängen gemessen. Die Messung bei 750 nm diente zur Kontrolle des Extraktes auf eventuell vorhandene Zell- bzw. Filterrückstände. Geringe Abweichungen $E_{750} < 0.08$ wurden vom Wert E_{665} subtrahiert. Stark verunreinigte Extrakte wurden verworfen.

Der Gehalt an Chlorophyll und Phaeophytin errechnete sich aus folgenden Formeln nach Nusch (1980) (Gl. 2.3 und 2.4):

$$mg \text{ Chlorophyll } l^{-1} = (E_{665v.As.} - E_{665n.As.}) 25.467 \frac{v}{VL} \quad (2.3)$$

$$mg \text{ Phaeophytin } l^{-1} = E_{665n.As.} 19.24 \frac{v}{V} - mg \text{ Chlorophyll} \quad (2.4)$$

wobei:

$E_{665v.As.}$	=	Extinktion bei 665nm vor Ansäuerung der Probe
$E_{665n.As.}$	=	Extinktion bei 665nm nach Ansäuerung der Probe
v	=	Extraktionsvolumen in ml
V	=	Probevolumen in l
L	=	Küvettenlänge in cm

Der Chlorophyllgehalt der in der Black-Box (Langzeitversuche) kultivierten Algen wurde ebenfalls nach Nusch (1980) bestimmt. Die Methode wurde jedoch modifiziert, wobei auf Resultate von Satory (1982) zurückgegriffen wurde, der Chlorophyllmessungen verglichen und optimiert hat.

Die Gründe für die unterschiedliche Methodik in der Chlorophyllbestimmung liegen darin, daß die Experimente in zwei verschiedenen Instituten durchgeführt wurden. In diesen Instituten waren die angeführten Chlorophyllbestimmungen Stand der Technik.

5 ml der Kultursuspension wurden 5 min bei 5500 UpM (ECCO-Tischzentrifuge) abzentrifugiert. Der Überstand wurde abpipetiert und das Pellet in 3 ml mit $MgCO_3$ gesättigtem 98 % Ethanol resuspendiert. Die Algen wurden 10 Minuten bei 65 °C im Wasserbad inkubiert. Nach Abkühlen der Proben wurde erneut zentrifugiert und der Überstand bei 665 und 750 nm spektralphotometrisch bestimmt. Alle übrigen Schritte erfolgten wie oben beschrieben.

Der Gehalt an Chlorophyll und Phaeophytin errechnete sich ebenfalls nach Gl. 2.3 und 2.4, wobei in Gl. 2.3 der Faktor 28.67 und in Gl. 2.4 der Faktor 21.24 benutzt wurde.

2.6.2 Spezielle Analysen für die Langzeitexperimente

Im folgenden werden die Analysen, die nur für die Langzeitexperimente benutzt wurden, beschrieben.

2.6.2.1 Trockenmasse

Je nach Biomassekonzentration wurden 50-80 ml der Algensuspension auf bereits zwei Stunden vorgetrocknete und gewogene Membranfilter mit 0.2 µm Porendurchmesser (Zellulose/Acetat, Fa. Sartorius) abfiltriert.

Die Filter wurden anschließend bei 104°C zwei Stunden getrocknet. Damit war gewährleistet, daß keine weitere Gewichtsabnahme erfolgte. Die Gewichtsbestimmung erfolgte nach einstündigem Abkühlen im Exzikator.

Bei jeder Probenahme wurde jeweils eine Doppelbestimmung durchgeführt. Bei jedem Steady-State wurden zwischen 4-7 Messungen der Trockengewichte vorgenommen, so daß die Abweichungen vom Mittelwert nicht mehr als 10 % betrugen.

2.6.3 Spezielle Analysen für die Kurzzeitexperimente

Im folgendem werden die Analysen, die nur für die Kurzzeitexperimente benutzt wurden, beschrieben. Abb. 2.13 gibt einen Überblick über den standardisierten Versuchsablauf für die Kurzzeitexperimente wieder. Suspensionsproben von 150-200 ml wurden dazu aus dem Chemostat entnommen und in die jeweiligen Experimentiersysteme transferiert. Es wurde darauf geachtet, daß das Entnahmevolumen nicht mehr als 13 % des Gesamtvolumens aus dem Chemostat entsprach, um das Fließgleichgewicht nicht zu stören.

Die Algen wurden anschließend sofort weiter behandelt, um gleiche physiologische Bedingungen aufrecht zu halten. Dabei wurde vor allem auf Temperaturkonstanz geachtet.

Bevor die Markierung mit $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ erfolgte, wurde dem Aliquot eine Probe von 30-40 ml zur Bestimmung der algenspezifischen Parameter (Chlorophyll, partikulärer organischer Kohlenstoff, optische Dichte) und der chemischen Parameter (gelöster anorganischer Kohlenstoff) entnommen.

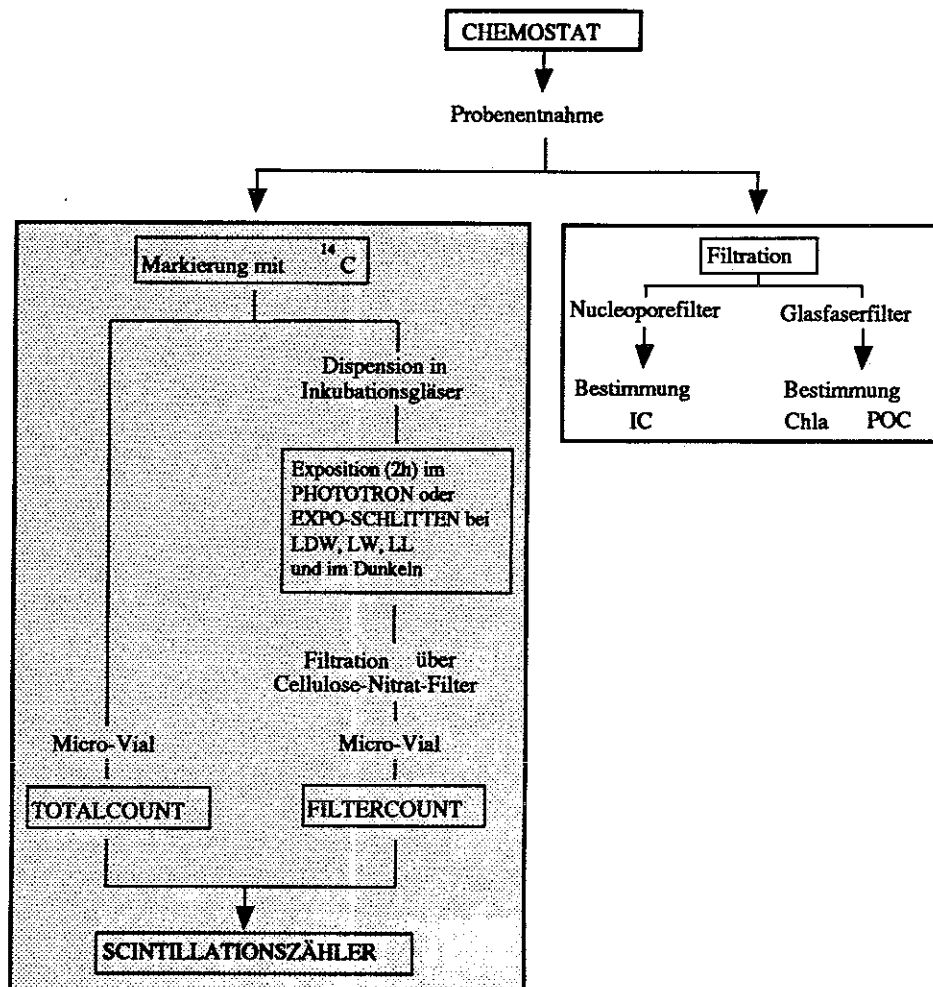


Abb. 2.13 : Flußdiagramm für den in den Kurzzeitexperimenten standardisierten Versuchsablauf

Der restliche Teil der Kultur wurde mit $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ markiert (Kap. 2.6.3.3) und sofort mittels eines Magnetrührers kräftig durchmischt. Jeweils 7-10 ml wurden in die Inkubationsgläser des Phototrons bzw. in die Schottröhrchen des Expo-Schlittens dispensiert und anschließend sofort exponiert.

Im folgenden werden die einzelnen Schritte ausführlich beschrieben.

2.6.3.1 Partikulärer organischer Kohlenstoff

Die Bestimmung des partikulären organischen Kohlenstoffes (POC) erfolgte in einem Preyl-Roth-Ofen, der mit einem Infrarot-Analysator (UNOR, Fa. Maihak) gekoppelt und mit Hilfe eines Einplatinen-Mikrocomputer (AIM 65) gesteuert und geregelt wurde. Die Meßapparatur wurde im Max-Planck-Institut für Limnologie, Plön, für die Bestimmung des POC in natürlichen Gewässern entwickelt. Bei der Verbrennung von Eichsubstanzen im Bereich von 200-500 µg C Einwaage ergab sich eine Standardabweichung von ca. 1 %.

5-10 ml der Algensuspension wurden auf einem vorgeglühten Glasfaserfilter (Whatman GF/F) abfiltriert, eingefroren und bis zur Analyse bei -22°C in Eppendorfhütchen aufbewahrt. Zur Bestimmung des POC's wurden die Filter vier Stunden im Trockenschrank bei 50°C vorgetrocknet. Anschließend wurden die Proben in einem ausgeglühten Porzellanschiffchen (4h bei 400°C) in das Quarzrohr des Ofens eingeführt und im Sauerstoffstrom bei 700°C verbrannt. Das entstandene O₂/CO₂- Gemisch wurde in einem Reservoirbeutel aufgefangen. Nach Ablauf der Analysenzeit von 7 Minuten wurde der Inhalt des Reservoirs durch den Gas-Analysator gepumpt. 30 Sekunden lang wurden Leitungen und Küvette gespült, dann wurde für weitere 30 Sekunden die CO₂-Konzentration im Gas gemessen. Da gleichzeitig über eine Gasuhr die Fließgeschwindigkeit des Gases gemessen wurde, konnte der Rechner aus Gasfluß, Verbrennungszeit und CO₂-Konzentration die absolute Menge an Kohlendioxid und daraus den Anteil an Kohlenstoff berechnen. Der Blindwert wurde dabei abgezogen und ein Eichfaktor berücksichtigt.

Der POC-Gehalt wurde aus dem Mittel von jeweils zwei bis drei Parallelproben eines Versuchsansatzes bestimmt.

2.6.3.2 Gelöster anorganischer Kohlenstoff

5-10 ml der Algensuspension wurden über einen Nucleoporefilter mit einer Porengröße von 0.2 µm bei schwachem Unterdruck (< 0.1 mm Hg) abfiltriert. Das Filtrat wurde bis zur Analyse bei -22°C aufbewahrt. Vor der Analyse wurde das Filtrat schonend bei Raumtemperatur aufgetaut.

Die Bestimmung des gelösten anorganischen Kohlenstoffgehaltes (IC) erfolgte in einem Kohlenstoffanalysator der Fa. Beckmann, Modell 914 A.

Zur Messung wurde die Probe über ein Verbrennungsrohr im sauren Milieu bei 300°C oxidiert und das entstandene CO₂ in einem CO₂-spezifischen Infrarotanalysator gemessen.

Anhand einer Eichreihe (0-20 mgC · l⁻¹) mit verschiedenen Verdünnungen eines Gemisches (4.404 g·l⁻¹ Na₂CO₃, 3.497 g·l⁻¹ NaHCO₃) ließ sich der anorganische Kohlenstoffgehalt einer Probe bestimmen. Die Standardabweichung vom Mittelwert war stets geringer als 5 %.

2.6.3.3 Markierung mit ¹⁴C

Zur Quantifizierung der C-Einbauraten wurde die ¹⁴C-Methode eingesetzt. Die Kohlenstofffixierung wird mit der ¹⁴C-Technik sehr sensitiv bestimmt. Diese Methode führte Steemann Nielsen (1952) zur Bestimmung der Primärproduktion im Ozean ein. Auch in der Limnologie etablierte sie sich neben der Sauerstoffmethode als Standardmethode zur Bestimmung der Primärproduktion. Dennoch ist sie auf Grund vieler Fehlermöglichkeiten und verschiedener Interpretationsmöglichkeiten ebenso wie die Sauerstoffmethode umstritten (Cassie, 1962; Savigde, 1978; Peterson, 1980; Davies u. Williams, 1984). Mit dieser Methode kann nicht eindeutig ausgesagt werden, ob die Netto - oder die Bruttphotosynthese gemessen wird, weil einige der bereits fixierten Kohlenstoffmoleküle wieder in das Medium recyliert werden können. Nach Dring u. Jewson (1982) tendiert die ¹⁴C-Methode zur Messung der Nettoproduktion. Demgegenüber vertreten andere Wissenschaftler die Meinung, daß bei Kurzzeitinkubationen von 2-4 h die Bruttphotosynthese, und nur bei längeren Inkubationen die Nettophotosynthese gemessen wird (Berman u. Pollinger, 1978).

Die zugegebene NaH¹⁴CO₃-Dosis betrug pro ml Suspension nie mehr als 1 µCi. Die Zeitdauer zwischen Zugabe von ¹⁴C, Durchmischung, Dispension und Exposition betrug < 2 min.

2.6.3.4 Behandlung der Dunkelproben

Weil es in der ¹⁴C-Methodik allgemein üblich ist, wurde ein Teil der markierten Algen (zwei Proben) während der Lichtexposition der anderen Proben im Dunkeln gelassen (Strickland u. Parsons, 1972; Vollenweider, 1974). Während der Dispensions- und Filtrationszeit wurden alle Proben den gleichen Lichtbedingungen ausgesetzt. Aus den

C-Assimilationsraten der Dunkelproben lassen sich das im Raumlicht aufgenommene ^{14}C und das nicht durch die Spülung vom Filter entfernte ^{14}C abschätzen. Weil Algen auch im Dunkeln Kohlenstoff fixieren können (Harris, 1978), betrug dieser Wert in allen Versuchen im Vergleich zu den lichtexponierten Proben zwischen 0.3 und 4 %. Dabei lagen die Werte des im Dunkeln fixierten Kohlenstoffes alle auf dem gleichen Niveau. Weil aber bei den Proben mit langen Dunkelphasen in den LDW-Experimenten weniger C fixiert wurde, war der prozentuale Anteil des im Dunkeln eingebauten Kohlenstoffes bei diesen Proben höher. Er wurde von allen lichtexponierten Proben subtrahiert. Nixdorf u. Fulda (1989) verzeichneten unter Anwendung der ^{14}C -Methode für natürliche Phytoplanktonproben relativ geringe Dunkelfixierungsraten (1.5 %) und ebenfalls geringe Freisetzungsraten des markierten gelösten organischen Kohlenstoffes (3 %).

2.6.3.5 Bestimmung des Total Counts

Dem Restvolumen der markierten Algensuspension wurden jeweils drei Aliquots (1 ml) entnommen, in kleine Szintillationsvials pipettiert und mit 4 ml Szintillationsgel Insta-Gel der Fa. Packard Instruments, welches mit 5 % Carbosorb der gleichen Firma angereichert war, versetzt. Die Vials wurden bis zur Bestimmung des gesamten zudosierten ^{14}C für mindestens drei Stunden im Dunkeln aufbewahrt. In dieser Zeit war die Biolumineszenz vollständig abgeklungen (Rai, 1990 pers. Mitteilung).

Aus den erhaltenen Resultaten wurden Mittelwerte gebildet, sofern die Werte nicht mehr als 0.5 % voneinander abwichen. Diese Mittelwerte wurden für die Berechnung der C-Einbauraten (Kap. 2.6.4.2) herangezogen.

2.6.3.6 Bestimmung des Filter Counts

Nach Beendigung der Kurzzeitversuche wurden die Algen über 0.2 μm Celluloseacetatfilter mit geringem Unterdruck ($< 0.1 \text{ mmHg}$) filtriert. Die Filter wurden vorher mit entionisiertem Wasser gewässert und befanden sich zu jeweils 12 Stück auf einer Filtriereinheit der Fa. Millipore. Die Methode wurde von Herrn Dr. Rai am MPI entwickelt und entspricht den internationalen Standards.

Um alle markierten Algen zu erfassen, wurden die Inkubationsgläser zuerst zweimal mit 20 ml entionisiertem Wasser gespült. Anschließend wurden die Filter erneut zweimal mit

20 ml entionisiertem Wasser gespült, um das an den Algenzellwänden anhaftende ^{14}C zu entfernen.

Dann wurden die Filter in Microvials gefüllt, mit 3.5 ml Szintillationsgel Filter-Count der Fa. Packard Instruments versetzt und die Suspension kräftig geschüttelt. Bis zur Analyse des von den Algen während der Inkubation inkorporierten ^{14}C im Szintillationszähler wurden die Algen für 3 h im Dunkeln aufbewahrt. In dieser Zeit hatten sich die Filter aufgelöst und die Lumineszenz der Algen war abgeklungen.

2.6.3.7 Messung im Szintillationszähler

Die Bestimmung der von den Algen während der Inkubationszeit aufgenommenen Aktivität erfolgte in einem Tri-Carb-Szintillationszähler der Fa. Packard Instruments (Typ 2000). Die Meßdauer pro Probe betrug zehn Minuten. Die in den Proben enthaltenen Algen verminderten die Zählrate je nach Algenkonzentration mehr oder weniger stark. Die Erfassung dieses Quencheffektes erfolgte durch die Aufnahme von ^{14}C -Quenchreihen. Hierzu wurde zunächst die Zählrate einer als ungequencht angenommenen Probe bestimmt (R_{nq}). Anschließend wurden Proben mit der gleichen Aktivität wie die ungequenchte Probe unterschiedlich große Mengen an Algen zugesetzt und die Zählraten (R_{q}) dieser nunmehr gequenchten Proben bestimmt. Durch Bildung des Quotienten $\frac{R_{\text{q}}}{R_{\text{nq}}}$ wurde die Zähleffektivität bei der jeweiligen Algenkonzentration ermittelt.

Quenchkurven wurden aufgenommen in Kombination mit Algen bzw. Algen mit Celluloseacetatfilter und den verschiedenen Szintillationsgelen. Die Meßwerte aus den Inkubationen wurden auf diese Weise korrigiert.

2.6.4 Berechnungen

2.6.4.1 Berechnung der Primärproduktionsraten für Experimente in den Langzeitversuchen

Der für die kontinuierlichen Versuche wichtige Parameter der Durchflußrate D wurde anhand der Abnahme des zufließenden Nährmediums bestimmt. Darüber hinaus wurde

die Biomasse als Trockengewicht TS erfaßt und das Pigment Chlorophyll a gemessen. Für ein turbidostatisch betriebenes Kultursystem gilt, daß sich die Durchflußrate bei der eingestellten Biomassekonzentration im Kulturgefäß nach der Wachstumsrate einstellt. Somit spiegelt sich in der Durchflußrate (D) die maximale Wachstumsrate ($\mu_{\max}$) wieder, so daß gilt:

$$\mu_{\max} \cong D \quad (2.5)$$

Anhand der Wachstumsrate μ [h^{-1}] und der im Kulturgefäß während des Meßzeitraums vorhandenen Algenbiomasse TS [$mg\ l^{-1}$] konnte die Gesamtproduktivität PROD nach Gleichung 2.6 berechnet werden:

$$PROD\ [mg\ TS\ l^{-1}\ h^{-1}] = \mu\ [h^{-1}] \cdot \Delta TS\ [mg\ l^{-1}] \quad (2.6)$$

Weil die Biomasse in dem Zeitintervall nicht immer konstant gehalten werden konnte, wurden die Mittelwerte aus der Trockengewichtsbestimmung am Anfang und am Ende des Zeitintervalls (ΔTS) zur Berechnung herangezogen. Die Wachstumsrate der Algenbiomasse ist umgekehrt proportional zur Verdopplungszeit der Biomasse im Kulturgefäß. Die Verdopplungszeit (d) berechnet sich aus dem Quotienten von Röhrenvolumen R [ml] und Durchflußrate D [$ml\ h^{-1}$] (Gl. 2.7):

$$d\ [h] = \frac{R\ [ml]}{D\ [ml\ h^{-1}]} \quad (2.7)$$

Die Produktivität ist somit die TS-Zunahme innerhalb eines bestimmten Zeitintervalles und für ein bestimmtes Volumen.

2.6.4.2 Berechnung der C-Einbauraten für Experimente in den Kurzzeitversuchen

Die in den Kurzzeitversuchen erzielten C-Einbauraten (P) wurden, bezogen auf den Gehalt an POC, nach Gleichung 2.8 und, bezogen auf den Gehalt an Chla (P^B), nach Gleichung 2.9 berechnet. Die Werte der Dunkelproben wurden subtrahiert.

$$P\ [mgC\ mgPOC^{-1}\ h^{-1}] = \frac{C_{fil}\ IC\ v_{tot}\ 1.06}{C_{tot}\ t\ POC\ v_{fil}} \quad (2.8)$$

$$P^B\ [mgC\ mgChla^{-1}\ h^{-1}] = \frac{C_{fil}\ IC\ v_{tot}\ 1.06}{C_{tot}\ t\ Chla\ v_{fil}} \quad (2.9)$$

wobei:

C_{fil}	=	Filter Count in DPM
C_{tot}	=	Total Count in DPM
v_{fil}	=	Volumen des C_{fil} in ml
v_{tot}	=	Volumen des C_{tot} in ml
IC	=	anorganischer Kohlenstoff in $mg\ l^{-1}$
POC	=	partikulärer Kohlenstoff in $mg\ l^{-1}$
Chla	=	Chlorophyll a in $mg\ l^{-1}$
t	=	Versuchsdauer in h

Der numerische Wert 1.06 ist der Diskriminierungsfaktor des ^{14}C gegenüber ^{12}C .

2.6.4.3 Berechnung der P/I-Kurven

Mathematische Algorithmen werden häufig benutzt, um die Kurvenform und die Parameter der P/I-Kurven zu ermitteln (Jassby u. Platt, 1976; Platt et al., 1980; Gallegos u. Platt, 1981, Megard et al., 1984; Neale u. Richerson, 1987). Ich benutzte die Gleichung von Megard et al. (1984), weil sie auch den Bereich der Photoinhibition hinreichend beschreibt (Gl. 2.10 a).

$$P(I) = \frac{vI}{K_1 + I + K_2 I^2} \quad (2.10\ a)$$

wobei:

I	=	Lichtintensität
v	=	theoretische maximale C-Einbaurate
K_1	=	Koeffizient für die photosynthetische Reaktion auf schwaches Licht
K_2	=	inverser Koeffizient für den Grad der Photoinhibition bei Inkubation mit hoher Lichtintensität

Die C-Einbaurate $P(I)$ ist die theoretische Maximumsrate v multipliziert mit einem dimensionslosen Verhältnis, das von K_1 , K_2 und I abhängt. Die Dimensionen der Parameter K_1 und K_2 sind dieselben wie die für die Lichtintensität I . Die Größe von K_1 hängt von der photosynthetischen Reaktion auf schwaches Licht ab. K_2 ist ein inverses Maß des Grades der Photoinhibition bei Inkubation bei hoher Lichtintensität. Obwohl die Gleichung dieselbe ist wie die von Haldane (1930) entwickelte für die Reaktionen von Enzymen, die durch überoptimale Substratkonzentrationen gehemmt werden, unterscheidet sie sich aufgrund der Dimensionen, in denen der Zeitfaktor berücksichtigt wird. Licht wird ausgedrückt als ein konstanter Flux, wogegen die Substratkonzentration einfach durch die anfängliche Konzentration ausgedrückt wird.

Für die Experimente im Expo-Schlitten mußte die Gleichung 2.10 a mit zwei Parametern K_3 und K_4 erweitert werden, weil die Photoinhibition bei hohen Lichtintensitäten sehr stark ausgeprägt war und sich deswegen die Werte der C-Einbauraten mit Gleichung 2.10 a nicht beschreiben ließen (Gl. 2.10 b).

$$P(I) = \frac{v}{K_1 + K_2 I + K_3 I^2 + K_4 I^3} \quad (2.10 b)$$

wobei:

- I = Lichtintensität
- v = theoretische maximale C-Einbaurate
- K_1 = Koeffizient für die photosynthetische Reaktion auf schwaches Licht
- K_2, K_3, K_4 = inverse Koeffizienten des Grades der Photoinhibition bei Inkubation mit hoher Lichtintensität

Die Koeffizienten K_1 - K_4 wurden empirisch an den vorhandenen Werten der C-Einbauraten angepaßt. Die Größe der Koeffizienten richtete sich nach der Höhe der C-Einbauraten bei den jeweiligen Lichtintensitäten.

2.6.4.4 Berechnung der P/I-Parameter

Die maximale C-Einbaurate ($P_{\max}$) ließ sich mit folgender Beziehung berechnen (Gl. 2.11):

$$P_{\max} = \frac{v}{1 + \beta} \quad \text{mit} \quad \beta = \frac{1}{2} \sqrt{K_1 K_2} \quad (2.11)$$

wobei:

- $P_{\max}$ = maximale C-Einbaurate
- v = theoretische maximale C-Einbaurate
- K_1 = Koeffizient für die photosynthetische Reaktion auf schwaches Licht
- K_2 = inverser Koeffizient für den Grad der Photoinhibition bei Inkubation mit hoher Lichtintensität

Die Steigung im lichtlimitierten Bereich der P/I-Kurve (α) ließ sich mit folgender Beziehung berechnen (Gl. 2.12):

$$\alpha = \frac{v}{K_1} \quad (2.12)$$

Die Sättigungskonstante (I_K) ist der Quotient aus P_{max} und α (Gl. 2.13):

$$I_K = \frac{P_{max}}{\alpha} \quad (2.13)$$

I_{max} (Lichtintensität bei der P_{max} erreicht wird) ließ sich mit folgender Gleichung berechnen (Gl. 2.14):

$$I_{max} = \sqrt{K_1 K_2} \quad (2.14)$$

2.6.4.5 Vergleichsansätze

Die während eines LDW- oder eines LW-Versuches gemessene Produktivität $PROD_{LDW}$ oder die C-Einbauraten (P_{LDW} bzw. P_{LW}) können prinzipiell auf drei Arten mit der Referenz (die bei konstanter Lichtintensität gemessene Produktivität $PROD_{LL}$ oder die C-Einbauraten P_{LL}) verglichen werden (Rabinowitch, 1956). Dazu werden drei sogenannte "intermittency factors" verwendet, die das Verhältnis von $PROD_{LDW}$ zu $PROD_{LL}$ oder P_{LDW} zu P_{LL} bzw. P_{LW} zu P_{LL} ausdrücken.

Folgende Vergleichsansätze sind denkbar:

1. Direkter Vergleich der bei LDW bzw. LW und LL erzielten Raten bei gleichen Intensitäten während der Hellphase
2. Vergleich der bei LDW bzw. LW und LL erzielten Raten mit hypothetischen Raten (lichtäquivalenten Raten), die aus der P/I-Kurve abgeleitet werden
3. Vergleich der Raten, die bei gleicher Lichtdosis über denselben Zeitraum bei LDW bzw. LW und LL erzielt werden

Im folgenden werden diese Vergleichsansätze näher erläutert.

Vergleichsansatz 1 - Die Produktionsraten bzw. die C-Einbauraten, die während einer gesamten Versuchszeit mit n Dunkelphasen und n Lichtphasen im intermittierenden Lichtzyklus mit der gleichen Lichtintensität erzielt wurden, werden mit den Produktionsraten bzw. C-Einbauraten verglichen, die in der gleichen Zeitperiode bei Konstantlicht mit der ebenfalls gleichen Lichtintensität erzielt wurden. Das Verhältnis zwischen diesen beiden Erträgen wird in der Literatur als der sogenannte "Intermittierender Faktor für gleiche Intensität und gleiche totale Zeit" i_{IT} bezeichnet (Rabinowitch, 1956; Kok, 1953 und 1956; Fredrickson u. Tsuchiya, 1970; Terry, 1986). Zur Vermeidung der doppelten Indizierung, wird im folgendem R_1 anstelle von i_{IT} verwendet. Rabinowitch benutzte diese Vergleichsmethode zur Beantwortung folgender Frage: Wie beeinflussen periodische, durch eine rotierende Scheibe verursachte, Unterbrechungen der Beleuchtung den Ertrag der Photosynthese einer Pflanze im Vergleich zu konstanter Lichtintensität.

Für die Langzeitexperimente in der Black-Box bzw. die Kurzzeitexperimente im Phototron ergibt sich für den intermittierenden Faktor R_1 folgende Beziehung (Gl. 2.15):

$$R_1 = \frac{PROD_{LDW}}{PROD_{LL}} \quad \text{bzw.} \quad \frac{P_{LDW}}{P_{LL}} \quad (2.15)$$

wobei:

$PROD_{LL}$	=	Produktivität bei Anzucht mit LL [mgTS l ⁻¹ h ⁻¹]
$PROD_{LDW}$	=	Produktivität bei Anzucht mit LDW [mgTS l ⁻¹ h ⁻¹]
P_{LL}	=	C-Einbausraten bei Inkubation mit LL [mgC mgPOC ⁻¹ h ⁻¹]
P_{LDW}	=	C-Einbausraten bei Inkubation mit LDW [mgC mgPOC ⁻¹ h ⁻¹]

Vergleichsansatz 2 - Als zweite Vergleichsmethode können die Produktionsraten oder C-Einbausraten, die während der n Hellphasen bei intermittierendem Licht erzielt werden, mit den Produktionsraten oder C-Einbausraten verglichen werden, die bei konstantem Licht der gleichen "aktuellen Zeitdauer" (n · Lichtphase) und gleicher Lichtintensität erzielt werden. Die bei intermittierendem Licht gemessenen Produktionsraten werden demzufolge gegenüber den Produktionsraten, die bei Konstantlicht gemessen werden, normalisiert. Diese Normalisierung wird in der Literatur als i_{IE} bzw. als der "intermittierende Faktor für gleiche Zeit und gleiche totale Energie" bezeichnet (Rabinowitch, 1956). Sie wird analog zu der oben beschriebenen Weise als R_2 bezeichnet und die um diesen Faktor normalisierten Produktionsraten, die im intermittierendem Licht erzielt wurden als "**lichtäquivalente Raten**" bezeichnet.

Dieser Vergleich beantwortet folgende Frage: Wird die gegebene Lichtenergiemenge von einer definierten Intensität besser für die Produktivität bzw. den C-Einbau genutzt, wenn sie von verschiedenen langen Dunkelintervallen unterbrochen wird, oder wird sie besser in einem kontinuierlichen Ansatz genutzt?

Wenn $P_{LDW}^* = P_{LL}$ ist, wären die bei LDW bzw. LW erzielten C-Einbausraten (P_{LDW} bzw. P_{LW}) unabhängig vom zeitlichen Verlauf der Lichtintensität bzw. nicht von den vorhergehenden Lichtintensitäten abhängig.

Für die Langzeitexperimente in der Black-Box kann der Faktor R_2 mit folgender Gleichung (2.16) ausgedrückt werden:

$$R_2 = \frac{PROD_{LDW}^*}{PROD_{LL}} \quad \text{und} \quad PROD_{LDW}^* = PROD_{LDW} \cdot \frac{t_g}{t_h} \quad (2.16)$$

wobei:

$PROD_{LL}$	=	Produktivität bei Konstantlicht
$PROD_{LDW}^*$	=	lichtnormalisierte Produktivität bei Licht/Dunkelwechsel
t_d	=	Dunkelzeit [s]
t_g	=	Hell- (+) Dunkelzeit

Setzt man $Prod^*_{LDW}$ in Gl. 2.16 ein, erhält man:

$$R_2 = \frac{PROD_{LDW}}{PROD_{LL}} \frac{t_g}{t_h}$$

R_2 läßt sich somit auch folgendermaßen berechnen:

$$R_2 = \frac{PROD_{LDW}}{PROD^*_{LL}} \quad \text{und} \quad PROD^*_{LL} = PROD_{LL} \frac{t_h}{t_d} \quad (2.17)$$

wobei wiederum

$$R_2 = \frac{PROD_{LDW}}{PROD_{LL}} \frac{t_g}{t_h}$$

Man sieht, daß die 2. Berechnung von R_2 mit Hilfe von Gl. 2.17 mit der Berechnung nach Gl. 2.16 äquivalent ist. Nur bei der Darstellung der P/I-Kurven in absoluten Werten ergibt sich eine andere Skalierung für die beiden Verfahren - doch der relative Unterschied ist identisch.

Analog zu Gl. 2.16 kann R_2 für die Kurzzeitexperimente im Phototron mit Hilfe der Gl. 2.18 berechnet werden, wobei wiederum für die Berechnung von R_2 beide Verfahren angewendet werden können:

$$R_2 = \frac{P^*_{LDW}}{P_{LL}} \quad \text{und} \quad P^*_{LDW} = P_{LDW} \cdot \frac{t_g}{t_d} \quad (2.18)$$

wobei:

P_{LL}	=	C-Einbaurrate bei Inkubation im Konstantlicht
P^*_{LDW}	=	lichtnormalisierte C-Einbaurrate bei Inkubation mit LDW
t_d	=	Dunkelzeit [s]
t_g	=	Hell- (+) Dunkelzeit

Im Expo-Schlitten, wo den Algen zu jeder Zeit Licht zur Verfügung stand, mußte R_2 analog der zweiten Berechnung gemäß Gl. 2.17 berechnet werden. Die Frage, inwiefern sich die bei LW erzielten C-Einbauraten von den bei Konstantlicht der gleichen Intensität

und gleicher Zeit erzielten Raten unterschieden, kann beantwortet werden, indem die bei Konstantlicht erzielten Raten auf gleiche Zeit und gleiche Intensität normalisiert werden (P^*_{LL}), wobei $P^*_{LL} P^*_{LDW}$ entspricht.

Die Beziehung für R_2 ist demzufolge:

$$R_2 = \frac{P_{LW}}{P^*_{LL}} \quad (2.19)$$

$$\text{wobei} \quad P^*_{LL} = \frac{1}{t_1 + t_2 + 2t_3} [P_1 t_1 + P_2 t_2 + 2P_3 t_3] \quad (2.20)$$

und:

- P_1 = C-Einbauraten bei Konstantlicht am Starklichtende des Lichtgradienten
[mgC mgPOC⁻¹ h⁻¹]
- P_2 = C-Einbauraten bei Konstantlicht am Schwachlichtende des
Lichtgradienten [mgC mgPOC⁻¹ h⁻¹]
- P_3 = mittlere C-Einbauraten, die bei Konstantlicht im Lichtgradienten
zwischen I_1 und I_2 bzw. zwischen I_2 und I_1 erzielt wurden
[mgC mgPOC⁻¹ h⁻¹]
- t_1 = Verweilzeit am Starklichtende des Gradienten [s]
- t_2 = Verweilzeit am Schwachlichtende des Gradienten [s]
- t_3 = Übergangszeit zwischen I_1 und I_2 bzw. zwischen I_2 und I_1 [s]

Zusätzlich mußte P_3 berechnet werden, weil sich die Algen während der Übergangszeit in einem Lichtgradienten befanden (Gl. 2.21) :

$$P_3 = \frac{1}{t_3} \int P(t) dt \quad (2.21)$$

wobei:

- $P(t)$ = C-Einbauraten [mgC mgPOC⁻¹ h⁻¹], die bei Konstantlicht im
Lichtgradienten zwischen I_1 und I_2 erzielt wurden

Vergleichsansatz 3 Als dritte Methode werden die bei LW erzielten C-Einbauraten mit den Raten verglichen, die bei der gleichen Menge an Lichtenergie, die gleichförmig über die gesamte Zeit zugegeben wird, erzielt werden. Diese Vergleichsmethode beantwortet folgende Frage: Kann eine vorgegebene Menge an Lichtenergie, die innerhalb einer bestimmten Zeitperiode gegeben wird, vorteilhafter genutzt werden, wenn sie während der gesamten Zeit gleichmäßig verteilt wird, oder wenn sie quasi konzentriert während der Starklichtphasen gegeben wird und dann durch Schwachlicht unterbrochen wird. Diese Beziehung wird in der Literatur als der "intermittierende Faktor für gleiche Energie und gleiche Zeit", i_{ET} bezeichnet und hier ebenfalls analog zu der oben beschriebenen Weise als R_3 bezeichnet.

Für die Experimente mit LW gilt folgende Beziehung für R_3 (Gl. 2.22):

$$R_3 = \frac{P_{LW}}{P(\bar{I})_{LL}} \quad (2.22)$$

wobei:

$$P(\bar{I})_{LL} = \text{C-Einbauraten, bei den mittleren Lichtintensitäten bei Konstantlicht}$$

Zur Berechnung der mittleren Lichtintensität ($\bar{I}$) für die LW-Experimente im Expo-Schlitten siehe nächstes Kapitel 2.6.4.6.

Im Vergleich zu R_1 und R_2 hängt R_3 von der P/I-Kurve ab. Unterschiede in R_3 sind nicht allein auf die Dynamik zurückzuführen - es sei denn man bewegt sich im linearen Bereich.

2.6.4.6 Berechnung der mittleren Lichtintensität für Experimente im Expo-Schlitten

Die Berechnung der mittleren Lichtintensität ($\bar{I}$) für die Experimente im Expo-Schlitten erfolgte nach Gleichung 2.23:

$$\bar{I} = \frac{t_1 I_1 + t_2 I_2 + t_3 I_3}{t_1 + t_2 + t_3} \quad (2.23)$$

wobei:

- I_1 = Lichtintensität am Starklichtende des Lichtgradienten [$\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$]
- I_2 = Lichtintensität am Schwachlichtende des Lichtgradienten [$\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$]
- I_3 = mittlere Lichtintensität, der die Algen während des Wechsels von I_1 und I_2 bzw. zwischen I_2 und I_1 ausgesetzt waren [$\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$]
- t_1 = Verweilzeit am Starklichtende des Gradienten [s]
- t_2 = Verweilzeit am Schwachlichtende des Gradienten [s]
- t_3 = Übergangszeit zwischen I_1 und I_2 bzw. zwischen I_2 und I_1 [s]

Die Berechnung von I_3 erfolgte nach Gleichungen 2.25 bis 2.27.

I_3 wurde vor jedem Versuch ermittelt, indem die Lichtintensität an sechs Punkten im Abstand von 8 cm längs des Lichtgradienten im Expo-Schlitten gemessen wurde. Die Messungen wurden an den gleichen vertikalen Höhenpositionen wie bei den Messungen für die Dauerlichtbedingungen vorgenommen. Aus den Meßergebnissen war ersichtlich, daß die Abnahme der Lichtintensität längs des Lichtgradienten nicht gegen 0 erfolgte,

sondern sich vielmehr, infolge der Reflexion des Plexiglasses und der Totalreflexion (Gerthsen et al., 1989) einem konstanten Wert näherte.

Zur Bestimmung von I_3 wurde deshalb das Lambert-Beersche-Gesetz mit der Einführung eines empirischen Parameters I_C modifiziert.

Der empirische Ansatz lautete:

$$I(z) = I_1 e^{-\alpha z} + I_C \quad (2.24)$$

wobei

α = Extinktionskoeffizient

z = Abstand von dem Punkt, wo I_1 gemessen wurde

I_C diene somit als Sammelstelle für die infolge der Totalreflexion auftretenden Phänomene, die aufgrund ihrer Komplexität theoretisch schwer zu erfassen sind. Die Parameter α und I_C wurden mit einem Fitprogramm nach der Methode der kleinsten Quadrate bestimmt.

I_3 wurde wie folgt berechnet:

$$I_3 = \frac{1}{L} \int_0^L I(z) dz \quad (2.25)$$

wobei

L = Länge des Beckens

z = Abstand der Kulturröhren von I_1 , z variierte zwischen 0 und L

Nach Integration von Gleichung 2.27 folgte:

$$I_3 = \frac{I_1}{\alpha L} (1 - e^{-\alpha L}) + I_C \quad (2.26)$$

Ersetzt man die Beckenlänge L durch das Produkt von der mittleren Geschwindigkeit v und der Zeit t_3 folgt:

$$I_3 = \frac{I_1}{\alpha v t_3} (1 - e^{-\alpha v t_3}) + I_C \quad (2.27)$$

In den Darstellungen der Ergebnisse wurden die bei Inkubation mit Wechsellicht und bei Konstantlichtinkubation erzielten C-Einbauraten gegen die mittlere Lichtintensität ($\bar{I}$) aufgetragen.

2.6.5 Verwendete Computerprogramme

Die statistischen Auswertungen wurden mit Hilfe des Statistikprogrammes STAT VIEW™ II (Abacus Concepts, © 1987-1988) und des in dem Graphikprogramm KALEIDAGRAPH eingebundenen Statistikpakets durchgeführt. Weitere Berechnungen erfolgten mit Hilfe des Tabellenkalkulationsprogrammes EXCEL (Microsoft, Version 2.2. u. Version 3.0 Copyright © 1985-1989). Die Graphiken wurden mit dem Graphikprogramm KALEIDAGRAPH (Abelback Software, Version 2.1.1. Copyright © 1986-1990) erstellt. Der Text wurde auf WORD 5.0 (Microsoft, Version 5.0 © 1987-1989) geschrieben. Die Skizzen wurden mit dem Zeichenprogramm MAC DRAW II (Claris Corporation, Version 2.2 © 1987-1989) und CANVAS (Deneba Systems, Version 3.0 © 1990) angefertigt. Die Literatur wurde mit dem Programm END NOTE PLUS (Niles & Associates, Version 1.0 © 1988-1990) verwaltet.

Alle aufgeführten Programme liefen auf verschiedenen  MACINTOSH-PC mit den Betriebssystemen 6.01 und 7.01.

3. Ergebnisse

3.1 Langzeitversuche (Black-Box)

3.1.1 Überblick

In den Langzeitversuchen wurde *S. obliquus* für mehrere Aufenthaltszeiten einerseits verschiedenen LDW in Zeiträumen von wenigen Sekunden bis zu einer Stunde und andererseits konstantem Licht als Referenz ausgesetzt.

Die LDW folgten im wesentlichen Rechteckprofilen. Die Öffnungs- und Verschußzeiten der Blende waren im Vergleich zu den Dunkel- und Lichtphasen sehr klein (< 0.5 s). Weil die Algen dementsprechend nur für sehr kurze Zeit einem Lichtgradienten ausgesetzt waren, waren sie in den Versuchen mit LDW intermittierenden Lichtbedingungen exponiert.

Ein LDW-Versuch bestand aus n Licht/Dunkelzyklen, welche im folgenden Testzyklen genannt werden. Jeder Testzyklus setzte sich aus einer Hellphase, die t_h Sekunden andauerte, und einer Dunkelphase, die t_d Sekunden andauerte, zusammen. Die Dauer eines Testzyklus betrug demnach $t_g = t_h + t_d$ Sekunden; die Dauer eines Versuches betrug $n \cdot t_g$ Sekunden. Das Verhältnis zwischen der Dunkelzeit und der Dauer des Testzyklus $\frac{t_d}{t_g}$ gibt die relative Dunkelzeit (rel. t_d) wieder.

Die Algen wurden einerseits vier Testzyklen unterzogen, bei denen die relativen Dunkelzeiten konstant blieben (Tab. 3.1.1.1). Das Verhältnis zwischen Hellzeit und Dunkelzeit (Phasenverhältnis, $t_h:t_d$) blieb konstant, während die Zyklusdauern der Testzyklen geändert wurden. Die einzelnen Testzyklen dauerten zwischen 9 s bis 1.5 h. Die Hellzeit betrug im Vergleich zur Dunkelzeit die doppelte Zeit ($t_h:t_d = 2:1$).

Bei weiteren vier Testzyklen wurden die relativen Dunkelzeiten geändert (Tab. 3.1.1.2). Das Verhältnis zwischen Hellzeit und Dunkelzeit (Phasenverhältnis, t_h/t_d) wurde verändert, während die Zyklusdauern der verschiedenen Testzyklen nahezu unverändert belassen wurden. Die Zyklusdauern (t_h+t_d) für diese LDW lagen im mittleren Sekundenbereich (20 bis 60 s). Hierdurch wurden Zeitüberschneidungen mit den

Blitzlichtexperimenten (kurze LDW) und den Experimenten über die Bedeutung von langperiodischen LDW (diurnale Rhythmen) vermieden.

Tab. 3.1.1.1: LDW mit gleichen relativen Dunkelzeiten

rel. Dunkelzeit $\left(\frac{t_d}{t_g}\right)$	Hellzeit (t_h) [s]	Dunkelzeit (t_d) [s]	Phasenverhältnis $\left(\frac{t_h}{t_d}\right)$	Zyklusdauer (t_h+t_d) [s]	Frequenz $\frac{1}{(t_h+t_d)}$ (f) [s ⁻¹]
0	konstant	-	-	-	-
0.33	6	3	2:1	9	0.111
0.33	20	10	2:1	30	0.033
0.33	360	180	2:1	560	0.0019
0.33	3600	1800	2:1	5400	0.00019

Tab. 3.1.1.2: LDW mit verschiedenen relativen Dunkelzeiten.

rel. Dunkelzeit $\left(\frac{t_d}{t_g}\right)$	Hellzeit (t_h) [s]	Dunkelzeit (t_d) [s]	Phasenverhältnis $\left(\frac{t_h}{t_d}\right)$	Zyklusdauer (t_h+t_d) [s]	Frequenz $\frac{1}{(t_h+t_d)}$ (f) [s ⁻¹]
0	konstant	-	-	-	-
0.83	10	50	1:5	60	0.0166
0.66	10	20	1:2	30	0.033
0.5	10	10	1:1	20	0.05
0.33	20	10	2:1	30	0.033

Die bei Anzucht mit LDW gemessene Produktivität $PROD_{LDW}$ wurde mit der Referenz (die bei Konstantlicht gemessenen Produktivität $PROD_{LL}$) nach den Vergleichsansätzen 1 und 2 (s. Kap. 2.6.4.5) verglichen. Aufgrund der Anordnung der Langzeitexperimente, bei denen die Lichtintensität während der Hellphasen stets $380 \mu E m^{-2} s^{-1}$ betrug, konnte $PROD_{LDW}$ und $PROD_{LL}$ nicht nach Vergleichsansatz 3 verglichen werden.

3.1.2 Zeitlicher Verlauf

Der zeitliche Verlauf der Produktionsraten zeigt, daß sich diese nach der Umstellung auf einen neuen LDW über ein Maximum auf ein neues Niveau einstellen (Abb. 3.1.2.1). Die Produktionsraten waren kurzfristig höher, nachdem die Algen neuen LDW ausgesetzt wurden.

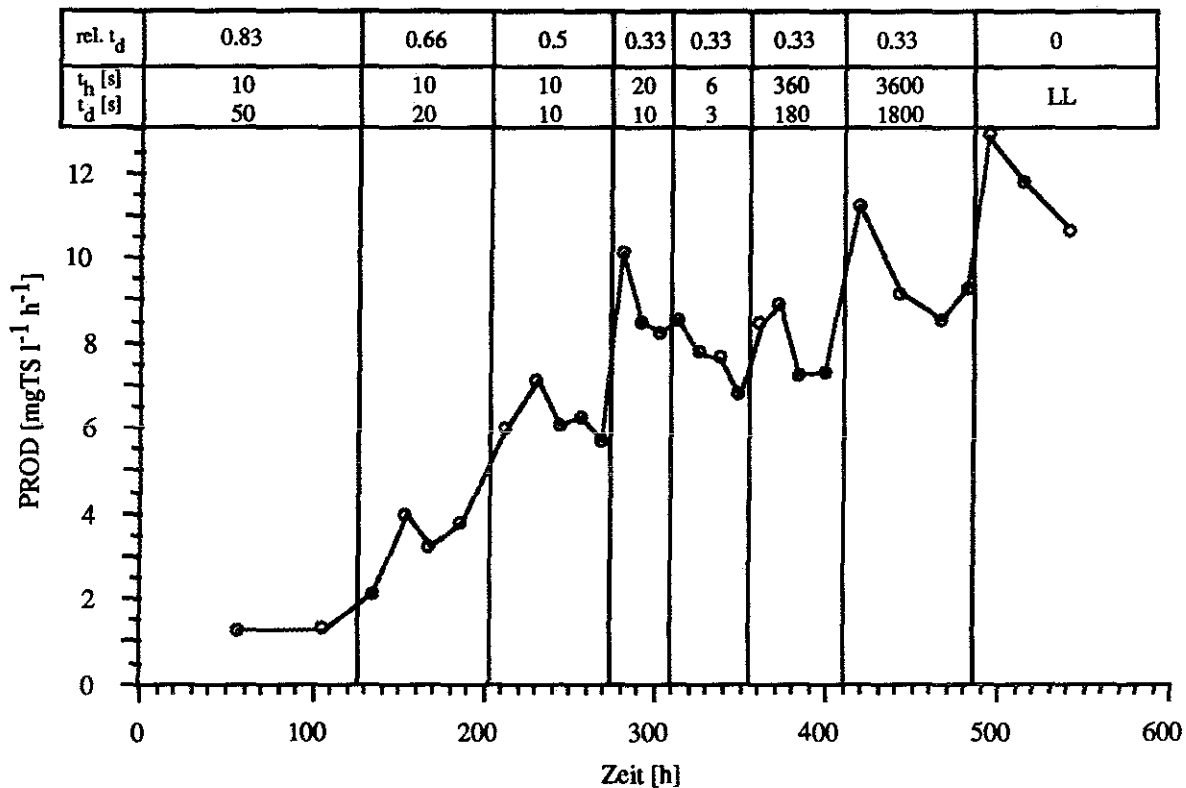


Abb. 3.1.2.1: Produktionsraten in Abhängigkeit der Versuchszeit bei verschiedenen LDW und bei konstantem Licht

Bei LDW mit kürzeren relativen Dunkelzeiten (Testzyklen 20/10, 6/3, 3600/1800) stellt sich dieses Maximum schneller ein als bei den LDW mit größeren relativen Dunkelzeiten (Testzyklen 10/20 und 10/10).

Die maximalen Produktionsraten waren beim Übergang von LDW mit gleichen relativen Dunkelzeiten (beim Übergang vom Testzyklus 20/10 zum Testzyklus 6/3 und vom Testzyklus 6/3 nach Testzyklus 360/180) zudem schwächer ausgeprägt. Anscheinend waren die Algen schon an diese Lichtverhältnisse adaptiert, weil sie schon bei LDW 20/10

mit der gleichen relativen Dunkelzeit kultiviert worden waren. Erst beim Übergang vom Testzyklus 360/180 auf Testzyklus von 3600/1800 war der Peak der Produktionsrate erneut deutlich ausgeprägt. Der Grund hierfür kann in der Tatsache begründet sein, daß dieser LDW eine deutlich höhere Zyklusdauer besaß, als die beiden anderen LDW mit der gleichen relativen Dunkelzeit.

Die Algen reagierten immer dann mit einer kurzfristig erhöhten Produktion, wenn einem Testzyklus mit längerer relativer Dunkelzeit ein Testzyklus mit kürzerer relativer Dunkelzeit folgte. Also immer, wenn die relativen Dunkelphasen verkürzt oder aber die Lichtphasen sehr lang wurden, wie z.B. bei LDW von 3600/1800 und bei konstantem Licht, wurden die Produktionsraten kurzfristig erhöht. Die Lichtvorgeschichte spielte demzufolge für die Ausnutzung des Lichtes bei intermittierendem Licht eine wichtige Rolle.

Nach Umstellung auf einen neuen Testzyklus änderte sich der Chlorophyllanteil am Trockengewicht gemäß dem neuen Licht/Dunkelverhältnis. Die Algen haben wegen der Lichtlimitierung im LDW einen höheren Chlorophyllgehalt. Nach Verkürzung der relativen Dunkelzeit wird er für erhöhte Produktion genutzt, bis bei Anpassung an den "nächsthöheren" LDW ein Chlorophyllabbau bzw. eine weniger intensive Chlorophyllproduktion erfolgt. Je kürzer die relativen Dunkelzeiten, desto geringer war der Chlorophyllanteil (Abb. 3.1.2.2). Bei Testzyklen mit gleicher relativer Dunkelzeit war er konstant, unabhängig von der Frequenz der Testzyklen (Abb. 3.1.2.3). Der Chlorophyllanteil war also eine direkte Funktion des Licht/Dunkelverhältnisses. Die Algen versuchten, das verminderte mittlere Lichtangebot durch vermehrte Chlorophyllproduktion auszugleichen, obwohl sich die eingestrahlte Lichtintensität während aller Versuche nicht veränderte. Aufgrund der verminderten Chlorophyllproduktion änderten sich die optischen Eigenschaften in der Kultursuspension und die Meßküvette erfaßte einen "falschen" Sollwert.

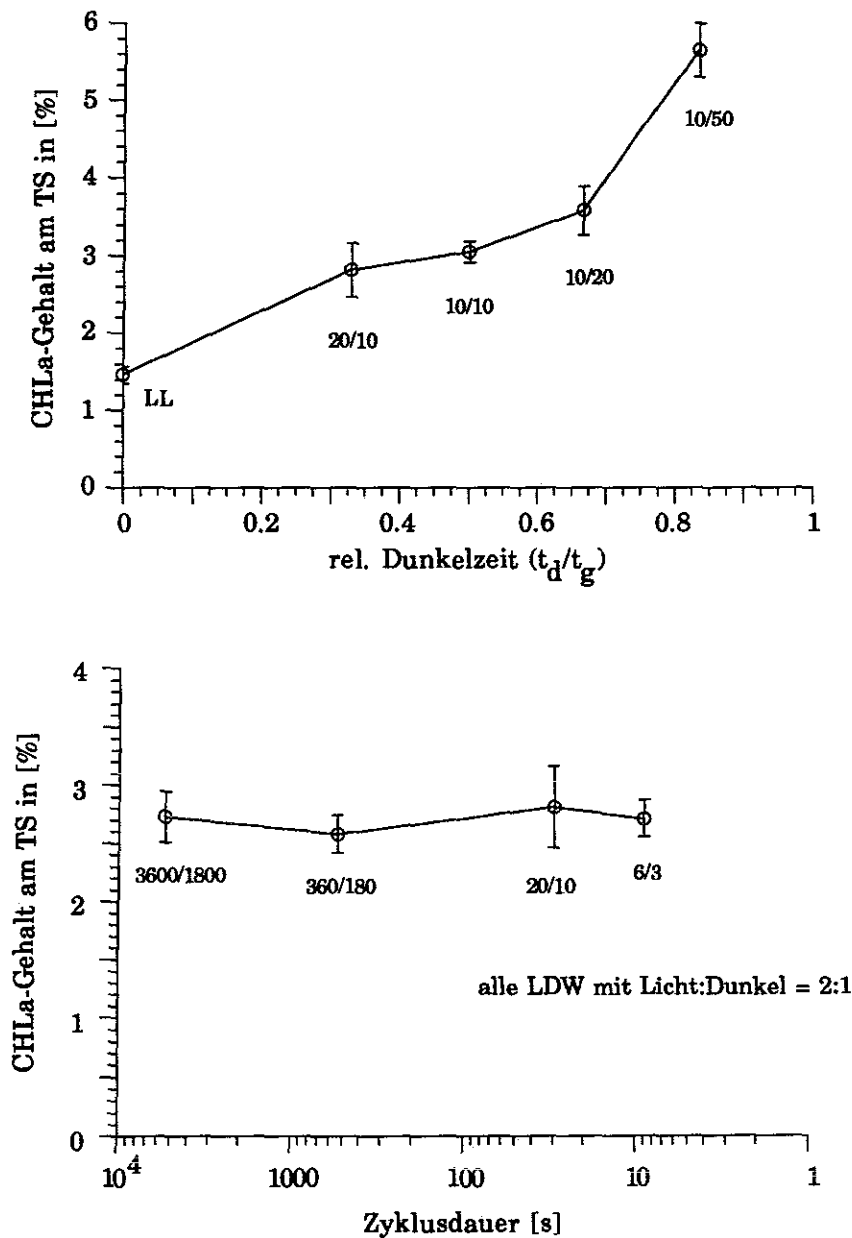


Abb. 3.1.2.2: Anteil an ChLa am Trockengewicht in Abhängigkeit von der relativen Dunkelzeit
 Abb. 3.1.2.3: Anteil an ChLa am Trockengewicht in Abhängigkeit von der Zyklusdauer bei Licht:Dunkel = 2:1.

Es wurde weniger Medium in die Kulturröhre gepumpt, was zu einem Anstieg der Biomasse führte. Weil aber die Wachstumsrate eine direkte Funktion der Biomasse ist, stiegen auch die Produktionsraten an. Erst nach Einstellung einer neuen Sollgröße konnte die Biomasse wieder auf das ursprüngliche Niveau geregelt werden, und erst dann können die Produktionsraten direkt miteinander verglichen werden. Eine Bestätigung für

diese Theorie liefert der Hinweis, daß die Produktionsraten bei Testzyklen mit gleichen relativen Dunkelzeiten kein ausgeprägtes Maximum erreichten. Der Chlorophyllanteil am Trockengewicht war in diesem Fall konstant (Abb. 3.1.2.3).

Weil dennoch nicht auszuschließen ist, daß die Algen kurzfristig über einen Reservepool verfügen, wurden zunächst die intermittierenden Faktoren R_1 und R_2 (s. Kap. 2.6.4.5) nur für die maximalen Produktionsraten (d.h. für die Produktionsraten unmittelbar nach Umschalten auf neue LDW) berechnet. Desweiteren wurden die intermittierenden Faktoren R_1 und R_2 für die mittleren Produktionsraten, die nach diesem Peak gemessen wurden, berechnet. Auf diese Weise erhoffte ich mir, einen eventuell auftretenden Unterschied näher charakterisieren zu können. Wie Abb. 3.1.3.1 bis 3.1.3.4 zeigen, sind die Unterschiede zwischen den Faktoren, die mit den maximalen Produktionsraten gerechnet wurden, und den Faktoren, die mit den mittleren Produktionsraten gerechnet wurden, gering. D.h., die Theorie, daß das Umschalten von Testzyklen mit langen relativen Dunkelzeiten auf Testzyklen mit kürzeren Dunkelzeiten kurzfristig zum Produktionsvorteil genutzt werden kann, wie es Lee u. Pirt (1981) postulierten, kann nicht aufrechterhalten werden. Vielmehr liegt es in erster Linie an der vermehrten Chlorophyllproduktion. Die Sache ist aber sicherlich komplex und Fragen über die Enzymaktivitäten, maintenance energy etc. müßten mitberücksichtigt werden.

3.1.3 Vergleich der in intermittierendem Licht und im Konstantlicht gemessenen Produktivitätsraten mit Hilfe der Vergleichsansätze 1 und 2 (s. Kap. 2.6.4.5)

Als erstes stellte sich die Frage, ob es für den untersuchten Zeitbereich von wenigen Sekunden bis zu einer Stunde Unterschiede gab, wenn die Algen verschiedenen Zyklusdauern bei Licht:Dunkel = 2:1 exponiert wurden.

S. obliquus erzielte bei den verschiedenen ausgewählten Zyklusdauern nahezu die gleichen Produktionsraten (Abb. 3.1.3.1). Zudem konnte *S. obliquus* bei Anzucht mit LDW, egal bei welcher Zyklusdauer, nie die bei Konstantlicht erzielten Produktionsraten erreichen (Abb. 3.1.3.1).

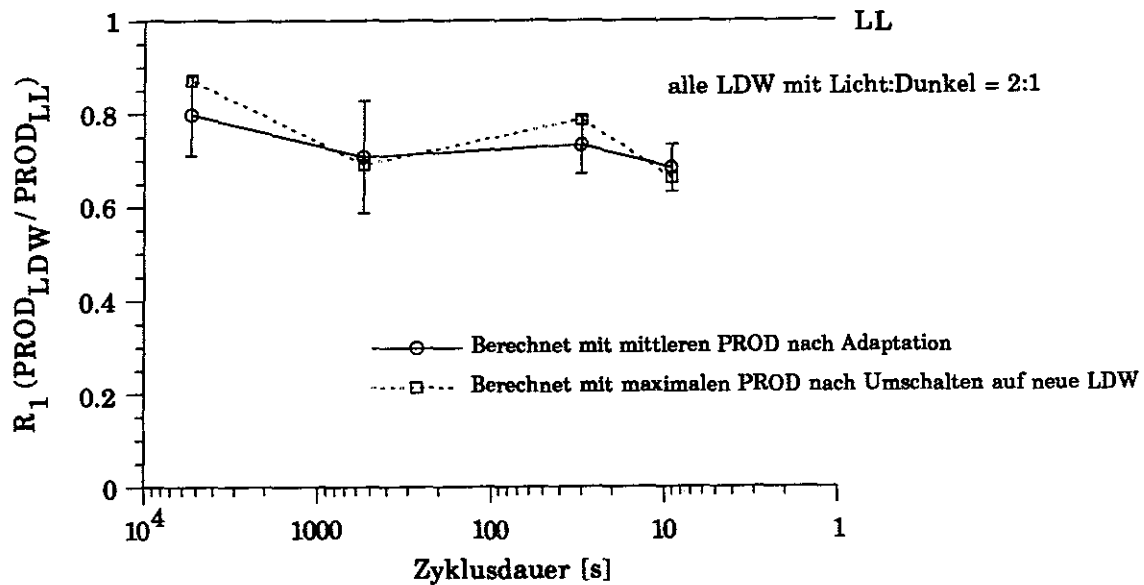


Abb. 3.1.3.1: Verhältnis der Produktion in LDW und in Konstantlicht (R_1) in Abhängigkeit von der Zyklusdauer bei Licht:Dunkel = 2:1.

Bei dem Vergleich zwischen den lichtnormalisierten Raten ($\text{PROD}^*_{\text{LDW}}$) und den bei Konstantlicht erzielten Produktionsraten (PROD_{LL}) nach Vergleichsansatz 2 traten ebenfalls keine gravierenden Unterschiede auf. Geringfügige Abweichungen lassen sich allenfalls bei Anzucht mit der längsten Zyklusdauer beobachten. Sie lagen $20 \pm 10 \%$ über den zu erwartenden Produktionsraten (Abb. 3.1.3.2).

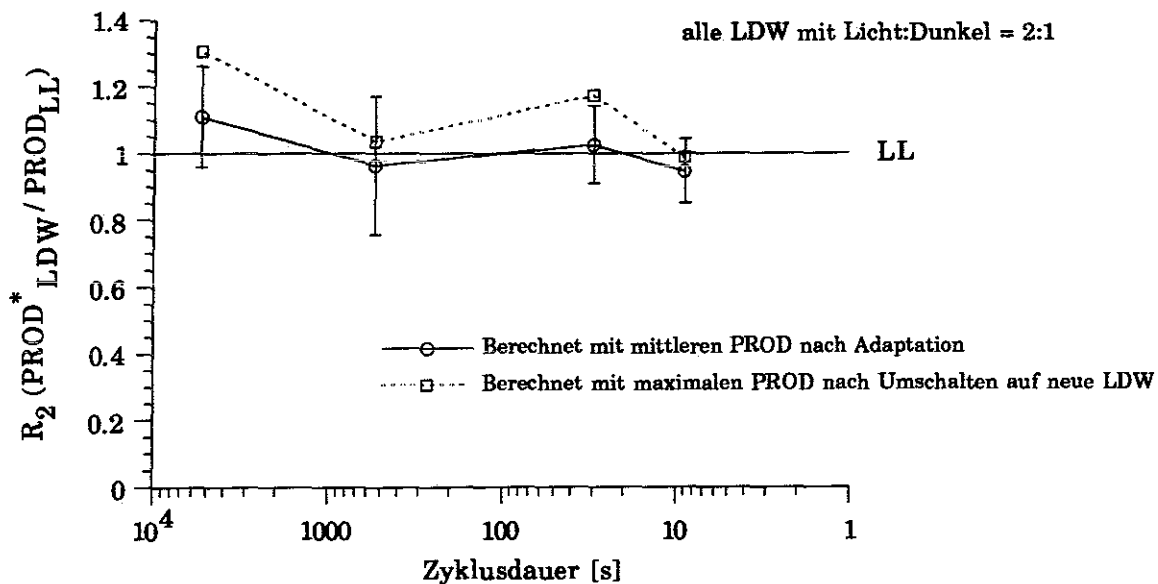


Abb. 3.1.3.2: Verhältnis der lichtäquivalenten Produktion in LDW und in Konstantlicht (R_2) in Abhängigkeit von der Zyklusdauer bei Licht:Dunkel = 2:1.

Wurden die Algen hingegen im LDW mit verschiedenen relativen Dunkelzeiten kultiviert, so wurde festgestellt:

- I. die Algen erreichten bei keinem der verschiedenen LDW die bei Konstantlicht erzielten Produktionsraten (Vergleichsansatz R_1). Je länger die relativen Dunkelzeiten wurden, desto größer wurden die Unterschiede zwischen $PROD_{LDW}$ und $PROD_{LL}$ (Abb. 3.1.3.3). Extrapoliert man die Produktionsraten gegen 0, würden die Algen ab einer relativen Dunkelzeit von 0.92 ± 0.05 keine Produktion mehr leisten. Das zur Verfügung stehende Licht kann nicht mehr für eine Nettoproduktion genutzt werden, allenfalls nur für den Erhaltungsstoffwechsel (maintenance). Dagegen wird $PROD_{LDW}$ bei der relativen Dunkelzeit von 0.12 gleich $PROD_{LL}$, wenn man die R_1 -Werte der anderen Quotienten durch eine lineare Regressionsgerade miteinander verbinden würde.
- II. Die lichtäquivalenten Produktionsraten (Vergleichsansatz 2) lagen für die LDW mit geringen relativen Dunkelzeiten von 0.33 und 0.5 geringfügig über den bei Konstantlicht erzielten Produktionsraten (Abb. 3.1.3.4).
- III. Dagegen nahmen die lichtäquivalenten Produktionsraten im Vergleich zu Konstantlicht mit zunehmender relativer Dunkelzeit ab. Bei Anzucht mit der relativen Dunkelzeit von 0.83 lagen die lichtnormalisierten Produktionsraten mit $30 \pm 5 \%$ deutlich unter den Produktionsraten, die *S. obliquus* bei Konstantlicht erzielte (ebenfalls Abb. 3.1.3.4).

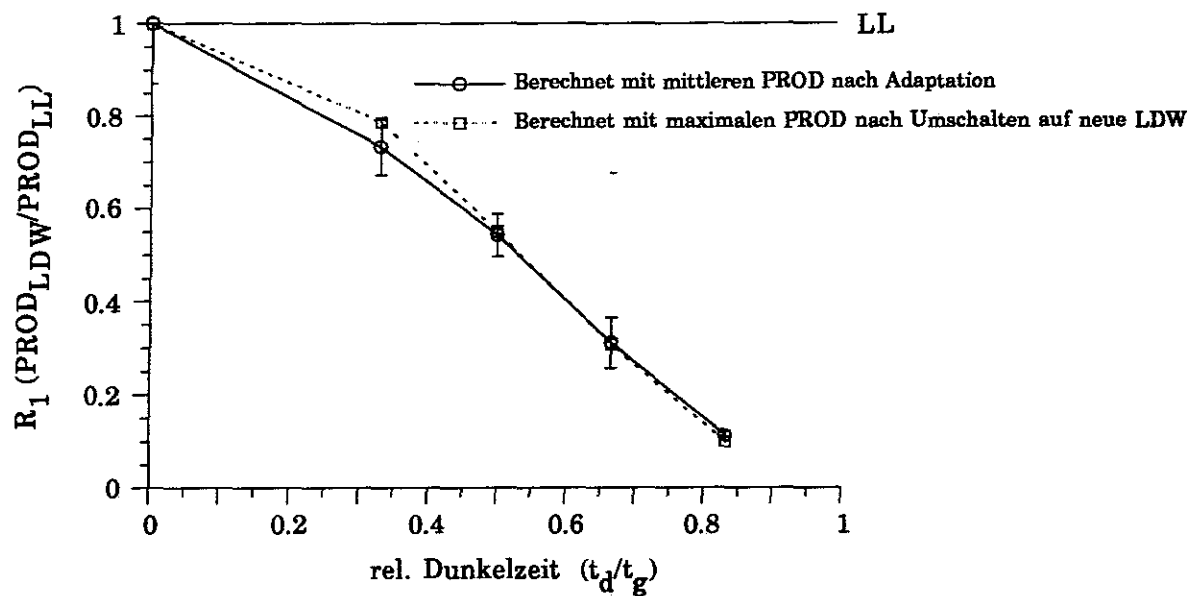


Abb. 3.1.3.3: Verhältnis der Produktion in LDW und in Konstantlicht (R_1) in Abhängigkeit von der relativen Dunkelzeit.

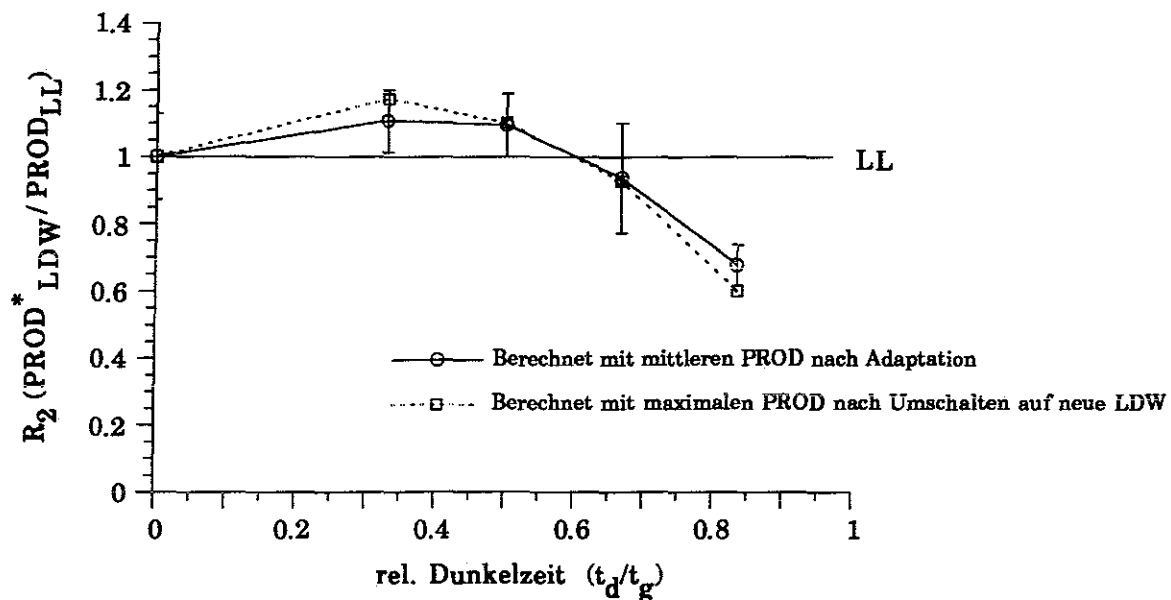


Abb. 3.1.3.4: Verhältnis der lichtäquivalenten Produktion in LDW und in Konstantlicht (R_2) in Abhängigkeit von der relativen Dunkelzeit.

3.2. Kurzzeitversuche (Phototron)

3.2.1 Überblick

M. obtusum oder *Syn. 6911* wurden entweder bei Schwachlicht oder Starklicht im Chemostaten vorkultiviert. Die Bedingungen und Wachstumsleistungen der Vorkulturen sind Tab. 2.6 (Kap. 2.5.1) zu entnehmen. Anschließend wurden die Algen in 114 Versuchen bei Konstantlicht (LL-Inkubation) oder verschiedenen LDW mit Rechteckprofilen (LDW-Inkubation) (Tab. 3.2.1.2) für 2 h im Phototron exponiert. Mit Hilfe der ^{14}C -Methode wurden die C-Einbauraten bestimmt (Kap. 2.6.3.3 - 2.6.3.7). Weil die Algen während der LDW- und LL-Inkubationen gleichzeitig bei unterschiedlich hohen Lichtintensitäten (Tab. 3.2.1.1) inkubiert wurden, konnte zudem für jede Inkubation eine P/I-Kurve erstellt werden.

Tab. 3.2.1.1: PAR-Intensitäten, bei denen die unterschiedlich vorkultivierten Algen im Phototron exponiert wurden.

Lichtintensitäten während der Hellphasen im Phototron (I)	
für die unter I ^L - vorkultivierten Algen	für die unter I ^H - vorkultivierten Algen
PAR-Intensitäten [$\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$]	PAR-Intensitäten [$\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$]
37	40
38	42
43	45
75	75
81	75
91	100
161	138
161	158
	174
232	
274	249
299	289
299	315
432	403
465	407
465	418
1096	1029
1179	1129
1345	1303
2490	2158
2822	2573
3071	2822

Drei Proben sollten bei den gleichen Lichtintensitäten exponiert werden, um dadurch die aus der Methodik resultierenden möglichen Fehler zu minimieren. Im Phototron ließ es sich jedoch nur in wenigen Fällen realisieren, drei exakt gleiche Lichtintensitäten einzustellen, weil zum einen die Geometrie der einzelnen Meßplätze, zum anderen die zugehörigen einzelnen Lampen nicht exakt gleich waren und die Inkubationsgläser aufgrund ihrer maschinellen Anfertigung geringfügige unterschiedliche Brechungsindizes aufwiesen. Weil aber trotz dieser Schwierigkeiten ein hoher Aufwand zur Realisierung der Zielvorgabe betrieben wurde, ließen sich die Abweichungen vom Mittelwert relativ gering gestalten (s.Tab. 3.2.1.1).

Zwei wesentliche Unterschiede bestanden zu den Langzeitexperimenten sowie zu den Kurzzeitexperimenten, die im Expo-Schlitten durchgeführt wurden:

- Die diversen Algenproben konnten im Phototron bei jedem Versuch gleichzeitig bei verschiedenen Lichtintensitäten zwischen ~ 35 und $3100 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Tab. 3.2.1.1) inkubiert werden.
- Die Inkubationen wurden zudem mit Algen durchgeführt, die an unterschiedliche Lichtintensitäten adaptiert waren.

Die erste Abstufung erlaubte die Erstellung von P/I-Kurven (s. Kap. 3.2.4). Resultate aus verschiedenen Bereichen der P/I-Kurven konnten deshalb gegenübergestellt und verglichen werden. Die zweite Abstufung ermöglichte die Überprüfung der Frage, inwiefern sich die verschiedenen Voradaptationszustände der Algen auf ihre Reaktion bei LL- und LDW-Inkubationen auswirkten.

Eine Übersicht über die im Phototron durchgeführten Experimente gibt Tab. 3.2.1.2 wieder.

Tab. 3.2.1.2: Versuchsanordnungen im Phototron für Algen, die einerseits unter I^L , andererseits unter I^H kultiviert wurden. Die Algen wurden für jeweils zwei Stunden bei den jeweiligen Lichtbedingungen exponiert.

VERSUCHS- BEDINGUNGEN	LICHTBEDIN- GUNGEN	ALGENARTEN				
		I^L		I^H		
		Syn	Mon	Syn	Mon	
LL		x	x	x	x	
LDW						
	t_h	t_d				
t_h =variabel u. t_d =konstant	150 s	30 s	x	x	x	x
	75 s	30 s	x	x	x	x
	30 s	30 s	x	x	x	x
t_h =konstant u. t_d =variabel	30 s	30 s	x	x	x	x
	30 s	75 s	x	x	x	x
	30 s	150 s	x	x	x	x
	30 s	600 s	x	x	-	-
t_h und t_d gleich mit verschiedenen Frequenzen	10 s	10 s	x	x	-	-
	30 s	30 s	x	x	x	x
	300 s	300 s	-	-	x	x
	600 s	600 s	x	x	-	-
	1800 s	1800 s	-	-	x	x

Aus Tabelle 3.2.1.2 wird weiterhin deutlich, daß in den Versuchen mit LDW-Inkubationen drei verschiedene Ansätze verfolgt wurden, die vor den betreffenden Versuchsergebnissen beschrieben werden.

Die bei LDW-Inkubation erzielten C-Einbauraten wurden auf gleiche Lichtzeiten normalisiert (s. Gl. 2.18, Kap. 2.6.4.5) und die nunmehr chlorophyllspezifischen lichtäquivalenten C-Einbauraten (PB^*_{LDW}) mit den bei konstantem Licht erzielten C-Einbauraten (PB_{LL}) nach Vergleichsansatz 2 (Kap. 2.6.4.5) verglichen.

In den folgenden Darstellungen werde ich mich auf drei Bereiche aus den P/I-Kurven beschränken.

Der erste Bereich (α) bezieht sich auf die Region, in der das Licht produktionslimitierender Faktor ist, der zweite Bereich bezieht sich auf die Lichtintensitäten, bei denen die Algen die maximalen C-Einbauraten ($P_{\max}$) erzielten und als dritten Bereich wählte ich den Teil der P/I-Kurve, in der die Lichtintensitäten photoinhibierend wirken konnten.

Um die graphische Darstellung zu vereinfachen, wählte ich stellvertretend für den lichtbegrenzten Teil der P/I-Kurve mit $50 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ nahezu die niedrigste Lichtintensität bei der die Algen exponiert wurden. Die bei dieser Lichtintensität von den Algen erzielten C-Einbauraten werden deshalb als P_{50} bezeichnet. Weil der Grad der Photoinhibition u. a. von der Stärke der Lichtintensität abhängig ist, wurde stellvertretend für den photoinhibitorisch wirkenden Teil der P/I-Kurve die höchste Lichtintensität, der die Algen während der Inkubationen ausgesetzt waren, gewählt. Sie betrug $3000 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ und die bei dieser Lichtintensität erzielten C-Einbauraten wurden analog zur niedrigsten Lichtintensität mit P_{3000} bezeichnet.

3.2.2 Anmerkung zu der Qualität der Daten

Weil die Ergebnisdiskussion zum wesentlichen Teil auf dem Vergleich der zwischen den bei LL-Inkubationen und bei LDW-Inkubationen erzielten Ergebnissen basiert und weil die Ergebnisse der in den verschiedenen LDW-Inkubationen verfolgten Versuchsansätze untereinander verglichen werden sollten, sind die für die Berechnung der C-Einbauraten zu Grunde liegenden Parameter von großer Bedeutung. Damit überhaupt ein Vergleich möglich werden konnte, mußten sie zum einen mit der gleichen Methode berechnet werden, zum anderen mußte die eingebaute Menge an Kohlenstoff auf eine biologische Bezugsgröße bezogen werden. In der Limnologie ist es allgemein üblich, fixierte Kohlenstoffanteile oder die O_2 - Produktionsraten auf den Chlorophyll a - Gehalt der Planktonproben zu beziehen. Diese Methode bietet u.a. den Vorteil die photosynthetisierenden Organismen von den nicht photosynthetisierenden Organismen (Bakterien, Flagellaten, Ciliaten und kleine Zooplanktonarten) zu trennen und, bei häufiger Messung, Aussagen über den Adaptationszustand der Algen zu treffen. In (axenischen) Monokulturen werden die C-Einbauraten oder die O_2 - Produktionsraten oft auf die Zellzahl, auf das Trockengewicht oder den POC-Gehalt bezogen.

Aus zwei Gründen bestimmte ich sowohl den Chlorophyll a-Gehalt als auch den POC-Gehalt:

- der Chlorophyllgehalt gab Aufschluß über den Adaptationszustand der Algen
- der Anteil des Chlorophyll a-Gehaltes an der POC-Menge bot Informationen auf eventuelle Meßfehler bei der Bestimmung dieser Bezugsgrößen, denn das Verhältnis zwischen diesen beiden Parametern sollte für eine Kultur mit gleichem physiologischen Zustand weitgehend konstant sein.

Wie aus den Gleichungen 2.8 und 2.9 im Kap. 2.6.4.2 ersichtlich wird, konnten weitere Fehlermöglichkeiten die Berechnung der C-Einbauraten maßgeblich beeinflussen. Die Fehler, die bei der Bestimmung des Filtercounts und des Total Counts auftreten konnten, wurden minimiert, indem die Methoden standardisiert wurden (Kap. 2.6.3). Abweichung durch Lichtschwankungen oder Ungenauigkeiten in der Lichtmessung wurden herausgefiltert, indem alle Werte durch den Fit nach Megard geglättet wurden (Kap. 2.6.4.3). Jewson et al. (1984) konnten die Fehlermöglichkeit für die genaue Bestimmung der Lichtintensitäten deutlich demonstrieren. Sie verglichen einige der zur Unterwasserlichtmessung häufig verwendeten und serienmäßig hergestellten Lichtmeßgeräte und ermittelten beträchtliche Unterschiede infolge unkorrekter Kalibration, sogar bei zuvor kalibrierten Geräten des gleichen Fabrikationstypes. Die Lichtintensitätsbestimmung bildet die Grundlage für die P/I-Kurvendiskussion. Die Analysen des POC- und Chlorophyll a-Gehaltes wurden zwecks weiterer Fehlerminimierung bei den Versuchen mit I^H -Kulturen als Dreifachbestimmung durchgeführt statt, wie bei den Versuchen mit I^L -Kulturen, als Doppelbestimmung.

Weiterhin veranschaulicht die Fehlerdiskussion deutlich, wieso es mir in erster Linie nicht auf absolute Werte ankam, sondern auf die beobachteten prozentualen Unterschiede zwischen den LDW-Inkubationen und den LL-Inkubationen.

Unterschiede zwischen den lichtäquivalenten C-Einbauraten der LDW-Inkubationen und den Konstantlichtinkubationen, die nicht größer als 10-20 % waren, sind aufgrund der aufgeführten Fehlermöglichkeiten als nicht signifikant einzustufen. Einen Fehlerbereich mit ähnlicher Größenordnung gaben Cassie (1962) und Harding et al. (1987) für P/I-Kurven an.

Prozentuale Angaben sind ohne Kommastellen angegeben. Standardabweichungen konnten nicht dargestellt werden, weil es mir nicht möglich war, alle verschiedenen Fehlermöglichkeiten gleichermaßen zu berücksichtigen.

Weil sich alle Ergebnisse immer auf die bei LL-Inkubation erzielten C-Einbauraten bezogen, wurden die Versuche mit LL-Inkubation einmal wiederholt und wenn nötig, wie z.B. bei *I^H-M. obtusum* (s. auch Kap. 3.2.5), auch öfter.

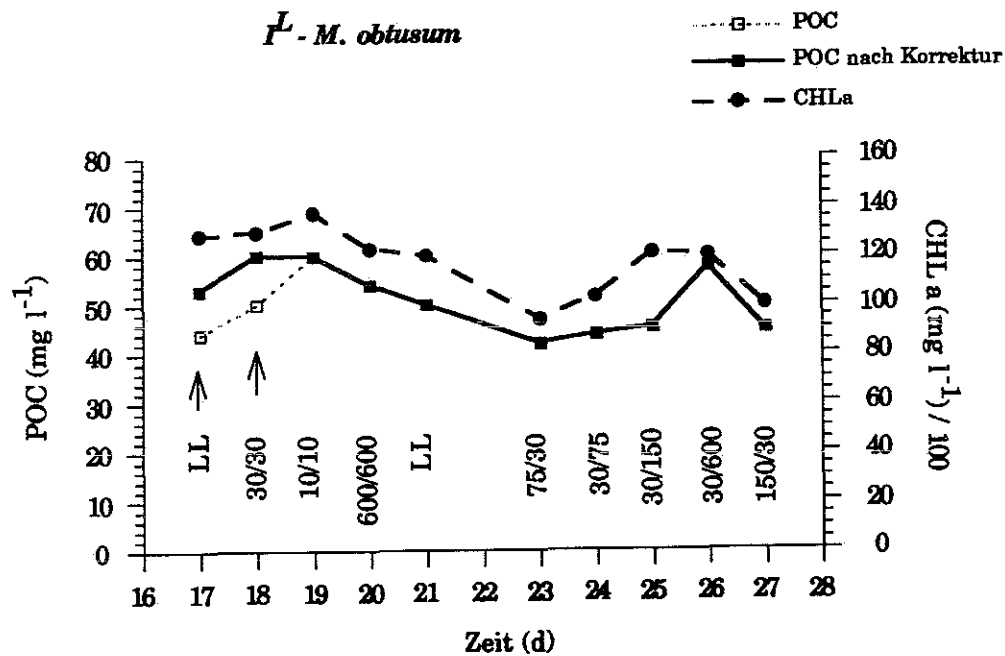
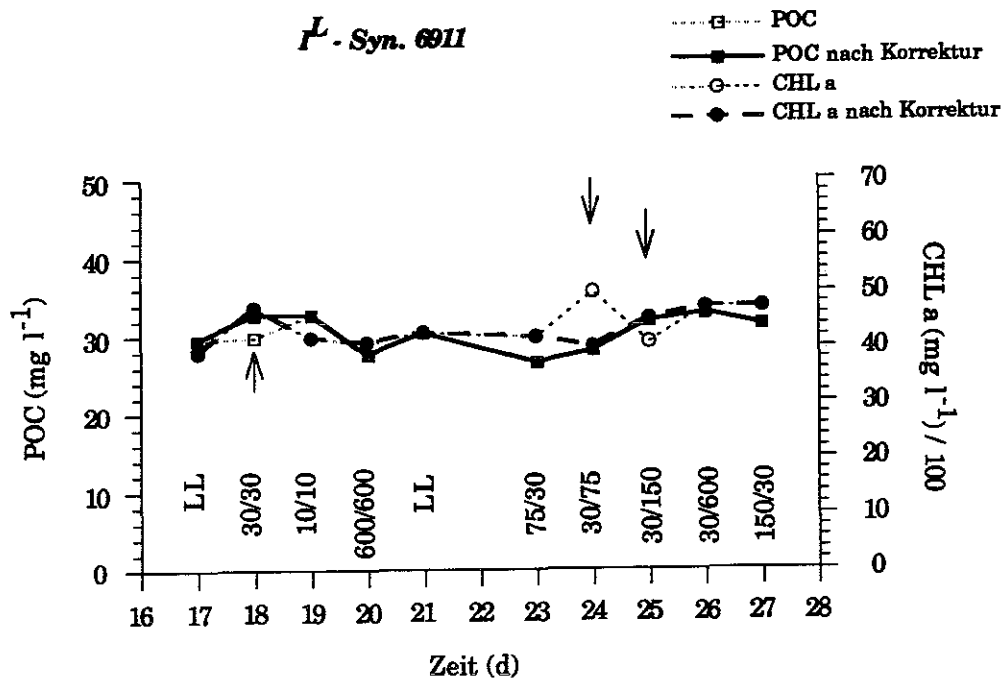
3.2.3 POC- und Chlorophyllkonzentrationen

Weil das Verhältnis zwischen Chlorophyll a und POC-Gehalt für eine Kultur mit gleichen physiologischen Bedingungen weitgehend konstant sein sollte, wurden alle POC- oder Chl a -Werte korrigiert, deren Werte signifikant von dem durchschnittlichen prozentualen Anteil des Chl a am POC-Gehalt abwichen. Für *I^L-Syn. 6911* mußten 2 von 10 Chl a-Werten korrigiert werden (Abb. 3.2.3.1). Für *I^L-M. obtusum* mußten die Chl a-Werte gar nicht korrigiert werden (Abb. 3.2.3.2). Für *I^H-M. obtusum* mußten 4 von 10 Chl a-Werten theoretisch berechnet werden (Abb. 3.2.3.4), weil das Analysegerät nach dem Schritt der Ansäuerung ausfiel und die Chlorophyllmessung somit nicht wiederholt werden konnte. Weil bei der Korrektur entweder die Chlorophyll- oder die POC-Konzentration als Bezugsgröße bis auf eine Ausnahme unverändert gelassen wurde, konnte der Vergleich der Unterschiede zwischen den POC-spezifischen lichtäquivalenten C-Einbauraten (P_{LDW}^*) und Konstantlicht (P_{LL}) und zwischen den chlorophyllspezifischen lichtäquivalenten C-Einbauraten (P_{LDW}^{B*}) und Konstantlicht (P_{LL}^B) Aufschluß darüber geben, inwiefern sich das Gesamtbild der Reaktionen auf die LDW-Inkubationen infolge der Korrekturen veränderte.

Für *I^L-Syn. 6911* wurde zusätzlich zu den Korrekturen der beiden Chlorophyllwerte bei LDW-Inkubationen 30/75 und 30/150 auch der POC-Wert 30/30 korrigiert (Abb. 3.2.3.1). Eine Überprüfung dieser Maßnahme ergab jedoch, daß infolge der Korrektur die Abweichung zwischen P_{LDW}^{B*} und P_{LL}^B bei P_{max} nur 3,4 % betrug (- 62,7 % anstelle - 66,1 %) und sich das Gesamtbild somit nur unwesentlich änderte. Durch die Korrekturmaßnahmen paßten für die Schwachlichtkulturen die Werte des Anteils an Chlorophyll am POC-Gehalt besser zueinander (Abb. 3.2.3.5) und die Höhe der Standardabweichung verringerte sich.

Schwachlicht- und Starklichtkulturen besaßen nahezu die gleichen POC-Konzentrationen. Für *I^L-Syn. 6911* betrugen sie im Mittel $30,3 \pm 2,3 \text{ mg l}^{-1}$ (Abb. 3.2.3.1), für *I^H-Syn. 6911* $31,3 \pm 2,1 \text{ mg l}^{-1}$ (Abb. 3.2.3.3). Die Standardabweichungen zeigen, daß die Werte während der Kultivierung nur unwesentlich divergierten. Die POC-Konzentrationen von *I^L-M. obtusum* betrugen $49,1 \pm 6,3 \text{ mg l}^{-1}$ (Abb. 3.2.2.2), von

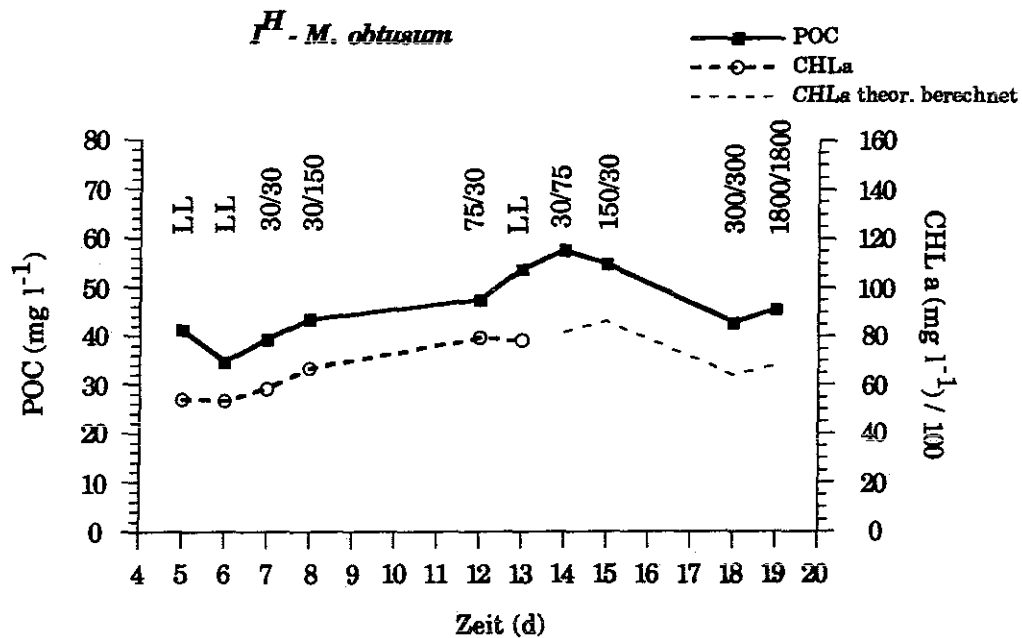
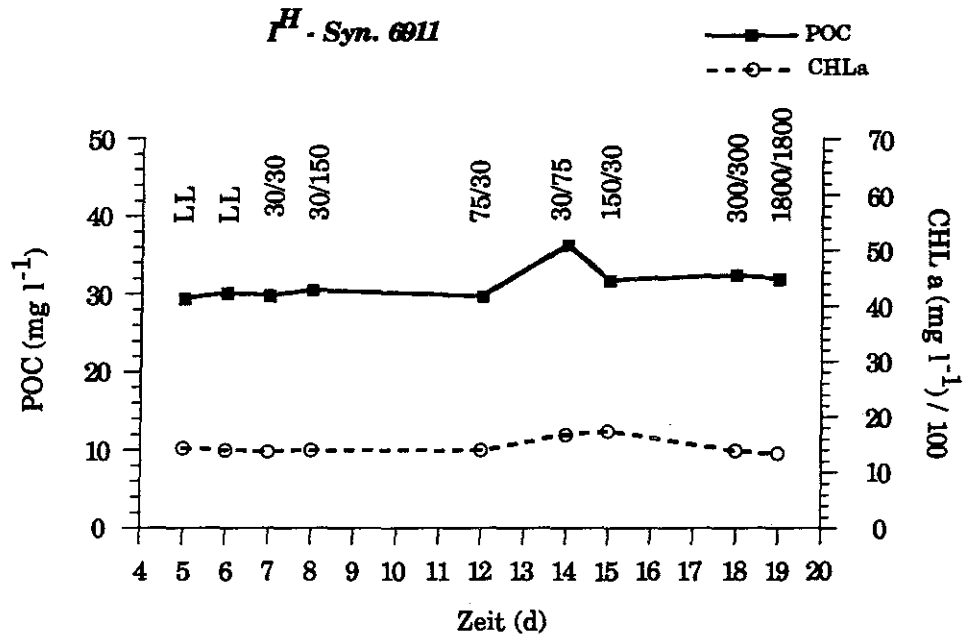
I^H-M. obtusum $46 \pm 7.3 \text{ mg l}^{-1}$ (Abb. 3.2.3.4). Sie besaßen also ebenfalls trotz Vorkultivierung bei unterschiedlich hohen Lichtintensitäten die gleiche Höhe, schwankten aber während Vorkultivierung stärker.



POC- und Chl a-Konzentrationen der Schwachlichtkulturen während der Vorkultivierung im Chemostaten. Die Pfeile markieren die korrigierten Werte.

Abb. 3.2.3.1: *I^L-Syn. 6911* (bei Schwachlicht vorkultiviert)

Abb. 3.2.3.2: *I^L-M. obtusum* (bei Schwachlicht vorkultiviert)



POC- und Chla-Konzentrationen der Starklichtkulturen während der Vorkultivierung im Chemostaten. Die Pfeile markieren die korrigierten Werte.

Abb. 3.2.3.3: *I^H*-Syn. 6911 (bei Starklicht vorkultiviert)

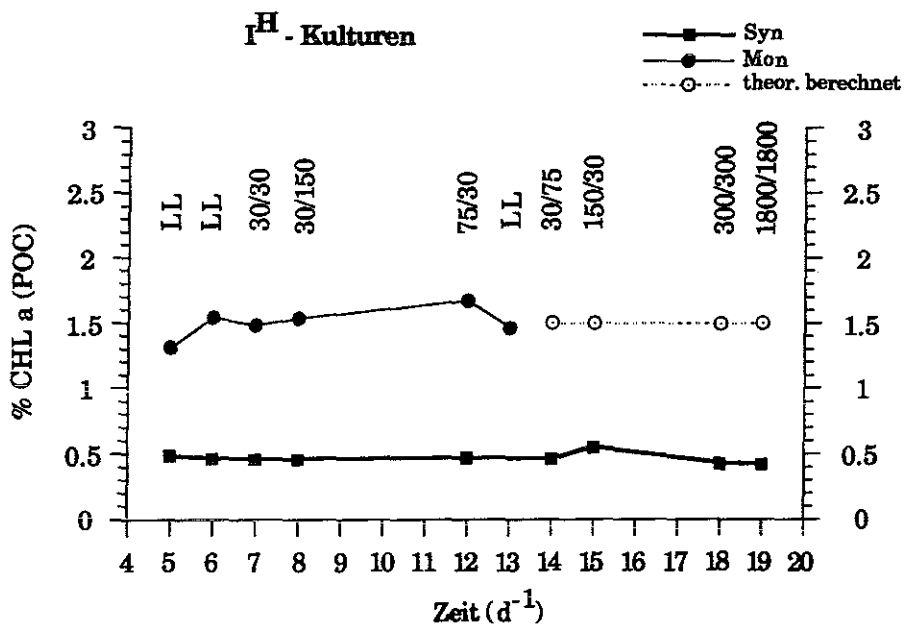
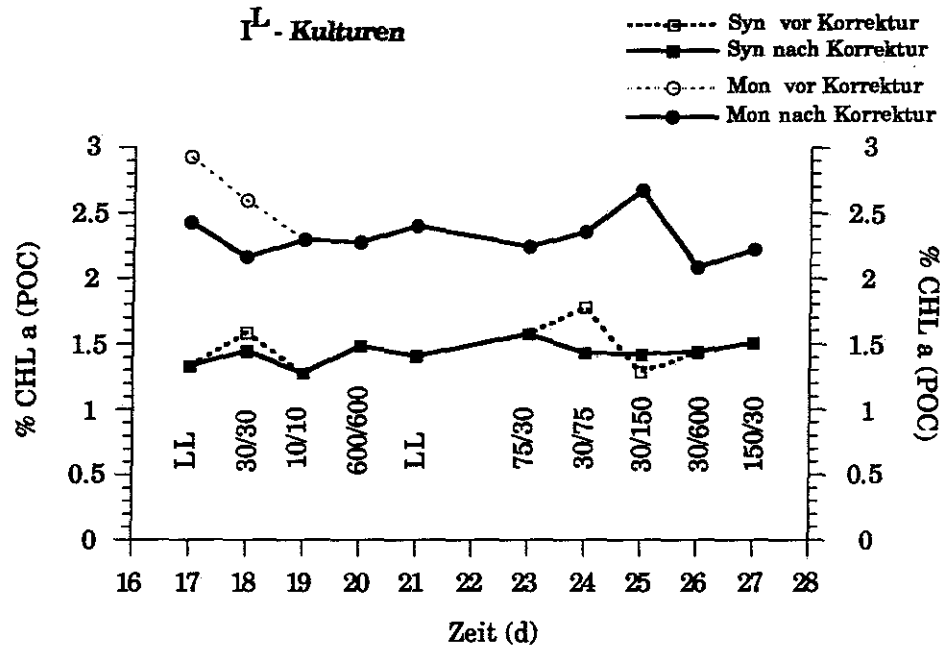
Abb. 3.2.3.4: *I^H*-M. obtusum (bei Starklicht vorkultiviert)

Wie zu erwarten war, zeigten sich die Adaptationen der Kulturen an Schwach- und Starklicht an Hand verschieden hoher Chlorophyllkonzentrationen. Die Schwachlichtkulturen besaßen gegenüber den Starklichtkulturen höhere Chlorophyllgehalte.

Für *I^L*-*Syn. 6911* betrugen sie im Mittel $0.432 \pm 0.031 \text{ mg l}^{-1}$ (Abb. 3.2.3.1) für *I^H*-*Syn. 6911* verringerten sie sich auf $0.145 \pm 0.014 \text{ mg l}^{-1}$ (Abb. 3.2.3.3). Während der Anteil an Chl a am POC-Gehalt bei den Schwachlichtkulturen $1.43 \pm 0.09 \%$ betrug, verringerte er sich um den Faktor 3 auf $0.464 \pm 0.037 \%$ (Abb. 3.2.3.5). Die Höhe der POC-spezifischen maximalen Produktivität ($P_{\max}$) änderte sich jedoch zwischen Starklicht- und Schwachlichtkulturen nicht. Die Energieübertragung mußte demzufolge vom Chlorophyll oder akzessorischen Pigmenten effektiv übernommen worden sein.

M. obtusum besaß bei beiden Lichtbedingungen höhere Chlorophyllkonzentrationen als *Syn. 6911* (Abb. 3.2.3.2 und Abb. 3.2.3.4). Der Anteil von Chl a am POC-Gehalt nahm zwischen den bei Schwach- und bei Starklicht vorkultivierten Kulturen im Unterschied zu *Syn. 6911* statt um den Faktor 3 nur um den Faktor 1.6 ab. Er verringerte sich von $2.4 \pm 0.25 \%$ auf $1.5 \pm 0.09 \%$ (Abb. 3.2.3.6).

Die Frage stellte sich, ob die Reaktionen der Algen im Hinblick auf den Vergleich zwischen LL-Inkubation und LDW-Inkubationen infolge dieser zellulären Veränderungen gleich oder verschieden sein würden.



Prozentualer Anteil des Chl a am partikulären organischen Kohlenstoffes (POC)

Abb. 3.2.3.5: Schwachlichtkulturen

Abb. 3.2.3.6: Starklichtkulturen

3.2.4 P/I-Kurven

Photosynthese/Licht-Beziehungen (P/I-Kurven) reflektieren die Lichtabhängigkeit der Photosynthese und geben bedeutende Informationen über die Photophysiologie des Phytoplanktons (Richardson et al., 1983; Raven, 1984; Harding et al., 1987).

In den Versuchen mit LDW-Inkubationen werden allerdings keine Photosyntheseraten gemessen, sondern der Kohlenstoffeinbau. Deshalb wird im folgenden anstelle des Begriffes Photosynthese der Begriff C-Einbauraten (P) verwendet.

Die Berechnung der P/I-Kurven wird in Kap. 2.6.4.3 erklärt.

In der Tabelle 3.2.4.1 sind die aus der Kurvenanpassung berechneten Werte des Bestimmtheitsmaßes r^2 in % aufgelistet. Das Bestimmtheitsmaß gibt an, welcher Anteil an der Gesamtvarianz von P sich aus den Werten von I durch die entsprechende Megard-Kurve erklären läßt.

Tab. 3.2.4.1 Werte der Bestimmtheitsmaße r^2 in % , die aus der Kurvenanpassung nach Megard et al. (1984) für alle im Phototron durchgeführten Versuche berechnet wurden.

	<i>Syn. 6911</i>		<i>M. obtusum</i>	
	I _L	I _H	I _L	I _H
LL	94.4	94.8	94.8	97.2
LDW				
t_h/t_d				
150/30	96.3	95.0	96.5	97.9
75/30	87.1	91.5	95.3	96.6
30/30	68.0	94.6	97.7	95.8
30/75	75.1	94.3	95.4	97.1
30/150	86.3	94.9	95.5	93.0
30/600	47.7	-	93.7	
10/10	94.1	-	93.3	
300/300	-	93.4		96.5
600/600	95.4	-	96.9	
1800/1800	-	95.9	-	97.5

Die Varianz war für die C-Einbauraten, die entweder mit den POC- oder Chlorophyllwerten berechnet wurden, gleich, weil alle 21 P-Werte aus einem Versuchsergebnis auf den gleichen spezifischen Bezugswert bezogen wurden. Die r^2

-Werte zeigen, daß ausnahmslos alle C-Einbauraten mit der Megard-Gleichung gefittet werden konnten. Der t-Test nach Sachs (1978) zeigte, daß alle Werte signifikant waren. Der Wert für *I^L-Syn. 6911* bei LDW-Inkubation 30/600 war zwar noch auf dem 99 %igen Niveau signifikant, fiel aber deutlich aus dem Gesamtbild, weil die C-Einbauraten bei dieser LDW-Inkubation auch bei hohen Lichtintensitäten weiter anstiegen.

Die Mittelwerte der LL-Parallelinkubationen für *I^L-Syn. 6911*, *I^H-Syn. 6911* und *I^L-M. obtusum* dienten als Referenz für den Vergleichsansatz 2, denn die C-Einbauraten besaßen nahezu die gleichen Werte (Abb. 3.2.4.1-3.2.4.3).

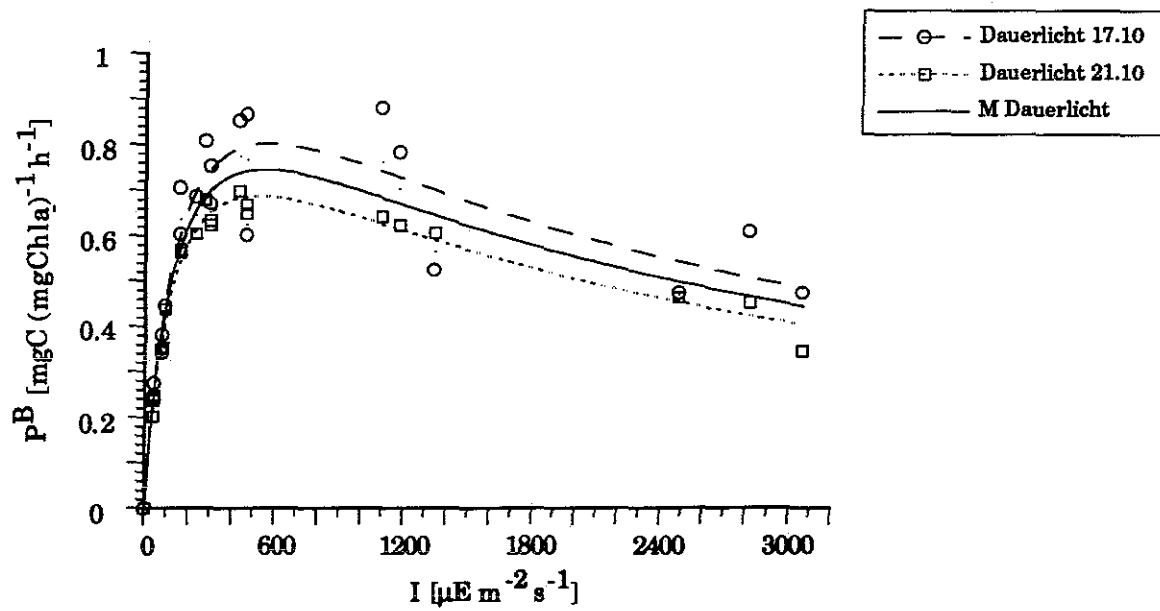
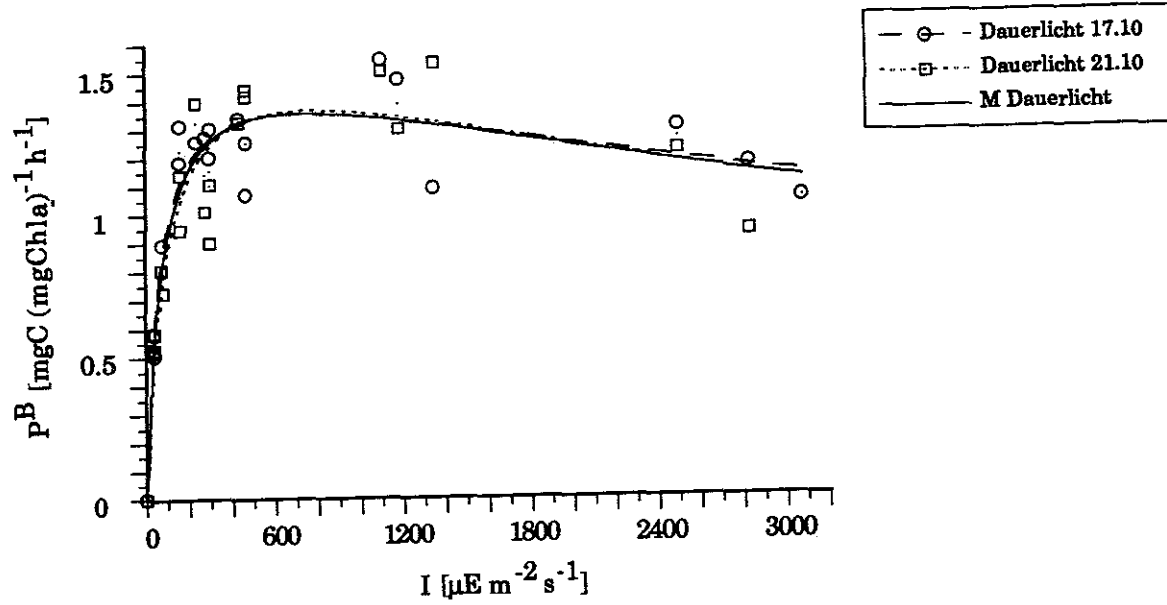
Für *I^H-M. obtusum* mußte zusätzlich zu den LL-Parallelinkubationen eine dritte Inkubation bei Konstantlicht vorgenommen werden, weil der Nährlösungszufluß im Chemostaten infolge einer Pumpenstörung über Nacht ausgefallen war. Während die ersten beiden Parallelinkubationen bei Konstantlicht ebenfalls die gleichen P-Werte aufwiesen, besaß die dritte LL-Inkubation im Vergleich zu den ersten beiden deutlich höhere P-Werte, trotz Inkubation mit gleichen Lichtintensitäten (s. Abb. 3.2.4.4). R_2 wurde deshalb mit verschiedenen LL-Referenzen berechnet. Für die beiden LDW-Inkubationen mit den relativen Dunkelzeiten von 0.5 und 0.83, die noch vor Ausfall der Pumpe durchgeführt wurden, dienten die Mittelwerte der ersten beiden Konstantlichtinkubationen als Referenz, während für alle anderen LDW-Inkubationen die dritte LL-Inkubation als Referenz fungierte.

Die P/I-Kurven für die Versuche im Konstantlicht zeigen für die verschiedenen Algen unterschiedlich hohe P_{max} - und α -Werte (s. Abb. 3.2.4.1-3.2.4.4). Bei Inkubation mit hohen Lichtintensitäten wurde *I^L-M. obtusum* stärker als *I^L-Syn. 6911* inhibiert. So waren z.B. die C-Einbauraten von *M. obtusum* im Konstantlicht mit $3000 \mu E m^{-2} s^{-1}$ um 39.3 % geringer als die maximalen C-Einbauraten. Für *Syn. 6911* betrug der Unterschied nur 17.4 %. Die Werte sind Tab. 3.2.4.2 zu entnehmen. Dieser Unterschied zwischen den Schwach- und Starklichtkulturen von *Syn. 6911* und *M. obtusum* ist sowohl aus den POC-spezifischen wie aus den Chl a-spezifischen C-Einbauraten zu ersehen. Für die bei Starklicht vorkultivierten Kulturen verhielt es sich umgekehrt. *I^H-M. obtusum* war weniger stark inhibiert als *I^H-Syn. 6911*.

Tab. 3.2.4.2: Im Konstantlicht gemessene POC- und Chla-spezifische maximale C-Einbauraten ($P_{\max}$, $P^b_{\max}$) und POC- und Chla-spezifische C-Einbauraten bei $3000 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (P_{3000} , P^b_{3000}). Die Unterschiede zwischen P_{3000} (P^b_{3000}) und $P_{\max}$ ($P^b_{\max}$) sind in Prozenten angegeben.

	<i>I^L</i> -Syn. 6911	<i>I^L</i> -M. obtusum	<i>I^H</i> -Syn. 6911	<i>I^H</i> -M. obtusum 1.u.2 Inkubation	<i>I^H</i> -M. obtusum 3. Inkubation
$P_{\max}$ [$\mu\text{gC mgPOC}^{-1} \text{h}^{-1}$]	18.58	17.97	20.62	16.22	22.43
P_{3000} [$\mu\text{gC mgPOC}^{-1} \text{h}^{-1}$]	15.25	10.9	28.6	19.2	17.15
% Differenz	-17.9	-39.3	-28.6	-19.2	-23.5
$P^b_{\max}$ [$\text{mgC mgChla}^{-1} \text{h}^{-1}$]	1.36	0.74	4.37	1.15	1.54
P^b_{3000} [$\text{mgC mgChla}^{-1} \text{h}^{-1}$]	1.13	0.45	3.13	0.93	1.17
% Differenz	-16.9	-39.2	-28.4	-19.1	-24

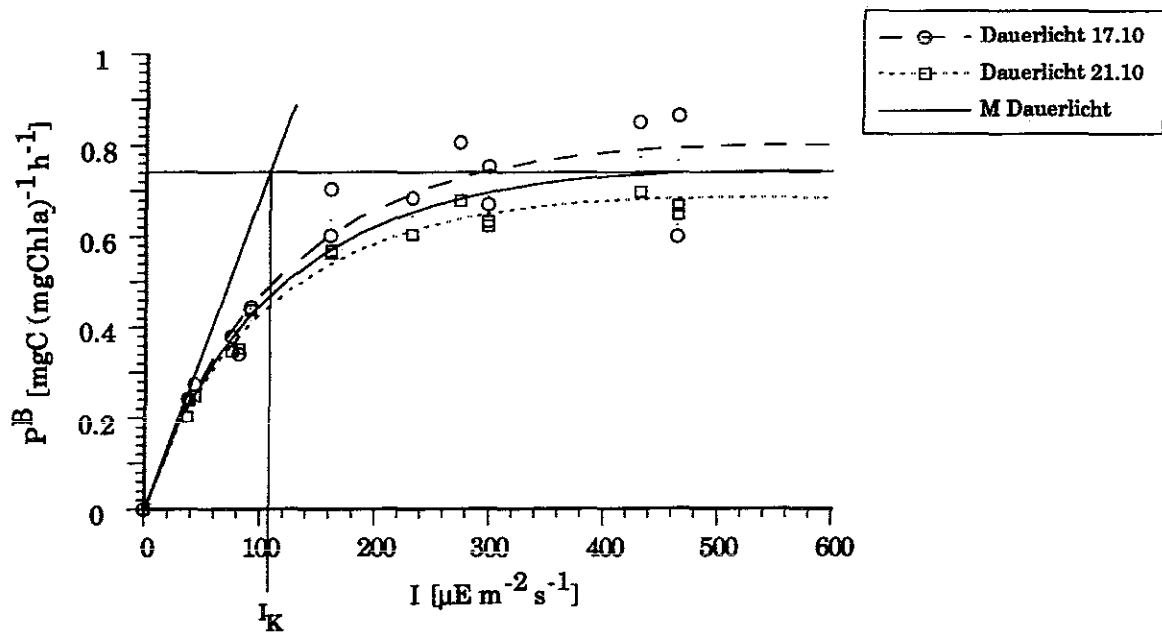
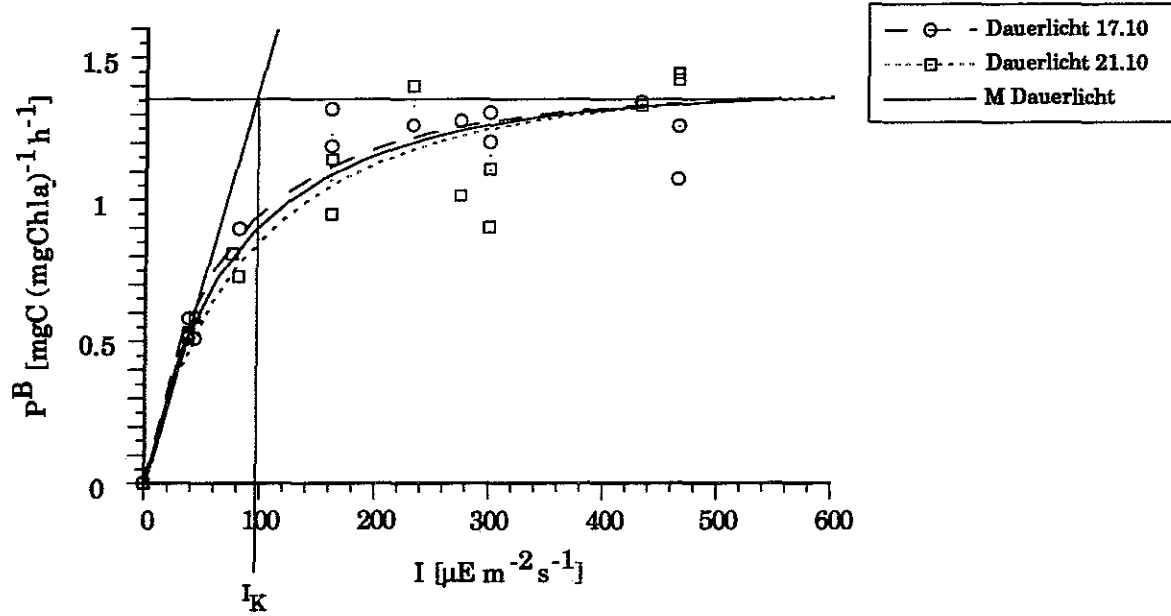
In der weiteren Darstellung werde ich mich auf die in Kap. 3.2.1 beschriebenen drei Bereiche aus den P/I-Kurven beschränken.



Im Konstantlicht in Kurzzeitversuchen bestimmte chlorophyllspezifische P/I -Kurven der bei Schwachlicht vorkultivierten Algen.

Abb. 3.2.4.1a: *I^L-Syn. 6911* (bei Schwachlicht vorkultiviert)

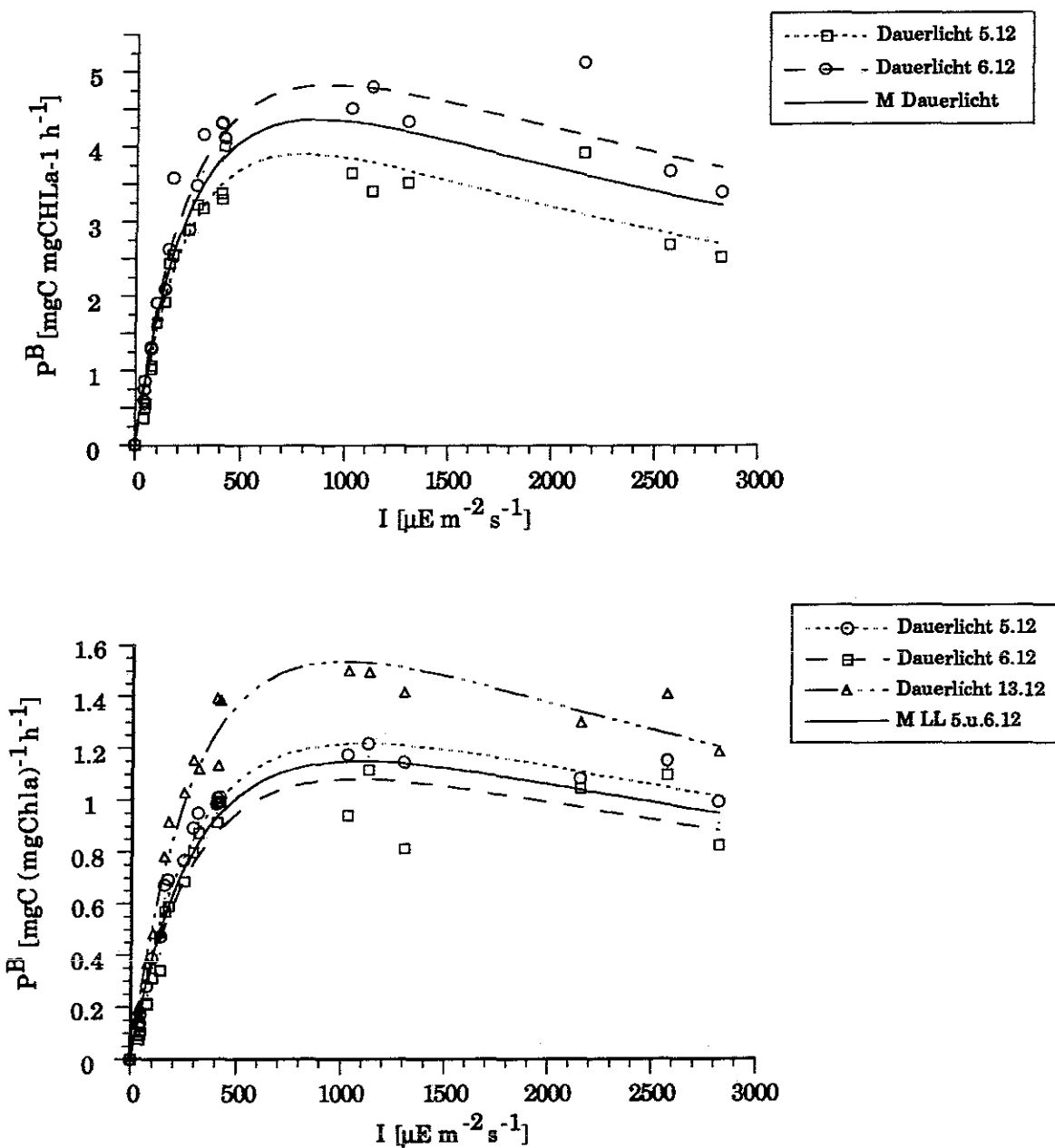
Abb. 3.2.4.2a: *I^L-M. obtusum* (bei Schwachlicht vorkultiviert)



Im Konstantlicht in Kurzzeitversuchen bestimmte chlorophyllspezifische P/I -Kurven der bei Schwachlicht vorkultivierten Algen.

Abb. 3.2.4.1b: Ausschnitt aus Abb. 3.2.4.1a für *IL-Syn. 6911* mit I_K

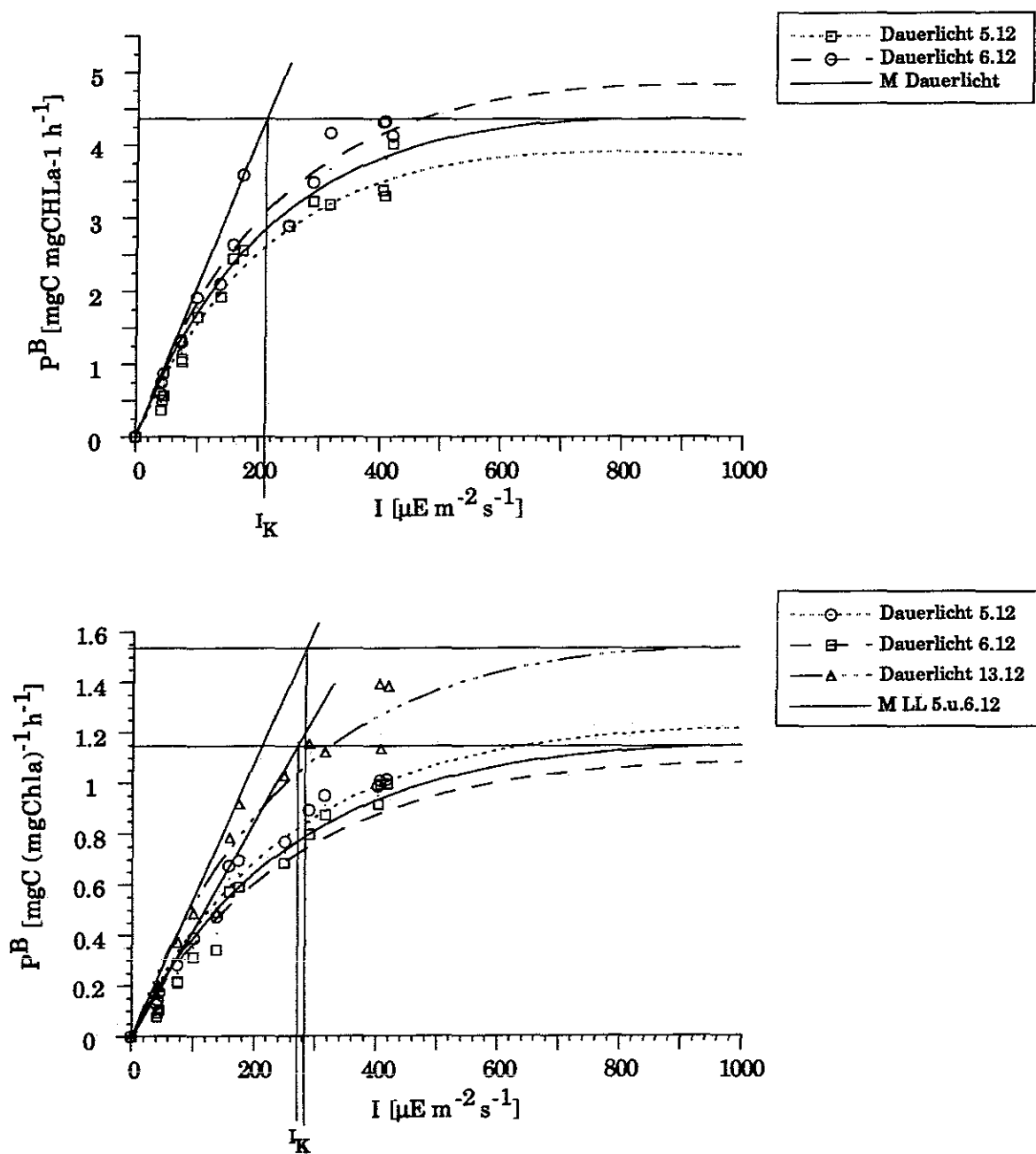
Abb. 3.2.4.2b: Ausschnitt aus Abb. 3.2.4.2a für *IL-M. obtusum* mit I_K



Im Konstantlicht in Kurzzeitversuchen bestimmte chlorophyllspezifische P/I -Kurven der bei Starklicht vorkultivierten Algen.

Abb. 3.2.4.3a: *I^H-Syn. 6911* (bei Starklicht vorkultiviert)

Abb. 3.2.4.4a: *I^H-M. obtusum* (bei Starklicht vorkultiviert)



Im Konstantlicht in Kurzzeitversuchen bestimmte chlorophyllspezifische P/I -Kurven der bei Starklicht vorkultivierten Algen.

Abb. 3.2.4.3b: Ausschnitt aus Abb. 3.2.4.1a für I^H -Syn. 6911 mit I_K

Abb. 3.2.4.4b: Ausschnitt aus Abb. 3.2.4.2a für I^H -*M. obtusum* mit I_K

Abb. 3.2.6.1: Schematische Darstellung der ersten Phototron-Versuchsreihe bei der die Zeiten der Lichtphasen (t_h) variiert wurden, während die Zeiten der Dunkelphasen (t_d) konstant blieben. Die schraffierten Flächen symbolisieren, daß die Versuche gleichzeitig bei verschiedenen hohen Lichtintensitäten (I) durchgeführt wurden (s. auch Tab. 3.2.1.2).

2. Versuchsreihe: Die Dunkelphasen waren länger oder gleich den Lichtphasen ($t_d/t_g > 0.5$), wobei die Lichtphasen konstant 30 s andauerten (Abb. 3.2.6.2).

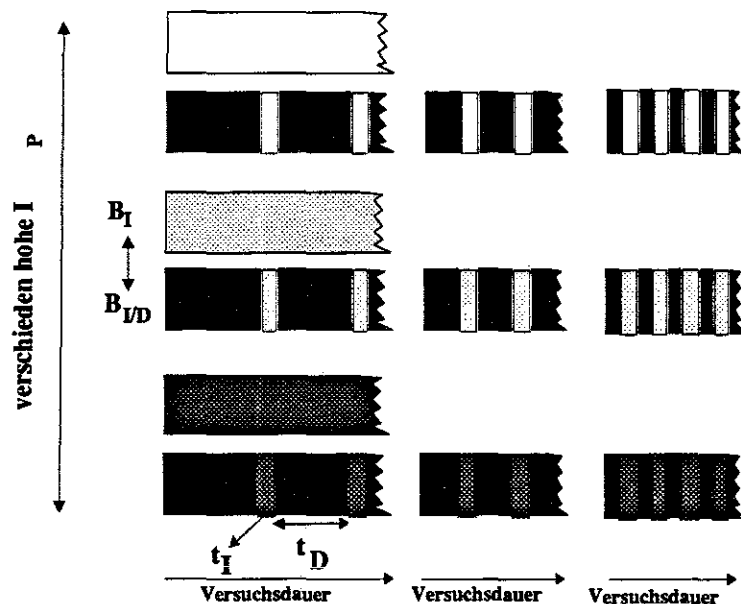
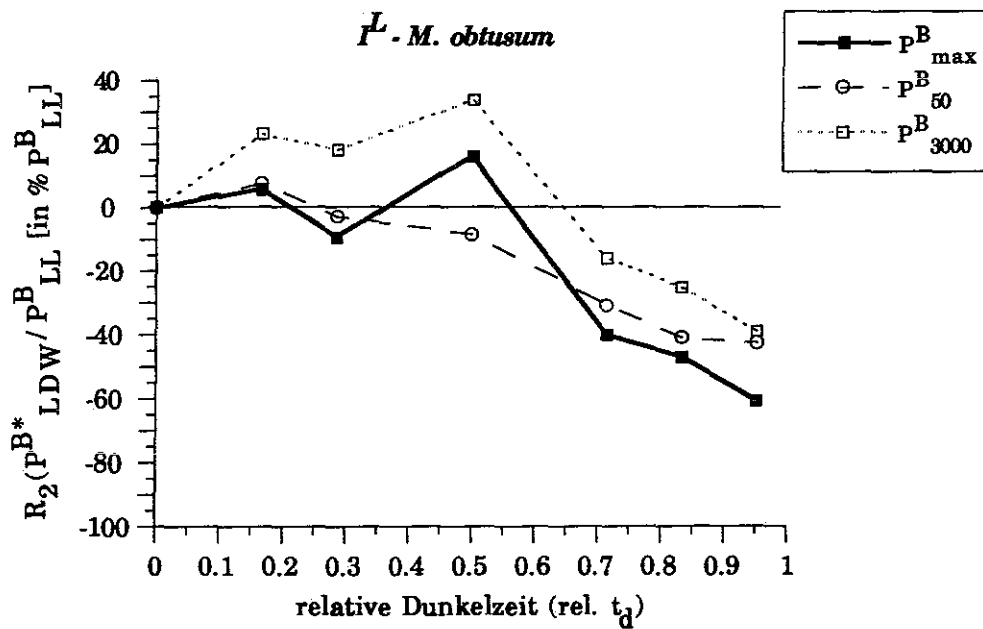
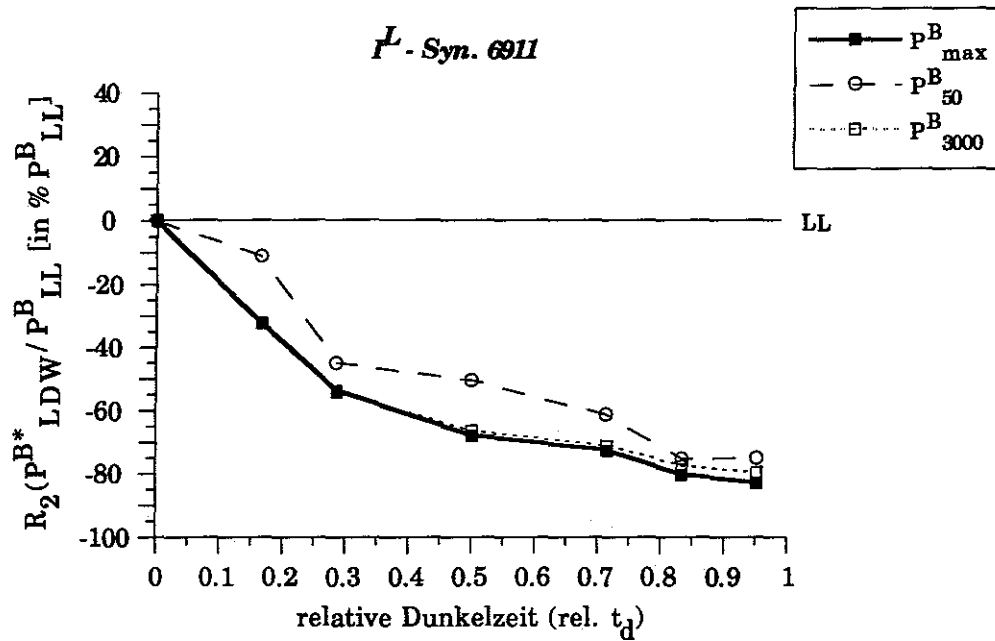


Abb. 3.2.6.2: Schematische Darstellung der zweiten Phototron-Versuchsreihe bei der die Zeiten der Dunkelphasen (t_d) variiert wurden, während die Zeiten der Lichtphasen (t_h) konstant blieben. Die schraffierten Flächen symbolisieren, daß die Versuche gleichzeitig bei verschiedenen hohen Lichtintensitäten (I) durchgeführt wurden (s. auch Tab. 3.2.1.2).

Bei jeder LDW-Inkubation erzielte *I^L-Syn. 6911* im Vergleich zu Konstantlicht geringere lichtäquivalente C-Einbauraten (Abb. 3.2.6.3). Die Unterschiede zwischen den maximalen lichtäquivalenten C-Einbauraten (P_{max}^{B*}) und den bei Konstantlicht gemessenen Raten (P_{LL}^B) vergrößerten sich mit Zunahme der relativen Dunkelzeit. Bei LDW-Inkubation mit dem kleinsten Dunkelzeitanteil am Testzyklus (relative Dunkelzeit 0.17) betrug der Unterschied bereits 32 %. Der Unterschied vergrößerte sich dann bei der LDW-Inkubation mit der relativen Dunkelzeit von 0.29 auf 54 %. Mit längeren relativen Dunkelzeiten (0.5 bis 0.95) wurde die Abnahme geringer.

Dies bedeutet, daß *I^L-Syn. 6911* bei Inkubationen gemäß der ersten Versuchsreihe bereits stark beeinflusst wurde und gleiche Lichtintensitäten nicht zur C-Fixierung nutzen konnte. Die Verlängerung der Dunkelzeiten bei gleichbleibenden Lichtzeiten, wie in der zweiten Versuchsreihe durchgeführt, hatte dagegen einen geringeren Einfluß auf die C-Fixierung als der erste Ansatz.



Abweichung zwischen den bei LDW-Inkubation erzielten lichtäquivalenten chlorophyllspezifischen C-Einbauraten (P_{LDW}^{B*}) und den bei Konstantlicht erzielten chlorophyllspezifischen C-Einbauraten (P_{LL}^{B*}) bei den Lichtintensitäten $50 \mu E m^{-2} s^{-1}$, $3000 \mu E m^{-2} s^{-1}$ und den P_{max} äquivalenten Lichtintensitäten in Abhängigkeit von der relativen Dunkelzeit (rel. t_d).

Abb. 3.2.6.3: *I^L-Syn. 6911* (bei Schwachlicht vorkultiviert)

Abb. 3.2.6.4: *I^L-M. obtusum* (bei Schwachlicht vorkultiviert)

IL-M. obtusum zeigte bei den LDW-Inkubationen gegenüber *IL-Syn. 6911* bezogen auf den C-Einbau ein verändertes Verhalten. Die lichtäquivalenten maximalen C-Einbauraten von *IL-M. obtusum* (Abb. 3.2.6.4) waren bei den LDW-Inkubationen zwischen 0.17 und 0.5 nahezu gleich den bei Konstantlicht erzielten C-Einbauraten. Erst wenn die Dunkelzeiten länger als die Lichtzeiten waren (relative Dunkelzeiten 0.71, 0.83 und 0.95), nahmen die maximalen lichtäquivalenten C-Einbauraten im Vergleich zu den bei Konstantlicht erzielten linear ab. Die Abnahme entsprach dem Verlauf, der für *IL-Syn. 6911* bereits bei LDW-Inkubationen mit kürzeren relativen Dunkelzeiten von 0.17-0.5 zu verzeichnen war. Bei der LDW-Inkubation von 30/600 (relative Dunkelzeit 0.95) fixierte *IL-M. obtusum* während der Lichtphase 65 % weniger an Kohlenstoff als bei Konstantlicht gleicher Intensität und Zeit.

Hinterfragt man, ob die Algen bei den Lichtintensitäten im lichtlimitierten Bereich der P/I-Kurve ($50 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) und bei den höchsten Lichtintensitäten ($3000 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) genauso auf die LDW-Inkubationen reagierten wie bei den Lichtintensitäten, bei denen sie ihr $P_{B^*}^{\text{max}}$ erzielten, sind ebenfalls unterschiedliche Reaktionen zwischen beiden Algen zu beobachten.

IL-Syn. 6911 konnte bei allen LDW-Inkubationen mit der Lichtintensität von $50 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ im Vergleich zu den Inkubationen bei den höheren Lichtintensitäten zwischen 5-22 % mehr an Kohlenstoff fixieren. Dagegen waren die lichtäquivalenten C-Einbauraten bei den P_{max} äquivalenten Lichtintensitäten und I_{3000} gleich. Im lichtlimitierten Bereich (I_{50}) konnten die Algen dagegen das Licht während der Hellphasen besser ausnutzen, ohne jedoch die bei Konstantlicht gleicher Intensität und Zeit erzielten Raten zu erreichen.

Demgegenüber lagen für *IL-M. obtusum* die Werte für die maximalen lichtäquivalenten C-Einbauraten und für die lichtäquivalenten C-Einbauraten bei $50 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ insgesamt etwa 18-27 % unter den Raten für $3000 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Im Vergleich zu Konstantlicht waren die bei $3000 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ erzielten lichtäquivalenten C-Einbauraten für die relativen Dunkelzeiten von 0.17 bis 0.5 zwischen 20-37 % höher. *IL-M. obtusum* besitzt somit bei LDW-Inkubationen mit der höchsten Lichtintensität einen Vorteil für die C-Fixierung gegenüber Konstantlicht gleicher Intensität und Zeit.

Eine Erklärung für dieses verschiedene Verhalten bei LDW-Inkubationen mit sehr hohen Lichtintensitäten zwischen *IL-M. obtusum* und *IL-Syn. 6911* ist, daß *M. obtusum* im Gegensatz zu *Syn. 6911* bei Konstantlicht stärker inhibiert wurde. Wie schon erwähnt, waren die C-Einbauraten von *M. obtusum* bei Konstantlichtinkubation bei

3000 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ um 39.3 % geringer als die maximalen C-Einbauraten. Für *Syn. 6911* betrug dieser Unterschied nur 17.4 % (Tab. 3.2.4.2, Kap. 3.2.4).

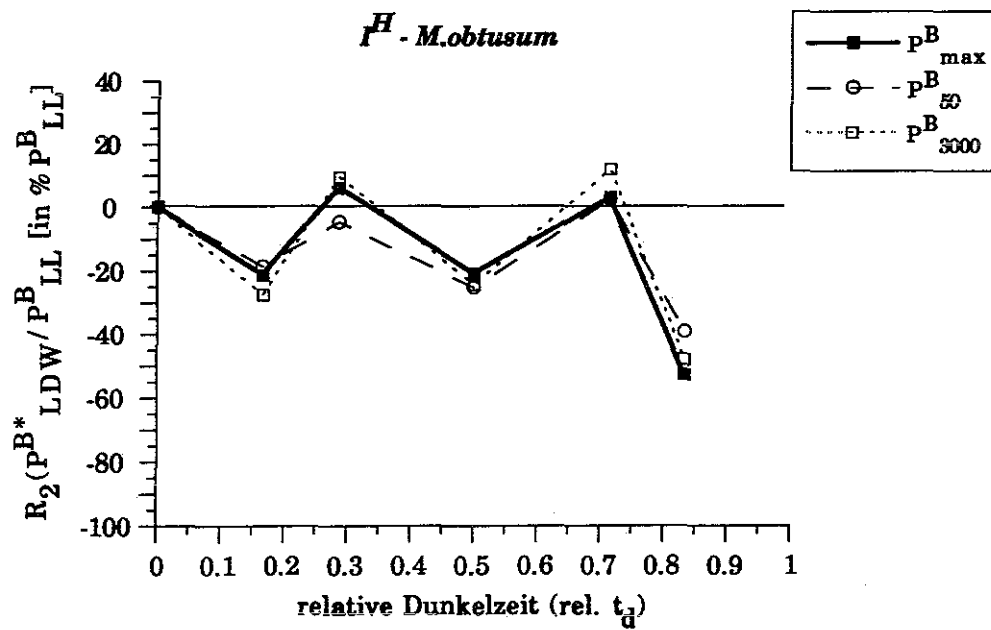
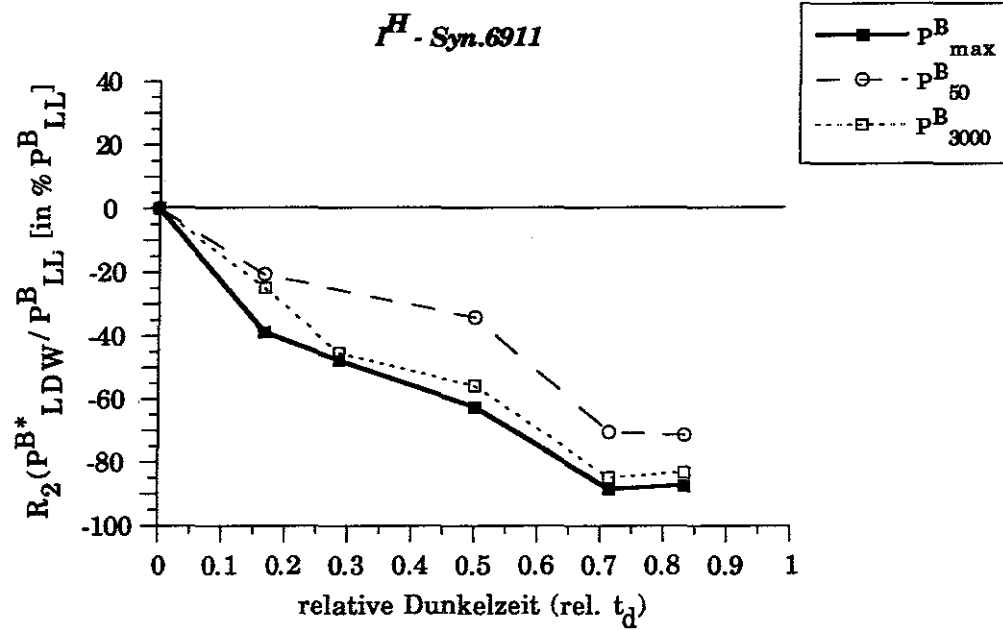
Zwischen PB^*_{50} und PB^*_{max} bestanden für *I^L-M. obtusum* nur geringe Unterschiede. Der Unterschied bei der LDW-Inkubation 30/30 (relative Dunkelzeit 0.5) erklärte sich durch Lichtschwankungen der gedimmten Leuchten während der Inkubation, welche durch Netzspannungsschwankungen infolge unterschiedlicher Belastung des Netzes induziert wurden.

Die bei Starklicht vorkultivierte *I^H-Syn. 6911* reagierte auf die LDW-Inkubationen nahezu gleich wie *I^L-Syn. 6911* (Abb. 3.2.6.5), nur die Unterschiede zwischen PB^*_{3000} und PB^*_{max} waren geringfügig größer. Wie Tabelle 3.2.4.2 zeigt, war *I^H-Syn. 6911* im Konstantlicht ebenfalls etwas stärker inhibiert als *I^L-Syn. 6911*. Die Vorkultivierung bei unterschiedlich hohen Lichtintensitäten hatte demzufolge für *Syn. 6911* keinen Einfluß auf das Verhalten während der LDW-Inkubationen.

Die Ergebnisse von *I^H-M. obtusum* und *I^L-M. obtusum* sind schwerer miteinander zu vergleichen, weil die Unterschiede zwischen den lichtäquivalenten maximalen C-Einbauraten und Konstantlicht von *I^H-M. obtusum* (Abb. 3.2.6.6) bei den LDW-Inkubationen mit relativen Dunkelzeiten zwischen 0.17 bis 0.71 kein einheitliches Bild boten, obwohl 3 Monate gearbeitet wurde.

Eindeutig ist aber, daß die Algen bei der Inkubation mit der relativen Dunkelzeit von 0.83 um 58 % geringere lichtäquivalente C-Einbauraten im Vergleich zu Konstantlicht erzielten. Trotz der beobachteten Schwankungen wird somit deutlich, daß *I^H-M. obtusum*, ebenso wie *I^L-M. obtusum* wiederum erst durch hohe relative Dunkelzeiten stark beeinträchtigt wird.

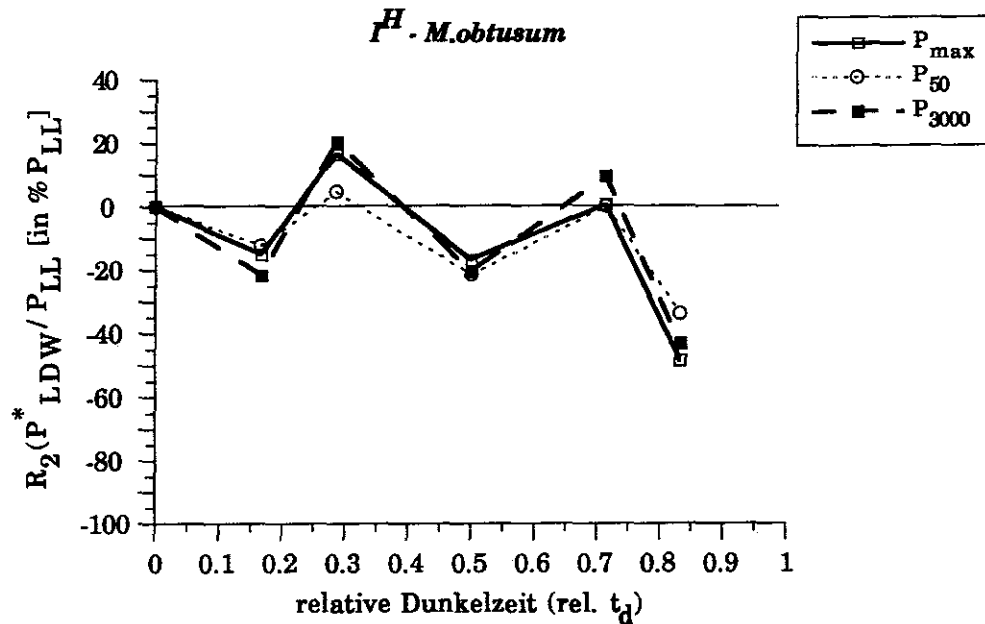
Abb. 3.2.6.7 unterstreicht diese Aussage noch stärker. In dieser Abbildung sind die Unterschiede zwischen den lichtäquivalenten C-Einbauraten bei LDW und den bei Konstantlicht erzielten C-Einbauraten - bezogen auf POC - aufgetragen. Im Unterschied zu einigen chlorophyllspezifischen C-Einbauraten, die theoretisch berechnet werden mußten (Kap. 3.2.3), wurden sie direkt bestimmt. Bei den LDW-Inkubationen mit relativen Dunkelzeiten von 0.17 bis 0.71 betrugen die Unterschiede zwischen den maximalen POC-spezifischen C-Einbauraten und C-Einbauraten bei Konstantlicht gleicher Intensität und Zeit -15 % bis +18 %. Die Unterschiede sind somit nicht signifikant, weil sie im angegebenen Fehlerbereich (Kap. 3.2.2) liegen. Erst bei LDW-Inkubation mit der relativen Dunkelzeit von 0.83 ist der Unterschied zwischen P^*_{max} und P_{LL} als signifikant einzuordnen.



Abweichung zwischen den bei LDW-Inkubation erzielten lichtäquivalenten chlorophyllspezifischen C-Einbauraten (P^B_{LDW}) und den bei Konstantlicht erzielten chlorophyllspezifischen C-Einbauraten (P^B_{LL}) bei den Lichtintensitäten $50 \mu E m^{-2} s^{-1}$ und $3000 \mu E m^{-2} s^{-1}$ und den P_{max} äquivalenten Lichtintensitäten in Abhängigkeit von der relativen Dunkelzeit (rel. t_d).

Abb. 3.2.6.5: *I^H-Syn. 6911* (bei Starklicht vorkultiviert)

Abb. 3.2.6.6: *I^H-M. obtusum* (bei Starklicht vorkultiviert)



Abweichung zwischen den bei LDW-Inkubation erzielten lichtäquivalenten POC-spezifischen C-Einbauraten (P_{LDW}^*) und den bei Konstantlicht erzielten POC-spezifischen C-Einbauraten (P_{LL}) bei den Lichtintensitäten $50 \mu E m^{-2} s^{-1}$, $3000 \mu E m^{-2} s^{-1}$ und den P_{max} äquivalenten Lichtintensitäten in Abhängigkeit von der relativen Dunkelzeit (rel. t_d).

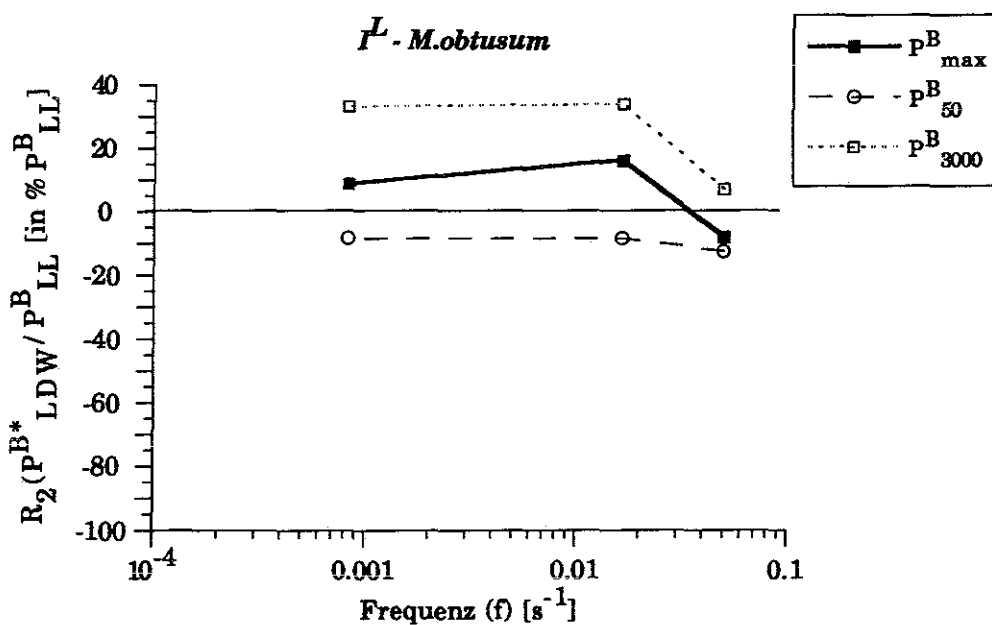
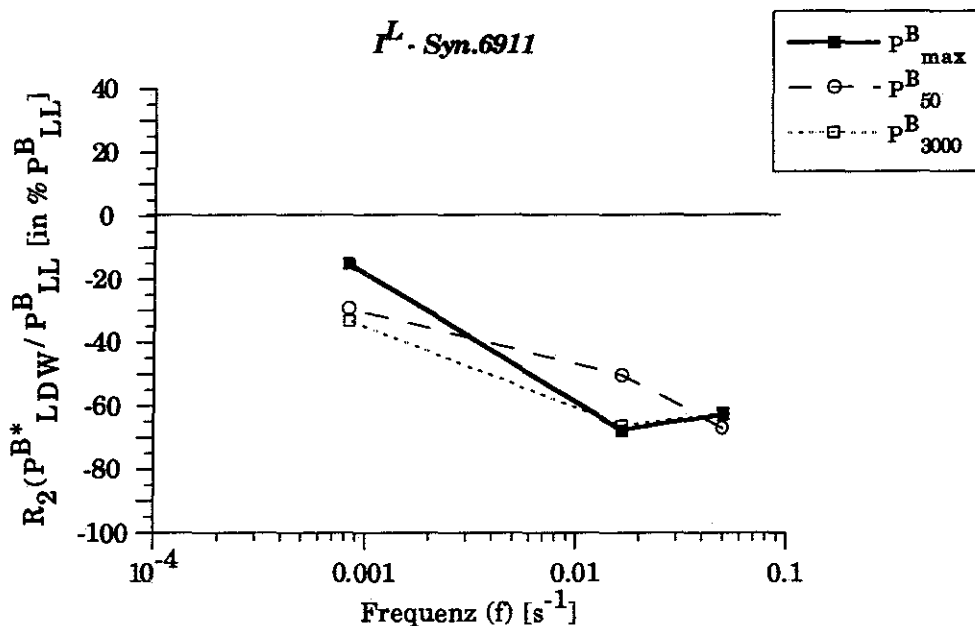
Abb. 3.2.6.7: *I^H-M. obtusum* (bei Starklicht vorkultiviert)

Die Unterschiede, die für *I^H-M. obtusum* zwischen den maximalen lichtäquivalenten C-Einbauraten und den bei $3000 \mu E m^{-2} s^{-1}$ erzielten C-Einbauraten bestanden, waren bei *I^H-M. obtusum* nicht zu erkennen.

Für *IL-Syn. 6911* waren die maximalen lichtäquivalenten C-Einbauraten bei den beiden LDW-Inkubationen mit hohen Frequenzen ($f=0.05$ bzw. $f=0.01667$) und dementsprechend kurzen Zyklusdauern (20 s und 60 s) im Vergleich zu den bei Konstantlicht erzielten C-Einbauraten deutlich um 63-68 % geringer (Abb. 3.2.7.2). Erst bei der Inkubation mit der in dieser Versuchsreihe niedrigsten Frequenz ($f=0.000833$, Zyklusdauer: 1200 s) waren die lichtnormalisierten maximalen C-Einbauraten der Algen im Vergleich zu Konstantlicht nur um 15 % geringer. Der Unterschied zu Konstantlicht gleicher Intensität und Zeit betrug bei diesem Testzyklus im lichtlimitierendem Bereich (P^B_{50}) und in lichthemmendem Bereich (P^B_{3000}) der P/I-Kurve trotzdem noch -27 % bzw. -29.5 %.

Die Kohlenstofffixierung der bei Schwachlicht vorkultivierten Cyanobakterien war somit bei kurzen Licht/Dunkelphasen stark herabgesetzt.

Die Zeitdauer der Licht- bzw. Dunkelphasen hatte dagegen für *IL-M. obtusum* keinen Einfluß auf den C-Einbau der Algen. Im Unterschied zu *IL-Syn. 6911* fixierte *IL-M. obtusum* bei der $P_{\max}$ äquivalenten Lichtintensität sowohl bei den beiden hohen Frequenzen als auch bei der niedrigsten Frequenz nahezu gleichviel Kohlenstoff wie bei Konstantlicht gleicher Lichtintensität und gleicher Zeit (Abb. 3.2.7.3). Die Unterschiede zwischen den bei lichtlimitierenden Bedingungen erzielten lichtäquivalenten C-Einbauraten und den maximalen lichtäquivalenten C-Einbauraten ergaben bei allen Frequenzen kein einheitliches Bild und ließen keine Rückschlüsse zu. Analog den LDW-Inkubationen der ersten und zweiten Versuchsreihe waren die lichtäquivalenten C-Einbauraten im lichthemmenden Bereich (P^B_{3000}) gegenüber den maximalen lichtäquivalenten C-Einbauraten ($P^B_{\max}$) bei allen Frequenzen um ~ 15 % erhöht.



Abweichung zwischen den bei LDW-Inkubation erzielten lichtäquivalenten chlorophyllspezifischen C-Einbauraten (P^{B*}_{LDW}) und den bei Konstantlicht-Inkubation erzielten chlorophyll-spezifischen C-Einbauraten (P^B_{LL}) bei den Lichtintensitäten $50 \mu E m^{-2} s^{-1}$ und $3000 \mu E m^{-2} s^{-1}$ und den P_{max} äquivalenten Lichtintensitäten in Abhängigkeit von der Frequenz (f).

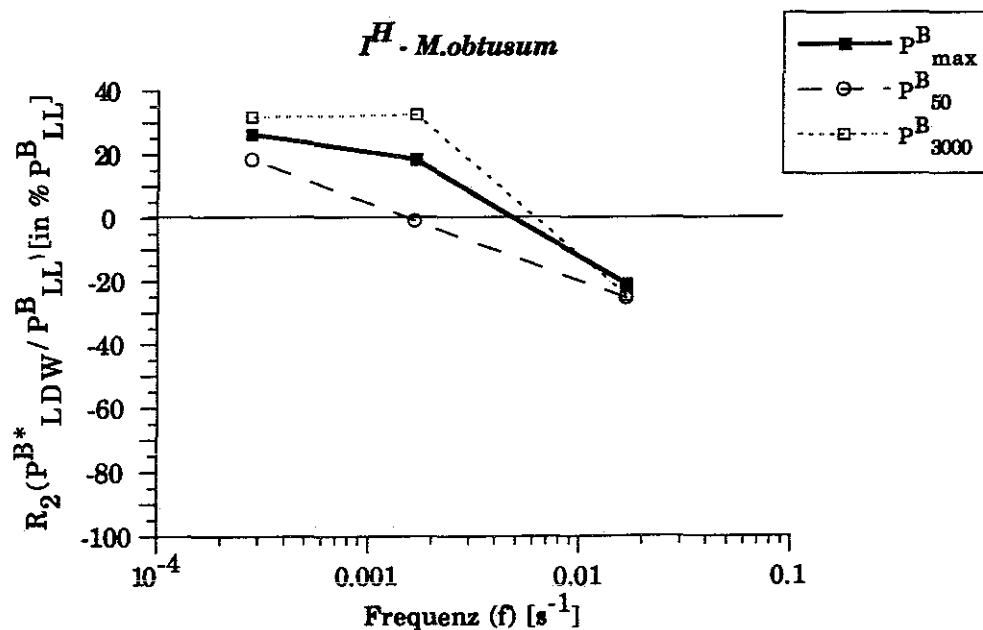
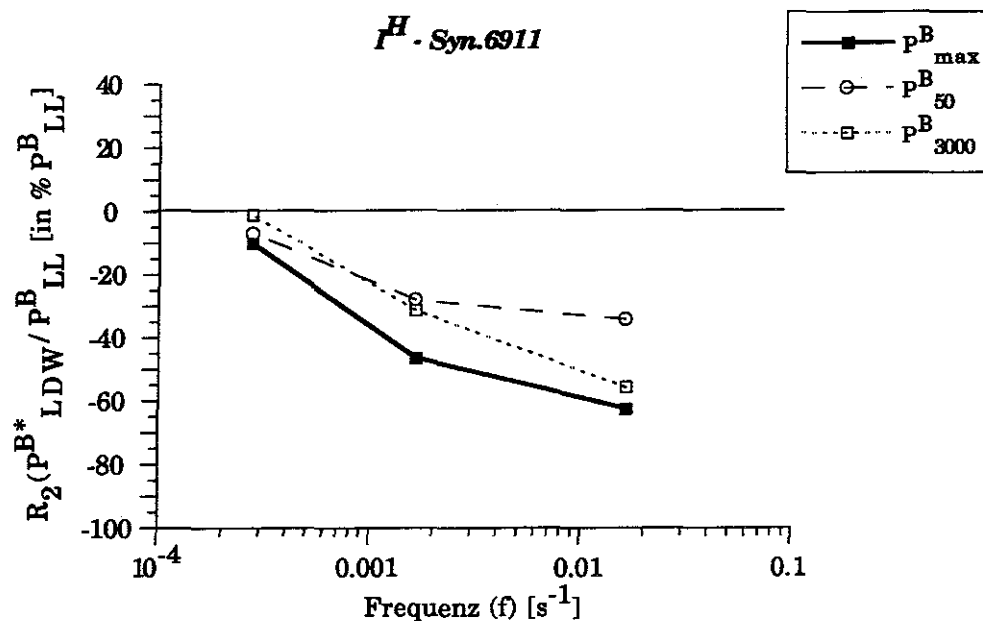
Abb. 3.2.7.2: *I^L-Syn. 6911* (bei Schwachlicht vorkultiviert)

Abb. 3.2.7.3: *I^L-M. obtusum* (bei Schwachlicht vorkultiviert)

Weil sich die bei den beiden höchsten Frequenzen mit den bei Schwachlicht vorkultivierten Algen erzielten Ergebnisse nicht wesentlich voneinander unterschieden, wurden die Versuche mit den bei Starklicht vorkultivierten Algen so verändert, daß die Zeitunterschiede zwischen den verschiedenen LDW größer wurden. Dabei wurde von der Annahme ausgegangen, daß, wenn Unterschiede zwischen den Experimenten mit den kurzen Frequenzen und den Versuchen mit den langen Frequenzen auftreten sollten, diese dann deutlicher zu sehen sein würden.

Zwischen den für *I^H-Syn. 6911* und für *I^L-Syn. 6911* berechneten intermittierenden Faktoren R_2 bestanden kaum Unterschiede. Bei der höchsten Frequenz waren die lichtäquivalenten C-Einbauraten für *I^H-Syn. 6911* wiederum im Unterschied zu Konstantlicht gleicher Intensität und Zeit deutlich niedriger und mit den Unterschieden, die *I^L-Syn. 6911* bei der Inkubation mit dem gleichen Testzyklus (30s Licht/30s Dunkel) erzielte, nahezu identisch (Abb. 3.2.7.4). Erst bei Inkubation mit niedrigeren Frequenzen wurden die Unterschiede zu Konstantlicht wiederum geringer. *I^H-Syn. 6911* konnte bei der Inkubation mit der höchsten Frequenz im lichtlimitierten Bereich der P/I-Kurve im Vergleich zu den maximalen C-Einbauraten nahezu 50 % mehr Kohlenstoff fixieren, und die Unterschiede zu Konstantlicht gleicher Lichtintensität und Zeit waren um die Hälfte geringer.

Weil *Syn. 6911* auch schon bei den beiden anderen Versuchsreihen trotz der unterschiedlichen Lichtvorgeschichte nahezu die gleichen großen Aktivitätsunterschiede zwischen Inkubation bei konstantem Licht gleicher Intensität und Zeit und Inkubation bei den verschiedenen LDW aufwies, wurden die Ergebnisse der maximalen C-Einbauraten, die bei der Inkubation mit der 3. Versuchsreihe erzielt wurden, zusammengefaßt in Abb. 3.2.7.6 dargestellt. Deutlich ist zu erkennen, daß erst bei Inkubation mit der Frequenz von 0.00167 (300s Licht/300s Dunkel) der Unterschied zwischen LDW- und LL-Inkubation geringer wird. Schon bei den Graphiken 3.2.7.2 und 3.2.7.4 könnte der Eindruck entstehen, daß zwischen der Höhe der Frequenzen und den intermittierenden Faktoren R_2 ein linearer Zusammenhang besteht.

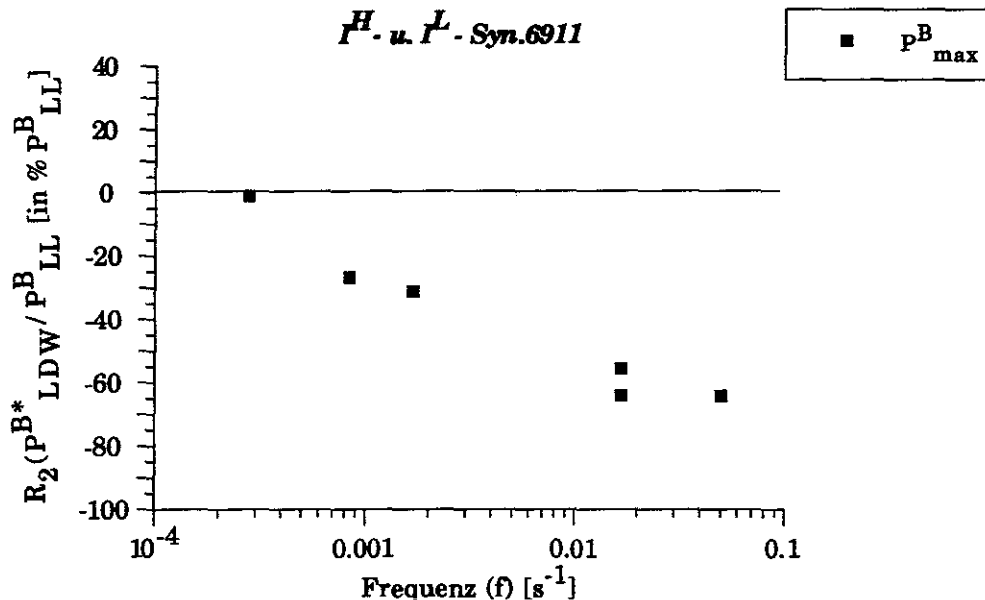


Abweichung zwischen den bei LDW-Inkubation erzielten lichtäquivalenten chlorophyllspezifischen C-Einbauraten (P^{B*}_{LDW}) und den bei Konstantlicht-Inkubation erzielten chlorophyll-spezifischen C-Einbauraten (P^B_{LL}) bei den Lichtintensitäten $50 \mu E m^{-2} s^{-1}$, $3000 \mu E m^{-2} s^{-1}$ und den P_{max} äquivalenten Lichtintensitäten in Abhängigkeit von der Frequenz (f).

Abb. 3.2.7.4: *I^H-Syn. 6911* (bei Starklicht vorkultiviert)

Abb. 3.2.7.5: *I^H-M. obtusum* (bei Starklicht vorkultiviert)

Man beachte jedoch die halblogarithmische Auftragung. Der Unterschied zwischen den Zyklusdauern der einzelnen Experimente ist beträchtlich.



Abweichung zwischen den bei LDW-Inkubation erzielten lichtäquivalenten maximalen chlorophyllspezifischen C-Einbauraten (P_{LDW}^{B*}) und den bei Konstantlicht-Inkubation erzielten chlorophyll-spezifischen C-Einbauraten (P_{LL}^B) in Abhängigkeit von der Frequenz (f).

Abb. 3.2.7.6: Die intermittierenden Faktoren R_2 werden sowohl für die bei Schwachlicht als auch bei Starklicht vorkultivierte *Syn. 6911* zusammengefaßt dargestellt.

Im Gegensatz zu I^H -*Syn. 6911* betrugen die Unterschiede zu Konstantlicht gleicher Intensität und Zeit für I^H -*M. obtusum* auch bei LDW-Inkubation mit der höchsten Frequenz nur -20.8 %. Bei Inkubation mit der mittleren Frequenz von 0.00167 (Zyklusdauer: 600 s) waren die maximalen lichtäquivalenten C-Einbauraten von I^H -*M. obtusum* gegenüber Konstantlicht gleicher Intensität und Zeit um 18.4 %, bei der niedrigsten Frequenz um 26.2 % erhöht (Abb. 3.2.7.5).

Für die Inkubationen mit der höchsten und der tiefsten Frequenz bestanden für I^H -*M. obtusum* bei Inkubation bei den anderen Lichtintensitäten nur geringfügige Unterschiede zu den maximalen lichtäquivalenten C-Einbauraten.

Als Schlußfolgerung für die LDW-Inkubationen gemäß der 3. Versuchsreihe läßt sich zusammenfassend sagen, daß sowohl *I^L-M. obtusum* als auch *I^H-M. obtusum* auch bei kurzen Lichtzeiten während der LDW-Inkubationen nahezu die maximalen C-Einbauraten wie bei Konstantlicht gleicher Intensität und Zeit erzielten. Mit längeren Lichtzeiten waren die C-Einbauraten von *I^H-M. obtusum* geringfügig um 20-30 % gegenüber Konstantlicht der gleichen Intensität und Zeit erhöht. *I^L-M. obtusum* konnte im Unterschied zu *I^H-M. obtusum* bei den LDW-Inkubationen mit hohen Lichtintensitäten im Vergleich zu den maximalen C-Einbauraten bei Konstantlicht gleicher Intensität und Zeit mehr Kohlenstoff fixieren.

Syn. 6911 fixierte erst bei der Inkubation mit der niedrigsten Frequenz (1800s Licht/1800s Dunkel) nahezu die gleiche Menge an Kohlenstoff, die sie bei Konstantlicht der gleichen Intensität und Zeit fixierten. Bei Inkubation mit höheren Frequenzen war *Syn. 6911* dagegen nicht mehr in der Lage, die gleiche Kohlenstoffmenge wie bei LL gleicher Intensität und Zeit zu fixieren. Der Unterschied wurde umso größer, je kürzer die Lichtzeiten der Testzyklen wurden. Zwischen den Testzyklen mit 30s Licht/30s Dunkel und 10s Licht/10s Dunkel waren die Unterschiede zu Konstantlicht gleicher Intensität und Zeit gleich.

3.3 Kurzzeitversuche (Expo-Schlitten)

3.3.1 Überblick

Im Unterschied zu den Kurzzeitexperimenten im Phototron und zu den Langzeitexperimenten in der Black-Box waren *M. obtusum* und *Syn. 6911* keinen Wechseln zwischen Licht und Dunkel (LDW) ausgesetzt, sondern sie oszillierten zwischen zwei verschieden hohen Lichtintensitäten (LW). Dadurch wurde es möglich, auch die in relativ trübstoffarmen Wasserkörpern anzutreffenden Lichtbedingungen zu simulieren.

Die Wechsel erfolgten nur mehr oder weniger nach Rechteckprofilen, weil die Zeiten, in denen sich die Algen im Lichtgradienten bewegten (t_3), verglichen mit den Verweilzeiten am Starklichtende des Gradienten (t_1) und den Verweilzeiten am Schwachlichtende des Gradienten (t_2) relativ lang sein konnten. Sie konnten bis zu 18 % der Verweilzeit betragen. Insbesondere bei der Berechnung der mittleren Lichtintensitäten (Kap. 2.6.4.6) und bei der Berechnung, der für die Vergleichsansätze zu Grunde liegenden C-Einbauraten bei Inkubation im Konstantlicht gleicher Energie und gleicher Zeit (Vergleichsansatz 3, Kap. 2.6.4.5) und bei Inkubation im Konstantlicht gleicher Intensität und gleicher Zeit (Vergleichsansatz 2, Kap. 2.6.4.5) wurden die während der Übergangszeiten erzielten C-Einbauraten und die Lichtintensitäten berücksichtigt.

Syn. 6911 wurde immer im Schwachlicht vorkultiviert, *M. obtusum* im Starklicht (Versuchsreihen 1-4) und im Schwachlicht (Versuchsreihe 5). Über Bedingungen und Wachstumsleistungen der Algenvorkulturen vergleiche Tab. 2.7 (Kap. 2.5.2).

Die Bewegung der Algen im Expo-Schlitten erfolgte zwischen Lichtintensitäten, die verschiedenen Bereichen der P/I-Kurve zugeordnet werden konnten:

- zwischen Lichtintensitäten, bei denen die Algen relativ hohe C- Einbauraten erzielten (Versuchsreihe 2 zwischen 755 und $80 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
- zwischen Lichtintensitäten, bei denen sie relativ hohe C-Einbauraten erzielten und
 - bei denen sie stark gehemmt waren (Versuchsreihe 1 zwischen 4100 und $340 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
 - bei denen sie stark lichtlimitiert waren (Versuchsreihen 3 und 5 zwischen 550 und $8.5 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

Es wurden somit verschiedene mögliche Lichtbedingungen simuliert, die in situ nur idealerweise vorkommen können. Auf das dem See entsprechende Tiefenprofil übertragen, wurden mit Versuchsreihe 2 Bedingungen simuliert, bei denen sich die Algen bei einem wolkenfreien Sonnentag in mittleren Wassertiefen bewegen würden, mit Versuchsreihe 1 nahe der Wasseroberfläche und mit Versuchsreihe 3 in tieferen Regionen

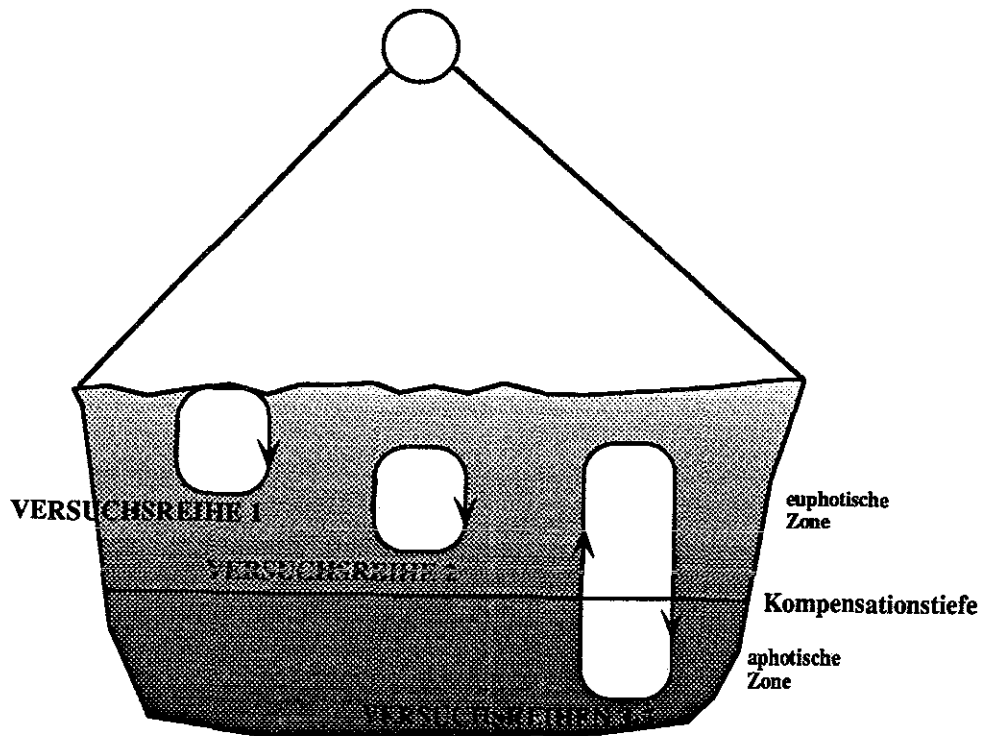


Abb. 3.3.1.1 : Einordnung der mit den Versuchsreihen 1-5 simulierten Lichtbereiche im Hinblick auf mögliche Bedingungen im See an einem wolkenfreien Tag.

Mit den der Versuchsreihe 3 zugrundeliegenden Lichtbedingungen (Wechsel zwischen 550 und $8.5 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) wurde eine weitere Fragestellung beantwortet:

- die Rolle der Längen der Verweilzeiten. Dazu wurden die Verweilzeiten variiert, während die Verhältnisse der Verweilzeiten bei Stark- und Schwachlicht konstant blieben (Versuchsreihe 4)

Für *Syn. 6911* diente Versuchsreihe 5 als Kontrolle, weil die Algen erneut bei nahezu den gleichen Lichtintensitäten vorkultiviert wurden. Bei ansonsten gleichen Bedingungen erzielten sie dementsprechend gleiche Wachstumsleistungen (s. Tab. 2.7; Kap. 2.5.2). Für *Syn. 6911* wurden die in den Versuchsreihen 3 und 5 erzielten Ergebnisse deshalb zusammengefaßt.

Im Gegensatz zum Phototron konnte im Expo-Schlitten der Ansatz mit den LL-Inkubationen gleichzeitig mit den LW-Inkubationen exponiert werden. Nach Beendigung der Expositionszeit wurden die erzielten C-Einbauraten bestimmt und die Ergebnisse der Konstantlicht- und Wechsellichtinkubationen nach den Vergleichsansätzen 2 und 3 (Kap. 2.6.4.5) verglichen.

Die im Schlitten durchgeführten Versuchsreihen werden in Tab. 3.3.1.1 dargestellt.

Tab. 3.3.1.1: Lichtintensitäten und Verweilzeiten für die verschiedenen Versuchsreihen im Expo-Schlitten. Bei den Lichtintensitäten I_1 und I_2 wurden die Algen konstant exponiert (LL-Inkubation). Bei Wechsellichtbedingungen (LW-Inkubation) oszillierten sie abwechselnd zwischen I_1 und I_2 und verweilten entsprechend der Zeiten t_1 und t_2 bei diesen Lichtintensitäten. In der rechten Spalte werden die Organismen aufgeführt, die in den jeweiligen Versuchsreihen eingesetzt wurden.

Versuchsreihen	Lichtintensitäten in [$\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$]		Verweilzeiten in [s]		Algen	
	I_1	I_2	t_1	t_2	<i>M. obtusum</i>	<i>Syn. 691</i>
1	4100	340	10	400	-	x
			10	200	x	x
			10	50	-	x
			10	10	x	x
			20	10	x	-
			50	10	x	-
2	755	85	10	100	x	x
			10	50	x	x
			10	10	x	x
			50	10	x	x
3	550	8.5	10	100	x	x
			10	50	x	x
			10	10	x	x
			50	10	x	x
4	550	8.5	10	25	-	x
			50	125	x	x
			100	250	x	x
			500	1250	x	x
5	550	8.5	10	50		x
			10	25		x
			10	10		x
			17.5	10		x
			25	10		x

Die in den Abbildungen dargestellten C-Einbauraten bzw. die prozentualen Abweichungen wurden aus drei bis vier Parallelproben bestimmt oder berechnet. Auf die Darstellung ihrer Standardabweichung wurde verzichtet, weil die unter den einzelnen Lichtintensitäten erzielten Werte mit den Mittelwerten gut korrelierten.

3.3.2 Inkubation in Konstantlicht

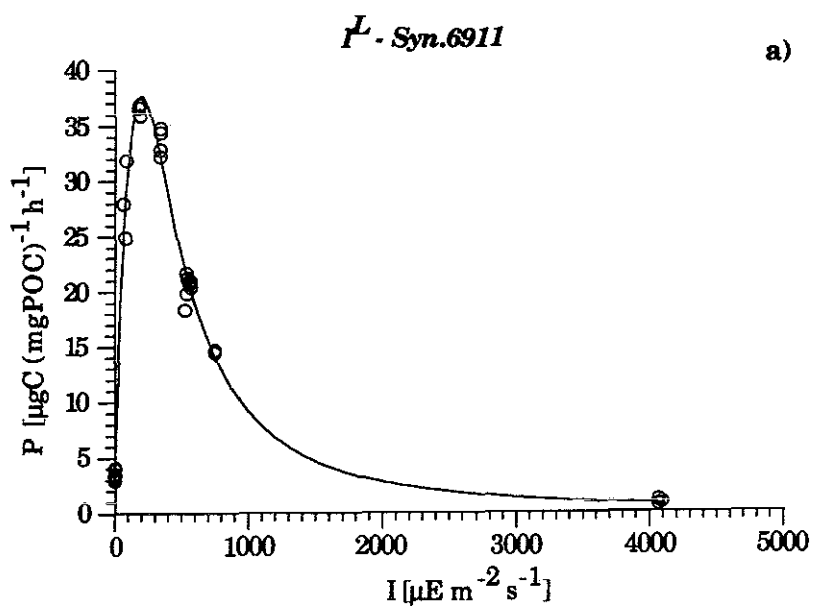
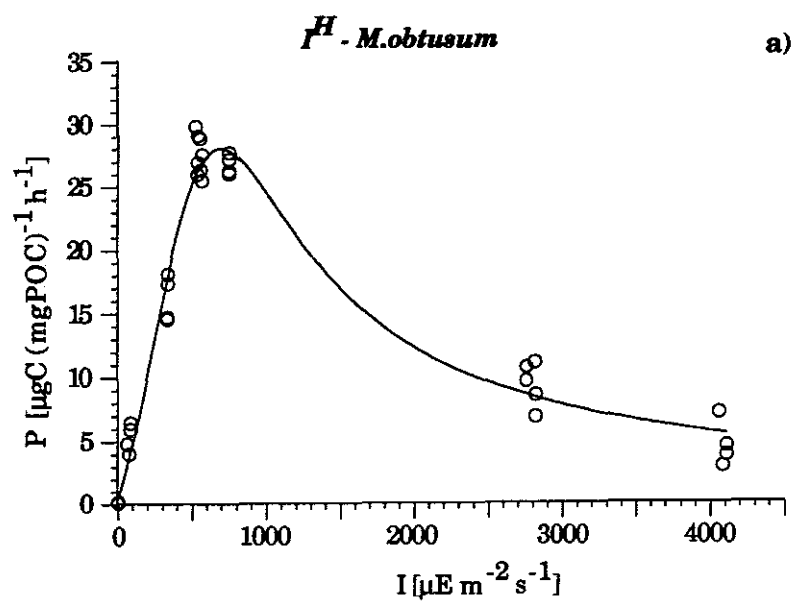
Die Lichtabhängigkeit von *M. obtusum* und *Syn. 6911* bei Inkubation im Konstantlicht, dargestellt in den P/I-Kurven, war für die Algen, infolge der Vorkultivierung bei verschiedenen hohen Lichtintensitäten, unterschiedlich (Abb. 3.3.2.1 a,b und 3.3.2.2 a,b). Infolge der Adaptation an die verschiedenen Lichtbedingungen, unterschieden sich für *M. obtusum* und *Syn. 6911* die α -Werte, die I_K -Werte und der Grad der Inhibition.

Für die bei Schwachlicht vorkultivierte *Syn. 6911* war die Steigung im linearen Bereich der P/I-Kurve (α) wesentlich steiler als für *M. obtusum* und $P_{\max}$ wurde bei niedrigeren Lichtintensitäten ($200 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) erreicht als bei *M. obtusum* ($700 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Die Sättigungskonstante I_K lag für *Syn. 6911* bereits bei $100 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$. *M. obtusum* - bei Starklicht vorkultiviert - zeigte dagegen eine Sättigungskonstante von $550 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Nach anfänglich starker linearer Abnahme der P-Werte bei höheren Lichtintensitäten als $700 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ schwächte sich die Abnahme bei Inkubation mit höheren Lichtintensitäten als $1500 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ für *M. obtusum* ab. Bei der Lichtintensität von $4100 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ konnten die Algen nur noch 19.6 % der maximal möglichen Menge an Kohlenstoff einbauen.

Die Abnahme der P-Werte nach Erreichen des $P_{\max}$ war für *Syn. 6911* im Unterschied zu *M. obtusum* stärker ausgeprägt. Bei Konstantlichtinkubation mit höheren Lichtintensitäten als $200 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ wurden die Algen umso stärker inhibiert, je höher die Lichtintensitäten waren. Bei der Lichtintensität von $550 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ konnten die Algen nur noch 56.2 % und bei der Lichtintensität von $4100 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ nur 1.9 % der maximal möglichen Menge an Kohlenstoff einbauen.

Bemerkenswerterweise konnte *Syn. 6911* bereits bei der Lichtintensität von $8.5 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ $3.9 \mu\text{gC mgPOC}^{-1} \text{h}^{-1}$ an Kohlenstoff fixieren, während *M. obtusum* bei dieser Lichtintensität nicht in der Lage war, Kohlenstoff zu fixieren.

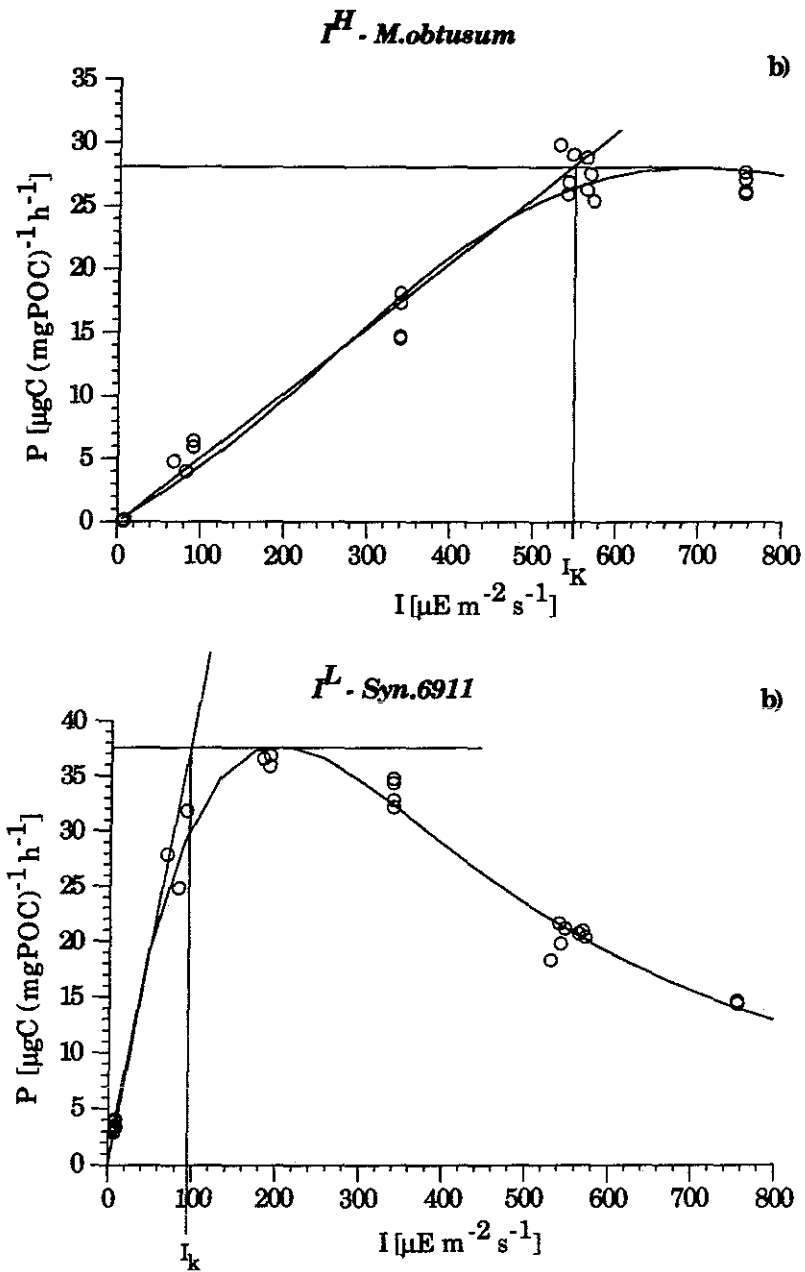
Die spezifischen $P_{\max}$ -Werte (zur Berechnung s. Kap. 2.6.4.2) sind in Tab. 3.3.2.2 dargestellt.



P/I-Kurven bei Konstantlichtinkubation im Expo-Schlitten

Abb. 3.3.2.1a: *M. obtusum*

Abb. 3.3.2.2a: *Syn. 6911*



P/I-Kurven bei Konstantlichtinkubation im Expo-Schlitten

Abb. 3.3.2.1b: Ausschnitt aus Abb. 3.3.2.1a mit Sättigungskonstante I_K .

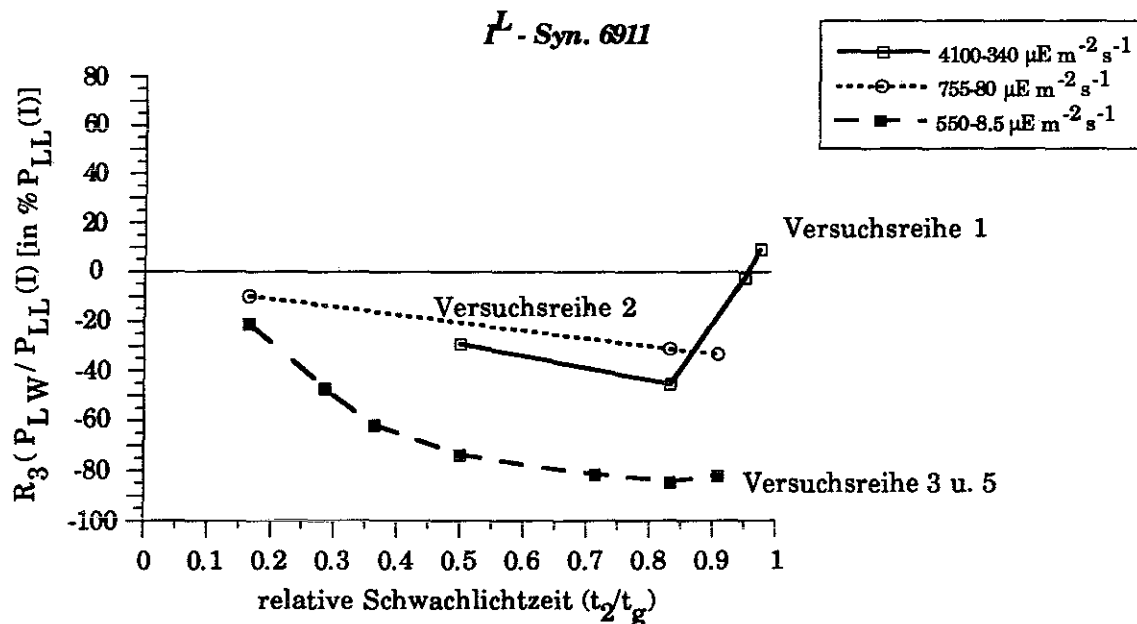
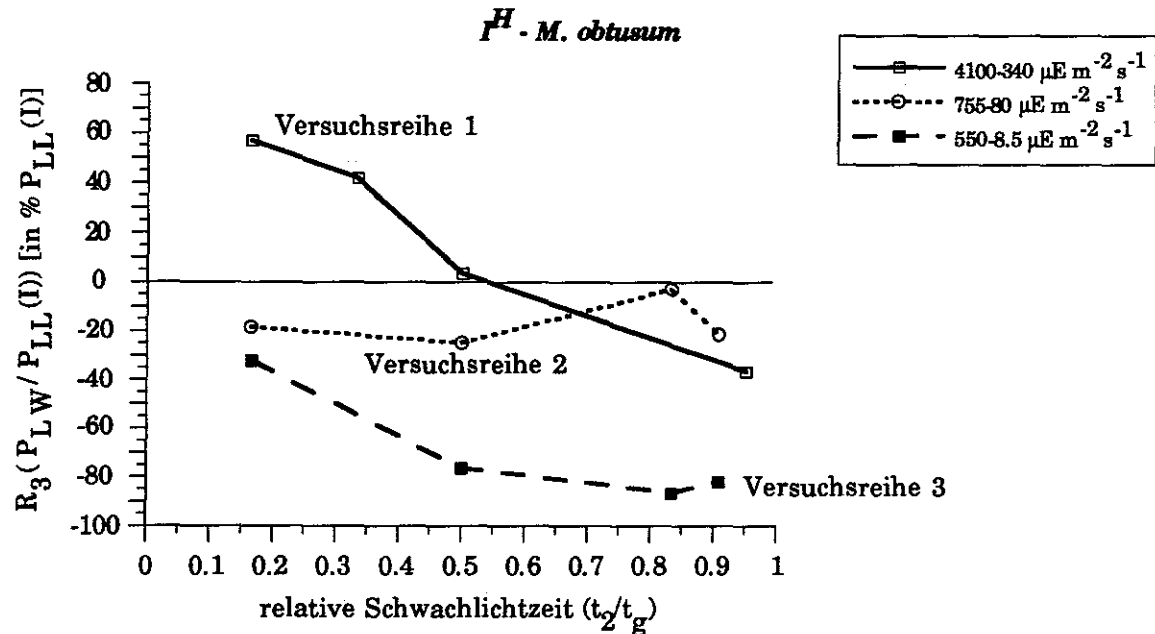
Abb. 3.3.2.2b: Ausschnitt aus Abb. 3.3.2.2a mit Sättigungskonstante I_K .

Tab. 3.3.2.2: POC-spezifische $P_{\max}$ -Werte für *Syn. 6911* und *M. obtusum*

	<i>Syn. 6911</i>	<i>M. obtusum</i>
$P_{\max}$ [$\mu\text{gC mgPOC}^{-1} \text{ h}^{-1}$]	37.5	28.5

3.3.3 Vergleich der in Wechsellicht und in Konstantlicht gemessenen C-Einbauraten nach Vergleichsansatz 3 (s. Kap. 2.6.4.5)

Die bei Konstantlicht gleicher Energie und gleicher Zeit erzielten C-Einbauraten konnten, bis auf wenige Ausnahmen, mit den Wechsellichtinkubationen nie erreicht werden. Das Ausmaß der Unterschiede zwischen den bei Wechsellicht erzielten C-Einbauraten und den bei Konstantlicht gleicher Energie erzielten C-Einbauraten war aber je nach Art des Versuchsansatzes für beide Algen unterschiedlich groß (Abb. 3.3.3.1 und Abb. 3.3.3.2).



Unterschiede zwischen den bei Inkubation im Wechsellicht in verschiedenen Versuchsreihen erzielten C-Einbauraten (P_{LW}) und den bei Inkubation im Konstantlicht gleicher mittlerer Intensität (Energie) und gleicher Zeit erzielten C-Einbauraten ($P_{LL}(\bar{I})$) in Abhängigkeit von der relativen Verweilzeit bei Schwachlicht (nach Vergleichsansatz 3, Kap. 2.6.4.5).

Abb. 3.3.3.1: *M. obtusum*

Abb. 3.3.3.2: *Syn. 6911*

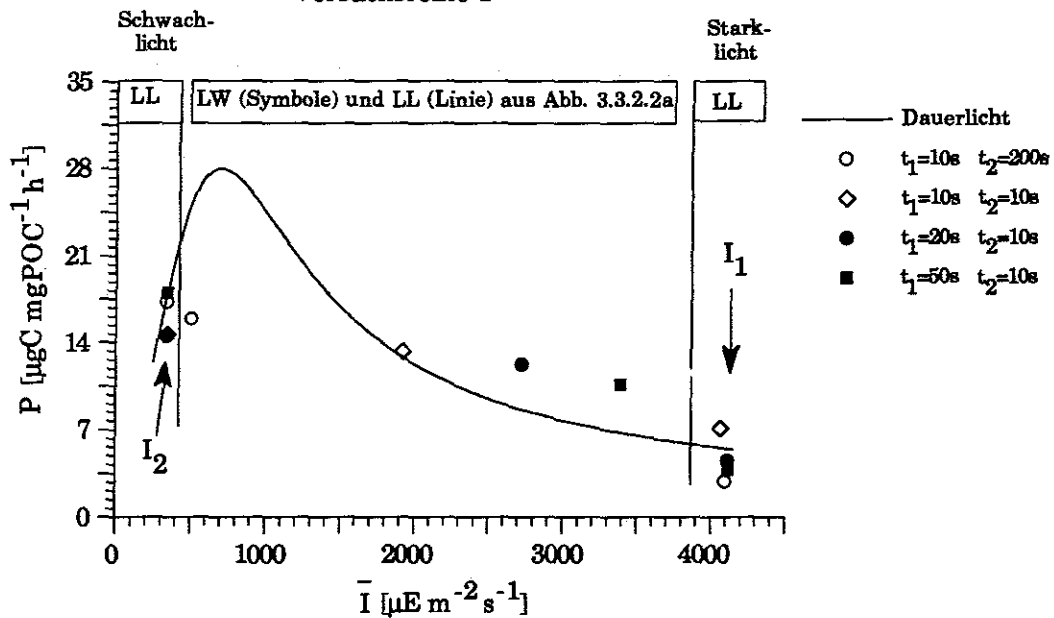
Sowohl für *M. obtusum* als auch für *Syn. 6911* waren die Unterschiede zwischen den bei Wechsellicht erzielten C-Einbauraten und den bei Konstantlicht gleicher mittlerer Lichtintensität erzielten C-Einbauraten nur dann gering, wenn die Verweilzeiten bei den verschiedenen hohen Lichtintensitäten so eingestellt waren, daß die Algen länger bei der Lichtintensität, bei der sie einen deutlichen Aktivitätsvorteil besaßen, als bei der Lichtintensität, bei der sie einen deutlichen Aktivitätsverlust aufwiesen, verweilten (Abb. 3.3.3.1 und 3.3.3.2). Deutliche Aktivitätsverluste erlitten sie bei Inkubation im Konstantlicht mit hohen Lichtintensitäten oder mit sehr niedrigen Lichtintensitäten.

Ebenfalls geringe ($\approx 20\%$) Unterschiede bestanden zwischen den bei Wechsellicht und Konstantlicht gleicher mittlerer Intensität erzielten C-Einbauraten, wenn die Algen zwischen Lichtintensitäten, die sich in der Nähe der $P_{\max}$ äquivalenten Lichtintensitäten befanden, oszillierten und wenn die niedrige Lichtintensität (I_2) für die Algen ausreichend hoch war, genügend Kohlenstoff fixieren zu können (Versuchsreihe 2).

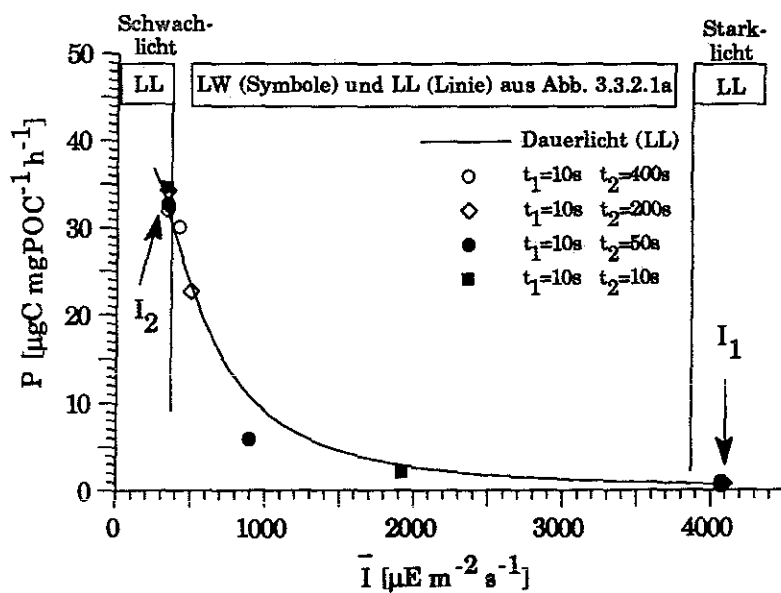
Wurde die niedrige Lichtintensität jedoch zu gering, um ausreichend Kohlenstoff zu fixieren, wichen die C-Einbauraten umso stärker von den bei Konstantlicht gleicher mittlerer Intensität erzielten C-Einbauraten ab, je länger die Verweilzeiten bei der niedrigeren Lichtintensität wurden. (Versuchsreihe 3 für *M. obtusum* bzw. Versuchsreihe 3 u.5 für *Syn. 6911*). Die Unterschiede waren beträchtlich, je nachdem zu welchem Bereich der P/I-Kurve die bei Wechsellicht erhaltenen mittleren Lichtintensitäten gehörten. Die einzige Ausnahme bildete der Versuchsansatz 1 für *M. obtusum*.

Nur im Versuchsansatz 1 (Wechsellicht zwischen 4100 und $340 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) konnte *M. obtusum* bei einigen LW bezogen auf mittlere Lichtintensitäten mehr Kohlenstoff fixieren als bei Konstantlicht gleicher mittlerer Lichtintensität (Abb. 3.3.3.1 und 3.3.3.3). Die Höhe des Einbaues des Kohlenstoffeinbaues war abhängig von der Verweildauer bei den

Versuchsreihe 1



Versuchsreihe 1



Bei Inkubation im Konstantlicht (LL) und Wechsellicht (WL) der Versuchsreihe 1 erzielte POC-spezifische C-Einbauraten (P) in Abhängigkeit von der mittleren Lichtintensität ($\bar{I}$).

Abb. 3.3.3.3: *M. obtusum*

Abb. 3.3.3.4: *Syn. 6911*

verschiedenen Lichtintensitäten. Bei Verweildauern von 50 s und 20 s bei $4100 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ und 10 s bei $340 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (entspricht den relativen Schwachlichtzeiten von 0.17 und 0.34) konnte *M. obtusum* um 57 % bzw. um 42 % mehr an Kohlenstoff fixieren, als bei Konstantlicht der gleichen Energie. Bei der Verweilzeit von 10 s bei $4100 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ und 10 s bei $340 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ bestand kein Unterschied mehr zwischen der Inkubation bei Wechsellicht und der Inkubation bei Konstantlicht. Dagegen waren die bei Wechsellicht erzielten C-Einbauraten im Vergleich zu den bei Konstantlicht gleicher mittlerer Lichtintensität erzielten Raten um 37 % geringer, wenn die Algen bei der Lichtintensität von $340 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ wesentlich länger als bei der Lichtintensität von $4100 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ verweilten. *M. obtusum* war somit in der Lage beim Wechsel zwischen sehr hohen Lichtintensitäten, bei denen sie bei Inkubation bei Konstantlicht (Kap. 3.3.2) stark inhibiert wurden und niedrigeren Lichtintensitäten, bei denen sie nicht inhibiert wurden, mehr Kohlenstoff als bei Konstantlicht gleicher mittlerer Energie einzubauen, solange die Algen länger bei der höheren Lichtintensität als bei der niedrigeren Lichtintensität verweilten. Wurden dagegen die Verweilzeiten bei den höheren Lichtintensitäten im Vergleich zu den Verweilzeiten bei den niedrigeren Lichtintensitäten im lichtlimitierten Bereich zu kurz, konnten die Algen bei Konstantlicht der gleichen mittleren Intensität mehr an Kohlenstoff fixieren.

Im Vergleich zu *M. obtusum* fixierte *Syn. 6911* bei dem Wechsel zwischen 4100 und $340 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ nahezu die Mengen an Kohlenstoff, die sie bei Konstantlicht der gleichen mittleren Intensität fixierten, wenn die Algen wesentlich länger bei der niedrigeren Lichtintensität (400 s und 200 s) als bei der höheren Lichtintensität (10 s) verweilten (Abb. 3.3.3.2 u. 3.3.3.4). Hier ist zu beachten, daß nur zwischen den Lichtintensitäten 340 und $755 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ Inkubationen bei Konstantlicht vorgenommen wurden und der Fit der P/I-Kurve, der die Grundlage für den Vergleichsansatz bildet, hinreichend abgesichert ist. Weil zwischen den Lichtintensitäten 755 und $4100 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ keine Inkubation für *Syn. 6911*, mehr vorgenommen wurden, ist es durchaus denkbar, daß der Fit zwischen den Lichtintensitäten 755 und $1100 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ steiler verläuft und sich somit der Unterschied bei der Verweilzeit von 10 s bei schwachen Licht und 50 s bei starkem Licht erklären ließe.

Für den Vergleich zwischen *M. obtusum* und *Syn. 6911* ist zu bedenken, daß der Positionswechsel im Versuchsansatz 1 für *Syn. 6911* zwischen Lichtintensitäten erfolgte, bei denen die Algen gehemmt wurden, obgleich sie bei der Konstantlichtinkubation bei der Lichtintensität von $340 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ nur schwach inhibiert waren (13.7 %), während der Positionswechsel in diesem Versuchsansatz für *M. obtusum* zwischen Lichtintensitäten erfolgte, bei denen die Algen zum einen stark gehemmt wurden und

zwischen Lichtintensitäten, die im α -Bereich der P/I-Kurve lagen. In diesem Bereich war nur das Licht für *M. obtusum* limitierend, so daß sie den gesamten zu Verfügung stehenden Kohlenstoff während der Verweilzeit bei dieser Lichtintensität fixieren konnten.

Eine ähnliche Situation wie für *M. obtusum* in Versuchsreihe 1 (Wechsellichtinkubation mit Positionswechsel zwischen 4100 und 340 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) bestand für *Syn. 6911* im Versuchsreihe 2 (Wechsellichtinkubation mit Positionswechsel zwischen der Lichtintensität 755 und 80 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$). *Syn. 6911* wurde bei der Inkubation im Konstantlicht bei 755 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ deutlich gehemmt (- 62.7 %) und bei 80 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ war nur die Lichtintensität das limitierende Substrat, weil sich diese Lichtintensitäten analog zu Versuchsreihe 1 für *M. obtusum* im α -Bereich der P/I-Kurve befanden. *Syn. 6911* war jedoch auch bei dieser Versuchsreihe nicht in der Lage, die bei Konstantlichtinkubation gleicher Energie erzielten C-Einbauraten zu erreichen. Nur bei der Inkubation mit der relativen Schwachlichtzeit 0.17 (entspricht 50 s Verweilzeit bei der niedrigeren Lichtintensität von 80 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ und 10 s Verweilzeit bei der höheren Lichtintensität von 755 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) waren die Unterschiede zwischen den bei Wechsellicht erzielten Raten und den bei Konstantlicht gleicher Lichtdosis erzielten C-Einbauraten gering. Mit größeren relativen Schwachlichtzeiten, also längeren Verweilzeiten bei der schwächeren Lichtintensität, wurden diese Unterschiede größer.

3.3.4 Vergleich der in Wechsellicht und in Konstantlicht erzielten C-Einbauraten nach Vergleichsansatz 2 (Kap. 2.6.4.5)

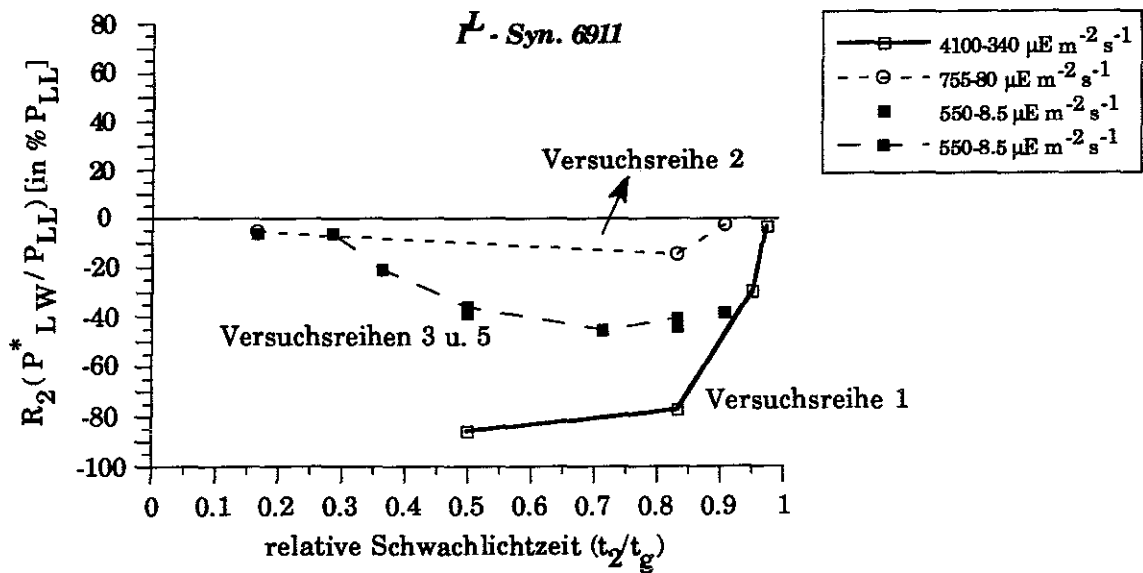
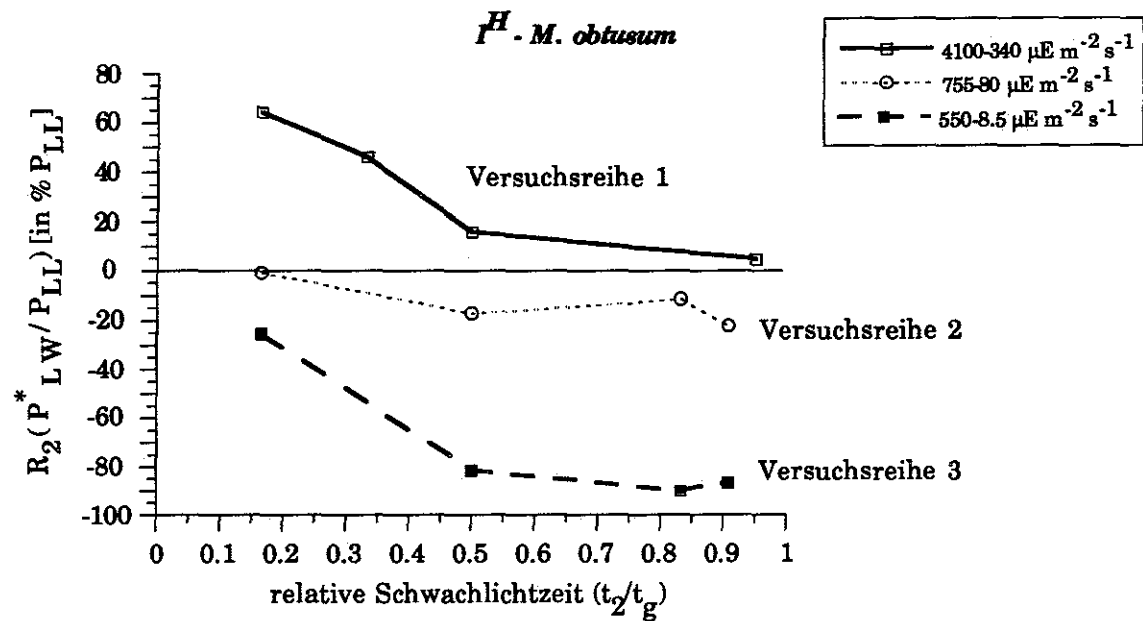
M. obtusum konnte in Versuchsreihe 1 im Vergleich zu Konstantlicht gleicher Intensität und gleicher Zeit mehr Kohlenstoff einbauen, je kürzer die relativen Schwachlichtzeiten, also die Verweilzeiten bei Schwachlicht im Verhältnis zu den Verweilzeiten bei Starklicht, wurden (Abb. 3.3.4.1). Bei der relativen Schwachlichtzeit von 0.167 betrug der Unterschied zu Konstantlicht +64 %. Mit größer werdender relativer Schwachlichtzeit verringerte sich der Unterschied gegenüber Konstantlicht und bei der relativen Schwachlichtzeit von 0.976 war kein Unterschied mehr zu erkennen.

Im Versuchsreihe 2 (Abb. 3.3.4.1) waren für *M. obtusum* die Unterschiede zwischen den Wechsellichtinkubationen und den Inkubationen bei Konstantlicht der gleichen Intensität und Zeit gering. Je länger allerdings *M. obtusum* bei 80 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ verweilte, desto größer wurden die Unterschiede. Sie betrugen dennoch selbst bei der längsten

Verweildauer (100 s) bei Schwachlicht im Verhältnis zur Verweildauer bei Starklicht (10 s) nicht mehr als 22.3 %.

Wurde dagegen die Exposition von *M. obtusum* bei den Lichtintensitäten, bei der sie nahezu $P_{\max}$ erzielen ($550 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) durch Wechsel zu sehr niedrigen Lichtintensitäten ($8.5 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) unterbrochen, war *M. obtusum* nicht in der Lage gleichviel Kohlenstoff zu fixieren, wie bei Konstantlicht gleicher Intensität und gleicher Zeit (Abb. 3.3.4.1). Bei der relativen Schwachlichtverweilzeit von 0.5 betrug der Unterschied zu Konstantlicht 80.3 %. Längere Verweilzeiten bei Schwachlicht vergrößerten die Unterschiede zu Konstantlicht nicht mehr.

Syn. 6911 erzielte während der Inkubationen der Versuchsreihe 2 nahezu die C-Einbauraten, die die Algen auch bei Konstantlicht gleicher Intensität und gleicher Zeit erzielen (Abb. 3.3.4.2). Die Raten waren zwischen 2.6 und 14.7 % geringer.



Unterschiede zwischen den bei Inkubation im Wechsellicht in verschiedenen Versuchsreihen erzielten C-Einbauraten (P_{LW}) und den bei Inkubation im Konstantlicht gleicher Intensität und gleicher Zeit erzielten C-Einbauraten (P_{LL}^*) in Abhängigkeit von der relativen Verweilzeit bei Schwachlicht (nach Vergleichsansatz 2, Kap. 2.6.4.5).

Abb. 3.3.4.1: *M. obtusum*

Abb. 3.3.4.2: *Syn. 6911*

Während der Inkubation in den Versuchsansätzen 3 und 5 erreichten die Algen ebenfalls die bei Konstantlicht gleicher Intensität und Zeit erzielten C-Einbauraten, wenn die relative Verweilzeit bei Schwachlicht kleiner als 0.33 war (Abb.3.3.4.2). Mit größeren Verweilzeiten bei Schwachlicht wurden die Unterschiede gegenüber der Inkubation zu Konstantlicht gleicher Intensität und Zeit größer. Sie nahmen von der Inkubation bei relativen Schwachlichtzeiten von 0.33 bis zu der relativen Schwachlichtzeit von 0.5 auf 38.7 % ab. Bei Inkubation mit größeren relativen Schwachlichtzeiten als 0.5 (relative Schwachlichtzeiten 0.71, 0.83 und 0.91) pendelten sich die Unterschiede auf dem Niveau von 40 ± 4 % ein und vergrößerten sich nicht mehr.

Bei der Inkubationen der Versuchsreihe 1 erzielt *Syn. 6911* nur bei der größten relativen Schwachlichtzeit von 0.98 nahezu die C-Einbauraten, die sie bei Konstantlicht gleicher Intensität und Zeit erzielten (Abb.3.3.4.2). Bereits häufigere Verweilzeiten bei Starklicht (relative Schwachlichtzeit 0.95) hatten um 29.8 % niedrigere C-Einbauraten als bei Konstantlicht gleicher Intensität und Zeit zur Folge. Bei der Inkubation mit der relativen Schwachlichtzeit von 0.83 betrug der Unterschied zu Konstantlicht der gleichen Intensität und gleicher Zeit 80 %. Weil auch bei Inkubationen mit der relativen Schwachlichtzeiten von 0.5 die Unterschiede auf dem gleichen Niveau wie bei der Inkubation mit der relativen Schwachlichtzeit von 0.83 blieben, wurden weitere Experimente mit kleineren relativen Schwachlichtzeiten als 0.5 nicht mehr durchgeführt.

Bei Inkubationen der Versuchsreihe 4, bei denen die Frequenzen variiert wurden, während das Verhältnis Schwachlicht zu Starklicht konstant 2:1 betrug (Abb. 3.3.4.3), zeigte sich, daß *Syn. 6911* bei Wechsellichtinkubation mit der niedrigsten Frequenz nahezu die bei Konstantlicht gleicher Intensität und Zeit erzielten C-Einbauraten erreichte, während mit höheren Frequenzen die bei Wechsellicht erzielten C-Einbauraten im Vergleich zu Konstantlicht gleicher Intensität und Zeit umso stärker abnahmen, je höher die Frequenzen wurden.

M. obtusum hingegen konnte bei keiner Frequenz die bei Konstantlicht erzielten C-Einbauraten erreichen. Zwischen den Inkubationen mit den Frequenzen 0.0057, 0.0029 und 0.00057 bestanden nur geringe Unterschiede. Die Unterschiede zu Konstantlicht der gleichen Intensität und gleicher Zeit betrugen zwischen 49-57%. Bei der höchsten Frequenz von 0.029 vergrößerten sich die Unterschiede noch weiter auf 83 %. Dieser Wert wurde allerdings nicht mehr explizit ermittelt, sondern aus der Graphik 3.3.4.1 abgelesen.

Verhältnis Starklicht zu Schwachlicht 1:2

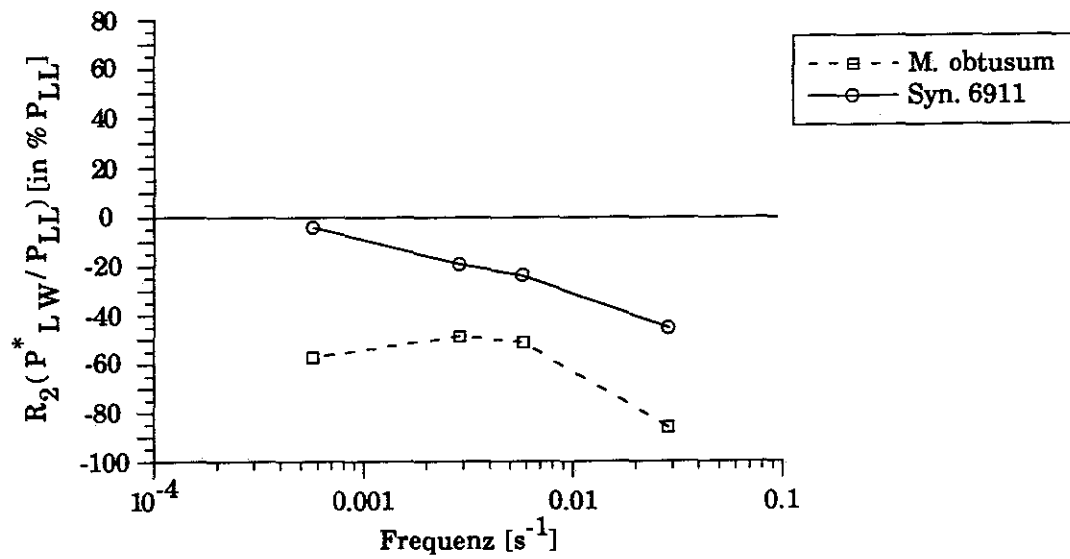


Abb. 3.3.4.3: Unterschiede zwischen den bei Inkubation im Wechsellicht in verschiedenen Versuchsreihen erzielten C-Einbauraten (P_{LW}) und den bei Inkubation im Konstantlicht gleicher Intensität und gleicher Zeit erzielten C-Einbauraten (P_{LL}^*) in Abhängigkeit von der Frequenz (nach Vergleichsansatz 2, Kap. 2.6.4.5).

4. Diskussion

Die Grundfrage der vorliegenden Arbeit, ob Mikroalgen bei Exposition im intermittierenden (LDW) oder im fluktuierenden Licht (LW) mit Periodenlängen zwischen Sekunden und Minuten die gleiche lichtäquivalente Leistung wie bei statischer Exposition im konstanten Licht (LL) bringen, läßt sich nur für ganz bestimmte Versuchsbedingungen positiv beantworten. Unter den meisten Bedingungen reagierten die von mir untersuchten Algen auf periodische Lichtintensitätsänderungen mit verminderten oder gesteigerten Produktionsraten.

Dies macht deutlich, daß statische Inkubationen, wie sie im Gewässer häufig zur Produktionsmessung eingesetzt werden (Gallegos u. Platt, 1981; Harris 1986; Übersichtsartikel Prezelin et al., 1991), nicht notwendigerweise die Produktionsraten widerspiegeln, die die Algen bei den mehr oder weniger periodischen Lichtintensitätsänderungen des natürlichen Lichtfeldes erzielen würden. Vielmehr werden die auf Messungen im Konstantlicht beruhenden Angaben über die Produktionsraten in situ in gewissen Maße über- oder unterschätzt.

Das Ausmaß der Differenz zwischen der Produktion in LL und der in LDW bzw. LW gemessenen Leistung war u.a. abhängig von der Höhe der eingestrahlten Lichtintensität und von der Länge der der Lichtphase vorausgehenden Dunkelzeiten. Adaptation an Schwach- oder Starklicht hatte dagegen nur einen geringen Einfluß auf das Reaktionsverhalten zwischen dynamischer und statischer Exposition. Die Experimente veranschaulichten weiterhin, daß sich das Cyanobacterium *Syn. 6911* und die Grünalgen *M. obtusum* bzw. *S. obliquus* in ihrer Reaktion auf variable Lichtbedingungen unterschieden.

4.1 Kulturbedingungen

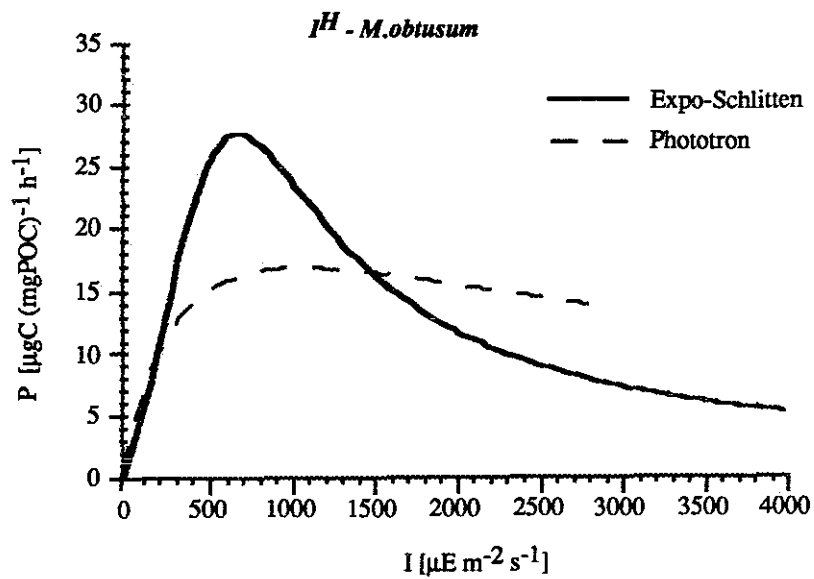
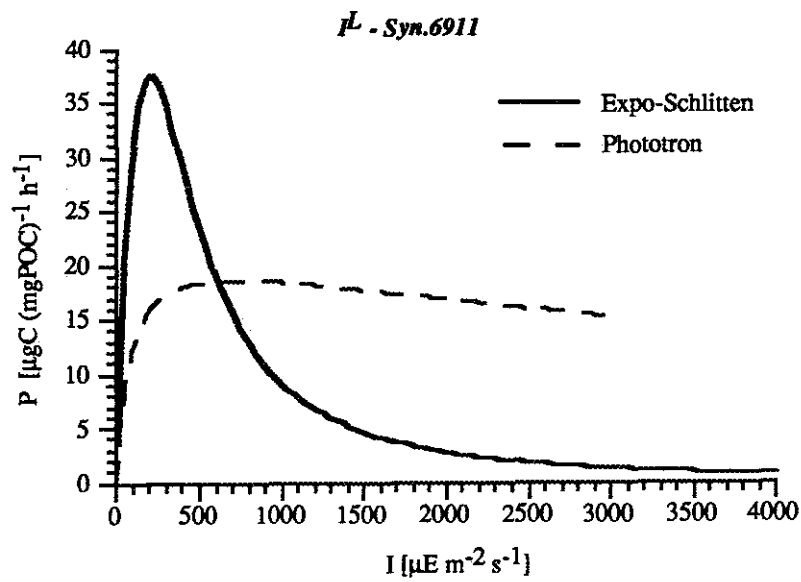
Da die Produktion von Mikroalgen auf Wechsellicht in starkem Maße vom physiologischen Zustand abhängen kann, was auch beim Vergleich mit Literaturangaben zu berücksichtigen ist, sei an dieser Stelle nochmals zusammengefaßt, unter welchen Bedingungen die Anzucht meiner Untersuchungsobjekte erfolgte.

Die Grünalge *M. obtusum* und das Cyanobacterium *Syn. 6911* wurden in den Vorkulturen bewußt nicht unter Optimalbedingungen gehalten, sondern bei suboptimaler

Temperatur (20°C) und suboptimaler CO₂-Versorgung (begast wurde mit Luft) (s. Kap. 2.5). Das Temperaturoptimum liegt für diese Algen bei ungefähr 30°C (Soeder u. Hegewald, 1988), die optimale CO₂-Konzentration für dichte Algenkulturen im Luft/CO₂-Gemisch zwischen 1-3 % (v/v) CO₂ (Borowitzka u. Borowitzka, 1988). Obwohl die von mir verwendete CO₂-Konzentration nur 0.03 % betrug, kann man davon ausgehen, daß die Algen nicht CO₂-limitiert waren, weil die Biomassenkonzentrationen in den Kulturgefäßen relativ gering waren (s. Kap. 2.5; Falkowski, 1984) und die Begasungsraten hoch (Märkl, 1980). Es wurde Wert darauf gelegt, die Kulturbedingungen möglichst den in einem Gewässer gegebenen Bedingungen anzunähern.

Die Anzuchtbedingungen und Wachstumsleistungen (im Chemostaten) der für die Experimente im Phototron und Expo-Schlitten eingesetzten Algen waren nahezu gleich (s. Tab. 2.6 und 2.7 in Kap. 2.5). Dennoch war die P/I-Abhängigkeit im Konstantlicht für beide Experimentiersysteme deutlich verschieden. Für *Syn. 6911* war $P_{\max}$ im Expo-Schlitten wesentlich höher als im Phototron, I_k war gleich (Abb. 4.1.1). *M. obtusum* zeigte bei Exposition im Expo-Schlitten ein höheres $P_{\max}$ als im Phototron, I_k war unterschiedlich (Abb. 4.1.2). Bei Exposition im Expo-Schlitten wurden beide Algen durch hohe Lichtintensitäten wesentlich stärker gehemmt als im Phototron. Die Hemmung ist wahrscheinlich darin begründet, daß die im Expo-Schlitten aus technischen Gründen als Lichtquelle verwendete HQI-Lampe (Kap. 2.4.1.3) einen Anteil kurzwelliger Strahlung besaß, der vom Aquariumplexiglas nicht absorbiert werden konnte. Langwelliges UV-Licht kann auch bei Algen Hemmeffekte bewirken (Lorenzen, 1979; Kirk, 1983). Weil die Exposition der Algen in variablem und konstantem Licht immer bei der gleichen Lichtqualität stattfand, hatte die Lichtqualität jedoch keinen Einfluß auf den direkten Vergleich. Der Vergleich der im Phototron und im Expo-Schlitten gewonnenen Ergebnisse wird jedoch erschwert.

Scenedesmus obliquus 276-3a wurde mit höherer CO₂-Konzentration im Belüftungsgas kultiviert (1 % (v/v) CO₂). Die Temperatur betrug 24°C. Dies entsprach den Bedingungen, bei denen diese Algen in Massenkulturen produziert werden (Borowitzka u. Borowitzka, 1988; Hartig et al., 1988).



Vergleich der im Konstantlicht in Phototron und Expo-Schlitten bestimmten
POC-spezifischen P/I-Kurven

Abb. 4.1.1: *Syn. 6911*

Abb. 4.1.2: *M. obtusum*

4.2 Wirkung intermittierenden Lichtes (LDW) auf die photosynthetische Stoffproduktion

Werden mit Hilfe der ^{14}C -Methode Primärproduktionsraten an Planktonalgen aus dem Freiland durchgeführt, so gilt die Vernachlässigung extrazellulärer Photosyntheseprodukte als Kunstfehler (Harris, 1978), weil die neugebildete organische Substanz an das Wasser beträchtlich sein kann (bis $> 90\%$). Andererseits findet man in Arbeiten für "gesunde" Phytoplanktonproben aus eutrophen Gewässern meist die Angabe, daß die extrazellulären Produkte bei 1-5 % der Gesamtfixierung lagen (Fogg, 1974; Nixdorf u. Fulda, 1989). Bei meinen Objekten lagen die extrazellulären Verluste stets in dieser Größenordnung. Deshalb habe ich sie nicht gesondert ausgewiesen und behandelt, andererseits aber auch nicht den C-Einbau in die partikuläre Fraktion pauschal korrigiert.

Die von mir untersuchten Testalgen reagierten insofern unterschiedlich, als die lichtäquivalente Produktivität von *Syn. 6911* bereits bei kurzen Dunkelphasen unter die Leistung in Konstantlicht abfiel, (Abb. 3.2.6.3 und 3.2.6.5), was bei den Grünalgen erst auftrat, wenn die Dunkelphasen des LDW länger als die Lichtphasen waren (Abb. 3.1.3.4, 3.2.6.4 und 3.2.6.7). Bei *M. obtusum* und *S. obliquus* stimmte die lichtäquivalente photosynthetische Biomassenproduktion bei LDW-Inkubation bzw. LDW-Kultivierung mit kurzen Dunkelphasen entweder mit der Leistung in Konstantlicht überein (bei $I < I_K$ und $I = I_m$) oder sie war unter dem Einfluß überoptimaler Lichtintensitäten ($I > I_m$) um bis zu 30 % gegenüber Konstantlicht gleicher Intensität erhöht (Abb. 3.1.3.4 und Abb. 3.2.6.4).

Diese Befunde widerlegen für die in LDW mit langen relativen Dunkelzeiten exponierten Grünalgen (> 0.5) und für die Cyanobakterien generell bei allen LDW, die einfachste denkbare Vorstellung, wonach die im intermittierenden Licht erzielten lichtäquivalenten Produktionsraten gleich den Konstantlichtraten sein sollten. Man kommt infolgedessen nicht umhin, Übergangseffekte von Dunkel nach Licht ($D \rightarrow L$) und von $L \rightarrow D$ zu berücksichtigen. Mangels eigener Messungen stütze ich mich dabei auf Literaturangaben.

Betrachten wir zunächst den Übergangseffekt von $D \rightarrow L$. Schaltet man nach vorausgehender Dunkelphase die Belichtung ein, so wird der stationäre Photosynthesewert erst mit einer zeitlichen Verzögerung erreicht (z.B. Rabinowitch, 1956). Dieser im einzelnen höchst komplexe Vorgang wird in der Literatur als "Induction", "Ansprungeffekt", "Übergangseffekt", "Lag-Phase" und "Transient" bezeichnet. Im folgenden werden diese bei D-L-Übergang beobachteten zeitabhängigen Prozesse als D-L-Transients bezeichnet.

Kurvenverlauf und Zeiten der D-L-Transients sind abhängig vom untersuchten Objekt und von verschiedenen anderen Faktoren u.a. vom Entwicklungsstadium der Algen, von der Voradaptationsphase, dem Nährstoffangebot, dem Lichtangebot und der Temperatur. Die typischen Übergangszeiten der D-L-Transients betragen einige Sekunden bis mehrere Minuten, im Mittel etwa 30 s. Die an isolierten Chloroplasten höherer Pflanzen gewonnen Erkenntnisse (Walker, 1973 u. 1976; Walker et al., 1973 u. 1983) sind nicht ohne weiteres auf Algen übertragbar, weil diese eine wesentlich komplexere Struktur besitzen und auch die Interaktionen zwischen Plastiden und Mitochondrien eine Rolle spielen (z.B. Konkurrenz um P_i , Strotmann pers. Mitteilung, 1992). In erster Linie war der zeitliche Verlauf und die Ausprägung der Effekte abhängig von der Länge der vorausgehenden Dunkeldauer (Walker et al., 1973; Döhler, 1973a; Veljovic-Jovanovic u. Cerovic, 1991). Die Höhe der Lichtintensität ist dagegen für den zeitlichen Verlauf nicht entscheidend (Walker et al., 1973).

Bei den D-L-Transients wird der stationäre Wert erst nach Auftreten eines Maximums (post illumination burst) am Anfang der Belichtung und nach Durchlaufen eines Minimums allmählich erreicht (Abb. 4.2.1, Ried, 1969; Döhler 1973b; Dromgoole u. Jackson, 1987)

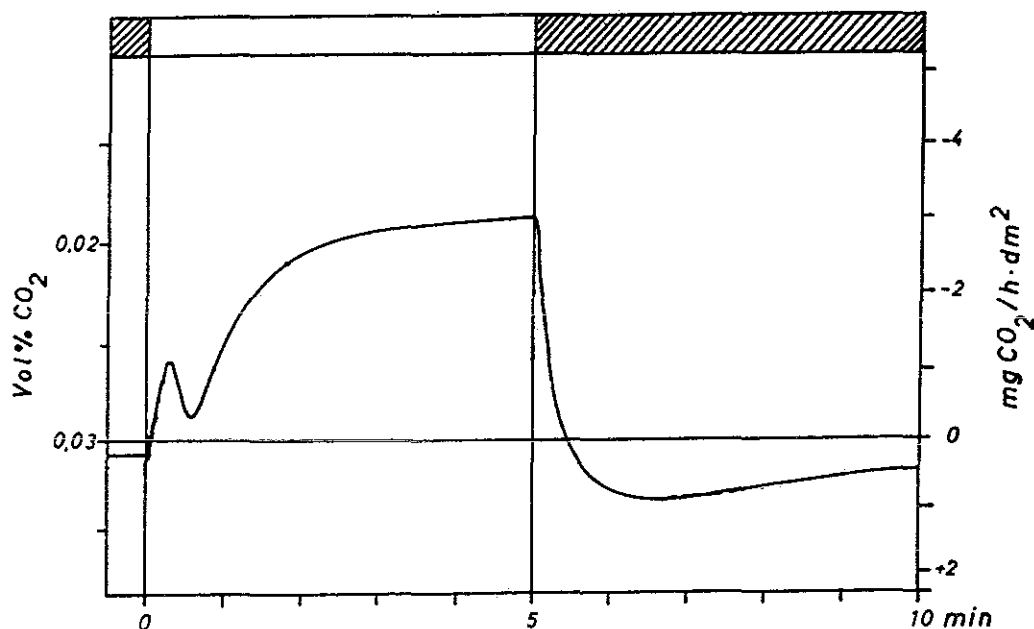


Abb. 4.2.1: L-D-Transient des CO_2 -Gaswechsels bei *Chlorella vulgaris* (211-11 f). Die stationäre Photosyntheserate wird erst nach Auftreten eines Maximums am Abfang der Belichtung und nach Durchlaufen eines Minimums allmählich erreicht (aus Döhler, 1973b). 25°C, Durchströmung der Assimilationskammer mit wasserdampfgesättigter Luft (0.03 Vol % CO_2 , 15 l h^{-1}), Beleuchtungsstärke 10000 Lux

oder O_2 -Produktion und Fluoreszenz durchlaufen eine Reihe periodischer Schwingungen (s. Abb. 4.2.2). Diese, in der Literatur als Oszillationen bezeichneten, Schwingungen dauern im Verlauf der D-L-Transients bei Algen (Bannister, 1965), und bei isolierten Chloroplasten (Furbanks u. Horton, 1987) bis zu 10 s oder auch länger (Walker et al., 1983; Stitt u. Schreiber, 1988). Die Oszillationen veranschaulichen, daß unmittelbar nach der Belichtung komplexe Reaktionen ablaufen bis ein homöostatisches Gleichgewicht erreicht ist. Ursache für die Induktion der Oszillation sind u.a. das sich ändernde Verhältnis von anorganischen und organischen Phosphatkonzentrationen während der Belichtung (Lilley et al., 1977; Marques et al., 1987), die Länge der Dunkelphasen (Veljovic-Jovanovic u. Cerovic, 1991), die Änderungen der P_i -Konzentration im umgebenden Medium (Stitt, 1986; Marques et al., 1987) oder interner Pools der Metaboliten des Benson-Calvin-Zyklus (z.B. Phosphoglycerat, Dihydroxyacetonphosphat; Furbanks u. Horton, 1987; Veljovic-Jovanovic u. Cerovic, 1991).

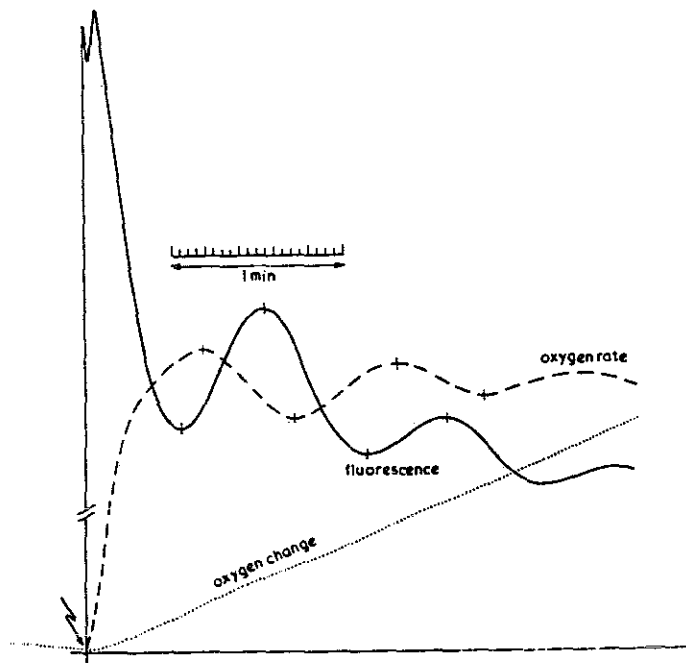


Abb. 4.2.2: L-D-Transient bei *Spinat* (an Blattstücken). Die Oszillationen des freigesetzten O_2 und des emittierten Fluoreszenzlichtes sind antiparallel mit leichter zeitlicher Versetzung (aus Walker et al., 1983)

Der Nachweis der Oszillationen wurde mit verschiedenen Meßmethoden geführt, die unterschiedliche Interpretationsmöglichkeiten zuließen. Als besonders aufschlußreich erwies sich die Messung der Chlorophyllfluoreszenz parallel zur Sauerstoffmessung, weil daraus hervorgeht, daß die Sauerstofffreisetzung oder die CO_2 -Fixierung eng mit den Intensitätsänderungen der Chlorophyllfluoreszenz korrelierten (s. auch Abb. 4.2.2,

Walker et al., 1983; Stitt u. Schreiber, 1988). Die Messung der Chlorophyllfluoreszenz hatte den Vorteil einer besseren Signalübertragung bei gleichzeitiger Reduzierung des Hintergrundrauschens (signal-to-noise-ratio). Setlik (1954) und Ried (1969 u. 1970) gewannen ihre Erkenntnisse mittels polarographischer Aufzeichnung der O₂-Produktion, während Döhler (1973a,b) mittels der URAS-Methode die CO₂-Kinetik verfolgte. Das Verhältnis zwischen O₂-Produktion und CO₂-Assimilation ist insbesondere während der Induktionsphase deutlich verschieden von dem während der stationären Phase in Konstantlicht erreichten. Deshalb werden mit unterschiedlichen Methoden nicht identische Kinetiken gemessen.

Als weitere Ursachen für den D-L-Transient werden neben den bereits beschriebenen substrat- auch enzymabhängige Limitierungen verantwortlich gemacht (Noctor u. Mills, 1987). Es ist bekannt, daß neben den Konzentrationen der Zwischenprodukte des Calvin-Zyklus auch die Aktivitäten von verschiedenen Enzymen des Calvin-Zyklus in den ersten Minuten nach der Belichtung zunehmen. Die Aktivitätszunahme einiger mit der Photosynthese assoziierter Enzyme soll auf ihrer Thiol-Modulation durch das Thioredoxin-System beruhen (Buchanan, 1984; Scheibe, 1991). Noctor et al. (1987) konnten zeigen, daß für die Grünalge *Dunalliella* die thiol-vermittelte Enzymaktivierung zur Begrenzung der CO₂-Fixierung während des D-L-Transients beiträgt.

Nach Rabinowitch (1956) sind LDW mit mittleren Zyklusdauern (s-min) bei Licht:Dunkel = 1:1 aufgrund der L-D-Transients produktionsbegrenzend. Bei mittleren Zyklusdauern konnten bereits Garner u. Allert (1931 in Rabinowitch, 1956) für die Pflanze *Cosmos sulphureus* (Abb. 4.2.3) und Aufdemgarten (1939 in Rabinowitch, 1956) für die Ulotrichales *Hormidium flaccidum* und *Stichococcus bacillaris*, Produktionsvermindierungen durch intermittierende Belichtung feststellen.



Abb. 4.2.3: Größenentwicklung der Asteraceae *Cosmos sulphureus* nach Anzucht in LDW mit verschiedenen Zyklusdauern (Licht:Dunkel = 1) (nach Garner u. Allert, 1931 aus Rabinowitch, 1956)

Auch der L-D-Transient, d.h. der Übergang von Licht zum Dunkel, ist für die Bewertung von LDW-Experimenten von Belang. Nach einer vorausgehenden Belichtung werden in der Dunkelphase die Konzentrationen des anorganische Phosphatpools und bestimmte Zwischenprodukte des Calvin-Zyklus abgebaut. Je länger die Dunkelphase dauert, desto vollständiger ist die Erschöpfung (Entleerung). In der Lichtphase müssen zuerst die Zwischenprodukte regeneriert werden. Ferner muß im Licht der Protonengradient erneut aufgebaut werden. Eine Untereinheit der ATPase wird durch den Protonengradient aktiviert und hierdurch das Thioredoxin moduliert (Strotmann, per. Mitteilung, 1992). Hierdurch können die Schlüsselenzyme erneut aktiviert werden und ihre katalytische Funktion übernehmen. Der L-D-Transient ist umso vollständiger, je länger die der Lichtphase vorausgehende Dunkelphase andauert.

Weiterhin ist für die Bewertung von LDW-Experimenten von Bedeutung, daß interne Reserven, die während der Hellphase aufgebaut werden, während der L-D-Transients genutzt werden können. In diesem Falle könnte der Stoffwechsel und damit das Wachstum z.B. für einige Minuten aufrechterhalten bleiben, die Lichtausnutzung höher und die Produktionsraten trotz der Dunkelphasen sogar gleich den im konstanten Licht erzielten sein (R_1) (Lee u. Pirt, 1981). Obwohl ich es in meinem Experimenten nicht beobachten konnte, ist es denkbar, daß die Algen bei Exposition mit sehr kurzen relativen Dunkelzeiten auch die bei Konstantlicht gleicher totaler Zeit und Intensität erzielten

Produktionsraten erreichen. Beobachtet wurde dies bei Exposition mit sehr kurzen Lichtblitzen von 1000 Hz (bei Licht:Dunkel=1; Phillips u. Myers, 1954). Lee u. Pirt (1981) konnten zeigen, daß die chlorococcale Alge *Chlorella* 211/8k (Sorokin strain) auch bei Exposition mit mittleren LDW ihr maximales Wachstum bei lichtgesättigten Bedingungen fortsetzen konnte, wenn sie für 9.2 s im Dunkeln verweilte. Bei einem Testzyklus von 40 s entsprach das einer relativen Dunkelzeit von 0.23. Przytocka-Jusiak et al. (1984) beobachteten, daß die Produktionsraten für die Grünalge *Stichococcus bacillaris* bei intermittierendem Licht mit langen Testzyklen von 24 h bei relativen Dunkelzeiten zwischen 0.13 und 0.38 sogar bis zu 100 % im Vergleich zu konstantem Licht anstiegen. Wie bereits oben betont, kann man derartige Angaben ohne Kenntnis der Randbedingungen (physiologischer Zustand bezogen auf die jeweils optimalen Lichtintensität- und -qualitäten) nicht befriedigend interpretieren. Auch terrestrische Pflanzen, die im fluktuierenden Licht exponiert wurden (Wechsel zwischen I_m und I_K), konnten die CO_2 -Fixierung während der Schwachlichtphase mit einer hohen Rate fortsetzen ("post illumination CO_2 fixation transient"), weil die während der Starklichtphase gebildeten Pools der Intermediate genutzt werden konnten. Infolgedessen waren die lichtäquivalenten Photosyntheseraten höher als die im Konstantlicht erzielten (Lasko u. Barnes, 1978; Pearcy et al., 1985; Chazdon u. Pearcy, 1986a,b; Sharkey et al., 1986).

Als letztes ist nun die Reaktion der Algen bei hohen Lichtintensitäten zu betrachten. Überoptimales Starklicht führt für Mikroalgen bereits nach kurzer Zeit [Minuten (5-10) bis Stunden (1-2)] zu einer deutlichen Verminderung der Produktion, weil hemmende Prozesse überwiegen (Harris u. Piccinin, 1977; Marra, 1978; Powles, 1984; Kyle u. Ohad, 1986; Critchley, 1988; Ferris u. Christian, 1991). Die Algen können den Schaden, der durch ein Überangebot an Photonen an ihrem Photosyntheseapparat (Photooxidation usw.) entsteht, durch verschiedene Reaktionsmechanismen begrenzen. Dabei werden zur Ableitung der überschüssigen Energie verschiedene Mechanismen diskutiert. Die schnellsten Reaktionen (<1 s) beinhalten u.a. die Abgabe von Wärme (Powles, 1984) und Fluoreszenzlicht (Demmig u. Björkman, 1987; Demmig u. Winter, 1988; Morgun u. Doldzhikov, 1990; Rees et al., 1990; Sinclair et al., 1991). Die Fluoreszenz besitzt im Gegensatz zur Wärmeabgabe eine quantitativ untergeordnete Rolle (Demmig u. Björkman, 1987) und ihr Mechanismus ist weitgehend ungeklärt (Rees et al., 1990). Überschüssige Energie kann weiterhin durch "state transitions" (insbesondere durch Umlagerung von Pigmentmolekülen) abgeleitet werden. Ihre vollständige Reorganisation dauert einige Minuten (Fork u. Satoh, 1986). Weitere photoinhibitionsbegrenzende Reaktionen sind die

Chloroplastenbewegung und/oder -kontraktion (Kiefer, 1973), auch die Zunahme von Carotinoiden (Falkowski, 1980).

Die Algen können sich grundsätzlich von der Photoinhibition erholen. Je länger die Einstrahlungszeit andauert und je größer die Photonenstromdichte ist, desto länger dauert die Erholungsphase an (Belay, 1981, Cullen u. Lewis, 1988).

Um die Ergebnisse meiner LDW-Versuche mit den erwähnten Befunden anderer Autoren und den von ihnen gegebenen Interpretationen zu verknüpfen, beginne ich mit der Bedeutung der **Dunkelphasendauer**. Im ersten Versuchsansatz bei dem die Lichtzeiten variiert wurden und die Länge der Dunkelzeit konstant 30 s betrug (relative Dunkelzeit ≤ 0.5 , Kap. 3.2.6), waren für *M. obtusum* die **lichtäquivalenten C-Einbauraten** gleich den Konstantlichtraten, wenn die Algen mit $I = 50 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ($I < I_K$) und $I = I_m$ (P_{max} äquivalent) bestrahlt wurden. Dies ist wahrscheinlich so zu verstehen, daß Dunkelzeiten von weniger als 30 s Dauer zu kurz sind, um einen typischen L-D-Transient hervorzubringen, der erhöhte Respirationsverluste und ein verzögertes Anspringen der Photosynthese nach erneuter Belichtung (D-L-Transient) beinhalten müßte. Bei dieser Deutung stütze ich mich insbesondere auf Walker et al. (1973), die die O_2 -Produktion isolierter Spinachchloroplasten nach vorausgegangenen Dunkelphasen bestimmten. Sie fanden bei Dunkelzeiten von 60 s keinen Einfluß auf die Photosyntheserate in den anschließenden Lichtphasen; ausgesprochene D-L-Transients waren erst nach längeren Dunkelzeiten festzustellen. Daraus schlossen die genannten Autoren u. a. auf das Vorliegen von Konzentrationen von Zwischenprodukten des Calvin-Zyklus in der Lichtphase, die genügend hoch waren, um durch kurze Dunkelzeiten nicht auf ein kritisches Niveau abgebaut werden zu können. Zu ähnlichen Ergebnissen kam Döhler (1973) in LDW-Versuchen mit *Chlorella vulgaris*. Hier führte eine Vorverdunkelung von 2-3 min zu schwachen D-L-Transients, die erst nach Dunkelperioden von 6 min voll ausgeprägt waren.

Ebenso dürfte es sich auch bei den Grünalgen (*M. obtusum* und *S. obliquus*) verhalten. Auch hier scheinen Dunkelperioden von 30 s nicht auszureichen, um die Intermediatpools (Zwischenprodukte des Benson-Calvin-Zyklus) zu entleeren und den H^+ -Gradienten sowie das ADP/ATP-Verhältnis soweit abzubauen, daß die vor der Verdunklung etablierte stationäre Photosyntheserate nicht nach erneuter Belichtung nahezu sofort erreicht wird. Die in LDW des Minutenbereiches bei *M. obtusum* mit zunehmender absoluter und relativer Dauer der Dunkelperiode festgestellte lineare Abnahme der lichtäquivalenten Produktionsraten (Kap. 3.2.6) wäre dann so zu verstehen, daß sich der durch Transients bedingte Produktivitätsverlust mit zunehmender Dauer der Dunkelphase verstärkt, weil

der Abbau der Intermediatpools usw. immer vollständiger wird. Bei genügend langen Dunkelperioden dürfte das Ausmaß dieser **negativen Wirkung von LDW** auf die lichtäquivalente Produktivität einem maximalen Wert zustreben, den ich wegen der Beschränkung der Experimente auf LDW relativ geringer Phasenlängen nicht ermitteln konnte. Allerdings waren die lichtäquivalenten Produktionsraten für *M. obtusum* auch bei Dunkelzeiten von 600 und 1800 s nahezu gleich oder höher als im Konstantlicht (Kap. 3.2.7, Abb. 3.2.7.3 und Abb. 3.2.7.5). Dies meine ich so zu verstehen, daß Intermediatpools, die während der Lichtphasen gebildet wurden, in den Dunkelphasen weiter genutzt werden konnten. Die durch die L-D-Transients bedingten Verluste konnten hierdurch kompensiert werden. Im Gegensatz zu den LDW im Minutenbereich, wo den Algen nur 30 s Licht zur Verfügung stand, waren für die letztgenannten LDW die Lichtphasen ausreichend lang, um Reserven aufzubauen, weil das Verhältnis Licht zu Dunkel 1:1 betrug. Was dies für die Ökologie der planktischen Photosynthese bedeuten kann, ist in Kap. 4.6 ausgeführt.

Eine **positive Wirkung von LDW** auf die lichtäquivalente Produktivität fand ich bei *M. obtusum*, wenn die in Konstantlicht photoinhibierten Algenzellen, während der Lichtperioden überoptimalen Lichtintensitäten ausgesetzt wurden und die Dauer der Dunkelphasen nicht die der Lichtphasen übertraf (Abb. 3.2.6.4). Zur Erklärung dieses Effektes ist zunächst darauf hinzuweisen, daß Starklichtschäden vornehmlich bei Photosystem II ansetzen (Critchley, 1981; Vincent et al., 1984; Kyle u. Ohad, 1986; Critchley, 1988; Krause, 1988) und sich erst bei genügend langen Lichtzeiten manifestieren. Wird die Lichtphase genügend frühzeitig durch eine Dunkelphase (oder Schwachlichtphase bei LW: Kap. 3.3.4) unterbrochen, so dürfte die Starklichtschädigung mehr oder weniger weitgehend unterbleiben, und die im LDW inkubierten Algenzellen könnten eine höhere lichtäquivalente Produktivität aufweisen als die in Konstantlicht gehaltenen Aliquots. Im Hinblick auf die ökologische Relevanz dieses LDW-Effektes wäre es sicher lohnend, ihn durch detailliertere photophysiologicalhe Untersuchungen noch eingehender zu charakterisieren, als es mir im Rahmen meiner Promotionsarbeit möglich war.

Mit Bezug auf die erhöhte Produktivität vom *M. obtusum* in fluktuierendem Licht (LW) mit überoptimaler Lichtintensität während der Starklichtphase ist weiter anzuführen, daß auch eine Untersättigung der photosynthetischen Reaktionszentren mit Photonen während der Schwachlichtphase zu dem günstigen LW-Effekt beigetragen haben kann. Hierzu sind die Versuchsergebnisse von Stitt (1986) anzuführen. Er belichtete Spinatblätter (sättigende Lichtintensität und CO₂-Versorgung) bis sich die O₂-Freisetzung auf einem konstanten Niveau einpendelte. Anschließend unterbrach er die Lichtphase für 30 s mit

Schwachlicht, um eine größere Nachfrage für die Elektronentransportprodukte zu erzielen. Nach erneutem Einstrahlen von hohen Lichtintensitäten erhöhte sich die Photosyntheserate zeitabhängig für 15-30 s um bis zu 50 %. Diese Erhöhung lag damit in der Größenordnung, die ich für *M. obtusum* während der Versuchsreihe 1 (Oszillationen zwischen $I = <I_K$ und $I = >I_m$) beobachtete (Kap. 3.3.4). Die Photosyntheseraten waren bei Stütt nur erhöht, wenn die Spinatblätter gesättigten Lichtbedingungen ausgesetzt wurden, Schwachlicht statt Dunkel gegeben wurde und wenn die Dunkelphase während der Unterbrechung maximal 30-60 s andauerte, was zu gesteigerter Elektronentransportkapazität (begleitet von einem gesteigerten ATP/ADP-Verhältnis) führte. Erhöhte Freisetzung von O_2 wurde von einer erhöhten Konzentration der Zwischenprodukte Ribulose- 1,5-bisphosphat und Triosephosphat begleitet.

Im Gegensatz zu der Grünalge *M. obtusum* reagierte das Cyanobacterium *Syn. 6911* auf LDW ausschließlich mit verminderter Produktivität. Die stationäre Photosyntheserate in Konstantlicht wurde selbst bei einer Lichtphasendauer von 150 s nicht erreicht, und die lichtäquivalenten Produktionsraten lagen stets unter den Vergleichswerten in Konstantlicht (Kap. 3.2.6). Dies läßt mich vermuten, daß der Zeitbedarf für den L-D-Transient vermutlich konstant war (>150 s), was den linearen Abfall der Produktion bei LDW zunehmender Frequenz bei relativen Dunkelzeiten von 0.5 unter der Annahme erklären würde, daß die Entleerung der Pools der Intermediärprodukte bzw. der Abbau des Protonengradienten zwischen Thylakoidoberfläche und -innenraum selbst während der Dunkelzeiten von 30 s relativ weitgehend war.

Eine Verlängerung der Dunkelzeiten über die Dauer der Lichtphasen hinaus brachte keine zusätzliche Produktivitätsverminderung, weil die Lichtzeit von 30 s ohnehin zu kurz war, um die stationäre Photosyntheseleistung (C-Einbaurate) wieder zu erreichen. *Syn. 6911* wurde durch Konstantlicht überoptimaler Intensität nur geringfügig inhibiert (<19 %). Bei überoptimalen Lichtintensitäten ließ sich eine gesicherte I-Abhängigkeit der Steilheit der Leistungsabnahme mit zunehmender LDW-Zykluslänge wohl aus diesem Grunde nicht erkennen (Kap. 3.2.6, Abb. 3.2.6.3 und Abb. 3.2.6.5).

Die Zeit der Anfahrphase (L-D-Transient) war immer gleich, was den linearen Abfall bei den LDW mit relativen Dunkelzeiten ≤ 0.5 erklärt. Je länger die Zyklusdauer wurde und damit auch die Länge der Lichtphase, desto geringer waren die Unterschiede zwischen den lichtäquivalenten C-Einbauraten und den im Konstantlicht erzielten Raten.

4.3 Wirkung fluktuierenden Lichtes (LW) auf die photosynthetische Stoffproduktion

Für die Ausprägung der beobachteten Effekte war entscheidend, in welchen Bereichen der P/I-Kurve die Lichtintensitäten lagen, denen die Algen ausgesetzt wurden.

Allerdings sind die Reaktionen von *M. obtusum* und *Syn. 6911* auf LW nicht völlig vergleichbar, weil sich die im Konstantlicht aufgenommenen P/I-Kurven voneinander unterscheiden (vergl. Kap. 4.1). Der Grund hierfür war, daß *Syn. 6911* bei schwachen und *M. obtusum* bei starken Lichtintensitäten vorkultiviert wurde (vergl. Kap. 2.5). Als Vergleichsbasis werden deshalb die verschiedenen Bereiche der P/I-Kurve [schwach ($I = < I_K$) bzw. stark limitierender ($I = < < I_K$) Bereich; maximaler ($I = I_m$) Bereich und schwach ($I = > I_m$) bzw. stark hemmender ($I = > > I_m$) Bereich, (s. auch Abb. 1.1, Kap. 1)] herangezogen.

M. obtusum wurde nur in Versuchsreihe 2 (Abb. 3.3.3.1; Oszillationen zwischen $750-80 \mu E m^{-2} s^{-1} = P_{max} \leftrightarrow < I_K$) im linearen Bereich der P/I-Kurve bewegt (vergl. Abb. 4.1.2). In diesem Fall waren die im Wechsellicht erzielten Produktionsraten **nur geringfügig vermindert** (0-20 %) gegenüber den Produktionsraten, die man auf Basis der integralen Lichtintensitäten aus der P/I-Kurve erwarten würde. Voraussetzung hierfür war, daß die schwachen Lichtintensitäten ausreichend hoch waren, um ausgeprägte L-D-Transients zu vermeiden. In allen anderen Versuchsreihen wurden die Algen zwischen Lichtintensitäten bewegt, die nicht im linearen Bereich der P/I-Kurven lagen. Hier waren die Produktionsraten im Wechsellicht gegenüber den Produktionsraten, die man auf Basis der integralen Lichtintensitäten aus der P/I-Kurve erwarten würde, **umso stärker vermindert**, je länger die Algen bei Lichtintensitäten verweilten, bei der sie im Konstantlicht submaximale Produktionsleistungen erzielten (Abb. 3.3.3.1 und Abb. 3.3.3.2). Dieses Ergebnis konnte man auch auf Grund der nicht linearen Beziehung der P/I-Kurve erwarten und entsprach den Ergebnissen, die andere Autoren für submerse Pflanzen oder Makroalgen beschrieben (Dromgoole, 1988; Henley u. Ramus, 1989). Produktionsraten, die den integralen Lichtintensitäten nach der statischen P/I-Kurve entsprechen, können Pflanzen außerhalb des linearen Bereiches der P/I-Kurve nur erreichen, wenn sie Lichtvariationen mit kurzen Fluktuationsperioden, einige Sekunden oder weniger, ausgesetzt sind (Gross, 1982), was in meinen Versuchen aber nicht der Fall war.

Die lichtäquivalenten Produktionsraten im Wechsellicht waren für *Syn. 6911* und *M. obtusum* nahezu gleich den im Konstantlicht gemessenen, wenn die im Konstantlicht

dargebotenen Lichtintensitäten einerseits zu gering waren, um zu "Photoinhibition" zu führen und andererseits ausreichend hoch waren, um ausgeprägte "L-D-Transients" zu vermeiden. Dies war der Fall in Versuchsreihe 2 mit Oszillationen zwischen $750\text{--}800 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$, wobei *Syn. 6911* zwischen $I_K \leftrightarrow I_m$ und *M. obtusum* zwischen $I_K \leftrightarrow I_m$ oszillierten (Abb. 3.3.4.1 und Abb. 3.3.4.2). Sie reagierten somit ähnlich wie von McCree u. Loomis (1984) an *Cucumis sativus* gefunden, wenn die Pflanzen Lichtwechseln zwischen 280 und $1000 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ bei Licht:Dunkel=1 ausgesetzt wurden. Vergleichbare Ergebnisse erzielten ebenfalls Henley u. Ramus (1989) für *Ulva rotundata* (Chlorophyta) bei Wechseln zwischen 9 und 100% von I_0 und Dromgoole (1988) für *Hormosira banksii* (Makroalge) bei Wechseln zwischen 230 und $600 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Syn. 6911 zeigte in LW-Versuchsreihen, die hinsichtlich der eingestellten Lichtintensitäten den Bedingungen in den LDW-Versuchen am ähnlichsten waren (Oszillationen zwischen $I_K \leftrightarrow I_m$, Versuchsreihen 3 und 5; s. Tab. 3.3.1.1 und Abb. 3.3.4.1 bzw. Abb. 3.3.4.2.), im fluktuierenden Licht eine etwas andere Reaktion als bei LDW-Inkubationen im Phototron. Die lichtäquivalente Primärproduktion war gleich der in Konstantlicht gemessenen, wenn die relative Verweilzeit bei Schwachlicht ≤ 0.27 war. Größere Verweilzeiten bei Schwachlicht als 0.27 vergrößerten die Differenz zur Leistung im Konstantlicht. Bei Inkubation mit relativen Schwachlichtzeiten von 0.5 , 0.71 , 0.83 und 0.91 betrugen die Unterschiede konstant $-40 \pm 4\%$. Dieses ist meines Erachtens so zu verstehen: Während den Inkubationen mit kleinen Schwachlichtzeiten (< 0.27) waren die Lichtzeiten von 50 und 25 s ausreichend lang um u.a. Intermediatpools aufzubauen, die während der Schwachlichtzeiten zusätzlich genutzt werden konnten. Nahmen die Lichtzeiten ab, konnten keine Reserven der Intermediatpools mehr aufgebaut werden und die Leistung bei der höheren Lichtintensität nahm ab. Ob hier Transients eine Rolle gespielt haben können (wie in LDW, s. Kap.4.2) ist unbekannt. Wahrscheinlicher scheint mir ein von der Dauer der Schwachlichtphase unabhängiger Zeitbedarf für die Umstellung aller Poolgrößen und Aktivitäten von niedriger Photosyntheserate auf höhere.

Für *M. obtusum* sind die unterschiedlichen Resultate zwischen der LW-Versuchsreihe 3 (Abb. 3.3.4.1, Oszillationen zwischen $I_K \leftrightarrow P_{\max}$) und den vergleichbaren LDW-Experimenten im Phototron schwer zu verstehen. Während im Phototron die lichtäquivalente Produktionsleistung im LDW gegenüber Konstantlicht erst bei Inkubationen mit relativen Dunkelzeiten > 0.5 abnahm, war die lichtäquivalente Produktionsleistung in den im Expo-Schlitten ausgeführten Experimenten bei Inkubationen mit der relativen Schwachlichtzeit von 0.5 deutlich um 80% vermindert. Eine Erklärung könnte sein, daß die Verweilzeiten während der Starklichtphase im Expo-

Schlitten niedriger waren (≈ 8 s) als im Phototron (30 s) und die Zeit während der Lichtphasen nicht ausreichte, um die stationäre Photosyntheserate zu erreichen. Dagegen spricht, daß *M. obtusum* bei Inkubation im Expo-Schlitten auch bei niederen Frequenzen, also mit langen Lichtzeiten ($\gg 30$ s) nie die bei Konstantlicht erzielten lichtäquivalente Produktionsraten erreichen konnte (Abb. 3.3.4.3). Allerdings waren die Verhältnisse zwischen Licht und Dunkel (Phototron 1:1) bzw. zwischen Stark- und Schwachlicht (Expo-Schlitten 1:2) verschieden. Plausibler scheint es mir, die Unterschiede in der Lichtqualität im Expo-Schlitten und im Phototron für die beobachtete Diskrepanz verantwortlich zu machen (s. Kap. 4.1). Ob es sich so verhielt, müßte in weiteren Untersuchungen geklärt werden. Die vorhandenen Daten und Informationen sind in diesem Punkt leider unzureichend.

4.4 Reaktion nach unterschiedlicher Adaptation

Unter Photoadaptation werden die komplexen Reaktionen verstanden, welche die Algenzelle befähigen, sich an die jeweils herrschende Lichtintensität anzupassen. Für die Anpassung von Grünalgen an Schwachlicht scheint typisch zu sein, daß die Zahl der Antennenpigmentmoleküle je Reaktionszentrum (d.h. je photosynthetic unit) erhöht wird, so daß auch bei verringerter Photonenstromdichte in gewissen Grenzen die gleiche Leistung möglich ist wie bei Starklicht adaptierten Zellen (Falkowski, 1980, 1984; Liou u. van Eybergen, 1982). Die umgekehrten Veränderungen des photophysiologischen Zustands sind bei der Adaptation primär an Starklicht angepaßter Algen an Schwachlicht festzustellen. In ihren P/I-Kurven verhalten sich voll adaptierte "Starklichtalgen" zu "Schwachlichtalgen" demnach wie die "Sonnenblätter" höherer Pflanzen zu deren "Schattenblättern". Die bekannten Beispiele der Photoadaptation von Grünalgen (für *Chlorella* u.a. Myers, 1953) sollten allerdings nicht verallgemeinert werden, denn Steemann Nielsen und Joergensen (1965) schlossen aus Versuchen mit Diatomeen, daß sich dort bei Adaptation an Schwachlicht nicht der Pigmentgehalt, sondern die Enzymkonzentration erhöht.

Der Zeitbedarf für die Photadaptation liegt in der Größenordnung von Stunden (3 h) bis Tagen (3-5 Tagen) und beinhaltet Veränderungen auf zellulärer Ebene, wie Pigmentzusammensetzung, Zahl der Chloroplasten oder Zunahme der photosynthetischen Einheit (Clayton, 1971; Prezelin u. Matlick, 1980; Rivkin et al., 1982; Post et al., 1984; Pick et al., 1987; Cullen u. Lewis, 1988). Übertragen auf den See bedeutet dies: wenn der Zeitraum für die Photoadaptation kürzer ist als der Zeitraum für die vertikale

Durchmischung, findet man in der durchmischten Wassersäule einen Gradienten derart, daß beim Phytoplankton im oberen Bereich der trophogenen Schicht eine Starklichtadaptation vorliegt, in größeren Tiefe hingegen eine Schwachlichtadaptation. Ist jedoch der Zeitraum der Durchmischung kürzer als der Zeitraum der Photoadaptation wird die durchmischte Schicht nahe der Oberfläche im Hinblick auf den Adaptationszustand der phototrophen Organismen uniform.

Angesichts des mittleren Zeitbedarfs von einem Generationszyklus zur vollen Ausprägung der Photoadaptation muß angenommen werden, daß die Algen während der Inkubationen im Phototron und Expo-Schlitten keine Möglichkeit besaßen, sich vollständig zu adaptieren. Die Reaktionen der Algen auf Wechsellicht in diesen Experimentiersystemen werden deshalb von mir in erster Linie auf die oben ausführlich beschriebenen physiologischen und biochemischen Prozesse mit typischen Anpassungszeiten von Sekunden bis zu einer Stunde zurückgeführt (u.a. ATP/ADP-Verhältnis, elektrochemischer Gradient, Protonenpool, Konzentration der Zwischenprodukte des Benson-Calvin-Zyklus, State transitions des PS II bei überoptimalen Lichtintensitäten und Enzymmodulationen).

Obwohl die Algen dagegen vor der Inkubation an Schwach- oder Starklicht adaptiert waren, reagierte *Syn. 6911* auf variable Lichtbedingungen trotz der unterschiedlichen Vorgeschichte gleich.

Auch wenn *S. obliquus* die Möglichkeit besessen haben könnte, sich aufgrund der langen Vorkultur (Kap. 3.1.2) bei LDW mit großen relativen Dunkelzeiten an diese LDW-Bedingungen zu adaptieren, änderte dies offenbar nichts an der Leistung im Wechsellicht. Dementsprechend waren die Reaktionen von *M. obtusum* und *S. obliquus* auf die LDW ähnlich, obwohl *M. obtusum* im Gegensatz zu *S. obliquus* den LDW-Testzyklen nur kurzzeitig (2 h) ausgesetzt war. *S. obliquus* hatte zwar nach Anzucht in LDW mit großen relativen Dunkelzeiten einen stark erhöhten Chlorophyllgehalt (Abb. 3.1.2.2), konnte aber dennoch die lichtäquivalente Produktionsleistung unter den genannten Bedingungen nicht erhöhen und war dementsprechend bei Anzucht in LDW nicht in der Lage, die gleichen lichtäquivalenten Produktionsraten zu erzielen wie bei Konstantlicht gleicher Lichtintensität (Abb. 3.1.3.4). Dieser Befund erscheint in gewisser Weise paradox: der Chlorophyllgehalt war erhöht, wie man es bei Schwachlicht adaptierten Algen kennt (z.B. Post et al., 1984; Pick et al., 1987). Andererseits wurden die LDW offenbar nicht wie schwaches Konstantlicht verwertet, denn sonst hätte die lichtäquivalente Produktionsleistung ansteigen müssen.

4.5 Vergleich *M. obtusum* und *Syn. 6911*

Die markanten Unterschiede, die ich bezüglich der Produktivität in Wechsellicht zwischen der Grünalge *M. obtusum* und dem Cyanobacterium *Syn 6991* feststellen konnte, sind die folgenden:

- *Syn. 6911* konnte keine höhere lichtäquivalente Leistung in LDW oder LW bei $I_0 > I_m$ erreichen
- *Syn 6911* war nicht in der Lage bei kurzen Dunkelzeiten (< 30 s) die volle Leistung aufrechtzuerhalten

In Kap. 4.2 und 4.3 wurde versucht, zur Deutung dieser Phänomene vor allem Literaturangaben über den Verlauf und den zellphysiologischen Hintergrund der Transients heranzuziehen. Dies ergänzend, sei nun darauf hingewiesen, daß der unterschiedliche Organisationsgrad, der sich unter anderem in der verschiedenen Zellkompartimentierung, in der Thylakoidmembranstruktur (Staehelin u. Arntzen, 1983) und im Aufbau funktioneller Untereinheiten der ATPase (Strotmann, per. Mitteilung) zur Erklärung für die unterschiedlichen Reaktionen zwischen den Grünalgen und den Cyanobakterien herangezogen werden kann. Dabei ist es natürlich riskant, aufgrund meiner vergleichenden Experimente an nur je einem Vertreter der Grünalgen und der Cyanobakterien auf echte gruppenspezifische Unterschiede des photobiologischen Verhaltens zu schließen. Solche Schlußfolgerungen können bei der derzeitigen "Beweislage" nicht über Vermutungen hinausgehen. Nicklisch und Kohl (1989) konnten zeigen, daß die zwei planktischen Cyanobakterien *Oscillatoria redekei* und *Oscillatoria agardhii* in intermittierendem Licht (Testzyklen: Licht/Dunkel = 15/15 min und 5/15 min) bei Exposition mit hohen Lichtintensitäten auf Wechsellicht gleich reagierten, bei Exposition mit schwachen Intensitäten jedoch verschieden. Man muß auch im Hinblick auf dieses Ergebnisses mit der Verallgemeinerung, ob die Reaktion auf LDW von dem Grad der Organisationshöhe abhängt, vorsichtig sein. Es sind weitere Untersuchungen notwendig, um abzuklären, ob einige (bzw. alle) der von mir gefundenen Charakteristika artspezifisch sind, oder ob es sich um allgemein vorliegende Eigenschaften des Photosyntheseapparates von Blau- und Grünalgen im besonderen bzw. prokaryotischer und eukaryotischer Algen im allgemeinen handelt.

4.6 Schlußfolgerungen im Hinblick auf die planktische Primärproduktion in Binnengewässern und Ozeanen

Die aus meinen Ergebnissen abgeleiteten wesentlichen Schlußfolgerungen

- Intermittierendes Licht (LDW) oder fluktuierendes Licht (LW) steigerte bei den untersuchten Grünalgen (nicht aber für *Synechococcus*) die lichtäquivalente Primärproduktion, wenn die eingestrahlte Lichtintensität, konstant dargeboten, zur Photoinhibition führt.
- Bei fehlendem "Starklichtstreß" war die lichtäquivalente Produktionsrate der untersuchten Planktonalgen im Wechsellicht (LDW oder LW) im allgemeinen niedriger als im Konstantlicht. Eine Ausnahme fand sich bei den Grünalgen, wenn das Licht nur durch kurze Dunkelphasen (z.B. 30 s) unterbrochen wurde (bzw. wenn die Dunkelzeit nicht länger als die Lichtzeit während eines Testzyklus war). Unter diesen Versuchsbedingungen stimmte die lichtäquivalente Produktionsrate im Wechsellicht (LDW) mit Konstantlicht überein.
- In fluktuierendem Licht (LW) war die lichtäquivalente Produktionsrate der in Konstantlicht gemessenen gleich, wenn die im Konstantlicht dargebotenen Lichtintensitäten einerseits zu gering waren, um zu "Photoinhibition" zu führen und andererseits ausreichen hoch waren, um ausgeprägte "L-D-Transients" zu vermeiden.

tragen meines Erachtens dazu bei, Kontroversitäten der bisherigen Untersuchungen anderer Autoren über die Bedeutung von Wechsellichtbedingungen für die planktische Primärproduktion auszuräumen.

Die seit Jahrzehnten üblichen Methoden zur Messung der planktischen Primärproduktion beinhalten die Exposition von Phytoplanktonproben entweder im natürlichen Lichtfeld oder in Inkubatoren mit oder ohne Turbulenzerzeugung. Hierbei liegt die Vermutung nahe, daß es auch im Hinblick auf die vielfach unnatürliche Konstanz der Lichtintensität zu einer artifiziellen Beeinflussung der Meßwerte (Küvetteneffekt, "bottle effect") kommen könnte. Um festzustellen, ob Artefakte dieser Art auftreten können, wurde die Photosyntheserate von nativem Phytoplanktonproben einerseits im relativen Konstantlicht und andererseits bei Inkubation im Wechsellicht gemessen. Letzteres wurde auf recht unterschiedliche Weise erhalten:

- periodische Auf- und Abbewegung von Probenflaschen in der Wassersäule (mit mechanischem Lift: Nixdorf et al., 1990; Barkmann u. Landmesser, 1991; per Hand: Marra, 1978; Joiris u. Bertels, 1985; Yoder u. Bishop, 1985; Randall u. Day 1987)

- Bestrahlung der Proben mit einer periodisch modulierten Lichtquelle im Inkubator (Harris u. Lot, 1973)
- Befestigung der Probenflaschen an einer vertikal im Wasserkörper rotierenden Scheibe (Savidge, 1986; Grobbelaar, 1989a; Malin u. Paerl, 1992)
- Umpumpen des Phytoplanktons in einem Aquarium, in dem mit Hilfe von Neutralfiltern Lichtfelder unterschiedlicher Intensität hergestellt waren (Gallegos u. Platt, 1980)
- Bewegung der Algen in einem Kreislaufsystem aus Glas innerhalb des Gewässers (Jewson u. Wood, 1975)

Die Ergebnisse waren so unterschiedlich, daß sich kein einheitliches Bild ergab. Entweder waren die bei dynamischen Bedingungen erzielten Produktionsraten gleich (Jewson u. Wood, 1975; Gallegos u. Platt, 1982; Joiris u. Bertels, 1985; Yoder u. Bishop, 1985; Nixdorf et al., 1990; Barkmann u. Landmesser, 1991), höher (Marra, 1978; Malin u. Paerl, 1992) oder niedriger (Randall u. Day 1987; Grobbelaar, 1989a) als die bei statischen Bedingungen erzielten (Zur Größe der Abweichungen s. Tab. 1.2; Kap. 1).

Meines Erachtens sind die erwartungsgemäß unterschiedlichen Ergebnisse dieser Untersuchungen zu einem nicht unwesentlichen Teil durch die während der Inkubation im Wasserkörper vorherrschenden Lichtbedingungen erklärbar. Vor allem dürfte von Bedeutung sein, zwischen welchen Regionen der P/I-Kurve die Algen bewegt wurden. Generell ist aber zu beachten, daß sich die genannten Experimente aufgrund ihrer Anordnung, der Inkubationsdauer (30 min bis 4 h), den Methoden (O_2 - oder CO_2 -Bestimmung), der Geschwindigkeit der periodischen I-Änderung (10 min bis 1 h), der Phytoplanktonzusammensetzung (Joiris u. Bertels (1985), Yoder u. Bishop (1985), Walsh u. Legendre (1983), Randall u. Day (1987) und Jewson u. Wood (1975) gaben z.B. keinerlei Informationen über die Artenzusammensetzung ihrer Proben), dem physiologischen Zustand der Planktonalgen (Nährstoffversorgung, Photoadaptationstyp) mehr oder weniger stark voneinander unterschieden haben dürften. Naturgemäß werden auch die Gründe für die Reaktion der Algen von den einzelnen Autoren unterschiedlich diskutiert.

Abb. 4.6.1 gibt zusammenfassend wieder, bei welchen Lichtbedingungen gleiche, höhere oder verminderte Produktionsraten bei dynamischen Inkubationen im Vergleich zu statischen Inkubationen nach meinen Ergebnissen zu erwarten sind.

Nach Analyse der Publikationen der oben genannten Autoren bestätigt sich, daß die integralen, lichtäquivalenten Produktionsraten bei LW-Inkubation und in Konstantlicht im allgemeinen übereinstimmen, wenn das Phytoplankton immer in der euphotischen Zone

bewegt wurde und gleichzeitig während der statischen Inkubation keine Photoinhibition zu beobachten war (Jewson u. Wood, 1975; Yoder u. Bishop, 1985; Nixdorf et al., 1990; Barkmann u. Landmesser, 1991). Die Produktionsraten in LW waren gegenüber photostatischer Inkubation jedoch vermindert, wenn die Wahrscheinlichkeit bestand, daß Algen auch in die aphotische Zone bewegt wurden (Randall u. Day 1987; Grobbelaar, 1989a). Zu einer Mehrproduktion kam es, wenn die Algen während der statischen Inkubation photoinhibiert waren (Marra, 1978, Joiris u. Bertels, 1985).

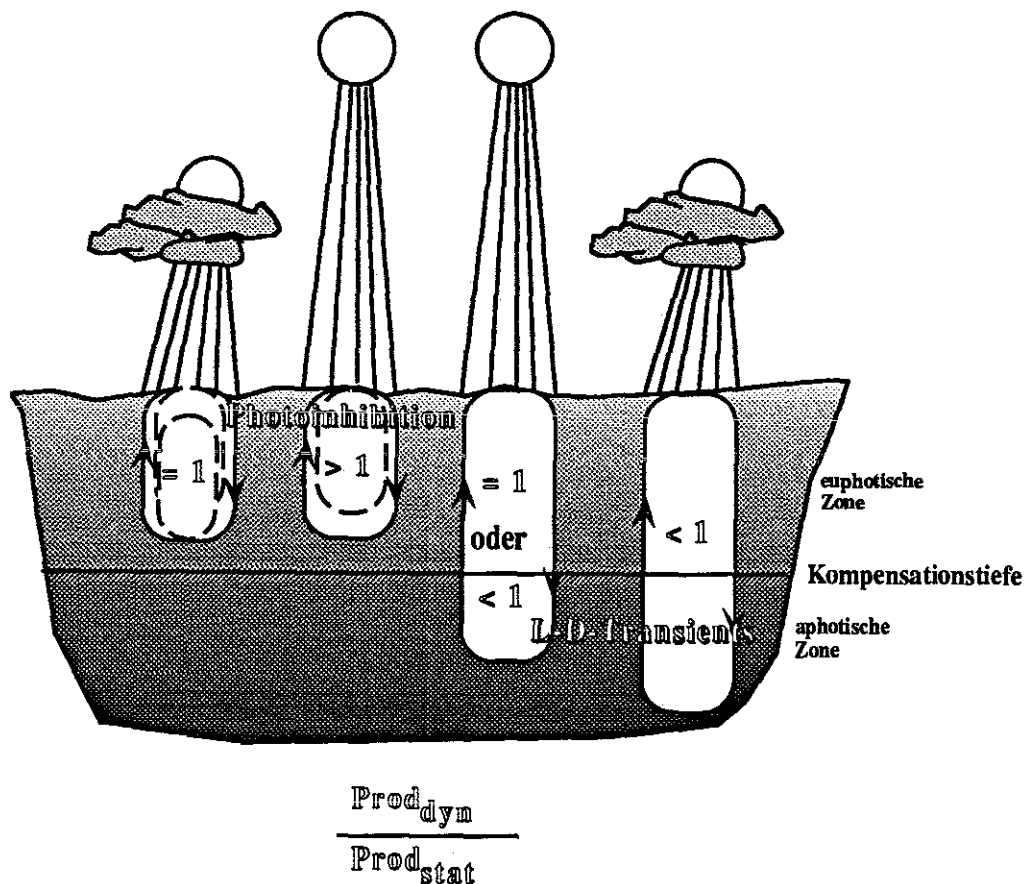


Abb. 4.6.1: Quotient aus den im Wechsellicht (PROD_{LW}) und bei statischer Inkubation ($\text{PROD}_{\text{stat}}$) erzielten integralen Produktionsraten des Phytoplanktons. Auf Grund der unterschiedlichen wechselnden Lichtintensitäten im Gewässer sind Quotienten >1 , $=1$ oder <1 zu erwarten.

Unter natürlichen Bedingungen können die L-D- bzw. D-L-Transients eine Rolle spielen (s. Kap. 4.2), wenn die Durchmischungstiefe (z_m) größer als die euphotische Zone (z_{eu}) ist und die Algen somit für eine bestimmte Zeit in die Zone unterhalb der Kompensationstiefe verfrachtet werden. Das kann in trübstoffreichen Wasserkörpern, wie eu- und hypertrophen Seen, Ästuaren, verschmutzten Flüssen der Fall sein. Neben dem

Trübstoffgehalt, der das Verhältnis zwischen Durchmischungstiefe und euphotischer Zone bestimmt, ist der mechanische Energieeintrag von Bedeutung. Dieser und das Verhältnis zwischen z_{mix} und z_{eu} bestimmen die Aufenthaltszeit des Phytoplanktons in der aphotischen Zone. Wenn Algen in die Zone unterhalb der Kompensationstiefe verfrachtet werden, sollten die Produktionsraten bei dynamischen Lichtverhältnissen niedriger sein als bei statischen, weil dann die Effekte der D-L-Transients zur Auswirkung kommen.

Die wenigen Autoren, die den Einfluß der Algenbewegung unter dynamischen Lichtbedingungen untersuchten, fanden dementsprechend auch niedrigere Produktionsraten als nach den Konstantlichtinkubationen zu erwarten gewesen wäre. Randall u. Day (1987) bewegten ihre Proben mit natürlichem Phytoplankton in einem trübstoffreichen Ästuar.

Obwohl dies mit den meisten meiner Ergebnisse übereinstimmt, die unter wesentlich strenger kontrollierten Bedingungen durchgeführt wurden, zeigen meine Ergebnisse auch, daß niedrigere Produktionsraten bei diesen Lichtbedingungen nicht zwangsläufig die Folge sein müssen. Wenn z.B. die Grünalgen *M. obtusum* und *S. obliquus* zwar in die Zone unterhalb der Kompensationstiefe verfrachtet werden würden, aber die Verweilzeiten in dieser kürzer sind als die Verweilzeiten in der euphotischen Zone, hat dies keine Konsequenzen, weil bei kurzen relativen Dunkelzeiten die L-D-Transients für diese Algen - wie gezeigt - keine Rolle spielen. Wenn die genauen Verweilzeiten in der aphotischen und euphotischen Zone bekannt wären, könnte man aus Konstantlichtinkubationen die mittlere Gesamtproduktion berechnen, denn die im Wechsellicht erzielten Produktionsraten waren bei den genannten Grünalgen unabhängig vom zeitlichen Verlauf der Lichtintensität.

Für das Cyanobacterium *Syn. 6911* würden die Produktionsraten je Volumeneinheit im Vergleich zu Konstantlicht gleicher Intensität dagegen sofort geringer, sobald die Algen zwischen Schichten oberhalb und unterhalb der Kompensationstiefe zirkulierten.

Natürlich spielen auch die Verfrachtungsfrequenzen eine Rolle, d.h. es kommt darauf an, wie schnell sich die Algen im Lichtgradienten bewegen bzw. wie kurz oder wie lang die Aufenthaltszeiten in der aphotischen oder euphotischen Zone sind. Wie für *Syn. 6911* gezeigt, bewirken längere Verweilzeiten (30 min) im Licht bei gleicher relativer Dunkelzeit von 0.5, daß im Wechsellicht gleiche lichtäquivalente Produktionsleistungen wie in Konstantlicht erzielt werden, während kürzere Zeiten (10 s und 30 s) bei der gleichen relativen Dunkelzeit von 0.5 eine deutliche Verminderung (80 %) der lichtäquivalenten Produktionsraten gegenüber der in Konstantlicht gemessenen zur Folge hatten. Die

Produktionsrate für *M. obtusum* dagegen war im Linearbereich der P/I-Kurve weitgehend unabhängig von der Dauer der Licht- und Dunkelphasen.

Lichtintensitätswechsel im Bereich von Sekunden bis wenigen Minuten dürften in natürlichen Wasserkörpern durch Wasserbewegungen bedingt sein (s. Abb. 1.2, Einleitung). Von diesen ist außer den Oberflächenwellen das als Langmuirzirkulation bekannte Phänomen einzig gut untersucht. Hierbei zirkulieren Wasserkörper samt dem darin enthaltenen Phytoplankton mit Frequenzen zwischen 20 bis 30 min und die vertikale Verfrachtung beträgt ca. 5 m (Burathanit et al., 1982). Hinsichtlich turbulenter Durchmischungen in der euphotischen Zone, insbesondere in Seen, herrscht mangels geeigneter Meßmethoden noch immer weitgehende Unklarheit. Hier sind Untersuchungen dringend nötig. Durchaus vorstellbar ist jedoch, daß die Durchmischungsfrequenzen in hypertrophen Flachseen bei starkem Wind und nichtgeschichteten Bedingungen in Zeiträumen von wenigen Minuten liegen können. Das gleiche gilt für Ästuar- und Küstenregionen mit geringen mittleren Tiefen. Hohe Verfrachtungsfrequenzen mit großen Lichtintensitätsveränderungen sind auch in den Strömungswalzen stark trübstoffreicher Flüsse zu erwarten. Lichtintensitätsveränderungen, die im Sekundenbereich liegen, können meines Erachtens aber für die meisten Seen nur durch Wolkenbewegungen hervorgerufen werden. Der Bereich der infolge durch Wolken bedingten Lichtintensitätsänderungen schwankt in Abhängigkeit der Wolkendicke zwischen 10-95 % von I_0 , wenn die Reflexion 5 % beträgt (Kirk, 1983). Selbst Algen, die sich an der Wasseroberfläche befinden, werden deshalb kaum Lichtintensitäten ausgesetzt sein, die so gering sind, daß L-D-Transients eine Rolle spielen. Für Algen, die sich in tieferen Regionen befinden, können die Lichtintensitätsveränderungen dagegen durchaus so niedrig werden, daß L-D-Transients eine Rolle spielen.

Nach meinen Ergebnissen im Expo-Schlitten ist zu erwarten, daß die im Wechsellicht erzielten Produktionsraten dann gleich dem bei Konstantlicht gleicher Intensität und Zeit berechneten sind, wenn die Algen im Lichtgradienten bewegt werden, in dem sie immer soviel Licht zur Verfügung hätten, daß ihre Produktion nicht lichtlimitiert wäre. Für die meisten experimentell simulierten Bedingungen, vor allem im Ozean, ist das der Fall. Deshalb ist es nicht verwunderlich, daß die Autoren mit dynamischen Inkubationen die gleichen lichtäquivalenten Produktionsraten wie mit statischen Inkubationen erzielen.

Erhöhte Produktionsraten bei dynamischen gegenüber statischen Lichtverhältnissen während der Inkubation sollten dagegen zu erwarten sein, wenn Photoinhibition während der statischen Inkubation eine Rolle spielt, wie Untersuchungen an Seen gezeigt haben (Vincent et al., 1984; Cullen u. Lewis, 1988). Photoinhibition tritt dort bevorzugt bei

Schichtung auf und wird in Übereinstimmung mit meinen *Monoraphidium*-Versuchen (s.Kap. 3.2.6, Abb. 3.2.6.4 und Kap. 3.3.4, Abb. 3.3.4.1) abgeschwächt, wenn die Algen aufgrund von Mischungsprozessen hohen Lichtintensitäten nur während kurzer Zeitintervalle ausgesetzt sind (Harris u. Piccinin, 1977; Vincent et al., 1984; Elser u. Kimmel, 1985; Cullen u. Lewis, 1988; Neale et al. 1991). Weil die Photoinhibition ein zeitabhängiger Prozeß ist (Powles, 1984), wird von mir angenommen, daß bei den LDW-Inkubationen die Dauer der Lichtphasen zu kurz war, um eine Verminderung der C-Einbauraten im hohen Intensitätsbereich zu bewirken.

Wenn die Wassersäule mit einer Rate durchmischt wird, die einen längeren Aufenthalt in der photoinhibitorisch wirkenden Zone wenig wahrscheinlich macht, wie es z.B. für die meisten der kanadischen Seen (70 %) von Harris u. Piccinin (1977) beschrieben wurde, würden die in situ gemessene Oberflächenhemmung nur durch einen methodischen Artefakt zustande kommen. Bei den meisten Messungen, die Photoinhibition dokumentieren, waren die Algen für eine lange Zeit (> 2 - 6 h) hohen Lichtintensitäten ausgesetzt, die so in einem durchmischten Wasserkörper nicht existieren. Umso bedeutender sollte also der Effekt im Vergleich zu statischer Inkubation sein, der auftreten könnte, wenn die Algen nur für kurze Zeiten den hohen Lichtintensitäten ausgesetzt sind, während sie sich ansonsten in Lichtbereichen befinden, bei denen sie sich erholen können.

4.7 Ausblick

Wie ich zeigen konnte, waren die Reaktionen der untersuchten Planktonalgen auf fluktuierende und intermittierende Lichtbedingungen im Sekunden- bis Minutenbereich gruppenspezifisch verschieden. Weil schnelle Lichtintensitätsänderungen hohe Anforderungen an die Anpassungsfähigkeit der Algen darstellen, kann man vermuten, daß es bei diesen Lichtverhältnissen einen Selektionsvorteil für jene Arten gibt, die variable Lichtintensitäten effizient nutzen können. Schnelle Reaktionen bzw. Anpassungsfähigkeit setzen effizient funktionierende Kontrollmechanismen voraus. Wie experimentelle Untersuchungen zeigen, stellen verschiedene Mischungsverhältnisse in der Tat einen Selektionsfaktor in der Algensukzession dar (Übersichtsartikel Cushing, 1988). Gewisse Arten dominieren bei stark durchmischten, andere bei geschichteten Verhältnissen (Reynolds, 1984a,b; Levasseur et al., 1984). Folgende Fragen sind deshalb mit nativem Phytoplankton weiter zu überprüfen:

- Gibt es charakteristische Unterschiede in Bezug auf die photosynthetische Leistung zwischen Algenpopulationen, die bei starker Durchmischung anzutreffen sind im Vergleich zu denen, die bei stabiler Schichtung dominieren?
- Ist bei Arten, die bei durchmischten bzw. stabilen Bedingungen dominieren, die Photosyntheseleistung bei variablen Bedingungen höher bzw. niedriger?

Untersuchungen mit einem weiterentwickelten Phototron, das u.a. auch sinusförmige Lichtintensitätsänderungen experimentell simulieren kann, bieten sich an. Dabei gehe ich davon aus, daß die durch die Mischungsprozesse induzierten Lichtvariationen die wesentliche Ursache darstellen. Um die Aufenthaltswahrscheinlichkeit der Organismen in gemischten Seen abschätzen zu können, sind zudem physikalische Hintergrundinformationen, insbesondere eine Erfassung der kinetischen Energiebilanz und der mischungsrelevanten Größen im Hinblick auf die Bestimmung der Skalierungsrelationen für windinduzierte Turbulenz, notwendig.

Produktionsbiologisch wichtig sind vor allem die Bedingungen, unter denen die Produktionsraten im Wechsellicht höher sind als im Konstantlicht. Die wichtigste Frage, die sich hier stellt, ist die, welche anderen Planktonalgen aufgrund ihrer photophysiologischen Konstitution in der gleichen Weise wie *Monoraphidium* auf Wechsel zwischen überoptimaler und suboptimaler Lichtintensität mit erhöhter Produktionsleistung je Volumeneinheit des Wasserkörpers reagieren. Auch könnten (analog zu den Versuchen, mit denen es U. Sommer gelang, das "Paradox des Phytoplanktons" aufzuklären) in einer Kombination von Experimenten mit nativem Phytoplanktonproben und Laborkulturen der entsprechenden Algen die Bedingungen (z.B. der Einfluß des Grades der Nährstofflimitierung, Temperatur) schärfer herausgearbeitet werden, unter denen derartige positive Wechsellicht-Effekte auftreten. Diese Effekte liegen ja immerhin in der Größenordnung von 50 %. Sie sind somit auch im Hinblick auf ihre globale Wirkung (letztlich auch mit Bezug auf den "Treibhauseffekt") von Bedeutung.

Schließlich wäre es sehr wünschenswert und lohnend, die von mir aufgrund von Literaturangaben zur Interpretation der experimentellen Befunde gemachten Annahmen in Kooperation mit Photosynthespezialisten interdisziplinär weiter zu untersuchen. Zu den Erkenntnissen der vorliegenden Arbeit, gehört ja auch die Erkenntnis, daß die vollständige Aufklärung der Bedeutung von Wechsellicht für die Produktionsbiologie des Phytoplanktons eine Aufgabe ist, deren Bearbeitung das Vermögen eines einzelnen Untersuchers bei weitem übersteigt.

5. Zusammenfassung

Planktonalgen sind in den Gewässern infolge episodischer Auswirkungen der Wetterlage (Wolkenfelder und Sturmfronten) und passiver Verfrachtung durch Oberflächenwellen, interne Wellen, Langmuirzirkulation, Konvektion und turbulenter Durchmischung periodischen Lichtintensitätsänderungen mit Zykluslängen im Sekunden- bis Minutenbereich ausgesetzt. Ob diese "mittelperiodischen" Lichtintensitätswechsel die photosynthetische Stoffproduktion positiv oder negativ beeinflussen, ist eine seit langem offene Frage, zu deren Klärung die vorliegende Arbeit experimentelle Beiträge liefern sollte.

Um diese Frage zu beantworten, wurden in Modellversuchen als Testorganismen zwei Grünalgen, *Scenedesmus obliquus* 276-3a und *Monoraphidium obtusum* 55.81 und ein Cyanobacterium, *Synechococcus* 6911 intermittierenden oder fluktuierenden mittelperiodischen Lichtwechseln ausgesetzt.

Entsprechend der Fragestellung wurden drei verschiedene Versuchsaapparaturen verwendet. Die Algen wurden intermittierendem Licht (LDW) für kurze Zeit (2h) in einem Lichtinkubator (Phototron) ausgesetzt oder für lange Zeit (mehrere Aufenthaltszeiten) in einer von mir entwickelten Expositionskammer (Black-Box). Fluktuierendes Licht (LW) erfuhren die Algen für kurze Zeit (2 h) in einem ebenfalls von mir entwickelten Aquarium, in welchem sie periodisch zur Lichtquelle hinbewegt wurden (Expo-Schlitten). *S. obliquus* konnte ich aufgrund seiner Neigung zum Sedimentieren nur in der Expositionskammer einsetzen.

In den Kurzzeitversuchen wurden die photosynthetischen Produktionsraten mit der ^{14}C -Methode bestimmt. Grundlage für die Bestimmung der Produktionsraten in den Langzeitversuchen bildete die Trockengewichtsanalyse.

Die bei Wechsellicht gemessenen Produktionsraten wurden gegenüber den bei Konstantlicht gemessenen Produktionsraten normalisiert und als "**lichtäquivalente Raten**" bezeichnet.

Die aus meinen Ergebnissen abgeleiteten wesentlichen Schlußfolgerungen

- Intermittierendes Licht (LDW) oder fluktuierendes Licht (LW) steigerte bei den untersuchten Grünalgen (nicht aber für *Synechococcus*) die lichtäquivalente Primärproduktion, wenn die eingestrahlte Lichtintensität, konstant dargeboten, zur Photoinhibition führt.

- Bei fehlendem "Starklichtstreß" war die lichtäquivalente Produktionsrate der untersuchten Planktonalgen im Wechsellicht (LDW oder LW) im allgemeinen niedriger als im Konstantlicht. Eine Ausnahme fand sich bei den Grünalgen, wenn das Licht nur durch kurze Dunkelphasen (für z.B. 30 s) unterbrochen wurde (bzw. wenn die Dunkelzeit nicht länger als die Lichtzeit des Testzyklus war). Unter diesen Versuchsbedingungen stimmte die lichtäquivalente Produktionsrate im Wechsellicht (LDW) mit Konstantlicht überein.
- In fluktuierendem Licht (LW) war die lichtäquivalente Produktionsrate gleich der im Konstantlicht gemessenen, wenn die im Konstantlicht dargebotenen Lichtintensitäten einerseits zu gering waren, um zu "Photoinhibition" zu führen und andererseits ausreichend hoch waren, um ausgeprägte "L-D-Transients" zu vermeiden.

tragen meines Erachtens dazu bei, Kontroversitäten der bisherigen Untersuchungen anderer Autoren über die Bedeutung von Wechsellichtbedingungen für die planktische Primärproduktion in Binnengewässern und im Ozean auszuräumen. Sie machen deutlich, daß statische Inkubationen, wie sie im Gewässer häufig zur Produktionsmessung eingesetzt werden, nicht notwendigerweise die Produktionsraten widerspiegeln, die die Algen bei den mehr oder weniger periodischen Lichtintensitätsänderungen des natürlichen Lichtfeldes erzielen würden. Vielmehr werden die auf Messungen im Konstantlicht beruhenden Angaben über die Produktionsraten in situ in gewissen Maße über- oder unterschätzt.

6. Literatur

- Abbott, M.R., P.J. Richerson & T.M. Powell (1982) In situ response of phytoplankton fluorescence to rapid variations in light. *Limnol. Oceanogr.* 27: 217-225.
- Aberg, B. & W. Rhode (1948) Über die Milieufaktoren in einigen südschwedischen Seen. *Symb. Bot. Upsal.* 5: 1-256.
- Aufdemgarten, H. (1939) Zur Kenntnis der sogenannten Induktionsvorgänge bei der Kohlensäureassimilation. *Planta.* 29: 643-648.
- Bannister, T.T. (1965) Simple oscillations in photosynthetic oxygen evolution. *Biochim. Biophys. Acta.* 109: 97-107.
- Bannister, T.T. (1974) Production equations in terms of chlorophyll concentration, quantum yield and upper limit to production. *Limnol. Oceanogr.* 19: 1-12.
- Barkmann, S. & B. Landmesser (1991) Primärproduktionsmessung: Vergleich von statischer und dynamischer Exposition in einem geschichteten See. *Deut. Limnol. Tag. Mondsee* 160-163.
- Beardall, J. & J.A. Raven (1990) Pathways and mechanisms of respiration in microalgae. *Mar. Microbial Food Webs.* 4: 7-30.
- Beijerinck, M.W. (1890) Kulturversuche mit Zoochlorellen, Lichenengonidien und anderen niederen Algen. *Bot. Zeit.* 48: 725-785.
- Belay, A. (1981) An experimental investigation of inhibition of phytoplankton photosynthesis at lake surfaces. *New Phytol.* 89: 61-74.
- Borowitzka, M.A. & L.J. Borowitzka (1988) *Micro-algal biotechnology*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Buchanan, B.B. (1984) The ferredoxin/thioredoxin system: a key element in the regulatory function of light in photosynthesis. *Bioscience.* 34: 378-383.
- Buranathanit, T., D.J. Cockrell & W.O. Smith Jr. (1982) Some effects of Langmuir circulation on the quality of water resource systems. *Ecol. Modelling.* 15: 49-74.
- Cassie, R.M. (1962) Microdistribution and other error components of C^{14} primary production estimates. *Limnol. Oceanogr.* 7: 121-130.
- Chazdon, R.L. & R.W. Pearcy (1986) Photosynthetic responses to light variation in rainforest species. II. Carbon gain and photosynthetic efficiency during lightflecks. *Oecologia.* 69: 524-531.
- Chazdon, R.L. & R.W. Pearcy (1986a) Photosynthetic responses to light variation in rain forest species. I. Induction under constant and fluctuating light conditions. *Oecologia.* 69: 517-523.
- Chazdon, R.L. & R.W. Pearcy (1986b) Photosynthetic responses to light variation in rain forest species. II. Carbon gain and photosynthetic efficiency during light-flecks. *Oecologia.* 69: 524-531.
- Critchley, C. (1981) Studies on the mechanisms of photoinhibition in higher plants. I. Effects of high light intensity on chloroplast activities in cucumber adapted to low light. *Plant. Physiol.* 67: 1161-1165.
- Critchley, C. (1988) The molecular mechanism of photoinhibition-facts and fiction. *Aust. J. Plant Physiol.* 15: 27-41.

- Cullen, J.J. & M.R. Lewis (1988) The kinetics of algal photoadaptation in the context of vertical mixing. *J. Plank. Res.* 10: 1039-1063.
- Davies, J.M. & P.J.I. Williams (1984) Verification of ^{14}C and O_2 derived primary production measurements using an enclosed ecosystem. *J. Plankt. Res.* 6: 457-474.
- Davis, E.A., J. Dedrick, C.S. French, H.W. Milner, J. Myers, J.H.C. Smith & H.A. Spoehr (1953) Laboratory experiments on *Chlorella* culture at the Carnegie Institution of Washington Department of Plant Biology. In: Burlew, J.S., (ed.), *Algal culture from laboratory to pilot plant*. Washington, Carnegie Institution of Washington. pp. 105-153.
- Demmig, B. & O. Björkman (1987) Comparison of the effect of excessive light on chlorophyll fluorescence (77K) and photon yield of O_2 evolution in leaves of higher plants. *Planta*. 171: 171-184.
- Demmig, B. & K. Winter (1988) Characterization of three components of non-photochemical fluorescence quenching and their response to photoinhibition. *Aust. J. Plant Physiol.* 15: 163-177.
- Denman, K.L. & A.E. Gargett (1983a) Time and space scales of vertical mixing and advection of phytoplankton in the upper ocean. *Limnol. Oceanogr.* 28: 801-815.
- Denman, K.L. & A.E. Gargett (1983b) Vertical mixing and advection of phytoplankton in the upper ocean. *Limnol. Oceanogr.* 22: 1033-1038.
- Döhler, G. (1973a) Einfluß kurzer Dunkelperioden auf die CO_2 -Aufnahme und Phosphoenolpyruvat-Carboxylierung während der Photosynthese-Induktion bei *Chlorella vulgaris*. *Arch. Mikrobiol.* 90: 333-341.
- Döhler, G. (1973b) Neue Ergebnisse über die Induktionseffekte der photosynthetischen CO_2 -Aufnahme bei *Anacystis* und *Chlorella*. *Ber. Deutsch. Bot. Ges. Bd.* 86: 371-379.
- Dring, M.J. & D.H. Jewson (1982) "What does ^{14}C uptake by phytoplankton really measure? A theoretical modelling approach". *Proc. R. Soc. Lond. B.* 214: 351-368.
- Dromgoole, F.I. (1988) Light fluctuations and the photosynthesis of marine algae. II. Photosynthetic response to frequency, phase ratio and amplitude. *Funct. Ecol.* 2: 211-219.
- Dromgoole, F.I. & S.K. Jackson (1987) Transient bursts of CO_2 from brown algae following illumination. *Bot. Mar.* 30: 331-340.
- Dubinsky, Z., T. Berman & F. Schanz (1984) Field experiments for in situ measurement of photosynthetic efficiency and quantum yield. *J. Plank. Res.* 6: 339-349.
- Dubinsky, Z. & M. Polna (1976) Pigment composition during a *Peridinium* bloom in Lake Kinneret (Israel). *Hydrobiol.* 51: 239-243.
- Elser, J.J. & B.L. Kimmel (1985) Photoinhibition of temperate lake phytoplankton by surface irradiance: evidence from vertical profiles and field experiments. *J. Phycol.* 21: 419-427.
- Emerson, R. & W. Arnold (1932) A separation of the reactions in photosynthesis by means of intermittent light. *Jour. Gen. Physiol.* 15: 391-420.
- Erdmann, N. & U. Schiewer (1976) Regelung für Turbidostate. *Patentschrift 124809, DD WP C 12b/192256*.
- Falkowski, P.G. (1980) Light-shade adaptation in marine phytoplankton. In: Falkowski, P.G., (ed.), *Primary productivity in the sea*. New York, Plenum. pp. 99-119.

- Falkowski, P.G. (1984) Kinetics of adaptation to irradiance in *Dunaliella tertiolecta*. *Photosynthetica*. 18: 62-68.
- Falkowski, P.G., T.G. Owens, A.C. Ley & D.C. Mauzerall (1981) Effects of growth irradiance levels on the ratio of reaction centers in two species of marine phytoplankton. *Plant Physiol.* 68: 969-973.
- Ferris, J.M. & R. Christian (1991) Aquatic primary production in relation to microalgal responses to changing light: a review. *Aquat. Sci.* 53: 188-217.
- Fingerhut, U. (1985) *Wachstum und Zusammenwirken von Scenedesmus falcatus und Pseudomonas aeruginosa bei chemostatischer Kultur in acetathaltigem Modellabwasser*. Universität Bochum, Dissertation
- Fork, D.C. & K. Satoh (1986) The control by state transitions of the distribution of excitation energy in photosynthesis. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 37: 335-361.
- Frechette, M. & L. Legendre (1978) Photosynthese a un stimulus simple, imitant les variations rapides de la lumière engendrees par les vagues. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 32: 15-25.
- Fredrickson, A.G. & H.M. Tsuchiya (1970) Utilization of the effects of intermittent illumination on photosynthetic microorganisms. In: (ed.), *Prediction and measurement of photosynthetic productivity, Proceedings of the IBP/PP Technical Meeting, Trebon, 14-21 September 1969*. Wageningen, Centre for Agriculture Publishing and Documentation, pp. 519-541.
- Furbank, R.T. & P. Horton (1987) Regulation of photosynthesis in isolated barley protoplasts: the contribution of cyclic photophosphorylation. *Biochim. Biophys. Acta.* 894: 332-338.
- Gallegos, C.L., G.M. Hornberger & M.G. Kelly (1977) A model of river benthic algal photosynthesis in response to rapid changes in light. *Limnol. Oceanogr.* 22: 226-233.
- Gallegos, C.L., G.M. Hornberger & M.G. Kelly (1980) Photosynthesis-light relationships of a mixed culture of phytoplankton in fluctuating light. *Limnol. Oceanogr.* 25: 1082-1092.
- Gallegos, C.L. & T. Platt (1981) Photosynthesis measurements on natural population of phytoplankton: numerical analysis. In: Platt, T., (ed.), *Physiological Basis of Phytoplankton Ecology*. Can. Bull. Fish. Aquat. Sci. 210. pp. 103-112.
- Gallegos, C.L. & T. Platt (1982) Phytoplankton production and water motion in surface mixed layers. *Deep-Sea Res.* 29: 65-76.
- Gallegos, C.L., T. Platt, W.G. Harrison & B. Irwin (1983) Photosynthetic parameters of arctic marine phytoplankton: vertical variations and time scales of photoadaptation. *Limnol. Oceanogr.* 28: 698-708.
- Garner, W.W. & H.A. Allerd (1931) *J. Agr. Research.* 42: 629.
- Garret, M.K. & H.J. Fallowfield (1981) Algal biomass from farm waste - a pilot plant study. In: Palz, W., P. Chatier & D.O. Hall, (ed.), *Energy from Biomass. Proc. of 1st Europ. Communities Conf.* London, Applied Science Publ. pp. 691-696.
- Glover, H.E. (1985) The physiology and ecology of the marine cyanobacterial genus *Synechococcus*. *Adv. Aquat. Microbiol.* 3: 49-107.
- Glover, H.E., M.D. Keller & R.R.L. Guillard (1986) Light quality and oceanic ultraphytoplankters. *Nature.* 319: 142-143.
- Goldman, J.C. (1979) Outdoor algal mass cultures. II. Photosynthetic yield limitations. *Water Res.* 13: 119-136.

- Grobbelaar, J.U. (1985) Phytoplankton productivity in turbid waters. *J. Plank. Res.* 7: 653-663.
- Grobbelaar, J.U. (1989a) Do light/dark cycles of medium frequency enhance phytoplankton productivity? *J. Appl. Phycol.* 1: 333-340.
- Grobbelaar, J.U. (1989b) The contribution of phytoplankton productivity in turbid freshwaters to their trophic status. *Hydrobiol.* 173: 127-133.
- Grobbelaar, J.U., C.J. Soeder & E. Stengel (1984) Modelling algal productivity and oxygen production in large outdoor cultures. *Jül-Spez.* 282.
- Grobbelaar, J.U., C.J. Soeder & E. Stengel (1990a) Modeling algal productivity in large outdoor cultures and waste treatment systems. *Biomass.* 21: 297-314.
- Groeneweg, J. (1985) *Untersuchungen zur Behandlung von Schweineflüssigmist in Algengraben.* Universität Essen, Dissertation
- Groeneweg, J. & C.J. Soeder (1978) An improved tube for axenic cultures of microalgae. *Br. Phycol. J.* 13: 337-340.
- Gross, L.J. (1982) Photosynthetic dynamics in varying light environments: a model and its application to whole leaf carbon gain. *Ecology.* 63: 84-93.
- Harding, L.W., Jr., T.R. Fisher Jr. & M.A. Tyler (1987) Adaptive responses of photosynthesis in phytoplankton: specificity to time-scale of change in light. *Bio. Oceanogr.* 4: 403-437.
- Harris, G.P. (1978) Photosynthesis, productivity and growth: the physiological ecology of phytoplankton. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 10: 1-171.
- Harris, G.P. & J.N.A. Lott (1973) Observations of Langmuir circulations in Lake Ontario. *Limnol. Oceanogr.* 18: 584-589.
- Harris, G.P. & B.B. Piccinin (1977) Photosynthesis relationships by natural phytoplankton populations. *Arch. Hydrobiol.* 80: 405-457.
- Hartig, P. (1986) *Modellversuche zur O₂ - und Biomasseproduktivität in unbelüfteten oxystatisch betriebenen Abwasserteichen: Untersuchungen an einem neuartigen Bio-Reaktor.* Ruhr-Universität-Bochum, Diplomarbeit
- Hartig, P., J.U. Grobbelaar, C.J. Soeder & J. Groeneweg (1988) On the mass culture of microalgae: areal density as an important factor for achieving maximal productivity. *Biomass.* 15: 211-221.
- Haury, L.R., J.A. McGowan & P.H. Wiebe (1978) Patterns and processes in the time-space of plankton distributions. In: Steele, J.H., (ed.), *Spatial patterns in plankton communities.* New York, Plenum Press. pp.
- Haury, L.R., P.H. Wiebe, M.H. Orr & M.G. Briscoe (1983) Tidally generated high-frequency internal wave packets and their effects on plankton in Massachusetts Bay. *J. of Mar. Res.* 41: 65-112.
- Hegewald, E. (1982) Taxonomisch-morphologische Untersuchungen von *Scenedesmus*-Isolaten aus Stammsammlungen. *Arch. Hydrobiol./Suppl.* 60: 375-389.
- Henley, W.H. & J. Ramus (1989) Photoacclimation and growth rate responses of *Ulva rotundata* (Chlorophyta) to intraday variations in growth irradiance. *J. Phycol.* 25: 398-401.
- Iturriaga, R. & J. Marra (1988) Temporal and spatial variability of chroococcoid cyanobacteria *Synechococcus* spp. specific growth rates and their contribution to primary production in the Sargasso Sea. *Sea. Mar. Ecol. Prog. Ser.* 44: 175-181.

- Jassby, A.T. & T. Platt (1976) Mathematical formulation of the relationship between photosynthesis and light for phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* 21: 540-547.
- Jerlov, N.G. (1976) *Marine optics*. Amsterdam, Elsevier Scientific.
- Jewson, D.H. & R.B. Wood (1975) Some effects on integral photosynthesis of artificial circulation of phytoplankton through light gradients. *Verhandl. Internat. Verein. Limnol.* 19: 1037-1044.
- Johnson, P.W. & J.M. Sieburth (1979) Chroococcoid cyanobacteria in the sea: A ubiquitous and diverse phototrophic biomass. *Limnol. Oceanogr.* 24: 928-935.
- Joiris, C. & A. Bertels (1985) Incubation under fluctuating light conditions provides values much closer to real in situ primary production. *Bull. Mar. Sci.* 37: 620-625.
- Jones, R.I. (1978) Adaptations to fluctuating irradiance by natural phytoplankton communities. *Limnol. Oceanogr.* 23: 920-926.
- Kawaguchi, K. (1980) Microalgae production systems in Asia. In: Shelef, G. & C.J. Soeder, (ed.), *Algae Biomass: Production and Use*. Amsterdam, New York, Oxford, Elsevier/North Holland Biomedical Press. pp. 25-33.
- Kiefer, D.A. (1973) Chlorophyll a fluorescence in marine centric diatomeen: responses of chloroplasts to light and nutrient stress. *Mar. Biol.* 23: 39-46.
- Kirk, J.T.O. (1983) *Light and photosynthesis in aquatic ecosystems*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Kohl, J.-G. & A. Nicklisch (1988) *Ökophysiologie der Algen*. New York, Gustav-Fischer Verlag.
- Kok, B. (1953) Experiments on photosynthesis by *Chlorella* in flashing light. In: Burlew, J.S., (ed.), *Algal culture from laboratory to pilot plant*. Washington, Carnegie Institution of Washington. pp. 63-75.
- Kok, B. (1956) Photosynthesis in flashing light. *Biochim. Biophys. Acta.* 21: 245-258.
- Krause, G.H. (1988) Photoinhibition of photosynthesis. An evaluation of damaging and protective mechanisms. *Physiol. Plantarum.* 74: 566-574.
- Kyle, D.J. & I. Ohad (1986) The mechanism of photoinhibition in higher plants and green algae. In: Staehlin, L.A. & C.J. Arntzen, (ed.), *Photosynthesis III. Photosynthetic Membranes and Light Harvesting Systems*. Berlin, Springer Verlag. pp. 468-476.
- Lasko, A.H. & J.E. Barnes (1978) Apple leaf photosynthesis in alternating light. *Horticult. Sci.* 13: 473-474.
- Laws, E.A., S. Taguchi, J. Hirata & L. Pang (1988) Optimization of microalgal production in a shallow outdoor flume. *Biotechnol. Bioengin.* 32: 140-147.
- Laws, E.A., K.L. Terry, J. Wickman & M.S. Chalup (1983) A simple algal production system designed to utilized the flashing light effect. *Biotech. Bioengin.* 25: 2319-2335.
- Lee, Y.-K. & S.J. Pirt (1981) Energetics of photosynthetic algal growth: influence of intermittent illumination in short (40 s) cycles. *J. Gen. Microbiol.* 124: 43-52.
- Levasseur, M.J. Therriault & L. Legendre (1984) Hierarchical control of phytoplankton succession by physical factors. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 15: 141-149.

- Lilley, R.M., C.J. Chon, A. Mosbach & H.W. Heldt (1977) The distribution of metabolites between spinach chloroplasts and medium during photosynthesis in vitro. *Biochim. Biophys. Acta.* **460**: 259-272.
- Liou, J.K. & G.C. Van Eybergen (1982) Light adaption and - inhibition: processes important in modelling the growth rate of algae in drinking water basins. *Water Res. Vol. 16*: 765-773.
- Lloyd, D. (1974) Dark respiration. In: Stewart, W.D.P., (ed.), *Algal physiology and biochemistry*. Oxford, Blackwell Scientific Publikation. pp. 505-529.
- Lorenzen, C.J. (1979) Ultraviolet radiation and phytoplankton photosynthesis. *Limnol. Oceanogr.* **24**: 1117-1120.
- Madden, C.J. (1986) *Distribution and loading of nutrients in Fourleague Bay, a shallow Louisiana estuary*. Louisiana State University, M.S. Thesis
- Mallin, M.A. & H.W. Paerl (1992) Effects of variable irradiance on phytoplankton productivity in shallow estuaries. *Limnol. Oceanogr.* **37**: 54-62.
- Märkl, H. (1980) Modelling of algal production systems. In: Shelef, G. & C.J. Soeder, (ed.), *Algae Biomass: Production and Use*. Amsterdam, New York, Oxford, Elsevier/North Holland Biomedical Press. pp. 361-383.
- Marques, I.A., D.M. Ford, G. Muschinek & L.E. Anderson (1987) Photosynthetic carbon metabolism in isolated pea chloroplasts: metabolic levels and enzyme activities. *Arch. Biochem. Biophys.* **252**: 458-466.
- Marra, J. (1978) Phytoplankton photosynthetic response to vertical movement in a mixed layer. *Mar. Biol.* **46**: 203-208.
- Marra, J. & K. Heinemann (1982) Photosynthesis response by phytoplankton to sunlight variability. *Limnol. Oceanogr.* **27**: 1141-1153.
- McCree, K.J. & R.S. Loomis (1984) Photosynthetic dynamics. *Ecology.* **65**: 1016-1018.
- Megard, R.O., D.W. Tonkyn & W.H. Senft (1984) Kinetics of oxygenic photosynthesis in planktonic algae. *J. Plank. Res.* **6**: 325-337.
- Mohn, F. (1980) Experiences and strategies in the recovery of biomass from mass cultures of microalgae. In: Shelef, G. & C.J. Soeder, (ed.), *Algae Biomass: Production and Use*. Amsterdam, New York, Oxford, Elsevier/North Holland Biomedical Press. pp. 548-571.
- Morgun, V.N. & S.V. Doldzhikov (1990) High-energy state of chloroplasts measured as function of light induced changes of delayed fluorescence and energetic effectivity of photosynthesis of pea leaves. *Photosynthetica.* **24**: 556-562.
- Müller, H., F. Jüttner & U. De Haar (1982) *Algenbürtige Schadstoffe*. Schadstoffe im Wasser, DFG. Boppard, Harald Bold Verlag.
- Myers, J. (1953) Physiologie of algae. In: Burlew, J.S., (ed.), *Algal mass culture*. Washington, Carnegie Institution. pp.
- Neale, P.J., S.I. Heaney & G. Jaworski (1991) Responses to high irradiance contribute to the decline of the spring diatom maximum. *Limnol. Oceanogr.* **36**: 761-768.
- Neale, P.J. & P.J. Richerson (1987) Photoinhibition and the diurnal variation of phytoplankton photosynthesis - I. Development of a photosynthesis-irradiance model from studies of in situ responses. *J. Plankt. Res.* **9**: 167-193.

- Nicklisch, A. & J.-G. Kohl (1989) The influence of light on the primary production of two planctonic blue-green algae. *Arch. Hydrobiol. Beih.* 33: 451-455.
- Nixdorf, B., H. Behrendt & R. Stellmacher (1990) Comparison of methods for estimation of integral primary production in shallow aquatic ecosystems with special regard to turbulent mixing. *Limnologica*. 20: 53-56.
- Nixdorf, B. & S. Fulda (1989) A method for estimation of phytoplankton dark losses by application of ^{14}C -technique. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 33: 445-450.
- Noctor, G. & J.D. Mills (1987) Control of CO_2 fixation during the induction period. The role of thiol-mediated enzyme activation in the alga, *Dunaliella*. *Biochim. Biophys. Acta*. 894: 295-303.
- Nusch, E.A. (1980) Comparison of different methods for chlorophyll and phaeopigment determination. *Arch. Microbiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 14: 14-36.
- Payer, H.D. & U. Trültzsch (1972) Ein Beitrag zur Versorgung dichter Kulturen von Grünalgen mit Mangan, Vanadium und anderen Spurenelementen. *Arch. Microbiol.* 84: 43-53.
- Pearcy, R.W., K. Osteryoung & H.W. Calkin (1985) Photosynthetic responses to dynamic light environments by Hawaiian trees. Time course of CO_2 uptake and carbon gain during sunflecks. *Plant Physiol.* 79: 896-902.
- Peltier, G. & J. Ravenel (1987) Oxygen photoreduction and variable fluorescence during a dark-to-light transition in *Chlorella pyrenoidosa*. *Biochim. Biophys. Acta*. 894: 543-551.
- Peterson, B.J. (1980) Aquatic primary productivity and the ^{14}C - CO_2 method: a history of the productivity problem. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 359-385.
- Phillips, J.N. & J. Myers (1954) Growth rate of *Chlorella* in flashing light. *Plant Physiol.* 29: 152-161.
- Pick, U., K. Gounaris & J. Barber (1987) Dynamics of photosystem II and its light harvesting system in response to light changes in the halotolerant alga *Dunaliella salina*. *Plant Physiol.* 85: 194-198.
- Pirt, S.J. (1975) *Principles of microbe and cell cultivation*. London, Blackwell Sci. Publ.
- Platt, T., C.C. Gallegos & W.G. Harrison (1980) Photoinhibition of photosynthesis in natural assemblages of marine phytoplankton. *J. Mar. Res.* 38:
- Poole, H.H. & W.R.G. Atkins (1929) Photo-electric measurements of submarine illumination throughout the year. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 16: 297-324.
- Post, A.F.Z., K. Dubinsky, K. Wyman & P.G. Falkowski (1984) Kinetics of light-intensity adaptation in a marine planktonic diatom. *Mar. Biol.* 231-238.
- Post, A.F.Z., K. Dubinsky, K. Wyman & P.G. Falkowski (1985) Physiological responses of a marine planktonic diatom to transitions in growth irradiance. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 25: 141-149.
- Powell, C.K., J.B. Chaddock & J.R. Dixon (1965) The motion of algae in turbulent flow. *Biotechnol. Bioengin.* 7: 295-308.
- Powles, S.B. (1984) Photoinhibition of photosynthesis induced by visible light. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 35: 15-44.
- Prezelin, B.B. & H.A. Matlick (1980) Time course of photoadaptation in a photosynthesis-irradiance relationship of a dinoflagellate exhibiting photosynthetic periodicity. *Mar. Biol.* 58: 85-96.

- Prezelin, B.B., M.M. Tilzer, O. Schofield & C. Haese (1991) The control of the production process of phytoplankton by the physical structure of the aquatic environment with special reference to its optical properties. *Aquat. Sci.* 53: 136-186.
- Przytocka-Jusiak, M., M. Rzeczycka, G. Palacz & M. Kamut (1983/1984) The growth of *Stichococcus bacillaris* in intermittent light. *Acta Hydrobiol.* 25/26: 3-16.
- Rabinowitch, E.I. (1956) *Photosynthesis Vol.II, Part 2*. New York, Interscience Publishers.
- Rai, H. (1990) Persönliche Mitteilung.
- Randall, J.M. & J.J.W. Day (1987) Effects of river discharge and vertical circulation on aquatic primary production in a turbid Louisiana (USA) estuary. *Neth. J. Sea Res.* 21: 231-242.
- Raven, J.A. (1984) *Energetics and transport in aquatic plants. MBL lectures in biology*. New York, Alan R. Liss.
- Rees, D., G.D. Noctor & P. Horton (1990) The effect of high-energy-state excitation quenching on maximum and dark level chlorophyll fluorescence yield. *Fertilizer Res.* 25: 199-211.
- Reynolds, C.S. (1984) *Freshwater phytoplankton-ecology*. Cambridge, University Press.
- Reynolds, C.S. (1988) Functional morphology and the adaptive strategies of freshwater phytoplankton. In: Sandgren, C.D., (ed.), *Growth and reproductive strategies of freshwater phytoplankton*. Cambridge, Cambridge University Press. pp.
- Reynolds, C.S., R.D. Oliver & A.E. Walsby (1987) Cyanobacterial dominance: the role of buoyancy regulation on dynamic environment. *New Zealand J. Mar. Freshwat. Res.* 21: 379-390.
- Richardson, K., J. Beardall & J.A. Raven (1983) Adaptation of unicellular algae to irradiance. An analysis of strategies. *New Phytol.* 93: 157-191.
- Richmond, A. & J.U. Grobbelaar (1986) Factors affecting the output rates of *Spirulina platensis* with reference to mass cultivation. *Biomass.* 10: 253-264.
- Richmond, A., A. Vonshak & S. Arad (1980) Environmental limitation in outdoor production of algal biomass. In: Shelef, G. & C.J. Soeder, (ed.), *Algae Biomass: Production and Use*. Amsterdam, New York, Oxford, Elsevier/North Holland Biomedical Press. pp. 65-73.
- Richter, G. (1982) *Stoffwechselphysiologie der Pflanzen*. Stuttgart, New York, Thieme Verlag Stuttgart.
- Ried, A. (1969) Studies on light-dark transients in *Chlorella*. *Progr. Photosynth. Res.* 1: 512-530.
- Ried, A. (1970) Energetic aspects of the interaction between photosynthesis and respiration. In: (ed.), *Prediction and measurement of photosynthetic productivity, Proceedings of the IBP/PPP Technical Meeting, Trebon, 14-21 September 1969*. Wageningen, Centre for Agriculture Publishing and Documentation. pp. 231-246.
- Rieke, F.F. & H. Gaffron (1942) Flash saturation and reaction periods in photosynthesis. *J. of Phys. Chem.* 47: 299-308.
- Rivkin, R.B., H.H. Seliger, E. Swift & W.H. Biggley (1982) Light-shade adaptation by the oceanic dinoflagellates *Pyrocystis noticula* and *P. fusiformis*. *Mar. Biol.* 68: 181-191.
- Satory, D.P. (1982) Spectrophotometric analysis of chlorophyll a in freshwater phytoplankton. *Technical Report TR MS, Dep. of Environmental Affairs, Hydrological Res. Inst., Pretoria*.
- Savidge, G. (1978) Variations in the progress of ^{14}C uptake as a source of error in estimates of primary production. *Mar. Biol.* 49: 295-301.

- Savidge, G. (1986) Growth and photosynthetic rates of *Phaeodactylum tricornutum* Bohlin in a cyclical light field. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 100: 147-164.
- Scheibe, R. (1991) Redox-modulation of chloroplast enzymes. *Plant Physiol.* 96: 1-3.
- Schlüter, M. (1984) *Kontinuierliche Massenkultur des planktischen Rotators Brachionus rubens. Verschiedene Aspekte der Biologie und Physiologie sowie Modellierung im Hinblick auf den Einsatz in Aquakultur und Abwasserreinigung.* Universität Essen, Dissertation
- Schwoerbel, J. (1984) *Einführung in die Limnologie.* Stuttgart, New York, Gustav-Fischer Verlag.
- Seiss, U., E. Born & H. Böhm (1985) Zur Beurteilung der Produktivität von Suspensionskulturen einzelliger Grünalgen bei definierten Lichtverhältnissen. *Acta Hydrochim. et Hydrobiol.* 13 (2): 155-162.
- Setlik, I. (1954) Transient phenomenon in photosynthesis as revealed by the production of oxygen. *CSAV rada MPV.* 64:
- Sharkey, T.D., J.R. Seemann & R.W. Percy (1986) Contribution of metabolites of photosynthesis to postillumination CO₂ assimilation in response to sunflecks. *Plant Physiol.* 82: 1063-1068.
- Shelef, G., R. Moraine, A. Meydan & E. Sandbank (1976) Combined algae production wastewater treatment and reclamation systems. In: Schlegel, H.G. & J. Barnea, (ed.), *Microbiol Energy Conversation.* Göttingen, Proc. Sem. E. Goltze KG. pp. 427-442.
- Shelef, G. & C.J. Soeder (1980) *Algae Biomass: production and use.* Amsterdam, Elsevier/ North Holland Biomedical Press.
- Shelef, G., Y. Azov, R. Moraine & G. Oron (1980) Algal mass production as an integral part of a wastewater treatment and reclamation system. In: Shelef, G. & C.J. Soeder, (ed.), *Algae Biomass: Production and Use.* Amsterdam, New York, Oxford, Elsevier/North Holland Biomedical Press. pp. 163-189.
- Sinclair, J., S.K. Spence & L.J. Langille (1991) The appearance of quenching centres in photosystem II. *Photosynth. Res.* 29: 1-9.
- Smith, R.C. & K.S. Baker (1978) The bio-optical state of ocean waters and remote sensing. *Limnol. Oceanogr.* 23: 247-259.
- Soeder, C.J. (1980) Massive cultivation of microalgae: results and prospects. *Hydrobiol.* 72: 197-209.
- Soeder, C.J., G. Shelef & J. Groeneweg (1980) Einsatz von Algen-Bakterienmischkulturen zur kombinierten Abwasserreinigung und Proteinerzeugung. *Vortragsveranstaltung "Forschung zum Gewässerschutz" der AGF, 13.-14. Nov. 1980 in Bonn-Bad Godesberg.*
- Sournia, A. (1982) Form and function in marine phytoplankton. *Biol. Rev.* 57: 347-394.
- Steemann Nielsen, E. (1952) The use of radioactive carbon (¹⁴C) for measuring organic production in the sea. *J. Cons. Int. Explor. Mer.* 18: 117-140.
- Stitt, M. (1986) Limitation of photosynthesis by carbon metabolism. I. Evidence for excess electron transport capacity in leaves carrying out photosynthesis in saturating light and CO₂. *Plant Physiol.* 81: 1115-1122.
- Stitt, M. & U. Schreiber (1988) Interactions between sucrose synthesis and CO₂ fixation. III. Response of biphasic induction kinetics and oscillations to manipulation of the relation between electron transport, calvin cycle, and sucrose synthesis. *J. Plant. Physiol.* 133: 138-143.

- Strickland, J.D. & T.R. Parsons (1972) *A practical handbook of seawater analysis*. Bull. Fish. Res. Bd. Can.
- Strotmann, H. (1992) Persönliche Mitteilung.
- Sverdrup, H.W. (1953) On conditions for the vernal blooming of phytoplankton. *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.* 29: 130-135.
- Taguchi, S. (1979) Light utilization efficiencies of phytoplankton in the tropical North Pacific Ocean. *Bull. Plankt. Soc. Jap.* 26: 1-10.
- Talling, J.F. (1957) The phytoplankton population as a compound photosynthetic system. *New. Phytol.* 56: 133-149.
- Talling, J.F. (1971) The underwater light climate as a controlling factor in the production ecology of freshwater phytoplankton. *Mitt. Int. Ver. Theor. Angew. Limnol.* 19: 214-243.
- Tamiya, H. (1957) Mass culture of algae. *Ann. Rev. of Plant Physiol.* 8: 309-334.
- Terry, K.L. (1986) Photosynthesis in modulated light: Quantitative dependence of photosynthetic enhancement on flashing rate. *Biotechn. Bioengin.* 28: 988-995.
- Terry, K.L. & L.P. Raymond (1985) System design for the autotrophic production of microalgae. *Enzyme Microb. Technol.* 7: 474-487.
- Thomas, W.H. & C.H. Gibson (1990) Effects of small-scale turbulence on microalgae. *J. Applied Phycol.* 2: 71-77.
- Uherkovich, G. (1966) *Die Scenedesmus-Arten Ungarns*. In: (ed.), Budapest, Akademia Kiado, Verlag Chemie. pp.
- Veljovic-Jovanovic, S. & Z.G. Cerovic (1991) Induction of oscillations in chlorophyll fluorescence by re-illumination of intact isolated pea chloroplasts. *Planta.* 185: 397-400.
- Vincent, W.F., P.J. Neale & P.J. Richerson (1984) Photoinhibition: Algal responses to bright light during diel stratification and mixing in a tropical alpine lake. *J. Phycol.* 20: 201-211.
- Vollenweider, R.A. (1965) Calculation models of photosynthesis-depth curves and some implications regarding day rate estimates in primary production measurements. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol. Marco de Marchi.* 18: 425-457.
- Vollenweider, R.A. (1974) *A manual on methods for measuring primary production in aquatic environments*. IPB Handbook. Oxford, Blackwell Scientific.
- Vonshak, A., A. Abeliovich, S. Boussiba, S. Arad & A. Richmond (1982) Production of *Spirulina* biomass: effects of environmental factors and population density. *Biomass.* 2: 175-185.
- Walker, D.A. (1973) Photosynthetic induction phenomena and the light activation of ribulose diphosphate carboxylase. *New Phytol.* 72: 209-236.
- Walker, D.A. (1976) CO₂ fixation by intact chloroplasts: Photosynthetic induction and its relation to transport phenomena and control mechanisms. In: Barber, J., (ed.), *The intact chloroplast*. Amsterdam, Elsevier/North Holland. pp. 235-278.
- Walker, D.A., P. Horton, M.N. Sivak & W.P. Quick (1983) Anti-parallel relationship between O₂ evolution and slow fluorescence induction kinetics. *Photobiochem. Photobiophys.* 5: 35-39.

- Walker, D.A., K. Kosciukiewicz & C. Case (1973a) Photosynthesis by isolated chloroplasts: some factors affecting induction in CO₂-dependent oxygen evolution. *New Phytol.* **72**:
- Walsh, P. & L. Legendre (1983) Photosynthesis of natural phytoplankton under high frequency light fluctuations simulating those induced by sea surface waves. *Limnol. Oceanogr.* **28**: 688-697.
- Warburg, O. (1919) Über die Geschwindigkeit der photochemischen Kohlensäurezersetzung in lebenden Zellen I. *Biochem. Ztschr.* **100**: 230-270.
- Waterbury, J.B., S.W. . Watson, R.R.L. Guillard & L.E. Brand (1979) Widespread occurrence of a unicellular marine planktonic cyanobacterium. *Nature.* **277**: 293-294.
- Waterbury, J.B., S.W. . Watson, F.W. Valois & D.G. Franks (1986) Biological and ecological characterization of the marine unicellular cyanobacterium *Synechococcus*. *Photosynthet. Picoplankt. Can. Bull. Fish. Aquat. Sci.* **214**: 71-120.
- Weller, S. & J. Franck (1941) Photosynthesis in flashing light. *Jour. Phys. Chem.* **45**: 1359-1373.
- Wetzel, R.G. (1983) *Limnology*. Philadelphia, Saunders.
- Wyman, K.D., Z. Dubinsky, J.W. Porter & P.G. Falkowski (1987) Light absorption and utilization among hermatypic corals: a study in Jamaica, West Indies. *Mar. Biol.* **96**: 283-292.
- Yoder, J.A. & S.S. Bishop (1985) Effects of mixing-induced irradiance fluctuations on photosynthesis of natural assemblages of coastal phytoplankton. *Mar. Biol.* **90**: 87-93.
- Zeinalov, Y. (1977) On the analysis of oxygen induction phenomena in photosynthesizing systems. I. Kinetics of the O₂ evolution in the green algae cells. *Studia Biophys.* **65**: 227-238.

Danksagung

Weil ich meine Promotionsarbeit an insgesamt drei verschiedenen Orten angefertigt habe, fällt mein Dankeschön naturgemäß etwas länger aus. Ich möchte es nicht versäumen, allen, die mich in dieser Zeit begleitet und unterstützt haben, wenigstens ein "kleines" Dankeschön zu sagen. Mein "großes" Dankeschön wird dagegen immer in meinem Herzen eingraviert sein und bestimmt niemals vergessen werden:

Herrn Prof. Dr. C.J. Soeder - für die Aufnahme am Institut, die Bereitstellung des Arbeitsplatzes, der Sachmittel und den vielen fachlichen Diskussionen

Herrn Prof. Dr. G.-P. Feige - für die freundliche Übernahme des Korreferates dieser Dissertation

Allen Mitarbeitern des IBT 3 - insbesondere den Herren Dr. J. Groeneweg, und Dr. H.F. Mohn für die vielen Diskussionen und nützlichen Hinweise, Frau G. Neumann für die Hilfe bei der Chlorophyllanalytik

Den Herren H. Judith, P. Hubert, J. Burkhart und allen anderen Mitarbeitern der Mechanik- und Elektronik- Werkstatt des IBT 3

Herrn Prof. Dr. U. Sommer - für die fachlichen und anregenden Diskussionen

Herrn Prof. Dr. W. Lampert - für seine unbürokratische Haltung und großzügige Bereitstellung von Sachmitteln bei meinem Gastaufenthalt am MPI Plön

Herr Dr. H. Rai - für seine ständige Unterstützung, die Einführung in die ¹⁴C-Methodik und die Möglichkeit zur Arbeit am Phototron

Der Werkstatt und natürlich allen anderen Mitarbeitern des MPI Plön für die freundliche Zusammenarbeit

Herrn Prof. Dr. D. Imboden für sein Verständnis und so manche großzügige Gewährung von Freiraum zur Fertigstellung der Arbeit

Frau Dr. C. Pahl-Wostl - die mir ebenfalls allen erdenklichen Freiraum zur Fertigstellung der Arbeit ließ und sich viel Zeit zur Diskussion nahm

Frau Dipl. Biol. B. Rinne - für die sorgfältige Durchsicht der Arbeit, besonders wünsche ich Ihr viel Erfolg bei der Bearbeitung der zwei im Ausblick erwähnten Fragestellungen

Allen anderen Mitarbeitern der Umweltphysik, EAWAG Zürich - insbesondere Dr. D. M. Livingston, M. Münnich und M. Gloor für Ihr ständiges Interesse an der Fertigstellung meiner Arbeit und die gute Freundschaft

Herrn Prof. Dr. A. Ried und Herrn Prof. Dr. H. Strotmann - für Ihre wertvollen Diskussionen und Hinweise im Hinblick auf die photosynthetischen Hintergründe

Frau Prof. Dr. B. Nixdorf - für die Durchsicht der Arbeit und die nützlichen Hinweise

Den Mitgliedern der SGI-D und SGI-CH, insbesondere den Herren W. Dewitz, E. Fasching, R. Funke, F. Inagaki, K. Kanemaki, P. Kühn, Y. Matsuno, H. Osava, J. Stühmer, Frau A.-M. Hadat und natürlich allen anderen für die vielen Ermutigungen

Meinen Freunden, durch die ich viel lernen konnte, weil sie immer ein offenes Ohr hatten und Interesse an meiner Arbeit bekundeten

Meinen Eltern und meinem Bruder Klaus - gerade Ihnen gebührt mein uneingeschränkter Dank, denn ohne Ihre Hilfe stände ich nicht da, wo ich jetzt stehe

Zuletzt und besonders herzlich meiner lieben Frau Kathleen Rückert - für die Durchsicht der Arbeit, den ständigen Ermutigungen und vor allem dafür, daß sie, auch an den Wochenenden, wo ich mich mal wieder mit der Fertigstellung meiner Dissertation "herumschlug", trotz der Entfernung Zürich-Hamburg, immer volles Verständnis für meine Arbeit besaß.

JüI-2915

Mai 1994

ISSN 0944-2952