

---

**Aus dem Botanischen Institut  
der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel**

---

**Zur Photosynthese antarktischer Kryptogamen  
unter besonderer Berücksichtigung von Photoinhibition**

**Dissertation  
zur Erlangung des Doktorgrades  
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät  
der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel**

**vorgelegt von  
Mark Schlensog**

---

**Kiel 2000**



Referent:

PD Dr. B. Schroeter

Korreferent:

Prof. Dr. L. Kappen

Tag der mündlichen Prüfung:

19.07.2000

Zum Druck genehmigt:

Kiel, den 19.07.2000

gez. Bauer, Dekan

## INHALT

<b>1</b>	<b>EINLEITUNG.....</b>	<b>7</b>
<b>2</b>	<b>DIE UNTERSUCHUNGSGEBIETE .....</b>	<b>11</b>
	2.1. Base Espanola Juan Carlos I., Livingston, South Shetland Islands.....	11
	2.2 Leonie Island, Adelaide Island, Western Antarctic Peninsula.....	13
<b>3</b>	<b>MATERIAL .....</b>	<b>14</b>
	3.1 Flechten.....	14
	3.2 Lebermoose .....	16
	3.3 Laubmoose .....	17
	3.4 Höhere Pflanzen.....	21
	3.5 Antarktische Vegetationsvergesellschaftungen .....	21
<b>4</b>	<b>METHODEN .....</b>	<b>23</b>
	4.1 Behandlung des Moos- und Flechtenmaterials.....	23
	4.2 Mikroklimamessungen .....	23
	4.2.1 Temperaturmessung .....	23
	4.2.2 Relative Luftfeuchte.....	24
	4.2.3 Photosynthetische Photonenflußdichte .....	24
	4.3 CO <sub>2</sub> -Gaswechselfmessungen.....	25
	4.3.1 Meßprinzip .....	25
	4.3.2 Verwendete Geräte und Meßprotokolle .....	25
	4.3.3 Die Bezugsgrößen für den CO <sub>2</sub> -Gaswechsel.....	28
	4.4 Chlorophyll- <i>a</i> -Fluoreszenzessungen .....	29
	4.4.1 Meßprinzip .....	29
	4.4.2 Verwendete Geräte und Meßprotokolle .....	31

<b>4.5</b>	<b>Hochauflösende Flüssigkeitschromatographie (HPLC).....</b>	<b>33</b>
4.5.1	Pigmentextraktion.....	33
4.5.2	Pigmentanalyse.....	34
4.5.3	Datenanalyse.....	36
<b>5</b>	<b>ERGEBNISSE.....</b>	<b>37</b>
<b>5.1</b>	<b>Die wasserabhängige Photosyntheseaktivität poikilohydrer Organismen ...</b>	<b>37</b>
5.1.1.	Auswirkung der Wasserverhältnisse auf den CO <sub>2</sub> -Gaswechsel .....	37
5.1.2	Die mit der Chl- <i>a</i> -Fluoreszenz charakterisierte wasserabhängige Photosyntheseaktivität im Freiland.....	40
5.1.3	Das physiologisch relevante Mikroklima.....	46
5.1.4	Die Bedeutung der Poikilohydrie für die Streßvermeidung.....	51
<b>5.2</b>	<b>Der CO<sub>2</sub>-Gaswechsel bei natürlich auftretendem Starklicht.....</b>	<b>54</b>
5.2.1	Die Nettphotosynthese unter natürlichen Licht- und Temperaturbedingungen.....	54
5.2.2	Photoinhibition des CO <sub>2</sub> -Gaswechsels unter natürlichen Licht- und Temperaturbedingungen.....	57
<b>5.3</b>	<b>Mit der Chl-<i>a</i>-Fluoreszenz charakterisierte Unterschiede in der Adaptation des Photosyntheseapparates .....</b>	<b>58</b>
5.3.1	Messungen unter kontrollierten Licht- und Temperaturbedingungen .....	58
5.3.2	Messungen unter natürlichen Licht- und Temperaturbedingungen.....	61
<b>5.4</b>	<b>Absenkung der Photosyntheseeffizienz nach artifiziieller Starklichtbehandlung .....</b>	<b>69</b>
5.4.1	Abhängigkeit der Absenkung der Photosyntheseeffizienz von den PPFD- und Temperaturbedingungen .....	69
5.4.2	Unterschiedliche Empfindlichkeit gegen Starklicht im Artenvergleich .....	72
<b>5.5</b>	<b>Auswirkung der abgesenkten Photosyntheseeffizienz auf den CO<sub>2</sub>- Gaswechsel und die Elektronentransportrate durch PSII.....</b>	<b>74</b>
<b>5.6</b>	<b>Die Bedeutung von Photoinhibition im Freiland.....</b>	<b>79</b>
5.6.1	Photoinhibition an mesischen Standorten .....	79
5.6.2	Photoinhibition an xerischen Standorten .....	83
<b>5.7</b>	<b>Die Regulierung der Photosyntheseeffizienz durch den Xanthophyllzyklus .....</b>	<b>87</b>

---

<b>6</b>	<b>DISKUSSION .....</b>	<b>93</b>
6.1	Vegetationszusammensetzung und poikilohydre Lebensweise .....	93
6.2	Die Bedeutung der Poikilohydrie für die Streßvermeidung .....	97
6.3	Die Photosynthesekapazität von Moosen und Flechten an unterschiedlichen Standorten.....	101
6.4	Die Empfindlichkeit gegen hohe Strahlungsintensitäten und deren potentielle Auswirkung auf die Stoffproduktion .....	105
6.5	Das Auftreten von Photoinhibition unter natürlichen Bedingungen.....	108
6.6	Fazit: Die Bedeutung von Photoinhibition für die Photosyntheseleistung antarktischer Kryptogamen.....	111
<b>7</b>	<b>ZUSAMMENFASSUNG .....</b>	<b>113</b>
<b>8</b>	<b>LITERATUR .....</b>	<b>115</b>
	<b>DANKSAGUNG .....</b>	<b>127</b>
	<b>LEBENS LAUF .....</b>	<b>129</b>



### Verwendete Abkürzungen:

A	Antheraxanthin
ADP	Adenosindiphosphat
ATP	Adenosintriphosphat
BP	Bruttophotosynthese
Chl- <i>a</i>	Chlorophyll <i>a</i>
Chl- <i>b</i>	Chlorophyll <i>b</i>
Chl- <i>a/b</i>	Chlorophyll <i>a</i> zu Chlorophyll <i>b</i> Verhältnis
DA	Dunkelatmung
$\Delta F$	variable Fluoreszenzabstrahlung unter Umgebungslicht (= $F_m' - F_t$ )
$\Delta F/F_m'$	effektive Quantenausbeute von PSII (= $\Phi_{PSII}$ )
DPS	De-Epoxidationsstatus des Xanthophyllzyklus
ETR	Elektronentransportrate durch PSII
ETR <sub>max</sub>	maximale Elektronentransportrate bei Lichtsättigung
F <sub>g</sub>	Frischgewicht
F <sub>m</sub>	maximal induzierbare Fluoreszenz nach Dunkeladaptation
F <sub>m'</sub>	maximal induzierbare Fluoreszenz unter Umgebungslichtbedingungen
F <sub>0</sub>	minimale Grundfluoreszenz (nach ausreichender Dunkeladaptation)
F <sub>0'</sub>	Grundfluoreszenz unter Umgebungslichtbedingungen
F <sub>t</sub>	Fluoreszenz unter Umgebungslichtbedingungen
F <sub>v</sub>	variable Fluoreszenzabstrahlung nach Dunkeladaptation (= $F_m - F_0$ )
F <sub>v</sub> /F <sub>m</sub>	maximale relative Elektronentransportwirksamkeit von PSII
$\Phi_{CO_2}$	Quantenertrag des CO <sub>2</sub> -Gaswechsels
HPLC	hochauflösende Flüssigkeitschromatographie
LHCP	Lichtsammel-(Antennen-)proteinkomplex der Photosysteme
NADP <sup>+</sup>	Nicotinamid-Adenin-Dinucleotid-Phosphat (oxidierte Form)
NADPH+H <sup>+</sup>	Nicotinamid-Adenin-Dinucleotid-Phosphat (reduzierte Form)
NP	Nettophotosynthese
NPQ	nicht-photosynthetische Fluoreszenzauslöschung
PAR	Photosynthetisch aktive Strahlung im Wellenlängenbereich 400 – 700 nm
PPFD	Photosynthetische Photonenflußdichte in PAR
PG	Pigmentgehalt
PSI	Photosystem I
PSII	Photosystem II
SD	Standardabweichung
T <sub>g</sub>	Trockengewicht nach Ofentrocknung (24 h bei 105°C)
TT	Thallustemperatur
V	Violaxanthin
WG	Wassergehalt in Prozent des Ofentrockengewichtes
Z	Zeaxanthin

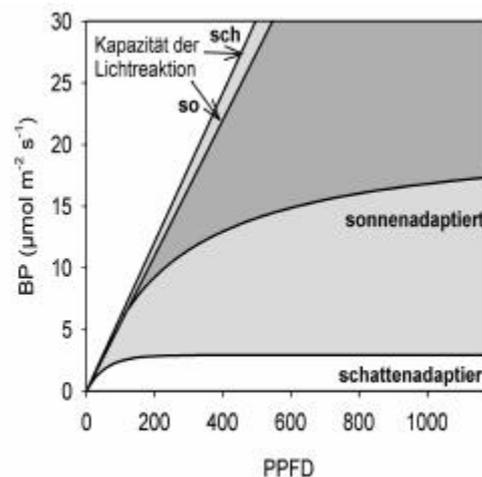


# 1 EINLEITUNG

Licht im sichtbaren Wellenlängenbereich zwischen 400 und 700 nm treibt die Photosynthese aller photoautotrophen Lebewesen und bildet damit die Grundlage zur nahezu gesamten Biomasseproduktion unserer Erde. Seit langem ist jedoch bekannt, daß zu hohe Strahlungsintensitäten für autotrophe Organismen auch zum Streß werden können und dann zu einer Verminderung der Photosyntheseleistung führen (KOK, 1956; BJÖRKMAN & HOLMGREN, 1963). Zunächst standen bei der Untersuchung dieser Photoinhibition die Prozesse im Mittelpunkt des Interesses, die bei hohen Lichtintensitäten im sichtbaren Wellenlängenbereich zu einer weitreichenden und nur langsam reversiblen Schädigung des Photosyntheseapparates führen (POWLES, 1984). Die Fortschritte in der Photosyntheseforschung besonders in den letzten 20 Jahren führten jedoch dazu, daß molekularbiologische Grundlagen zur lichtabhängigen Regulation des Photosyntheseapparates, zu Schädigungsmechanismen und zur Vermeidung und Behebung von Photoinhibition durch Schutz- und Reparaturmechanismen bekannt wurden (BAKER *et al.*, 1994; BJÖRKMAN & DEMMING-ADAMS, 1994). Der Begriff der Photoinhibition wird dadurch heute zumeist erheblich weiter gefaßt. So sollen hier alle Prozesse als Photoinhibition bezeichnet werden, die zu einer durch übermäßiges Licht im photosynthetisch aktiven Wellenlängenbereich verursachten Verminderung der photosynthetischen Stoffproduktion führen können (OSMOND, 1994).

Die Anfälligkeit der Photosynthese für Photoinhibition liegt in dem Zusammenspiel der an der Photosynthese beteiligten Licht- und Dunkelreaktion begründet. Die Photosynthese wird bei niedrigen Lichtintensitäten weitgehend durch die Kapazität der Lichtsammelkomplexe (LHCP) und der angeschlossenen Elektronentransportkette der Lichtreaktion limitiert.

Dies führt im Schwachlichtbereich zu einem linearen Anstieg des fixierten CO<sub>2</sub> in Abhängigkeit der absorbierten Lichtquanten. Bei steigenden Photonenflußdichten wird die Dunkelreaktion der Photosynthese jedoch zunehmend zu einem begrenzenden Faktor (Abb. 1). Da die Anzahl der auf die LHCP einfallenden Lichtquanten und damit die von der Lichtreaktion produzierten Reduktions- und Energieäquivalente weiter linear ansteigen, führt die limitierende Dunkelreaktion zu einer Verarmung an ADP und NADP<sup>+</sup> im Stroma der Chloroplasten. Dies hemmt durch Metabolitenmangel die Arbeit der NADP-Reduktase und der ATP-ase und führt zu einer zunehmenden Reduktion der gesamten Elektronentransportkette sowie zu einem hohen



**Abb. 1:** Durch Vergleich der Lichtantwortkurve der Bruttphotosynthese (Sättigungskurve) mit der Kapazität der Elektronentransportkette (Gerade) läßt sich die Anzahl der potentiell schädigenden, überschüssigen Photonen veranschaulichen. Die dunkelgraue Fläche steht für die überschüssigen Photonen einer sonnenadaptierten, und die hell- und dunkelgrauen Flächen für die einer schattenadaptierten Pflanze.

Protonengradienten über der Thylakoidmembran. Unter diesen Bedingungen entstehen aus energetischen Gründen hoch reaktive Radikale (ASADA, 1994), die den Photosyntheseapparat schädigen können.

Betrachtet man die Licht- und die Dunkelreaktion der Photosynthese in Abhängigkeit von den herrschenden Photonenflußdichten auf quantitativer Basis, so kann man zwischen den zur Stoffproduktion genutzten und den überschüssigen Photonen unterscheiden (BILGER *et al.*, 1995). Die überschüssigen Photonen sind dabei der potentiell schädigende Anteil der einfallenden Strahlung. Wie Abb. 1 verdeutlicht, ist bei sonnenadaptierten Pflanzen, die meist über hohe maximale Assimilationsraten verfügen, der Anteil überschüssiger Photonen, verglichen mit dem schattenadaptierter Pflanzen, deutlich herabgesetzt. Die Aufrechterhaltung einer hohen maximalen Assimilationsrate bietet damit bereits einen gewissen Schutz gegen eine Photoinhibition der Photosynthese. Auch bei sonnenadaptierten Organismen nimmt jedoch der Anteil überschüssiger Photonen bei hohen Photonenflußdichten stark zu. Um Schädigungen zu vermeiden, gibt es daher bei allen photoautophen Organismen Anpassungen, um die Anzahl der überschüssigen Photonen zu verringern.

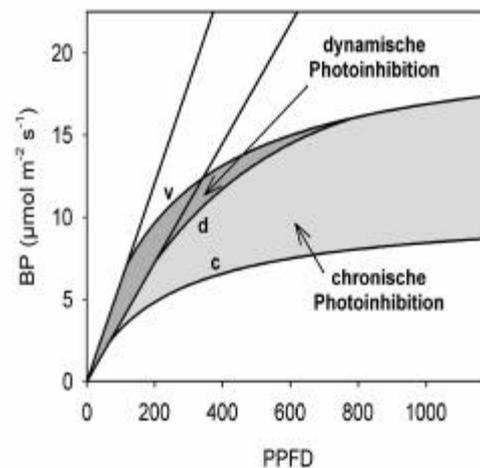
Zunächst können hierzu alle Anpassungen gezählt werden, die zu einer Verminderung jener Photonen führen, die die Lichtsammelkomplexe des Photosyntheseapparates erreichen. Dies kann durch eine erhöhte Reflektion des Abschlußgewebes, z.B. durch Haare oder eine aufgelagerte Wachskutikula (LANG *et al.*, 1995) sowie durch eine verstärkte Absorption durch Pigmente, die in den verschiedensten Pflanzengeweben untergebracht sein können, bedingt sein. Außerdem können Bewegungen von Blattorganen (BAYFIELD, 1973), Flechtenthalli (HESTMARK, 1997) und Chloroplasten die Stellung der assimilierenden Pflanzenteile zum einfallenden Licht verändern und damit die Anzahl der die LHCP erreichenden Photonen vermindern. All diese Anpassungen können die Stoffproduktion der Organismen nachhaltig beeinflussen, da sie unselektiv zu einer Verminderung der gesamten zur Verfügung stehenden Photonen führen. Da dadurch auch die Anzahl der überschüssigen Photonen vermindert wird, kann so jedoch auch die Empfindlichkeit gegen hohe Photonenflußdichten im Lebensraum herabgesetzt und so Photoinhibition vermieden werden (siehe SOLHAUG & GAUSLAA, 1996).

Photoautotrophe Organismen können hohe Photonenflußdichten jedoch auch tolerieren. Durch kurzfristig reversible regulative Prozesse können gezielt überschüssige Photonen unschädlich gemacht werden. Eine Möglichkeit besteht zunächst in einer verstärkten Umwandlung der Anregungszustände in den LHCP in Wärme. Diese aktive Wärmedissipation wird bei den grünen Pflanzen durch den Xanthophyllzyklus vermittelt, der seinerseits durch den Protonengradienten über der Thylakoidmembran geregelt wird (THAYER & BJÖRKMAN, 1990; DEMMIG-ADAMS & ADAMS III, 1996a). Als weitere Möglichkeit der aktiven Wärmedissipation werden außerdem kurzfristig inaktivierte, aggregierende Reaktionszentren von PSII diskutiert (HORTON *et al.*, 1996). Weitere Möglichkeiten zur Verhinderung der Photoinhibition bestehen in einer Entlastung der Elektronentransportkette. Beispiele hierfür sind die Mehler-Reaktion (ROBINSON, 1988) und die Nitritreduktion, die direkt aus der Elektronentransportkette Reduktionsäquivalente abziehen können, und die

Photorespiration, die mit dem Calvin-Cyklus um ATP und  $\text{NADPH} + \text{H}^+$  konkurriert (HUSIC *et al.*, 1987; HEBER *et al.*, 1996). Diese Stoffwechselwege erlauben es entsprechend adaptierten Pflanzen, bei allen auf der Erde vorkommenden Photonenflußdichten Photosynthese zu betreiben, ohne daß es zu längerfristigen Schädigungen des Photosyntheseapparates kommt. Da all diese Prozesse jedoch nur bedingt regulierbar sind, können sie, zeitlich begrenzt, die Effizienz der photosynthetischen Lichtreaktion vermindern. Eine daraus resultierende Verminderung des photosynthetischen Stoffgewinns (siehe Abb. 2) soll hier als dynamische Photoinhibition bezeichnet werden (OSMOND, 1994).

Werden Pflanzen dagegen Photonenflußdichten ausgesetzt, an die sie an ihrem Wuchsort nicht ausreichend adaptiert sind, kann der Photosyntheseapparat nachhaltig geschädigt werden. Wenn durch den hohen Reduktionsgrad der Elektronentransportkette auch der direkt an das PSII anschließende Plastoquinonpool weitgehend reduziert vorliegt, resultieren Schädigungen am Ort der Ladungstrennung im D1-Protein des PSII, die je nach Umfang der Schädigung zumindest mehrere Stunden zur Regeneration benötigen. Hier muß die Grenze der dynamischen Photoinhibition gezogen werden, da an der Rückregulierung Neusynthesevorgänge beteiligt sind. Darüber hinaus können längerlebige Sauerstoffradikale die Zellbestandteile der photosynthetisch aktiven Gewebe angreifen. Diese Schädigungen führen neben einer Verminderung der Effizienz der photosynthetischen Lichtreaktion auch zu einer Abnahme der maximalen Assimilation. Die damit verbundene langfristige Einschränkung der Stoffproduktion (Abb. 2) wird als chronische Photoinhibition der Photosynthese bezeichnet (OSMOND, 1994).

Fußend auf diesen Grundlagen wurde die Bedeutung der Photoinhibition inzwischen in einer Reihe von Studien am natürlichen Standort untersucht. Wie zahlreiche Studien belegen (siehe PEARCY, 1994; THIELE *et al.*, 1998), ist Photoinhibition für photoautotrophe Organismen unter natürlichen Bedingungen besonders dann von Bedeutung, wenn sie für ihren Standort ungewöhnlich hohen Strahlungsintensitäten ausgesetzt werden. Auch bei an offen exponierte Standorte adaptierten Arten wurde jedoch regelmäßig das Wirken von Photoinhibition beobachtet (FARAGE & LONG, 1987; FARAGE & LONG, 1991). Inwieweit diese Effekte unter natürlichen Bedingungen zu einer Verminderung der Produktivität führen, ist nur wenig untersucht worden (ÖGREN & SJÖSTRÖM, 1990; LONG *et al.*, 1994).



**Abb. 2:** Die Wirkung dynamischer und chronischer Photoinhibition auf die Photosyntheseleistung durch Gegenüberstellung der ungeschädigten (v) sowie der dynamisch (d) und chronisch (c) photoinhibierten Lichtantwortkurven der Photosynthese. Die Auswirkungen der dynamischen Photoinhibition (dunkelgraue Fläche) sind außerdem durch die zugrundeliegenden Regulationsprozesse zeitlich eng begrenzt, während chronische Photoinhibition (hell- und dunkelgraue Fläche) erst durch Neusynthese beseitigt werden kann und sich damit langfristig auswirkt.

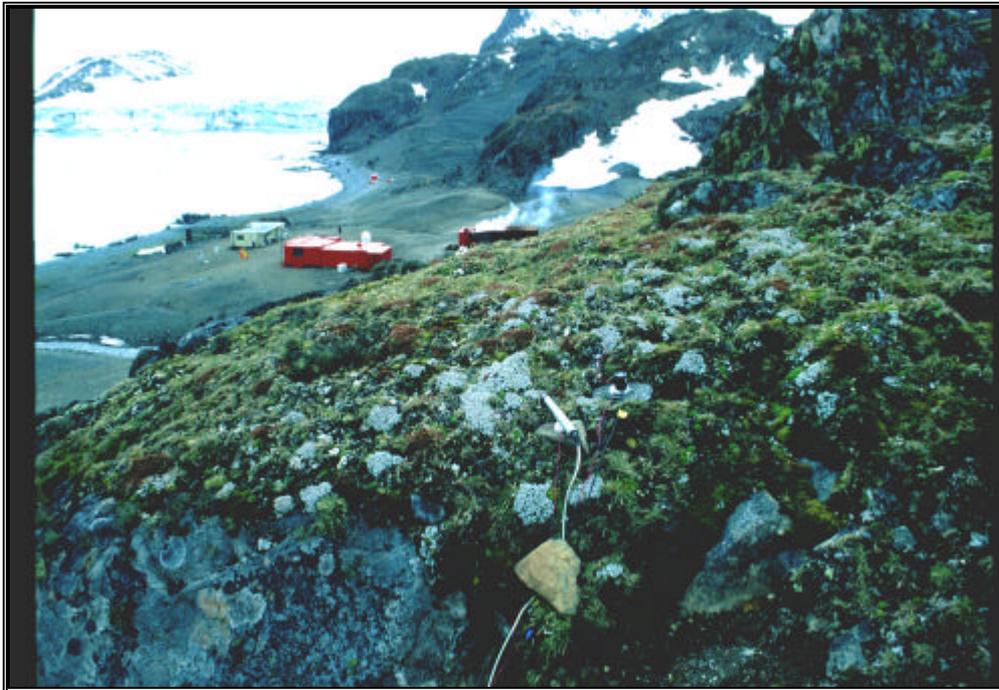
Die vorliegenden Untersuchungen wurden in der Antarktis durchgeführt, da hier regelmäßig Faktorenkombinationen auftreten, die bekanntermaßen das Auftreten von Photoinhibition begünstigen. Einerseits können hohe Strahlungsintensitäten infolge der sauberen Atmosphäre und der hohen Albedo der zahlreichen Schneeflächen regelmäßig auftreten. Durch globale Umweltveränderungen tritt außerdem in zunehmendem Maße besonders aggressive UV-Strahlung auf (LUMSDEN, 1997; PYLE, 1997), die die Anfälligkeit gegen hohe Strahlungsintensitäten im sichtbaren Wellenlängenbereich erhöhen kann (BAKER *et al.*, 1997). Besonders schädigend wirkt starke Strahlung, wenn sie in Kombination mit den für den polaren Lebensraum charakteristischen niedrigen Temperaturen auftritt (KRAUSE, 1994), da hier die Dunkelreaktion der Photosynthese, die Photorespiration sowie viele Reparaturmechanismen stark verlangsamt sind. Von besonderer Bedeutung ist in diesem Zusammenhang auch ein regelmäßiges Auftreten von Gefrierstreß (LOVELOCK *et al.*, 1995a; LOVELOCK *et al.*, 1995b).

Die Vegetation der Antarktis wird von Flechten und Moosen dominiert (LONGTON, 1988b; KAPPEN, 1993; GREEN *et al.*, 1999). Diese Kryptogamen zeigen zumeist eine poikilohydre Lebensweise, d.h. ihr Wasserzustand steht mit ihrer Umgebungsfeuchte im Gleichgewicht und kann nicht, wie bei den zumeist homoiohydren Höheren Pflanzen, aktiv reguliert werden (HARTUNG *et al.*, 1998). Viele poikilohydre Lebewesen sind in der Lage, in hohem Maße auszutrocknen, ohne geschädigt zu werden (OLIVER & BEWLEY, 1997). Sie können dadurch auch lange Trockenperioden in einem stoffwechsellinaktiven Zustand überdauern. Hinzu kommt, daß sich poikilohydre Pflanzen im metabolisch inaktiven Zustand gegen viele Streßeinwirkungen sehr resistent zeigen (KAPPEN & VALLADARES, 1999). Auch eine Schädigung der Photosysteme durch hohe Lichtintensitäten kann so vermieden werden, da während der Austrocknung wahrscheinlich eine Abkopplung der Antennenpigmente von den Reaktionszentren stattfindet (BILGER *et al.*, 1989). Bei poikilohydrn Kryptogamen besteht damit eine weitere Möglichkeit zur Vermeidung von Photoinhibition, die den zumeist homoiohydren Höheren Pflanzen nicht zur Verfügung steht.

Die Bedeutung der Photoinhibition für die antarktische Vegetation ist bislang nur in Ansätzen untersucht worden. POST *et al.* (1990) fanden Photoinhibition bei dem antarktischen Moos *Grimmia antarctici* und ADAMSON *et al.* (1988) vermuteten, daß Photoinhibition zu einer beträchtlichen Verminderung der Photosyntheseleistung antarktischer Kryptogamen führt. Auch KAPPEN *et al.* (1991) beobachteten bei Gaswechsellmessungen an der antarktischen Strauchflechte *Usnea sphacelata* unter Feldbedingungen eine Verminderung der Photosynthese infolge hoher Lichtintensitäten. Bei gegen Photoinhibition empfindlichen Organismen könnte Starklicht die Primärproduktion nachhaltig einschränken. Der Umfang von Photoinhibition unter natürlichen Bedingungen könnte damit einen wichtigen Faktor für die Produktivität antarktischer Organismen darstellen und die Kohlenstoffbilanz verschieden empfindlicher Arten unterschiedlich beeinflussen. Besonders in einem Extremlebensraum wie der Antarktis, in dem viele Organismen sich an ihrer Existenzgrenze befinden, könnte sich eine Photoinhibition der Photosynthese damit nachhaltig auf die Vegetationszusammensetzung auswirken.

## 2 DIE UNTERSUCHUNGSGEBIETE

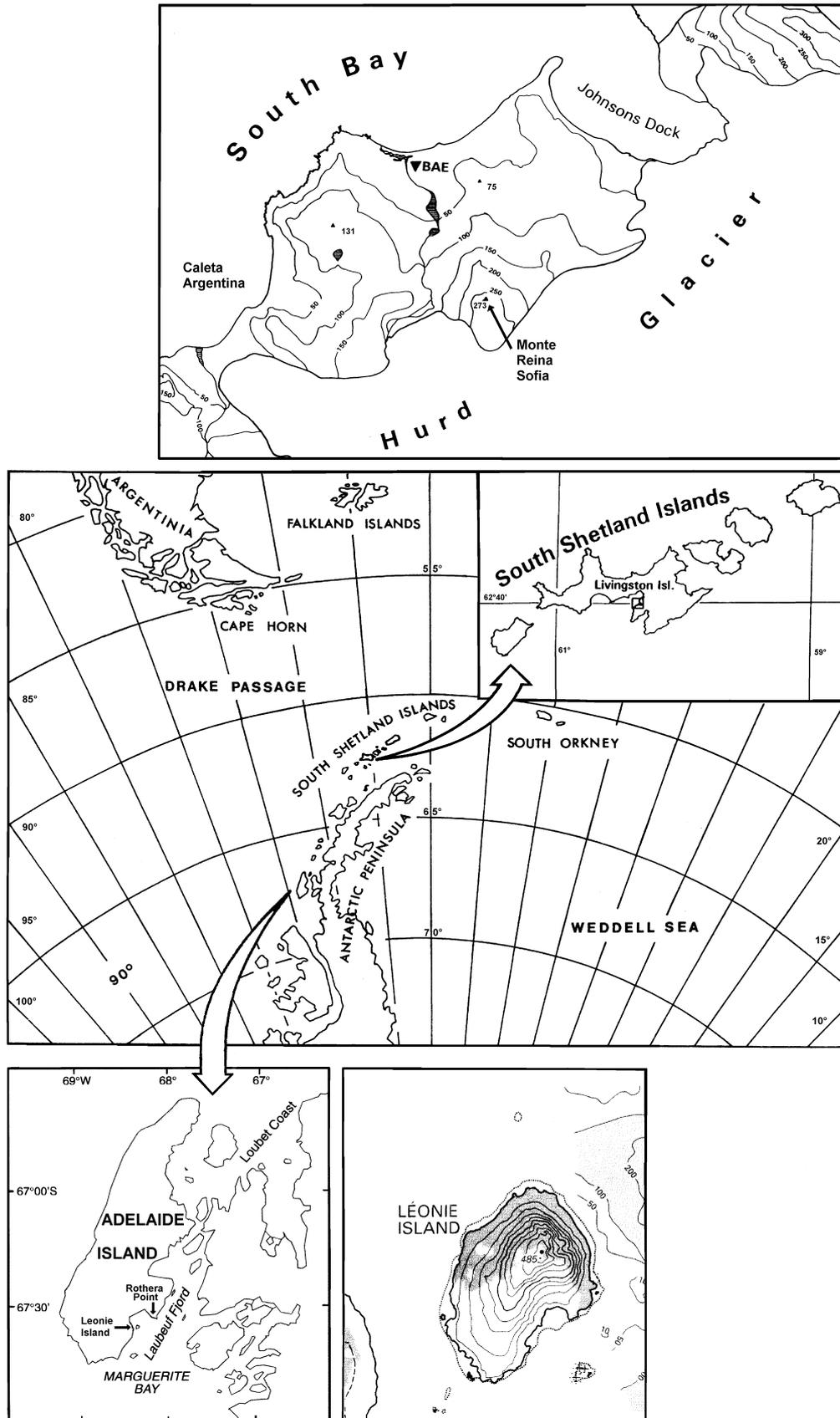
Im Rahmen der Studie wurden auf drei Expeditionen in die maritime Antarktis Freilandmessungen durchgeführt. Es wurden dabei jeweils Stationen besucht, deren Umgebung sich durch eine hohe floristische Diversität und durch eine hohe Anzahl unterschiedlicher Vegetationseinheiten auszeichnete.



**Abb. 3:** Messungen des Mikroklimas in der „Grass and cushion chamaephyte subformation“ (siehe 3.5). Im Hintergrund ist die spanische Antarktisstation Juan Carlos I. auf Livingston Island, South Shetland Islands zu sehen.

### 2.1. Base Espanola Juan Carlos I., Livingston, South Shetland Islands

In den Jahren 1995/96 und 1996/97 wurde für jeweils sechs Wochen die spanische Antarktisstation Juan Carlos I. (Abb. 3) besucht. Die Station befindet sich auf  $62^{\circ}39'S$   $60^{\circ}23'W$  an der Küste der South Bay auf Livingston Island, der zweitgrößten Insel der Süd-Shetland-Gruppe (Abb. 4). Der Osten der Insel besteht vor allem aus Sedimentgestein, ist gering reliefiert und weist mit der Byers Peninsula die größte eisfreie Fläche auf. Dagegen herrschen im gebirgigen Westen der Insel, höchste Erhebung ist der Mount Friesland mit 1760 m Höhe, vulkanische Gesteine aus dem oberen Jura vor (HOBBS, 1968). Die im Sommer ausapernde Fläche um die spanische Station wird durch den Hurd-Gletscher begrenzt. Hier finden sich kleinräumig wechselnd silikatisch und basisch verwitternde Gesteine, was wohl zusammen mit den günstigen mikrometeorologischen Bedingungen zu einer hohen floristischen Diversität führt. Mit dem Monte Reina Sophia (274 m) findet sich außerdem eine Erhebung in unmittelbarer Nähe der Station, die das Studium der höhenabhängigen Vegetationsgliederung erlaubt (Abb. 4). Flora und Vegetation der Insel sind durch langjährige Untersuchungen an der spanischen Station umfassend bearbeitet (SANCHO *et al.*, 1999).



**Abb. 4:** Lage und Topographie der im Rahmen der Studie untersuchten Standorte in der maritimen Antarktis (BAE = Base Juan Carlos I.).



**Abb. 5:** Das Zeltlager auf Leonie Island, Adelaide Island, Western Antarctic Peninsula nach einem Schneeschauer.

## 2.2 Leonie Island, Adelaide Island, Western Antarctic Peninsula

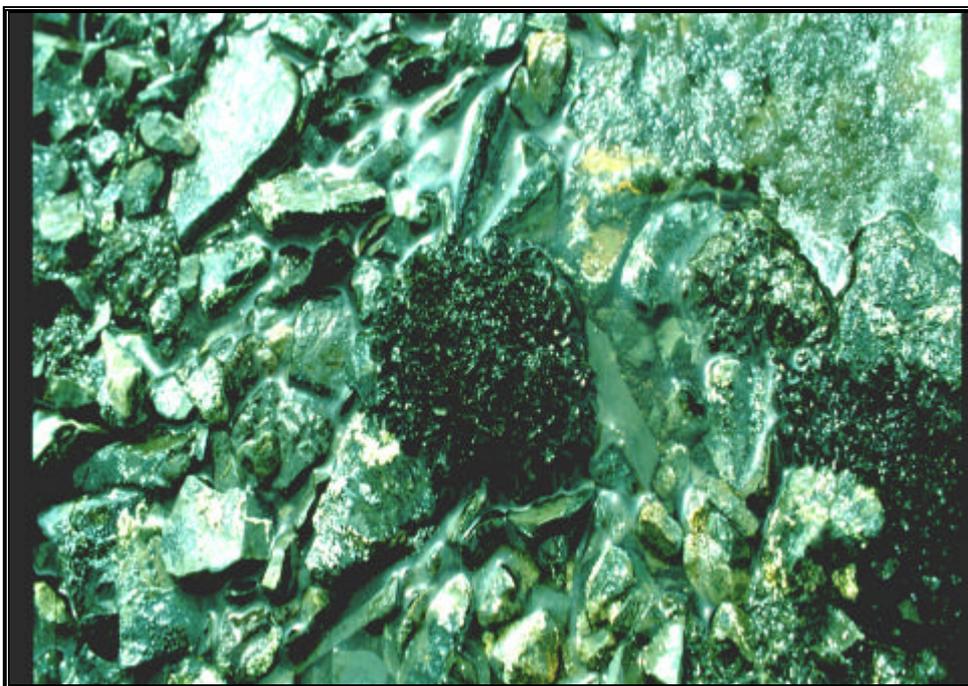
Im Jahr 1997/98 wurde eine Meßkampagne auf Leonie Island, Östliche Antarktische Halbinsel ( $67^{\circ}36'S$   $68^{\circ}21'W$ ) nahe der britischen Antarktisstation Rothera durchgeführt (Abb. 5). Auf der Insel findet sich eine für diese geographische Breite außerordentlich reiche Vegetation (CONVEY & SMITH, 1997). Die Insel hat eine maximale Höhe von 485 m und besteht aus Gabbro und verschiedenen Intrusivgesteinen (DEWAR, 1970). Leonie Island ist auf der südwestlich exponierten Seite das ganze Jahr von einem Gletscher bedeckt, während der Nordosten im Sommer ausapert (Abb. 4). Der Gletscher entwässert zum Teil aber auch nach Nordost. Das Wasser fließt in größerer Höhe zunächst unterirdisch durch ausgedehnte Schuttfelder und tritt nahe der Küste, an der solider Felsuntergrund vorherrscht, zutage (Abb. 5). Die nordöstliche Seite der Insel erhält außerdem durch die hohe Albedo der Hurley- und Turner-Gletscher auf der nahegelegenen Adelaide Island viel zusätzliche Strahlung (CONVEY & SMITH, 1997). Auf den sommerlich ausapernden, küstennahen Flächen finden sich infolge der günstigen mikroklimatischen und hydrologischen Verhältnisse ausgedehnte Moosmatten, die die Rohbodenbildung fördern. Infolgedessen kommen auch die beiden antarktischen Höheren Pflanzen *Deschampsia antarctica* Desv. und *Colobanthus quitensis* (Kunth.) Bartl. in hoher Anzahl blühend vor. Die Flora und Vegetation der Insel wird federführend von R.I.L. Smith (British Antarctic Survey, Cambridge, UK) untersucht.

### 3 MATERIAL

#### 3.1 Flechten

##### Leptogium puberulum Hue

Bei dieser dunkelbraun bis schwarz gefärbten gallertigen Blatflechte (Abb. 6) handelt es sich um einen Endemiten der maritimen und der Sub-Antarktis (SMITH, 1972). Sie ist eine der wenigen antarktischen Flechte mit Cyanobakterien (hier der Gattung *Nostoc*) als ausschließlichem Photobionten. Die Art bevorzugt Habitate, die zumindest in Teilen des Jahres gut schmelzwasserversorgt sind (SCHLENSOG *et al.*, 1997a; SCHLENSOG *et al.*, 1997b). Laut (SMITH, 1972) tritt sie regelmäßig auf basenreichen, gut wasserversorgten Böden auf.



**Abb. 6:** Die Cyanobakterienflechte *Leptogium puberulum* in einem Schmelzwasserrinnensal auf Livingston Island, South Shetland Islands.

##### Stereocaulon alpinum Laur.

Diese bipolare Art ist in der maritimen Antarktis weit verbreitet (SMITH & OVSTAL, 1991). Sie kommt meist auf Standorten mit Rohbodenbildung vor, oft mit Moosen assoziiert und zum Teil auch epibryisch (SANCHO *et al.*, 1999). Die Pseudopodetien von *S. alpinum* haben einen dichten blass-grauen Filz. Die weißen Phyllocladien sind warzig bis koralloid (REDON, 1985). Der Photobiont der Flechte ist die Alge *Trebouxia*. In kleinen bräunlichen Cephalodien kommen außerdem Cyanobakterien der Gattung *Nostoc* vor. Bislang wurden in der Antarktis nur sterile Thalli der Art beobachtet (SMITH & OVSTAL, 1991).

##### Umbilicaria antarctica Frey & Lamb (= *U. rufidula* (Hue) Filson)

Diese bis zu 15 cm große, unzerteilte Thalli bildende Nabelflechte scheint auf die maritime Antarktis beschränkt zu sein. Auf der Unterseite ist *U. antarctica* dicht mit Rhizinen besetzt, mit denen die substrathygrophytische Art (SANCHO & KAPPEN, 1989) Wasser vom

feuchten Untergrund aufnehmen kann. Auf dem unteren Cortex findet sich außerdem eine dichte Schicht von Thalloconidien. Nach dem Bau dieser sterilen Verbreitungseinheiten unterscheiden (SANCHO *et al.*, 1998) neuerdings die ähnliche *U. kappeni*. An der South Bay von Livingston Island kommt *U. antarctica* fast ausschließlich auf steil abfallenden, nordexponierten, küstennahen Felsen vor, dort aber mit hoher Abundanz (SANCHO *et al.*, 1992). Auf Leonie Island ist Art dagegen zumindest in Küstennähe ein regelmäßiger Bestandteil der weiträumigen Flechtenheiten.



**Abb. 7:** *Umbilicaria antarctica* auf einer steil aufragenden, nordexponierten, küstennahen Felsfläche in der South Bay von Livingston Island, South Shetland Islands.

#### *Umbilicaria decussata*

Diese bipolar verbreitete Nabelflechte ist in der Antarktis weit verbreitet (FILSON, 1987). Die Thallusoberseite hat durch Aufwölbungen des Cortex ein netzartiges Aussehen. Rhizidien auf der Thallusunterseite fehlen völlig. *U. decussata* ist laut (FILSON, 1987) morphologisch sehr variabel. Die Art war sowohl auf Livingston Island als auch auf Leonie Island häufig. Auf Livingston Island war sie, wie *U. antarctica*, vor allem an nordexponierten, vertikalen Felsflächen und hier häufig auch fertil zu finden (SANCHO *et al.*, 1999). Auf Leonie Island schien die Art vor allem auf solidem Felsuntergrund unterschiedlicher Exposition, oft mit *Usnea ssp.* vergesellschaftet, aufzutreten.

#### *Umbilicaria umbilicarioides* (= *U. propagulifera* (Vainio) Llano)

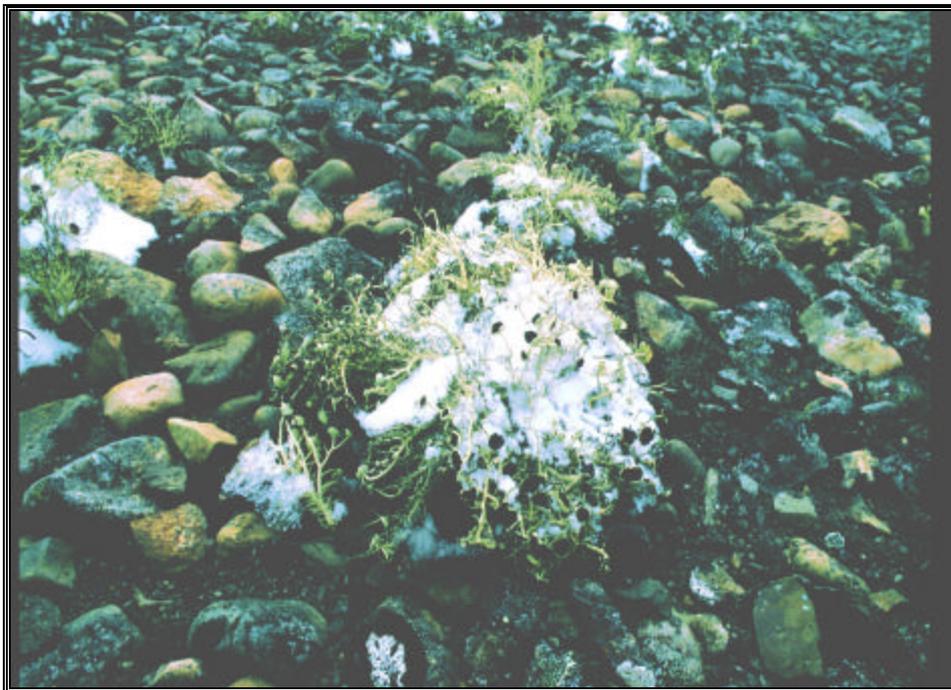
Diese Nabelflechte ist in der östlichen Antarktis weit verbreitet und in der westlichen Antarktis mit einigen Fundpunkten bekannt (FILSON, 1987). Die Thalli sind reich zerteilt, bilden nur vereinzelt verzweigte Rhizidien auf der Unterseite und wachsen meist zu mehreren in rosettenartigen Formationen. Die neue Nomenklatur folgt R.I.L. SMITH (persönliche Mitteilung).

### *Usnea antarctica* Du Rietz

Diese circumpolare Art ist in der maritimen wie kontinentalen Antarktis weit verbreitet (WALKER, 1985). Die Strauchflechte weist einen bis zu 10 cm großen, gelbgrün gefärbten Thallus mit schwarzen Bändern und einer durchgehend schwarz pigmentierten Apikalregion auf (REDON, 1985). Fruchtkörper werden bei der Art nur selten beobachtet. Kennzeichnend sind dagegen die reich vorhandenen Sorale (WALKER, 1985). Die Art hat eine weite ökologische Amplitude. Charakteristisch sind trockene, windexponierte Standorte auf azidischem Fels (SCHROETER, 1991). *U. antarctica* kann jedoch auch epibryisch wachsen. Sie tritt oft neben Moosen und Krustenflechten als Erstbesiedler von Moränen auf (LINDSAY, 1971; SANCHO & VALLADARES, 1993).

### *Usnea aurantiaco atra* (Jacq.) Bory (= *U. fasciata* Torrey)

Diese strauchförmige Flechte wird bis zu 10 cm hoch und ist reich verzweigt (REDON, 1985). Sie kommt in der maritimen Antarktis und auf den subantarktischen Inseln vor (WALKER, 1985). Auf Livingston Island ist die Strauchflechte eine der dominierenden Arten auf Felsen und in Schotterfeldern während sie auf Leonie Island nicht gefunden wurde. Die Art kommt in zwei verschiedenen Wuchsformen vor. Eine aufrecht wachsende, häufig subterminale Apothecien mit schwarzer Scheibe bildende, fest am Substrat haftende Form wird auf Felsen und Steinen gefunden, während eine niederliegende, stärker verzweigte und immer sterile Form locker aufliegend epibryisch wächst (KAPPEN & REDON, 1987).



**Abb. 8:** Ein Thallus von *Usnea aurantiaco-atra*, der verdeutlicht, wie effektiv die Strauchflechte bauart bedingt Schnee auskämmen kann.

## 3.2 Lebermoose

### *Barbilophozia hatcheri* Evans (Loeske)

Auf den Süd-Shetlandinseln ist *B. hatcheri* häufig zusammen mit *Chorisodontium aciphyllum* zu finden, das im Bereich der spanischen Station auf Livingston Island fehlt. Hier

wurde das Lebermoos bislang erst zweimal gefunden (SANCHO *et al.*, 1999). Erheblich häufiger fand sich das Lebermoos auf Leonie Island, wo es mit verschiedenen Laubmoosarten in Mischbeständen auftritt. In degradierten Bereichen kann es außerdem kupferbraun gefärbte Reinbestände bilden. Außerdem wurde es häufig beschattet in tiefen Felsritzen und unter überhängenden Felsen beobachtet.

*Cephaloziella varians* (Gott. in Neum.) Steph. (= *C. exiliflora* (Tayl.) Steph)

Dieses extrem kleine Lebermoos war sowohl auf Livingston Island (SANCHO *et al.*, 1999) als auch auf Leonie Island sehr häufig. Es fand sich häufig in den Polstern größerer Laubmoose. Besonders auf Leonie Island bildete es, ähnlich wie *Barbilophozia hatcheri*, in degradierten Bereichen häufig auch dunkel bis schwarz gefärbte Reinbestände. Die starke Pigmentierung tritt nur an offen exponierten Standorten auf und wird als Schutz gegen aggressive Strahlung interpretiert (POST & VESK, 1992). Die Art dringt als einziges Lebermoos bis in die kontinentale Antarktis vor (siehe SEPPELT, 1984).

### 3.3 Laubmoose

*Andreaea gainii* Card.

Diese regelmäßig dunkel bis schwarz pigmentierte, felsbewohnende Art ist in der maritimen Antarktis häufig (GREENE *et al.*, 1970). Im feuchten Zustand spreizen die Blätter deutlich ab, und die Art lässt sich leicht von der ähnlichen *A. regularis* C. Müll. unterscheiden, die mehr auf feuchte Felsstandorte eingemischt ist.



**Abb. 9:** *Brachythecium austro-salebrosum* am Rande eines Schmelzwasserbaches auf Livingston Island.

*Brachythecium austro-salebrosum* (C.Müll) Kindb.

Das im trockenen Zustand infolge der starken Faltung seiner Blätter goldgelb schimmernde, pleurocarpe Moos kommt auf steinigem Grund bevorzugt entlang von Schmelzwasser-

bächen und -rinnsalen vor (OCHYRA, 1998). Die Art baut hier oft mächtige Polster mit Tiefen von über 20 cm auf. SCHULZ (1993) ordnete die Standortansprüche der Art auf Livingston Island als etwas weniger hygriech als *Calliergon sarmentosum* und etwas hygriecher als *Sanionia uncinata* ein. Fünf verschiedene Arten der Gattung sind in der Antarktis nachgewiesen worden, doch ist der taxonomische Status nicht vollständig geklärt, da fruchtende Exemplare der Gattung in der Antarktis selten sind (OCHYRA, 1998).

*Bryum argenteum* Hedw.

Arten der Gattung *Bryum* gehören zu den am schwersten zu bestimmenden Laubmoosarten überhaupt. *Bryum argenteum* erscheint im Feld weißlich bis silbrig grün, da die hyalinen Blattspitzen chlorophyllfrei sind. Die Art scheint in der kontinentalen Antarktis häufig zu sein, während sie in der maritimen Antarktis nur sehr vereinzelt beobachtet wurde (OCHYRA, 1998; SANCHO *et al.*, 1999). SEPPELT & KANDA (1986) wiesen darauf hin, daß bei antarktischem Material selbst eine Unterscheidung von *B. argenteum* und dem in der maritimen Antarktis häufigen *Bryum pseudotriquetrum* oft schwierig bis unmöglich ist. Außerdem wird mit *Bryum subrotundifolium* Jaeg. inzwischen eine weitere *Bryum*-Art mit hyalinen Blattspitzen unterschieden. Auf Leonie Island trat *B. argenteum* vereinzelt in dauerfeuchten, aber flachgründigen Felsritzen auf. Die Bestimmung des im Freiland gemessenen Thallus von *B. argenteum* wurde von R.I.L. Smith, Cambridge, UK, und R. Ochya, Krakau, P, bestätigt.



**Abb. 10:** *Bryum pseudotriquetrum* im Randbereich eines kleinen Sees auf einem Strandwall in Livingston Island, South Shetland Islands.

*Bryum pseudotriquetrum* (Hedw.) C.F. Gaertn., B.Mey & Scherb.

Die äußerst polymorphe, kosmopolitische Art bildet in der Antarktis zahlreiche Formen aus. So ist immer noch nicht abschließend geklärt, ob die bereits von CARDOT (1906) beschriebene antarktische Art *B. algens* (siehe auch OCHI, 1979) nur eine Form des kosmo-

politischen Mooses *B. pseudotriquetrum* darstellt (siehe auch OCHYRA, 1998 und SANCHO *et al.*, 1999). Die Art trat sowohl auf Livingston Island als auch auf Leonie Island häufig an dauerhaft mit Wasser versorgten Standorten wie an Schmelzwasserrinnensalen und an küstennahen Strandseen auf. Trotzdem wurde *B. pseudotriquetrum* stets nur steril beobachtet.

*Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid

Verschiedene antarktische, stets sterile Phänotypen dieser extrem polymorphen, häufig stark pigmentierten Ditrichaceae wurden lange Zeit als eigenständige Arten betrachtet (HORIKAWA & ANDO, 1963). Da jedoch zahlreiche intermediäre Formen auftreten, gilt *C. purpureus* inzwischen als die einzige Art der Gattung in der Antarktis (OCHYRA, 1998; SANCHO *et al.*, 1999). Ein verhältnismäßig sicheres Erkennungszeichen der Art im Feld sind die eingeschlagenen Blattränder. Die kleine Polster bildende Art trat auf Livingston Island und Leonie Island regelmäßig in Küstennähe auf. Sie ist in der gesamten maritimen Antarktis häufig und dringt auch in die kontinentale Antarktis vor.

*Dicranoweisia antarctica* (C.Müll.) Kindb.

Die Art ähnelt der nordhemisphärischen *D. crispula* (SANCHO *et al.*, 1999) und wird neuerdings auch dieser Art zugerechnet (OCHYRA, 1998). Die Art ist auf Livingston Island häufig. Auf Gestein und sandigem Untergrund bildet sie hier kleine bis mittelgroße, gelbgrüne Polster, die häufig fruchten. Auf Leonie Island wurde *D. antarctica* nicht mehr beobachtet.

*Pohlia cruda* (Hedw.) Lindb.

Die auffallend silbrig schimmernde, kosmopolitische Bryaceae *Pohlia cruda* ist sowohl auf Livingston als auch auf Leonie Island häufig. Sie tritt an Standorten mit einer guten Wasserversorgung auf und bildete auf Leonie Island mitunter große Polster. Bei offen exponierten Formen ist die Beblätterung imbrikat. Diese Wuchsform wurde von CARDOT (1900) als eigene Art *Webera cruda* var. *imbricata* gewertet. *Pohlia cruda* kommt in der maritimen Antarktis andererseits auch in tiefen Felsritzen und unter Felsüberhängen an stark beschatteten Standorten vor. Hier spreizen die Blätter ab (var. *cruda*), und die Art ähnelt mehr europäischem Material. Da der Übergang dieser beiden Wuchsformen fließend ist, handelt es sich wohl nur um unterschiedliche Morphotypen (SANCHO *et al.*, 1999).

*Platydictya densissima* (Card.) H. Robinson

Bei dieser extrem kleinwüchsigen Laubmoosart handelt es sich wahrscheinlich um einen der wenigen Endemiten der maritimen Antarktis (SANCHO *et al.*, 1999). Die Art bildet auf Livingston Island (SCHULZ, 1993) und Leonie Island niedrigwüchsige Matten in tiefen Felsspalten und unter Felsüberhängen. Sie scheint die einzige Moosart der Antarktis zu sein, die in ihrem Vorkommen auf stark beschattete Standorte beschränkt ist.

*Polytrichum alpinum* Hedw. (= *Polytrichastrum alpinum* (Hedw.) G.L. Sm.)

Diese Polytrichaceae, die sich wie alle Arten der Gattung durch eine für Moose sehr weitreichende Kontrolle des Wasserhaushaltes auszeichnet (NOAKES & LONGTON, 1989), ist in der maritimen Antarktis häufig, kommt jedoch in der kontinentalen Antarktis nicht vor

(SANCHO *et al.*, 1999). Die Art hat eine weite ökologische Amplitude (OCHYRA, 1998) und kommt in Gesellschaften unterschiedlichster hydrologischer Ansprüche vor (SMITH, 1996). Sie war sowohl auf Livingston Island als auch auf Leonie Island häufig.



**Abb. 11:** *Polytrichum alpinum* an einem Felsen auf Leonie Island. Mit auf dem Bild ist der Meßaufbau der *in situ* durchgeführten Chl-*a*-Fluoreszenzmessungen (siehe 4.4.2) zu sehen.

*Sanionia uncinata* (Hedw.) Lowske (= *Drepanocladus uncinatus* (Hedw.) Warnst.)

Das hygrophytische Moos bildet eine Vielzahl von Morphotypen und hat eine weite ökologische Amplitude (GIMINGHAM & SMITH, 1970; SMITH & GIMINGHAM, 1976). Es besitzt lange, sichelförmige Blätter und bildet dichte, grüne bis gelbbraune Rasen. Auf Livingston Island kam *S. uncinata* an Standorten unterschiedlichster Wasserversorgung vor. Besonders auf Strandwällen bildet die Art hier oft viele m<sup>2</sup> große Reinbestände. Auch auf Leonie Island war *S. uncinata* an Standorten mit konstant guter Wasserversorgung besonders häufig. OCHYRA (1998) unterscheidet neuerdings zwei verschiedene Arten, *S. georgio-uncinata* (Müll.Hal.) Ochyra & Hedenäs und *S. uncinata*, die sich im sterilen Zustand nur an mikroskopisch erkennbaren Blattmerkmalen unterscheiden lassen. Diese Unterscheidung war jedoch zum Zeitpunkt der Untersuchung noch nicht bekannt, so daß in vorliegender Arbeit der Name *Sanionia uncinata* als Sammelart verwendet wird.

*Schistidium rivulare* (Brid.) Podp.

Diese oft stark pigmentierte Art kam auf Livingston Island mit hoher Abundanz in schnell fließenden Schmelzwasserbächen vor, während sie auf der südlicheren Leonie Island vollständig nicht beobachtet wurde. Die kosmopolitische Art ist in der Antarktis nur von wenigen Standorten bekannt (MYRCHA *et al.*, 1991; SANCHO *et al.*, 1999). Dies könnte daran liegen, daß die Art oft als eine Varietät von *Schistidium apocarpum* aufgefaßt wurde (siehe SANCHO *et al.*, 1999) obwohl sie von BREMER (1980) in einer Revision der Gattung als eigene Art aufgefaßt wurde.

### 3.4 Höhere Pflanzen

#### *Colobanthus quitensis* (Kunth.) Bartl.

Die kompakte Polster bildende Caryophyllaceae *Colobanthus quitensis* ist eine der beiden natürlich vorkommenden Arten der Höheren Pflanzen in der Antarktis und ihre Verbreitung und Ökologie ist, wie auch die der folgenden Art, in zahlreichen Studien untersucht worden (siehe z.B. GREENE, 1970; MOORE, 1970; CORNER, 1971; GREEN & HOLTOM, 1971; EDWARDS, 1972; 1974; 1975). Die Art ist sowohl auf Livingston Island als auch auf Leonie Island häufig und wächst meist zerstreut in kleinen bis mittelgroßen Polstern. An beiden Standorten wurde die Art regelmäßig blühend angetroffen (CONVEY, 1996). Leonie Island stellt den südlichsten bislang bekannten Fundpunkt der Art dar (SMITH, 1982; 1985).

#### *Deschampsia antarctica* Desv.

Die Poaceae *Deschampsia antarctica* zeigt eine nahezu identische Verbreitung wie *C. quitensis*, wahrscheinlich da beide Arten auf eine ausreichende Rohbodenbildung angewiesen sind. Die Art wächst auf Livingston Island am üppigsten vergesellschaftet mit zahlreichen Moos und Flechtenarten (siehe Abb. 3 und 3.5). Auf Leonie Island bildet sie dagegen, obwohl sie hier wie *C. quitensis* an ihrer bislang bekannten südlichen Verbreitungsgrenze ist (SMITH, 1985), oft mehrere m<sup>2</sup> große Reinbestände, die oft reichlich blühen. Eine Erweiterung des Vorkommens beider Höheren Pflanzen infolge globaler Erwärmung ist wiederholt diskutiert worden (FOWBERT & SMITH, 1994; SMITH, 1994).

### 3.5 Antarktische Vegetationsvergesellschaftungen

Lokal spielt der Wasserfaktor bei der Gliederung der antarktischen Vegetation eine entscheidende Rolle (LONGTON, 1988a). Das Auftreten verschiedener Wuchsformen antarktischer Flechten und Moose ist oft direkt von der Wasserverfügbarkeit am Standort abhängig. Daraus ergeben sich typische Vegetationsvergesellschaftungen, die oft nach der Wuchsform der dominierenden Arten gegliedert werden. Die Gemeinschaften in der maritimen Antarktis sollen hier anhand der Nomenklatur von SMITH (1996) kurz vorgestellt werden.

Xerische Standorte, die meist etwas erhöht liegen, apert oft schon früh im Jahr aus. Schmelz- und Niederschlagswasser fließt jedoch aufgrund der Untergrundbeschaffenheit schnell ab, so daß Wasser fast nur während und direkt nach Niederschlagsereignissen zur Verfügung steht. Diese oft als „Fellfield“ bezeichneten Standorte werden meist von Flechten dominiert. Besonders verschiedene Arten der Gattungen *Usnea* wie *Usnea antarctica* und *Usnea aurantiaco-atra* sowie Nabelflechten wie *Umbilicaria antarctica*, *Umbilicaria decussata* und *Umbilicaria umbilicarioides* bilden die oft große Flächen bedeckenden Flechtenheiden, die von SMITH (1996) als „Fruticose and Foliose Lichen sub-formation“ der antarktischen Vegetation bezeichnet werden. Im Unterwuchs der Strauchflechten finden sich häufig foliose, krustose und kleinstrauchige Flechten. In Bereichen etwas günstigerer Wasserversorgung gesellen sich zahlreiche kleinpolstrige Moose wie *Ceratodon purpureus*, *Schistidium antarctici*, *Dicranoweisia antarctica* und *Andreaea gainii* hinzu und bilden die „Short moss cushion and Turf sub-formation“.

Mesische bis hygri-sche Standorte sind dagegen durch fließendes Niederschlags- oder Schmelzwasser begünstigt oder sogar überstaut. Diese Standorte werden meist von Moosen dominiert, die oft ausgedehnte, biomassereiche Bestände bilden. Auf feuchtem Rohboden in Niederungen und auf Strandterrassen bildet sich die „Bryophyte Carpet and Mat sub-formation“, die oft von den ausgedehnten Matten bildenden Moosen *Sanionia uncinata* dominiert wird. Bei über Gestein fließendem Schmelz- und Niederschlagswasser und am Rand von Schmelzwasserbächen herrschen dagegen oft große Polster bildende Moose wie *Bryum pseudotriquetrum* und *Brachythecium austro-salebrosum* vor und bilden die „Tall Moss Cushion sub-formation“. Fließt das Wasser sehr schnell bzw. ist der Untergrund instabil, können wiederum Moose mit kleineren Thallusformen wie *Schistidium rivulare* und *Andreaea* ssp. dominieren. An dauerüberstauten, hygri-schen Standorten bauen die Moose *Chorisodontium aciphyllum* sowie *Polytrichum* ssp. mitunter dicke Torfschichten auf. Diese Gesellschaften kamen jedoch an den besuchten Standorten nicht vor. Flechten fehlen an den mesischen Standorten fast vollständig oder sind auf degradierte Bereiche beschränkt. Eine Ausnahme bildet die Blaualgenflechte *Leptogium puberulum* (Abb. 6), die sich oft an kleinen Schmelzwasserrinnsalen ansiedelt und hier mit Moosen konkurrieren kann.

Die beiden natürlich in der Antarktis vorkommenden Höheren Pflanzen *Deschampsia antarctica* und *Colobanthus quitensis* siedeln sich an klimatisch begünstigten Standorten an, wenn die Bodenbildung eine ausreichende Wasserversorgung ihrer Wurzeln garantiert. Sie bilden dann, je nach Bodenfeuchte allein oder mit assoziierten Kryptogamen wie *Polytrichum alpinum*, *Stereocaulon alpinum* und *Sphaerophorus globosus*, die „Grass and Cushion Chamaephyte sub-formation“.

Da die Konkurrenz um den Faktor Wasser die Vegetation bestimmend prägt, tritt eine interspezifische Konkurrenz um Licht kaum auf. Die Vegetationsgesellschaften sind kaum dreidimensional gegliedert, und die meisten Arten werden im Feld nur selten durch andere Arten beschattet. Eine Ausnahme bilden hier die Arten im Unterwuchs der Strauchflechtenheiden sowie Lebermoosarten, die sich in Polstern anderer Moose ansiedeln. Schattige Standorte wie Felsritzen werden jedoch von einigen Moosarten besiedelt, wenn an ihnen günstige Wasserverhältnisse vorherrschen. Typische Arten dieser Schwachlichtstandorte an den untersuchten Standorten waren *Barbilophozia hatcheri*, *Pohlia cruda* und *Platydictya densissima*. Flechten kamen an diesen stark beschatteten Standorten nicht vor.

Die vorliegende Studie befaßt sich vorrangig mit dem Einfluß hoher Strahlungsintensitäten auf die Photosynthese antarktischer Kryptogamen. Es wurden daher Arten von offen exponierten und beschatteten Standorten ausgewählt, die an unterschiedliche Lichtbedingungen adaptiert waren. Da die poikilohydrischen Moose und Flechten im inaktiven, trockenen Zustand sehr resistent gegen hohe Lichtstärken sind, kann die Austrocknung auch als Strategie der Streßvermeidung in Betracht gezogen werden. Es wurden daher für die Freiland- und Labormessungen häufige Makroflechten- und Moosarten von Standorten unterschiedlicher Wasserverfügbarkeit ausgewählt. Zum Vergleich wurden außerdem die beiden in der Antarktis vorkommenden Höheren Pflanzen *Colobanthus quitensis* und *Deschampsia antarctica* in die Studie mit einbezogen.

## 4 METHODEN

### 4.1 Behandlung des Moos- und Flechtenmaterials

Die ausgewählten Moose und Flechten wurden nach Möglichkeit an ihrem Wuchsort anhand ihres CO<sub>2</sub>-Gaswechsels und ihrer Chl-*a*-Fluoreszenz untersucht. Für Laborversuche wurden außerdem Moos- und Flechtenthalli in der Antarktis unter kühlen Temperaturbedingungen und schwachem Licht luftgetrocknet und in diesem Zustand auf schnellstmöglichem Weg (z.B. per Luftfracht oder bereits auf -20°C tiefgefroren per Schiffsfracht) ins Labor nach Kiel transportiert. Dort wurden die getrockneten Proben in einem Gefrierschrank bei -20°C gelagert. Vor den Experimenten wurde anhaftendes Detritusmaterial entfernt und das durch einmal tägliches Sprühen mit deionisiertem Wasser (SMITH & MOLESWORTH, 1973; BEWLEY, 1979) aufgesättigte Versuchsmaterial für mehrere Tage in einem Klimaschrank (Rubarth, D) bzw. in einer Klimakammer bei 5°C und 12h/12h Licht/Dunkelwechsel (100/0  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPF) vorkultiviert.

Zur Pigmentuntersuchung vorgesehene Moosthallispitzen der Arten *Brachythecium austrosalebrosum*, *Bryum pseudotriquetrum*, *Pohlia cruda* und *Sanionia uncinata* wurden wenige Sekunden nach der Entnahme vom Standort in kleine Plastikbehälter überführt und in flüssigem Stickstoff auf -197 °C abgekühlt. Die Proben wurden in dem Stickstoff in einem 35 l fassenden Dewar-Gefäß (Air Liquide, F) ohne Unterbrechung der Kühlkette mit dem Schiff und LKW nach Cambridge, UK, transportiert, wo sie bis zur Pigmentextraktion und -analyse gelagert wurden.

### 4.2 Mikroklimamessungen

In verschiedenen Kryptogamengesellschaften wurden die mikroklimatischen Bedingungen mit Hilfe automatisch aufzeichnender Mikroklimameßstationen festgehalten. Gemessen wurde jeweils die Temperatur an der Thallusoberfläche der Kryptogamen, die Lufttemperatur in 1,3 m Höhe, die Luftfeuchtigkeit sowie das Licht als Photonenflußdichte der photosynthetisch aktiven Strahlung. Die Meßwerte wurden als 12-bit-Datensätze von Dataloggern der „Squirrel“ 1200er Serie (Grant Instrument Ltd., UK) in fünfminütigem Abstand abgefragt und im internen Speicher abgelegt. Die Logger wurden in wetterfesten Schutzgehäusen am jeweiligen Mikroklimameßstandort aufgestellt. Je nach Speicherumfang (maximale Speicherkapazität der verwendeten Datalogger 197kB) wurden die Daten im Feld in mehrtägigen Abständen zunächst auf einen tragbaren Computer (Toshiba 2x und Compaq) und im Labor in Kiel auf einen PC übertragen. Datenanalyse, statistische Auswertung und grafische Darstellung wurden mit den Programmen Excel 97 (Microsoft, USA) und SigmaPlot for Windows 5.0 (Jandel, UK) durchgeführt.

#### 4.2.1 Temperaturmessung

Die Temperaturen wurden mit Thermoelementen (Cu-Ko) oder mit Mikrothermistoren (Grant, UK) registriert. Beide Sensortypen eignen sich, an den Moos- bzw. Flechtenthallus angedrückt, besonders zur Oberflächentemperaturbestimmung, da die Sensorkopfdicke

bauart bedingt bis auf Bruchteile eines Millimeters miniaturisiert werden kann. Aufgrund ihrer geringen Wärmeeigenkapazität reagieren die Sensoren schnell auf Temperaturänderungen auf der Oberfläche des Kryptogamenthallus. Der Aufheizungseffekt durch direkte Strahlung an der Sensorspitze selbst ist vernachlässigbar klein. Bei der Messung der Lufttemperatur wurde der Sensor zusätzlich mit einer Aluminiumhaube vor einer Aufheizung durch direkte Strahlung geschützt. Die Sensoren wurden vor und nach den Expeditionen mit Hilfe eines 0°C (Eiswasser) und eines 35°C warmen Wasserbades kalibriert. Die Meßwerte der Lufttemperatur am Meßstandort auf Leonie Island durften freundlicherweise aus der Datenbank des British Antarctic Survey, Cambridge, UK übernommen werden. Leider stellte sich nachträglich heraus, daß der standardmäßig in 1,3 m Höhe aufgestellte Sensor defekt war, so daß nur Werte der Lufttemperaturen, die in etwa 20 cm über dem Boden eines dichten *Usnea*-Bestandes im Zeitraum vom 30.1. bis 16.2.1998 gemessen wurden, zur Verfügung stehen. Der verwendete Thermistor war mit einer reflektierenden Schutzkappe gegen direkte Strahlung geschützt. Die Meßwerte wurden hier in einstündigen Meßintervallen abgefragt.

#### 4.2.2 Relative Luftfeuchte

Die relative Luftfeuchte wurde mit kapazitiven Luftfeuchtesensoren HMP35 (Vaissalla, SF) gemessen. Der Sensor besteht hier aus einem 1µm dünnen Filmkondensator, dessen elektrische Kapazität sich in Abhängigkeit der Wasserabsorption seines polymeren Dielektrikums verändert (SALASMAA & KOSTAMO, 1986). Die Sensoren wurden mit Hilfe von Trocknungsmittel und Salzlösungen kalibriert und im Freiland durch eine Filterhaube gegen Strahlung und flüssiges Wasser geschützt.

#### 4.2.3 Photosynthetische Photonenflußdichte

Das Licht wurde als Photonenflußdichte der photosynthetisch aktiven Strahlung (PPFD in  $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$  nach MCCREE, 1972) mit auf GaAsP-Photodioden (Hamamatsu, J) basierenden Sensoren gemessen (siehe PONTAILLER, 1990; AASLYNG *et al.*, 1999). Die Energie der einfallenden Strahlung liefert durch die spezifische Empfindlichkeit der Diode im Wellenlängenbereich zwischen 400 nm und 700 nm eine direkte Aussage über die Anzahl der auftreffenden Lichtquanten. Da auch die Photosynthese direkt quantengetrieben und nicht energieabhängig ist, werden PPF-D Sensoren seit etwa 25 Jahren standardmäßig in allen Studien eingesetzt, in denen Aussagen über das Photosyntheseverhalten gemacht werden soll. Die Sensoren, bei denen die Diode durch ein Plastikgehäuse gegen Feuchtigkeit verkapselt ist und eine vorgeschaltete Streuscheibe zur Umwandlung direkter in diffuse Strahlung sorgt, hat in zahlreichen Studien seine hohe lineare Korrelation mit den zumeist verwendeten Sensoren LI-190SB (Li-Cor, USA) gezeigt. Die Sensoren wurden vor und nach den Expeditionen mit dem Li-Cor Optical Radiation Calibrator Model 1800-02 (Li-Cor, USA) kalibriert. Korrekturfaktoren und Einheiten finden sich in THIMIJIAN & HEINS (1983) und BIGGS (1986). Um eine gute Auflösung der niedrigen Lichtintensitäten zu erhalten wurde die Meßbereichobergrenze im Datalogger auf  $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPF-D gesetzt. Höhere des Meßwerte wurden als PPF-D  $>2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  bezeichnet.

## 4.3 CO<sub>2</sub>-Gaswechsellmessungen

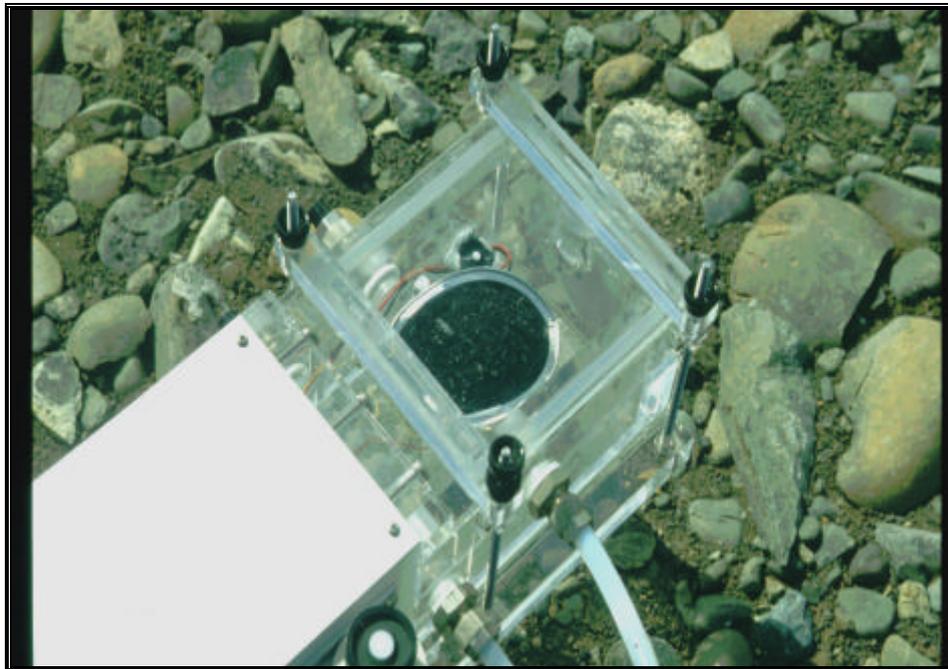
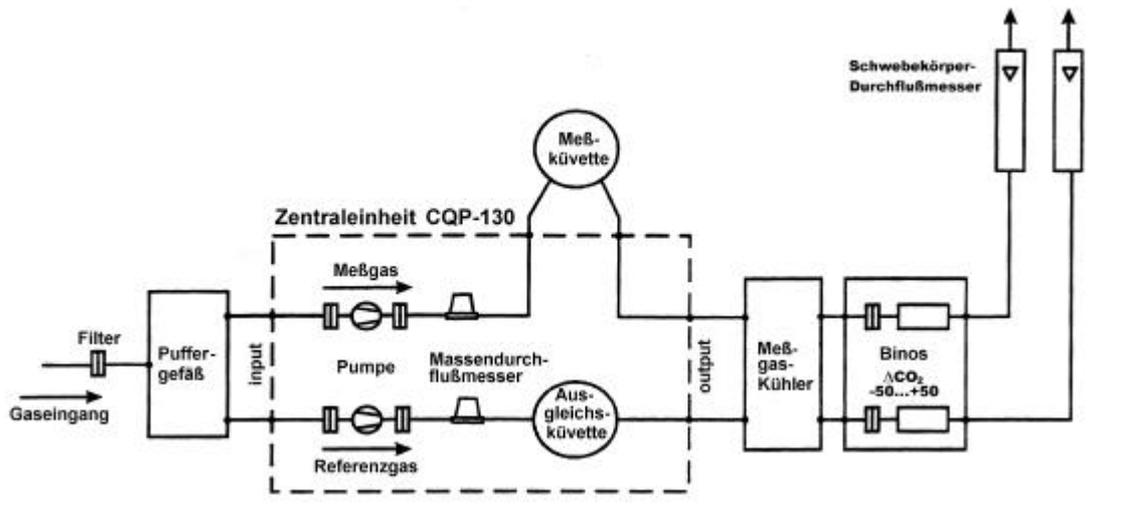
### 4.3.1 Meßprinzip

Die Messung des CO<sub>2</sub>-Gaswechsels ist eine seit langem etablierte Methode zur nicht destruktiven Erfassung der Photosynthese autotropher Organismen. Zur Messung unter Standortbedingungen eignen sich vor allem offene Meßsysteme (KOCH *et al.*, 1968; 1971), deren grundsätzlicher Aufbau in Abb. 12a am Beispiel des CO<sub>2</sub>/H<sub>2</sub>O-Porometers CQP130 (Walz, D) dargestellt ist. Umgebungsluft wird durch zwei temperaturkorrigierte Pumpen zu gleichen Teilen, durch Massendurchflußmesser kontrolliert, in einen Meßkanal- und einen Referenzgasstrom aufgeteilt. Die Gasströme werden daraufhin durch die Meßküvette mit dem zu untersuchenden Objekt bzw. durch eine gleich große Ausgleichsküvette gepumpt. Die Differenz des CO<sub>2</sub>-Gehaltes zwischen dem Meß- und Referenzgaskanal wird durch einen nachgeschalteten Infrarot-Gasanalysator (in diesem Fall Binos 100, Rosemount, D) gemessen. Die Differenz gibt bei bekannter Flußrate Auskunft über die vom autotrophen Organismus durch Photosynthese und Atmung hervorgerufene Änderung des CO<sub>2</sub>-Gehalts.

Entscheidend für die Aussagekraft der Messungen zur Abschätzung der Nettophotosynthese unter Umgebungsbedingungen ist die Konstruktion der Meßküvette. Die verwendeten Materialien sollten nur geringste Änderungen des Lichtklimas nach sich ziehen. Darüber hinaus ist eine Temperaturregulierbarkeit der Küvette unverzichtbar, da einfallende Strahlung sonst zu einer starken Erhöhung der Temperatur in der Küvette führen würde. Ein nur unter großem gerätetechnischen Aufwand vermeidbares Problem kann die Veränderung der Luftfeuchte gegenüber der Umgebungsluft darstellen, da durch die Klimatisierung der Meßküvette beim Kühlvorgang ständig Wasser an den Kühlrippen der Peltierelemente abgeschieden und damit aus dem Gasweg entfernt wird. Es ist daher unerlässlich, daß sowohl die Außenbedingungen als auch die Bedingungen in der Meßküvette kontinuierlich festgehalten werden, um auftretende Störeffekte erklären und beseitigen zu können. Besonderheiten, die sich beim Betrieb unter polaren Klimabedingungen ergeben können, finden sich auch bei KAPPEN *et al.* (1986; 1990a).

### 4.3.2 Verwendete Geräte und Meßprotokolle

Beim **CO<sub>2</sub>/H<sub>2</sub>O-Porometer CQP130** (Walz, D.) handelt es sich um ein offenes Meßsystem, das sich zur diskontinuierlichen Erfassung des CO<sub>2</sub>-Umsatzes von Moosen und Flechten unter natürlichen Feuchtigkeits-, Licht- und Temperaturbedingungen eignet (LANGE *et al.*, 1984; 1986). Zur Vermeidung von Meßfehlern durch Evapo-Transpirationsfeuchtigkeit (BUNCE & WARD, 1985) ist dem Gasanalysator ein Meßgaskühler vorgeschaltet. Zur Prüfung der Dichtigkeit des Systems wird der Gasdurchfluß nach Passieren des Gasanalysators nochmals angezeigt. Die weitestgehend aus Plexiglas bestehende Meßküvette verursacht nur geringe Veränderungen der natürlichen Lichtverhältnisse. Die Transmission liegt bei Wellenlängen zwischen 280-700 nm bei etwa 92% (WILLERT *et al.*, 1995). Die Temperaturverhältnisse im Inneren der Küvette werden durch elektronisch geregelte Peltierelemente an die Außentemperaturen angepaßt. Zur Vermeidung von Temperatur- und Feuchtegradienten in der Küvette wird ein Ventilationsstrom von etwa 1 m s<sup>-1</sup>



**Abb. 12:** a) Schematische Darstellung der wesentlichen Teile der Gaswechselmeßanlagen und des Gaswegs der CO<sub>2</sub>-Differenzmessung, (verändert nach WALZ, 1991). b) In der Küvette des Gaswechselmeßsystems CMS4P wird CO<sub>2</sub>-Gaswechsel der Cyanobakterienflechte *Leptogium puberulum* kontinuierlich gemessen. Glashauffeffekte werden durch die weitgehende Temperaturregulierungsmöglichkeit der Küvette vermieden, die im Küvetteninneren die umgebende Lufttemperatur nachbildet.

erzeugt. Der Ventilator wird über eine gasdichte Magnetkupplung von einem im Griff der Küvetteneinheit untergebrachten Motor angetrieben. Durch die angeschlossene Datenerfassungseinheit bzw. einen Online Drucker können die gemessene CO<sub>2</sub>-Differenz, die Gasdurchflußmenge sowie die Licht-, Temperatur und Feuchteverhältnisse in der Küvette und in der Umgebung in regelmäßigen Abständen aufgezeichnet werden.

Bei Freilandmessungen wurde die Küvetteneinheit in unmittelbarer Nähe des natürlichen Standortes aufgestellt, der Meßkopf wurde entsprechend der Exposition der zu untersuchenden Kryptogamenthali ausgerichtet. Zeitreihen des CO<sub>2</sub>-Umsatzes von Kryptogamen

unter natürlichen Umweltbedingungen lassen sich bestimmen, indem die zu untersuchenden Thalli in 30-minütigen Abständen von ihrem Standort entfernt und für etwa fünf Minuten in der Porometer-Meßküvette gemessen werden. Der Nullpunkt des Gasanalysators wurde in einstündigen Zeitabständen registriert und gegebenenfalls nachjustiert. Um den Einfluß der Wasserverhältnisse im Thallus auf die Photosynthese zu quantifizieren, wurde vor und nach jeder Messung mit einer feldtauglichen Analysenwaage (BP310S, Sartorius, D) das Frischgewicht (Fg) bestimmt. Aus diesem läßt sich nach Bestimmung des Trockengewichtes (Tg, siehe 4.3.3), der Wassergehalt des Thallus in Prozent des Trockengewichtes nach der Formel  $100 * (Fg - Tg) / Tg$  berechnen.

Zur kontinuierlichen Erfassung des CO<sub>2</sub>-Gaswechsels von Moosen und Flechten unter Freilandbedingungen wurde das **Miniküvetten-system CMS4P** (Walz, D) verwendet. Das Gerät entspricht weitgehend dem oben beschriebenen Porometer. Die Meßküvette ist jedoch bedeutend größer und weitgehend klimatisiert (Abb. 12b). Wird der Kryptogamenthallus für längere Zeiträume in die Meßküvette eingeschlossen, kann das System selbst an starken Strahlungstagen die Küvettemperatur der umgebenden Lufttemperatur nachregeln. Außerdem verfügt das Gerät über eine durch Magnetventile gesteuerte Einrichtung zur automatischen Erfassung des Gasanalysatornullpunktes. Die kontinuierliche Gaswechselfmessung eignet sich besonders für mehrstündige Messungen unter künstlichen Feuchtebedingungen. In einer Schale mit etwas Wasser gelagert, sind viele Moose und einige substrathygrophytische Flechten in der Lage, durch kapillare Kräfte ihren gesamten Thallus über längere Zeiträume optimal mit Wasser zu versorgen. So konnten Tagesgänge an Thalli der Moose *Brachythecium austro-salebrosum*, *Sanionia uncinata*, *Bryum pseudotriquetrum*, *Andreaea gainii* und der Cyanobakterienflechte *Leptogium puberulum* vom offen exponierten Standort sowie von *Pohlia cruda* aus einer dauerfeuchten, stark beschatteten Felsritze für jeweils mehrere Tage unter natürlichen Temperatur- und Lichtbedingungen gemessen werden. Zur Kontrolle wurde der Wassergehalt des Thallus in mehrstündigen Abständen bestimmt und bei Bedarf Wasser ergänzt. Es wurde ursprünglich auch ein weiteres schattenadaptiertes Moos, *Platydictya densissima*, auf gleiche Weise gemessen. Bei diesem feinthallösen, pleurocarpen Moos konnte jedoch unter natürlichen Licht- und Temperaturbedingungen keine gleichmäßige Wasserversorgung des Thallus erreicht werden, was den Gaswechsel stark beeinflusste.

Das Miniküvetten-system eignet sich infolge der erweiterten Regulierungsmöglichkeit der Küvette auch für Messungen unter kontrollierten Klimabedingungen. Die Temperatur in der Küvette kann auf einen festen Wert eingestellt werden. Hierbei können Temperaturdifferenzen von bis zu 15°C zur Umgebungstemperatur aufrecht erhalten werden. Kontrollierte Lichtbedingungen in der Küvette können mit einer Kaltlichtquelle in Verbindung mit einer aus etwa 200 Lichtwellenleitern bestehenden Faseroptik erzeugt werden (FL-400 und 400-F, Walz GmbH, FRG), durch die auf etwa 80 cm<sup>2</sup> ein weitgehend homogenes Lichtfeld erzeugt wird. Die Photonenflußdichte kann mit einem Potentiometer und Neutralfiltern von 0 bis etwa 1600 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> PPFD stufenlos eingeregelt werden und wird durch einen im Innern der Küvette installierten Mikro-Quantensensor (Walz GmbH, D) kontrol-

liert. Auch die Eingangsluftfeuchte läßt sich in dem System durch Vorschalten einer Waschflasche sowie eines nachfolgenden Meßgaskühlers einregeln. Durch einen speziell hierfür konstruierten Kuvettendeckel konnte auch der Lichtleiter eines Chl-*a*-Fluoreszenz Meßsystems in den Versuchsaufbau integriert werden (zur Methodik der Chl-*a*-Fluoreszenzmessung siehe 4.4).

Auf Livingston Island wurden drei Thalli der Moose *Sanionia uncinata*, *Dicranoweisia antarctica*, *Polytrichum alpinum* und einer Schattenform von *Pohlia cruda* untersucht. Auf Leonie Island wurden eine Sonnenform von *Pohlia cruda* und *Platydictya densissima* ausgewählt. Die Moosthali wurden jeweils am Abend vor der Messung ihrem natürlichen Standort entnommen. Außerdem wurden von Livingston Island stammende Thalli der Cyanobakterienflechte *Leptogium puberulum* im Labor in Kiel untersucht. Vor den Versuchen wurden die Thalli mit deionisiertem Wasser gesprüht. Überschüssiges Wasser wurde leicht abgeschüttelt. Die Thalli wurden dann, in einer kleinen Schale mit etwas Wasser stehend, in die Küvette eingebaut. Nach dem Einbau wurde der CO<sub>2</sub>-Gaswechsel bei Dunkelheit gemessen, bis sich ein stabiler Dunkelatemungswert eingestellt hatte, und dann die maximale relative Elektronentransportwirksamkeit von Photosystem II (Fv/Fm) bestimmt. Bei Lichtwerten von 0, 10, 20, 40, 80, 150, 250, 450, 750 und 1500  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPFD wurde daraufhin der CO<sub>2</sub>-Gaswechsel und die effektive Quantenausbeute von PSII gemessen. Dann wurden die Thalli für 2 h mit 1500  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPFD bestrahlt. Nach 10, 30, 60 und 120 min wurde jeweils nach einer zehnminütigen Verdunklung der Fv/Fm bestimmt. Im Anschluß daran wurde erneut eine Lichttreppe gemessen, die von drei bis vier Messungen des Fv/Fm nach jeweils zehnminütiger Verdunkelung unterbrochen wurde. Als Thallustemperatur wurde 3°C gewählt, bei höheren Photonenflußdichten wurde diese Temperatur durch Herunterregeln der Kuvettentemperatur konstant gehalten. Während der Starklichtbehandlung wurde eine Erwärmung der Thallusoberfläche auf bis zu 5°C toleriert. Die Sonnenform von *P. cruda* und das Moos *P. densissima* wurden bei einer gleichbleibenden Thallustemperatur von 5°C gemessen. Hier wurde im Anschluß an die Starklichtbehandlung nur eine eingeschränkte Lichttreppe im Schwachlichtbereich gemessen.

### 4.3.3 Die Bezugsgrößen für den CO<sub>2</sub>-Gaswechsel

Als Bezugsgrößen für den CO<sub>2</sub>-Gaswechsel wurden jeweils die Fläche, das Trockengewicht und der Chlorophyllgehalt der Kryptogamenthali bestimmt. Verwendete Moospolster wurden vor dem Einbau in die Gaswechselmeßküvette auf die gewünschte Größe zurechtgeschnitten, wobei chlorophyllfreie und damit nur respirierende Teile des Thallus verworfen wurden. Die verwendeten Flechten wurden zur Flächenbestimmung im wassergesättigten Zustand am PC eingescannt (HP ScanJet 3c, Hewlett Packard, USA) und die Projektionsfläche mit dem Bildverarbeitungsprogramm SigmaScan (Jandel, UK) gemessen. Zur Chlorophyll- und Trockengewichtsbestimmung wurde zunächst das Lufttrockengewicht des Gesamthallus (LTg<sub>(Ges)</sub>) bestimmt und der Kryptogamenthallus geteilt. Ein Teilstück wurde nach erneuter Lufttrockengewichtsbestimmung (LTg<sub>(Tg)</sub>) bei 105°C für 24 Stunden getrocknet. Nach dem Abkühlen im Exsikator wurde das Trockengewicht des

Teilstücks ( $Tg_{(Tg)}$ ) gravimetrisch bestimmt und das Gesamtrockengewicht ( $Tg_{(Ges)}$ ) nach der Formel  $Tg_{(Ges)} = (Tg_{(Tg)} * LTg_{(Ges)}) / LTg_{(Tg)}$  berechnet.

Zur Chlorophyllbestimmung, die im wesentlichen BROWN & HOOKER (1977) und BROWN (1980) folgt, wurde das zweite Teilstück mit einer Schere grob zerkleinert und nach Zugabe von  $MgCO_3$ , das als starker Puffer eine Phaeophytinisierung der Chlorophylle verhindert (MARKER & JINKS, 1982; ADAMSON *et al.*, 1985) in 100% Azeton gespült. Die Probe wurde daraufhin zusammen mit Seesand,  $MgCO_3$  und zwei Metallkugeln in vorgekühlte Mörserkapseln gefüllt und in einer Schwingmühle (MM2, Retsch, D) in gekühltem 85% Azeton homogenisiert. Das Homogenisat wurde anschließend für zehn Minuten bei  $10^\circ C$  und  $3.000 \text{ U min}^{-1}$  zentrifugiert (Megafuge 1,0R, Heraeus Sepatech, D) und der Überstand aufbewahrt. Das Sediment wurde erneut aufgelöst und der Vorgang solange wiederholt, bis der Überstand farblos war. Zwischen den einzelnen Arbeitsschritten wurden die Proben kühl und dunkel gelagert (HOLDEN, 1965). Die Extinktion der Extrakte wurde im Photometer (Uvikon 922, Kontron, I) gemessen. Nach ARNON (1949), modifiziert von ZIEGLER & EGLE (1965), wurde der Gehalt an Chlorophyll *a* und *b* wie folgt berechnet:

$$\text{Chl } a = 11,78 * E664 - 2,29 * E647 \text{ (mg / 1000ml Extraktion)}$$

$$\text{Chl } b = 20,05 * E647 - 2,29 * E644 \text{ (mg / 1000ml Extraktion)}$$

## 4.4 Chlorophyll-*a*-Fluoreszenzessungen

### 4.4.1 Meßprinzip

Schon in den dreißiger Jahren dieses Jahrhunderts beschrieben Kautsky und Mitarbeiter das Phänomen der Fluoreszenzinduktion durch Pflanzen, bei der ein mit aktinischem Licht bestrahltes Blatt eine charakteristische zeitabhängige Fluoreszenzemission zeigte (siehe KRAUSE & WEIS, 1991). Eine quantitative Analyse der Fluoreszenzsignale und deren Erklärung durch während der Photosynthese ablaufende Vorgänge wurde durch die Einführung der **Sättigungspulsmethode** erreicht (SCHREIBER *et al.*, 1994). Zwischen dem Quantenertrag von PSII, dessen Chlorophyllfluoreszenz und der strahlungslosen Wärmedissipation besteht eine quantitative Beziehung, da diese um die Anregungszustände des Photosystems konkurrieren. Gibt man nach vorhergehender Verdunklung einen kurzen, starken Lichtpuls (bis zu  $10.000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  PPF) beim von uns verwendeten PAM2000, Walz, D), werden sämtliche Photosysteme gesättigt und damit ihre Quantenausbeute kurzfristig auf Null gesenkt, während die Fluoreszenz und die Wärmedissipation maximal angeregt werden. Wenn durch ausreichende Dunkeladaptation alle Reaktionszentren der Elektronentransportkette vor der Messung vollständig oxidiert vorliegen, läßt sich  $F_v/F_m$  als Maß für die maximale relative Elektronentransportwirksamkeit von PSII (KRAUSE & WEIS, 1991; SCHREIBER *et al.*, 1994) bestimmen. Die inzwischen weitgehend akzeptierte Terminologie für diesen Meßvorgang (KOOTEN & SNEL, 1990) wird in Abb. 13 dargestellt. Zahlreiche Messungen belegen, daß  $F_v/F_m$  bei ungestreßten, ausreichend dunkeladaptierten Photosystemen unabhängig vom Organismus bei etwa 0,8 liegt. Absenkungen des Parameters weisen auf Störungen im Photosystem II hin und haben bei der Entdeckung und Interpretation von Streßeffekten eine große Rolle gespielt.

Während die Anwendung der Sättigungspulsmethode nach Vorverdunklung seit langer Zeit Anwendung findet, waren Messungen unter Umgebungslichtbedingungen nicht möglich, da die im Umgebungslicht enthaltene Strahlung im Fluoreszenzband die von der Pflanze abgegebene Fluoreszenz um Größenordnungen übertraf. Das **pulsamplitudenmodulierte Meßprinzip (PAM)** (SCHREIBER *et al.*, 1994) stellt eine entscheidende Weiterentwicklung der Fluoreszenzmeßtechnik dar. Das Meßlicht wird hier gepulst ausgesandt (beim verwendeten PAM2000 und MiniPAM, Walz GmbH, D, mit einer Frequenz von 0,6 kHz bei Dunkelheit und 20 kHz bei Umgebungslicht), und durch eine spezielle Schaltung des Detektors, die kontinuierlich die Differenz der Fluoreszenzstrahlung zwischen ein- und ausgeschaltetem Meßlicht erfaßt, können die durch die Photosynthese hervorgerufenen Änderungen auch bei Umgebungslicht isoliert betrachtet werden. Mit PAM-Meßgeräten kann die Sättigungspulsmethode auch unter natürlichen Lichtbedingungen durchgeführt werden. Hierdurch läßt sich die bei herrschendem Licht vorliegende effektive Quantenausbeute von PSII ( $\Delta F/F_m' = \Phi_{PSII}$  nach GENTY *et al.* (1989) bestimmen. Eine mit Gaswechsellmessungen vergleichbare Größe ergibt sich, wenn  $\Delta F/F_m'$  mit der jeweils herrschenden PPF (in  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) multipliziert wird. Man erhält die relative Elektronentransportrate (ETR in  $\mu\text{mol e}^- \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) als eine Angabe, wieviel Elektronen pro Fläche und Zeiteinheit vom PII in die Elektronentransportkette abgegeben werden.

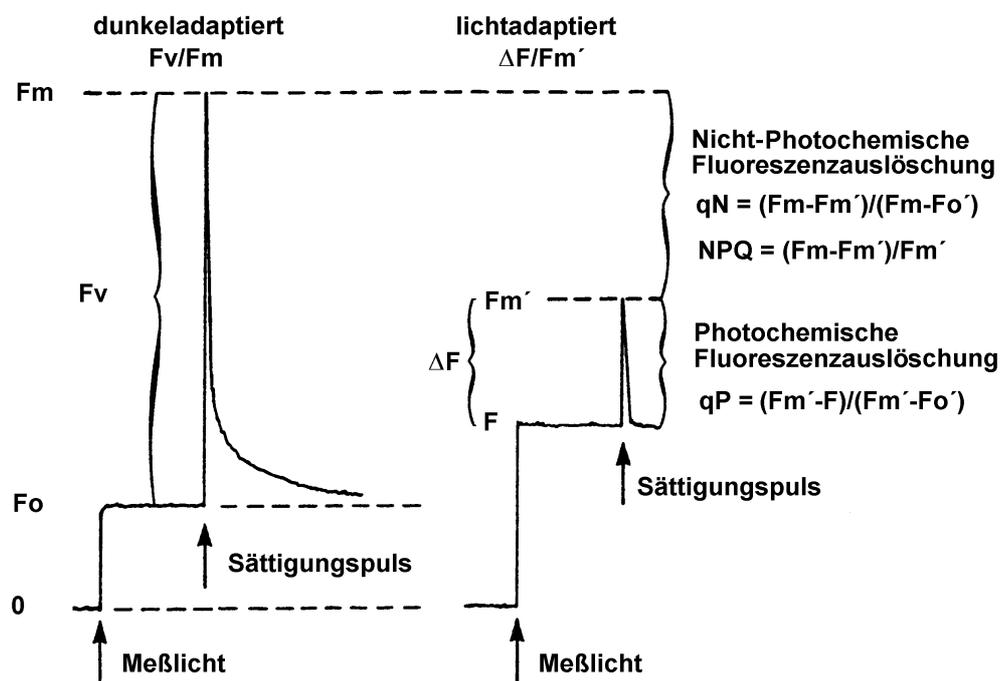


Abb. 13: Messung und Berechnung wichtiger Parameter der Chl-*a*-Fluoreszenz.

Kombiniert man Chl-*a*-Fluoreszenzmessungen im licht- und dunkeladaptierten Zustand, lassen sich außerdem die Parameter  $q_p$ ,  $q_n$  und  $NPQ$  berechnen (Formeln siehe Abb. 13). Der Parameter  $q_p$  steht für das Ausmaß der Fluoreszenzlöschung, die durch die photochemische Arbeit in der Lichtreaktion der Photosynthese bedingt ist. Da hier die Oxidation des Plastoquinonpools die erste deutlich langsamere Reaktion nach der Anregung der Pigmente

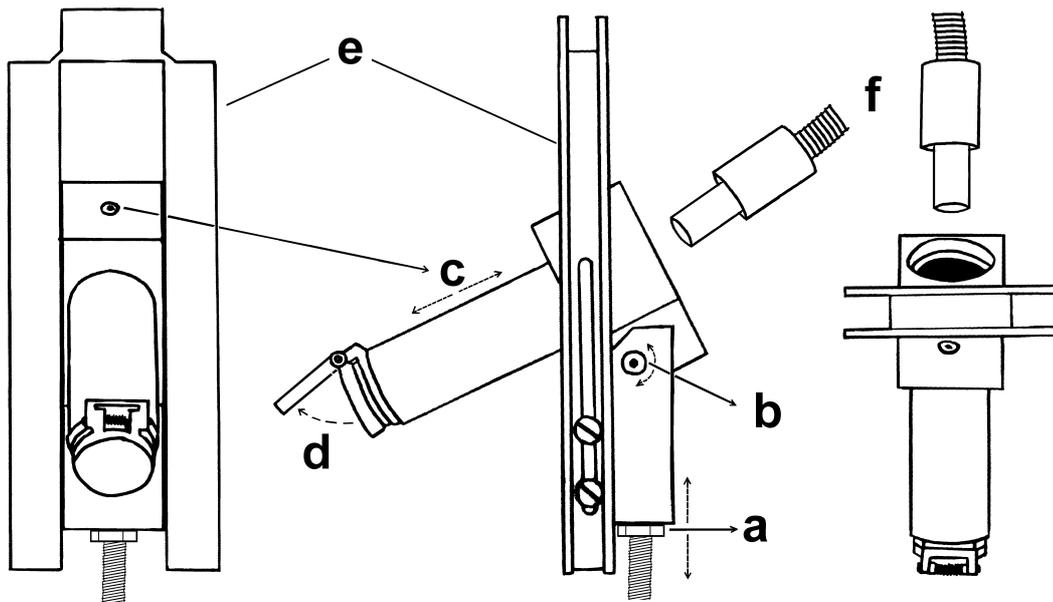
in den Antennenkomplexen ist, gilt  $q_p$  als ein Maß für den Oxidationstatus des Pools. Die Parameter  $q_n$  und NPQ stehen für unterschiedliche Berechnungen der nicht-photochemischen Fluoreszenzlöschung, die sich nicht durch die photochemischen Vorgänge in der Lichtreaktion erklären lassen. Hierzu tragen als wichtigste Faktoren die Arbeit gegen den Protonengradienten über der Thylakoidmembran, die unterschiedliche Kopplung der LHCP II und eine gesteigerte Wärmedissipation aus den LHCP bei.

#### 4.4.2 Verwendete Geräte und Meßprotokolle

Die verwendeten Meßgeräte PAM2000 und MiniPam (Walz, D) sind so stark miniaturisiert, daß sie sich sowohl für den Laboreinsatz als auch zum Einsatz im Freiland eignen. Unter **Freilandbedingungen** ermöglicht die pulsamplitudenmodulierte (PAM) Chl-*a*-Fluoreszenzmessung erstmals die parallele Erfassung von Photosyntheseaktivität und Mikroklima, ohne Kryptogamenthali von ihrem Standort zu entfernen, und unter minimaler Beeinflussung der am Standort herrschenden Bedingungen (SCHROETER *et al.*, 1991b). Der Sensor des Fluoreszenzmeßgerätes MiniPAM (Walz, D) wurde für diesen Versuch mit speziell für diesen Zweck entworfenen Aluminiumgestellen fixiert (Abb.14, siehe auch SCHLENSOG & SCHROETER, in press). Das Aluminiumgestell kann fest im Gestein verankert werden. Hierzu werden mit einem Bohrhammer (z.B. Hilti, D) in der Nähe der zu untersuchenden Kryptogamenthali Löcher in das Gestein gebohrt und in diese Gewindestangen geklebt. Spezialisierte Gesteinskleber, die mit Wasser abbinden, sind im Bauhandel erhältlich. Bei losem Untergrund können Ankerkonstruktionen verwendet werden. Auf die Gewindestange kann das Aluminiumgestell aufgeschraubt und durch eine Kontermutter fixiert werden (a). Mit den Schrauben a,b und c kann der Fluoreszenzsensor (f) in drei Dimensionen auf eine Entfernung und einen Meßwinkel eingestellt werden, der eine geeignete Grundfluoreszenz garantiert und Beschattungen der Probe im Tagesgang gering hält. Ist das Gestell einmal fixiert, kann der Fluoreszenzlichtleiter entfernt werden. Alle Chl-*a*-Fluoreszenzmessungen an dem Thallus werden nun immer die gleiche Stelle des Thallus bei gleichem Abstand messen. Zusätzlich verfügt das Gestell über eine Fixiereinrichtung (e) für eine Blechdose, mit der der Thallus beschattet werden kann. Eine vollständige Verdunklung ( $0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPFD) wird erreicht, indem der untere Rand dieser Dose vor den Versuchen mit undurchsichtigem Klebeband an den Untergrund angepaßt wird. Die Dosen sind aus reflektierendem Material, so daß eine Erwärmung der eingeschlossenen Luft bei Abdunklung vernachlässigbar ist. Wird jeweils eine Messung bei Umgebungslicht mit einer Messung im verdunkelten Zustand kombiniert, können mit dieser Konstruktion alle bereits besprochenen Fluoreszenzparameter bei nur geringer Veränderung der mikroklimatischen Bedingungen des Thallus im Tagesverlauf gemessen werden. Bei geeignetem Werkzeug sind die Gestelle im Freiland schnell montiert. Auf Leonie Island benötigte eine Person für einen Meßaufbau an 25 Moosen und Flechten weniger als einen Tag. Nach Ablauf der Messungen können die Gestelle abgeschraubt und wiederverwendet werden.

Mit diesem Meßaufbau wurde auf Leonie Island / Östliche Antarktische Halbinsel (SCHLENSOG & SCHROETER, in press) die wasserabhängige Photosyntheseaktivität von acht

Laubmoosen, zwei Lebermoosen und fünf Flechten untersucht und mit den beiden in der Antarktis vorkommenden Höheren Pflanzen verglichen. Die über mehr als drei Wochen in zwei- bis dreistündigem Abstand durchgeführten Messungen bestanden jeweils zunächst aus einer Bestimmung der effektiven Quantenausbeute von PSII bei Umgebungslicht ( $\Delta F/F_m'$ ). Nach zehnminütiger Verdunkelung wurde daraufhin die relative Elektronentransportwirksamkeit von PSII ( $F_v/F_m$ ) gemessen.



**Abb. 14:** Konstruktion der zur Chl-*a*-Fluoreszenzmessung im Freiland verwendeten Aluminiumgestelle. Die Gestelle werden auf im Gestein verklebte Gewindestangen geschraubt und lassen sich durch Schrauben (a-c) dreidimensional justieren. Die Messungen mit dem Sensor (f) des Chl-*a*-Fluoreszenzmeßgeräts finden daher immer an der selben Stelle des Thallus mit gleichbleibendem Abstand statt. An einer Fixiereinrichtung (e) kann eine Blechdose befestigt werden, durch die der Thallus abgedunkelt werden wird. Eine vollständige Verdunklung wird auch durch einen automatisch schließenden Deckel (d) gewährleistet, der sich erst bei der Messung öffnet.

Die maximale relative Elektronentransportwirksamkeit von PSII wurde zunächst zur Abgrenzung von metabolisch aktiven von inaktiven Zeiten verwendet. Um diese sicher zu trennen, wurde für alle Arten bei jeder Einzelmessung ein Schwellenwert der Grundfluoreszenz von  $F_0 = 130$  verwendet, bei dessen Unterschreiten  $F_v/F_m$  gleich Null gesetzt wurde. In fast allen Fällen erreichen die trocknenden Thalli aller gemessenen Arten jedoch schon weit vor dieser Grenze eine relative Elektronentransportwirksamkeit von annähernd Null.

Die aus der effektiven Quantenausbeute von PSII und den parallel gemessenen PPFD errechnete ETR ermöglichte weitergehende Aussagen über die Photosyntheseaktivität unter Freilandbedingungen. Zur Charakterisierung wurde die ETR lichtabhängig dargestellt und nach der Formel  $f(x) = ETR_{\max} * (1 - e^{-k \cdot x})$  gefittet, wobei  $ETR_{\max}$  für den Sättigungswert der Kurve steht und  $k$  ein Maß für deren Krümmung darstellt. Die Werte dieser Kurve geteilt durch die entsprechende Photonenflußdichte stellen damit definitionsgemäß die gefittete

effektive Quantenausbeute von PSII ( $\Delta F/F_m' = \Phi_{PSII}$ ) dar. Die Anfangssteigung der Kurve läßt sich nach der ersten Ableitung  $f'(x) = ETR_{\max} * k * e^{-k \cdot x}$  bei 0 PPFD berechnen. Sie sollte definitionsgemäß der maximalen relativen Elektronentransportwirksamkeit von PSII unter den gegebenen Umweltbedingungen entsprechen.

Neben dem Aufbau im Freiland wurde die Chl-*a*-Fluoreszenz auch unter kontrollierten Bedingungen gemessen. Hierzu wurde der Lichtleiter des Gerätes entweder in den Küvetendeckel des CMS4P eingebaut (Meßprotokoll siehe 4.3.2) oder die Moose und Flechten wurden zugeschnitten und in die Blattklammer des Chl-*a*-Fluoreszenzmeßgerätes eingespannt. Eine Besonderheit ergab sich bei den Messung der Gallertflechte *Leptogium puberulum*. Bei Cyanobakterienflechten wird die maximale relative Elektronentransportwirksamkeit eher bei niedrigen PPFD als bei Dunkelheit erreicht (LEISNER *et al.*, 1996). Photosynthese und Respiration sind bei Cyanobakterien von dem Redoxpotential des gleichen Plastoquinonpools abhängig (SCHERER, 1990). Die Phycobilisomen befinden sich hier bei Dunkelheit in Status 2 (siehe WILLIAMS & EAMUS, 1997), in dem die Exitonen bevorzugt an das PSI weitergegeben werden, während durch niedrige PPFD der Status 1 erreicht wird (MULLINEAU & ALLEN, 1990; ROUAG & DOMINY, 1994). Die maximale effektive Quantenausbeute wurde bei *L. puberulum* zwischen 10 and 20  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPFD erreicht und als Fv/Fm bezeichnet.

## 4.5 Hochauflösende Flüssigkeitschromatographie (HPLC)

Die Carotinoidzusammensetzung der im Feld in flüssigem Stickstoff aufgenommenen Moosproben wurde, in Zusammenarbeit mit dem British Antarctic Survey, Cambridge, UK, mittels hochauflösender Flüssigkeitschromatographie (HPLC) analysiert.

### 4.5.1 Pigmentextraktion

Die Proben wurden aus dem flüssigen Stickstoff genommen und gewogen. Daraufhin wurden sie unter Schwachlichtbedingungen in einen Mörser überführt, unter Zugabe von  $\text{CaCO}_3$  als Puffer für mehrere Minuten in flüssigem Stickstoff homogenisiert und, als der flüssige Stickstoff vollständig verdampft war, in organischem Lösungsmittel aufgenommen. Es wurde hierfür in Vorversuchen an Trockenmaterial die chromatografische Trennung bei verschiedenen Lösungsmitteln (100% Azeton, 80% Azeton, 100% Methanol) geprüft. Die sauberste Trennung der Carotinoide ergab sich bei der Verwendung von 100% Methanol. In Lösungsmittel aufgenommen, wurden die Proben für zehn Minuten in einen Ultraschall-Zerkleinerer gegeben. Daraufhin wurden sie für zwei Minuten bei  $8000 \text{ U min}^{-1}$  zentrifugiert und der Überstand in einen Meßkolben gegeben. Das Sediment wurde erneut in Methanol aufgenommen, durchmischt und wiederum zentrifugiert. Dies wurde solange wiederholt, bis sowohl der Überstand als auch das Sediment farblos waren. Das Volumen der gesammelten Überstände wurde gemessen. Diese Extrakte wurden durch  $0,45 \mu\text{m}$  Filter in braune Glasgefäße überführt. Reines Stickstoffgas wurde durch die Probe geblasen, um den Sauerstoff auszutreiben. Die Gefäße wurden luftdicht verschlossen und bis zur Pigmentanalyse bei  $-80^\circ\text{C}$  gelagert.

#### 4.5.2 Pigmentanalyse

Es wurde ein HPLC System der Firma Kontron Instruments, UK, verwendet, in dem die Lösungsmittelgradienten mit einem PC durch die Software „Kromasystem 2000“ vollautomatisch gesteuert wurden. Das System bestand außerdem aus dem automatisierten Probennehmer „Autosampler 360“, dem Pumpsystem „Ternary Pump System 325“, aus einem Diodenfeldsensor „Diode Array Detector DAD440“ und aus einer chromatografischen Säule. Es wurden folgende Lösungsmittelgradienten und Säulen getestet:

1. Bei der Verwendung der Säule Prodigy 5 $\mu$  ODS3 (40 \* 150 mm) mit Schutzhülle (40 \* 50 mm) wurde bei 30°C und einer Flußrate von 1,25 ml min<sup>-1</sup> gemessen. Es wurden 60 $\mu$ l der Probe injiziert. Die Lösungsmittel waren folgende:

Lösungsmittel A: Methanol : Ammoniumazetat (4 g l<sup>-1</sup> in Wasser) (80 : 20 v/v)

Lösungsmittel B: Methanol : Azeton (60 : 40 v/v)

	A (%)	B (%)	
0 min	85	15	
1 min	85	15	Injektion
11 min	0	100	
21 min	0	100	
25 min	85	15	
30 min	Ende		

2. Die verwendete Säule war Waters Nova-Pak C18 (4.6\*150mm), 60 Armstrong, 4  $\mu$ m, verkapselte Säule, versehen mit einer Schutzhülle aus dem gleichen Material. Lösungsmittelgradienten und Bedingungen während der chromatographischen Auftrennung folgten WRIGHT *et al.* (1991). Bei einer Flußrate von 1 ml min<sup>-1</sup> wurde folgendes Zeitschema verwendet:

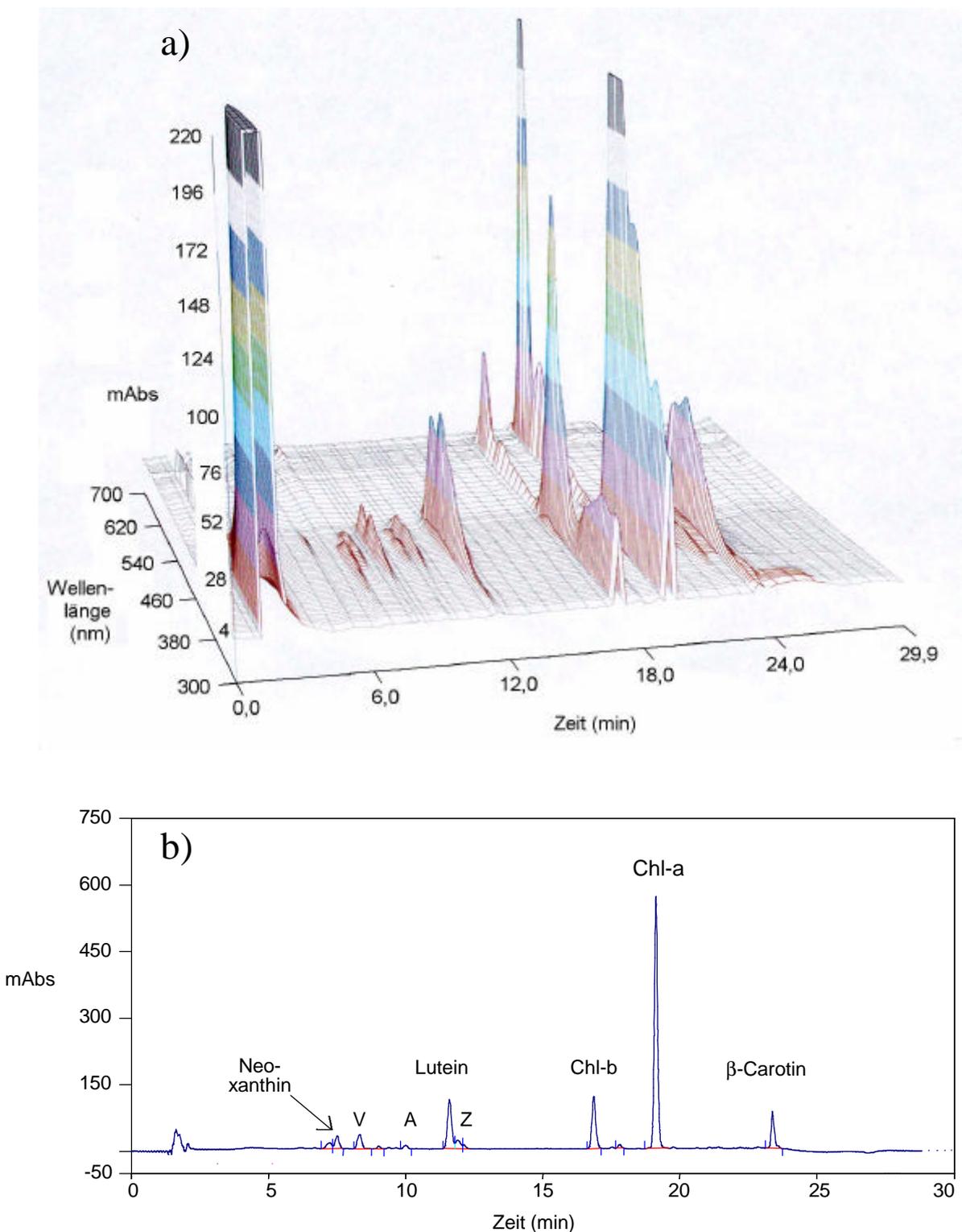
Lösungsmittel A: Methanol : 0.5 M Ammoniumazetat (80 : 20 v/v)

Lösungsmittel B: Azetonitril : Wasser (90 : 10 v/v)

Lösungsmittel C: Ethylazetat

	A (%)	B (%)	C (%)	
0 min	100	0	0	
1 min	100	0	0	Injektion
3 min	0	100	0	Linearer Gradient
3.6 min	0	90	10	Linearer Gradient
14.6 min	0	65	35	Linearer Gradient
21 min	0	31	69	Linearer Gradient
23 min	0	100	0	Linearer Gradient
26 min	100	0	0	Spülung
35 min	Ende			

Die mobile Phase (HPLC-Güte) wurde kontinuierlich mit einem Vakuumentgaser entgast und durch 0,45  $\mu$ m Filter gereinigt. Die bessere Auftrennung der Carotinoide, insbesondere eine gute Trennung der Carotinoide Zeaxanthin und Lutein, fand sich bei Verwendung der Säule Nova-Pak C18. Durch den im System integrierten Diodenfeldsensor DAD440 wurde in einsekündigen Zeitabständen das Absorptionsspektrum des Laufmittels im Wellenlängenbereich von  $\lambda = 300 - 700$  nm mit einer Auflösung von  $\lambda = 2$  nm photometrisch bestimmt und automatisch gespeichert. Ein Datensatz einer gesamten Messung wird in Abb. 14a am Beispiel des Mooses *Pohlia cruda* grafisch dargestellt.



**Abb. 15:** a) Darstellung eines gesamten vom Diodenfelddetektor DAD440 erzeugten Datensatzes am Beispiel einer Probe von *Pohlia cruda*. b) Zeitabhängige Absorption einer Probe von *Brachythecium austrosalebrosum* bei einer Wellenlänge von  $\lambda = 435$  nm. Den Absorptionsmaxima wurden die regelmäßig auftretenden Carotinoide und Chlorophylle zugeordnet.

### 4.5.3 Datenanalyse

Die Kenntnis des Absorptionsspektrums erleichtert die Identifizierung der getrennten Pigmente stark. Die Spektren können hierzu mit gespeicherten Spektren in der Pigmentbibliothek des Systems verglichen werden. Außerdem wurden von den Pigmenten Chl-*a*, Chl-*b*, Violaxanthin und Zeaxanthin Reinstoffe in Methanol aufgenommen und unter den gleichen Bedingungen wie die Proben gemessen. Auf diese Weise konnten die Retentionszeiten und das Absorptionsverhalten in dem verwendeten System kalibriert werden. Alle in nennenswerten Mengen auftretenden Pigmente konnten so eindeutig getrennt und identifiziert werden.

Zur Berechnung der absoluten Mengen der in den Extrakten vorkommenden Pigmente wurde das System anhand gereinigter Pigmentstandards kalibriert, die von der „Environmental Protection Agency of the United States“ bezogen wurden. Die Absorptionsspektren der Standards, aufgenommen in 400 µl Lösungsmittel, wurden zunächst in einem Spektrophotometer (Shimadzu, J) gemessen. Mit Hilfe bekannter Extinktionskoeffizienten (WRIGHT *et al.*, 1991) wurde die absolute Menge des Standards in der Probe bestimmt. Um eine lineare Kalibration zu ermöglichen, wurde ein Teil der Probe unverdünnt und ein Aliquot in einer 1:1-Verdünnung in das HPLC System injiziert. Für die Kalibration von Chl-*a* und Chl-*b* wurden weitere Verdünnungen mit von der Firma Sigma-Aldrich Company Ltd., UK, bezogenen Reinstoffen durchgeführt. Neben den wellenlängenabhängigen Absorptionsspektren kann aus den Datensätzen auch die zeitabhängige Absorptionsänderung bei einer bestimmten Wellenlänge betrachtet werden. Abb. 15b zeigt dies am Beispiel eines Datensatzes von *Brachythecium austro-salebrosum* bei der Wellenlänge  $\lambda = 435$  nm. Die Kroma2000 Software kann automatisch bei diesen zeitabhängigen Absorptionskurven die Fläche unterhalb der Absorptionsmaxima berechnen. Anhand der Gipfflächen bei  $\lambda = 435$  nm der mit den Pigmentstandards erzeugten Kurven wurden Kalibrationsfaktoren zur Bestimmung der absoluten Gehalte der verschiedenen Pigmente errechnet. Die absoluten Mengen der Pigmente hängen von den Probenmengen und von der Verdünnung durch das bei der Extraktion verwendete Lösungsmittel ab. Da die Moose bei der Probenahme innerhalb von wenigen Sekunden auf  $-197^{\circ}\text{C}$  abgekühlt werden mußten, war es schwierig, die eingesetzte Probenmenge zu definieren. Vor der Pigmentextraktion wurden daher alle Proben gewogen. Hierbei handelt es sich jedoch um eine Bestimmung der Frischgewichte der Moosproben. Diese können im Tagesverlauf, abhängig von den Wasserverhältnissen am Standort, stark schwanken. Zum Vergleich der Pigmentmengen zwischen verschiedenen Proben wurden diese daher in Prozent des Chlorophyllgehaltes (Chl-*a* + Chl-*b*) angegeben.

Ziel unserer Untersuchung war in erster Linie die Bestimmung der Mengenverhältnisse der am sogenannten „Xanthophyllzyklus“ (DEMMIG-ADAMS & ADAMS III, 1993) beteiligten Xanthophylle Violaxanthin (V), Antheraxanthin (A) und Zeaxanthin (Z). Aus dem Mengenverhältnis der drei Pigmente in der Probe kann nach THAYER & BJÖRKMAN (1990) der De-Epoxidationsstatus (DPS) der Probe nach der Formel  $\text{DPS} = (\text{Z} + 0,5 \cdot \text{A}) / (\text{Z} + \text{A} + \text{V})$  berechnet werden.

## 5 ERGEBNISSE

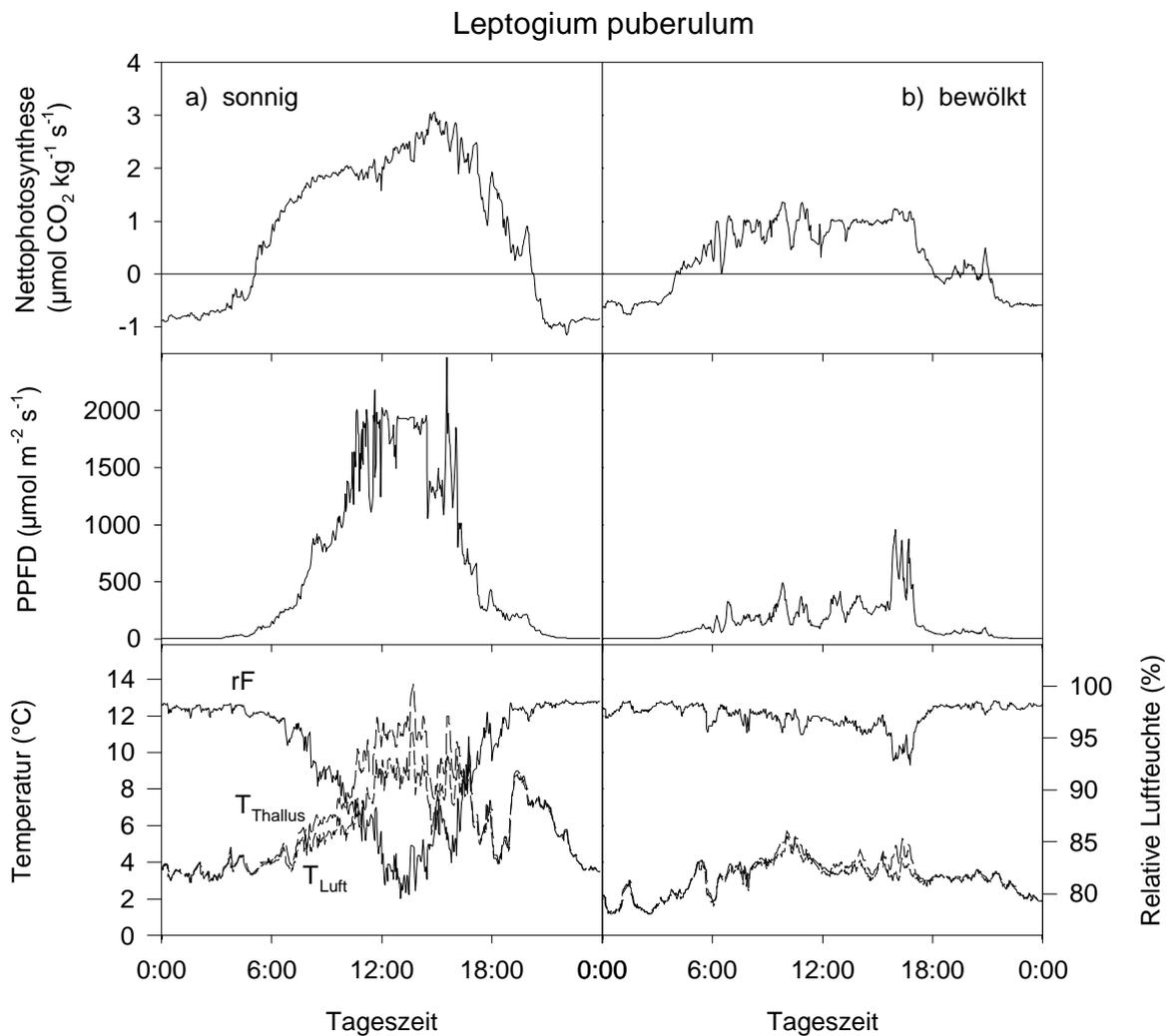
### 5.1 Die wasserabhängige Photosyntheseaktivität poikilohydrer Organismen

#### 5.1.1. Auswirkung der Wasserverhältnisse auf den CO<sub>2</sub>-Gaswechsel

Da poikilohydre Organismen über keine oder nur wenig wirksame anatomisch-morphologische Anpassungen zur Kontrolle ihres Wasserhaushaltes verfügen, können sie ihren Wasserzustand gar nicht oder nur geringfügig regulieren und stehen damit mit den Wasserverhältnissen ihrer direkten Umgebung weitgehend im Gleichgewicht. Die Photosyntheseleistung poikilohydrer Organismen wird daher weitgehend von ihrem Wasserzustand bestimmt. Dies erschwert auch die Messung der Photosynthese. Bei homoiohydrer Organismen ist es möglich, ihren CO<sub>2</sub>-Gaswechsel über längere Zeiträume kontinuierlich in Gaswechselmeßküvetten zu bestimmen, indem man sie den Freilandlichtbedingungen aussetzt. Temperatur und relative Luftfeuchte in der Küvette müssen hierfür, um Glashausseneffekte zu vermeiden, den Außenbedingungen nachgeregelt werden. Vergleichbare Messungen sind bei poikilohydrer Organismen nur unter besonderen Umständen möglich, da die kleinräumig meist stark variierenden Wasserverhältnisse am Standort normalerweise von entscheidender Bedeutung für die Aktivität des Organismus sind und in einer geschlossenen Gaswechselküvette meist nicht nachgebildet werden können.

Eine kontinuierliche Messung der Photosynthese gelang lediglich bei poikilohydrer Organismen, die unter natürlichen Bedingungen dauerhaft aktiv sind wie Moos- und Flechtenarten in Schmelzwasserbächen. Mit der Miniküvette CMS4P gemessene Tagesgänge des CO<sub>2</sub>-Gaswechsels wurden in Abb. 16 am Beispiel der Cyanobakterienflechte *Leptogium puberulum* dargestellt, die auf Livingston Island, South Shetland Islands besonders an Standorten vorkam, welche zumindest teilweise während des Jahres mit Schmelzwasser versorgt wurden. Der Thallus der Flechte war während der gesamten Messung vollständig mit Wasser aufgesättigt, da er in einer kleinen Schale mit Wasser in der Gaswechselmeßküvette positioniert war. In Abb. 16a wurde die Nettophotosynthese (NP) an einem sonnigen Tag dargestellt. In der Nacht zeigte der Thallus eine Dunkelatmung von knapp 1 µmol CO<sub>2</sub> kg<sup>-1</sup> s<sup>-1</sup> bei +3.5°C. Um 5<sup>30</sup> erreichte die Flechte den Lichtkompensationspunkt bei etwa 70 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> PPFD bei einer Thallustemperatur von 3,4°C. Bei starker Strahlung (PPFD > 1500 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) zeigte die NP maximale Werte von 2 - 3 µmol CO<sub>2</sub> kg<sup>-1</sup> s<sup>-1</sup> bei Lufttemperaturen, die von 12<sup>00</sup> und 15<sup>00</sup> meist zwischen 8°C und 10°C betragen. Die Thallusoberfläche heizte sich unter diesen Bedingungen um etwa 2 - 3°C über die umgebende Lufttemperatur auf. An einem Tag mit starker Bewölkung (Abb. 16b) wurde Lichtkompensation bereits bei 45 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> PPFD bei einer Thallustemperatur von 2,3°C erreicht. Die Nettophotosynthese erreichte maximal 1,3 µmol CO<sub>2</sub> kg<sup>-1</sup> s<sup>-1</sup>. Daß dies bei dieser Temperatur die maximale Nettophotosynthese war, wurde bei den am Nachmittag kurzfristig auftreten Photonendichten um 1000 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> deutlich, die zu keiner nennenswerten Steigerung der Photosyntheserate mehr führten. War der poikilohydre Or-

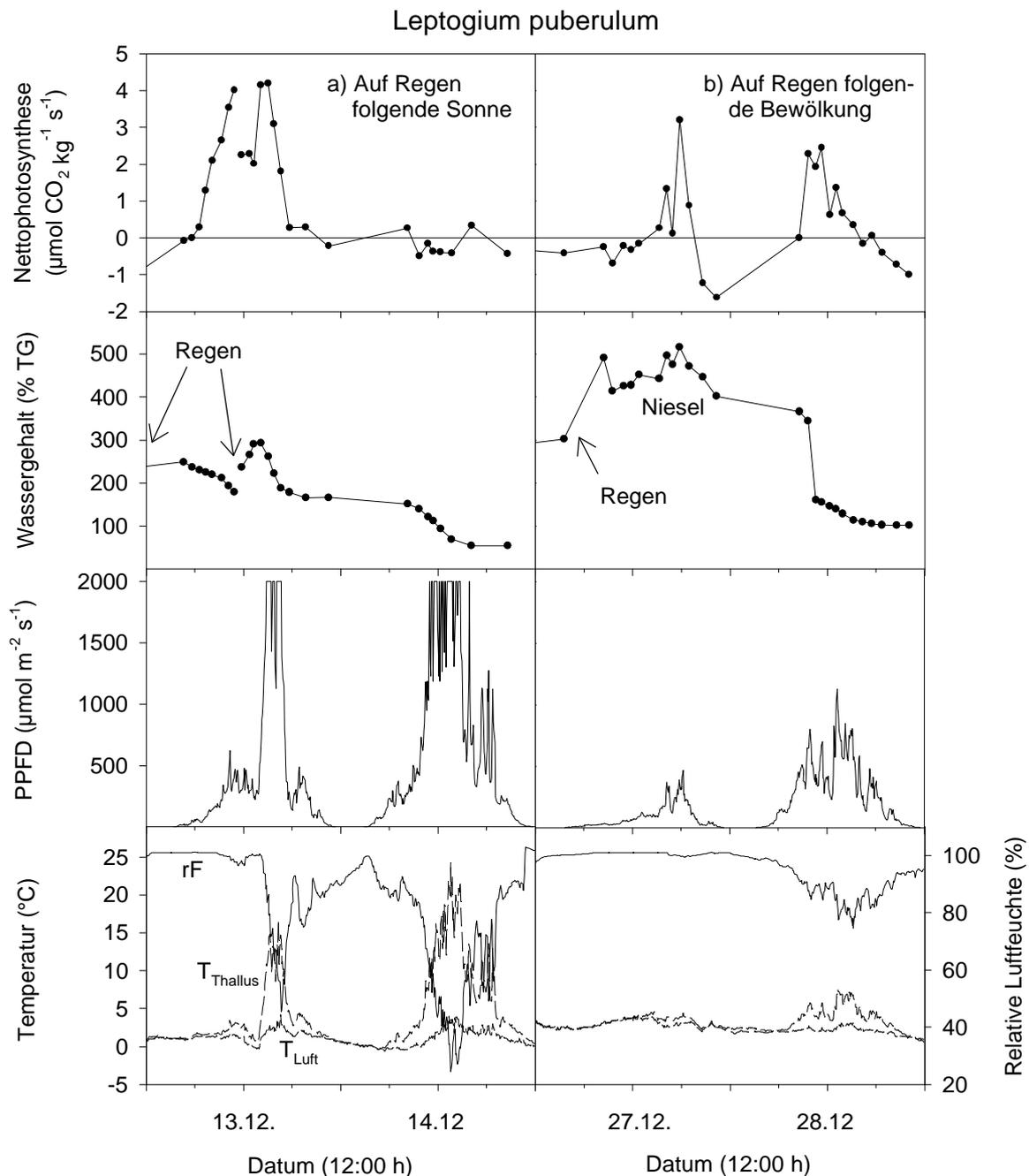
ganismus daher ausreichend mit Wasser versorgt, wurde seine Photosynthese genau wie bei homoiohydren Pflanzen vor allem von den Licht- und Temperaturverhältnissen am Standort bestimmt.



**Abb. 16:** Messung der Nettophotosynthese und der mikroklimatischen Bedingungen eines dauerfeucht gehaltenen Thallus der Cyanobakterienflechte *Leptogium puberulum* auf Livingston Island an einem sonnigen (a) und einem bewölkten (b) Tag.

Erheblich schwieriger ließ sich der Stoffgewinn eines poikilohydran Organismus am Standort bestimmen, wenn dieser nicht ausreichend mit Wasser versorgt war. Um die Photosynthese dieser Organismen im Freiland überhaupt messen zu können, mußte der  $\text{CO}_2$ -Gaswechsel diskontinuierlich gemessen werden (LANGE *et al.*, 1984). In Abb. 17 wurde der mit dieser Methode gemessene  $\text{CO}_2$ -Gaswechsel eines zwischen Moospolstern sitzenden Thallus von *L. puberulum* dargestellt, der zu dieser Jahreszeit nicht mehr von Schmelzwasser profitierte. Insgesamt wurde der Thallus über drei Wochen beprobt. An neun Tagen kam es infolge von Niederschlagsereignissen zu einer Aktivierung des Metabolismus.

In Abb. 17a+b wurden insgesamt vier dieser Tage mit photosynthetischer Aktivität dargestellt. Der maximale Wassergehalt der drei gemessenen Thalli variierte zwischen 250% und 500% des Trockengewichtes. Am 13.12. folgte auf ein Niederschlagsereignis sonniges Wetter mit PPFD über  $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . *L. puberulum* erreichte unter diesen Bedingungen für einen sehr kurzen Zeitraum eine hohe Nettophotosynthese von etwa  $4 \mu\text{mol CO}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ s}^{-1}$  bei Thallustemperaturen um  $15^\circ\text{C}$ . Schnell zeigte der Farbumschlag von einem



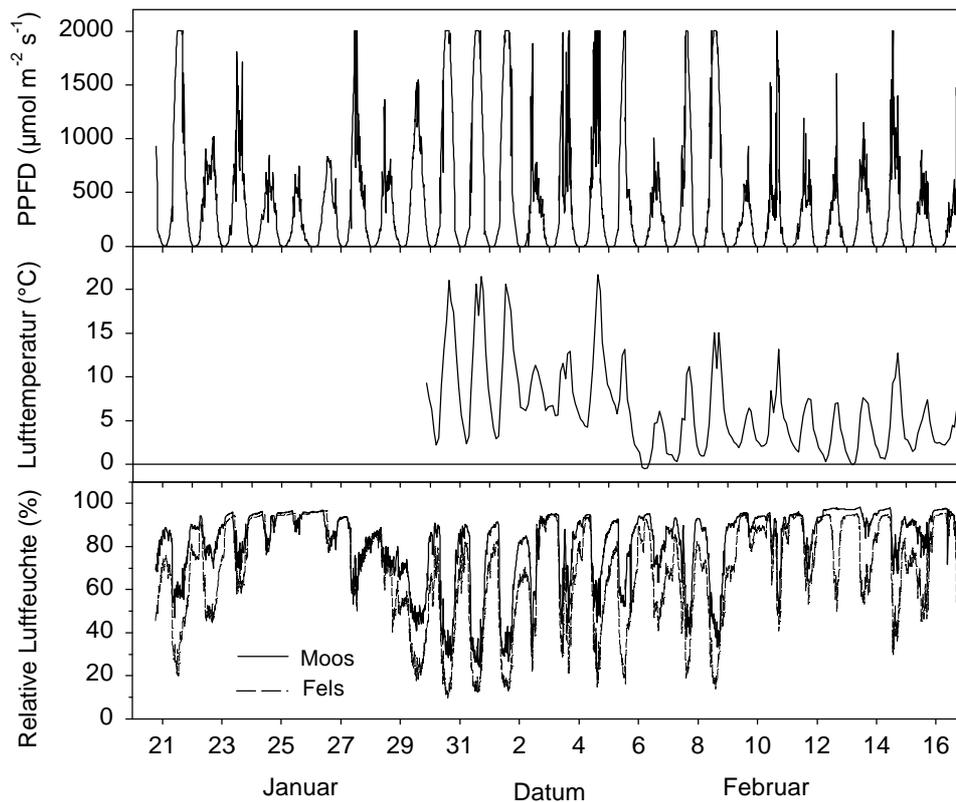
**Abb. 17:** Messung der Nettophotosynthese, des Wassergehaltes und der mikroklimatischen Bedingungen eines Thallus der Cyanobakterienflechte *Leptogium puberulum* unter natürlichen Feuchtebedingungen auf Livingston Island. Nach der Aufsättigung durch Regen folgte einmal sonniges (a) und einmal bewölktes (b) Wetter.

hellen Grünbraun zu Dunkelbraun Austrocknungsvorgänge auf der Thallusoberfläche an. Innerhalb einer Stunde nahm der Wassergehalt des Thallus von 300% auf 180% des Trockengewichtes ab, und die Photosynthese sank schnell auf Werte um den Kompensationspunkt. Am nächsten Tag (Fig. 17a, 14.12.) führte starke Strahlung zu einer Erhöhung der Oberflächentemperatur des angetrockneten Thallus auf Temperaturen um +25°C. Obwohl die Flechte auch bei einem Wassergehalt von unter 100% TG noch photosynthetisch aktiv war, fiel die Nettophotosyntheserate im Tagesverlauf rasch unter den Kompensationspunkt. Wahrscheinlich war dies auf eine temperaturbedingt hohe Respiration des Mycobionten zurückzuführen. Als dagegen am 27.12. auf eine Regenperiode wolkige Klimaverhältnisse folgten (Abb. 17b), nahm der Wassergehalt von *Leptogium puberulum* erheblich langsamer ab, und die Photosynthese war über die zwei folgenden Tage vor allem von den herrschenden Lichtverhältnissen abhängig.

### 5.1.2 Die mit der Chl-*a*-Fluoreszenz charakterisierte wasserabhängige Photosyntheseaktivität im Freiland

Eine Abschätzung der Produktivität poikilohydrer Organismen ist daher meist nur möglich, wenn der Wasserzustand des Organismus bekannt ist. Auch bei der Betrachtung von Streßereignissen im Freiland ist die Kenntnis des wasserabhängigen Metabolismus von großer Bedeutung. Bei beobachteten Effekten muß sichergestellt sein, daß diese tatsächlich durch den Stressor hervorgerufen wurden und es sich nicht lediglich um Folgen von Austrocknungsvorgängen handelt. Die Wasserverhältnisse von Kryptogamen sind jedoch unter Freilandbedingungen nur schwer zu bestimmen. Eine exakte Messung des Wassergehaltes ist nur durch regelmäßige Wägungen des Thallus möglich. Diese sind unter Freilandbedingungen jedoch nicht automatisierbar. Wie SCHROETER *et al.* (1991b) zeigten, kann der Wasserzustand photoautotropher Organismen auch durch die Chl-*a*-Fluoreszenz charakterisiert werden. Durch Messungen der Chl-*a*-Fluoreszenz und des Mikroklimas wurde auf Leonie Island die wasserabhängige Photosyntheseaktivität von acht Laubmoosen, zwei Lebermoosen und fünf Flechten untersucht und mit den beiden in der Antarktis vorkommenden Höheren Pflanzen verglichen (siehe auch SCHLENSOG & SCHROETER, in press). Unter den Kryptogamen wurden typische Arten mesischer und xerischer Standorte gewählt.

In Abb. 18 wurden die mikroklimatischen Bedingungen während der Meßperiode dargestellt. Infolge Sensorausfalls lag nur ein eingeschränkter Datensatz der Lufttemperatur vor. Die Photonenflußdichten gaben Auskunft über die Bewölkung an den Meßtagen. Es traten fünf Tage auf, die fast vollständig unbewölkt waren. Die Photonenflußdichten überschritten hier über weite Zeiträume  $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Die Lufttemperatur stieg an solchen Tagen meist auf Werte zwischen 15°C und 20 °C an. An weiteren sieben Tagen war der Himmel im Tagesverlauf zumindest teilweise nur gering bewölkt, so daß zeitweilig hohe Photonenflußdichten  $> 2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  beobachtet wurden. Die Lufttemperaturen blieben an solchen Tagen meist unter 10°C. An vollständig bewölkten Tagen überschritten die PFD nur selten  $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , und die diurnalen Schwankungen der Temperatur waren deutlich geringer als an sonnigen Tagen. Die nächtlichen minimalen Lufttemperaturen

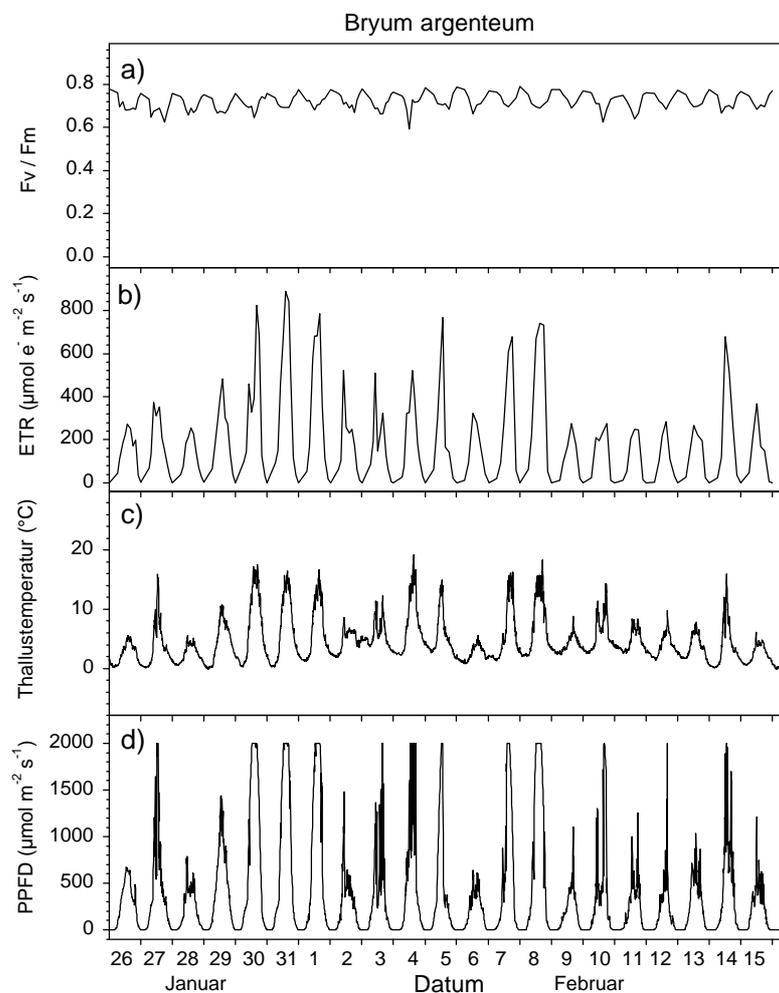


**Abb. 18:** Die mikroklimatischen Bedingungen während der vierwöchigen Messungen der Chl-*a*-Fluoreszenz auf Leonie Island. Neben den Photonenflußdichten ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) und der Lufttemperatur ( $^{\circ}\text{C}$ ) wurde die relative Luftfeuchte (%) nahe der Oberfläche eines Moospolsters und eines Felsens dargestellt.

schwankten im Meßzeitraum zwischen  $-0,4^{\circ}\text{C}$  und  $7,2^{\circ}\text{C}$ . Temperaturen unter  $0^{\circ}\text{C}$  traten nur in zwei Nächten kurzfristig auf. Die durch die Strahlung hervorgerufenen Temperaturschwankungen spiegelten sich auch in der relativen Luftfeuchte wieder. Diese wurde in Bodennähe einmal auf einem ausgedehnten Moosbestand und einmal auf einer Felsoberfläche gemessen. Die niedrigsten Luftfeuchten um 10% fanden sich an unbedeckten Tagen über Felsuntergrund. Die relative Luftfeuchte über dem Moospolster unterschritt dagegen selten 30%, da die bodennahe Luftschicht durch die Evaporation der Moose gekühlt und befeuchtet wurde. Auch an den anderen Tagen fanden sich auf der Felsoberfläche grundsätzlich niedrigere relative Luftfeuchten als auf der Moosoberfläche. Die Unterschiede waren am größten an teilweise bedeckten Tagen. Die Niederschläge fielen während der Meßperiode weitgehend als Regen. Ein trockener Zeitraum wurde gegen Ende Januar von vier Tagen mit starken Regenfällen abgelöst. Es folgten fünf trockene Tage, die von etwa einer Woche mit leichten Regenschauern abgelöst wurde. Vom 9. Februar an regnete es regelmäßig, und der Regen ging zunehmend auch in Schnee über.

Abb. 19 und 20 veranschaulichen am Beispiel des Moores *Bryum argenteum* und der Strauchflechte *Usnea antarctica*, welche Informationen sich aus den kombinierten Mikroklimate- und Chl-*a*-Fluoreszenzmessungen ergeben. Die maximale relative Elektronentransportwirksamkeit ( $F_v/F_m$ , Abb. 19a) wurde hier zunächst als ein Indikator für metabolische

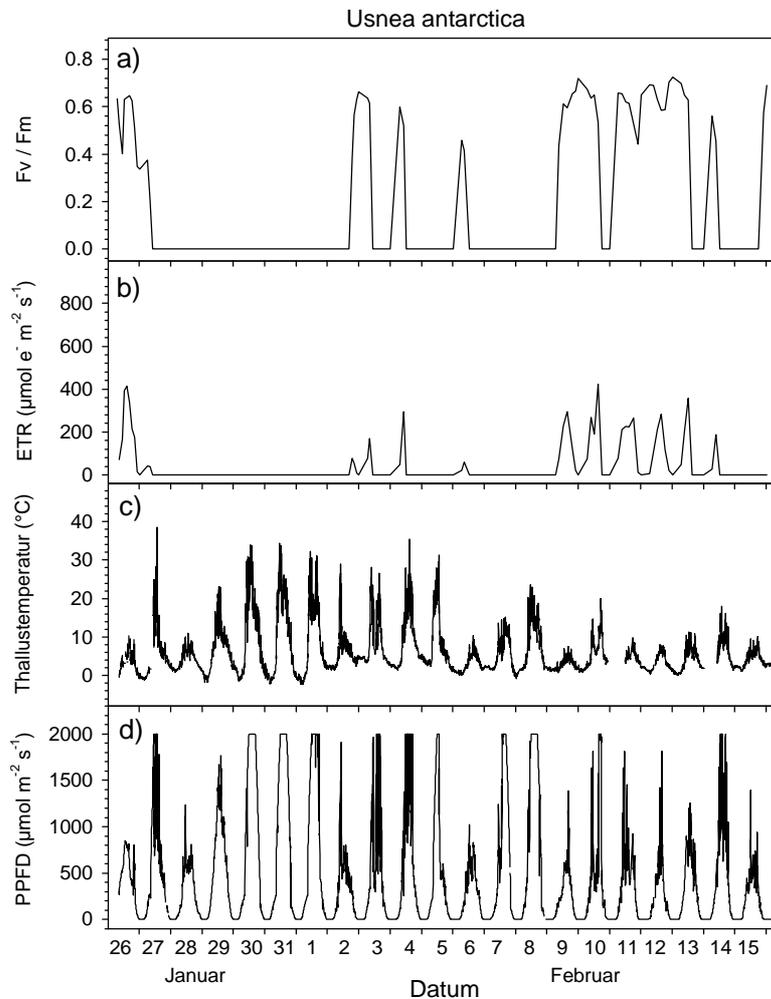
Aktivität genutzt, da sie, sofern nicht streßbedingt abgesenkt, unabhängig von den Licht- und Temperaturbedingungen ist. Im Gegensatz zu den Verhältnissen in der kontinentalen Antarktis ist *B. argenteum* auf Leonie Island verhältnismäßig selten und auf konkurrenzarme dauerfeuchte Standorte eingemischt. Der gemessene Thallus befand sich in einer dauerhaft von Schmelzwasser durchrieselten Ritze eines Felses, dessen nahezu senkrecht aufragende Oberfläche die Bildung biomassereicher Moospolster an dieser Stelle verhinderte. Der Thallus von *B. argenteum* war nahezu während des gesamten Meßzeitraumes mit Wasser versorgt und war daher die gesamte Zeit metabolisch aktiv. Die Werte der maximalen relativen Elektronentransportwirksamkeit schwankten zwischen 0,7 und 0,8. Die in Abb. 18b dargestellte Elektronentransportrate ( $ETR = \Delta F/F_m' \cdot PPF$ ) war daher in erster Linie von den am Standort herrschenden Lichtbedingungen abhängig (Abb. 19d) und verdeutlicht den regelmäßigen Stoffgewinn des Moores. Die Oberflächentemperatur des Thallus lag in der Nacht zwischen  $0^\circ\text{C}$  und  $5^\circ\text{C}$  und erreichte tagsüber, je nach Erwärmung durch die Sonnenstrahlung, Werte zwischen  $10^\circ\text{C}$  und  $25^\circ\text{C}$ .



**Abb. 19:** Die Photosyntheseaktivität von *Bryum argenteum*, dargestellt als maximale relative Elektronentransportwirksamkeit von PSII (a) und als Elektronentransportrate durch PSII (b) unter natürlich auftretenden Thallustemperaturen (c) und Photonenflußdichten (d) auf Leonie Island.

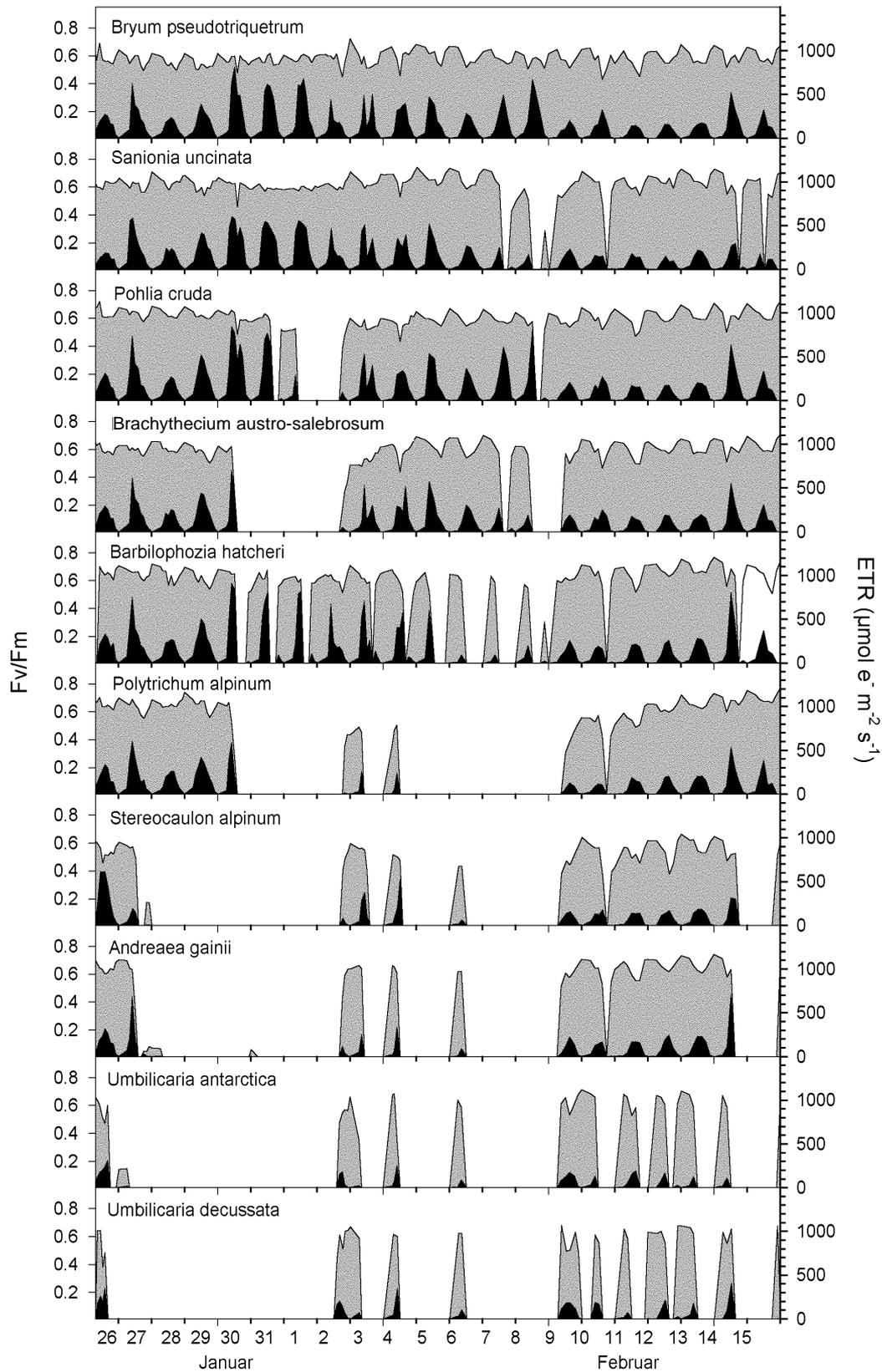
Ein ganz anderes Bild ergab sich für die Strauchflechte *Usnea antarctica* (Abb. 20). Sie dominierte mit anderen Arten der Gattungen *Usnea* und *Umbilicaria* die meisten xerischen Standorte auf Leonie Island. Die Aktivität der Flechte war während der Meßperiode von Niederschlagsereignissen, Nebel, Taufall und hoher Luftfeuchtigkeit abhängig und trocken-

nete sonst, insbesondere tagsüber bei starker Strahlung und damit einhergehender niedriger Luftfeuchtigkeit, schnell aus. Dies spiegelte sich in dem zeitlichen Verlauf der maximalen relativen Elektronentransportwirksamkeit ( $F_v/F_m$ ) wider. Metabolisch aktive Zeiten, in denen  $F_v/F_m$  zwischen 0,6 und 0,7 schwankte, wurden von langen inaktiven Perioden unterbrochen. Der photosynthetische Stoffgewinn war daher wahrscheinlich stark eingeschränkt (Abb. 20b).



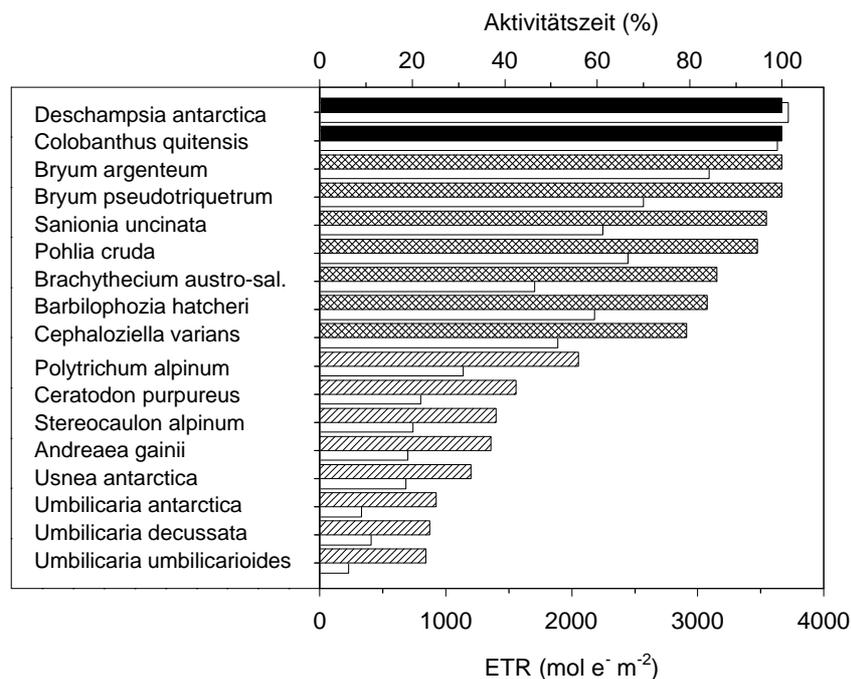
**Abb. 20:** Die Photosyntheseaktivität von *Usnea antarctica*, dargestellt als maximale relative Elektronentransportwirksamkeit von PSII (a) und als Elektronentransportrate durch PSII (b) unter den natürlich auftretenden Thallustemperaturen (c) und Photonenflußdichten (d) auf Leonie Island.

Die mit Chl-*a*-Fluoreszenz erhobenen Datensätze sollten nun zunächst zu einem Vergleich der Wasserverfügbarkeit an den untersuchten Standorten dienen. Hierzu wurden in Abb. 21 die Muster der wasserabhängigen metabolischen Aktivität (grau unterlegt) und der Elektronentransportraten durch PSII (schwarz) von zehn weiteren untersuchten Arten gegenübergestellt. Zur Abgrenzung metabolisch aktiver und inaktiver Zeiträume wurden zwischen den in zweistündigen Abständen gemessenen  $F_v/F_m$ -Werten lineare Regressionen gebildet und ein Schwellenwert von  $F_v/F_m = 0,3$  verwendet. Die so ermittelten relativen Aktivitätszeiten aller untersuchten Arten wurden, ihrer Größe nach geordnet, in Abb. 22 dargestellt. Den Aktivitätszeiten wurde die Elektronenflußrate der Arten während des gesamten Meßzeitraumes, bezogen auf einen  $\text{m}^2$  auf den Untergrund projizierter Thallusfläche, gegenübergestellt.



**Abb. 21:** Die maximale relative Elektronentransportwirksamkeit von PSII als Indikator für photosynthetische Aktivität (graue + schwarze Flächen) und die Elektronentransportraten unter den herrschenden klimatischen Bedingungen (schwarze Flächen) von zehn untersuchten Moos- und Flechtenarten unter natürlichen Feuchtebedingungen am Standort auf Leonie Island.

Die beiden gemessenen Höheren Pflanzen *Deschampsia antarctica* und *Colobanthus quitensis* sowie der bereits betrachtete, dauerhaft von Wasser überrieselte Thallus von *Bryum argenteum*, waren während des gesamten Meßzeitraumes aktiv. Die folgenden fünf Moosarten in Abb. 22 dominierten die **mesischen** Standorte auf Leonie Island und bildeten hier ausgedehnte Polster- und Mattenformationen. *B. pseudotriquetrum*, das ebenfalls während des gesamten Zeitraumes metabolisch aktiv war, kam dabei bevorzugt in den am besten wasserversorgten Bereichen vor. Auch *Sanionia uncinata* und *Pohlia cruda* fanden sich in Bereichen, dessen Untergrund annähernd während des gesamten Meßzeitraumes gut wasserversorgt war, und waren daher mit 96,5% und 94,6% nahezu die gesamte Zeit aktiv. Der untersuchte Thallus von *Brachythecium austro-salebrosum* befand sich schließlich am flachgründigen Rand einer der Moospolsterformationen und trocknete während längerer trockener Perioden deutlich häufiger aus. Innerhalb dieser Gesellschaften fanden sich in degradierten Bereichen stark pigmentierte Matten der Lebermoose *Barbilophozia hatcheri* und *Cephaloziella varians*. Diese zeigten mit 83,8% und 79,2% etwas geringere Aktivitätszeiten als die anderen Moose des mesischen Standortes. Auffällig war hier, wie Abb. 21 verdeutlicht, daß sich in trockenen Zeiträumen Phasen mit aktivem und inaktivem Metabolismus oft tagesperiodisch abwechselten.



**Abb. 22:** Die Zeiten metabolischer Aktivität in % des Gesamtmeßzeitraumes von vier Wochen (gefüllte Balken) und die während dieses Zeitraumes von vier Wochen durch PSII transportierten Elektronen (in mol e<sup>-</sup> m<sup>-2</sup>, weiße Balken) der untersuchten Moose, Flechten und Höheren Pflanzen am natürlichen Standort auf Leonie Island.

Die anderen untersuchten Arten kamen an **xerischen** Standorten vor, die lediglich von Niederschlagswasser versorgt wurden, das meist schnell versickerte. Die poikilohydrn Kryptogamen hatten infolgedessen stark eingeschränkte Aktivitätszeiten. Das Moos *Polytrichum alpinum* zeigte hierbei mit 56,0% die längsten Zeiträume metabolischer Aktivität aller Arten am xerischen Standort. Wie Abb. 21 vom 27.1. bis 30.1. verdeutlicht, konnte

*P. alpinum* noch Tage nach dem letzten Niederschlagsereignis metabolische Aktivität aufweisen. In Zeiten mit kurzen Schnee- und Regenschauern (9.2. bis 15.2) wurden außerdem die kurzen Trockenperioden im aktiven Zustand überbrückt, die bei allen anderen Arten vom xerischen Standort zu einer Inaktivierung des Metabolismus führten. Die Moosarten *Ceratodon purpureus* und *Andreaea gainii* zeigten daher bereits deutlich kürzere Aktivitätszeiten von 42,5% bzw. 37,0% (Abb. 22).

Die untersuchten Flechten des xerischen Standortes wiesen in der Regel noch kürzere Aktivitätszeiten auf. Während die dichte Polster bildende Strauchflechte *Stereocaulon alpinum* noch 38,1% der Zeit metabolisch aktiv war, zeigte *Usnea antarctica* mit ihrer locker strauchigen Wuchsform nur noch während 32,7% des Meßzeitraumes metabolische Aktivität. Die kürzesten Aktivitätszeiten zwischen 25,2% und 23,0% fanden sich bei den Nabelflechten der Gattung *Umbilicaria*.

Vergleicht man die ebenfalls in Abb. 22 dargestellten, während des Gesamtmeßzeitraums erzielten, ETR der untersuchten Arten mit deren Aktivitätszeiten, so ergibt sich eine sehr ähnliche Reihenfolge. Dies verdeutlicht, wie entscheidend die Photosyntheseleistung der Arten und damit auch der Konkurrenzdruck an den verschiedenen Standorten durch die Wasserverhältnisse geprägt waren. Bei Arten mit niedrigeren Aktivitätszeiten fanden sich jedoch überproportional niedrigere Elektronentransportraten. Da die Elektronentransportraten in erster Linie von den Licht- und Temperaturverhältnissen beeinflusst sind, deutet dies bereits darauf hin, daß die während der metabolisch aktiven Zeiten erfahrenen Klimaverhältnisse nicht unbedingt den Klimabedingungen am Standort entsprachen.

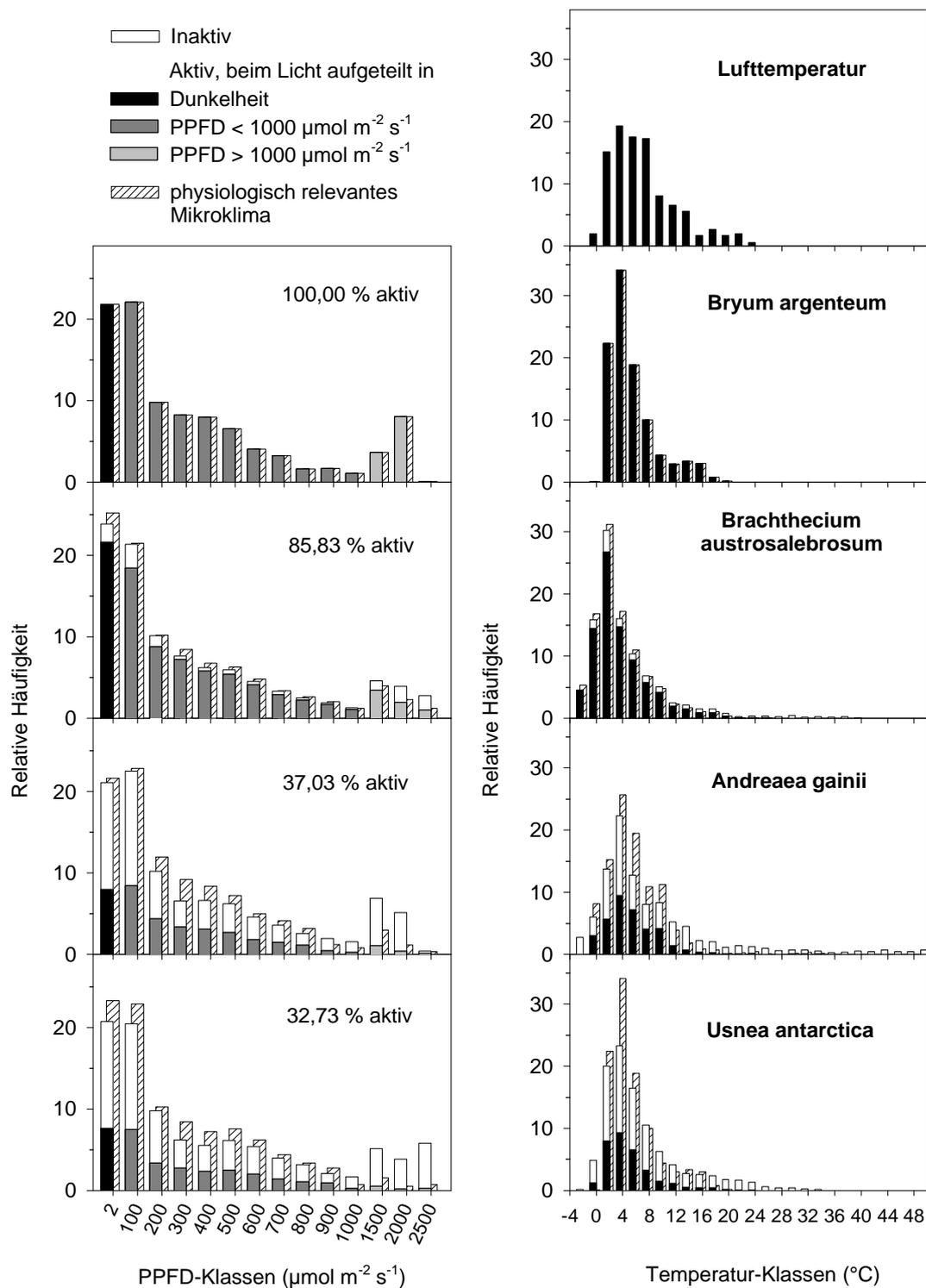
### 5.1.3 Das physiologisch relevante Mikroklima

Da poikilohydre Organismen nur bei ausreichender Wasserversorgung metabolisch aktiv sind, ist fast ausschließlich das während der aktiven Zeiten auftretende Mikroklima für den Metabolismus des Organismus von Bedeutung. Dieses wurde von SCHROETER (1997) als „physiologisch relevantes Mikroklima“ bezeichnet. Um es näher zu charakterisieren, wurden in Abb. 23 Häufigkeitsverteilungen der Licht- und Temperaturverhältnisse von fünf Arten mit unterschiedlichen Aktivitätszeiten dargestellt. Die Thallustemperaturen wurden in 2°C-weite Temperaturklassen zusammengefaßt. Bei den Lichtklassen stand die erste Lichtklasse für Dunkelheit (hier gefaßt als  $\leq 2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPFD). Es folgten jeweils 100  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  weite PPFD-Klassen. Über 1000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  umfaßten die PPFD-Klassen jeweils 500  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Die dargestellten relativen Häufigkeiten der Licht- und Temperaturklassen wurden auf den Gesamtzeitraum bezogen und in Anteile metabolisch aktiver (schwarze bzw. graue Balken) und inaktiver Zeiten (weiße Balken) unterteilt. Beide zusammengezählt ergaben damit das am Standort herrschende Lichtklima bzw. die während des Gesamtzeitraumes auftretende Verteilung der Thallustemperaturen. Beim physiologisch relevanten Mikroklima (schraffierte Balken) wurden die Klimaverhältnisse im aktiven Zustand auf die Aktivitätszeit bezogen. So skaliert konnte es dem Mikroklima am Standort gegenübergestellt werden, und es wurde deutlich, welche Änderungen der Klimabedingungen sich für die Organismen aufgrund ihrer Poikilohydrie ergaben.

Bei allen dargestellten Arten ähnelte sich das Lichtklima des Standortes (Abb. 23), da alle untersuchten Arten nicht weit voneinander entfernt vorkamen und sämtlich offen exponiert waren. Unterschiede ergaben sich vor allem bei hohen Photonenflußdichten. Da sehr hohe Lichtintensitäten nur an sonnigen Tagen auftraten, war hier der Anteil der direkten Sonnenstrahlung sehr hoch. Dadurch war das Lichtklima im Starklichtbereich besonders stark durch die Hangneigung und die Exposition des Standortes bestimmt, die kleinräumig stark variieren konnte. Dies spiegelte sich in unseren Meßwerten wider, da die Lichtsensoren immer in der gleichen Neigung und Exposition wie der Thallus fixiert waren. Wie ausgeprägt dieser Unterschied sein kann, zeigte der Vergleich zwischen *Polytrichum alpinum* und *Usnea antarctica*. Während der Thallus von *U. antarctica* auf einem nordöstlich exponierten, abfallenden Fels wuchs, war der Thallus von *P. alpinum* auf einer horizontal ausgerichteten Felsfläche zu finden. Auswirkungen hatte diese unterschiedliche Exposition jedoch fast nur auf die Häufigkeit der PPFD  $> 1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .

Die Lufttemperaturen am Standort wurden in Abb 23a dargestellt. Im Feld traten Temperaturen von  $-0,5 - 22,2 \text{ }^\circ\text{C}$  auf. Negative Temperaturen fanden sich nur in etwa 2% des Meßzeitraumes. Während annähernd 70% des Meßzeitraumes herrschten Temperaturen zwischen  $>0^\circ\text{C}$  und  $8^\circ\text{C}$ , weitere 20% lagen zwischen  $>8^\circ\text{C}$  und  $14^\circ\text{C}$ . Lufttemperaturen über  $14^\circ\text{C}$  fanden sich in weniger als 10% des Gesamtmeßzeitraumes. Anders als bei den Lichtverhältnissen waren die für den Metabolismus entscheidenden Thallustemperaturen neben dem umgebenen Mikroklima noch von weiteren Faktoren abhängig. Wie der Vergleich der Thallustemperaturen (Abb. 23c,e,g,i) mit der Lufttemperatur (Abb. 23a) verdeutlicht, fanden sich infolge des Wechselspiels von Strahlungsabsorption und -reflektion am Thallus sowie Evaporationskühlung und Kühlung durch überrieselndes Wasser oft Thallustemperaturen, die deutlich von der Umgebungstemperatur abwichen.

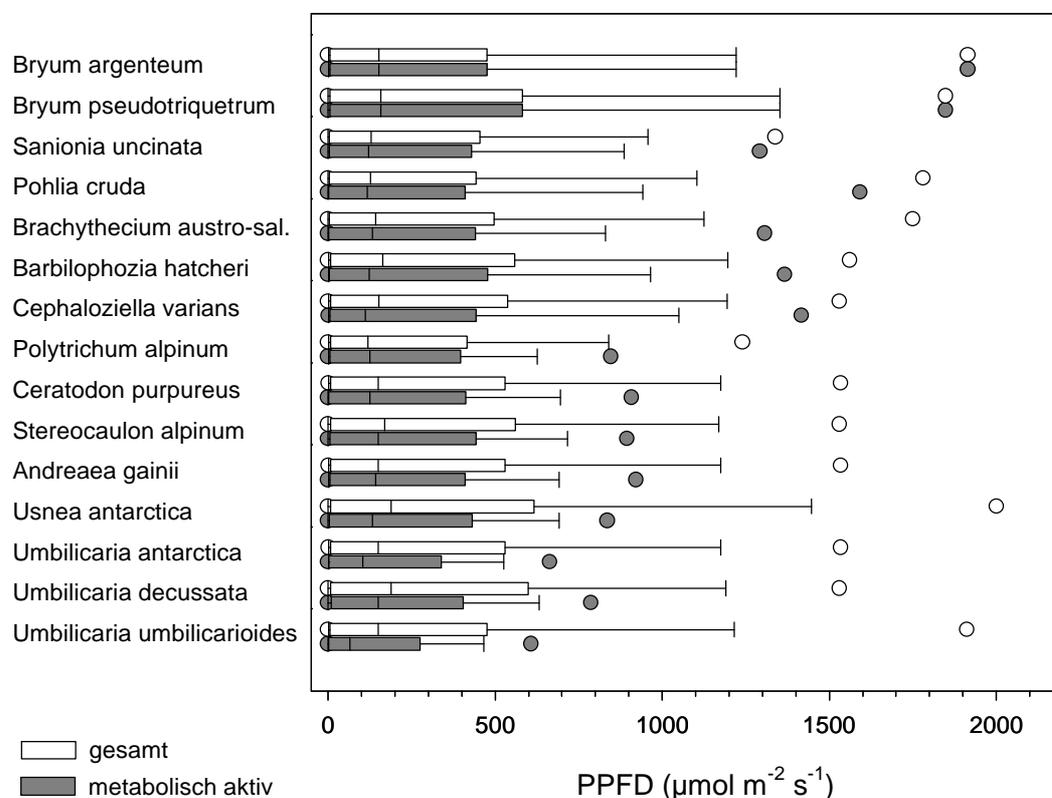
Das dauerfeuchte Moos *Bryum argenteum*, das ständig von Wasser überrieselt wurde, verbrachte die gesamte Zeit im metabolisch aktiven Zustand. Das metabolisch relevante Lichtklima entsprach damit den am Standort herrschenden Lichtverhältnissen (Abb. 23b). Die Thallustemperaturen lagen im Bereich von  $-0,2^\circ\text{C}$  bis  $20^\circ\text{C}$ , wobei über 70% der Temperaturen im Bereich von  $>0^\circ\text{C}$  bis  $6^\circ\text{C}$  lagen (Abb. 23c). Der Temperaturbereich wurde durch das kühle überrieselnde Wasser eingeschränkt. Es fand im Meßzeitraum kein Ausfrieren des Wassers im Thallus statt. Mit  $19,2^\circ\text{C}$  lagen die im Feld gemessenen Maximaltemperaturen deutlich niedriger als bei allen anderen Arten. Bei dem Moos *Brachythecium austro-salebrosum*, das während des Meßzeitraumes dreimal kurz austrocknete, wurden die relativen Häufigkeiten bereits in aktive und inaktive Zeiträume differenziert. Bei PPFD  $< 1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  ähnelte das Lichtklima im aktiven Zustand noch stark dem Lichtklima am Standort (Abb. 23d). Höhere Lichtintensitäten kamen in Zeiten metabolischer Aktivität dagegen verhältnismäßig seltener vor als im Gesamtmeßzeitraum, was daran lag, daß ein Austrocknen der Moospolster lediglich an trockenen, sonnigen Tagen auftrat. Es fanden sich Thallustemperaturen von  $-3,4^\circ\text{C}$  bis  $39,2^\circ\text{C}$ , wobei 70% aller Werte zwischen  $-2^\circ\text{C}$  und  $6^\circ\text{C}$  lagen (Abb. 23e). Die Maximalwerte der Thallustemperatur traten jedoch nur im trockenen Zustand des Mooses auf. Die Maximaltemperatur im metabolisch aktiven Zustand war mit  $26,9^\circ\text{C}$  deutlich niedriger.



**Abb. 23:** Die Licht- und Temperaturverhältnisse von fünf Moos- und Flechtenarten unterschiedlicher Aktivitätszeiten am natürlichen Standort auf Leonie Island. Die relativen Häufigkeiten der im Lebensraum auftretenden Photonenflußdichten und Thallustemperaturen wurden in metabolisch aktive Zeiten (dunkler Teilbalken) und inaktive Zeiten (weißer Teilbalken) differenziert. Dem gegenübergestellt wurde das physiologisch relevante Mikroklima (schraffierter Balken), bei dem die während der metabolisch aktiven Zeiträume herrschenden Klimabedingungen auf die Aktivitätszeit bezogen wurden.

Die Licht- und Temperaturverhältnisse des Mooses *Andreaea gainii* (Abb. 23f,g), das 37,0% der Zeit aktiv war, sowie der Strauchflechte *Usnea antarctica* (Abb. 23h,i) mit einer Aktivitätszeit von 32,7% verdeutlichen, wie sich niedrige Aktivitätszeiten auf das physiologisch relevante Mikroklima auswirken. Bei beiden Arten kamen niedrigere Lichtstärken bis  $800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPFD bzw.  $900 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPFD vermehrt im aktiven Zustand vor. Photonenflußdichten über  $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  traten dagegen im physiologisch relevanten Mikroklima mit sehr geringer relativer Häufigkeit auf, da die Thalli im Freiland unter diesen Bedingungen in der Regel ausgetrocknet waren. Betrachtet man dagegen die entsprechenden Thallustemperaturen, zeigten sich deutliche Unterschiede zwischen dem stark pigmentierten Moos *A. gainii* und der nur wenig pigmentierten Flechte *U. antarctica*. Die Thallustemperaturen lagen bei *A. gainii* im Mittel etwas höher, die Maximaltemperaturen waren hingegen mit über  $50^\circ\text{C}$  viel höher als bei *U. antarctica*. Wie Abb. 23g verdeutlicht, traten die im Feld gemessenen, erstaunlich hohen Thallustemperaturen des stark dunkel pigmentierten Mooses nur im metabolisch inaktiven Zustand auf. Betrachtet man lediglich das physiologisch relevante Temperaturklima, ähnelten sich die beiden Arten wieder.

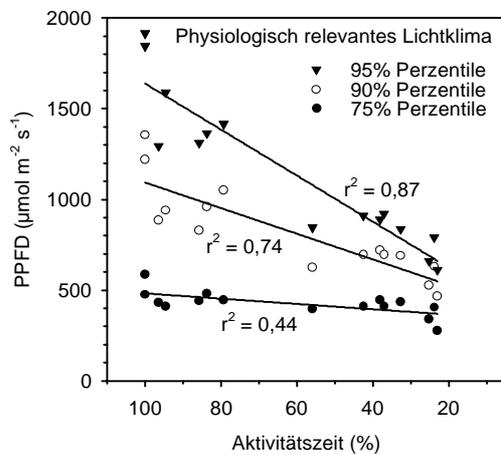
Die Einzelbeispiele verdeutlichten damit, daß sich das physiologisch relevante Mikroklima deutlich von dem generell am Standort herrschenden Mikroklima unterscheiden kann. Um entsprechende Unterschiede für alle untersuchten Arten vergleichend untersuchen zu können, wurden die Licht- (Abb. 24) und Temperaturverhältnisse (Abb. 25) aller untersuchten Arten während des Gesamtzeitraumes (weiße Balken) dem metabolisch relevanten Mikroklima (graue Balken) gegenübergestellt. Bei den verwendeten Boxplots wurden der Mittel-



**Abb. 24:** Boxplots der Photonenflußdichten ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) aller auf Leonie Island untersuchten Arten im Gesamtzeitraum (weiß) und während der metabolisch aktiven Zeiten (grau).

wert, die 25% und 75% (Kastenbegrenzungen), die 10% und 90% (Fehlerbalken), die 5% und 95% Perzentilen (Kreise) sowie die absoluten Minimal- und Maximalwerte dargestellt. Die Arten wurden wiederum nach ihrer Aktivitätszeit geordnet. Bei der Darstellung der Photonenflußdichten wurde auf die Darstellung der Minimal- und Maximalwerte verzichtet, da diese in unserem Fall alle bei 0 bzw.  $>2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPFD lagen.

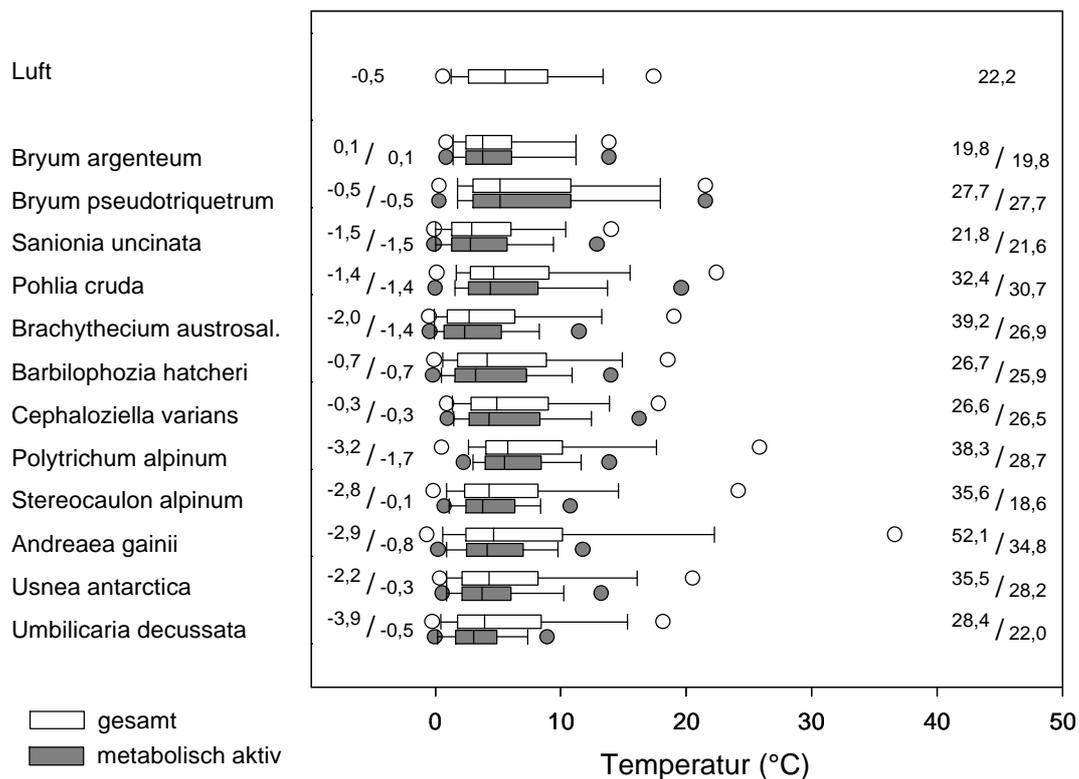
Das in Abb. 24 dargestellte Lichtklima zeigt, daß sich bei allen Arten über 75% aller auf den Thallus fallenden Photonenflußdichten im Bereich von 0 -  $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  fanden. Vergleicht man dieses 75% Perzentil mit dem des physiologisch relevanten Mikroklimas, traten bei den Arten der mesischen Standorte kaum Unterschiede auf. Dagegen fanden sich bei den Arten der xerischen Standorte mit abnehmender Aktivitätszeit immer deutlicher niedrigere Photonenflußdichten im metabolisch aktiven Zustand. Dieser Unterschied zwischen den physiologisch relevanten Photonenflußdichten und dem Lichtklima am Standort



**Abb. 25:** Die 75%, 90% und 95% Perzentilen aus Abb. 24 wurden gegen die Aktivitätszeit der jeweiligen Art aufgetragen.

zeigte sich deutlich verstärkt bei der Betrachtung der 90% und am stärksten bei den 95% Perzentilen. Mit abnehmenden Aktivitätszeiten verschob sich damit das physiologisch relevante Lichtklima in Richtung niedrigerer Photonenflußdichten. Wie Abb. 25, in der die 75%, 90% und 95% Perzentilen gegen die Aktivitätszeit aufgetragen wurden, verdeutlicht, wirkte sich diese Verschiebung im Bereich niedrigerer Photonenflußdichten (bis etwa  $500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) nur verhältnismäßig wenig aus. Hohe Photonenflußdichten traten dagegen im physiologisch relevanten Mikroklima deutlich vermindert auf.

Bei der Betrachtung der Temperaturverhältnisse in Abb. 26 konnten nicht alle untersuchten Arten miteinander verglichen werden, da infolge Datalogger-Ausfalls die Thallustemperaturen einiger Arten nicht vorlagen. Die Mittelwerte aller dargestellten Arten lagen in einem engen Bereich zwischen  $2^{\circ}\text{C}$  und  $6^{\circ}\text{C}$ , unabhängig davon, ob die generellen Thallustemperaturen oder das physiologisch relevante Temperaturklima betrachtet wurde. 50% der Werte aller Arten lag ferner im Temperaturbereich zwischen  $0^{\circ}\text{C}$  und  $11^{\circ}\text{C}$ . Bei den 75% Perzentilen wurden mit abnehmender Aktivitätszeit schon deutliche Unterschiede zwischen den generellen Thallustemperaturen und dem physiologisch relevanten Mikroklima sichtbar. Noch stärker wurden diese Differenzen bei den 90% und 95% Perzentilen. Auch hier zeigte sich also, wie schon beim Lichtklima, eine deutliche Verminderung besonders der hohen Temperaturwerte im physiologisch relevanten Mikroklima. Da die Thallustemperaturen jedoch stark von weiteren Faktoren wie der strahlungsbedingten Erwärmung und der Abkühlung durch Transpiration abhingen, ließ sich nicht, wie beim Lichtklima, eine direkte Abhängigkeit dieser Verminderung von den Aktivitätszeiten beobachten.



**Abb. 26:** Boxplots der Thallustemperaturen der auf Leonie Island untersuchten Moos- und Flechtenarten im Gesamtzeitraum (weiß) und während der metabolisch aktiven Zeiten (grau). Gegenübergestellt werden die Lufttemperaturverhältnisse.

Vergleichsweise geringe Unterschiede fanden sich dagegen beim Vergleich der Arten im niedrigen Thallustemperaturbereich. Dies ist darauf zurückzuführen, daß Temperaturen unter 0°C im Meßzeitraum kaum auftraten. Auch die minimalen Temperaturen wurden jedoch geringfügig von der Poikilohydrie beeinflusst. Bei den Arten des mesischen Standortes fanden sich höhere minimale Thallustemperaturen als bei den Arten des xerischen Standortes. Die niedrigsten Temperaturen traten jedoch bei den Arten am xerischen Standort nur im trockenen Zustand auf. Vergleich man dagegen die Minimaltemperaturen des physiologisch relevanten Temperaturklimas, fanden sich niedrigere Minimaltemperaturen bei den Moosen des mesischen Standortes und bei *Polytrichum alpinum*.

#### 5.1.4 Die Bedeutung der Poikilohydrie für die Streßvermeidung

Wie gezeigt wurde, führt die poikilohydre Lebensweise zu einer Veränderung der Licht- und Temperaturverhältnisse. Besonders extreme Lichtintensitäten und hohe Temperaturen schienen bevorzugt im metabolisch inaktiven Zustand aufzutreten. Man könnte also davon sprechen, daß die Klimaverhältnisse durch die Poikilohydrie selektiert wurden. Diese Nomenklatur ist nicht auf dem Niveau des einzelnen Individuums zu sehen, da es sich bei den Austrocknungsvorgängen im Feld um keine aktive Anpassung der Organismen an die Umweltbedingungen handelt. Da die Aktivitätszeiten jedoch durch die Standortwahl und den Thallusbau mitbestimmt sind, ist zumindest langfristig eine aktive selektive Komponente nicht auszuschließen. Durch die Selektion gibt es mikroklimatische Bedingungen,

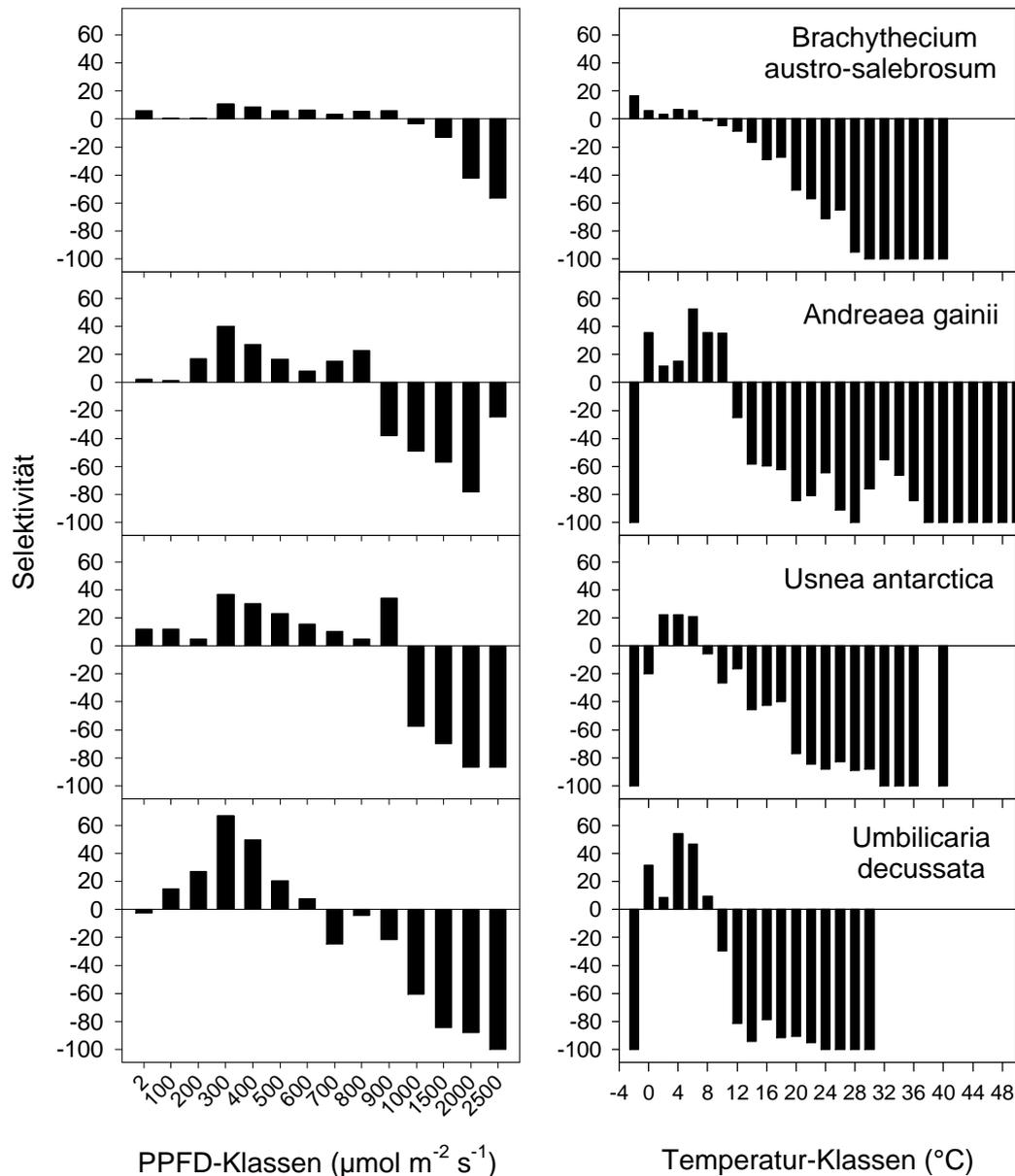
die im aktiven Zustand vermehrt auftreten, und Bedingungen, die durch das Austrocknen in einem bestimmten Umfang vermieden werden.

Bei Studien, die sich mit der Wirkung von Streß beschäftigen, interessiert man sich in erster Linie für den Umfang des auf den Organismus einwirkenden Stresses sowie auf Anpassungen der Organismen, die die Stresseinwirkung beeinflussen. Grundsätzlich können Organismen einwirkendem Streß auf zwei verschiedenen Wegen begegnen. Erstens können die ungünstigen Bedingungen vermieden, zweitens können diese toleriert werden. Die Vermeidung kann einerseits aktiv durch morphologische, anatomische oder physiologische Anpassungen geschehen, die dafür sorgen, daß der Streß in verminderter Stärke auf die empfindlichsten Pflanzenteile einwirkt (Levitt, 1980; Larcher, 1987). Aber auch die Etablierung an einem geeigneten Standort in Verbindung mit einer bestimmten Lebensweise, wie der Poikilohydrie, kann als eine Vermeidungsstrategie angesehen werden, wenn durch sie das Auftreten des Stresses bevorzugt im metabolisch inaktiven und damit stark resistenten Zustand auftritt. Betrachtet man aus diesem Blickwinkel die Auswirkung der Poikilohydrie auf das Mikroklima, so wird ein bestimmter Klimabereich immer dann vermieden, wenn in ihm die relative Häufigkeit des physiologisch relevanten Mikroklimas (gestreifter Balken in Abb. 23) geringer ist als die des Standortmikroklimas (grauer bzw. schwarzer + weißer Balken in Abb. 23). Nimmt man daher die Differenz dieser beiden Häufigkeiten in einem bestimmten mikroklimatischen Bereich und stellt diese prozentual im Bezug auf das Standortmikroklima dar, erhält man gemäß Formel [1] eine Größe für die Selektivität für einen bestimmten mikroklimatischen Bereich. Bei vollständiger Vermeidung des mikroklimatischen Bereichs ergibt sich so -100%, während der Bereich bei +100% im aktiven Zustand doppelt so häufig auftrat wie unter Standortbedingungen (siehe auch SCHLENSOG & SCHROETER, in press), die dort verwendete Formel wurde mathematisch umgeformt). Mit den nach dieser Formel berechneten Werten lassen sich nun Unterschiede in definierten mikroklimatischen Bereichen als Folge des Austrocknungsverhaltens der Organismen darstellen. Die Darstellung eines dauerfeuchten Moores, wie *Bryum pseudotriquetrum*, oder homoiohydrer Höherer Pflanzen, wie *Deschampsia antarctica*, ergäben für alle Bereiche den Wert 0, da sich hier das physiologisch relevante Klima nicht von dem Standortmikroklima unterscheidet.

$$\text{Selektivität für } \Delta x (\%) = \frac{[t_{\text{aktiv}}(\Delta x) / (t_{\text{aktiv}} \Sigma(\Delta x))] - [t_{\text{gesamt}}(\Delta x) / t_{\text{gesamt}} \Sigma(\Delta x)]}{[t_{\text{gesamt}}(\Delta x) / t_{\text{gesamt}} \Sigma(\Delta x)]} * 100 \quad [1]$$

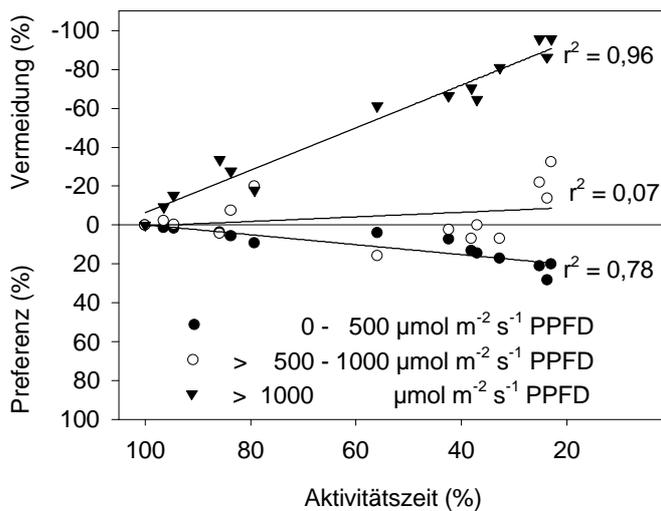
- $\Delta x$  = bestimmter mikroklimatischer Bereich  
 $\Sigma(\Delta x)$  = sämtliche aufgetretenen mikroklimatischen Bedingungen  
 $t_{\text{aktiv}}$  = Zeit im aktiven Zustand  
 $t_{\text{gesamt}}$  = Gesamtzeitraum (aktiver und inaktiver Zustand)

Die Selektivität für bestimmte mikroklimatische Bereiche wird in Abb. 27 für die Moose *Brachythecium austro-salebrosum* und *Andreaea gainii*, die Strauchflechte *Usnea antarctica* und die Nabelflechte *Umbilicaria decussata* dargestellt. Bereits bei dem Moos *B. austro-salebrosum*, das 85,8% des Meßzeitraumes aktiv war, fand sich eine deutliche Vermeidung von Lichtintensitäten über  $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . PPF über  $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  wurden



**Abb. 27:** Die Unterschiede zwischen Standortmikroklima und physiologisch relevantem Mikroklima poikilohydrer Organismen wirken selektiv auf die Photonendichten und die Thallustemperaturen am Standort. Dargestellt wurde die nach Formel [1] berechnete Bevorzugung (positive Werte) und Vermeidung (negative Werte) am Beispiel von vier Moos- und Flechtenarten unterschiedlicher Aktivitätszeiten.

bereits zu 55% vermieden. Beim 37,0% des Gesamtzeitraumes aktiven Moos *Andreaea gainii* wurden PPFD >1000 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> bereits zu etwa 60% bis 70%, bei der 32,7% der Zeit aktiven Strauchflechte *Usnea antarctica* bereits zu etwa 80% vermieden. Bei *Umbilicaria decussata* mit einer Aktivitätszeit von 23,8% wurden hohe Lichtstärken fast vollständig vermieden. Diese mit abnehmender Aktivitätszeit zunehmende Vermeidung ging einher mit einer zunehmend deutlicheren Präferenz für niedrigere Lichtstärken im Bereich um 300 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>. Zum Vergleich aller untersuchten Arten wurde in Abb. 28 deren Selektivität für die Lichtklassen 0 bis 500 μmol, 500 bis 1000 μmol und >1000 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> gegen die Aktivitätszeiten der Arten aufgetragen. Die Abbildung verdeutlicht, daß eine



**Abb. 28:** Abhängigkeit der Vermeidung hoher und Präferenz niedriger Photonendichten von der Aktivitätszeit der untersuchten Moos- und Flechtenarten.

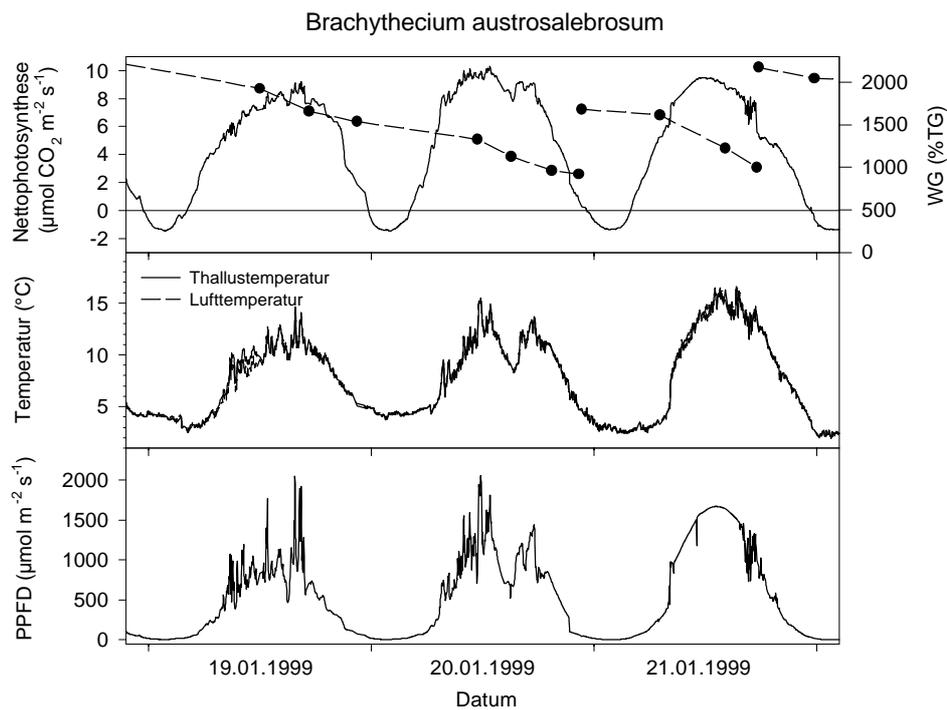
lineare Abhängigkeit der Vermeidung hoher Lichtstärken von den Aktivitätszeiten bestand. Die Lichtklassen von 500 - 1000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  wurden dagegen kaum von der Aktivitätszeit der Organismen beeinflusst. Lediglich bei den drei *Umbilicaria*-Arten mit den kürzesten Aktivitätszeiten wurde auch dieser Lichtbereich noch leicht gemieden. Eine Abhängigkeit ergab sich hingegen wieder bei niedrigen Photonendichten, die mit abnehmender Aktivitätszeit leicht bevorzugt auftraten.

In Abb. 27 wurde außerdem die Selektivität der Arten für bestimmte Thallustemperaturklassen dargestellt. Bei allen Arten konnte eine deutliche Vermeidung der Thallustemperaturklassen  $>10^\circ\text{C}$  beobachtet werden. Die höchste Thallustemperatur (TT) im aktiven Zustand aller gemessenen Arten von  $36,5^\circ\text{C}$  wurde bei *Andreaea gainii* beobachtet. So hohe TT traten jedoch nur an einem Tag für wenige Minuten auf. Ansonsten waren Temperaturen über  $30^\circ\text{C}$  bei allen Arten auf den inaktiven Zustand beschränkt. Bevorzugt trat dagegen bei allen Arten der Temperaturbereich von  $2 - 8^\circ\text{C}$  auf. An den xerischen Standorten war darüber hinaus auch eine Vermeidung der niedrigen TT  $<0^\circ\text{C}$  zu beobachten.

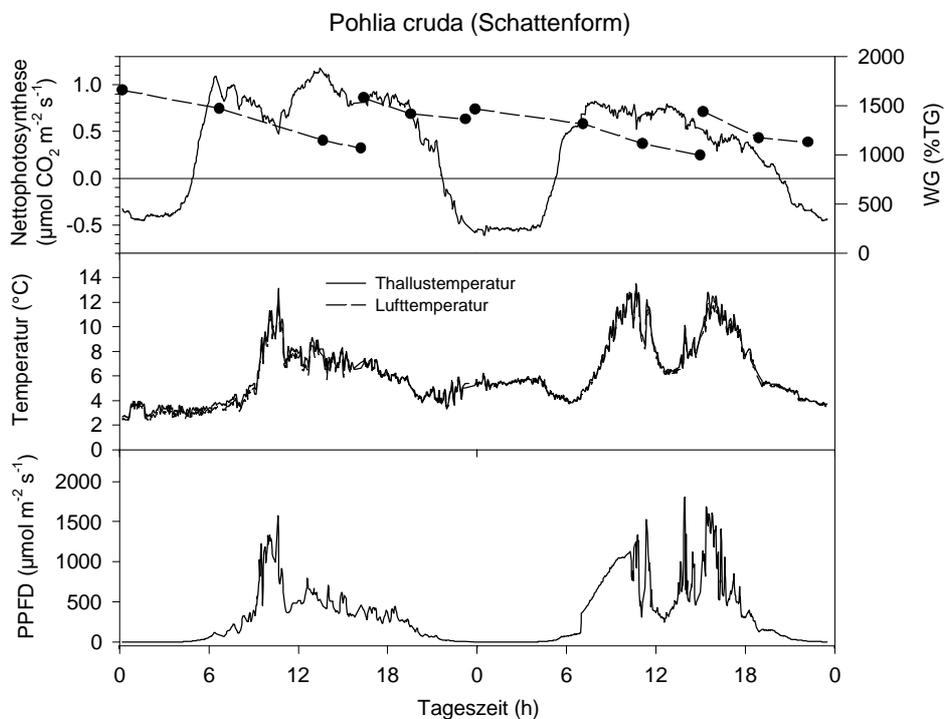
## 5.2 Der $\text{CO}_2$ -Gaswechsel bei natürlich auftretendem Starklicht

### 5.2.1 Die Nettphotosynthese unter natürlichen Licht- und Temperaturbedingungen

Zunächst sollte nun durch die Messung des  $\text{CO}_2$ -Gaswechsels untersucht werden, wie sich hohe Strahlungsintensitäten unter natürlichen Bedingungen auf die Photosynthese autotropher Organismen auswirken. Die Poikilohydrie der Organismen komplizierte diese Untersuchung bei vielen Arten stark, da sich Trocknungseffekte von Streßeffekten nur schwer abgrenzen lassen. Dies trifft in besonderem Maße auf die in der Antarktis zumeist auf xerische Standorte beschränkten Flechten zu. Wie die Messungen der Chl-*a*-Fluoreszenz im Freiland gezeigt hatten, sind dagegen Moose, die die mesischen und hygri-schen Standorte dominieren, in der Lage, auch bei hohen Sättigungsdefiziten der Umgebungsluft ausreichend Wasser von einem feuchten Untergrund an die Thallusoberfläche zu ziehen. Sie konnten bei ausreichender Wassernachleitung aus dem Untergrund auch bei starker Strahlung turgeszent bleiben und waren damit für lange Zeiträume hohen Strahlungsintensitäten im aktiven Zustand ausgesetzt. Der Gaswechsel solcher dauerfeuchter Arten unter natürlichen Licht- und Temperaturbedingungen läßt sich, wie bereits am Beispiel der Cyanobakterienflechte *Leptogium puberulum* gezeigt, kontinuierlich über längere Zeiträume in Gaswechselmeßsystemen messen.

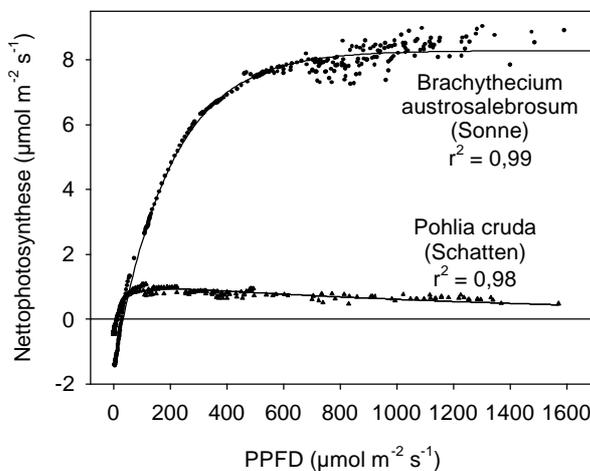


**Abb. 29:** Tagesgänge des  $\text{CO}_2$ -Gaswechsels des künstlich feucht gehaltenen Mooses *Brachythecium austrosalebrosum* vom offen exponierten Standort unter natürlichen Licht- und Temperaturbedingungen. Der Moosthallus wurde in einer Schale mit etwas Wasser in einer klimatisierten Gaswechselkuvette gemessen, die die Außentemperaturbedingungen nachbildete.



**Abb. 30:** Tagesgänge des  $\text{CO}_2$ -Gaswechsels des künstlich feucht gehaltenen Mooses *Pohlia cruda*, das in einer stark beschatteten Felsritze aufgewachsen war. Das Moos wurde im Tagesgang den natürlichen Licht- und Temperaturbedingungen des offen exponierten Standortes ausgesetzt. Der Moosthallus wurde in einer Schale mit etwas Wasser in einer klimatisierten Gaswechselkuvette gemessen, die die Außentemperaturbedingungen nachbildete.

Vergleicht man auf diese Weise gewonnene Tagesgänge des  $\text{CO}_2$ -Gaswechsels (Abb. 29 und 30) unterschiedlich lichtadaptierter Arten miteinander, ergeben sich charakteristische Unterschiede. Das Moos *Brachythecium austro-salebrosum* vom offen exponierten, mesischen Standort (Abb. 29) zeigte bei Wassergehalten von 1000% TG bis 2200% TG an drei aufeinander folgenden Tagen mit wechselnder Bewölkung und Sonnenschein annähernd gleichbleibend eine maximale Assimilation ( $A_{\text{max}}$ ) von 9 - 10  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  bei Thallustemperaturen zwischen 12°C und 16°C. Das in einer dunklen, dauerfeuchten Felsritze aufgewachsene und damit an Schwachlicht adaptierte Moos *Pohlia cruda* (Abb. 30) erreichte unter ähnlichen Licht- und Thallustemperaturbedingungen lediglich ein  $A_{\text{max}}$  von etwas über 1  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . Weiterhin fällt auf, daß *P. cruda* am zweiten Tag (3.2.) trotz deutlich höherer Lichtintensitäten nur noch maximal 0,7  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  assimiliert.



**Abb. 31:** Die Abhängigkeit des  $\text{CO}_2$ -Gaswechsel des sonnenadaptierten Mooses *Brachythecium austrosalebrosum* und des schattenadaptierten Mooses *Pohlia cruda* von den Photonenflußdichten (in  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) unter natürlichen Temperaturbedingungen. Für die Kurven wurden jeweils die Meßwerte des ersten gemessenen Vormittages verwendet.

Photonenflußdichten ( $\text{LCP} = 10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ PPF}$  bei 2,2°C, Lichtsättigung bei ca.  $50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ PPF}$ ) auf eine Schwachlichtadaptation hin.

In Tab. 1 wurden die Lichtabhängigkeitskurven aller gemessenen Arten gegenübergestellt. Alle Arten der offenen Standorte zeigten hohe Lichtsättigungspunkte von 600 bis 1000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ PPF}$ . Die höchste Assimilation pro Thallusfläche fand sich mit 15,3  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  bei dem Moos *Bryum pseudotriquetrum*, das an den am besten mit Wasser versorgten Standorten hohe Polster aufbaute. Eine deutlich niedrigere maximale Assimilation fand sich bei *Brachythecium austro-salebrosum* mit 9,6  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  und bei dem mattenbildenden Moos *Sanionia uncinata* mit 7,5  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . Eine hohe maximale Assimilation ging bei den Moosen vom mesischen Standort mit höheren Lichtkompensationspunkten einher. *Andreaea gainii* vom xerischen Standort wies einen hohen Lichtsättigungspunkt und eine Lichtkompensation bei 40  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  auf, zeigte aber eine

Trägt man die am jeweils ersten Vormittag gemessene Nettophotosynthese der beiden Moose gegen die Photonenflußdichten auf, erhält man Kurvenverläufe der Lichtabhängigkeit der Photosynthese (Abb. 31). Diese ergeben ein typisches Bild für das Gaswechselverhalten sonnen- bzw. schattenadaptierter photoautotropher Organismen. Das sonnenadaptierte Moos *B. austrosalebrosum* hatte eine deutlich höhere maximale Assimilation ( $A_{\text{max}}$ ) und einen höheren Lichtkompensationspunkt ( $\text{LCP} = 27 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ PPF}$  bei 2,7°C). Die Photosynthese war erst bei etwa 600  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ PPF}$  lichtgesättigt. Bei *P. cruda* deuten dagegen eine niedrige  $A_{\text{max}}$  und eine hohe Effektivität der Photosynthese schon bei niedrigen

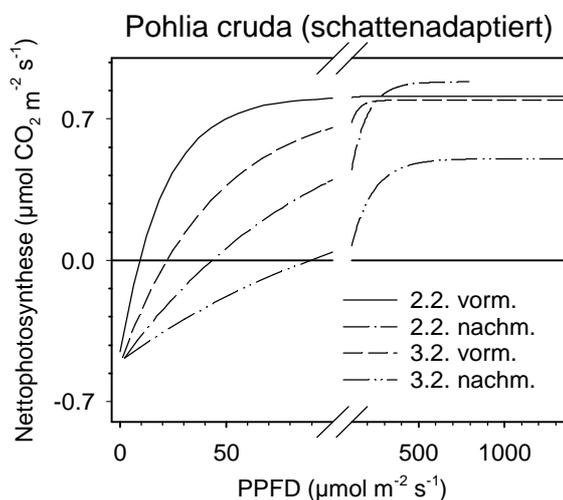
**Tab. 1:** Kardinalpunkte der Lichtabhängigkeit des CO<sub>2</sub>-Gaswechsels antarktischer Moosarten von offen exponiert xerischen (*Andreaea gainii*) und mesischen (*Sanionia uncinata*, *Brachythecium austro-salebrosum*, *Bryum pseudotriquetrum*) sowie von beschatteten (*Pohlia cruda*) Standorten.

Art	LCP ( $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )	PPFD-Sättigung ( $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )	Maximale Assimilation ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ s}^{-1} \text{ m}^{-2}$ bzw. $\text{kg}^{-1} \text{ Chl}$ )	Chl- a/b
<i>Sanionia uncinata</i>	18 (bei 1,7 °C)	ca. 600	7,5 bzw. 7,7 (bei 12-15 °C)	1,87
<i>Brachythecium austro-sal.</i>	27 (bei 2,7 °C)	ca. 600	9,6 bzw. 16,0 (bei 12-15 °C)	1,51
<i>Bryum pseudotriquetrum</i>	50 (bei 3,1 °C)	ca. 1000	15,3 bzw. 19,6 (bei 16-20 °C)	1,72
<i>Andreaea gainii</i>	40 (bei 1,8 °C)	ca. 1000	4,3 bzw. 22,9 (bei 20-25 °C)	1,75
<i>Pohlia cruda</i> (Schattenform)	10 (bei 2,2 °C)	ca. 50	1,1 bzw. 1,9 (bei > 5 °C)	1,67

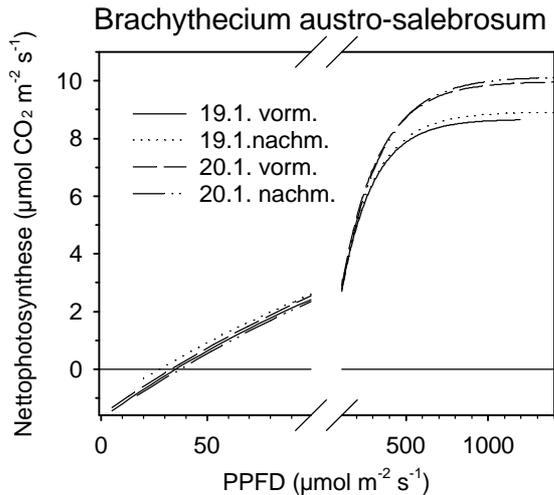
deutlich niedrigere flächenbezogene maximale Assimilation als die Arten vom mesischen Standort. Die Verhältnisse kehrten sich allerdings um, wenn der Gaswechsel nicht auf die Thallusoberfläche, sondern auf den Chlorophyllgehalt bezogen wurde. Hier wies das Moos *A. gainii*, das sich durch einen sehr geringen Chlorophyllgehalt auszeichnete, die höchste  $A_{\text{max}}$  auf. *Pohlia cruda* unterschied sich durch seine Photosynthesättigung bei niedrigen Photonenflußdichten und seine geringe maximale Assimilation deutlich von allen anderen gemessenen Arten. Unabhängig von ihren Aufwuchsbedingungen wiesen alle Moose ein ähnliches Verhältnis von Chl-*a* zu Chl-*b* zwischen 1,5 und 1,9 auf.

### 5.2.2 Photoinhibition des CO<sub>2</sub>-Gaswechsels unter natürlichen Licht- und Temperaturbedingungen

Auffälligerweise wurden die höchsten Nettphotosyntheseraten bei *Pohlia cruda* zwischen 300 und 500  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  PPFD gemessen (Abb. 31). Dies deutete bereits darauf hin, daß *P. cruda* durch hohe Lichtintensitäten geschädigt wurde. Deutlicher war der Effekt zu beobachten, wenn man die Lichtantwortkurven des Moooses von beiden Meßtagen, aufgeteilt in Vormittage (0<sup>00</sup>- 12<sup>00</sup> Uhr) und Nachmittag (12<sup>00</sup> - 24<sup>00</sup> Uhr), miteinander verglich (Abb. 32). Die Kurve vom 2.2. vormittags zeigt den aus Abb. 31 bekannten Verlauf. Der Vergleich mit den Werten vom Nachmittag desselben Tages verdeutlichte, daß die eineinhalb Stunden mit PPFD >1000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  vom Vormittag zu einer deutlichen Verringerung der Nettphotosyntheseraten bei niedrigen Lichtstärken geführt hatte. Über Nacht schien sich das Moos etwas zu erholen, so daß die Schwachlichteffizienz am nächsten Morgen wieder etwas zugenommen hatte. Der folgende Tag (3.2.99) führte



**Abb. 32:** Die Lichtabhängigkeit des CO<sub>2</sub>-Gaswechsels des Moooses *Pohlia cruda* am Vormittag und Nachmittag zweier aufeinanderfolgender Meßtage mit natürlich auftretenden hohen Photonenflußdichten.



**Abb. 33:** Die Lichtabhängigkeit des  $\text{CO}_2$ -Gaswechsels des Mooses *Brachythecium austro-salebrosum* am Vormittag und Nachmittag zweier aufeinanderfolgender Meßtage mit natürlich auftretenden hohen Photonenflußdichten

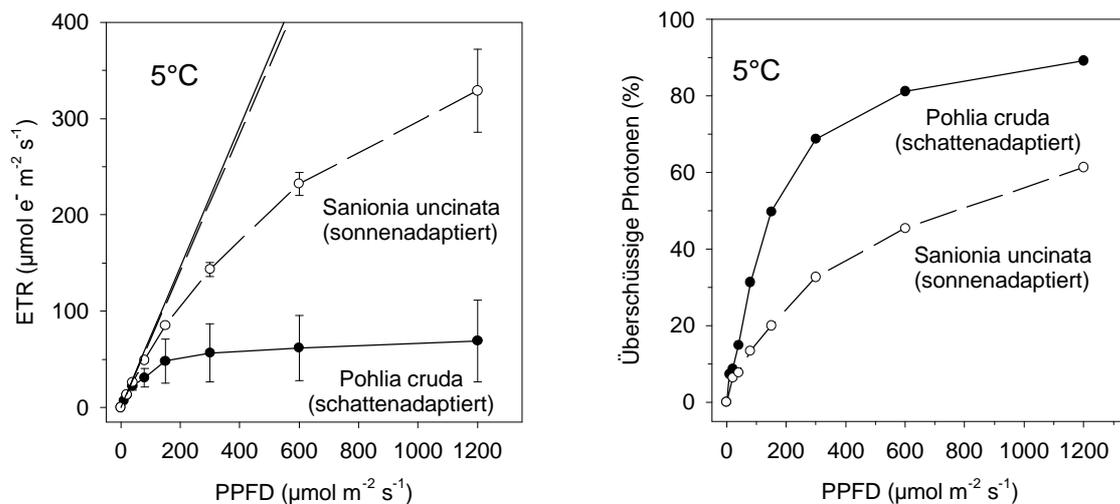
jedoch zu einer starken Schädigung des Mooses. So wurde nun auch die maximale Assimilation ( $A_{\text{max}}$ ) deutlich herabgesetzt, was auf langfristige bis hin zu irreparablen Schäden am Photosyntheseapparat von *Pohlia cruda* hindeutet. Im Gegensatz dazu zeigte sich nahezu keine Veränderung der Lichtantwortkurve von *Brachythecium austro-salebrosum* während der ersten beiden Meßtage (Abb. 33). Ähnlich wurden auch bei den anderen Arten offen exponierter Standorte keine über mehrere Stunden andauernden Starklichteffekte im  $\text{CO}_2$ -Gaswechsel beobachtet.

Dies verdeutlichte, daß die untersuchten, an offene Standorte adaptierten Moose zumindest so weitgehend an das Lichtklima am Standort angepaßt sind, daß auch an Sonnentagen über mehrere Stunden keine Verminderung der Photosyntheseleistung beobachtet werden konnte. Deutliche Effekte langandauernder chronischer Photoinhibition fanden sich jedoch, wenn man wie bei *Pohlia cruda* antarktische Moose Photonenflußdichten aussetzte, die deutlich höher als deren Aufwuchslichtbedingungen waren.

### 5.3 Mit der Chl-*a*-Fluoreszenz charakterisierte Unterschiede in der Adaptation des Photosyntheseapparates

#### 5.3.1 Messungen unter kontrollierten Licht- und Temperaturbedingungen

Dem  $\text{CO}_2$ -Gaswechsel vergleichbare Lichtabhängigkeitskurven kann man erhalten, wenn man die mit der Chl-*a*-Fluoreszenz gemessenen Elektronentransportraten betrachtet. Bei einem Vergleich der ETR zwischen den Moosen *Sanionia uncinata* vom offenen Standort und dem aus einer tiefen, schattigen Felsritze stammenden *Pohlia cruda* (Abb. 34) zeigten sich auch nach dieser Meßmethode deutliche Unterschiede zwischen sonnenadaptierten und schattenadaptierten Arten. Jeweils drei Thalli der Moose wurden hier auf Leonie Island vom natürlichen Standort entfernt und unter kontrollierten Lichtbedingungen bei einer Thallustemperatur von  $5^\circ\text{C}$  gemessen. *P. cruda* erreichte eine maximale Elektronentransportrate von etwas unter  $100 \mu\text{mol e}^- \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$  und war bei etwa  $300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPFD annähernd lichtgesättigt. *S. uncinata* erreichte dagegen im gemessenen Photonenflußdichtenbereich keine Lichtsättigung und wies bei  $1200 \mu\text{mol}$  etwas über  $300 \text{e}^- \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$  auf. Zusätzlich wurden in die Abbildung zwei Geraden eingetragen, deren Steigung die jeweilige maximale relative Elektronentransportwirksamkeit von PSII ( $F_v/F_m$ ) der beiden Moose war. Die Geraden verdeutlichen damit die Kapazität der Lichtreaktion der Photosynthese. Aus den Fluoreszenzparametern und Photonenflußdichten, die der Kurve der Elektronentrans-



**Abb. 34 (links):** Die Lichtabhängigkeit der Elektronentransportrate durch PSII des Mooses *Pohlia cruda* vom beschatteten und des Mooses *Sanionia uncinata* vom offen exponierten Standort (jeweils  $n=3$ ). Den Sättigungskurven wurde eine Gerade mit der Steigung der maximalen relativen Elektronentransportwirksamkeit des jeweiligen Mooses gegenübergestellt. **Abb. 35 (rechts):** Die nach Formel [2] errechnete Lichtabhängigkeit der überschüssigen Photonen der beiden Arten.

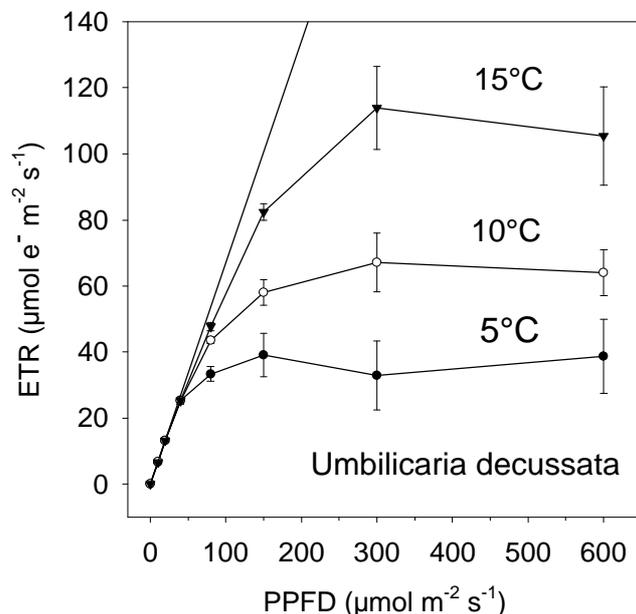
portrate und der Kapazität der Lichtreaktion zugrunde liegen, ließ sich nach der Formel [2] die Anzahl der überschüssigen Photonen bei verschiedenen Photonenflußdichten berechnen (BILGER *et al.*, 1995):

$$\text{Relative überschüssige Photonen (\%)} = (F_v/F_m - \Delta F/F_m') / (F_v/F_m) \quad [2]$$

Das Energiepotential dieser Photonen kann nicht für den Stoffgewinn genutzt werden, da die Dunkelreaktion die geschaffenen Reduktions- und Energieäquivalente nicht in ausreichendem Maße verbraucht. Die überschüssigen Photonen sind der potentiell schädigende Anteil der einfallenden Photonenflußdichte. Sie können zu einem Elektronenrückstau in der Elektronentransportkette führen und damit die Bildung schädigender Chlorophyll- und Sauerstoffradikale begünstigen. Wie Abb. 35 verdeutlicht, erhielt das schattenadaptierte Moos *Pohlia cruda* bei höheren Photonenflußdichten erheblich mehr überschüssige Photonen als das sonnenadaptierte Moos *Sanionia uncinata*.

Wie die Abb. 36 am Beispiel der Nabelflechte *Umbilicaria decussata* vom xerischen Standort verdeutlicht, war die Elektronentransportrate auch temperaturabhängig. Im Labor in Kiel wurden hier jeweils die gleichen fünf Thalli an derselben Stelle bei 5°C, 10°C und 15°C Thallusoberflächentemperatur gemessen. Bei 5°C war die Elektronentransportrate bereits bei 150 µmol m⁻² s⁻¹ PPFD gesättigt und erreichte lediglich eine maximale Rate von 39 µmol e⁻ m⁻² s⁻¹. Bei den höheren Thallustemperaturen lag die Lichtsättigung bei etwa 300 µmol m⁻² s⁻¹ PPFD. Bei 10°C betrug die maximale ETR 60 µmol e⁻ m⁻² s⁻¹, und bei 15°C bereits 115 µmol e⁻ m⁻² s⁻¹. Diese Unterschiede in der Elektronentransportrate machten sich jedoch erst bei Photonenflußdichten über 50 µmol m⁻² s⁻¹ bemerkbar. Die Effizienz von Photosystem II im Schwachlichtbereich wurde durch die unterschiedlichen Tempera-

turen nicht beeinflusst. Auffälligerweise wies die Lichtabhängigkeit der Elektronentransportrate der an offenen Standorten vorkommenden Nabelflechte *U. decussata* eher auf eine Schwachlichtadaptation hin.



**Abb. 36:** Die temperaturabhängige Veränderung der Lichtabhängigkeit der Elektronentransportrate durch PSII wurde an der Nabelflechte *Umbilicaria decussata* (n=5) im Labor in Kiel untersucht.

An diesen Beispielen wurde bereits deutlich, daß sich die Photosynthesecharakteristik verschiedener Arten deutlich unterschied. Um die gemessenen Arten zu vergleichen, wurden in Tab. 2 Kardinalpunkte der Lichtabhängigkeit der ETR von Arten unterschiedlicher Standorte gegenübergestellt. Alle Messungen wurden bei einer konstant gehaltenen Thallustemperatur und einer guten Wasserversorgung der Thalli durchgeführt. Die Moosthali wurden während der Expeditionen direkt dem natürlichen Standort entnommen und gemessen. Die Flechten wurden dagegen im Labor in Kiel untersucht.

**Tab. 2:** Kardinalpunkte der Lichtabhängigkeit der Elektronentransportrate antarktischer Moos- (M) und Flechtenarten (F) von beschatteten (s) sowie offen exponierten xerischen (o-x) und mesischen Standorten bzw. Arten aus Schmelzwasserrinnsalen und Bächen (o-m) bei 5°C bzw 3°C (\*) Thallustemperatur.

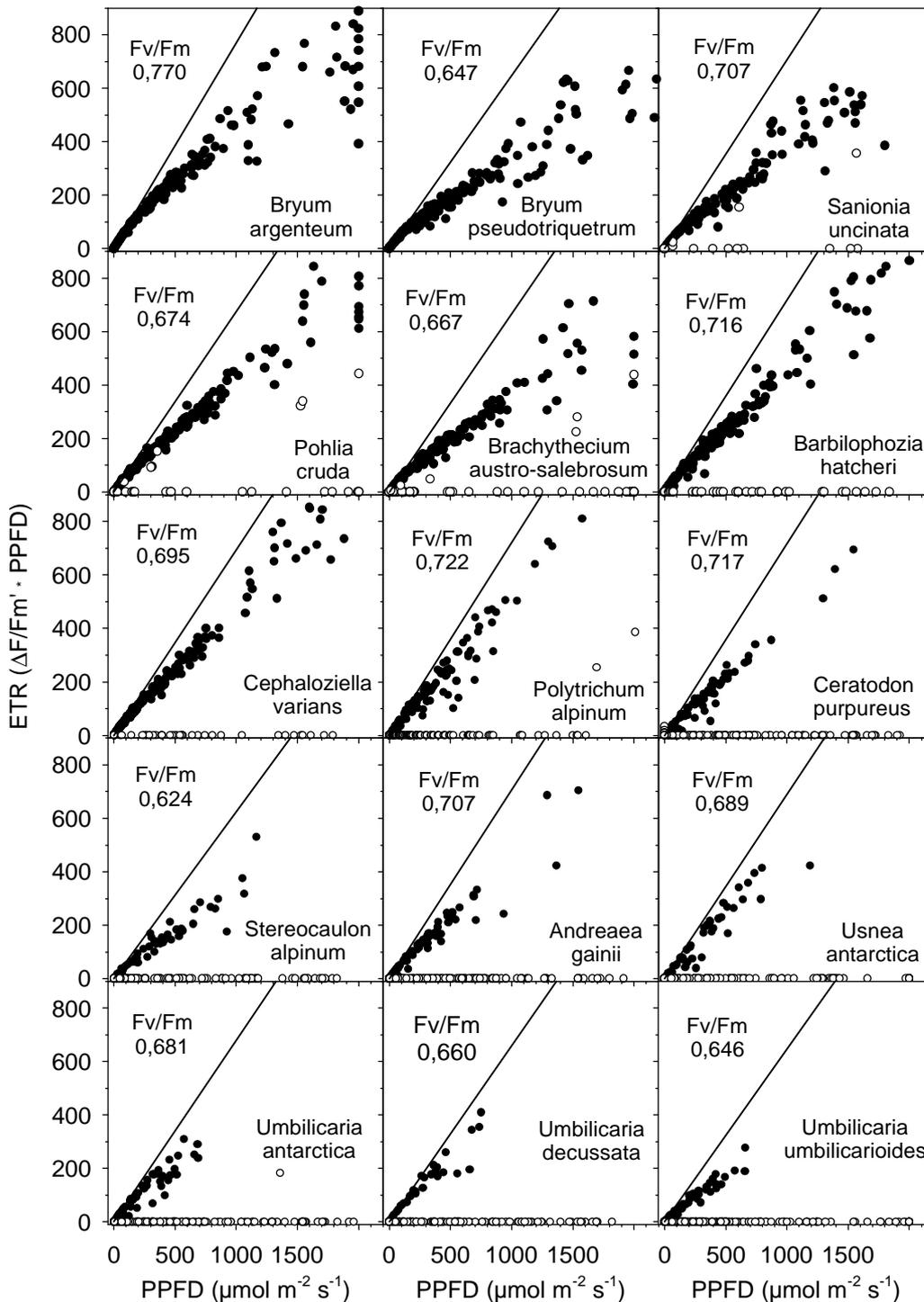
Art	Standort	Anzahl	Fv/Fm	Lichtsättigung ( $\mu\text{mol Phot. m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	ETR <sub>max</sub> ( $\mu\text{mol e}^{-} \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )
<i>Sanionia uncinata</i> (M)	o-m	6	<b>0,719</b> ( $\pm 0,029$ SD)	> <b>1400</b>	<b>329</b> ( $\pm 43$ SD)
<i>Schistidium rivulare</i> (M)	* o-m	5	<b>0,704</b> ( $\pm 0,040$ SD)	> <b>1400</b>	<b>351</b> ( $\pm 63$ SD)
<i>Leptogium puberulum</i> (F)	* o-m	5	<b>0,508</b> ( $\pm 0,073$ SD)	ca. <b>800</b>	<b>59</b> ( $\pm 36$ SD)
<i>Polytrichum alpinum</i> (M)	* o-x	6	<b>0,729</b> ( $\pm 0,025$ SD)	> <b>1400</b>	<b>301</b> ( $\pm 57$ SD)
<i>Andreaea gainii</i> (M)	* o-x	6	<b>0,675</b> ( $\pm 0,020$ SD)	> <b>1400</b>	<b>443</b> ( $\pm 34$ SD)
<i>Dicranoweisia antarctica</i> (M)	* o-x	8	<b>0,695</b> ( $\pm 0,050$ SD)	ca. <b>150</b>	<b>52</b> ( $\pm 15$ SD)
<i>Usnea antarctica</i> (F)	o-x	5	<b>0,644</b> ( $\pm 0,022$ SD)	ca. <b>900</b>	<b>105</b> ( $\pm 32$ SD)
<i>Umbilicaria antarctica</i> (F)	o-x	5	<b>0,645</b> ( $\pm 0,005$ SD)	ca. <b>100</b>	<b>27</b> ( $\pm 17$ SD)
<i>Umbilicaria decussata</i> (F)	o-x	5	<b>0,725</b> ( $\pm 0,026$ SD)	ca. <b>150</b>	<b>39</b> ( $\pm 13$ SD)
<i>Platydictya densissima</i> (M)	s	3	<b>0,622</b> ( $\pm 0,035$ SD)	> <b>1200</b>	<b>57</b> ( $\pm 20$ SD)
<i>Pohlia cruda</i> , Schattenform (M)*	s	6	<b>0,718</b> ( $\pm 0,035$ SD)	ca. <b>500</b>	<b>69</b> ( $\pm 43$ SD)

Alle gemessenen Arten zeigten eine hohe und nur gering schwankende maximale relative Elektronentransportwirksamkeit zu Beginn der Experimente. Vergleichsweise niedrige Werte fanden sich nur bei der Cyanobakterienflechte *Leptogium puberulum*. Bei den Arten vom mesischen Standort bzw. aus Schmelzwasserrinnsalen und -bächen war die ETR erst bei hohen Photonenflußdichten gesättigt. Bei den Moosen *Sanionia uncinata* und *Schistidium rivulare* wurde überhaupt keine Sättigung im Experiment erreicht. Bei *Leptogium puberulum* fand sich eine Sättigung der Elektronentransportrate bei etwa  $800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . *S. uncinata* zeigte eine maximale ETR von  $329 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , die zwischen den untersuchten Thalli stark schwankte. Dies war einerseits auf eine starke Schwankung innerhalb der Populationen zurückzuführen. Darüber hinaus fanden sich in der untersuchten Population auf Livingston Island geringere Werte als auf Leonie Island. An dieser Art wurden auch weitere Experimente im Labor in Kiel durchgeführt, die nicht in die Tabelle aufgenommen wurden, bei denen nochmals eine deutlich geringere maximale ETR beobachtet wurde. Eine sehr hohe maximale ETR von  $351 \mu\text{mol e}^{-} \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$  wurde bei dem Moos *Schistidium rivulare* beobachtet. Eine vergleichsweise niedrige  $\text{ETR}_{\text{max}}$  von  $59 \mu\text{mol e}^{-} \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$  fand sich dagegen bei *Leptogium puberulum*.

Die Arten der xerischen Standorte unterschieden sich untereinander deutlich bezüglich ihrer Lichtsättigung der ETR. Gar keine Lichtsättigung im Experiment wurde bei den Moosen *Andreaea gainii* und *Polytrichum alpinum* beobachtet. Diese wiesen mit  $301 \mu\text{mol e}^{-} \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$  bei *P. alpinum* und  $443 \mu\text{mol e}^{-} \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$  bei der dunkel pigmentierten *A. gainii* auch die höchsten im Experiment beobachteten maximalen ETR auf. Die Strauchflechte *Usnea antarctica* erreichte eine Lichtsättigung der ETR bei etwa  $900 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPFD, bei einer  $\text{ETR}_{\text{max}}$  von  $105 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Deutlich niedrigere Raten von Lichtsättigung und  $\text{ETR}_{\text{max}}$  fanden sich dagegen bei dem Moos *Dicranoweisia antarctica* und den beiden Nabelflechtenarten *Umbilicaria decussata* und *Umbilicaria antarctica*. Die Nabelflechten wiesen sogar deutlich niedrigere Lichtsättigungspunkte und  $\text{ETR}_{\text{max}}$  auf als die beiden untersuchten Moose aus schattigen Felsritzen. Unter den Schattenmoosen erreichte *Platydictya densissima* im Experiment keine Lichtsättigung. Die  $\text{ETR}_{\text{max}}$  betrug  $57 \mu\text{mol e}^{-} \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Die ETR der Schattenform von *Pohlia cruda* war dagegen bei  $500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPFD lichtgesättigt, die  $\text{ETR}_{\text{max}}$  lag mit  $69 \mu\text{mol e}^{-} \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$  etwas über der von *P. densissima*.

### 5.3.2 Messungen unter natürlichen Licht- und Temperaturbedingungen

Diese im Experiment gefundenen ETR konnten nun mit den ETR unter natürlichen Bedingungen verglichen werden. Der Vergleich der Lichtabhängigkeit der ETR aller unter Freilandbedingungen untersuchten Arten ohne Berücksichtigung der Thallustemperatur (Abb. 37) verdeutlichte, in welchem Maße die Arten unter den im Freiland herrschenden Lichtbedingungen Photosynthese betrieben. Die Arten wurden nach ihren Aktivitätszeiten geordnet. Im ausreichend wasserversorgten Zustand erzielte ETR sind durch schwarz gefüllte Kreise dargestellt. Werte, die im inaktiven Zustand beziehungsweise während des Austrocknens erreicht wurden, sind an weiß gefüllten Kreisen zu erkennen. Außerdem wurde eine Gerade zur Abschätzung der überschüssigen Photonen hinzugefügt. Als Steigung die-



**Abb. 37:** Die Lichtabhängigkeit der Elektronentransportraten durch PSII aller auf Leonie Island im Freiland gemessenen Kryptogamenarten. Die Werte wurden in den gut wasserversorgten Zustand (schwarze Symbole) und in Werte, die im ausgetrockneten Zustand oder während des Austrocknens gemessen wurden (weiße Symbole), unterteilt. Zur Abschätzung der überschüssigen Photonen wurde den Sättigungskurven jeweils eine Gerade mit der Steigung der durchschnittlichen nächtlichen Maxima der maximalen relativen Elektronentransportwirksamkeit von PSII gegenübergestellt.

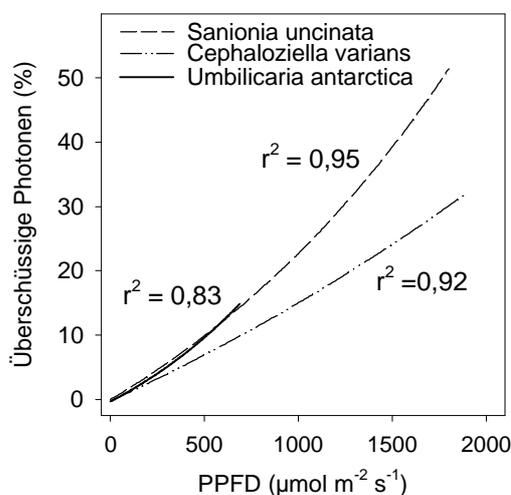
**Tab. 3:** Durchschnittliche nächtliche Maxima der maximalen relativen Elektronentransportwirksamkeit durch PSII aller untersuchten Arten. Es wurden zur Berechnung die jeweils höchsten nächtlichen Fv/Fm Werte verwendet. Nächte, bei denen der Fv/Fm deutlich wassermangelbedingt abgesenkt war, wurden hierbei nicht berücksichtigt. Die Prozentzahl in Klammern gibt an, in wie vielen Nächten der maximale Fv/Fm erreicht wurde. Zum Vergleich wurde auch die relative Aktivitätszeit der Arten angegeben.

Art	Fv/Fm $\pm$ SD (erreicht in % der Nächte)	Aktivitätszeit
<i>Deschampsia antarctica</i>	0,763 $\pm$ 0,022 (100,00)	100,00
<i>Colobanthus quitensis</i>	0,794 $\pm$ 0,013 (100,00)	100,00
<i>Bryum argenteum</i>	0,770 $\pm$ 0,012 (100,00)	100,00
<i>Bryum pseudotriquetrum</i>	0,647 $\pm$ 0,030 (100,00)	100,00
<i>Sanionia uncinata</i>	0,707 $\pm$ 0,024 ( 63,64)	96,51
<i>Pohlia cruda</i>	0,674 $\pm$ 0,027 ( 85,19)	94,61
<i>Brachythecium austro-salebrosum</i>	0,667 $\pm$ 0,023 ( 81,48)	85,83
<i>Barbilophozia hatcheri</i>	0,716 $\pm$ 0,022 ( 69,23)	83,75
<i>Cephaloziella varians</i>	0,695 $\pm$ 0,022 ( 88,46)	79,28
<i>Polytrichum alpinum</i>	0,722 $\pm$ 0,032 ( 34,62)	55,99
<i>Ceratodon purpureus</i>	0,717 $\pm$ 0,026 ( 34,62)	42,46
<i>Stereocaulon alpinum</i>	0,624 $\pm$ 0,024 ( 38,10)	38,09
<i>Andreaea gainii</i>	0,707 $\pm$ 0,023 ( 30,77)	37,03
<i>Usnea antarctica</i>	0,689 $\pm$ 0,034 ( 23,81)	32,74
<i>Umbilicaria antarctica</i>	0,681 $\pm$ 0,014 ( 38,46)	25,23
<i>Umbilicaria decussata</i>	0,660 $\pm$ 0,017 ( 28,57)	23,81
<i>Umbilicaria umbilicarioides</i>	0,646 $\pm$ 0,009 ( 11,53)	22,97

ser Geraden wurde der Mittelwert aller nächtlichen maximalen Fv/Fm der entsprechenden im Freiland gemessenen Art gewählt. Hierbei wurden nur die Nächte berücksichtigt, in denen die maximale relative Elektronentransportwirksamkeit von PSII eindeutig nicht durch Wassermangel herabgesetzt war. Wie aus Tab. 3 deutlich wird, erreichten die Arten, die ununterbrochen aktiv waren, jede Nacht mit nur geringer Streuung die gleiche maximale relative Elektronentransportwirksamkeit von PSII. Viele Arten, die im Feld austrockneten, zeigten jedoch in manchen Nächten abgesenkte Werte, obwohl sie aktiv waren. *Bryum argenteum*, das während des gesamten Meßzeitraumes von Wasser überrieselt wurde, erreichte als einzige Kryptogamenart regelmäßig eine vergleichbare maximale relative Elektronentransportwirksamkeit wie die beiden Höheren Pflanzen.

Bei keiner der in Abb. 37 dargestellten Arten konnte unter Feldbedingungen eine Lichtsättigung der ETR beobachtet werden. Bei niedrigen Photonenflußdichten folgten die Elektronentransportraten annähernd der Kapazität der Elektronentransportketten, die Photosynthese war also lichtlimitiert. Ab Photonenflußdichten um 200  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  nahm der  $\Delta\text{F}/\text{Fm}'$  jedoch bei allen Arten deutlich ab, und die ETR-Werte begannen in die Sättigung einzuschwenken, was zu überschüssigen Photonen führte. Ein besonders deutliches Einschwenken der ETR wurde bei den mesische Standorte dominierenden Moosen *Bryum pseudotriquetrum*, *Sanionia uncinata* und *Brachythecium austro-salebrosum* beobachtet. Höhere Elektronentransportraten auch bei hohen PPFD fanden sich dagegen bei den endohydrischen Bryaceae *Pohlia cruda* und *Bryum argenteum* und besonders bei den stark pigmentierten Lebermoosarten *Barbilophozia hatcheri* und *Cephaloziella varians*. Das

Moos *Polytrichum alpinum*, das zu einer weitreichenden Kontrolle seines Wasserzustandes in der Lage war, zeigte gegenüber den pigmentierten Lebermoosen vergleichbar hohe ETR bei Photonendichten bis  $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Da *P. alpinum* über lange Zeiträume austrocknete und bei erneuter Befeuchtung Tage benötigte, bis es seine maximale Photosynthesekapazität wieder erreichte, streuten bei dieser Art die ETR im Schwachlichtbereich stark. Bei allen anderen Arten xerischer Standorte traten hohe PPFD  $>800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  im aktiven Zustand nur sehr selten auf. Im Schwachlichtbereich zeigten die Arten ähnliche ETR wie die Moose am mesischen Standort. Die Elektronentransportraten schwankten bei den Arten vom xerischen Standort mitunter auch bei niedrigen Photonendichten deutlich, was darauf hinwies, daß hier die ETR wahrscheinlich zum Teil auch wassermangelbedingt abgesenkt war.



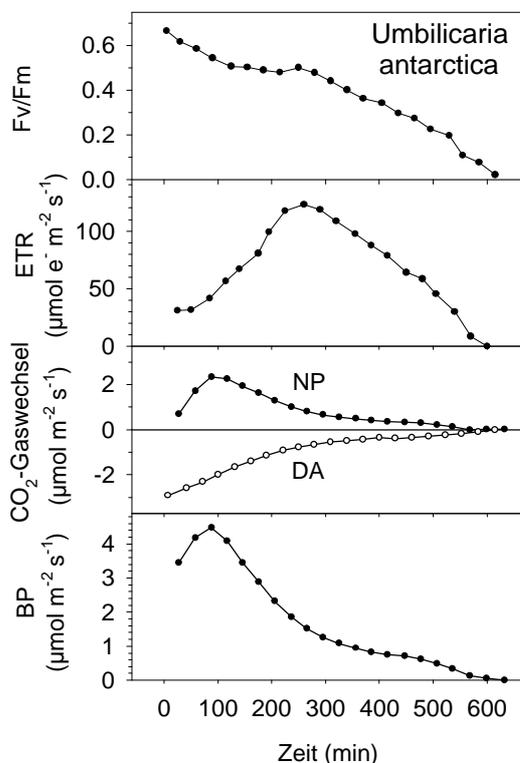
**Abb. 38:** Die aus den Freilandwerten berechnete Lichtabhängigkeit der überschüssigen Photonen am Beispiel der Moose *Sanionia uncinata* und *Cephaloziella varians* sowie der Nabelflechte *Umbilicaria antarctica*.

*C. varians* 30% überschüssige Photonen pro  $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$  auf. Die Nabelflechte *Umbilicaria antarctica* zeigte eine ähnliche Kurvencharakteristik wie *S. uncinata*. Da sie jedoch nur bei Lichtstärken bis  $700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPFD aktiv war, betrug die maximal bei den Feldmessungen aufgetretene Anzahl überschüssiger Photonen etwa 25%.

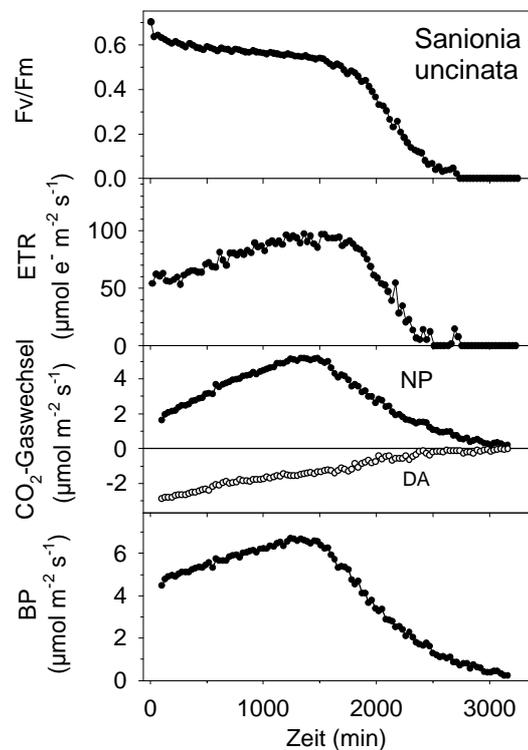
Vergleicht man die im Freiland gemessenen Elektronentransportraten mit den im Labor bestimmten Werten, so fanden sich im Freiland besonders bei den Flechtenarten deutlich höhere Werte unter natürlichen Bedingungen. Überraschend stark ausgeprägt war der Unterschied bei den Nabelflechtenarten, die unter kontrollierten Bedingungen sogar niedrigere Elektronentransportraten aufwiesen als schattenadaptierte Moose. Zum Teil könnten diese Unterschiede durch die Wasserverhältnisse des Flechtenthallus bedingt sein. In Abb. 39 wurden das  $\text{CO}_2$ -Gaswechselverhalten und die Chl-*a*-Fluoreszenz von *Umbilicaria antarctica* während des Austrocknens dargestellt. Die Flechte wurde vor diesem Versuch maximal mit Wasser gesättigt und dann bei einer Temperatur von  $15^\circ\text{C}$  und einer

Der Grad des Einschwenkens in die Sättigung führte zu einer unterschiedlichen Anzahl von überschüssigen Photonen, wie in Abb. 38, am Beispiel von *Sanionia uncinata*, *Cephaloziella varians* und *Umbilicaria antarctica*, dargestellt wurde. Die nach der Formel berechneten überschüssigen Photonen wurden hierfür mit der Exponentialfunktion  $f(x) = y_0 + a * e^{bx}$  gefittet, die gefitteten Kurven enden jeweils bei der höchsten beobachteten PPFD. *S. uncinata* und *C. varians* betrieben beide bis zu den höchsten im Feld auftretenden PPFD Photosynthese. Die Anzahl der überschüssigen Photonen war bei *S. uncinata* erheblich höher als bei dem stark pigmentierten Lebermoos *C. varians*. Bei  $1800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPFD traten bei *S. uncinata* etwa 50% und bei

relativen Feuchte der zugeführten Luft von 50% bei abwechselnd je 15 Minuten Dunkelheit und  $500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPFD in einer  $\text{CO}_2$ -Gaswechsellkuvette gemessen. Während der  $\text{CO}_2$ -Gaswechsel nach einer nur kurzen Übersättigungsphase, die für Nabelflechten bekannt ist, stetig abnahm, traten die höchsten Elektronentransportraten erheblich später auf, als der  $\text{CO}_2$ -Gaswechsel schon deutlich wasserlimitiert war. Die Elektronentransportrate war in ihrem Maximum etwa dreimal so hoch wie zur Zeit maximalen Gaswechsels. Erklären läßt sich dieses Verhalten dadurch, daß Flechten ein chlorophyllfreies, allein vom Pilz gebildetes Abschlußgewebe, den sogenannten Cortex, besitzen. Durch Austrocknungsvorgänge im Cortex könnten sich dessen optische Eigenschaften verändern und für Licht undurchlässiger machen. Hierdurch erreichte ein geringerer Anteil der PPFD die Photosysteme, woraus eine höhere  $\Delta F/F_m'$  resultiert. Da zur ETR-Berechnung immer die auf den



**Abb. 39:** Der  $\text{CO}_2$ -Gaswechsel (BP = Bruttophotosynthese, DA = Dunkelatmung, NP = Nettophotosynthese) sowie Charakteristika der Chl-*a*-Fluoreszenz der Nabelflechte *Umbilicaria antarctica* während des Austrocknens bei  $15^\circ\text{C}$ , 50% relativer Luftfeuchte und abwechselnd jeweils 15 Minuten  $500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPFD und Dunkelheit.

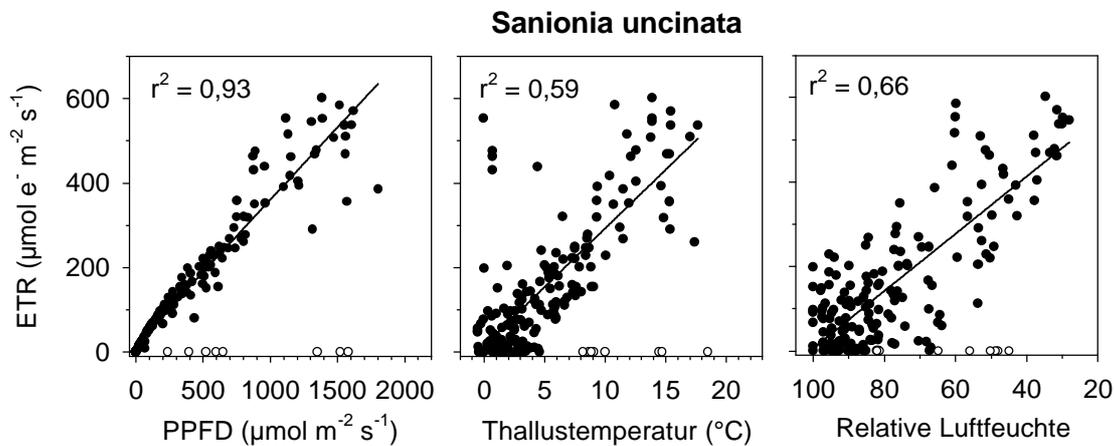


**Abb. 40:** Der  $\text{CO}_2$ -Gaswechsel (BP = Bruttophotosynthese, DA = Dunkelatmung, NP = Nettophotosynthese) sowie Charakteristika der Chl-*a*-Fluoreszenz des Mooses *Sanionia uncinata* während des Austrocknens bei  $15^\circ\text{C}$ , 50% relativer Luftfeuchte und abwechselnd jeweils 15 Minuten  $500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPFD und Dunkelheit.

Thallus auftreffenden PPFD verwendet wurden, ergaben sich höhere Elektronentransportraten bei niedrigeren Wassergehalten. Dieser Effekt könnte unter Feldbedingungen noch verstärkt aufgetreten sein, da bei höheren Strahlungsintensitäten höhere Wassersättigungsdefizite auftreten und die Grenzschicht durch den Wind abgetragen wird. Bei Moosen, die im Bereich der photosynthetisch aktiven Organe über kein Abschlußgewebe verfügen, trat dieser Effekt während des Austrocknens nicht auf. Das Moos *Sanionia uncinata*, das unter den gleichen Versuchsbedingungen gemessen wurde wie die *U. antarctica*, erreichte die

höchsten ETR kurz vor Beginn des Austrocknungsvorgangs (Abb. 40). Die gleiche Charakteristik zeigte sich auch im  $\text{CO}_2$ -Gaswechsel.

Bislang wurde bei der Darstellung der Elektronentransportraten im Freiland allein deren Abhängigkeit von den herrschenden Photonenflußdichten berücksichtigt. Daneben war die Photosynthese aber auch noch von anderen Klimafaktoren abhängig. In Abb. 41 wurde am Beispiel von *Sanionia uncinata* die Abhängigkeit der ETR von den Klimafaktoren Photonenflußdichte, Thallustemperatur und relativer Luftfeuchte dargestellt. Die Lichteinstrahlung hatte hierbei den unmittelbarsten Einfluß auf die Elektronentransportrate. Dies erklärt sich durch die direkte Abhängigkeit der Photosynthese von der PPFd, die sich auch in der Berechnung der ETR ( $\Delta F/\text{Fm}' \cdot \text{PPFD}$ ) widerspiegelt. Es ergab sich hier eine lineare Abhängigkeit mit einem Regressionskoeffizienten von  $r^2 = 0,93$ . Die Werte des ausgetrockneten Thallus (weiße Symbole) wurden in die Berechnung nicht mit einbezogen.

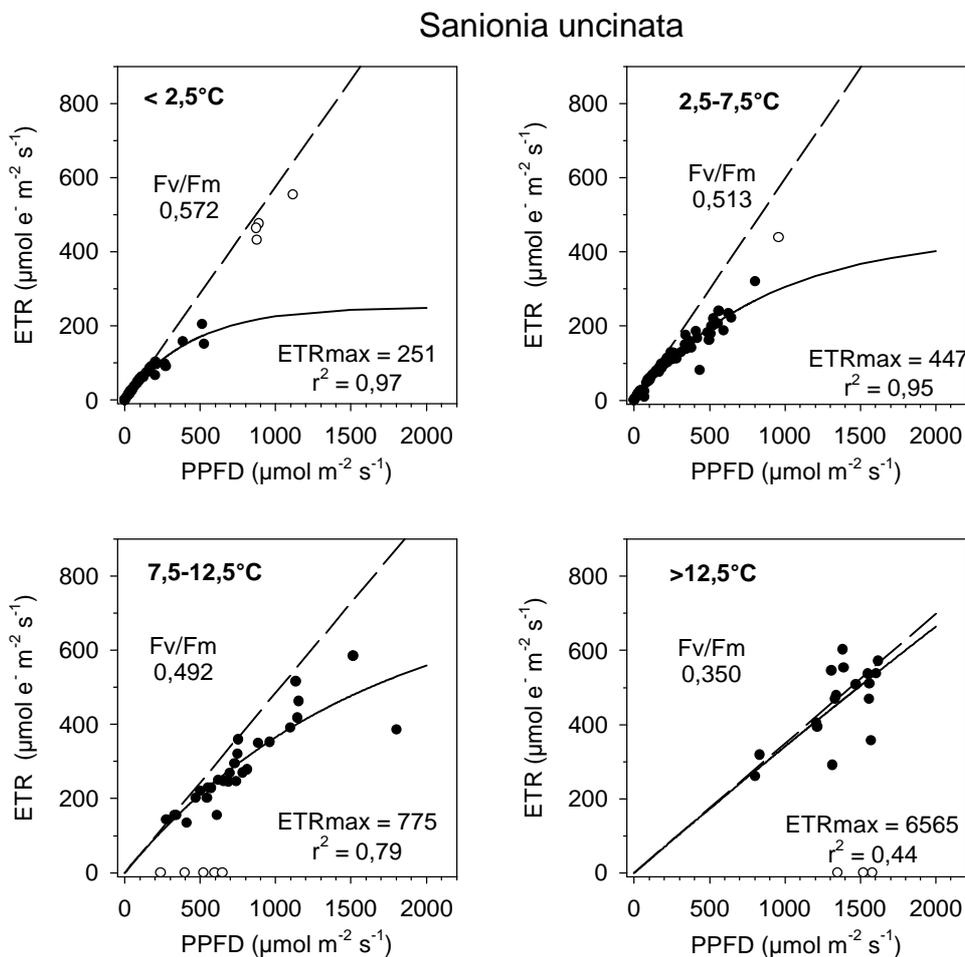


**Abb. 41:** Die Abhängigkeit der unter Freilandbedingungen am Moos *Sanionia uncinata* gemessenen Elektronentransportraten von den herrschenden Photonenflußdichten (a), den Thallustemperaturen (b) und der relativen Luftfeuchte an der Thallusoberfläche (c).

Auch von den Faktoren Thallustemperatur und relativer Luftfeuchte fanden sich lineare Abhängigkeiten. Diese zeigten allerdings eine weitaus größere Streuung ( $r^2 = 0,59$  bzw.  $r^2 = 0,66$ ). Die Korrelationen der ETR mit der Temperatur und der Luftfeuchte waren jedoch in erster Linie dadurch bedingt, daß alle drei Faktoren im Freiland gekoppelt auftraten. Hohe Strahlungsintensitäten führten umgehend zu stark steigenden Thallustemperaturen und damit zu einer Erwärmung der thallusnahen Luftschicht. Dies setzte wiederum die relative Luftfeuchte herab. Die hierdurch hervorgerufenen tagesperiodischen Schwankungen übertrafen längerfristige Veränderungen von Temperatur und relativer Luftfeuchte im Meßzeitraum bei weitem. Es gab daher zwischen den Faktoren Photonenflußdichte, Temperatur und relativer Luftfeuchte lineare Korrelationen mit Regressionskoeffizienten zwischen  $r^2 = 0,50$  und  $r^2 = 0,71$ .

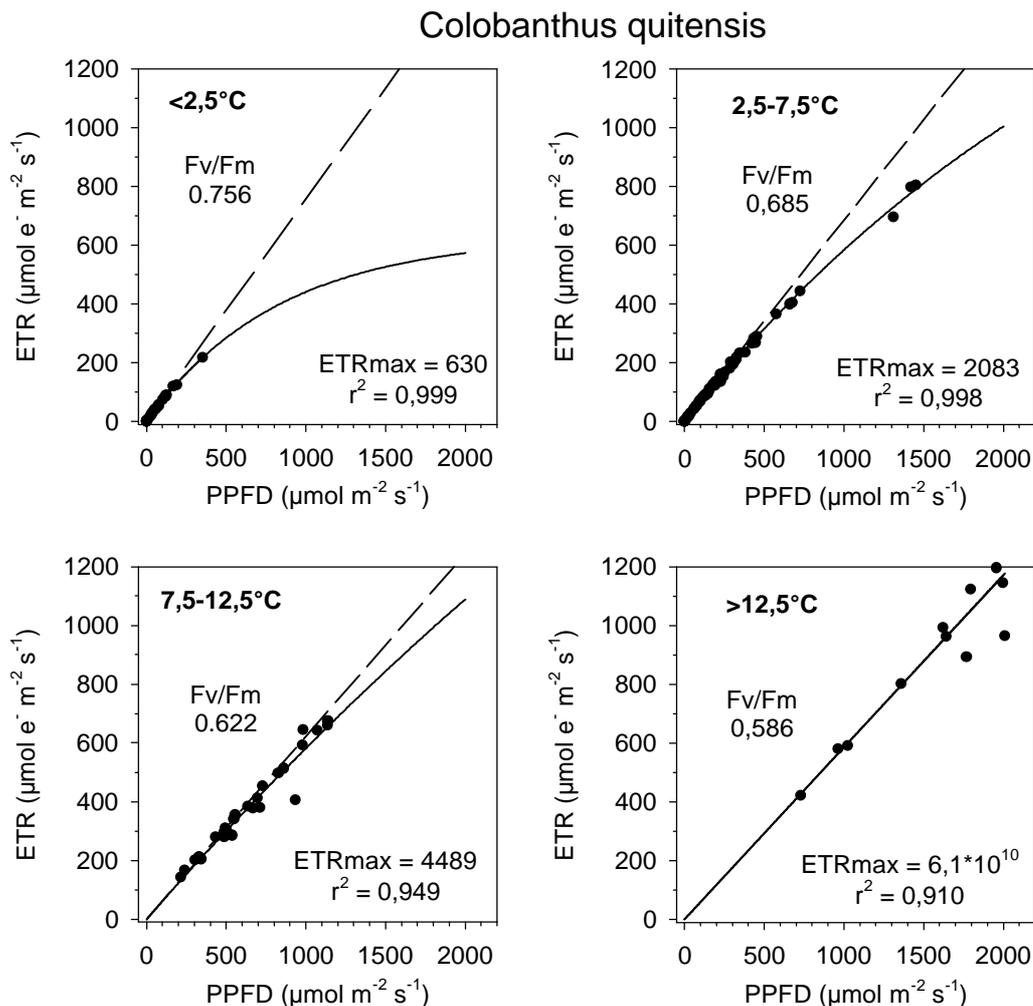
Neben diesem indirekten Effekt gibt es jedoch auch eine physiologische Abhängigkeit der Photosynthese von der Temperatur. Diese läßt sich veranschaulichen, indem die Meßwerte in Temperaturklassen eingeteilt werden und für diese getrennt die Lichtabhängigkeit der ETR dargestellt werden. Wie das Beispiel *Sanionia uncinata* in Abb. 42 verdeutlicht, war

die annähernd lineare PPFD-Abhängigkeit in Abb. 37 zu einem großen Teil auf einen Temperatureffekt zurückzuführen. Aufgeteilt in Temperaturklassen, zeigte sich bei Temperaturen unter  $7,5^{\circ}\text{C}$  ein Einschwenken der Kurve zu einer für die Lichtabhängigkeit der Photosynthese typischen Sättigungskurve. PPFD von mehr als  $800\ \mu\text{mol m}^{-2}\ \text{s}^{-1}$  kamen jedoch in den niedrigen Temperaturbereichen nicht vor, so daß der Sättigungsverlauf nur in Ansätzen zu sehen war. In der Abbildung wurden die Werte mit einer Exponentialfunktion gefittet (siehe 4.4.2). Für den Temperaturbereich unter  $2,5^{\circ}\text{C}$  ergab sich bei *S. uncinata* eine Sättigungskurve mit einer maximalen Elektronentransportrate von  $251\ \mu\text{mol m}^{-2}\ \text{s}^{-1}$  und einer Anfangssteigung von  $0,572$ . Mit steigender Temperatur nahm der Sättigungswert der gefitteten Kurve zu. Bei Temperaturen um  $5^{\circ}\text{C}$  betrug die gefittete  $\text{ETR}_{\text{max}}$   $447\ \mu\text{mol e}^{-}\ \text{m}^{-2}\ \text{s}^{-1}$ , bei Temperaturen um  $10^{\circ}\text{C}$  bereits  $775\ \mu\text{mol e}^{-}\ \text{m}^{-2}\ \text{s}^{-1}$ . Eine Lichtsättigung der ETR im Bereich natürlich vorkommender Photonenflußdichten wurde nicht mehr erreicht. Bei Temperaturen über  $12,5^{\circ}\text{C}$  ergab sich der beste Fit mit einer Exponentialkurve, die im betrachteten Photonenflußdichtenbereich annähernd linear verlief.



**Abb. 42:** Die Lichtabhängigkeit der Elektronentransportraten durch PSII von *Sanionia uncinata* unter natürlichen Licht- und Temperaturbedingungen, aufgeteilt nach Temperaturklassen. Die Werte wurden in den gut wasserversorgten Zustand (schwarze Symbole) und in Werte, die im ausgetrockneten Zustand oder während des Austrocknens gemessen wurden (weiße Symbole), unterteilt. Zur Abschätzung der überschüssigen Photonen wurde den Sättigungskurven wieder jeweils eine Gerade mit der Steigung der relativen Elektronentransportwirksamkeit gegenübergestellt. Hier errechnete sich dieser  $F_v/F_m$  jedoch aus der durch die Punkte gefitteten Kurve mit dem höchsten Regressionskoeffizienten (siehe 4.4.2).

Betrachtet man die Kurven der ETR bei den verschiedenen Temperaturen, so fällt auf, daß bei höheren Temperaturen eine deutlich größere Streuung der Elektronentransportrate zu beobachten ist als bei niedrigen Thallustemperaturen. Dies spiegelt sich in einer Abnahme des Regressionskoeffizienten bis unter 0,5 bei zunehmender Temperatur wider. Da bei hohen Temperaturen auch die umgebende Luftfeuchtigkeit niedrig war, ergab sich hier oft ein hohes Wassersättigungsdefizit der thallusnahen Luftschicht. Es stellte sich damit die Frage, ob eine mangelnde Wasserversorgung der Thallusoberfläche für die Streuung der Punkte verantwortlich sein könnte.



**Abb. 43:** Die Lichtabhängigkeit der Elektronentransportraten durch PSII von *Colobanthus quitensis* unter natürlichen Licht- und Temperaturbedingungen, aufgeteilt nach Temperaturklassen. Zur Abschätzung der überschüssigen Photonen wurde den Sättigungskurven eine Gerade mit der Steigung der relativen Elektronentransportwirksamkeit gegenübergestellt, die sich aus der durch die Punkte gefitteten Kurve mit dem höchsten Regressionskoeffizienten errechnete (siehe 4.4.2).

Die temperatur- und lichtabhängige Elektronentransportrate des Moores *S. uncinata* wurde daher mit der der homoiohyden Pflanze *Colobanthus quitensis* verglichen, die nur wenige Meter entfernt wuchs (Abb. 43). Die Kurven bei *C. quitensis* wiesen sehr ähnliche Charakteristika auf wie bei *S. uncinata*. Die maximale relative Elektronentransportwirksamkeit

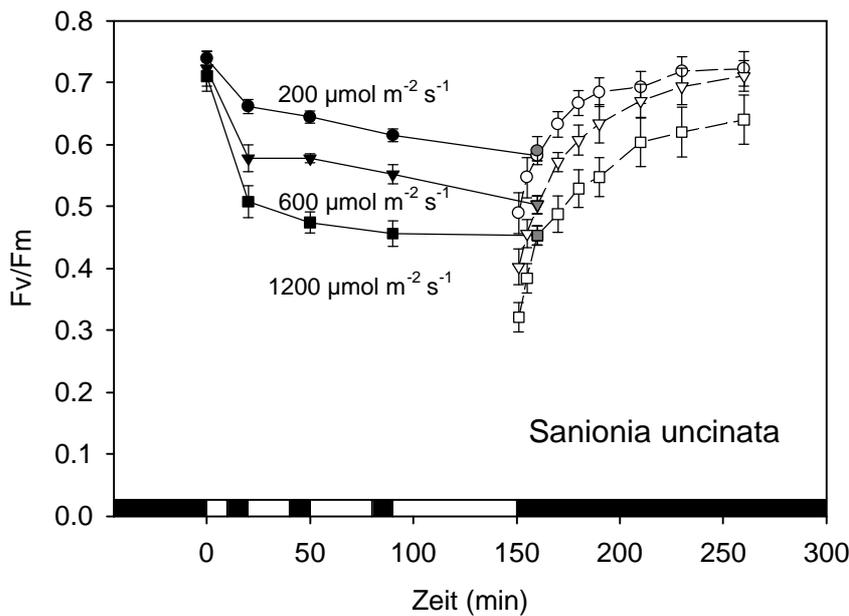
war jedoch in allen Temperaturbereichen deutlich höher. Da auch die Elektronentransportraten deutlich höher lagen, war der Anteil der überschüssigen Photonen trotzdem in allen Klimabereichen geringer als bei *S. uncinata*. Wie erwartet streuten die Werte im Starklichtbereich bei *C. quitensis* weniger. Es fanden sich in allen Temperaturbereichen Regressionskoeffizienten über 0,9. Dies verdeutlicht, daß es dem Moos *Sanionia uncinata* zwar gelang, auch bei hohen Wassersättigungsdefiziten die Photosynthese aufrechtzuerhalten. Antrocknungen an den Thallusoberflächen schienen die Photosyntheseraten jedoch an sonnigen, heißen Tagen zu beeinflussen. Bei *Colobanthus quitensis* konnte dagegen erst bei den höchsten beobachteten Photonenflußdichten und Temperaturen eine leichte Streuung beobachtet werden. Diese könnte ebenfalls durch hohe Wassersättigungsdefizite der Luft bedingt sein, auf die die Pflanze durch ein Schließen der Stomata reagiert.

Obwohl keine der sonnenexponierten Arten im Freiland eine Lichtsättigung der Elektronentransportrate zeigte, traten dennoch hohe Prozentsätze überschüssiger Photonen auf, zumindest wenn davon ausgegangen wird, daß sich diese aus der Geraden mit der Steigung des nächtlichen maximalen  $F_v/F_m$  berechnen lassen. Fittete man jedoch die ETR-Kurven, so erhielt man bei allen Temperaturen deutlich niedrigere Anfangssteigungen als die der nächtlichen maximalen relativen Elektronentransportwirksamkeit durch PSII. Auch in den Tagesgängen konnte beobachtet werden, daß die gemessene Elektronentransportwirksamkeit nach zehnminütiger Verdunklung im Tagesverlauf deutlich herabgesetzt wurde. Dies weist darauf hin, daß sich die Effektivität der Photosysteme im Tagesverlauf änderte. Könnte die Pflanze eine solche Verminderung der Effektivität steuern, würde dies die Anzahl der überschüssigen, potentiell schädigenden Photonen bedeutend vermindern.

## **5.4 Absenkung der Photosyntheseeffizienz nach artifizieller Starklichtbehandlung**

### **5.4.1 Abhängigkeit der Absenkung der Photosyntheseeffizienz von den PPF- und Temperaturbedingungen**

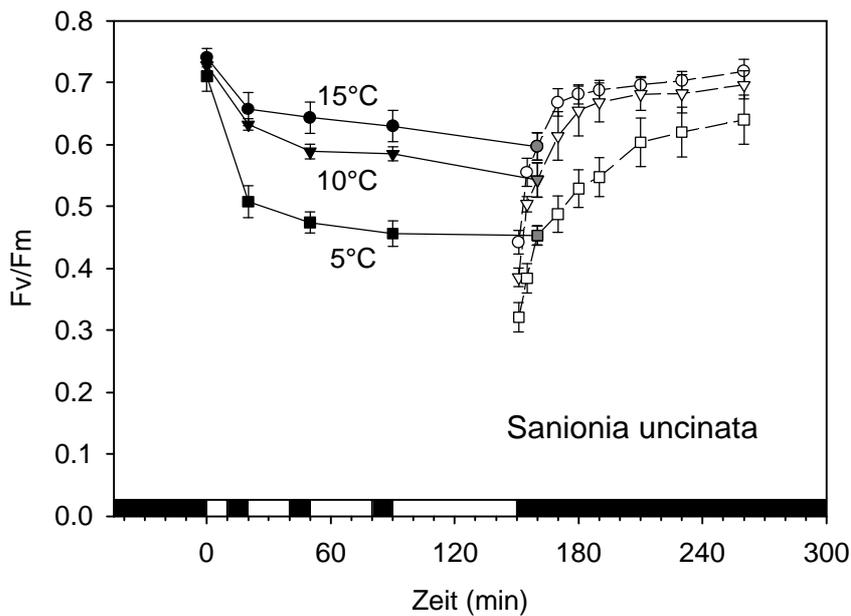
Es sollte nun im Experiment gezeigt werden, ob hohe Photonenflußdichten bei den antarktischen Arten tatsächlich eine Absenkung der Photosyntheseeffizienz nach sich zogen. Zunächst wurde betrachtet, bei welchen PPF schon Auswirkungen auf die Elektronentransportwirksamkeit beobachtet werden konnten. In Abb. 44 wurde die Beeinflussung von  $F_v/F_m$  des Mooses *Sanionia uncinata* in Abhängigkeit von verschiedenen PPF dargestellt. Die Versuche wurden im Labor in Kiel durchgeführt. Jeweils 5 Thalli des Mooses wurden hierfür bei einer auf 5°C eingeregelter Thallusoberflächentemperatur für 10, 20, 30 und 60 Minuten der definierten Photonenflußdichte ausgesetzt. Nach jedem Belichtungsintervall wurden die Thalli für zehn Minuten in Dunkelheit belassen und danach der  $F_v/F_m$  bestimmt. Nach dem letzten Belichtungsintervall wurden zudem auch jeweils eine Minute und fünf Minuten nach Abschalten des Lichtes Meßwerte genommen und im Folgenden über mehrere Stunden die Erholung der maximalen relativen Elektronentransportwirksamkeit von PSII gemessen. Wie die Abb. 44 verdeutlicht, fand sich bei dem an offene Standorte angepaßten Moos bereits nach zehnminütiger Bestrahlung mit einer PPF von



**Abb. 44:** Die zeitabhängige Absenkung der maximalen relativen Elektronentransportwirksamkeit von PSII bei unterschiedlichen Photonflußdichten und deren Erholung bei Dunkelheit bei 5°C Thallustemperatur am Beispiel von *Sanionia uncinata*.

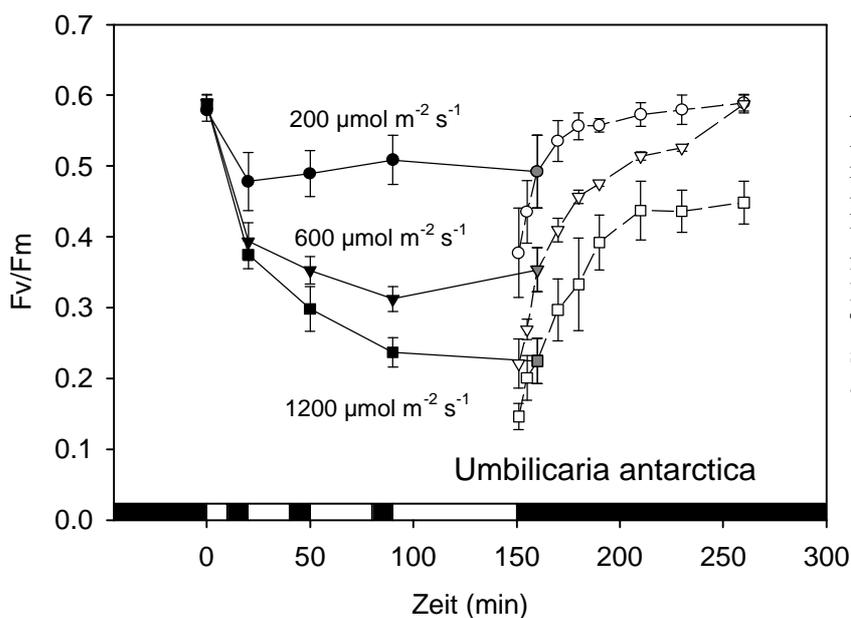
200  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  eine deutliche Absenkung des Fv/Fm um etwa 0,07 von 0,739 auf 0,661 bei nur sehr geringer Standardabweichung der fünf gemessenen Thalli. Bei längerer Belichtung verstärkte sich diese Absenkung, und nach zwei Stunden bei 200  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPFd war der Fv/Fm um insgesamt 0,157 auf 0,582 abgefallen. Die Erholungskurve zeigt, daß die maximale relative Elektronentransportwirksamkeit von PSII in den ersten zehn Minuten nach Abschalten des Lichtes nahezu linear zunahm und dann in eine langsamere Erholungsphase einschwang. Die Absenkung war vollständig reversibel. Es dauerte jedoch etwa 80 Minuten, ehe die ursprüngliche maximale relative Elektronentransportwirksamkeit erreicht war. Bei einer Belichtung mit 600  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPFd wurde der Fv/Fm schrittweise auf 0,5 herabgesetzt. Zur vollständigen Erholung benötigte das Moos bereits mehr als zweieinhalb Stunden. Durch die Belichtung mit 1200  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPFd wurde der Fv/Fm nur geringfügig weiter auf 0,45 abgesenkt. Ein deutlicher Unterschied zeigte sich jedoch in der Erholungskurve. Eine vollständige Erholung bei Dunkelheit wurde erst nach sechs bis sieben Stunden beobachtet.

Wie ein weiteres Experiment an *S. uncinata* zeigte (Abb. 45), war die Wirkung von hohen Photonflußdichten auf die Photosyntheseeffizienz temperaturabhängig. Bei gleichem Meßablauf wie in dem vorangegangenen Experiment wurde hier bei Thallustemperaturen von 5°C, 10°C und 15°C die Verminderung der maximalen relativen Elektronentransportwirksamkeit nach Belichtung mit 1200  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  betrachtet. Die Absenkung des Fv/Fm war bei höheren Temperaturen deutlich niedriger als bei 5°C. Während bei 5°C noch eine Absenkung des Fv/Fm um fast 0,3 beobachtet wurde, betrug diese bei 10°C noch ca. 0,15 und bei 15°C nur noch ca. 0,1. Einen noch stärkeren Einfluß hatten die höheren Thallustemperaturen auf die Erholung nach der Belichtung. Im Gegensatz zu der mehrere Stunden benötigenden Erholung bei 5°C zeigten die Thalli bei den höheren Temperaturen schon nach etwa einer Stunde wieder annähernd gleiche Fv/Fm-Werte wie vor dem Experiment.



**Abb. 45:** Die zeitabhängige Absenkung der maximalen relativen Elektronentransportwirksamkeit von PSII bei  $1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPFD und deren Erholung bei Dunkelheit in Abhängigkeit von der Thallustemperatur am Beispiel von *Sanionia uncinata*.

Ähnliche Versuche wurden nun mit weiteren Arten durchgeführt. Bei der Nabelflechte *Umbilicaria antarctica* (Abb. 46), deren Lichtabhängigkeit der Elektronentransportrate eher auf einen schattenadaptierten Organismus hinwies, fand sich im Experiment eine bedeutend stärkere Absenkung der maximalen relativen Elektronentransportwirksamkeit als bei dem Moos *S. uncinata*. Bei Belichtung mit  $200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPFD wurde der  $F_v/F_m$  hier, ähnlich wie bei *S. uncinata*, um 0,1 abgesenkt, und eine vollständige Erholung wurde nach etwa einer Stunde erreicht. Nach Behandlung mit  $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPFD halbierte sich die maximale relative Elektronentransportwirksamkeit jedoch bereits von 0,6 auf 0,3, und nach zweistündiger Belichtung mit  $1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPFD wurde mit 0,2 sogar nur



**Abb. 46:** Die zeitabhängige Absenkung der maximalen relativen Elektronentransportwirksamkeit von PSII bei unterschiedlichen Photonflußdichten und deren Erholung bei Dunkelheit bei  $5^\circ\text{C}$  Thallustemperatur am Beispiel der Nabelflechte *Umbilicaria antarctica*.

noch ein Drittel der ungestreßten maximalen relativen Elektronentransportwirksamkeit erreicht. Diese stärkere Absenkung führte auch zu deutlich längeren Erholungsphasen. Nach Belichtung mit  $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPFD erreichten die Thalli nach etwa sechs Stunden ihren ursprünglichen Fv/Fm, während nach zweistündiger Behandlung mit  $1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPFD im wassergesättigten Zustand auch nach zwölf Stunden noch keine vollständige Erholung beobachtet wurde und der Wert mit 0,55 um etwa 10% abgesenkt blieb.

#### 5.4.2 Unterschiedliche Empfindlichkeit gegen Starklicht im Artenvergleich

Bei einer Kombination von hohen Photonenflußdichten und niedrigen Temperaturen fanden sich damit die ausgeprägtesten photoinhibitorischen Effekte. Wie der Vergleich des Mooses *Sanionia uncinata* und der Nabelflechte *Umbilicaria antarctica* gezeigt hatte, wurden bei verschiedenen Arten deutliche Unterschiede in der Absenkung der maximalen relativen Elektronentransportwirksamkeit beobachtet. Um die artspezifische Verminderung der Photosyntheseeffizienz bei verschiedenen Arten zu charakterisieren, wurden Thalli von insgesamt acht Moos- und drei Flechtenarten bei  $5^\circ\text{C}$  bzw.  $3^\circ\text{C}$  Thallustemperatur über zwei Stunden mit Photonenflußdichten um  $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPFD belichtet und die Reaktion der Chl-*a*-Fluoreszenz betrachtet. Es wurden keine niedrigeren Thallustemperaturen gewählt, da es dann schwierig wurde, die Thallusoberflächentemperatur konstant zu halten, ohne daß in anderen Teilen des Thallus Wasser ausfror. Die Moose wurden am Abend vor dem Experiment dem natürlichen Standort entnommen und mit Wasser aufge-sättigt. Die Flechten wurden dagegen im Labor in Kiel untersucht. In der Tab. 4 wurden jeweils die Anzahl der verwendeten Thalli, die Absenkung des Fv/Fm während zwei-stündiger Belichtung sowie die Zeit bis zur 50%-, 75%- und 95%-igen Erholung dargestellt.

**Tab. 4:** Die maximale relative Elektronentransportwirksamkeit von PSII (Fv/Fm) ausgewählter antarktischer Moos- und Flechtenarten nach Belichtung mit Photonenflußdichten von  $1600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  und einer Thallustemperatur von  $3^\circ\text{C}$  bzw. von  $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPFD bei  $5^\circ\text{C}$ (\*). Dargestellt wurde die zeitabhängige prozentuale Absenkung bei Belichtung sowie die zeitabhängige Erholung der Photosysteme bei nachfolgender Dunkelheit. Bei *Leptogium puberulum* wurde die Belichtung über vier Stunden durchgeführt (\*\*).

Art	Anzahl	Absenkung des Fv/Fm (%)				Erholung bei Dunkelheit		
		10 min	30 min	60 min	120 min	50%	75%	95%
<i>Sanionia uncinata</i>	3	18,1	21,1	22,7	<b>23,0</b> ± 8,9	35 min	150 min	8,5 h
<i>Pohlia cruda</i> (Sonnenform)	3 *	22,6	22,8	27,3	<b>30,1</b> ± 9,2	30 min	150 min	6 h
<i>Leptogium puberulum</i>	5 *	6,7	13,9	15,6	<b>16,6</b> ± 4,8**	5% in 24 h		
<i>Schistidium rivulare</i>	3	11,6	13,2	14,8	<b>16,1</b> ± 5,1	20 min	50 min	120 min
<i>Andreaea gainii</i>	3	9,7	9,6	10,2	<b>11,9</b> ± 6,4	45 min	90 min	>12 h
<i>Dicranoweisia antarctica</i>	3 *	2,3	4,9	4,8	<b>12,9</b> ± 8,1	25 min	6,5 h	>12 h
<i>Polytrichum alpinum</i>	3	17,3	17,6	17,8	<b>19,5</b> ± 3,8	30 min	120 min	>12 h
<i>Umbilicaria antarctica</i>	5 *	36,2	49,3	59,7	<b>75,2</b> ± 7,2	35 min	3,0 h	>12 h
<i>Usnea aurantiaco-atra</i>	5 *	32,7	54,5	70,7	<b>81,0</b> ± 11,1	160 min	15 h	>24 h
<i>Pohlia cruda</i> (Schattenform)	3	31,3	42,3	46,6	<b>51,5</b> ± 14,4	20% in 12h		
<i>Platydictya densissima</i>	3 *	36,3	43,4	52,3	<b>54,8</b> ± 3,1	40% in 12h		

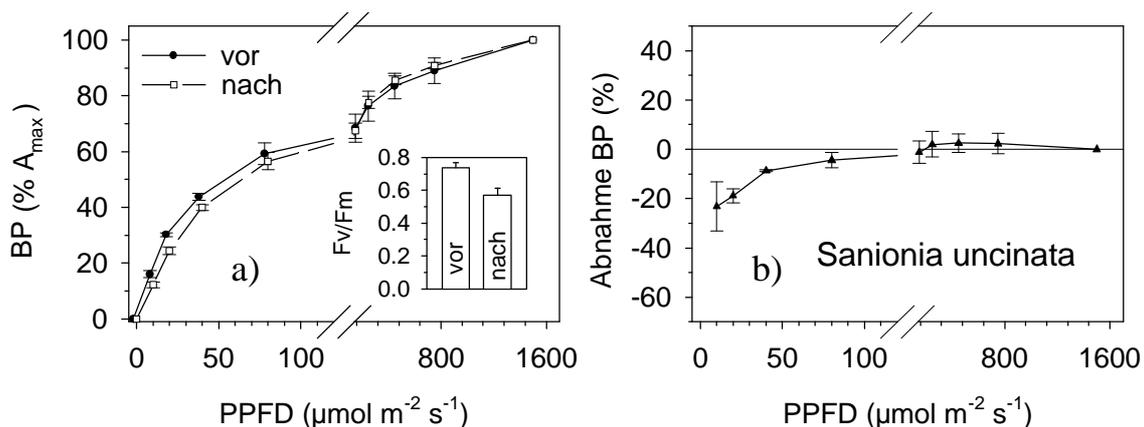
Bei dem Moos *Sanionia uncinata* vom **mesischen Standort** wurde die maximale relative Elektronentransportwirksamkeit von PSII nach einer zweistündigen Belichtung mit  $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPFD um 23,0% abgesenkt. Nach 35 Minuten in Dunkelheit hatten sich die Photosysteme jedoch bereits wieder zu 50% und nach zweieinhalb Stunden zu 75% erholt. Nach achteinhalb Stunden erreichte *S. uncinata* wieder den gleichen Fv/Fm wie vor dem Experiment. Eine etwas weitergehende Absenkung des Fv/Fm um 30,1% wurde bei der Sonnenform des Mooses *Pohlia cruda* beobachtet. Die Erholung war jedoch etwas schneller als bei *S. uncinata*. Bei der Cyanobakterienflechte *L. puberulum* aus Schmelzwasserinsalen wurde der Fv/Fm nur um 17,6% herabgesetzt. Die Art erholte sich jedoch von dieser Verminderung der Photosyntheseeffizienz in den folgenden 24 Stunden kaum. Eine noch geringere Absenkung des Fv/Fm wurde bei dem stark pigmentierten Moos *Schistidium rivulare* aus Schmelzwasserbächen beobachtet. Hier war Fv/Fm nach zweistündiger Belichtung lediglich um 16,1 % abgesenkt. Die maximale relative Elektronentransportwirksamkeit erholte sich innerhalb von zwei Stunden nahezu vollständig.

Unter den Arten **xerischer Standorte** fand sich bei *Dicranoweisia antarctica* mit 6,7% die geringste starklichtabhängige Verminderung des Fv/Fm aller untersuchten Arten. Diese Verringerung der Effizienz war zunächst sehr schnell reversibel. Nach 25 Minuten in Dunkelheit war sie bereits zu 50% rückgängig gemacht. Für eine 75%-ige Erholung benötigte das Moos aber bereits sechseinhalb Stunden, eine 95% Erholung wurde, wie bei allen Arten des xerischen Standortes, nicht erreicht. Bei dem stark pigmentierten Moos *Andreaea gainii* wurde die maximale relative Elektronentransportwirksamkeit von PSII durch zweistündige Belichtung mit  $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPFD um 11,9% und bei *Polytrichum alpinum* um 19,5% abgesenkt. Bei beiden Arten trat die Erholung zunächst verhältnismäßig schnell ein, nach zwei Stunden hatten sich beide Arten zu über 75% erholt, der Fv/Fm blieb jedoch nach dem Experiment für längere Zeiträume leicht abgesenkt. Eine viel weitergehendere Absenkung des Fv/Fm infolge hoher Photonenflußdichten fand sich dagegen bei den Nabel- und Strauchflechten des xerischen Standortes. Die maximale relative Elektronentransportwirksamkeit wurde bei *Umbilicaria antarctica* um 75,2 % und *Usnea aurantiaco-atra* sogar um 81,0 % vermindert. Während bei *Umbilicaria antarctica* 75% der Absenkung der Photosyntheseeffizienz bereits nach drei Stunden rückgängig gemacht war, erholte sich *Usnea aurantiaco-atra* deutlich langsamer. Erst nach über zweieinhalb Stunden war eine Erholung um 50% zu beobachten. Eine Erholung um 75% wurde erst nach 15 Stunden erreicht. Im Verlaufe von drei Tagen, in der die Art in einem Licht-Dunkelwechsel ( $12\text{h}/12\text{h}$ ,  $0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPFD/ $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPFD) bei  $5^\circ\text{C}$  nachkultiviert wurde, erholte sie sich schließlich um 90%. Der Fv/Fm vor dem Starklichtexperiment wurde jedoch nicht wieder erreicht.

Eine nicht ganz so starke Verminderung der Photosyntheseeffizienz wie bei den Flechten des xerischen Standortes fand sich bei den schattenadaptierten Moosen aus dunklen Felsritzen. Bei der Schattenform von *Pohlia cruda* wurde der Fv/Fm um 51,5% und bei *Platydictya densissima* um 54,8% abgesenkt. Die schattenadaptierten Moose erholten sich jedoch kaum von der Starklichtbehandlung, sondern blieben längerfristig geschädigt.

## 5.5 Auswirkung der abgesenkten Photosyntheseeffizienz auf den CO<sub>2</sub>-Gaswechsel und die Elektronentransportrate durch PSII

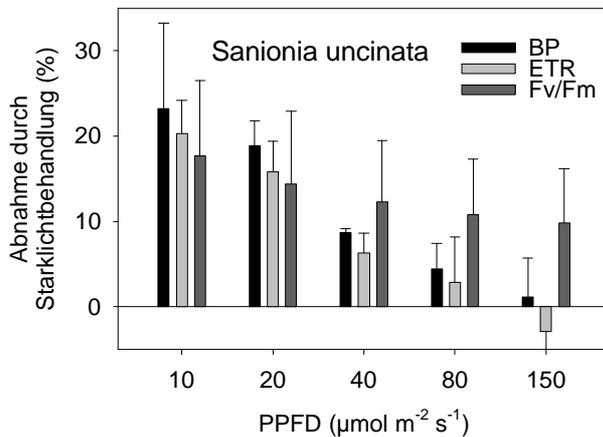
Um zu ermitteln, welche Auswirkung die mit der Chl-*a*-Fluoreszenz festgestellten Absenkungen der Photosyntheseeffizienz auf den Kohlenstoffhaushalt hatten, wurden die Chl-*a*-Fluoreszenz und der CO<sub>2</sub>-Gaswechsel parallel gemessen. Da bei den Untersuchungen eine gleichmäßige Wasserversorgung der Thallusoberfläche essentiell war, wurde auf die etablierte Bestimmung der Nettophotosyntheserate, bei der totes und lediglich respirierendes Thallusmaterial vor dem Einbau in die Gaswechselküvette entfernt wird, verzichtet. Stattdessen wurde die Thallusstruktur weitestgehend erhalten und aus den Dunkelatemungswerten und den Nettophotosynthesewerten die Bruttophotosyntheserate, bezogen auf die Thallusoberfläche, berechnet. Meist erreichten die Arten von offen exponierten Standorten nach der Starklichtbehandlung etwas höhere maximale Assimilationsraten. Dies ließ sich wahrscheinlich, wie in Abb. 40 am Beispiel von *Sanionia uncinata* dargestellt wurde, durch eine leichte Übersättigung des Thallus vor der Starklichtbehandlung erklären, die eine mögliche Absenkung der A<sub>max</sub> infolge des Starklichteinflusses überkompensierte. Der CO<sub>2</sub>-Gaswechsel bei den Arten vom offen exponierten Standort wurde daher in % der A<sub>max</sub> der jeweiligen Lichtkurve miteinander verglichen.



**Abb. 47:** Lichtabhängigkeit der Bruttophotosynthese (BP) und der maximalen relativen Elektronentransportwirksamkeit von PSII (Fv/Fm) bei *Sanionia uncinata* vor und nach einer zweistündigen Belichtung mit 1600 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> PPFD bei 3°C Thallustemperatur (a). Die Bruttophotosynthese wurde in Prozent der jeweils erreichten maximalen Assimilation (A<sub>max</sub>) dargestellt. Die durch die Belichtung verursachten Änderungen der Bruttophotosyntheserate wurden in (b) prozentual dargestellt.

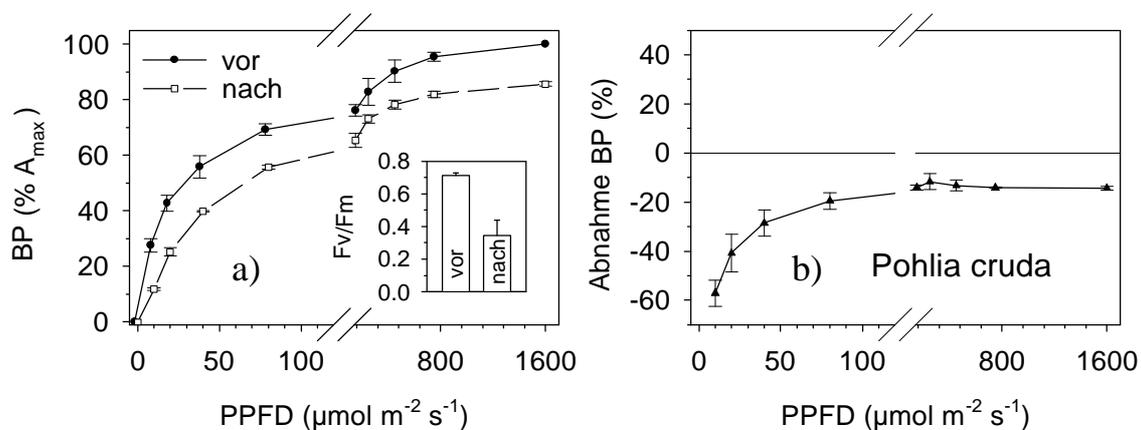
Bei *Sanionia uncinata* führte die Starklichtbehandlung zu einer Abnahme der maximalen relativen Elektronentransportwirksamkeit von 0,74 auf 0,57 um 23,0%. Durch die zweistündige Belichtung mit 1600 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> PPFD wurde die Charakteristik der Lichtantwortkurve verändert (Abb.47a). Im Schwachlichtbereich bis etwa 150 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> konnte eine leichte Verminderung der Bruttophotosynthese beobachtet werden. Wie aus den Standardabweichungen zu ersehen war, verhielten sich die untersuchten Thalli bei dem Experiment sehr einheitlich. Die Verminderung der Bruttophotosyntheserate im Schwachlichtbereich wurde in Abb. 47b prozentual dargestellt. Bei 10 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> PPFD und 20 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> war nach der Starklichtbehandlung eine deutliche Verminderung der Bruttophotosynthese um 23,2% bzw. 18,9% zu beobachten. Bei 40 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> und 80 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>

fand sich bereits eine deutlich geringer abgesenkte BP von 8,7% bzw. 4,4%. Bei  $150 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  war nahezu kein Unterschied mehr zwischen der BP vor und nach der Starklichtbehandlung zu beobachten. Durch den Versuchsaufbau bedingt könnten diese Unterschiede der BP-Absenkung bei unterschiedlichen PPFD auch auf eine Erholung der Photosyntheseeffizienz während des Versuches zurückzuführen sein.



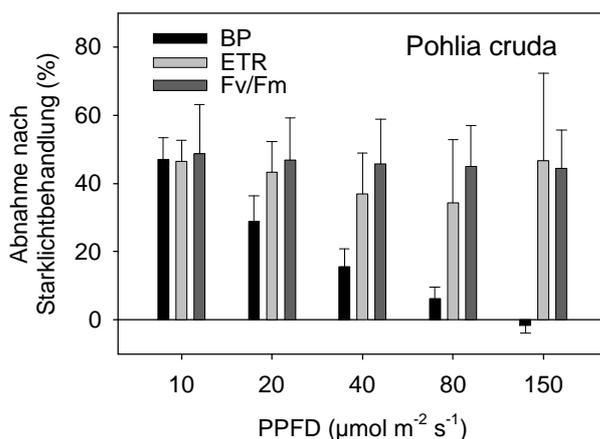
**Abb. 48:** Veränderung der Bruttphotosynthese (BP) und der Elektronentransportrate durch PSII (ETR) von *Sanionia uncinata* hervorgerufen durch eine zweistündige Belichtung mit  $1600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPFD bei  $3^\circ\text{C}$  Thallustemperatur. Den Veränderungen bei PPFD von  $10 - 150 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  wurde die interpolierte maximale relative Elektronentransportwirksamkeit durch PSII (Fv/Fm) gegenübergestellt.

Um dies zu prüfen, wurde in Abb. 48 die prozentuale Absenkung der BP, zusammen mit der parallel gemessenen ETR, der interpolierten maximalen relativen Elektronentransportwirksamkeit (Fv/Fm) gegenübergestellt. BP und ETR waren bei den verschiedenen Photonenflußdichten in ähnlicher Weise abgesenkt, wobei die Absenkung der ETR mit steigenden Photonenflußdichten noch etwas schneller abnahm. Wie die Abb. 48 verdeutlicht, war die Verringerung der Absenkung bei höheren Photonenflußdichten jedoch nur zum Teil auf eine Erholung des Fv/Fm während des Versuches zurückzuführen. Während BP und ETR bei  $10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  und  $20 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPFD noch etwas weitgehender abgesenkt waren als Fv/Fm, waren sie bei  $40 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  und  $80 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  bereits deutlich geringer vermindert als der um 12% abgesenkte Fv/Fm. Bei  $150 \mu\text{mol}$  wurden BP und ETR schließlich nicht mehr durch die Starklichtbehandlung beeinflusst, obwohl die Photosyntheseeffizienz um annähernd 10% vermindert war.



**Abb. 49:** Lichtabhängigkeit der Bruttphotosynthese (BP) und der maximalen relativen Elektronentransportwirksamkeit von PSII (Fv/Fm) bei der Schattenform von *Pohlia cruda* vor und nach einer zweistündigen Belichtung mit  $1600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPFD bei  $3^\circ\text{C}$  Thallustemperatur (a). Die Bruttphotosynthese wurde in Prozent der maximalen Assimilation ( $A_{\text{max}}$ ) vor der Starklichtbehandlung dargestellt. Die durch die Belichtung verursachten Änderungen der Bruttphotosyntheserate wurden in (b) prozentual dargestellt.

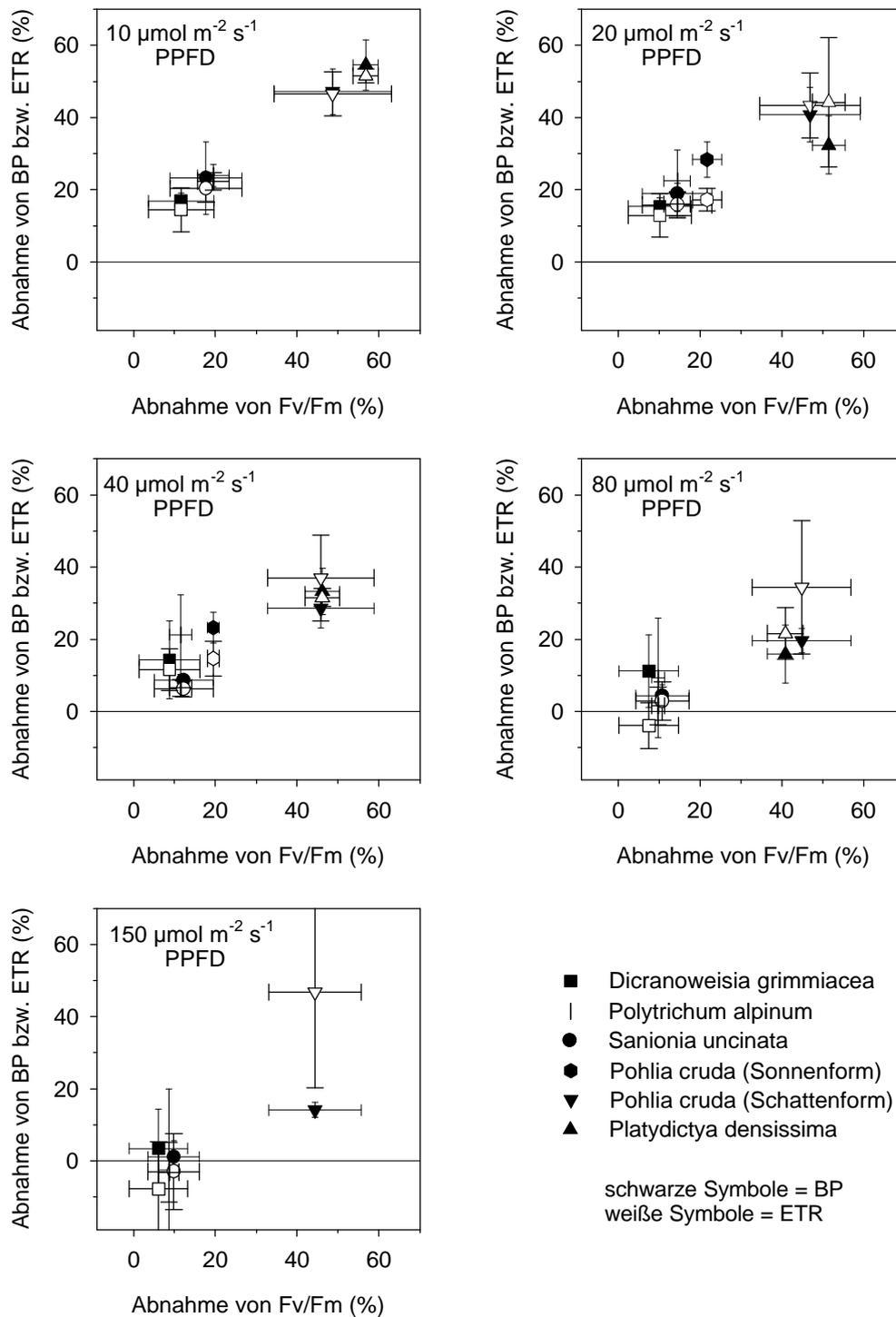
Bei dem in einer tiefen, beschatteten Felsritze wachsenden Moos *Pohlia cruda* war die maximale relative Elektronentransportwirksamkeit nach Starklichtbehandlung weit stärker von 0,71 auf 0,34 abgesenkt. Im Gegensatz zu den Verhältnissen bei dem Moos *Sanionia uncinata* führte dies zu einer Absenkung der Bruttphotosynthese im gesamten Photonflußdichtenbereich und damit auch zu einer um fast 15% abgesenkten maximalen Assimilation (Abb. 49a). Wie Abb. 49b verdeutlicht, war die Bruttphotosynthese im Schwachlichtbereich noch bedeutend stärker abgesenkt. Bei  $10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPFD wurde die größte prozentuale Abnahme um 57% beobachtet. Bei 20 und  $40 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPFD war die Photoinhibition der BP mit 41% und 28% bereits deutlich geringer ausgeprägt. Bei Photonflußdichten über  $150 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  lag die BP-Absenkung gleichbleibend bei etwa 15%. Wie aus Abb. 50 ersichtlich, läßt sich die geringere Absenkung bei höheren Photonflußdichten nicht durch eine Erholung des Photosyntheseapparates erklären. Die gleichbleibend hohe Elektronentransportwirksamkeit zeigt, daß die Effizienz der Photosynthese nachhaltig herabgesetzt war. Eine Erholung des Fv/Fm um etwa 20% wurde erst im Laufe von 15 Stunden erreicht. Im Gegensatz dazu blieb die Verringerung der ETR bei Photonflußdichten bis  $150 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  nahezu unverändert und deckte sich damit weitgehend mit der Verminderung der maximalen relativen Elektronentransportwirksamkeit von PSII.



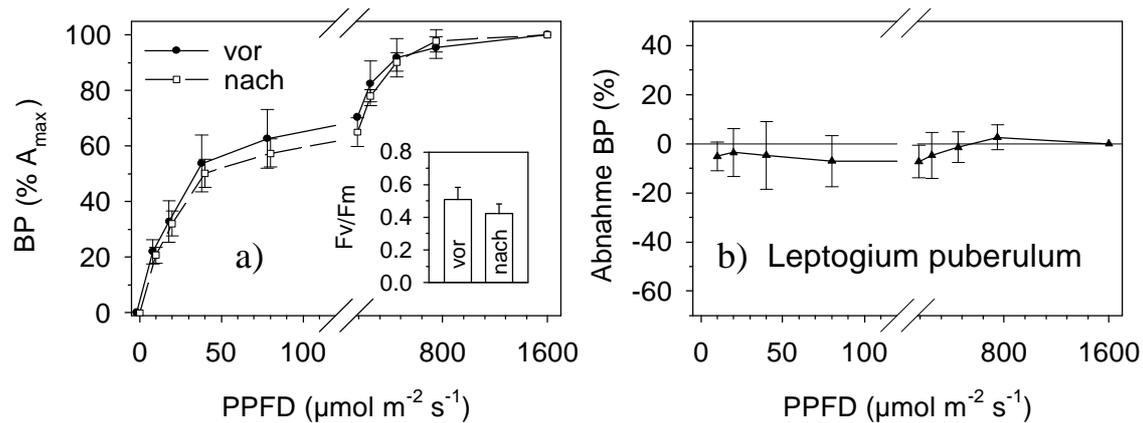
**Abb. 50:** Veränderung der Bruttphotosynthese (BP) und der Elektronentransportrate (ETR) von *Pohlia cruda* (Schattenform), hervorgerufen durch eine zweistündige Belichtung mit  $1600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPFD bei  $3^\circ\text{C}$  Thallustemperatur. Den Veränderungen bei PPFD von  $10 - 150 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  wurde die interpolierte maximale relative Elektronentransportwirksamkeit durch PSII (Fv/Fm) gegenübergestellt.

In Abb. 51 wurden die durch die Starklichtbehandlung hervorgerufenen Änderungen der lichtabhängigen Photosynthese aller untersuchten Moosarten miteinander verglichen. Hierzu wurde für verschiedene Photonflußdichten die Absenkung von BP und ETR in Abhängigkeit von Fv/Fm dargestellt. Die Abbildung verdeutlicht, daß ein linearer Zusammenhang zwischen der verminderten Effektivität der Lichtreaktion und der Abnahme der Bruttphotosyntheserate besteht. Bei  $10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  führte die ineffizientere Lichtreaktion zu einer Verminderung der Kohlenstoffassimilation in annähernd gleicher Größe. Bei allen Arten von offen exponierten Standorten, die sich durch eine Absenkung des Fv/Fm zwischen 5% und 25% auszeichneten, waren BP und ETR aber nur im Schwachlichtbereich deutlich vermindert. Bei  $150 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPFD war bei keiner der untersuchten Arten mehr eine nennenswerte Absenkung von BP und ETR zu beobachten. Auch bei den Arten von beschatteten Standorten nahm die Verringerung der  $\text{CO}_2$ -Fixierung bei höheren Lichtintensitäten schnell ab, obwohl die Effizienzverminderung nahezu unverändert blieb. Die zweite gemessene Art vom beschatteten Standort, *Platydictya densissima*, zeigte, ähn-

lich wie *Pohlia cruda*, nach der Starklichtbehandlung eine dauerhaft abgesenkte maximale Assimilation von 17%. Dieser Wert wurde bereits bei  $80 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPFD erreicht.

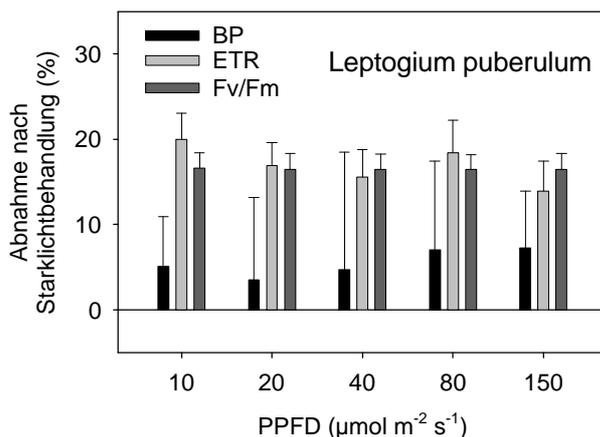


**Abb. 51:** Abnahme der Bruttphotosynthese (schwarze Symbole) und der Elektronentransportrate durch PSII (weiße Symbole) aller im  $\text{CO}_2$ -Gaswechsel untersuchten Moosarten in Abhängigkeit von der Absenkung der maximalen relativen Elektronentransportwirksamkeit von PSII.



**Abb. 52:** Lichtabhängigkeit der Bruttphotosynthese (BP) und der maximalen relativen Elektronentransportwirksamkeit von PSII (Fv/Fm) bei *Leptogium puberulum* vor und nach einer vierstündigen Belichtung mit  $1600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPFD bei  $3^\circ\text{C}$  Thallustemperatur (a). Die Bruttphotosynthese wurde in Prozent der jeweils erreichten maximalen Assimilation ( $A_{\text{max}}$ ) dargestellt. Die durch die Belichtung verursachten Änderungen der Bruttphotosyntheserate wurden in (b) prozentual dargestellt.

Im Gegensatz zu den beobachteten Moosen zeigte die Cyanobakterienflechte *Leptogium puberulum* vom offen exponierten Standort nach einer vierstündigen Behandlung mit  $1600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  eine Absenkung des Fv/Fm um 17%, die auch über weite Zeiträume kaum reversibel war (Abb. 52). Die BP war nach der Starklichtbehandlung ebenfalls leicht abgesenkt. Die stärksten Effekte fanden sich jedoch zwischen  $50$  und  $300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Die BP-Abnahme mit Werten um 5% war in allen PPFD-Bereichen deutlich geringer als die Abnahme des Fv/Fm (Abb. 53). Individuell unterschiedliches Verhalten der einzelnen Thalli führte zu vergleichsweise hohen Standardabweichungen. Im Gegensatz zur Bruttphotosynthese war die Elektronentransportrate im Bereich zwischen  $10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  und  $150 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPFD in gleicher Größenordnung vermindert wie der Fv/Fm.



**Abb. 53 :** Veränderung der Bruttphotosynthese (BP) und der Elektronentransportrate (ETR) von *Leptogium puberulum*, hervorgerufen durch eine vierstündige Belichtung mit  $1600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPFD bei  $3^\circ\text{C}$  Thallustemperatur. Den Veränderungen bei PPFD von  $10$  -  $150 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  wurde die interpolierte maximale relative Elektronentransportwirksamkeit durch PSII (Fv/Fm) gegenübergestellt.

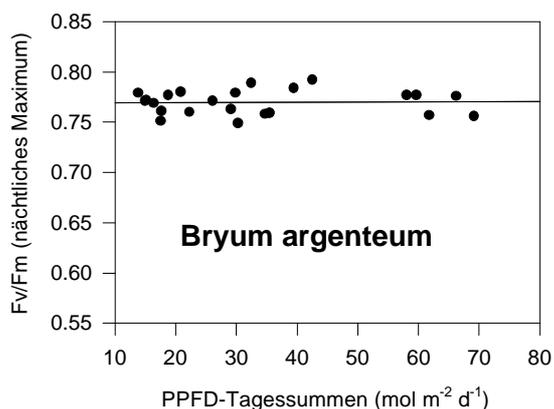
In den Experimenten wurde damit die Absenkung der maximalen relativen Elektronentransportwirksamkeit von PSII regelmäßig von einer Verminderung der Bruttphotosynthese und der Elektronentransportrate durch PSII begleitet. Zumindest bei den untersuchten Thallustemperaturen von  $3^\circ\text{C}$  und  $5^\circ\text{C}$  führte diese Absenkung der Effizienz der Lichtreaktion bei Arten von offen exponierten Standorten nur im Schwachlichtbereich bis zu  $150 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  zu einer Verminderung des photosynthetischen Stoffgewinns.

## 5.6 Die Bedeutung von Photoinhibition im Freiland

### 5.6.1 Photoinhibition an mesischen Standorten

Es stellte sich nun die Frage, inwieweit eine abgesenkte Effizienz der Photosynthese, die die Stoffproduktion der Kryptogamen beeinflussen könnte, auch unter natürlichen Bedingungen am Standort beobachtet werden konnte. Die bereits zur Bestimmung der Aktivitätszeiten der Arten beschriebene Versuchsanordnung der Chl-*a*-Fluoreszenzmessung eignete sich parallel zur Untersuchung von Starklichteffekten auch über längere Zeiträume. Zunächst sollte bei dauerfeuchten Arten des mesischen Standortes gezielt nach Absenkungen des Fv/Fm infolge von Starklicht gesucht werden, da diese ihre photosynthetische Aktivität im Freiland über lange Zeiträume aufrechterhalten konnten und sich so Absenkungen des Fv/Fm infolge hoher Photonenflußdichten von Austrocknungseffekten trennen ließen. Beispielhaft soll eine solche Analyse zunächst an dem Moos *Bryum argenteum* gezeigt werden, das während des gesamten Meßzeitraumes von fließendem Wasser überrieselt wurde, so daß Austrocknungsvorgänge auf der Thallusoberfläche ausgeschlossen werden konnten.

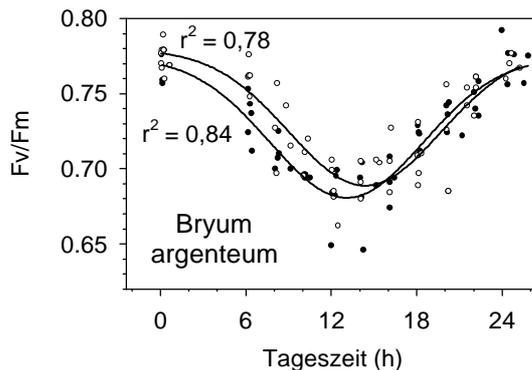
Zunächst konnte untersucht werden, ob mehrstündiges Starklicht langfristige Auswirkung auf die Effizienz der Photosynthese hatte. In Abb. 54 wurde hierzu der höchste nächtliche Fv/Fm gegen die Lichtsummen des Vortages (in mol m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> PPFD) aufgetragen. Die fünf Tage mit sehr hohen Lichtsummen von 60 mol m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> bis 70 mol m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> waren Tage nahezu ohne Bewölkung. Auch an diesen Tagen war jedoch keine Absenkung des maximalen nächtlichen Fv/Fm zu beobachten. Die Steigung der Regressionsgeraden von annähernd 0 zeigt, daß es keinen Zusammenhang zwischen den nächtlichen Fv/Fm und dem Lichtklima des vorangegangenen Tages gab. Länger andauernde chronische Photoinhibition trat also bei *Bryum argenteum* im Freiland nicht auf.



**Abb. 54:** Nächtliche Maxima der maximalen relativen Elektronentransportwirksamkeit von PSII von *Bryum argenteum* unter Freilandbedingungen, aufgetragen gegen die Lichtsummen des Vortages (in mol m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>).

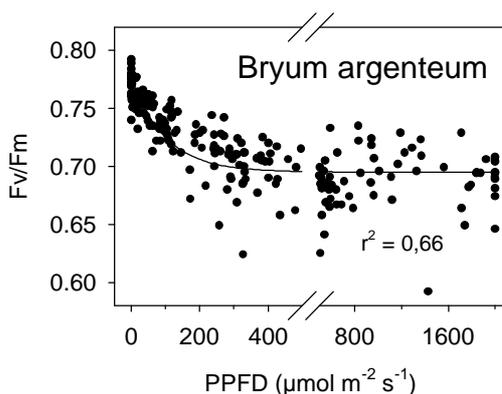
Als nächstes konnte betrachtet werden, ob sich charakteristische Änderungen der maximalen relativen Elektronentransportwirksamkeit im Tagesgang zeigten. In Abb. 55 wurde hierzu der Fv/Fm an fünf sonnigen (schwarze Symbole) und fünf durchgehend bewölkten Tagen (weiße Symbole) im Tagesgang aufgetragen. Die geringsten Standardabweichungen ergaben sich beim Fit der Meßpunkte mit einer asymmetrischen Optimumskurve (Weibull Funktion). Es zeigte sich, daß die Elektronentransportwirksamkeit sowohl an sonnigen als auch an bedeckten Tagen im Verlauf des Vormittags abnahm. Es trat damit regelmäßig,

unabhängig von den Witterungsverhältnissen, eine Verminderung der Effizienz der photosynthetischen Lichtreaktion auf. Die Absenkung des  $F_v/F_m$  am Vormittag verlief an sonnigen Tagen etwas schneller als an Tagen mit starker Bewölkung. Unabhängig von der Witterungslage wurden aber ähnliche Minima beobachtet, die an sonnigen Tagen gegen 12 Uhr mittags und an bewölkten Tagen etwas später gegen 14<sup>30</sup> Uhr erreicht wurden. Die Erholung der Elektronentransportwirksamkeit setzte um etwa 15<sup>30</sup> Uhr ein und verlief an sonnigen und bewölkten Tagen annähernd parallel. Gegen 1<sup>00</sup> - 2<sup>00</sup> Uhr erreichte der  $F_v/F_m$  wieder ähnliche maximale Werte wie in der vorangegangenen Nacht.



**Abb. 55:** Die Veränderung der maximalen relativen Elektronentransportwirksamkeit von PSII von *Bryum argenteum* im Freilandtagesgang. Es wurden Daten von fünf sonnigen (schwarze Symbole) und fünf vollständig bedeckten Tagen (weiße Symbole) dargestellt.

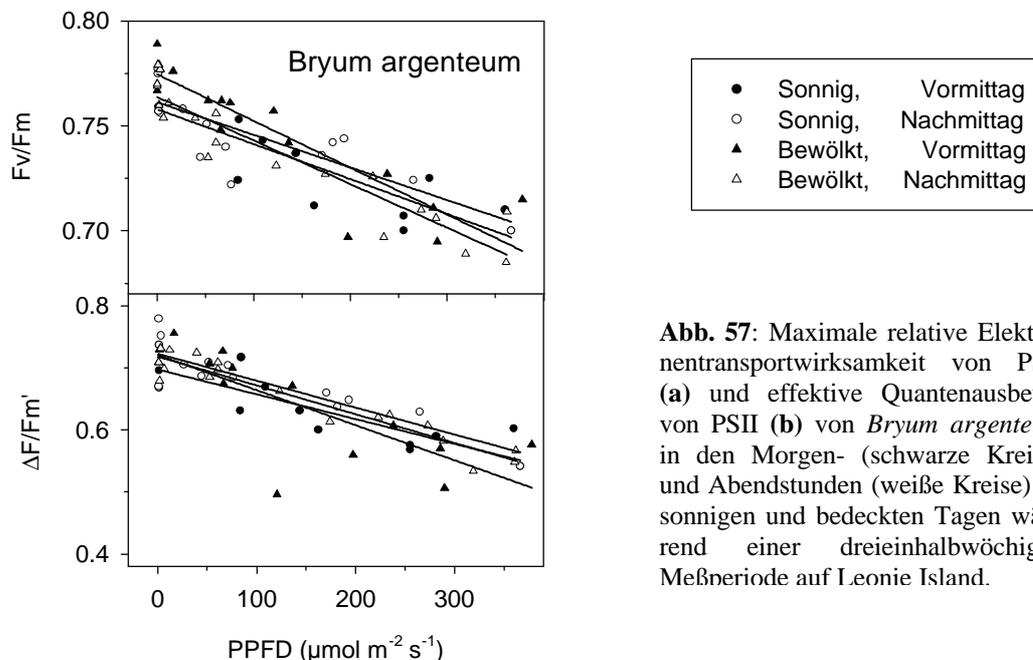
Um zu verdeutlichen, unter welchen Lichtbedingungen die beobachteten Absenkungen der Elektronentransportwirksamkeit auftraten, wurden in Abb. 56 die  $F_v/F_m$ -Werte aller Meßtage den durchschnittlichen PPFD gegenübergestellt, die 30 Minuten vor der Messung herrschten. Die Abbildung belegt, daß die Absenkung des  $F_v/F_m$  lichtabhängig war. PPFD bis etwa  $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  führten hierbei zu einer deutlichen Verminderung der Effizienz der Lichtreaktion mit zunehmenden Photonenflußdichten. Über  $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPFD wurde keine nennenswerte weitere Abnahme der maximalen relativen Elektronentransportwirksamkeit von PSII bei steigenden Lichtstärken mehr beobachtet.



**Abb. 56 :** Die maximale relative Elektronentransportwirksamkeit von PSII von *Bryum argenteum* unter Freilandbedingungen in Abhängigkeit von den durchschnittlichen Photonenflußdichten 30 Minuten vor der Messung.

In den Experimenten an Moosen des mesischen Standortes hatte sich gezeigt, daß Absenkungen der Elektronentransportwirksamkeit unterschiedlich reversibel waren. In der Streuung der  $F_v/F_m$ -Werte bis  $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  könnte sich auch eine unvollständige Erholung verbergen, die in den Abendstunden zu einer verminderten Elektronentransportwirksamkeit geführt haben könnte. Um dies zu prüfen wurde in Abb. 57a die maximale relative

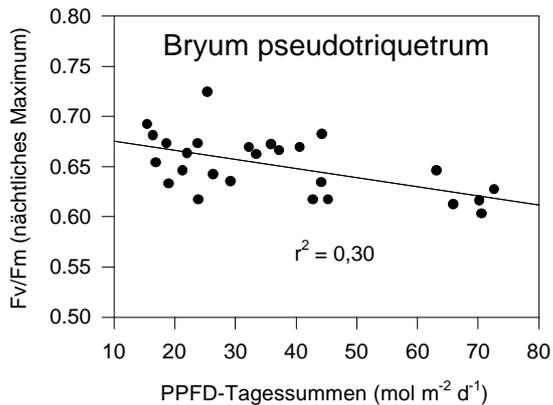
Elektronentransportwirksamkeit bei Photonendichten bis  $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  an jeweils fünf sonnigen und bewölkten Tagen nach Morgen- und Abendstunden differenziert aufgetragen. Photonendichten unter  $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  traten im Meßzeitraum am offen exponierten Standort vor allem während der Morgen- und Abenddämmerung auf. Die Abbildung verdeutlicht, daß sich die lichtabhängige Elektronentransportwirksamkeit von PSII in den Morgen- und Abendstunden an sonnigen wie bewölkten Tagen nicht unterschied. Die im Feld beobachtete Absenkung der Effizienz der photosynthetischen Lichtreaktion war damit bei allen im Feld beobachteten Lichtbedingungen im Tagesverlauf sehr schnell reversibel. Auch bei dem effektiven Quantenertrag von PSII ( $\Delta F/F_m'$ ) wurden keine Unterschiede zwischen Morgen- und Abendstunden sonniger und bedeckter Tage beobachtet (Abb. 57b). Die Experimente unter kontrollierten Bedingungen hatten gezeigt, daß eine kurzfristig reversible Photoinhibition nur bei PPFD unter  $150 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  zu einer Absenkung der Bruttoassimilation führte. Damit ist eine Verminderung der Stoffproduktion durch dynamische Photoinhibition bei *Bryum argenteum* im Freiland nicht zu erwarten.



**Abb. 57:** Maximale relative Elektronentransportwirksamkeit von PSII (a) und effektive Quantenausbeute von PSII (b) von *Bryum argenteum* in den Morgen- (schwarze Kreise) und Abendstunden (weiße Kreise) an sonnigen und bedeckten Tagen während einer dreieinhalbwöchigen Meßperiode auf Leonie Island.

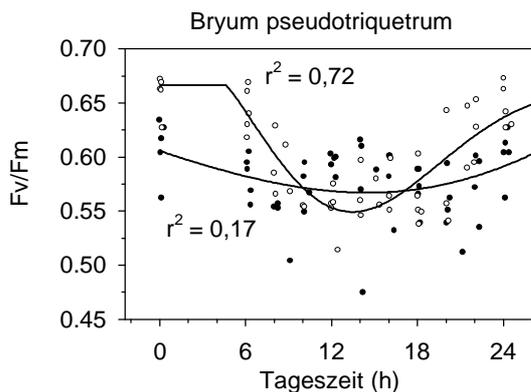
Auch bei anderen Moosen des mesischen Standortes fanden sich, ähnlich wie bei *B. argenteum*, Absenkungen der Elektronentransportwirksamkeit im Tagesverlauf. Oft wurde hier aber besonders an sonnigen Tagen der  $F_v/F_m$  längerfristiger abgesenkt. So fand sich bei *Bryum pseudotriquetrum*, das ebenfalls während des gesamten Meßzeitraumes photosynthetisch aktiv war, im Gegensatz zu *B. argenteum* eine Abhängigkeit zwischen maximalem nächtlichen  $F_v/F_m$  und der Tageslichtsumme des Vortages (Abb 58).

Auch bei der Veränderung der Elektronentransportwirksamkeit im Tagesverlauf ergaben sich bei *B. pseudotriquetrum* deutliche Unterschiede zwischen sonnigen und bedeckten Tagen. Während sich an bedeckten Tagen ein ähnlicher Tagesgang der Elektronentransportwirksamkeit fand wie bei *B. argenteum*, war der  $F_v/F_m$  an sonnigen Tagen dauerhaft



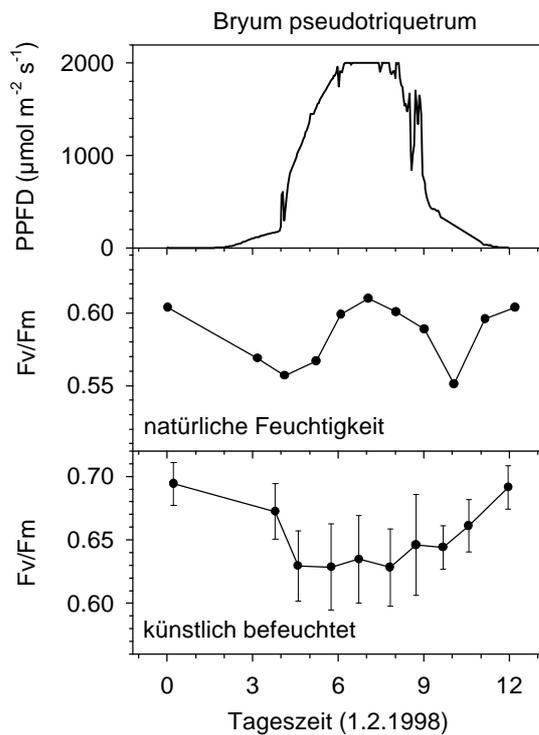
**Abb. 58:** Nächtliche Maxima der maximalen relativen Elektronentransportwirksamkeit von PSII von *Bryum pseudotriquetrum* unter Freilandbedingungen, aufgetragen gegen die Lichtsummen des Vortages (in mol m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>).

leicht abgesenkt und änderte sich im Tagesverlauf nur geringfügig (Abb. 59). Trug man Fv/Fm gegen das jeweils herrschende Licht vor der Messung auf (nicht gezeigt), ergab sich an bedeckten Tagen, wie bei *B. argenteum*, eine ähnliche lineare Abhängigkeit in den Morgen- wie Abendstunden. An sonnigen Tagen fand sich dagegen nur am Morgen eine geringe Abnahme des Fv/Fm, während die Werte am Abend auf niedrigem Niveau konstant blieben.



**Abb. 59:** Die Veränderung der maximalen relativen Elektronentransportwirksamkeit von PSII von *Bryum pseudotriquetrum* im Freilandtagesgang. Es wurden Daten von fünf sonnigen (schwarze Symbole) und fünf vollständig bedeckten Tagen (weiße Symbole) dargestellt.

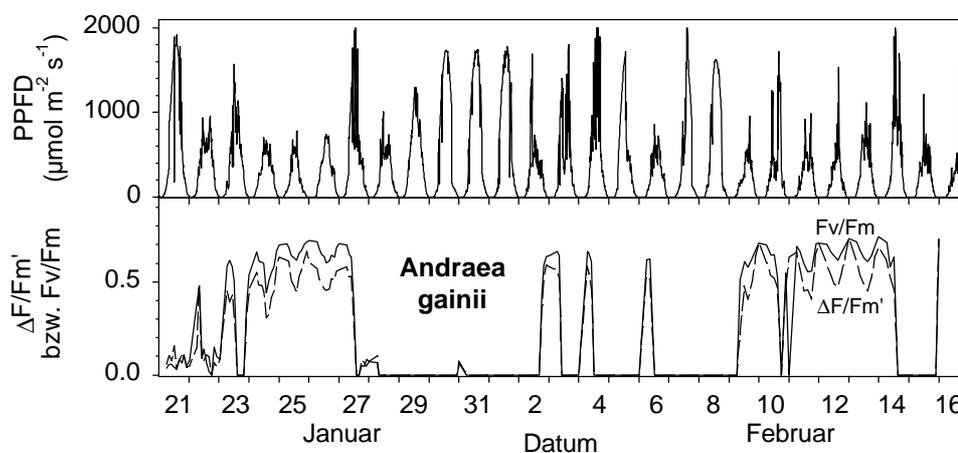
Ähnlich wie bei *B. pseudotriquetrum* fand sich auch bei *Brachythecium austrosalebrosum*, *Pohlia cruda* und *Sanionia uncinata* eine längerfristige Absenkung der Elektronentransportwirksamkeit an sonnigen Tagen. Diese Absenkung war aber wohl eher durch eine oberflächliche Antrocknung der Moospolster als durch eine chronische Photoinhibition der Photosynthese zu erklären. Im Gegensatz zu den Thalli unter natürlichen Bedingungen zeigten Thalli von *Bryum pseudotriquetrum*, *Brachythecium austrosalebrosum* und *Sanionia uncinata*, die unter natürlichen Licht- und Temperaturbedingungen durch Besprühen mit Wasser dauerhaft feucht gehalten wurden, auch an sonnigen Tagen eine Absenkung der Elektronentransportwirksamkeit im Tagesgang und eine vollständige Erholung. Am Beispiel von *B. pseudotriquetrum* wurde an einem sonnigen Tagen der Fv/Fm im Tagesgang von einem Thallus unter natürlichen Feuchtebedingungen und von zehn Thalli, die durch Besprühen künstlich feucht gehalten wurden, gegenübergestellt (Abb. 60). Der unter natürlichen Feuchtebedingungen im Freiland gemessene Thallus wies in den Morgenstunden zunächst, wie üblich, eine Absenkung der Effizienz von PSII auf.



**Abb. 60:** Die Veränderung der maximalen relativen Elektronentransportwirksamkeit von PSII von *Bryum pseudotriquetrum* an einem sonnigen Tag (a). Es wurde ein Thallus unter natürlichen Feuchtebedingungen (b) mit den Mittelwerten von zehn Thalli, die durch Besprühen künstlich feucht gehalten wurden (c), verglichen.

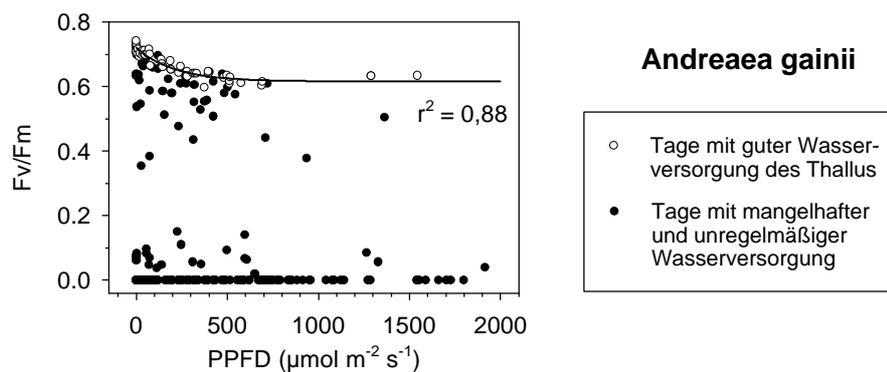
Als die Photonenflußdichten im Tagesverlauf stark anstiegen, nahm auch der Fv/Fm zu. Sobald geringere Lichtintensitäten herrschten, nahm der Fv/Fm zunächst wieder ab, bevor er sich in den späten Abendstunden erholte. Unter den gleichen Licht- und Temperaturbedingungen zeigten die durch Sprühen dauerhaft feucht gehaltenen Thalli von *B. pseudotriquetrum* eine ähnliche Fv/Fm-Charakteristik im Tagesgang wie *B. argenteum* an sonnigen Tagen. Die nächtlichen Höchstwerte des Fv/Fm lagen dabei in der gleichen Höhe, die unter natürlichen Feuchtebedingungen nach bewölkten Tagen erreicht wurde. Es scheint daher, daß bei den Chl-*a*-Messungen bei *B. pseudotriquetrum* an sonnigen Tagen Austrocknungseffekte an der Thallusoberfläche die lichtbedingte Absenkung des Fv/Fm im Tagesverlauf überlagern. Die Zunahme des Fv/Fm bei hohen Lichtintensitäten könnte sich durch eine An-trocknung der Thallusoberfläche, die die einfallenden PPFD abschirmt, erklären lassen. Ähnliche Effekte fanden sich bei *S. uncinata* und *Pohlia cruda* an sonnigen Tagen.

### 5.6.2 Photoinhibition an xerischen Standorten

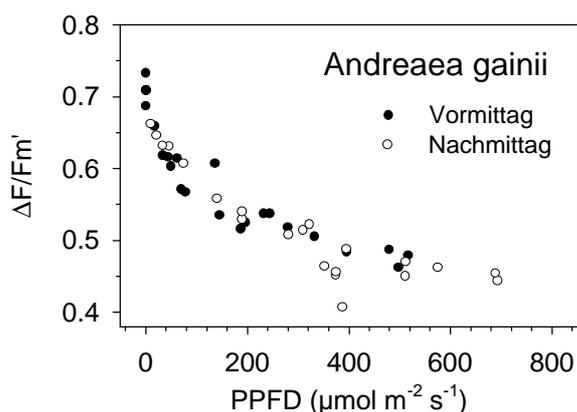


**Abb. 61:** Tagesgänge der Photonenflußdichte, der maximalen relativen Elektronentransportwirksamkeit und der effektiven Quantenausbeute von PSII von *Andreaea gainii* am natürlichen Standort auf Leonie Island.

Selbst bei den Arten des mesischen Standortes überlagerten damit bei sonnigem Wetter Austrocknungsvorgänge die lichtbedingte Veränderung der Photosyntheseeffizienz. Noch vorsichtiger müssen damit Effekte bewertet werden, die bei Arten des xerischen Standortes zu beobachten waren. Aus den Tagesgängen des Lichtklimas und der Chl-*a*-Fluoreszenz des Mooses *A. gainii* war zu ersehen, daß bei Moosen des xerischen Standortes zumindest an einigen bedeckten Tagen mit ausreichendem Niederschlag noch eine durchgehend hohe Elektronentransportwirksamkeit von PSII beobachtet werden konnte (Abb. 61). An Tagen, an denen nur kurze Regenschauer das Moos befeuchteten, wurde dagegen oft keine maximale nächtliche Elektronentransportwirksamkeit erreicht.



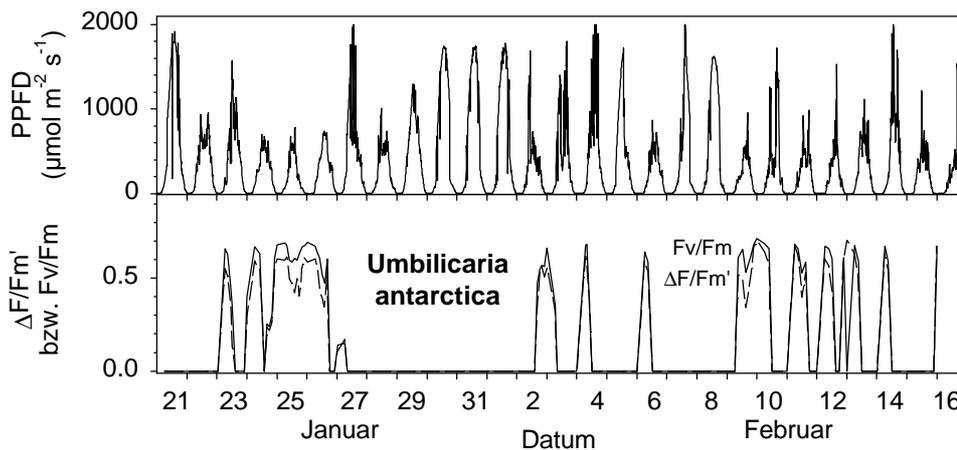
**Abb. 62:** Die maximale relative Elektronentransportwirksamkeit von PSII von *Andreaea gainii* unter Freilandbedingungen in Abhängigkeit von den durchschnittlichen Photonenflußdichten 30 Minuten vor der Messung. Die Werte sind unterteilt in Tage, an denen der Thallus durch Niederschlag konstant feucht gehalten wurde (weiße Symbole), und in Tage, an denen es durch Wassermangel zu Austrocknungserscheinungen kam (schwarze Symbole).



**Abb. 63:** Der effektive Quantenertrag von PSII von *Andreaea gainii* an Tagen mit guter Wasserversorgung in Abhängigkeit von den durchschnittlichen Photonenflußdichten 30 Minuten vor der Messung. Schwarze Symbole kennzeichnen am Vormittag, weiße Symbole am Nachmittag gemessenen Werte.

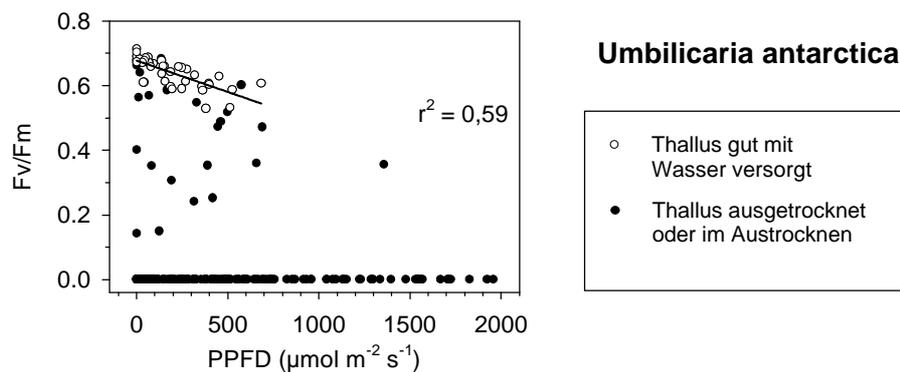
In Abb. 62 wurde daher die photonenflußabhängige maximale relative Elektronentransportwirksamkeit von PSII der Tage mit konstant guter Wasserversorgung des Thallus (weiße Symbole) den Tagen gegenübergestellt, an denen der Thallus zumindest zeitweilig austrocknete (schwarze Symbole). Betrachtete man lediglich die Tagesgänge konstanter photosynthetischer Aktivität, so wurde der  $F_v/F_m$  bei Photonenflußdichten zwischen 0 bis 400  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  von 0,75 auf etwa 0,60 abgesenkt. Höhere Photonenflußdichten verursachten keine weitere Absenkung. Zweimal traten während

der Tage konstanter Aktivität Photonenflußdichten um  $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  auf. Die lichtabhängige Veränderung des  $F_v/F_m$  ähnelte damit den Moosen der mesischen Standorte. Da sich auch die effektiven Quantenerträge am Vormittag und am Nachmittag kaum unterschieden (Abb. 63), muß auch bei *A. gainii* davon ausgegangen werden, daß die Photosyntheseleistung im Meßzeitraum nicht durch Photoinhibition vermindert wurde. Ähnliche Verhältnisse fanden sich bei *Ceratodon purpureus*, dem zweiten untersuchten Moos am xerischen Standort.



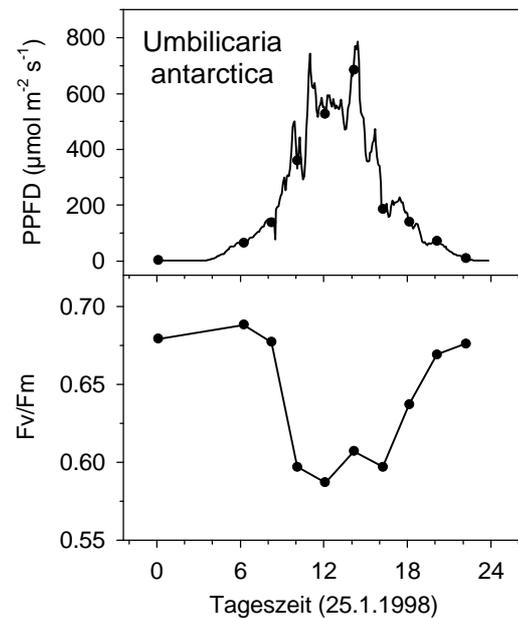
**Abb. 64:** Tagesgänge der Photonenflußdichte, der relativen Elektronentransportwirksamkeit und der effektiven Quantenausbeute von PSII von *Umbilicaria antarctica* am natürlichen Standort auf Leonie Island.

Bei den Strauch- und Nabelflechten des xerischen Standortes mit noch kürzeren Aktivitätszeiten wurden dagegen kaum noch volle Tagesgänge mit durchgehender metabolischer Aktivität beobachtet. Wie Abb. 64 belegt, war die Nabelflechte *Umbilicaria antarctica* während der gesamten Meßperiode nur an einem bewölkten, regnerischen Tag durchgehend

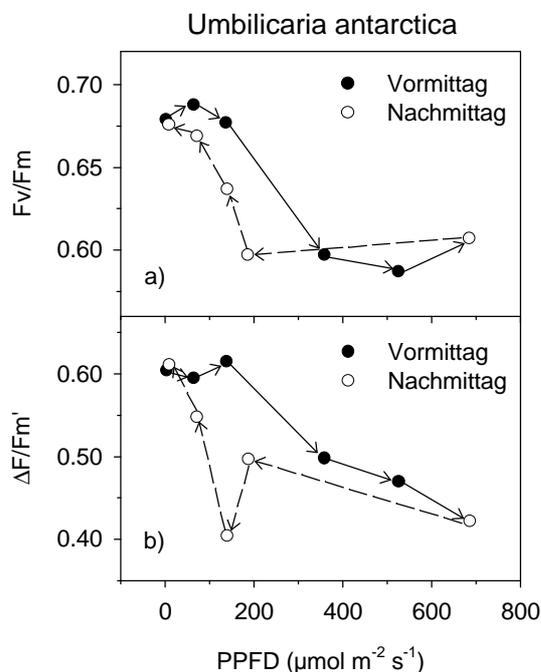


**Abb. 65:** Die maximale relative Elektronentransportwirksamkeit von PSII von *Umbilicaria antarctica* unter Freilandbedingungen in Abhängigkeit von den durchschnittlichen Photonenflußdichten 30 Minuten vor der Messung. Die Werte sind unterteilt in Tage, an denen der Thallus durch Niederschlag konstant feucht gehalten wurde (weiße Symbole), und in Tage, an denen es durch Wassermangel zu Austrocknungserscheinungen kam (schwarze Symbole).

aktiv. Bei diesen Arten mußte daher noch sorgfältiger zwischen aktiven und inaktiven Perioden unterschieden werden. In Abb. 65 wurde wiederum die relative Elektronentransportwirksamkeit in Abhängigkeit von den herrschenden Photonenflußdichten betrachtet. Weiße Symbole kennzeichnen die Meßwerte, bei denen die  $F_0$ -Werte darauf hindeuten, daß die Flechte gut mit Wasser versorgt war. Dies wurde während der Meßperiode nur bei Photonenflußdichten unter  $700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  beobachtet. Im Vergleich mit dem Moos *A. gainii* streuten die  $F_v/F_m$ -Werte bei *U. antarctica* beträchtlich, was sich auch in den Regressionskoeffizienten von  $r^2 = 0,59$  bei *U. antarctica* gegenüber  $r^2 = 0,88$  bei *A. gainii* widerspiegelt. An dem einzigen Tag mit durchgehend metabolischer Aktivität, an dem auch die höchsten Photonenflußdichten im aktiven Zustand auftraten, zeigte *Umbilicaria antarctica*, ähnlich wie die Moose mesischer und xerischer



**Abb. 66:** Die Photonenflußdichten und die Veränderung der maximalen relativen Elektronentransportwirksamkeit von PSII an dem einzigen Tag mit konstanter metabolischer Aktivität von *Umbilicaria antarctica* während des Meßzeitraumes.

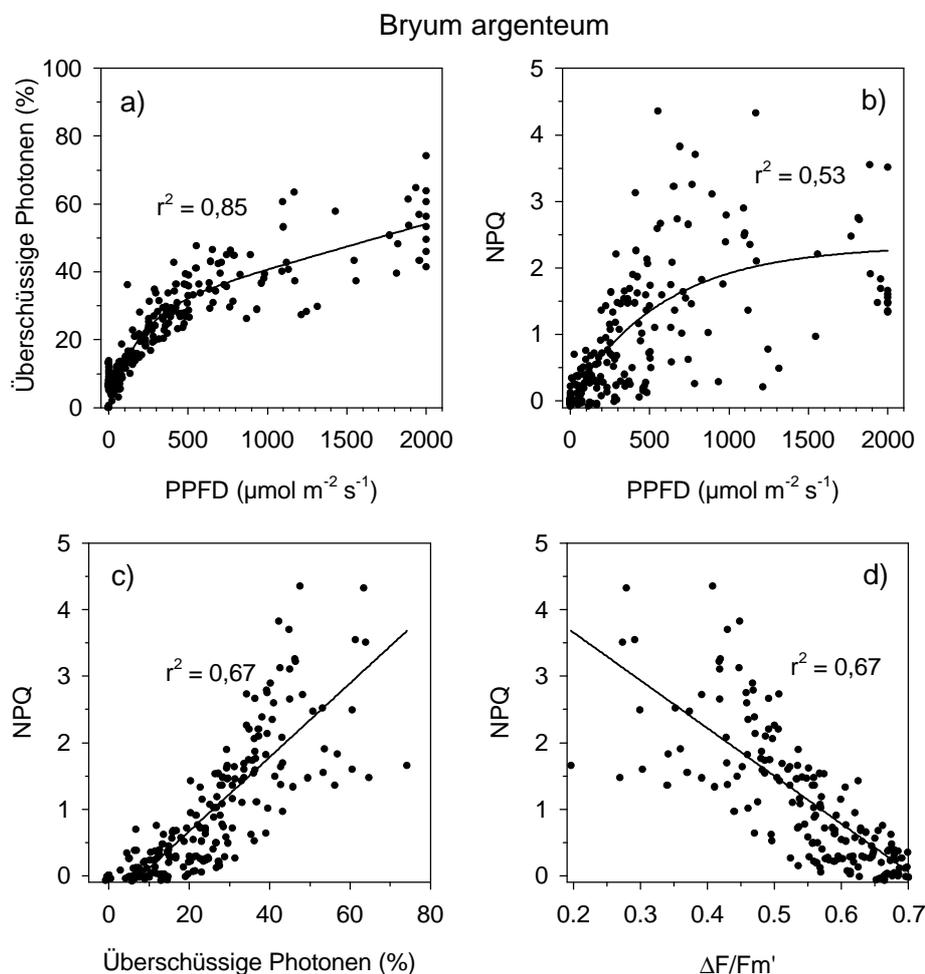


**Abb. 67:** Die Lichtabhängigkeit der maximalen relativen Elektronentransportwirksamkeit (a) und der effektiven Quantenausbeute von PSII (b) am 25.1.1998. Die Pfeile verdeutlichen die Meßreihenfolge während des Tagesganges.

Standorte, eine Absenkung der Elektronentransportwirksamkeit von 0,7 auf 0,6 (Abb. 66). Die Absenkung des  $F_v/F_m$  in den Morgenstunden lief hierbei schneller ab als die nachmittägliche Erholung. In Abb. 67 wurden daher die im Tagesablauf gemessenen Werte von  $F_v/F_m$  gegen die jeweils herrschende Photonenflußdichte aufgetragen. Die zeitliche Abfolge der Meßwerte wurde durch Pfeile gekennzeichnet. Werte vom Vormittag wurden durch schwarze Symbole, Nachmittagswerte durch weiße Symbole dargestellt. Der Vergleich vormittäglicher und nachmittäglicher Werte veranschaulichte, daß sich die Elektronentransportwirksamkeit von PSII in den Abendstunden deutlich verzögert erholte. Dies führte auch zu einer verminderten effektiven Quantenausbeute von PSII und könnte daher, bei niedrigen herrschenden Photonenflußdichten, zu einer Verminderung der Stoffproduktion durch Photoinhibition führen.

## 5.7 Die Regulierung der Photosyntheseeffizienz durch den Xanthophyllzyklus

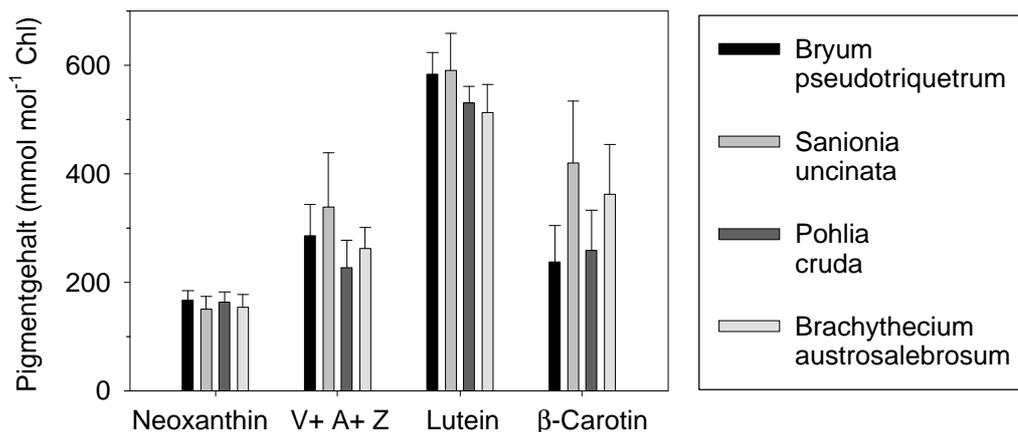
Bei keinem der Moose mesischer Standorte wurden unter Freilandbedingungen Effekte von Photoinhibition beobachtet. Da diese Moose unter allen im Feld auftretenden Lichtbedingungen photosynthetisch aktiv waren, traten jedoch, wie in Abb. 68a am Beispiel von *Bryum argenteum* gezeigt, regelmäßig Photonenintensitäten auf, die die Kapazität der Photosynthese übertrafen. Diese ließen sich nach der bereits vorgestellten Formel [2] relativ zur herrschenden Photonenflußdichte aus den Messungen der Chl-*a*-Fluoreszenz berechnen. Als  $F_v/F_m$  wurde hierbei jeweils der Höchstwert der vorhergehenden Nacht verwendet. Da überschüssige Photonen zu einem Elektronenrückstau und zu übermäßigen Protonengradienten über der Membran der Thylakoide führen, verfügen grüne Pflanzen über kurzfristige regulative Mechanismen, um die in den Lichtsammelkomplexen auftre-



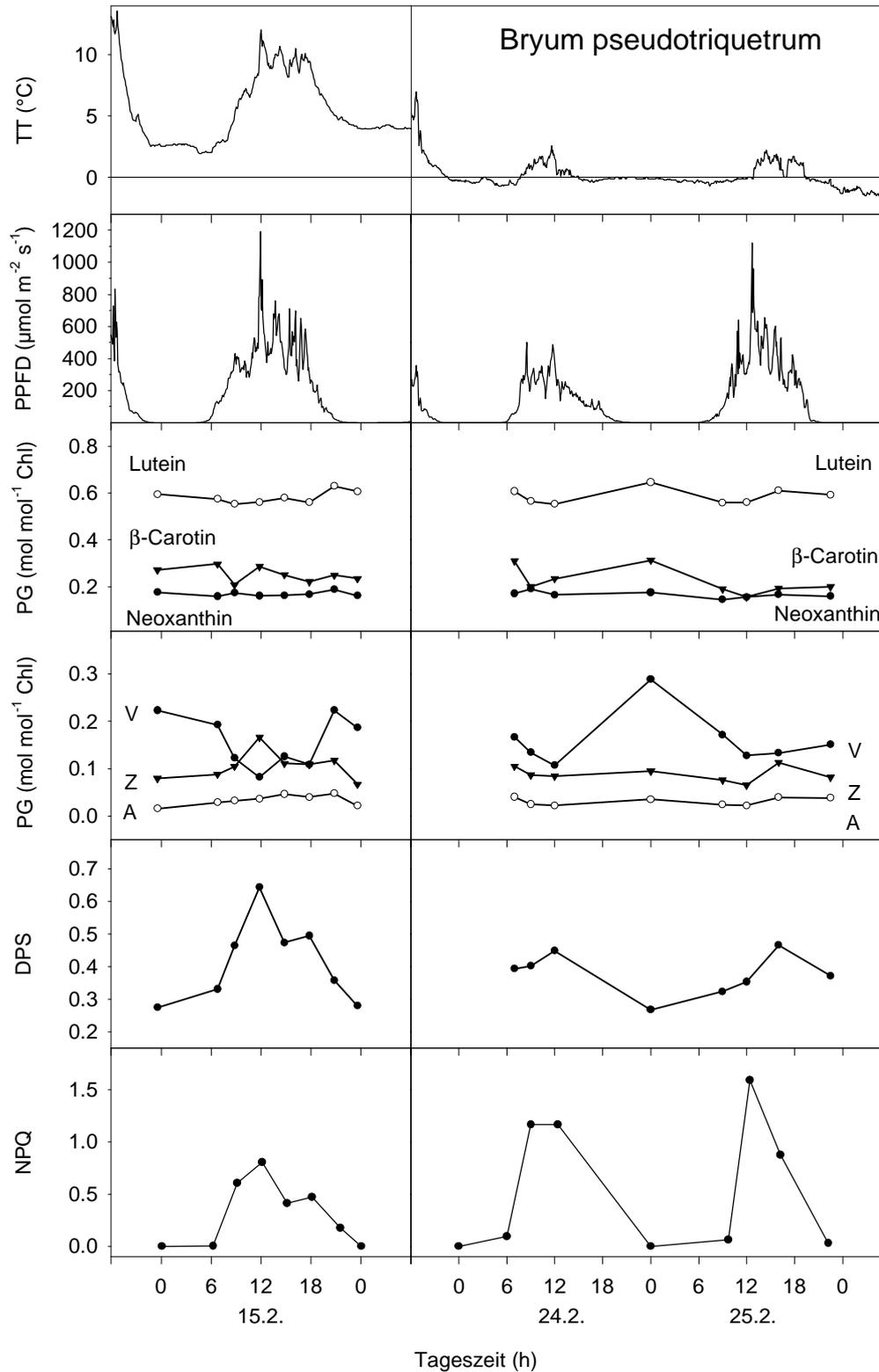
**Abb. 68:** Lichtbedingungen und Charakteristika der Lichtreaktion der Photosynthese von *Bryum argenteum* unter Freilandbedingungen auf Leonie Island. Dargestellt wurde der relative Anteil der überschüssigen Photonen an den gemessenen Photonenflußdichten (a), das Verhältnis der „nicht-photosynthetischen Fluoreszenzauslöschung (NPQ)“ zu im Freiland auftretenden PPFD (b) sowie die Abhängigkeit des NPQ von den überschüssigen Photonen (c) und der effektiven Quantenausbeute von PSII (d).

tenden überschüssigen Anregungsenergien unschädlich zu machen. Der Umfang dieser Prozesse läßt sich durch den Fluoreszenzparameter NPQ (nicht-photosynthetische Fluoreszenzauslöschung = non-photochemical quenching) bestimmen. Wie die Abb. 68b zeigt, nahm NPQ unter Feldbedingungen mit der herrschenden Photonenflußdichte zu. Es trat hierbei jedoch eine starke Streuung der Meßpunkte auf. Eine lineare Abhängigkeit mit deutlich geringerer Streuung ergab sich dagegen, wenn NPQ gegen die Anzahl der relativen überschüssigen Photonen (Abb. 68c) oder gegen die effektive Quantenausbeute von PSII aufgetragen wurde (Abb. 68d).

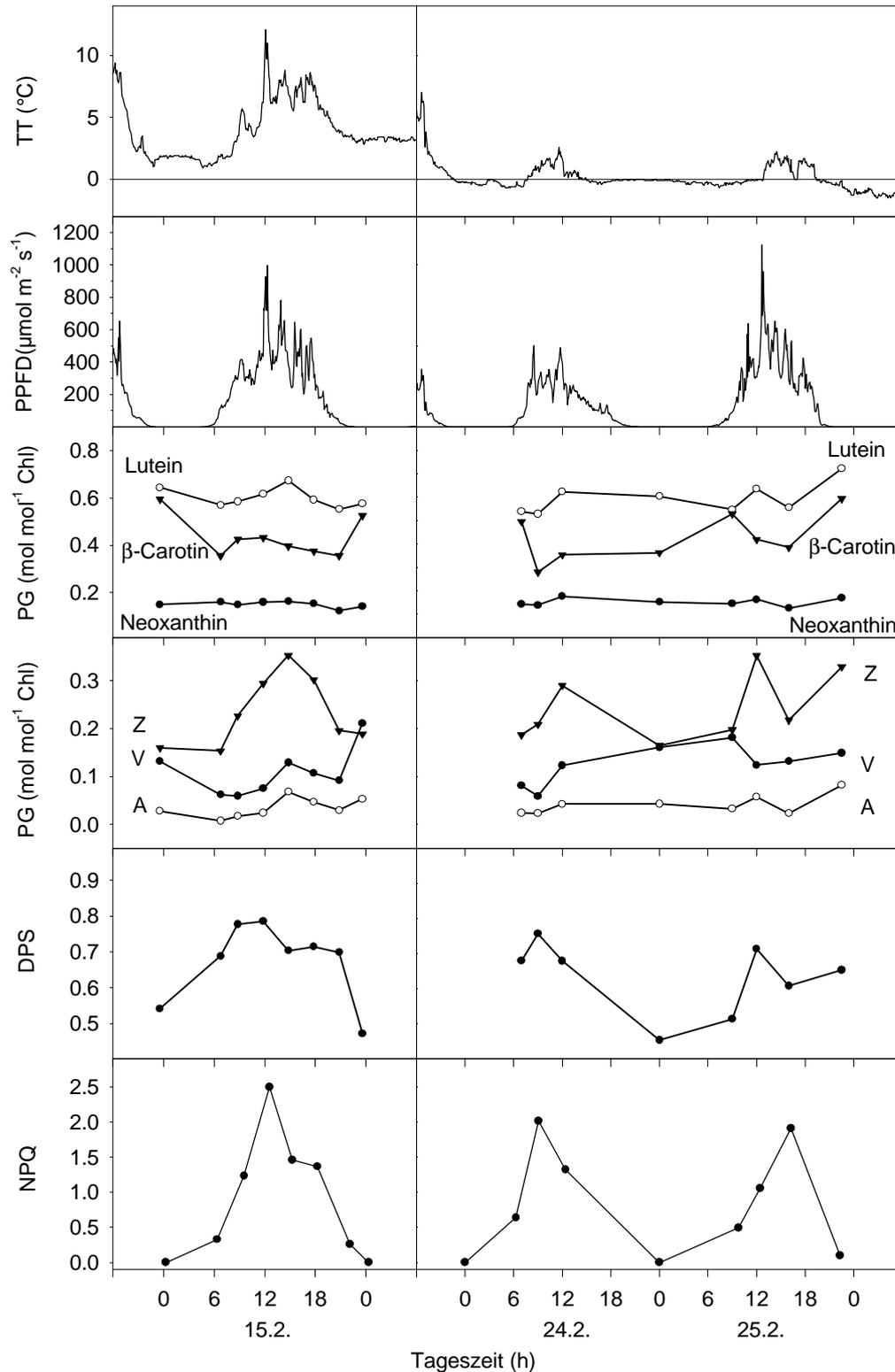
Diese Ergebnisse stimmen gut mit der inzwischen weithin akzeptierten Theorie überein, daß die dem NPQ zugrundeliegenden Prozesse aktiv den prozentualen Anteil der Anregungszustände im LHCPII regeln, der direkt als Wärme abgegeben wird und damit nicht in die Elektronentransportkette der Lichtreaktion fließt. Die beobachtete lineare Abhängigkeit des NPQ von den im Freiland auftretenden überschüssigen Photonen könnte darauf hindeuten, daß die „nicht photosynthetische Fluoreszenzauslöschung“ unter allen natürlich auftretenden PPFD so eingeregelt werden konnte, daß überschüssige Photonen unschädlich gemacht wurden. Als wichtiger Prozeß zur aktiven Regulierung der Wärmedissipation wird bei den grünen Pflanzen und bei Flechten mit Grünalgensymbionten der Xanthophyllzyklus angesehen (DEMMIG-ADAMS & ADAMS III, 1996a). Es sollte nun untersucht werden, ob sich die Veränderungen des NPQ der untersuchten Moose im Freiland durch die Carotinoidverhältnisse erklären ließen. Hierzu wurden unter natürlichen Bedingungen an drei ausgewählten Tagen Proben der Moose *Bryum pseudotriquetrum*, *Brachythecium austro-salebrosum*, *Pohlia cruda* und *Sanionia uncinata* direkt im Feld in flüssigen Stickstoff überführt und mittels HPLC auf Veränderungen ihrer Carotinoidgehalte im Tagesverlauf untersucht.



**Abb. 69:** Mengenverhältnisse der regelmäßig in größeren Mengen auftretenden Carotinoide bei im Freiland in flüssigen Stickstoff überführten Thalli der Moose *Bryum pseudotriquetrum*, *Sanionia uncinata*, *Pohlia cruda* und *Brachythecium austro-salebrosum*. Von jedem Moos wurden 45 Proben untersucht. Die Pigmente wurden relativ zu dem in der Probe enthaltenen Chlorophyll *a+b* dargestellt. Die Pigmente des Xanthophyllzyklus Violaxanthin (V), Antheraxanthin (A) und Zeaxanthin (Z) wurden als Summe betrachtet.



**Abb. 70:** Die Veränderung der Carotinoidgehalte und der „nicht-photosynthetischen Fluoreszenzauslöschung“ (NPQ) von *Bryum pseudotriquetrum* im Freiland auf Leonie Island. Dargestellt wurden die Thalustemperaturen (TT in °C) und die Photonendichten auf der Thallusoberfläche ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) sowie die Pigmentgehalte regelmäßig auftretender Carotinoide (PG in mmol pro mol Chlorophyll *a+b*). Jeder Meßpunkt der Pigmentgehalte stellt den Mittelwert von drei Proben dar. Aus den Pigmentgehalten von Violaxanthin (V), Antheraxanthin (A) und Zeaxanthin (Z) ließ sich der De-Epoxidationsstatus (DPS) berechnen, der mit dem aus der Chl-*a*-Fluoreszenz errechneten NPQ verglichen werden kann.

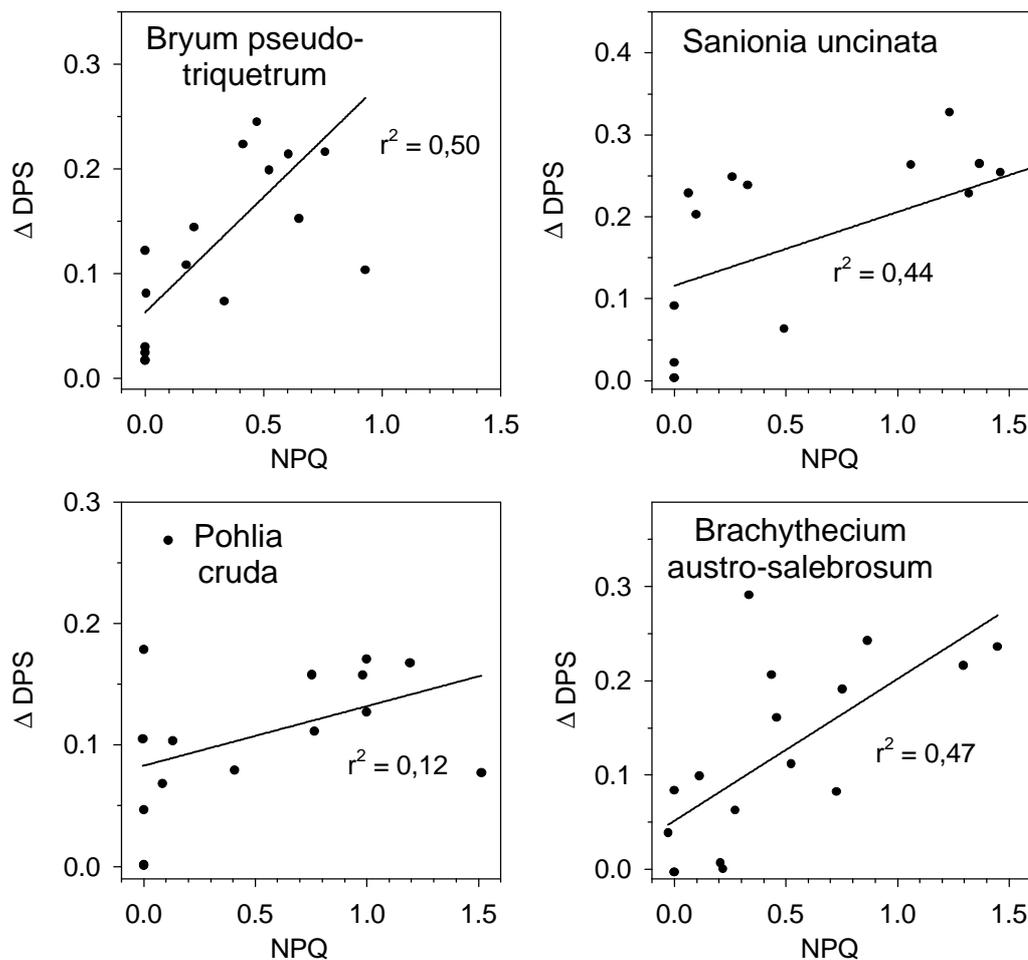


**Abb. 71:** Die Veränderung der Carotinoidgehalte und der „nicht-photosynthetischen Fluoreszenzauslöschung“ (NPQ) von *Sanionia uncinata* im Freiland auf Leonie Island. Dargestellt wurden die Thallustemperaturen (TT in °C) und die Photonendichten auf der Thallusoberfläche ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) sowie die Pigmentgehalte regelmäßig auftretender Carotinoide (PG in mmol pro mol Chlorophyll *a+b*). Jeder Meßpunkt der Pigmentgehalte stellt den Mittelwert von 3 Proben dar. Aus den Pigmentgehalten von Violaxanthin (V), Antheraxanthin (A) und Zeaxanthin (Z) ließ sich der De-Epoxidationsstatus (DPS) berechnen, der mit dem aus der Chl-*a*-Fluoreszenz errechneten NPQ verglichen werden kann.

Als regelmäßig in größeren Mengen auftretende Carotinoide waren bei allen vier Moosen Neoxanthin, Lutein und  $\beta$ -Carotin sowie die am Xanthophyllzyklus beteiligten Pigmente Violaxanthin, Antheraxanthin und Zeaxanthin (Abb. 69) vorhanden. Die Werte stellen jeweils Mittelwerte von 45 Proben dar und wurden in Promille des in der Probe enthaltenen Chlorophyll-*a+b*-Gehaltes dargestellt. In den höchsten Konzentrationen von knapp  $600 \text{ mmol mol}^{-1}$  Chl trat Lutein auf. Neoxanthin machte etwa  $180 \text{ mmol mol}^{-1}$  Chl aus. Bei diesen beiden Pigmenten waren die Konzentrationen bei allen vier Moosen sehr ähnlich. Ein etwas größerer interspezifischer Unterschied trat beim  $\beta$ -Carotin auf, das bei *Sanionia uncinata* und *Brachythecium austro-salebrosum* in etwas höheren Konzentrationen von über  $300 \text{ mmol mol}^{-1}$  Chl auftrat als bei den anderen beiden Moosen. Auch bei den Pigmenten des Xanthophyllzyklus waren leichte Unterschiede zu finden. Die höchsten Konzentrationen von etwas über  $300 \text{ mmol mol}^{-1}$  Chl ergaben sich bei *S. uncinata*, gefolgt von *Bryum pseudotriquetrum* und *B. austro-salebrosum*. Bei *Pohlia cruda* wurden die geringsten Konzentrationen von  $220 \text{ mmol mol}^{-1}$  Chl gemessen.

Am Beispiel von *B. pseudotriquetrum* und *S. uncinata* wurden in Abb. 70 und 71 die Klimabedingungen an den Probetagen den Pigmentverhältnissen und dem NPQ gegenübergestellt. Die Beprobungen fanden am 15.2., 24.2. und 25.2.1998 statt. Alle Tage waren wechselnd bewölkt. Während am 15.2. Thallustemperaturen von  $3^\circ\text{C}$  in der Nacht und von über  $10^\circ\text{C}$  am Tag beobachtet wurden, lagen die Thallustemperaturen am 24.2. und 25.2. deutlich niedriger. Während der Nacht wurden hier Temperaturen unter  $0^\circ\text{C}$  gemessen. Tagsüber stiegen die Temperaturen nicht über  $3^\circ\text{C}$ . Während sich die Konzentrationen der Pigmente Lutein,  $\beta$ -Carotin und Neoxanthin bei beiden Moosen nur wenig änderten, waren bei den zum Xanthophyllzyklus gehörenden Pigmenten deutliche tageszeitliche Veränderungen festzustellen. Bei *Bryum pseudotriquetrum* (Abb. 70) lag Violaxanthin in der Nacht in den höchsten Konzentrationen vor. Bei Belichtung nahm es am 15.2. bis zum Mittag deutlich ab und lag schließlich in geringerer Konzentration vor als Zeaxanthin, das parallel dazu anstieg. Zur Nacht hin waren diese Pigmentänderungen reversibel. Ähnliche Verhältnisse fanden sich am 24.2. und 25.2., wobei hier die Abnahme des Violaxanthin nicht von einer Zunahme des Zeaxanthin begleitet wurde. Der Antheraxanthingehalt war während der gesamten Zeit konstant niedrig. Bei *S. uncinata* (Abb. 71) lag dagegen der Zeaxanthingehalt während der drei Meßtage höher als der Violaxanthingehalt. Im Tagesverlauf nahm die Zeaxanthinkonzentration an allen drei Meßtagen deutlich zu, was nur von einer geringfügigen Abnahme und manchmal sogar von einer leichten Zunahme des Violaxanthinspiegels begleitet wurde. Auch hier änderte sich der Antheraxanthingehalt im Tagesverlauf nur geringfügig. Bei beiden Moosen führten die Konzentrationsänderungen der Xanthophyllzykluspigmente zu einer tageszeitlichen Veränderung des De-Epoxidationsstatus (DPS). Der DPS lag hierbei bei *B. pseudotriquetrum* in der Nacht mit etwa 0,25 deutlich niedriger als bei *S. uncinata* mit etwa 0,5. An dem wärmeren Tag (15.2.) stieg der DPS bei *B. pseudotriquetrum* von 0,3 auf 0,65. An den kälteren Tagen wurde dagegen nur eine Zunahme auf 0,4 beobachtet. *S. uncinata* erreichte dagegen an allen drei Meßtagen einen mittäglichen DPS von über 0,7.

Parallel zum De-Epoxidationsstatus änderte sich auch NPQ im Tagesgang. In Abb. 72 wurden daher die zur gleichen Zeit bestimmten Werte von NPQ und DPS aller vier beprobten Moose gegenübergestellt. Der DPS wurde dabei als Differenz zum niedrigsten Wert der vorigen Nacht dargestellt ( $\Delta$ DPS). Bei den Moosen *B. pseudotriquetrum*, *S. uncinata* und *B. austro-salebrosum* fand sich eine lineare Abhängigkeit der beiden Faktoren mit Regressionskoeffizienten von 0,50, 0,44 und 0,47. Bei *Pohlia cruda* veränderte sich der DPS dagegen mit zunehmendem NPQ nur geringfügig, was neben einer beobachteten hohen Streuung der Werte zu einem Regressionskoeffizienten von 0,12 führte.



**Abb. 72:** Die Abhängigkeit des De-Epoxidationsstatus (DPS) von der „nicht-photosynthetischen Fluoreszenzauslöschung“ (NPQ) der Moose *Bryum pseudotriquetrum*, *Sanionia uncinata*, *Pohlia cruda* und *Brachythecium austro-salebrosum* unter Freilandbedingungen an drei Meßtagen (15.2., 24.2. und 25.2.1998) auf Leonie Island.

## 6 DISKUSSION

### 6.1 Vegetationszusammensetzung und poikilohydre Lebensweise

Die Vegetation der terrestrisch antarktischen Ökosysteme wird weitgehend von Kryptogamen insbesondere aus den Gruppen der Laubmoose und der Flechten dominiert (LONGTON, 1988b; KAPPEN, 1993; GREEN *et al.*, 1999). Eine besondere Eigenschaft der meisten Flechten und Moose ist die Poikilohydrie, das bedeutet der Wasserzustand der Kryptogamenthalli wird nicht reguliert und steht weitgehend im Equilibrium mit der Umgebung (HARTUNG *et al.*, 1998). Viele poikilohydre Lebewesen sind hierbei in der Lage, ohne Schädigung nahezu vollständig auszutrocknen (Eurypoikilohydrie nach KAPPEN & VALLADARES, 1999).

Die poikilohydre Lebensweise ist primär als eine Strategie zum Umgang mit schlechter und unregelmäßiger Wasserversorgung zu sehen. Durch Übergang in den ausgetrockneten, metabolisch inaktiven Zustand können Trockenperioden überdauert werden, die für homoiohydre Organismen tödlich wären. Dies führt insbesondere in Extremlebensräumen wie der Antarktis, in der infolge niedriger Temperaturen und mangelnder Bodenbildung für Homoiohydre Lebewesen keine kontinuierliche Wasserzufuhr gesichert ist, zur Dominanz von Kryptogamen (KENNEDY, 1993). Die Austrocknung der Thalli photoautotropher poikilohydrer Lebewesen schränkt hierbei die Zeiten, die zur Kohlenstoffassimilation genutzt werden können, oft beträchtlich ein. Eine Studie, die die Photosynthese und die Bedeutung von Streß bei poikilohydreren Lebewesen unter natürlichen Bedingungen untersucht, muß daher immer den Wasserzustand der untersuchten Organismen unter Freilandbedingungen berücksichtigen.

Der Wasserzustand von Kryptogamen ist unter Freilandbedingungen jedoch nur schwer über längere Zeiträume zu bestimmen. Für eine Abschätzung der Produktivität anhand von langfristigen Messungen des Mikroklimas und der Niederschläge in Kombination mit dem CO<sub>2</sub>-Gaswechsel unter kontrollierten Bedingungen eignen sich hierbei bedingt Arten, die nur von Niederschlagswasser aktiviert werden (LANGE *et al.*, 1998). Hierbei muß aber das durch den Thallusbau bedingte spezifische Wasseraufnahme- und Austrocknungsverhalten der Kryptogamenthalli (GIMINGHAM & SMITH, 1971; RUNDEL, 1988; HUISKES *et al.*, 1997) berücksichtigt werden. Noch schwerer abzuschätzen ist oft die Bedeutung von fließendem Wasser. Dieses stammt in der Antarktis häufig aus schmelzendem Schnee, durch dessen Ausaperung es großräumig (WINKLER, 2000) und kleinräumig (SCHROETER *et al.*, 1992; KAPPEN *et al.*, 1998b) zu ganz unterschiedlicher Wasserverfügbarkeit kommen kann. Durch eine Miniaturisierung der Instrumente ist es inzwischen möglich, Messungen des CO<sub>2</sub>-Gaswechsels unter natürlichen Klimabedingungen am Standort in der Antarktis durchzuführen (KAPPEN *et al.*, 1987). Eine diskontinuierliche Messung des Gaswechsels in Kombination mit Wägungen zur Bestimmung des Thalluswassergehaltes (LANGE *et al.*, 1984) erlaubt damit erstmals die parallele Messung der Photosynthese und des Wasserzustandes antarktischer Kryptogamen unter natürlichen Bedingungen (KAPPEN *et al.*, 1990b;

SCHROETER *et al.*, 1991b; SANCHO *et al.*, 1997; SCHLENSOG *et al.*, 1997b). Die Messung des CO<sub>2</sub>-Gaswechsels unter Freilandbedingungen ist jedoch extrem arbeitsintensiv und nur unter hohem methodischen Aufwand zu automatisieren (LANGE *et al.*, 1997).

Ein anderer methodischer Ansatz zur Bestimmung der wasserabhängigen Photosyntheseleistung wurde von SCHROETER *et al.* (1991b) vorgestellt. Hier wird die Chl-*a*-Fluoreszenz von PSII als metabolisches Aktivitätssignal genutzt und damit auf den Wasserzustand der Organismen zurückgeschlossen (siehe auch HOVENDEN *et al.*, 1994; HOVENDEN & SEPPELT, 1995). So lassen sich am natürlichen Standort sowohl zeitliche als auch räumliche wasserbedingte Aktivitätsmuster poikilohydrer Kryptogamen auflösen (SCHROETER *et al.*, 1992; 1997b; KAPPEN *et al.*, 1998b). Da die Messung der Chl-*a*-Fluoreszenz zumindest bei Organismen mit C<sub>3</sub>-Photosynthese keinen direkten Rückschluß auf die Kohlenstoffassimilation zuläßt (KRALL & EDWARDS, 1992; GREEN *et al.*, 1998), wurden die Aktivitätssignale von SCHROETER & SCHULZ (1995) mit Mikroklimamessungen sowie Messungen des CO<sub>2</sub>-Gaswechsels unter kontrollierten Bedingungen verknüpft. So konnte eine mehrjährige Kohlenstoffbilanz am Beispiel der Strauchflechte *Usnea aurantiaco-atra* bestimmt werden (SCHROETER *et al.*, in press). Die Chl-*a*-Fluoreszenz wurde auch in der vorliegenden Studie genutzt, um die wasserabhängige Aktivität von Kryptogamen im natürlichen Lebensraum zu messen. Erstmals wurde hier an einer hohen Anzahl antarktischer Arten unterschiedlicher Standorte parallel über einen längeren Zeitraum die wasserabhängige Photosyntheseaktivität im Freiland bestimmt.

Das Vorkommen der unterschiedlichen Wuchsformen der Kryptogamen wird in der Antarktis vor allem durch die Wasserverfügbarkeit am Standort bestimmt (LONGTON, 1988b). Dies führt wiederum zu charakteristischen Vegetationsausprägungen an den Standorten. Die weithin gebräuchlichen Klassifizierungen der maritim-antarktischen Vegetation orientieren sich daher an den am Standort vorherrschenden Pflanzengruppen und ihren morphologisch-anatomischen Charakteristika (GIMINGHAM, 1967; SMITH & CORNER, 1973; LONGTON, 1988a; SMITH, 1996). Für eine Reihe von antarktischen Arten typischer Vegetationseinheiten liegen mit der vorliegenden Arbeit erstmals Daten über die wasserabhängigen Photosyntheseaktivität im natürlichen Lebensraum vor.

Ein Unterschied der Vegetation mesischer, von fließendem Wasser profitierender Standorte und xerischer Standorte, die fast ausschließlich von Niederschlagswasser profitieren, war sowohl auf Livingston Island als auch auf Leonie Island augenscheinlich. An Standorten, die von fließendem Wasser zumindest im Untergrund profitieren, bilden die untersuchten Arten *Bryum pseudotriquetrum*, *Sanionia uncinata*, *Pohlia cruda* und *Brachythecium austro-salebrosum* Gesellschaften von mehreren Quadratmetern Durchmesser. *B. pseudotriquetrum*, das während des gesamten Meßzeitraumes metabolisch aktiv war, kommt hierbei bevorzugt in den am besten wasserversorgten Bereichen vor. Das endohydriche Moos baut hier mächtige Polster bis über 20 cm Tiefe auf. Ähnlich große Polsterformen sind auch bei *B. austro-salebrosum* zu beobachten (siehe auch OCHYRA, 1998), das oft als eine Charakterarter einer eigenen Assoziation der „Tall Moss Cushion Subformation“ betrachtet wird (SMITH, 1996). Der in unserer Studie gemessene Thallus zeigte je-

doch eher eine flache Wuchsform und war im schlechter wasserversorgten, flachgründigen Randbereich einer extensiven Moospolsterformation zu finden, in der *B. pseudotriquetrum* dominierte. Wie die Messung der Aktivitätszeiten belegte, trockneten diese Randbereiche während sonniger, warmer Tage regelmäßig aus. Ebenfalls eine Austrocknung während sonniger Tage zeigte sich bei dem Laubmoos *Pohlia cruda*, das auf die flachgründigeren Bereiche der Gesellschaften beschränkt zu sein schien.

Auf Leonie Island fanden sich innerhalb dieser Gesellschaften in degradierten Bereichen, die oft deutlich über die umgebenden Moospolster hinausragten, kompakte, stark pigmentierte Matten der Lebermoose *Barbilophozia hatcheri* und *Cephaloziella varians*, die geringere Aktivitätszeiten als die anderen Moose des mesischen Standortes aufwiesen. Sie zeigten oft tagesperiodisch wechselnd aktive und inaktive Phasen. An vielen trockenen Tagen scheinen hier die Kapillarkräfte der Moose nicht stark genug zu sein, um dem Untergrund ausreichend Wasser zu entnehmen. Die regelmäßige nächtliche Erholung von *B. hatcheri* (siehe Abb. 20) sowie weitere Beobachtungen im Feld deuten darauf hin, daß dies nicht an einer mangelnden Verfügbarkeit von Wasser im Untergrund lag. Beide Lebermoosarten kamen auch mit einzelnen Thalli regelmäßig in den großen Polstern der Laubmoosarten vor. Aber erst in degradierten Bereichen, die sich durch die ungünstigeren Wasserverhältnisse erklären könnten, gelangen diese im Reinbestand flachgründige Matten bildenden Lebermoose zur Dominanz.

*Sanionia uncinata* markiert auf der anderen Seite den Übergang zu der deutlich niedrigerwüchsigen und damit austrocknungsanfälligeren „Bryophyte Carpet and Mat subformation“ (SMITH, 1996), die in der maritimen Antarktis weit verbreitet und besonders auf feuchtem Rohboden auf Strandterrassen gut ausgeprägt ist (GIMINGHAM & SMITH, 1970; LINDSAY, 1971). *S. uncinata* scheint jedoch in seinen Feuchtigkeitsansprüchen über eine sehr weite Amplitude zu verfügen (GIMINGHAM & SMITH, 1970; SMITH & GIMINGHAM, 1976) und drang sowohl auf Livingston Island als auch auf Leonie Island bis in die xerischen Bereiche vor.

Die Messungen an *B. pseudotriquetrum* zeigten, daß die hydrologisch günstigsten Bereiche der mesischen Standorte eine dauerhafte photosynthetische Aktivität ermöglichen. Wenn eine ausreichende Wasserversorgung im Untergrund gewährleistet war, waren die vorherrschenden Moosarten auch an sonnigen Tagen ununterbrochen aktiv (SCHLENSOG & SCHROETER, in press). Dies stimmt mit Messungen von NOAKES & LONGTON (1988) überein, die in Laborexperimenten bei 10°C und 40% relativer Luftfeuchte zeigten, daß die Wasseraufnahme von einer feuchten Oberfläche und der Transport an die Thallusoberfläche ausreichen, um endohydrische Moosarten (wie *Polytrichum alpinum*) ausreichend mit Wasser zu versorgen, und sogar zu einer Übersättigung bei ektohydrischen Moosen (*Sanionia uncinata* und *Schistidium antarctici*) führen. Eine weitergehende Analyse der Chl-*a*-Fluoreszenz im Freiland verdeutlichte jedoch, daß in längeren Zeiträumen ohne Niederschlagsereignisse die Wasserversorgung aus dem Untergrund anscheinend nicht ausreichend gewährleistet war. Die an der Oberfläche der Moose auftretenden hohen Wasserspannungen an sonnigen Tagen führten unter diesen Bedingungen zu einer suboptimalen

Wasserversorgung der Thallusoberfläche. Die einzige Kryptogamenart, die während des gesamten Meßzeitraumes keine Austrocknungserscheinungen zeigte, war damit das ständig von Wasser überrieselte Moos *Bryum argenteum*.

Alle weiteren untersuchten Arten kamen an xerischen Standorten vor, die während des Meßzeitraumes lediglich von Niederschlagswasser versorgt wurden, das meist schnell versickerte (siehe auch LONGTON, 1988b; KAPPEN, 1993). Die vorherrschenden eurypoikilohydrischen Kryptogamen zeigten infolgedessen stark eingeschränkte Aktivitätszeiten. Diese variierten jedoch so stark, daß sie sich nicht allein durch die unterschiedliche Wasserverfügbarkeit im Habitat erklären ließen, schon weil die untersuchten Thalli oft in unmittelbarer Nachbarschaft zu finden waren. Modifizierend kamen hier morphologisch-anatomische Unterschiede im Thallusbau der einzelnen Arten hinzu, die zu Unterschieden in der Wasseraufnahme, -leitung und -speicherung im Thallus führten.

Das Moos *Polytrichum alpinum* weist, wie alle Arten der Gattung, ein Reihe von Sondermerkmalen auf, die sonst eher für den Wasserhaushalt Höherer Pflanzen typisch sind. Rhizoide sorgen für eine Akkumulation von Lockersubstrat, aus dem Wasser aufgenommen werden kann und das somit als externer Wasserpeicher dient. Die Wasserleitung erfolgt zum Teil endohydrisch durch spezialisierte Leitgewebe (BAYFIELD, 1973), und die Transpiration ist durch eine Wachskutikula auf der Blattoberfläche stark eingeschränkt (CLAYTON-GREENE *et al.*, 1985). Durch ein Zusammenklappen der Blätter bei Trockenheit kann die Transpiration nochmals vermindert werden (NOAKES & LONGTON, 1989). Diese Anpassungen ermöglichen eine für Moose erstaunlich weitgehende Kontrolle des Wasserhaushalts und erklären damit die von uns gemessenen für das xerische Habitat sehr langen Aktivitätszeiten. Oft konnte das Moos noch Tage nach dem letzten Niederschlagsereignis metabolische Aktivität aufweisen. Kurze Trockenperioden, die für die anderen Arten vom xerischen Standort von Perioden inaktiven Metabolismus unterbrochen waren, wurden regelmäßig im aktiven Zustand überbrückt. Der Besitz von Abschlußgeweben beinhaltet jedoch auch Nachteile, da Wasser nur in sehr geringem Umfang über die Blattoberfläche aufgenommen werden kann. Wie der Verlauf der maximalen relativen Quanteneffizienz und der Elektronentransportrate zeigte, wurde der Transpirationsschutz damit erkaufte, daß mitunter lange Zeiträume vergingen, ehe bei Wiederaufsättigung eine maximale Effizienz des Photosyntheseapparates erreicht wurde. Dies dürfte daran gelegen haben, daß mehr Wasser zur Verfügung stehen mußte als bei ektohydrischen Moosen, um im Rohboden im Rhizoidbereich Wasserspannungen zu erzeugen, die dem Moos eine volle Turgeszenz ermöglichen. Die herabgesenkte Effizienz führte auch zu einer Verminderung der Elektronentransportrate und dürfte die Produktivität herabsetzen.

*Ceratodon purpureus* und *Andreaea gainii* bildeten am xerischen Standort kleine kompakte Moospolster aus. Die Arten sind charakteristische Bestandteile typischer „Short moss cushion and turf subformation“-Gesellschaften. Mitunter können sie auch vereinzelt in der Flechtentundra vorkommen. Die kleine Polster bildenden Arten ermöglichen eine für Moose nur geringe Wasserspeicherung. Dies dürfte der Hauptgrund für die kurzen Aktivitätszeiten im Freiland sein. Bei einsetzendem Niederschlag sättigten sich beide Moose um-

gehend auf und erreichten schnell eine maximale Photosyntheseaktivität. Neben der Polstergröße könnte eine unterschiedliche Pigmentierung die Zeiten metabolischer Aktivität beeinflussen. Die *Andreaea*-Arten waren dunkel bis schwarz pigmentiert. Dies führte an sonnigen Tagen schnell zu einer starken Erhitzung des Thallus, erhöhte damit die Evaporation stark und beschleunigte die Austrocknung. Schließlich könnte auch eine kleinräumige Reliefierung des soliden Gesteins, auf dem sich die Arten meistens befanden, die Aktivitätszeiten beeinflussen, da alle Moose in der Lage waren, Wasser kapillar vom Untergrund aufzunehmen.

Die untersuchten Flechten wiesen zumeist infolge nur sehr geringer Wasserspeicherkapazität kürzere Aktivitätszeiten auf. Die Strauchflechte *Stereocaulon alpinum* bildet Polster bis hin zu kleinen Matten, die noch in einem begrenzten Umfang zur Speicherung der Feuchtigkeit führen. *Usnea antarctica* ist mit ihrer locker strauchigen Wuchsform dagegen kaum zur Wasserspeicherung in der Lage (HUISKES *et al.*, 1997). Die Strauchflechte wies dennoch längere Aktivitätszeiten als die drei untersuchten Nabelflechten der Gattung *Umbilicaria* auf. Dies könnte daran liegen, daß die strauchige *U. antarctica* aufgrund ihrer Wuchsform Niederschläge und Taufall sehr erfolgreich auskämmen konnte (LANGE & KILIAN, 1985). Bei den Nabelflechten fanden sich zwischen der substrathygrophytischen und am Standort größere Thalli bildenden *Umbilicaria antarctica* nur geringfügig längere Aktivitätszeiten als bei den kleinen Thalli der Arten *Umbilicaria decussata* und *Umbilicaria umbilicarioides*.

Die untersuchten Arten wiesen damit an den Standorten je nach Wasserversorgung deutlich unterschiedliche Zeiten metabolischer Aktivität auf. Dies legt nahe, daß die Wasserverfügbarkeit am Standort einen direkten Einfluß auf die Produktivität der von poikilohydrischen Lebewesen beherrschten Vegetationseinheiten hat. Die Messungen belegen außerdem, daß auch mesische Standorte in ihrer Wasserversorgung kleinräumig und zeitlich sehr variabel sind. Hierbei muß zusätzlich bedacht werden, daß viele der mesischen Standorte nur zeitweilig im Jahr gut wasserversorgt sind. So fanden sich nur wenige Meter von dem Meßstandort entfernt üppige Moospolster, die zu dieser Zeit des Jahres auch nur durch Niederschlag befeuchtet wurden. Die Moosmatten von *S. uncinata*, die zu Beginn der Meßperiode trotz trockenem Wetter sehr gut wasserversorgt waren, begannen gegen Ende der Meßperiode auszutrocknen. Eine Modellierung der Kohlenstoffbilanz antarktischer Kryptogamen setzt daher auch bei Arten mesischer Standorte eine Kenntnis der Aktivitätszeiten unter natürlichen Bedingungen voraus. Diese lassen sich durch die hier vorgestellte Methode zur Messung der Chl-*a*-Fluoreszenz erstmals mit vertretbarem Aufwand bestimmen.

## 6.2 Die Bedeutung der Poikilohydrie für die Streßvermeidung

Die Messung der Zeiträume, in denen poikilohydre Kryptogamen metabolisch aktiv sind, kann in Verbindung mit parallel durchgeführten Mikroklimamessungen dazu genutzt werden, das physiologisch relevante Mikroklima (SCHROETER, 1997) zu bestimmen. Dieses für

den Metabolismus entscheidende Klima kann sich deutlich von den Klimaverhältnissen des Lebensraumes unterscheiden. Bei den daueraktiven Arten des mesischen Standortes waren dies vor allem erhöhte Thallustemperaturen, die bei starker Strahlung oft deutlich von der umgebenden Lufttemperatur abwichen. Die Arten des xerischen Lebensraumes trockneten jedoch bei höheren Temperaturen und Lichtstärken schnell aus. Auch hier unterscheidet sich das physiologisch relevante Mikroklima deutlich von den Standortbedingungen. Die Auswirkungen sind allerdings verhältnismäßig gering, wenn man die im Lebensraum am häufigsten auftretenden Photonenflußdichten und Temperaturen betrachtet. Bei allen gemessenen Arten lagen die herrschenden Photonenflußdichten zu über 70% unter  $500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPFD. Auch die am häufigsten gemessenen Temperaturen des physiologisch relevanten Mikroklimas waren bei allen Arten ähnlich und unterschieden sich kaum von den Standortbedingungen. Deutliche Unterschiede fanden sich dagegen bei den extremen Licht- und Temperaturbedingungen.

Den poikilohydrinen Lebewesen steht mit dem dehydrierten, metabolisch inaktiven Zustand ein Resistenzzustand zur Verfügung, der homoiohydrinen Pflanzen fehlt (BEWLEY, 1995; KAPPEN & VALLADARES, 1999). In besonderem Maße trifft dies auf die Temperaturresistenz von Flechten zu (KAPPEN & LANGE, 1970; KAPPEN & LANGE, 1972; KAPPEN, 1973), aber auch einige Moose können aufgrund ihrer Austrocknungs- und Temperaturresistenz selbst hohe Gebirge in der kontinentalen Antarktis besiedeln (SMITH, 2000). Der metabolisch inaktive Zustand ist außerdem oft ein wirksamer Schutz gegen starke Strahlung im photosynthetisch aktiven Bereich (BILGER *et al.*, 1989; SMIRNOFF, 1993). Sind die Lebewesen im metabolisch aktiven Zustand gegen einen Streß empfindlich, im ausgetrockneten inaktiven Zustand hingegen in hohem Grade resistent, so kann die poikilohydre Lebensweise als wirkungsvolle Strategie zur Streßvermeidung angesehen werden, wenn die Streßereignisse unter natürlichen Bedingungen bevorzugt im inaktiven Zustand auftreten. Der Umfang der Vermeidung wurde in der vorliegenden Studie quantitativ gefaßt, so daß der Grad der Streßvermeidung in Bezug auf ungünstige Temperatur- und Lichtbedingungen verschiedener Arten miteinander verglichen werden kann.

Bezüglich der Bedeutung der Poikilohydrie zur Vermeidung niedriger Temperaturen lassen sich in dieser Studie kaum Aussagen treffen. Die Lufttemperaturen fielen während des Meßzeitraumes im antarktischen Sommer auf Leonie Island nur für kurze Zeiten während nächtlicher Fröste unter den Gefrierpunkt. Die niedrigsten im Meßzeitraum gemessenen Temperaturen aktiver Thalli lagen hier bei  $-1,5^\circ\text{C}$ . Diese Temperaturen traten jedoch nur während der frühen Morgenstunden, kurzfristig auf. Die Temperaturen lagen damit in einem Bereich, bei dem keine Kälteschädigung bei antarktischen Moose und Flechten zu erwarten ist (KAPPEN, 1993; LARCHER, 1994; SCHROETER, 1997). Auch eine nennenswerte Verminderung der Stoffproduktion ist durch solche Temperaturen nicht zu erwarten. Wie KAPPEN *et al.* (1989) zeigten, können antarktische Moose auch bei Temperaturen von deutlich unter  $0^\circ\text{C}$  positive Nettphotosyntheseraten erzielen. Die Photosynthese erlosch hier meist bei Temperaturen um  $-7^\circ\text{C}$ . An Flechten wurden unter Freilandbedingungen sogar positive Nettphotosyntheseraten bis zu  $-17^\circ\text{C}$  gemessen (SCHROETER *et al.*, 1994).

Thallustemperaturen von über 50°C, wie sie bei *Andreaea gainii* gefunden wurden, können dagegen potentiell zu einer Hitzeschädigung führen. Untersuchungen an Moosen im aktiven Zustand zeigten zumeist Resistenzgrenzen zwischen 39 - 49 °C (LANGE, 1955; DIRCKSEN, 1964; BIEBL, 1967; NÖRR, 1974; KAPPEN & SMITH, 1980). Flechten sind im aktiven Zustand oft hitzeempfindlicher. Erste irreversible Schädigungen wurden hier bei Temperaturen ab 33°C gefunden (LANGE, 1953; LANGE *et al.*, 1975; KAPPEN & SMITH, 1980; MACFARLANE & KERSHAW, 1980; KAPPEN, 1981; SCHROETER *et al.*, 1991a; SHIRAZI *et al.*, 1996; JENSEN *et al.*, 1997). Im trockenen Zustand sind Moose und Flechten jedoch meist deutlich hitzeresistenter (LANGE, 1953; LANGE, 1955; RICHARDSON, 1981; KERSHAW, 1985; KAPPEN & VALLADARES, 1999). Extrem hohe Thallustemperaturen traten während der Meßperiode nur bei dem stark dunkel pigmentierten Moos *A. gainii* auf und waren bei dieser Art auf den metabolisch inaktiven Zustand beschränkt. Die höchste Thallustemperatur, die bei *A. gainii* im aktiven Zustand gemessen wurde, lag bei 34,8°C. Bei keiner der anderen Arten traten im aktiven Zustand Thallustemperaturen über 31°C auf. Bei Moosen der mesischen Standorte sorgte offensichtlich die Evaporationskühlung dafür, die Temperaturen an der Thallusoberfläche niedrig zu halten. Dagegen waren höhere Thallustemperaturen am xerischen Standort größtenteils auf den metabolisch inaktiven Zustand beschränkt. Die Poikilohydrie trägt damit zur Vermeidung hoher Thallustemperaturen bei.

Auch unterhalb des für eine Hitzeschädigung relevanten Temperaturbereiches können hohe Thallustemperaturen zu einer Verminderung der Stoffproduktion beitragen, da die Dunkelrespiration und eventuell auch die Photorespiration stark zunehmen. Bei einer Reihe antarktischer Moosarten wurden bei unterschiedlichen Temperaturen um 20°C negative Nettophotosyntheseraten festgestellt (GREEN *et al.*, 1999). Bei Flechten der maritimen Antarktis liegen die oberen Temperaturkompensationspunkte zwischen 15°C und 30°C (KAPPEN *et al.*, 1987; KAPPEN, 1993). Die Temperaturoptima schwanken bei Moosen zwischen 5°C und 25°C (LONGTON, 1988b) und liegen bei Flechten meist etwas niedriger bei Werten zwischen 5°C und 15°C (LONGTON, 1988b; KAPPEN, 1993). Temperaturoptima der Nettophotosynthese sind hierbei allerdings stark lichtabhängig. Bei niedrigen Photonendichten verschiebt sich das Optimum regelmäßig in niedrigere Temperaturbereiche (GREEN *et al.*, 1999). In der vorliegenden Studie konnte gezeigt werden, daß sich das physiologisch relevante Temperaturklima von den Lufttemperaturen am Standort vor allem dadurch unterscheidet, daß die Häufigkeit der auftretenden Thallustemperaturen im aktiven Zustand im Bereich zwischen 0°C und 10°C zunahm. Die Poikilohydrie trägt damit dazu einer Modifikation der Temperaturbedingungen am Standort bei und verschiebt diese in einen für Flechten und Moose günstigen Bereich. Besonders scheinen hiervon die an den xerischen Standorten dominierenden Flechten zu profitieren.

Auch zur Vermeidung von Lichtstreß könnte das Austrocknen der poikilohydrischen Organismen beitragen. Im inaktiven Zustand sind Moose und Flechten zumeist auch gegen starke Strahlung im sichtbaren Wellenlängenbereich extrem resistent. Hierbei wird eine Entkopplung der LHCP von PSII diskutiert (BILGER *et al.*, 1989; SMIRNOFF, 1993). Inzwischen

wurde zwar bei einigen Flechten auch eine Beeinträchtigung des Photosyntheseapparates nach Einwirkung von hohen Photonenflußdichten im lufttrockenen Zustand beobachtet (VALLADARES *et al.*, 1995; GAUSLAA & SOLHAUG, 1996). Bei den in dieser Studie untersuchten Moosen und Flechten wird eine solche Schädigung jedoch nicht angenommen. Bei keiner der Arten fand sich, nachdem sie an drei Sonnentagen mit Photonenflußdichten über  $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  ausgesetzt waren, eine Verzögerung in der Aktivierung der Photosynthese. Hingegen zeigten eine Reihe von Untersuchungen, daß hydratisierte Flechten und Moose unter Laborbedingungen empfindlich auf die Einwirkung von Starklicht reagieren (COXSON, 1987a; COXSON, 1987b; DEMMIG-ADAMS *et al.*, 1990a; 1990b; 1990c; SEEL *et al.*, 1992; MANRIQUE *et al.*, 1993; VALLADARES *et al.*, 1995). Treten hohe Strahlungsintensitäten daher bevorzugt im inaktiven, resistenten Zustand auf, kann dies zu einer Vermeidung der Photoinhibition der Photosynthese beitragen.

Die untersuchten offen exponierten Arten sind im Lebensraum alle weitgehend den gleichen Photonenflußdichten ausgesetzt. Leichte Unterschiede sind dabei vor allem auf die Neigungswinkel der Thalli zurückzuführen, denen die Position der PPF-D-Sensoren angepaßt war. Die Auswirkungen des unterschiedlichen Austrocknungsverhaltens ließen sich damit viel direkter miteinander vergleichen als die Auswirkungen auf die Thallustemperaturen. Es zeigte sich, daß mit abnehmenden Aktivitätszeiten unter natürlichen Bedingungen besonders hohe Photonenflußdichten ( $> 1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) zunehmend im inaktiven Zustand auftraten. PPF-D unter  $500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  traten dagegen im physiologisch relevanten Lichtklima vermehrt auf. Es konnte in einem Vergleich von 15 Arten gezeigt werden, daß diese Tendenzen direkt linear abhängig von den metabolischen Aktivitätszeiten waren. Die Vermeidung hoher Lichtintensitäten lag bei Arten des mesischen Standortes zwischen 0% und 30%, bei den Moosen und der große Polster bildenden Flechte *Stereocaulon alpinum* zwischen 60% und 70% und bei den am xerischen Standort dominierenden Strauch- und Nabelflechten zwischen 80% und  $>90\%$ . Besonders die Arten der xerischen, von Flechten dominierten Standorte sind damit bei einem Lichtklima aktiv, in dem hohe Photonenflußdichten nur noch selten auftreten. Die Poikilohydrie kann damit, eine Empfindlichkeit der Arten gegen hohe Photonenflußdichten im aktiven Zustand vorausgesetzt, entscheidend zu einer Vermeidung von Lichtstress beitragen.

Während die Poikilohydrie der Organismen an den xerischen Standorten ihre Produktivität deutlich einschränkt, zeigte die Auswertung des physiologisch relevanten Mikroklimas damit, daß ein häufiges Austrocknen im Freiland auch positive Aspekte für die photosynthetische Aktivität antarktischer Kryptogamen aufweisen kann. Dadurch daß hohe Photonenflußdichten, hohe Lufttemperaturen und hohe Wassersättigungsdefizite der Luft im Freiland miteinander korrelieren, erfolgt die Austrocknung bevorzugt bei hohen Lichtintensitäten und Thallustemperaturen. Ähnliches wurde auch in mehrjährigen Messungen an der Strauchflechte *Usnea aurantiaco-atra* festgestellt (SCHROETER & SCHULZ, 1995; SCHROETER *et al.*, in press). Hier wurde außerdem eine Vermeidung extrem niedriger Temperaturen beobachtet, wahrscheinlich weil extrem kalte Luft nur sehr geringe absolute Wassergehalte aufweist. Im aktiven Zustand erfahren poikilohydre Lebewesen daher oft

deutlich weniger extreme Lebensbedingungen, als der Standort erwarten läßt. Die Poikilohydrie könnte damit einen Beitrag zu einer „relativen Konstanz der Standortbedingungen“ (WALTER & WALTER, 1953; WALTER & BRECKLE, 1983) leisten. Diese wurde von POELT (1987) für Flechten unterschiedlicher Klimazonen gezeigt und könnte entscheidend zum Erfolg poikilohydrer Lebewesen an Extremstandorten beitragen.

### 6.3 Die Photosynthesekapazität von Moosen und Flechten an unterschiedlichen Standorten

Photoautotrophe Organismen können sich in hohem Maße an das Lichtklima ihres Standortes adaptieren. Je nach dem Grad ihrer Lichtanpassung sind sie oft unterschiedlich anfällig für Photoinhibition. Für Höhere Pflanzen ist eine Reihe von Charakteristika bekannt, an denen eine Sonnen- und Schattenadaptation gemessen werden kann (BOARDMAN, 1977; BJÖRKMAN, 1981). Als guter Indikator für das Lichtklima am Standort gilt bei Höheren Pflanzen der Chlorophyll-*a/b*-Koeffizient (DALE & CAUSTON, 1992). Auf Moose und Flechten lassen sich diese Kriterien jedoch nur sehr bedingt anwenden. SCHROETER (1997) verglich die Chl-*a/b* einer Reihe von Flechten und Moosen von unterschiedlich sonnenexponierten Standorten, in die auch die Chlorophylldaten der ersten beiden Expeditionen der vorliegenden Studie einbezogen wurden. Der Vergleich zeigte keinen Zusammenhang zwischen dem Chl-*a/b*-Verhältnis und der Exposition am Standort der untersuchten Kryptogamen. Während bei Flechten Chlorophyll-*a/b*-Koeffizienten von bis zu 5 bekannt sind (ADAMS III *et al.*, 1993; SCHIPPERGES *et al.*, 1995), die bei Höheren Pflanzen auf einen Starklichtstandort hinweisen würden, lagen die Chl-*a/b* bei allen Moosen unter 3. Auch zwischen den Moosarten des offen exponierten und des stark beschatteten Standortes auf Leonie Island gab es kaum Unterschiede. Alle Chl-*a/b* lagen hier zwischen 1,5 und 1,9. VALANNE (1984) wies darauf hin, daß Moose obligat viele Charakteristika schattendaptierter Lebewesen aufweisen, und bezeichnet sie daher als sciophytische Lebewesen (siehe auch GREEN & LANGE, 1994).

Ein weiteres Kriterium zur Beurteilung der Lichtadaptation ist die maximale Photosynthesekapazität, die sich vor allem aus der Leistungsfähigkeit der Dunkelreaktion der Photosynthese herleitet (FARQUHAR & CAEMMERER, 1982; CHEESEMAN & LEXA, 1996; STITT, 1996). Moose und Flechten zeichnen sich hierbei im Vergleich mit Höheren Pflanzen durch eine geringe trockengewichts- und flächenbezogene maximale Assimilation aus. GREEN & LANGE (1994) weisen jedoch darauf hin, daß sich ähnlich hohe Raten im Vergleich der Pflanzengruppen ergaben, wenn der CO<sub>2</sub>-Gaswechsel auf den Chlorophyllgehalt bezogen wird. Dies deutet darauf hin, daß die grundlegenden Photosyntheseprozesse bei Kryptogamen und Höheren Pflanzen ähnlich sein dürften. Im CO<sub>2</sub>-Gaswechsel zeigten sich deutliche Unterschiede bei den auf Leonie Island untersuchten Moosen. Bei den Arten des mesischen Standortes entsprachen die Aufwuchsbedingungen weitgehend dem Standortlichtklima. Hier fanden sich flächenbezogen die höchsten Assimilationsraten. Das Moos vom xerischen Standort, *Andreaea gainii*, zeigte flächenbezogen eine geringere maximale Assimilation. Die Verhältnisse kehrten sich jedoch um, wenn der CO<sub>2</sub>-Gaswechsel auf den

Chlorophyllgehalt im Thallus bezogen wurde. Im Gegensatz dazu fanden KAPPEN *et al.* (1989) bei *Schistidium antarctici* von xerischen und mesischen Standorten auch auf Chlorophyllbasis deutlich höhere maximale Assimilationsraten des mesischen Ökotypen. Ein genereller Unterschied in der Nettophotosynthesekapazität von Moosen mesischer und xerischer Standorte wird bislang noch kontrovers diskutiert. CONVEY (1994) fand bei der Untersuchung von 14 antarktischen Moosarten keine signifikant unterschiedlichen Netto- und Bruttophotosyntheseraten zwischen mesischen und xerischen Standorten, während DAVEY & ROTHERY (1997) eine Zunahme der maximalen Assimilation mit zunehmender Wasserverfügbarkeit des Lebensraumes nachwiesen.

Deutlich niedrigere maximale Assimilationsraten fanden sich dagegen im CO<sub>2</sub>-Gaswechsel von *Pohlia cruda* aus einer tiefen, stark beschatteten Felsritze. Die Art erhielt im Tagesverlauf unter natürlichen Bedingungen regelmäßig nur sehr geringe Photonenflußdichten. Dies zeigten Einzelmessungen der Photonenflußdichte, die auf Livingston Island an beschatteten Thalli von *Pohlia cruda* durchgeführt wurden. Weder an sonnigen Tagen noch an Tagen mit leichter Stratusbewölkung und damit einem hohen Anteil an diffuser Strahlung wurden hier Photonenflußdichten über 50  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  gemessen. Von SCHULZ (1993) wurden kontinuierliche Messungen des Lichtklimas an sieben Tagen mit unterschiedlichsten Witterungsbedingungen mit kleinen Photozellen in einer tiefen Felsritze am Standort von *Platydictya densissima* durchgeführt. Er fand Lichtmaxima von unter 90  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Über 85% der Zeit fanden sich PPF, die unter 50  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  lagen. Die niedrigen maximalen Assimilationsraten von *Pohlia cruda* auf Flächen- und Chlorophyllbasis sowie ein niedriger Lichtkompensations- und Lichtsättigungspunkt unterschieden sich deutlich von denen offen exponiert aufgewachsener Arten. Obwohl Moose generell Eigenschaften schattenadaptierter Organismen aufweisen, kann damit dennoch eine weitgehende Anpassung der Photosynthese und der Respiration an die Aufwuchslichtbedingungen beobachtet werden (siehe VALANNE, 1984). KAPPEN (1983) zeigte am Beispiel der Strauchflechte *Usnea spacelata* R. Br. (= *Usnea sulphurea* (Koenig) Th. Fries) in der kontinentalen Antarktis, daß auch antarktische Flechten unterschiedlich lichtadaptierte Formen bilden können, die sich in ihrer maximalen Assimilation deutlich unterscheiden.

Die Betrachtung der Lichtabhängigkeit der ETR unter kontrollierten Bedingungen bestätigte die Temperaturabhängigkeit der Photosynthesekapazität, wenn auf Photosystemebene gemessen wurde. Bei niedrigen Temperaturen weisen die untersuchten Arten eine niedrigere maximale Assimilation auf, da die Dunkelreaktion stärker temperaturabhängig ist als die Lichtreaktion. Dies erklärt auch die generell höhere Anfälligkeit für Photoinhibition bei der Kombination von hohen Strahlungsintensitäten und tiefen Temperaturen (KRAUSE, 1994). Unter kontrollierten Bedingungen fanden sich deutliche Unterschiede in der maximalen Assimilation der untersuchten Arten, die zu Unterschieden im Prozentsatz der überschüssigen Photonen bei hohen Photonenflußdichten führen. Moosarten von gut wasserversorgten Standorten sowie pigmentierte Arten des xerischen Standortes wiesen tendenziell eine hohe maximale ETR und keine Lichtsättigung im Meßbereich bis 1400  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  auf. Dagegen zeigten unpigmentierte Moose und sämtliche Flechten vom xerischen Standort eine

geringe  $ETR_{max}$  und geringe Lichtsättigungswerte und ähnelten damit den Moosarten vom Schattenstandort. Dies könnte auf eine unterschiedliche Lichtadaptation durch die Unterschiede im physiologisch relevanten Lichtklima am Standort hinweisen. Daneben muß jedoch auch eine Anpassung an unterschiedliche Nährstoffversorgung in Betracht gezogen werden, die ähnliche Auswirkungen haben kann (EVANS, 1996). RASTORFER (1972) fand, daß die Gehalte an Gesamtstickstoff bei antarktischen Moosen mit der Wasserversorgung des Standortes zunahm. Die Stickstoffgehalte der untersuchten Arten bewegten sich alle zwischen 1,5% und 3% und werden damit als nicht limitierend für die Photosynthesekapazität angesehen (GREEN *et al.*, 1999). Dagegen weisen Flechten, die die xerischen Standorte der Antarktis dominieren, meist deutlich niedrigere Gesamtstickstoffgehalte unter 1% auf (GREEN *et al.*, 1980). KAPPEN (1985) fand Gesamtstickstoffgehalte von 0,36% an der kontinentalen Strauchflechte *Usnea sphacelata* und 0,83% bei *Usnea aurantiaco-atra* aus der maritimen Antarktis. Wie SANCHO *et al.* (1997) und SCHROETER (1997) zeigen konnten, sind auch die Chlorophyllgehalte, die meist in direkter Beziehung zum Gesamtstickstoffgehalt stehen (GREEN *et al.*, 1997), bei kosmopolitisch verbreiteten Arten in der Antarktis deutlich geringer als in temperaten Gebieten. Vieles deutet damit darauf hin, daß es sich bei Unterschieden in der Photosynthesekapazität von Arten mesischer und xerischer Standorte eher um eine Folge unterschiedlicher Nährstoffverfügbarkeit handeln könnte.

Da unter kontrollierten Bedingungen bei niedrigen Temperaturen so deutliche Unterschiede in der Lichtabhängigkeit beobachtet wurden, überrascht zunächst das ähnliche Verhalten der ETR aller untersuchten Arten unter Standortbedingungen. Alle Arten zeigen hierbei nur ein geringes Einschwingen der Lichtantwortkurve bei höheren Photonenflußdichten. Wie an *S. uncinata* gezeigt werden konnte, handelt es sich bei dieser Charakteristik jedoch größtenteils um einen Temperatureffekt. Wurden nur die bei niedrigen Temperaturen im Freiland beobachteten ETR-Werte betrachtet ergab sich eine gute Übereinstimmung mit den unter kontrollierten Bedingungen beobachteten Raten. Bei höheren Temperaturen läuft die Dunkelreaktion der Photosynthese in bedeutend höherem Umfang ab, was noch durch eine  $CO_2$ -Konzentration an der Oberfläche von Moospolstern deutlich gesteigert werden kann (GREEN *et al.*, 2000). Auch die Photorespiration (HUSIC *et al.*, 1987) kann bei höheren Temperaturen durch einen Abbau von Reduktionsäquivalenten zu einer Zunahme der ETR beitragen (LEEGOOD & EDWARDS, 1996). Schon bald nach der Entdeckung dieses Stoffwechselweges (BJÖRKMAN, 1966) ist daher eine Funktion als Vermeidungsreaktion von Photoinhibition diskutiert worden (OSMOND, 1981). Der Umfang, in dem die Photorespiration die Elektronentransportkette entlastet, wird jedoch weiterhin kontrovers diskutiert (BRESTIC *et al.*, 1995; HEBER *et al.*, 1996). Besonders bei Moosen und Flechten sind die Untersuchungen zur Bedeutung der Photorespiration bislang stark widersprüchlich. Moose zeigen zumeist eine den  $C_3$ -Pflanzen ähnliche Photosynthese (GREEN & LANGE, 1994). Flechten weisen dagegen häufig sehr geringe und damit  $C_4$ -Pflanzen ähnliche  $CO_2$ -Kompensationspunkte auf (SNELGAR & GREEN, 1980; GREEN & SNELGAR, 1981), was sich durch  $CO_2$ -Konzentrierungsmechanismen erklären lassen könnte (BADGER *et al.*, 1993; PALMQVIST *et al.*, 1994). Im Kontrast dazu fanden Green *et al.* (1998) eine lineare Abhängigkeit zwischen  $CO_2$ -Gaswechsel und Chl-*a*-Fluoreszenzparametern bei dem antarkti-

schen Moos *Bryum argenteum*, während keine direkte Abhängigkeit der Parameter bei der antarktischen Nabelflechte *Umbilicaria aprina* beobachtet wurde. Auch die Bedeutung der Mehler-Reaktion (FOYER & HARBINSON, 1994) und des zyklischen Elektronentransportes für die Entlastung der Elektronentransportkette ist erst in Ansätzen untersucht. Der Umfang, mit dem einzelne physiologische Prozesse an dem Aufbau einer hohen Elektronentransportrate beteiligt sind, ist daher im Einzelnen bislang nur schwer abzuschätzen (siehe auch LAISK & LORETO, 1996).

Neben diesen physiologischen Mechanismen sorgt wohl oft eine unselektive Filterwirkung im Flechten- oder Moosthallus für eine Verminderung der Lichtquanten, die die LHCP erreichen, und damit für eine scheinbar höhere ETR. So fanden sich unter den Moosarten des mesischen Standortes bei den augenscheinlich deutlich pigmentierten Arten die höchsten ETR-Raten. Für *Cephaloziella varians* und *Ceratodon purpureus* ist bekannt, daß der Grad der Pigmentierung von den Strahlungsverhältnissen am Standort abhängt (POST, 1990; POST & VESK, 1992). Ebenfalls eine sehr hohe ETR fand sich bei *Bryum argenteum*, dessen hyaline Blattspitzen für eine erhöhte Reflektion des Lichtes sorgen dürften. Bei Flechten sind die photosynthetisch aktiven Photobionten von einem vom Mycobionten gebildeten Cortex abgeschirmt. Seit langem ist bekannt, daß Strahlung durch Absorption im Cortex von Flechten abgeschwächt werden kann (ZUKAL, 1896; ELLÉE, 1938; ERTL, 1951). Wie weitgehend Licht im dunkel pigmentierten Cortex absorbiert werden kann, zeigten BÜDEL & LANGE (1994) an verschiedenen Arten der Gattung *Peltula*, bei denen nur zwischen 2% und 6% der auf den Thallus auftreffenden Strahlung die Photobionten erreichte. Bei parallelen Messungen des CO<sub>2</sub>-Gaswechsels und der Chl-*a*-Fluoreszenz (SCHROETER, 1997) erreichte die stark pigmentierte Flechte *Umbilicaria aprina* eine scheinbar achtfach höhere ETR als das Moos *Bryum argenteum* bei annähernd gleicher Bruttphotosynthese. Von zahlreichen Autoren wurde eine Abhängigkeit der Pigmentierung von dem Lichtklima des Standortes postuliert (KAPPEN, 1983; RIKKINEN, 1995). DIETZ *et al.* (2000) konnten erstmals beim Vergleich von neun Flechtenarten zwölf verschiedener Standorte eine Abhängigkeit der Lichtabsorption im Flechtencortex von dem Lichtklima des Standortes nachweisen. Auch bei den in der vorliegenden Studie gemessenen Flechten zeigten die dunkel pigmentierten Arten *Umbilicaria decussata* und *Usnea antarctica* den steilsten Anstieg der lichtabhängigen ETR-Kurve.

Auch eine Reflektion an der Cortexoberfläche kann bei Flechten zu einer bedeutenden Verminderung der die Photobionten erreichenden Lichtquanten beitragen (GAUSLAA, 1984; SATTERWHITE *et al.*, 1985; PETZOLD & GOWARD, 1988). Die Reflektion an der Thallusoberfläche kann sich, wie an verschiedenen Arten der Umbilicariaceae gezeigt wurde (SANCHO & KAPPEN, 1989; SANCHO *et al.*, 1994; SCHROETER *et al.*, 1999), mit dem Wassergehalt deutlich verändern, da sich hier eine dem Cortex aufliegende Epinekralschicht mit Luft füllt. Diese Veränderung der optischen Eigenschaften führte in der vorliegenden Studie zu einer Verdreifachung der ETR. Ein ähnlicher, wenn auch deutlich schwächer ausgeprägter Effekt, konnte auch von SCHROETER *et al.* (1991b) an der Flechte *Caloplaca regalis* beobachtet werden.

Es existieren damit eine Vielzahl physiologischer und anatomisch-morphologischer Mechanismen, mit denen sich die Arten auf unterschiedliche Weise an das Lichtklima am Standort anpassen können. Der Umfang, in dem solche Anpassungsmechanismen im einzelnen Fall zu einer Erhöhung der Elektronentransportrate beitragen und damit die Lichtreaktion der Photosynthese entlasten, ist zumeist nur unter streng kontrollierten Bedingungen und einer Kombination verschiedener Meßmethoden abzuschätzen. Der Vergleich von 15 Kryptogamenarten im Freiland deutet aber darauf hin, daß das Wirken verschiedener Mechanismen im Vergleich aller gemessenen Arten unter natürlichen Licht-, Temperatur und Feuchtebedingungen zu einer auffallend ähnlichen Charakteristik der lichtabhängigen Elektronentransportrate führt. Der Anteil der überschüssigen Photonen wird hierbei klein gehalten und bewegt sich bei allen Arten in der gleichen Größenordnung. Es verbleibt jedoch ein Anteil an überschüssigen Photonen, der, um nicht zur Schädigung des Photosyntheseapparates zu führen, durch eine abgesenkte Effizienz der Lichtreaktion der Photosynthese unschädlich gemacht werden muß. Der Umfang und die Bedeutung dieser Absenkung der Effizienz, die sich aus der ETR abschätzen läßt und durch die Messung der maximalen relativen Elektronentransportwirksamkeit von PSII auch tatsächlich regelmäßig im Freilandtagesgang beobachtet werden konnte, sollen im Folgenden diskutiert werden.

#### **6.4 Die Empfindlichkeit gegen hohe Strahlungsintensitäten und deren potentielle Auswirkung auf die Stoffproduktion**

Die grundsätzlichen Charakteristika der auf Belichtung folgenden Verminderung der Photosyntheseeffizienz wurde zunächst anhand der Veränderung der relativen Elektronentransportwirksamkeit von PSII betrachtet, die als ein verlässlicher Parameter zur Bestimmung von Photoinhibition gilt (ÖGREN, 1991). Bei allen unter kontrollierten Bedingungen untersuchten Arten konnte regelmäßig eine Verminderung der relativen Elektronentransportwirksamkeit nach Belichtung beobachtet werden. Wie am Beispiel des Mooses *Sanionia uncinata* und der Nabelflechte *Umbilicaria antarctica* gezeigt werden konnte, ist die Absenkung deutlich photonенflußabhängig. Hierbei wurde bereits bei geringen Photonенflußdichten von  $200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  eine deutliche Absenkung der relativen Elektronentransportwirksamkeit beobachtet. Die Absenkung ist außerdem deutlich temperaturabhängig und nimmt bei niedrigeren Temperaturen zu. Diese grundsätzlichen Charakteristika, die sich aus einem Zusammenwirken der Lichtreaktion der Photosynthese mit der deutlich temperaturempfindlicheren Dunkelreaktion erklären, sind an Flechten (DEMMIG-ADAMS *et al.*, 1990c; MANRIQUE *et al.*, 1993; GAUSLAA & SOLHAUG, 1996), nicht jedoch an Moosen untersucht worden.

Es gibt bedeutende artspezifische Unterschiede im Grad der Absenkung und vor allem in der Erholung der Absenkung bei Dunkelheit oder niedrigen Lichtintensitäten (DEMMIG-ADAMS *et al.*, 1990c). Diese Unterschiede könnten von hoher ökologischer Relevanz sein (siehe GAUSLAA & SOLHAUG, 1996; 2000) und wurden daher in der vorliegenden Studie für eine Reihe antarktischer Moos- und Flechtenarten erstmalig untersucht. Alle untersuchten Moose von offen exponierten Standorten verhielten sich hierbei recht ähnlich.

Meist wurde schon nach etwa einer Stunde eine maximale Verminderung der Photosyntheseeffizienz erreicht, die sich in der zweiten Stunde der Belichtung nicht mehr maßgeblich änderte. Der Grad der maximalen Absenkung schwankte allerdings zwischen 7% und 30%. Der Großteil der Erholung der abgesenkten Photosyntheseeffizienz fand in der ersten Stunde nach Beendigung der Starklichtbehandlung statt. Bei den meisten Arten wurde eine annähernd vollständige Erholung in den folgenden zwölf Stunden beobachtet. Es zeigten sich bei den Moosarten dabei keine generellen Unterschiede zwischen Arten regelmäßig wasserversorgter und xerischer Standorte. Die schnelle Absenkung des Fv/Fm und eine weitgehende Erholung im Rahmen von Stunden deuten darauf hin, daß bei den untersuchten antarktischen Moosen vor allem dynamische Prozesse den Umgang mit hohen Strahlungsintensitäten steuern. Hierfür könnten einerseits der Xanthophyllzyklus (DEMMIG-ADAMS & ADAMS III, 1994b) für die kurzfristigste Komponente von Bedeutung sein. Etwas längerfristiger wirken reversible Inaktivierungen des D1-Proteins (CRITCHLEY, 1994). Während diese unterschiedlich schnell ablaufenden Prozesse an zahlreichen Höheren Pflanzen untersucht worden sind (LONG *et al.*, 1994), wurden an Moosen bislang keine direkt vergleichbaren Messungen durchgeführt. MURRAY *et al.* (1993) fanden bei einer 14-tägigen ununterbrochenen Behandlung von verschiedenen Torfmoos-Arten mit 800  $\mu\text{mol}$  eine vergleichbare Absenkung der maximalen relativen Elektronentransportwirksamkeit um 26% nach 30-minütiger Vorverdunklung. Diese Veränderung war allerdings bei der ersten Messung nach zwei Tagen vollständig eingetreten.

Als deutlich empfindlicher gegen hohe Photonenflußdichten erwiesen sich dagegen Moose, die an stark beschatteten Standorten aufgewachsen waren. Unter gleichen Versuchsbedingungen wurde hier die Elektronentransportwirksamkeit um über 50% abgesenkt. Eine nur sehr eingeschränkte Erholung deutete dabei auf einen bedeutenden Anteil an chronischer Photoinhibition der Photosynthese hin, wie sie auch bei schattenadaptierten Höheren Pflanzen, die plötzlichen hohen Strahlungsintensitäten ausgesetzt werden, seit langem bekannt ist (KOK, 1956; BJÖRKMAN & HOLMGREN, 1963; LOVELOCK *et al.*, 1994). Der Vergleich von Moosen unterschiedlicher Aufwuchsbedingungen bestätigt damit, daß trotz der generellen Schattencharakteristika von Moosen (VALANNE, 1984) eine weitgehende Anpassung an das Lichtklima des Standortes stattfinden kann, die sich auch in einer deutlich unterschiedlichen Empfindlichkeit gegen hohe Lichtintensitäten niederschlägt. Daß eine weitgehende Akklimatisation von Starklicht- an Schwachlichtbedingungen innerhalb sehr kurzer Zeiträume möglich ist und zu einer weitreichenden Veränderung der Empfindlichkeit gegen Photoinhibition führen können, wurde von GREEN *et al.* (in press) in einer Feldstudie in der kontinentalen Antarktis an dem Moos *Bryum argenteum* demonstriert.

Im Gegensatz zu den offen exponiert wachsenden Moosen wurden bei den untersuchten Flechten, der Nabelflechte *Umbilicaria antarctica* und der Strauchflechte *Usnea aurantiaco-atra* vom offen exponierten Standort, weitgehende Absenkungen der Elektronentransportwirksamkeit um über 70% beobachtet. Ein vergleichsweise hoher Anteil dynamischer Photoinhibition war bei der Nabelflechte *U. antarctica* zu beobachten, bei der die relative Elektronentransportwirksamkeit von PSII sehr schnell nach dem Einsetzen der Starklicht-

behandlung vermindert wurde, sich aber nach der Starklichtbehandlung auch schnell wieder weitgehend erholte. Bei der Strauchflechte *U. aurantiaco-atra* schienen dagegen Komponenten chronischer Photoinhibition eine größere Rolle zu spielen. Die Art blieb auch nach mehreren Tagen deutlich geschädigt. Die Messungen deuten damit darauf hin, daß Photobionten von Grünalgenflechten selbst offen exponierter Standorte im hydratisierten Zustand oft sehr empfindlich auf hohe Strahlungsintensitäten reagieren können. DEMMIG-ADAMS *et al.* (1990c) fanden bei einem Vergleich elf verschiedener Grünalgenflechten sehr hohe prozentuale Absenkungen der Elektronentransportwirksamkeit, die bei Arten von Schattenstandorten bis über 90% betragen konnten und bei Arten von offen exponierten Standorten zwischen 50% und 60% lagen. Die Starklichtbehandlung ( $1800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPFD) wurde im Gegensatz zu unserer Studie jedoch bei  $15^\circ\text{C}$  durchgeführt. Ähnlich weitgehende Absenkungen der Elektronentransportwirksamkeit fanden auch GAUSLAA & SOLHAUG (1996). Deutlich geringer wurde die Photosyntheseeffizienz abgesenkt, wenn die Flechten während der Lichtbehandlung austrockneten (MANRIQUE *et al.*, 1993).

Eine von den Grünalgenflechten deutlich unterschiedliche Reaktion auf hohe Lichtintensitäten zeigte die Cyanobakterienflechte *Leptogium puberulum*, die als einzige untersuchte Flechtenart bevorzugt auf gut wasserversorgten Standorten vorkommt. Hier war während einer vierstündigen Lichtbehandlung bei  $3^\circ\text{C}$  eine langsame, aber bei den gemessenen fünf Thalli nicht signifikante Abnahme der Elektronentransportwirksamkeit um 17% zu beobachten. Die Flechte erholte sich in den folgenden 24 Stunden kaum von dieser Absenkung (SCHLENSOG *et al.*, 1997a). Diese deutlichen Unterschiede im Vergleich zu Grünalgenflechten lassen sich durch ein Fehlen des Xanthophyllzyklus erklären, der bei Grünalgenflechten (DEMMIG-ADAMS *et al.*, 1990a; 1990b) und grünen Pflanzen (DEMMIG-ADAMS & ADAMS III, 1996a; 1996b) eine regulierte Wärmeabgabe aus den Antennenpigmenten ermöglicht. Die Messungen an *L. puberulum* belegen, daß Cyanobakterienflechten dennoch sehr resistent gegen hohe Photonenflußdichten sein können. Dies überrascht um so mehr, als in der Familie der Collemataceae bislang keine vom Pilz gebildeten Pigmente bekannt sind, die zu einer Absorption überschüssigen Lichtes beitragen könnten (CULBERSON *et al.*, 1977), und die Gallertflechten auch keinen nennenswerten, durch den Mycobionten gebildeten Cortex aufweisen. Eine Resistenz gegen hohe Photonenflußdichten könnte sich bei Cyanobakterien durch eine Bildung des Carotinoids Canthaxanthin aus  $\beta$ -Carotin erklären lassen (LEISNER *et al.*, 1993; 1994; LEISNER, 1995), dessen Gehalt mit der Lichtexposition des Standortes korreliert. Eine einjährige Messung der Chl-*a*-Fluoreszenz an der offen exponiert wachsenden Cyanobakterienflechte *Peltigera rufescens* zeigte keine Anzeichen von Photoinhibition und belegt damit, daß auch Cyanobakterienflechten sehr resistent gegen hohe Lichtintensitäten sein können (LEISNER *et al.*, 1995; 1996; LANGE *et al.*, 1999).

Um die mögliche Bedeutung der mit der Chl-*a*-Fluoreszenz bestimmten abgesenkten Photosyntheseeffizienz für die Produktivität der untersuchten Arten abschätzen zu können, wurde parallel an ausgewählten Arten der  $\text{CO}_2$ -Gaswechsel bestimmt. Hierbei zeigte sich bei den gemessenen Moosen bei niedrigen Lichtintensitäten eine gute Übereinstimmung zwischen der abgesenkten Photosyntheseeffizienz der Lichtreaktion und einer Verminde-

rung des CO<sub>2</sub>-Gaswechsels. Auch bei zahlreichen Grünalgen- und Cyanobakterienflechten ist eine gute Korrelation zwischen einer abgesenkten Elektronentransportwirksamkeit und dem CO<sub>2</sub>-Gaswechsel (DEMMIG-ADAMS *et al.*, 1990c) sowie dem O<sub>2</sub>-Gaswechsel (DEMMIG-ADAMS *et al.*, 1990a) bekannt. Bei höheren Lichtintensitäten wurde diese lineare Abhängigkeit zumindest bei den dynamisch photoinhibierten Arten jedoch nicht mehr beobachtet. Es fand sich hier keine Absenkung des CO<sub>2</sub>-Gaswechsels mehr, obwohl die Elektronentransportwirksamkeit noch deutlich herabgesetzt war. Dies läßt sich wahrscheinlich durch die bei niedrigen Lichtintensitäten zunehmend limitierende Dunkelreaktion erklären. Eine Photoinhibition führt bekanntermaßen neben einem verminderten Anstieg auch zu einer Verminderung in der Konvexität der Lichtantwortkurve (LEVERENZ, 1994), wodurch sich die maximale Assimilation zumindest bei dynamischer Photoinhibition zunächst nicht verändert (OSMOND, 1994). Bei höheren Temperaturen steigt jedoch die maximale Assimilation an. Daher ist zu vermuten, daß sich bei steigenden Temperaturen eine abgesenkte Photosyntheseeffizienz auch bei höheren Photonenflußdichten auswirkt, was auch von ÖGREN & SJÖSTRÖM, (1990) und ÖGREN (1994) an Blättern Höherer Pflanzen festgestellt wurde. Andererseits sollten solche Effekte bei photoautotrophen Organismen mit geringer maximaler Assimilation, wie sie zumindest bei antarktischen Flechten regelmäßig beobachtet werden (KAPPEN, 1993), eine geringere Rolle spielen. Obwohl grundlegende Zusammenhänge zwischen der Effizienz der Lichtreaktion der Photosynthese und dem Gaswechsel von Organismen zumindest an Höheren Pflanzen untersucht wurden (HARBINSON *et al.*, 1990; KRALL & EDWARDS, 1992; HARBINSON, 1994), wären weitergehende parallele Messungen des CO<sub>2</sub>-Gaswechsels und der Chl-*a*-Fluoreszenz insbesondere bei unterschiedlichen Temperaturen von großer Bedeutung, um den Einfluß von Photoinhibitionseffekten besonders in Lebensräumen mit stark schwankenden Temperaturen abschätzen zu können.

## 6.5 Das Auftreten von Photoinhibition unter natürlichen Bedingungen

Bei den im Freiland mit der Chl-*a*-Fluoreszenz gemessenen Moosen konnte keine länger andauernde Photoinhibition festgestellt werden. Dies konnte an einem dauerhaft von Wasser überrieselten Thallus von *B. argenteum* gezeigt werden. Die Absenkungen der Elektronentransportwirksamkeit im Tagesverlauf waren hier direkt abhängig von den Lichtintensitäten im Freiland, wobei eine annähernd maximale Abnahme schon bei Lichtintensitäten von 400  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  beobachtet wurde. Absenkungen der Elektronentransportwirksamkeit, die bei anderen Arten beobachtet wurden, sind, wie der Vergleich mit dauerhaft feucht gehaltenen Thalli zeigte, eher eine Folge unzureichender Wasserversorgung der Thallusoberfläche. Die Tagesgänge der Elektronentransportwirksamkeit ähneln hier im Verlauf denen, die von POST *et al.* (1990) für einen sonnigen und einen bedeckten Tag an dem Moos *Schistidium antarctici* (= *Grimmia antarctici*) in der kontinentalen Antarktis gemessen wurden, obwohl bei POST *et al.* (1990) die generell sehr niedrigen Werte der Elektronentransportwirksamkeit um 0,2 erstaunen. ADAMSON *et al.* (1989) zeigten ähnliche Tagesgänge der Elektronentransportwirksamkeit im Tagesverlauf, hier im Bereich zwi-

schen 0,3 und 2,2. Die von POST *et al.* (1990) gezeigte gute Korrelation der Elektronentransportwirksamkeit und der maximalen Assimilationsrate, gemessen im O<sub>2</sub>-Gaswechsel bei 20°C, würde allerdings auf eher starke chronische Inhibition hinweisen. Ähnlich deutliche Absenkungen des O<sub>2</sub>-Gaswechsels im gesamten Photonenflußdichtenbereich zeigten auch ADAMSON *et al.* (1988), die bei einer Laborstudie auf Eis gelagerte Thalli von *S. antarctici* verschiedenen Photonenflußdichten aussetzten. Auch KAPPEN *et al.* (1989) fand in der kontinentalen Antarktis bei einer Freilandstudie des CO<sub>2</sub>-Gaswechsels an *S. antarctici* Anzeichen von Photoinhibition, die hier vor allem bei höheren Temperaturen beobachtet wurden. Wenn man davon ausgeht, daß eine Photoinhibition der Photosynthese durch eine unterschiedliche Geschwindigkeit von Licht- und Dunkelreaktion zu erklären ist und die bislang diskutierten Schädigungsmechanismen zutreffen (siehe BAKER *et al.*, 1994; LONG *et al.*, 1994), überraschen die Befunde aus der kontinentalen Antarktis. Eine im Tagesverlauf reversible Photoinhibition sollte dann nicht zu so weitreichenden Absenkungen des CO<sub>2</sub>-Gaswechsels führen. Auch sollte Photoinhibition nicht bevorzugt bei hohen Temperaturen zu beobachten sein. Dies wäre höchstens im Falle einer Hitzeschädigung zu erwarten, die jedoch bei den von KAPPEN *et al.* (1989) gemessenen Temperaturen bis 20°C auch bei kälteadaptierten antarktischen Moosen nicht zu erwarten ist. Auch LOVELOCK *et al.* (1995b) fanden in einer Freilandstudie der Chl-*a*-Fluoreszenz Photoinhibition bevorzugt bei Gefrier- und Auftauprozessen und beobachteten eine deutliche Erholung, wenn höhere Lufttemperaturen vorherrschten.

Bei den in der vorliegenden Studie untersuchten Moosen in der maritimen Antarktis wurden keine weitreichenden Absenkungen des CO<sub>2</sub>-Gaswechsels infolge der regelmäßig beobachteten tageszeitlichen Rhythmik der Elektronentransportwirksamkeit beobachtet. Unter natürlichen Licht- und Temperaturbedingungen zeigten Moose von offen exponierten Standorten keine Mittagsdepression der Photosynthese. Auch die abendlichen Dämmerungswerte waren nicht abgesenkt. Labormessungen unter kontrollierten Bedingungen zeigten auch, daß sich bei niedrigen Temperaturen, bei denen die weitreichendsten Effekte auf die Photosynthese zu erwarten wären, nur kurzfristige Absenkungen des CO<sub>2</sub>-Gaswechsels im Schwachlichtbereich ergaben.

Die im Tagesverlauf regelmäßig abgesenkte Elektronentransportwirksamkeit scheint hier daher eher eine Folge kurzfristiger regulativer Prozesse zu sein. Eine entscheidende Rolle wird hier der regulierten Wärmeabgabe aus den Antennenpigmenten zugeschrieben, die durch den Xanthophyllzyklus reguliert wird. Dieser erlaubt, da er direkt an den Protonengradienten der Thylakoidmembran gekoppelt ist, eine sehr kurzfristige Anpassung an hohe Photonenflußdichten, die auch schnell reversibel ist (DEMMIG-ADAMS & ADAMS III, 1993; 1996a). Der Anteil der am Xanthophyllzyklus beteiligten Carotinoide ist bei offen exponierten photoautotrophen Organismen gegenüber von Organismen von Schattenstandorten oft deutlich erhöht (DEMMIG-ADAMS & ADAMS III, 1994a). Die Gehalte der Pigmente des Xanthophyllzyklus, bezogen auf den Chlorophyllgehalt, sind bei den untersuchten Moosen etwa zwei- bis dreimal so hoch wie bei den Sonnenpflanzen zahlreicher Studien (DEMMIG-ADAMS *et al.*, 1989; THAYER & BJÖRKMAN, 1990; DEMMIG-ADAMS & ADAMS III, 1994a)

und wie bei untersuchten Grünalgenflechten (ADAMS III *et al.*, 1993). Organismen beschatteter Standorte wiesen regelmäßig deutlich geringere Anteile der Xanthophyllzykluspigmente auf. POST (1990) fand bei einer deutlich pigmentierten Form des antarktischen Mooses *Ceratodon purpureus* dagegen Violaxanthingehalte von  $209 \text{ mmol mol}^{-1}$  Chl-*a+b*. Eine beschattete Form des Mooses wies dagegen nur  $22 \text{ mmol mol}^{-1}$  Chl-*a+b* auf. Zeaxanthin wurde hier nicht von Lutein getrennt. Der gemessene Gehalt in der pigmentierten Form liegt damit in der gleichen Größenordnung wie bei unseren Proben.

Aus den Pigmentveränderungen von vier Moosen im Tagesgang konnte erstmals bei antarktischen Moosen das Wirken des Xanthophyllzyklus nachgewiesen werden. Im Tagesgang wurde bei drei der vier beprobten Arten eine deutliche Veränderung des De-Epoxidationsstatus beobachtet, die mit dem NPQ der Chl-*a*-Fluoreszenzmessung korrelierte. Verglichen mit Tagesgängen bei Höheren Pflanzen (DEMMIG-ADAMS & ADAMS III, 1996a; VERHOEVEN *et al.*, 1999), war die Korrelation allerdings verhältnismäßig schwach und die Violaxanthinabnahme und die Zeaxanthinzunahme liefen oft nicht parallel. Der Grund hierfür ist wahrscheinlich in der Thallusstruktur der Moose zu sehen. Anders als bei Höheren Pflanzen, wo definierte Blattscheiben ausgestochen werden können, ist die Beprobung der Laubmoosthali schwieriger zu normieren.

Die beprobten Moose zeichneten sich generell durch einen hohen Gesamtgehalt der Xanthophyllzykluspigmente und durch eine unvollständige Epoxidierung von Zeaxanthin in Violaxanthin bei Dunkelheit aus. Ein hoher Gesamtgehalt wird allgemein als eine Anpassung an streßreiche Umweltbedingungen angesehen. Bei Höheren Pflanzen sind hohe Gehalte als Starklichtanpassung, als eine Anpassung an Nährstoffmangel und als Anpassung an Kälte beobachtet worden (ADAMS III *et al.*, 1995; DEMMIG-ADAMS *et al.*, 1995). Eine unvollständige Epoxidierung wurde von ADAMS III *et al.* (1995) als Anpassung an niedrige Temperaturen gedeutet. Die von uns gefundenen hohen Pigmentgehalte könnten daher erklären, daß ein aktiver Xanthophyllzyklus bei den Moosen des xerischen Standortes für eine dynamische Reaktion auf hohe Strahlungsintensitäten sorgt und eine chronische Photoinhibition der Photosynthese verhindert. Die unvollständige Epoxidierung von Zeaxanthin wurde allerdings von ADAMS III *et al.* (1995) als Zeichen einer längerfristigen Verminderung der Photosyntheseeffizienz gesehen. Dies wurde bei den untersuchten antarktischen Moosarten nicht beobachtet. Auch das Moos *Sanionia uncinata*, das sich besonders durch einen dauerhaft hohen Zeaxanthingehalt auszeichnete, erreichte in der Nacht regelmäßig eine hohe maximale relative Elektronentransportwirksamkeit von PSII. Vielleicht könnte sich durch den hohen Xanthophyllzykluspool in Verbindung mit einem konstanten Anteil an Zeaxanthin vielmehr erklären lassen, daß die Wärmedissipation, die bei einer Photonenflußdichte von etwa  $500 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  einreguliert wurde, bereits so ausgeprägt war, daß höhere Photonenflußdichten nicht mehr zu einer weiteren Steigerung des NPQ führten.

Anders als die untersuchten Moose erwiesen sich die untersuchten Grünalgenflechten im Experiment als verhältnismäßig empfindlich gegen hohe Strahlungsintensitäten. Im Freiland zeigte die Nabelflechte *Umbilicaria antarctica* außerdem an einem regnerischen Tag

mit kurzfristig auftretenden maximalen Photonflußdichten um  $800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  eine Absenkung der Elektronentransportwirksamkeit von PSII, die nur verzögert reversibel war. Auch KAPPEN *et al.* (1991) fanden in Freilandtagesgängen des  $\text{CO}_2$ -Gaswechsels an *Usnea sphacelata* Effekte, die auf eine Photoinhibition der Photosynthese hindeuteten. Auf Leonie Island wurde unter Freilandbedingungen trotzdem keine längerfristige Photoinhibition beobachtet. Dies lag vor allem daran, daß die untersuchten Flechten des xerischen Standortes bei hohen Strahlungsintensitäten innerhalb kürzester Zeit austrockneten. Ihre Resistenz gegen hohe Photonenflußdichten ist auch ausreichend hoch, um ein Austrocknen bei hohen Photonenflußdichten um  $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  zu tolerieren. Sie erreichten nach einer solchen Austrocknung bei Wiederbefeuchtung schnell wieder eine hohe maximale relative Elektronentransportwirksamkeit. Daß antarktische Flechten nicht generell bei hohen Strahlungsintensitäten ausgetrocknet sind, verdeutlichen Messungen in der kontinentalen Antarktis an *Buellia frigida*, die besonders bei hohen Strahlungsintensitäten von Schmelzwasser aktiviert wurde (KAPPEN *et al.*, 1998b). Wie resistent antarktische Flechten auch unter diesen extremen Bedingungen sein können, zeigten KAPPEN *et al.* (1998a) am Beispiel von *Umbilicaria aprina*. Hier ist aber primär nicht der Photobiont starklichtresistent, sondern die Lichtabschwächung im Flechtencortex bewirkt, wie Messungen der Chl-*a*-Fluoreszenz nahelegen (SCHROETER *et al.*, 1995), daß nur ein Bruchteil der Strahlung den Photobionten erreicht. Eine Flechtenart, bei der auch der Photobiont weitgehend starklichtresistent ist, stellt schließlich die Cyanobakterienflechte *L. puberulum* dar. Sie ist auch eine der wenigen Flechten, die in der maritimen Antarktis regelmäßig auf zumindest zeitweilig im Jahr gut wasserversorgten Standorten vorkommen (SCHLENSOG *et al.*, 1997a; 1997b).

## 6.6 Fazit: Die Bedeutung von Photoinhibition für die Photosyntheseleistung antarktischer Kryptogamen

Die Studie lieferte erstmals eine Beurteilung der Photoinhibition einer hohen Anzahl antarktischer Kryptogamen. Sie belegt, daß Photoinhibition bei antarktischen Moosen und Flechten der maritimen Antarktis zumindest im antarktischen Sommer nur eine untergeordnete Rolle für die Produktivität spielen dürfte. Die an gut wasserversorgten Standorten dominierenden Moose und vereinzelt auch Flechten, die während des antarktischen Sommers hohen Strahlungsstärken auch im aktiven Zustand über lange Zeiträume ausgesetzt waren, erwiesen sich als sehr starklichtresistent. Langfristige chronische Photoinhibition fand sich nur bei Organismen von Schattenstandorten, die künstlich hohen Lichtstärken ausgesetzt wurden. Absenkungen der Effektivität der Photosynthese konnte jedoch bei allen Arten sowohl unter artifiziellen Bedingungen als auch im Freiland beobachtet werden. Hieran sind wahrscheinlich lebensnotwendige, kurzfristig regulative Prozesse wie der Xanthophyllzyklus beteiligt, mit denen der Photosyntheseapparat im Tagesverlauf an das umgebende Lichtklima adaptiert wird. Die zugrundeliegenden Prozesse scheinen jedoch ausreichend schnell reversibel zu sein, so daß sich die verminderte Effizienz nicht in einer Verminderung des photosynthetischen Stoffgewinns äußert. Eine weitreichende Bedeutung

für die Produktivität, wie sie von RASTORFER (1972) und KALLIO & VALANNE (1975) für arktische Moose und von DAVIS (1983) für sub-antarktische Moose diskutiert wurden, ist daher nicht zu erwarten. Längerfristige chronische Absenkungen der Photosyntheseeffizienz könnten eventuell bei der Kombination von Starklicht, niedrigen Temperaturen und erhöhten Anteilen aggressiver UVB-Strahlung im antarktischen frühen Frühling zu erwarten sein. Zu dieser Jahreszeit sind die Moose gut wasserversorgter Standorte, die meist erst spät ausapern, jedoch weitgehend von einer Schneeschicht bedeckt (WINKLER *et al.*, 1998; WINKLER, 2000; WINKLER *et al.*, in press) und damit vor Strahlungsschäden geschützt.

Eine andere Situation ergibt sich an xerischen Standorten. Hier sind die vorherrschenden Flechten und Moose im Sommer größtenteils durch Austrocknung vor einer Photoinhibition ihrer Photosynthese geschützt. Während sich die Bryophyten auch xerischer Standorte im Experiment als verhältnismäßig resistent gegen hohe Photonenflußdichten erwiesen, reagierten die vorherrschenden Flechten empfindlich auf eine Starklichtbehandlung. An den hochgelegenen, früh ausapernden „Fellfield“-Standorten könnte für die dominierenden Flechten im frühen Frühjahr, das inzwischen als die Zeit ihrer höchsten Stoffproduktion diskutiert wird (SCHROETER *et al.*, 1997a; WINKLER, 2000), eine chronische Photoinhibition der Photosynthese von Bedeutung sein. Mit dem von uns entwickelten Meßaufbau wollen wir am natürlichen Standort untersuchen, ob die im Experiment beobachtete Starklichtempfindlichkeit dieser Arten die Primärproduktion in ihrer produktivsten Zeit einschränkt. Hierzu wurden in der kontinentalen Antarktis Fluoreszenzlichtleiter dauerinstalliert, die im Winter einschneien sollen. In den folgenden Jahren soll dieser Meßaufbau eine Charakterisierung der Photosynthese der Kryptogamen im frühen Frühjahr während der Ausaperung charakterisieren.

## 7 ZUSAMMENFASSUNG

Im Frühjahr und Sommer treten in vielen Polarregionen aufgrund der Albedo schneebedeckter Bereiche regelmäßig hohe Quantenflußdichten auf. Starke Strahlung im sichtbaren Wellenlängenbereich kann bekanntermaßen eine Photoinhibition der Photosynthese hervorrufen. Dieser Faktor könnte die Primärproduktion und die Konkurrenzfähigkeit antarktischer Moose und Flechten nachhaltig beeinflussen. Allerdings trocknen poikilohydre Organismen an ihrem natürlichen Standort häufig aus und erreichen damit einen metabolisch inaktiven Zustand, in dem sie weitgehend resistent gegen extreme Umweltbedingungen sind. Um die Bedeutung hoher Strahlungsintensitäten und Austrocknung auf die Photosynthese abschätzen zu können, wurden daher an 15 Arten der maritimen Antarktis mehrwöchige Aktivitätsmuster anhand der Chlorophyll-*a*-Fluoreszenz von Photosystem II bestimmt. Der speziell für diesen Zweck konstruierte Meßaufbau ermöglichte hierbei die Abschätzung durch starke Strahlung hervorgerufener Effekte unter Freilandbedingungen. Diese wurden mit Messungen des CO<sub>2</sub>-Wechsels unter natürlichen Licht- und Temperaturbedingungen verglichen. Außerdem wurden parallele CO<sub>2</sub>-Gaswechsel und Chl-*a*-Fluoreszenzmessungen an ausgewählten Moos- und Flechtenarten unter kontrollierten Bedingungen durchgeführt, um die Adaptation des Photosyntheseapparates und die Anfälligkeit gegen hohe Strahlungsintensitäten abzuschätzen.

Die Messung der Chl-*a*-Fluoreszenz ergab bei den untersuchten Arten ganz unterschiedliche Aktivitätsmuster. Diese spiegelten die Wasserverhältnisse an mesischen, durch fließendes Wasser begünstigten Standorten und an xerischen, nur durch Niederschlagswasser versorgten Standorten wider. Dies verdeutlicht, daß die Wasserverfügbarkeit einen der entscheidenden Faktoren für die Photosyntheseleistung der vorherrschenden Kryptogamen darstellt. Die parallel gemessenen mikroklimatischen Licht-, Temperatur- und Feuchtebedingungen konnten nun für metabolisch aktive und inaktive Zeiten getrennt untersucht werden. Das im aktiven Zustand herrschende „physiologisch relevante Mikroklima“ unterschied sich bei vielen Arten deutlich von dem Mikroklima des Standortes. Besonders bei Arten des xerischen Standortes, die bei sonnigem Wetter regelmäßig austrockneten, traten hohe Strahlungsintensitäten nahezu vollständig im metabolisch inaktiven und damit resistenten Zustand auf.

Unter kontrollierten Bedingungen im Labor zeigten die untersuchten Arten deutliche Unterschiede ihrer lichtabhängigen Photosynthese. Moose **schattiger Standorte** wie *Pohlia cruda* zeichneten sich durch eine Lichtsättigung der Photosynthese bei niedrigen PPFD sowie durch eine geringe maximale Assimilation aus. Für den Standort untypisch hohe Photonenflußdichten führten hier schon nach kurzer Zeit zu einer deutlichen und kaum reversiblen Verminderung der Bruttphotosynthese und der Elektronentransportrate durch Photosystem II, was auf eine chronische Photoinhibition der Photosynthese hinwies. Die Akklimatisation an den beschatteten Standort ging damit mit einer erhöhten Empfindlichkeit gegen starke Strahlung einher. Moose offen exponierter Standorten wie *Sanionia uncinata*, die die **mesischen Standorte** dominieren, zeigten unter kontrollierten Bedingun-

gen lediglich eine über mehrere Stunden andauernde Absenkung der Photosyntheseeffizienz der Lichtreaktion und des CO<sub>2</sub>-Gaswechsels, wenn sie bei niedrigen Temperaturen mit hohen Photonenflußdichten belichtet wurden. Am natürlichen Standort trat diese Faktorenkombination im antarktischen Sommer jedoch sehr selten auf, da die Moosthali sich im Feld bei starker Strahlung schnell aufheizten, selbst wenn sie durch kaltes Schmelzwasser versorgt wurden. Regelmäßig im Tagesverlauf auftretende Verminderungen der PSII-Effizienz am natürlichen Standort waren schnell reversibel und deuten auf Schutzmechanismen hin, die es den Organismen ermöglichen, bei den fluktuierenden Lichtbedingungen Photosynthese zu betreiben.

Moosarten **xerischer Standorte** unterschieden sich in ihrer Empfindlichkeit kaum von den Moosen mesischer Standorte. Dagegen wurden bei Flechtenarten der Gattungen *Usnea*- und *Umbilicaria* nach Starklichtbehandlung sehr weitgehende Absenkungen der Photosyntheseeffizienz beobachtet. Bei diesen Arten traten hohe Strahlungsintensitäten im Feld jedoch fast ausschließlich im inaktiven, stark resistenten Zustand auf. Die Photosynthese der untersuchten Moose und Flechten scheint damit weitgehend an die im antarktischen Sommer herrschenden Licht- und Temperaturbedingungen angepaßt zu sein. Für Moose dauerfeuchter Standorte ist dies vermutlich die Hauptwachstumszeit. Sie kommen vor allem in geschützten Bereichen vor, die im Frühling lange von Schnee bedeckt sind. Eine andere Situation ergibt sich an xerischen Standorten. Hier sind die vorherrschenden Flechten und Moose im Sommer größtenteils durch Austrocknung vor einer Photoinhibition ihrer Photosynthese geschützt. An den hochgelegenen, früh ausapernden „Fellfield“-Standorten könnte für die dominierenden Flechten im frühen Frühjahr, das inzwischen als die Zeit ihrer höchsten Stoffproduktion diskutiert wird, eine chronische Photoinhibition der Photosynthese von Bedeutung sein. Dies soll in Zukunft durch eine Weiterentwicklung der vorgestellten Meßsysteme untersucht werden.

## 8 LITERATUR

- AASLYNG, J. M., ROSENQUIST, E. & HOEGH-SCHMIDT, K. (1999). A sensor for microclimatic measurement of photosynthetically active radiation in a plant canopy. *Agricultural and Forest Meteorology* **96**, 189-197.
- ADAMS III, W. W., DEMMIG-ADAMS, B., VERHOEVEN, A. S. & BARKER, D. H. (1995). Photoinhibition during winter stress: involvement of sustained xanthophyll cycle-dependent energy dissipation. *Australian Journal of Plant Physiology* **22**, 285-297.
- ADAMS III, W. W., DEMMIG-ADAMS, B. & LANGE, O. L. (1993). Carotenoid composition and metabolism in green and blue-green algal lichens in the field. *Oecologia* **94**, 576-584.
- ADAMSON, E., POST, A. & ADAMSON, H. (1989). Light induced reduction of photosynthetic capacity in antarctic mosses. *ANARE News* **58**, 9.
- ADAMSON, H., GRIFFITHS, T., PACKER, N. & SUTHERLAND, M. (1985). Light-independent accumulation of chlorophyll a and b and protochlorophyllide in green barley (*Hordeum vulgare*). *Physiologia Plantarum* **64**, 345-352.
- ADAMSON, H., WILSON, M., SELKIRK, P. & SEPPELT, R. (1988). Photoinhibition in Antarctic mosses. *Polarforschung* **58**, 103-111.
- ARNON, D. I. (1949). Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. *Plant Physiology* **24**, 1-15.
- ASADA, K. (1994). Production and action of active oxygen species in photosynthetic tissues. In *Causes of photooxidative stress and amelioration of defense systems in plants* (eds. C. H. FOYER & P. M. MULLINEAUX), pp. 77-104. CRC Press, Boca Raton.
- BADGER, M. R., PFANZ, H., BÜDEL, B., HEBER, U. & LANGE, O. L. (1993). Evidence for the functioning of photosynthetic CO<sub>2</sub> concentrating mechanisms in lichens containing green algal and cyanobacterial photobionts. *Planta* **191**, 57-70.
- BAKER, N. R., BOWYER, J. R. eds. (1994). *Photoinhibition of photosynthesis from molecular mechanisms to the field*. BIOS Scientific Publishers, Oxford.
- BAKER, N. R., NOGUÉS, S. & ALLEN, D. J. (1997). Photosynthesis and photoinhibition. In *Plants and UV-B - Responses to environmental change* (ed. P. J. LUMSDEN), pp. 95-111. Cambridge University Press, Cambridge.
- BAYFIELD, N. G. (1973). Notes on water relations of *Polytrichum commune* Hedw. *Journal of Bryology* **7**, 607-617.
- BEWLEY, J. D. (1979). Physiological aspects of desiccation tolerance. *Annual Reviews of Plant Physiology* **30**, 195-238.
- BEWLEY, J. D. (1995). Physiological aspects of desiccation tolerance- a retrospect. *International Journal of Plant Science* **156**, 393-403.
- BIEBL, R. (1967). Temperaturresistenz tropischer Urwaldmoose. *Flora* **157**, 25-30.
- BIGGS, W. (1986). Radiation measurement. In *Advanced agricultural instrumentation* (ed. W. G. GENSLER), pp. 3-20. Martinus Nijhoff, Dordrecht.
- BILGER, W., RIMKE, S., SCHREIBER, U. & LANGE, O. L. (1989). Inhibition of energy-transfer to photosystem II in lichens by dehydration: Different properties of reversibility with green and blue-green photobionts. *Journal of Plant Physiology* **134**, 261-268.
- BILGER, W., SCHREIBER, U. & BOCK, M. (1995). Determination of the quantum efficiency of photosystem II and of non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence in the field. *Oecologia* **102**, 425-432.
- BJÖRKMAN, O. (1966). The effect of oxygen concentration on photosynthesis in higher plants. *Physiologia Plantarum* **19**, 618-633.
- BJÖRKMAN, O. (1981). Responses to different quantum flux densities. In *Encyclopedia of plant physiology, N.S. 12A* (eds. O. L. LANGE, P. S. NOBEL, C. B. OSMOND & H. ZIEGLER), pp. 409-444. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- BJÖRKMAN, O. & DEMMIG-ADAMS, B. (1994). Regulation of Photosynthetic Light Energy capture, Conversion, and Dissipation in leaves of higher Plants. In *Ecological Studies, Volume 100, Ecophysiology of Photosynthesis* (eds. E.-D. SCHULZE & M. M. CALDWELL), pp. 17-47. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, London, Paris, Tokyo, Hong Kong Barcelona, Budapest.

- BJÖRKMAN, O. & HOLMGREN, P. (1963). Adaptability of the photosynthetic apparatus to light intensity in ecotypes from exposed and shaded habitats. *Physiologia Plantarum* **16**, 889-914.
- BOARDMAN, N. K. (1977). Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Annual Reviews of Plant Physiology* **28**, 355-377.
- BREMER, B. (1980). A taxonomic revision of *Schistidium* (Grimmiaceae, Bryophyta). *Lindbergia* **6**, 89-117.
- BRESTIC, M., CORNIC, G., FRYER, M. J. & BAKER, N. R. (1995). Does photorespiration protect the photosynthetic apparatus in French bean leaves from photoinhibition during drought stress? *Planta* **196**, 450-457.
- BROWN, D. H. (1980). Notes on the instability of extracted chlorophyll and a reported effect of ozone on lichen algae. *Lichenologist* **12**, 151-154.
- BROWN, D. H. & HOOKER, T. N. (1977). The significance of acidic lichen substances in the estimation of chlorophyll and phaeophytin in lichens. *New Phytologist* **78**, 617-624.
- BÜDEL, B. & LANGE, O. L. (1994). The role of the cortical and epinecral layers in the lichen genus *Peltula*. *Cryptogamic Botany* **4**, 262-269.
- BUNCE, J. A. & WARD, D. A. (1985). Errors in differential infrared carbon dioxide analysis resulting from water vapour. *Photosynthesis Research* **6**, 289-294.
- CARDOT, J. (1900). Note préliminaire sur les mousses recueillies par l'expédition antarctique belge. *Revue Bryologique* **27**, 38-46.
- CARDOT, J. (1906). Note préliminaire sur les mousses recueillies par l'expédition antarctique Suédoise. *Bull. Herb. Boissier* **27**, 38-46.
- CHEESEMAN, J. M. & LEXA, M. (1996). Gas exchange: models and measurements. In *Photosynthesis and the environment* (ed. N. R. BAKER), pp. 223-240. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London.
- CLAYTON-GREENE, K. A., COLLINS, N. J. & GREEN, T. G. A. (1985). Surface wax, structure and function in leaves of Polytrichaceae. *Journal of Bryology* **13**, 549-562.
- CONVEY, P. (1994). Photosynthesis and dark respiration in Antarctic mosses - an initial comparative study. *Polar Biology* **14**, 65-69.
- CONVEY, P. (1996). Reproduction of Antarctic flowering plants. *Antarctic Science* **8**, 127-134.
- CONVEY, P. & SMITH, R. I. L. (1997). The terrestrial arthropod fauna and its habitats in northern Marguerite Bay and Alexander Island, maritime Antarctic. *Antarctic Science* **9**, 12-26.
- CORNER, W. M. (1971). Studies in *Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartl. and *Deschampsia antarctica* Desv.: 4. Distribution and reproductive performance in the Argentine Islands. *British Antarctic Survey Bulletin* **26**, 41-45.
- COXSON, D. (1987a). Photoinhibition of net photosynthesis in *Stereocaulon virgatum* and *S. tomentosum*, a tropical - temperate comparison. *Canadian Journal of Botany* **65**, 1707-1715.
- COXSON, D. S. (1987b). The temperature dependence of photoinhibition in the tropical basidiomycete lichen *Cora pavonia* E.Fries. *Oecologia* **73**, 447-453.
- CRITCHLEY, C. (1994). D1 protein turnover: response to photodamage or regulatory mechanisms. In *Photoinhibition of photosynthesis from molecular mechanisms to the field* (eds. N. R. BAKER & J. R. BOWYER), pp. 195-203. BIOS Scientific Publishers Ltd, Oxford.
- CULBERSON, C. F., CULBERSON, W. L. & JOHNSON, A. (1977). *Chemical and Botanical guide to Lichen Products. 2nd suppl.* American Bryological and Lichenological Society. Missouri Botanical garden, St. Louis.
- DALE, M. P. & CAUSTON, D. R. (1992). Use of the chlorophyll *a/b* ratio as a bioassay for the light environment of a plant. *Functional Ecology* **6**, 190-196.
- DAVEY, M. C. & ROTHERY, P. (1997). Interspecific variation in respiratory and photosynthetic parameters in Antarctic bryophytes. *New Phytologist* **137**, 1-10.
- DAVIS, R. C. (1983). Prediction of net primary production in two Antarctic mosses by two models of net CO<sub>2</sub> fixation. *British Antarctic Survey Bulletin* **59**, 47-61.
- DEMMIG-ADAMS, B. & ADAMS III, W. W. (1993). The Xanthophyll Cycle. In *Antioxidants in higher plants* (eds. R. G. ALSCHER & J. L. HESS), pp. 91-110. CRC Press, Boca Raton.
- DEMMIG-ADAMS, B. & ADAMS III, W. W. (1994a). Capacity for energy dissipation in the pigment bed in leaves with different xanthophyll cycle pools. *Australian Journal of Plant Physiology* **21**, 575-588.

- DEMMIG-ADAMS, B. & ADAMS III, W. W. (1994b). Light stress and photoprotection related to the xanthophyll cycle. In *Causes of photooxidative stress and amelioration of defense systems in plants* (eds. C. H. FOYER & P. M. MULLINEAUX), pp. 105-126. CRC Press, Boca Raton.
- DEMMIG-ADAMS, B. & ADAMS III, W. W. (1996a). The role of xanthophyll cycle carotenoids in the protection of photosynthesis. *Elsevier Trends Journal* **1**, 21-26.
- DEMMIG-ADAMS, B. & ADAMS III, W. W. (1996b). Xanthophyll cycle and photoinhibition in nature: uniform response to excess sunlight among higher plant species. *Planta* **198**, 460-470.
- DEMMIG-ADAMS, B., ADAMS III, W. W., GREEN, T. G. A., CZYGAN, F.-C. & LANGE, O. L. (1990a). Differences in the susceptibility to photoinhibition in two lichen forming a phycosymbiodeme, one partner possessing and one lacking the xanthophyll cycle. *Oecologia* **84**, 451-456.
- DEMMIG-ADAMS, B., ADAMS III, W. W., LOGAN, B. A. & VERHOEVEN, A. S. (1995). Xanthophyll cycle-dependent energy dissipation and flexible photosystem II efficiency in plants acclimated to light stress. *Australian Journal of Plant Physiology* **22**, 249-260.
- DEMMIG-ADAMS, B., ADAMS, W. W. I., CZYGAN, F.-C., SCHREIBER, U. & LANGE, O. L. (1990b). Differences in the capacity for radiationless energy dissipation in the photochemical apparatus of green and blue-green algal lichens associated with differences in carotenoid composition. *Planta* **180**, 582-589.
- DEMMIG-ADAMS, B., MÁGUAS, C., ADAMS, W. W. I., MEYER, A., KILIAN, E. & LANGE, O. L. (1990c). Effect of high light on the efficiency of photochemical energy conversion in a variety of lichen species with green and blue-green phycobionts. *Planta* **180**, 400-409.
- DEMMIG-ADAMS, B., WINTER, K., WINKELMANN, E., KRÜGER, A. & CZYGAN, F.-C. (1989). Photosynthetic characteristics and the ratios of chlorophyll,  $\beta$ -carotene, and the components of the xanthophyll cycle upon a sudden increase in growth light regime in several plant species. *Botanica Acta* **102**, 319-325.
- DEWAR, G. J. (1970). The geology of Adelaide Island. *Britisch Antarctic Survey Scientific Reports* **57**, 1-66.
- DIETZ, S., BÜDEL, B., LANGE, O. L. & BILGER, W. (2000). Transmittance of light through the cortex of lichens from contrasting habitats. In *New Aspects in Cryptogamic Research. Contributions in Honour of Ludger Kappen. Bibliotheca Lichenologica* **75** (eds. B. SCHROETER, M. SCHLENSOG & T. G. A. GREEN), pp. 171-182. J. Cramer, Berlin, Stuttgart.
- DIRCKSEN, A. (1964). Vergleichende Untersuchungen zur Frost-, Hitze- und Austrocknungstoleranz einheimischer Laub- und Lebermoose unter besonderer Berücksichtigung jahreszeitlicher Veränderungen. Dissertation thesis, Universität Göttingen.
- EDWARDS, J. A. (1972). Studies in *Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartl. and *Deschampsia antarctica* Desv.: V. Distribution, ecology and vegetative performance on Signy Island. *British Antarctic Survey Bulletin* **28**, 11-28.
- EDWARDS, J. A. (1974). Studies in *Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartl. and *Deschampsia antarctica* Desv.: VI. Reproductive performance on Signy Island. *British Antarctic Survey Bulletin* **39**, 67-86.
- EDWARDS, J. A. (1975). Studies in *Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartl. and *Deschampsia antarctica* Desv.: VII. Cyclic changes related to age in *Colobanthus quitensis*. *British Antarctic Survey Bulletin* **40**, 1-6.
- ELLÉE, O. (1938). Über die Kohlensäureassimilation der Flechten. *Beiträge zur Biologie der Pflanzen* **26**, pp. 250.
- ERTL, L. (1951). Über die Lichtverhältnisse in Laubflechten. *Planta* **39**, 245-270.
- EVANS, J. R. (1996). Developmental constraints on photosynthesis: effects of light and nutrients. In *Photosynthesis and the environment* (ed. N. R. BAKER), pp. 281-304. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London.
- FARAGE, P. K. & LONG, S. P. (1987). Damage to maize photosynthesis in the field during periods when chilling is combined with high photon fluxes. In *Progress in Photosynthetic Research 4* (ed. J. BIGGINS), pp. 139-142. Nijhoff, Dordrecht.
- FARAGE, P. K. & LONG, S. P. (1991). The occurrence of photoinhibition in an over-wintering crop of oil-seed rape (*Brassica napus* L.) and its correlation with changes in crop growth. *Planta* **185**, 279-286.
- FARQUHAR, G. D. & CAEMMERER, S. V. (1982). Modelling of photosynthetic response to environmental conditions. In *Physiological plant ecology II (Encyclopedia of plant physiology. New series. Vol. 12 B)* (eds. O. L. LANGE, P. S. NOBEL, C. B. OSMOND & H. ZIEGLER), pp. 550-587. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- FILSON, R. B. (1987). Studies in antarctic lichens 6: Further notes on *Umbilicaria*. *Muelleria* **6**, 335-347.

- FOWBERT, J. A. & SMITH, R. I. L. (1994). Rapid population increases in native vascular plants in the Argentine Islands, Antarctic peninsula. *Arctic and Alpine Research* **26**, 290-296.
- FOYER, C. H. & HARBINSON, J. (1994). Oxygen metabolism and the regulation of photosynthetic electron transport. In *Causes of photooxidative stress and amelioration of defense systems in plants* (eds. C. H. FOYER & P. M. MULLINEAUX), pp. 1-42. CRC Press, Boca Raton.
- GAUSLAA, Y. (1984). Heat resistance and energy budget in different Scandinavian plants. *Holarctic Ecology* **7**, 1-78.
- GAUSLAA, Y. & SOLHAUG, K. A. (1996). Differences in the susceptibility to light stress between epiphytic lichens of ancient and young boreal forest stands. *Functional Ecology* **10**, 344-354.
- GAUSLAA, Y. & SOLHAUG, K. A. (2000). High-light-intensity damage to the foliose lichen *Lobaria pulmonaria* within a natural forest: the applicability of chlorophyll fluorescence methods. *The Lichenologist* **32**, 271-289.
- GENTY, B., BRIANTAIS, J.-M. & BAKER, N. (1989). The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta* **990**, 87-92.
- GIMINGHAM, C. H. (1967). Quantitative community analysis and bryophyte ecology on Signy Island. *Philosoph. Transact. Royal Soc. London, B* **252**, 251-259.
- GIMINGHAM, C. H. & SMITH, R. I. L. (1970). Bryophyte and lichen communities in the maritime Antarctic. In *Antarctic ecology*. (ed. M. W. HOLDGATE), pp. 752-785. Academic Press, London.
- GIMINGHAM, C. H. & SMITH, R. I. L. (1971). Growth form and water relations of mosses in the maritime Antarctic. *British Antarctic Survey Bulletin* **25**, 1-21.
- GREEN, D. M. & HOLTOM, A. (1971). Studies in *Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartl. and *Deschampsia antarctica* Desv.: 3. Distribution, habitats and performance in the Antarctic botanical zone. *British Antarctic Survey Bulletin* **26**, 1-29.
- GREEN, T. G. A., BÜDEL, B., MEYER, A., ZELLNER, H. & LANGE, O. L. (1997). Temperate rainforest lichens in New Zealand: light response of photosynthesis. *New Zealand Journal of Botany* **35**, 493-504.
- GREEN, T. G. A., HORSTMANN, J., BONNETT, H., WILKINS, A. & SILVESTER, W. B. (1980). Nitrogen fixation by members of the Stictaceae (Lichenes) of New Zealand. *New Phytologist* **84**, 339-348.
- GREEN, T. G. A. & LANGE, O. L. (1994). Photosynthesis in poikilohydric plants: A comparison of lichens and bryophytes. In *Ecophysiology of Photosynthesis* (eds. E.-D. SCHULZE & M. C. CALDWELL), pp. 319-341. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- GREEN, T. G. A., MASEYK, K., PANNEWITZ, S., SEPPELT, R. F. & SCHROETER, B. (2000). Extreme elevated *in situ* carbon dioxide levels around the moss *Bryum subrotundifolium* Jaeg., Ber. S. Gall. in Antarctica. In *New Aspects in Cryptogamic Research. Contributions in Honour of Ludger Kappen. Bibliotheca Lichenologica* **75** (eds. B. SCHROETER, M. SCHLENSOG & T. G. A. GREEN), pp. 389-396. J. Cramer Verlag, Berlin, Stuttgart.
- GREEN, T. G. A., SCHROETER, B., KAPPEN, L., SEPPELT, R. D. & MASEYK, K. (1998). An assessment of the relationship between chlorophyll *a* fluorescence and CO<sub>2</sub> gas exchange from field measurements on a moss and lichen. *Planta* **206**, 611-618.
- GREEN, T. G. A., SCHROETER, B. & SANCHO, L. G. (1999). Plant Life in Antarctica. In *Handbook of Functional Plant Ecology* (eds. F. VALLADARES & F.I. PUGNAIRE), pp. 495-543. Marcel Dekker, Basel.
- GREEN, T. G. A., SCHROETER, B. & SEPPELT, R. D. (in press). Bryophytes and the antarctic environment: effect of temperature and light on the photosynthesis of *Bryum argenteum*. In *Antarctic Ecosystems: Models for Wider Ecological Understanding. Proceedings of the VII SCAR International Biology Symposium, 31.8.-4.9. Christchurch/NZ* (ed. W. DAVISON).
- GREEN, T. G. A. & SNELGAR, W. P. (1981). Carbon dioxide exchange in lichens: apparent photorespiration and possible role of CO<sub>2</sub> refixation in some members of the Stictaceae (Lichenes). *Journal of Experimental Botany* **32**, 661-668.
- GREENE, S. W. (1970). Studies in *Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartl. and *Deschampsia antarctica* Desv.: I. Introduction. *British Antarctic Survey Bulletin* **23**, 19-24.
- GREENE, S. W., GREENE, D. M., BROWN, P. D. & PACEY, J. M. (1970). Antarctic moss flora. I. The genera *Andraea*, *Pohlia*, *Polytrichum*, *Psilopilum* and *Sarconeurum*. *Scientific Reports of the British Antarctic Survey* **64**, 1-118.

- HARBINSON, J. (1994). The responses of thylacoid electron transport and light utilization efficiency to sink limitation of photosynthesis. In *Photoinhibition of photosynthesis from molecular mechanisms to the field* (eds. N. R. BAKER & J. R. BOWYER), pp. 273-295. BIOS Scientific Publishers Ltd, Oxford.
- HARBINSON, J., GENTY, B. & BAKER, N. R. (1990). The relationship between CO<sub>2</sub> assimilation and electron transport in leaves. *Photosynthesis Research* **25**, 213-224.
- HARTUNG, W., SCHILLER, P. & DIETZ, K.-J. (1998). Physiology of poikilohydric plants. *Progress in Botany* **59**, 299-327.
- HEBER, U., BLIGNY, R., STREB, P. & DOUCE, R. (1996). Photorespiration is essential for the protection of the photosynthetic apparatus of C3 plants against photoinactivation under sunlight. *Botanica Acta* **109**, 307-315.
- HESTMARK, G. (1997). Competitive behaviour of umbilicate lichens - an experimental approach. *Oecologia* **111**, 523-528.
- HOBBS, G. J. (1968). The geology of the South Shetland Islands. IV. The geology of Livingston Island. *British Antarctic Survey Scientific Reports* **47**, 1-34.
- HOLDEN, M. (1965). Chlorophylls. In *Chemistry and biochemistry of plant pigments*. (ed. T. W. GOODWIN), pp. 461-488. Academic Press, London.
- HORIKAWA, Y. & ANDO, H. (1963). A review of the Antarctic species of *Ceratodon* described by Cardot. *Hikobia* **3**, 275-280.
- HORTON, P., RUBAN, A. V. & WALTERS, R. G. (1996). Regulation of light harvesting in green plants. *Annual Reviews of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* **47**, 655-684.
- HOVENDEN, M. J., JACKSON, A. E. & SEPPELT, R. D. (1994). Field photosynthetic activity of lichens in the Windmill Islands oasis, Wilkes Land, continental Antarctica. *Physiologia Plantarum* **90**, 567-576.
- HOVENDEN, M. J. & SEPPELT, R. D. (1995). Utility of modulated fluorescence in measuring photosynthetic activity of Antarctic plants: Field and laboratory studies. *Australian Journal of Plant Physiology* **22**, 321-330.
- HUISKES, A. H. L., GREMMEN, N. J. M. & FRANCKE, J. W. (1997). Morphological effects on the water balance of Antarctic foliose and fruticose lichens. *Antarctic Science* **9**, 36-42.
- HUSIC, D. W., HUSIC, H. D. & TOLBERT, N. E. (1987). The oxidative carbon cycle or C2 cycle. In *CRC Critical Reviews in Plant Sciences Vol. 5*, pp. 45-100. CRC-Press, Boca Raton.
- JENSEN, M., FEIGE, G. B. & KUFFER, M. (1997). The effect of short-time heating on wet *Lobaria pulmonaria*: a chlorophyll fluorescence study. In *New Species and Novel Aspects in Ecology and Physiology of Lichens. In honour of O.L. Lange. Bibliotheca Lichenologica* **67** (ed. L. KAPPEN), pp. 247-254. J. Cramer in der Gebrüder Bornträger Verlagsbuchhandlung, Berlin, Stuttgart.
- KALLIO, P. & VALANNE, N. (1975). On the effect of continuous light on photosynthesis in mosses. In *Ecological Studies 16: Fennoscandian Tundra Ecosystems, Part I: Plants and Microorganisms*, vol. 16 (ed. F. E. WIELGOLASKI), pp. 149-162. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- KAPPEN, L. (1973). Response to extreme environments. In *The Lichens* (eds. V. AHMADJIAN & M. E. HALE), pp. 310-380. Academic Press, New York.
- KAPPEN, L. (1981). Ecological significance of resistance to high temperature. In *Encyclopedia of plant physiology. Physiological plant ecology I*. (eds. O. L. LANGE, P. S. NOBEL, C. B. OSMOND & H. ZIEGLER), pp. 439-474. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
- KAPPEN, L. (1983). Ecology and physiology of the Antarctic fruticose lichen *Usnea sulphurea* (Koenig) Th. Fries. *Polar Biology* **1**, 249-255.
- KAPPEN, L. (1985). Water relations and net photosynthesis of *Usnea*. A comparison between *Usnea fasciata* (maritime Antarctic) and *Usnea sulphurea* (continental Antarctic). In *Lichen physiology and cell biology*. (ed. D. H. BROWN), pp. 41-56. Plenum Press, New York London.
- KAPPEN, L. (1993). Lichens in the Antarctic region. In *Antarctic Microbiology* (ed. E. I. FRIEDMANN), pp. 433-490. Wiley-Liss.
- KAPPEN, L., BÖLTER, M. & KÜHN, A. (1986). Field measurements of net photosynthesis of lichens in the Antarctic. *Polar Biology* **5**, 255-258.
- KAPPEN, L., BÖLTER, M. & KÜHN, A. (1987). Photosynthetic activity of lichens in natural habitats in the maritime Antarctic. *Bibliotheca Lichenologica* **25**, 297-312.

- KAPPEN, L., BREUER, M. & BÖLTER, M. (1991). Ecological and physiological investigations in continental Antarctic cryptogams. 3. Photosynthetic production of *Usnea sphacelata*: diurnal courses, models, and the effect of photoinhibition. *Polar Biology* **11**, 393-401.
- KAPPEN, L. & LANGE, O. L. (1970). The cold resistance of phycobionts from macrolichens of various habitats. *Lichenologist* **4**, 289-293.
- KAPPEN, L. & LANGE, O. L. (1972). Die Kälteresistenz einiger Macrolichenen. *Flora* **161**, 1-29.
- KAPPEN, L., MEYER, M. & BÖLTER, M. (1990a). Ecological and physiological investigations in continental Antarctic cryptogams. I. Vegetation pattern and its relation to snow cover on a hill near Casey Station, Wilkes Land. *Flora* **184**, 209-220.
- KAPPEN, L. & REDON, J. (1987). Photosynthesis and water relations of three maritime antarctic lichen species. *Flora* **179**, 215-229.
- KAPPEN, L., SCHROETER, B., GREEN, T. G. A. & SEPPELT, R. D. (1998a). Chlorophyll *a* fluorescence and CO<sub>2</sub> exchange of *Umbilicaria aprina* under extreme light stress in the cold. *Oecologia* **113**, 325-331.
- KAPPEN, L., SCHROETER, B., GREEN, T. G. A. & SEPPELT, R. D. (1998b). Microclimatic conditions, meltwater moistening, and the distributional pattern of *Buellia frigida* on rock in a southern continental Antarctic habitat. *Polar Biology* **19**, 101-106.
- KAPPEN, L., SCHROETER, B. & SANCHO, L. G. (1990b). Carbon dioxide exchange of Antarctic crustose lichens in situ measured with a CO<sub>2</sub>/H<sub>2</sub>O porometer. *Oecologia* **82**, 311-316.
- KAPPEN, L. & SMITH, C. W. (1980). Heat tolerance of two *Cladonia* species and *Campylopus praemorsus* in a hot steam vent area of Hawaii. *Oecologia* **47**, 184-189.
- KAPPEN, L., SMITH, R. I. L. & MEYER, M. (1989). Carbon dioxide exchange of two ecodemes of *Schistidium antarctici* in continental Antarctica. *Polar Biology* **9**, 415-422.
- KAPPEN, L. & VALLADARES, F. (1999). Opportunistic Growth and Desiccation Tolerance: the Ecological Success of Poikilohydrous Autotrophs. In *Handbook of Functional Plant Ecology* (eds. F. VALLADARES & F.I. PUGNAIRE), pp. 9-80. Marcel Dekker, New York.
- KENNEDY, A. D. (1993). Water as a limiting factor in the Antarctic terrestrial environment: A biogeographical synthesis. *Arctic and Alpine Research* **25**, 308-315.
- KERSHAW, K. A. (1985). *Physiological ecology of lichens*. Cambridge University Press, Cambridge.
- KOCH, W., KLEIN, E. & WALZ, H. (1968). Neuartige Gaswechsel-Meßanlage für Pflanzen in Laboratorium und Freiland. *Siemens-Zeitschrift* **42**, 392-404.
- KOCH, W., LANGE, O. L. & SCHULZE, E.-D. (1971). Ecophysiological investigations on wild and cultivated plants in the Negev Desert. I. Methods: a mobile laboratory for measuring carbon dioxide and water vapour exchange. *Oecologia* **8**, 296-309.
- KOK, B. (1956). On the inhibition of photosynthesis by intense light. *Biochimica et Biophysica Acta* **21**, 234-244.
- KOOTEN, O. v. & SNEL, J. F. H. (1990). The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. *Photosynthesis Research* **25**, 147-150.
- KRALL, J. P. & EDWARDS, G. E. (1992). Relationship between photosystem II activity and CO<sub>2</sub> fixation in leaves. *Physiologia Plantarum* **86**, 180-187.
- KRAUSE, G. H. (1994). Photoinhibition induced by low temperatures. In *Photoinhibition of photosynthesis from molecular mechanisms to the field* (eds. N. R. BAKER & J. R. BOWYER), pp. 331-348. BIOS Scientific Publishers Ltd, Oxford.
- KRAUSE, G. H. & WEIS, E. (1991). Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Annual Reviews of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* **43**, 313-349.
- LAISK, A. & LORETO, F. (1996). Determining photosynthetic parameters from leaf CO<sub>2</sub> exchange and chlorophyll fluorescence. *Plant Physiology* **110**, 903-912.
- LANG, M., SCHINDLER, C. & LICHTENTHALER, H. K. (1995). Function of leaf hairs and leaf waxes in the protection of the photosynthetic apparatus against photoinhibition. In *Photosynthesis: From Light to Biosphere. Vol.IV* (ed. P. MATHIS), pp. 449-452. Kluwer Academic Publishers, Netherlands.
- LANGE, O. L. (1953). Hitze- und Trockenresistenz der Flechten in Beziehung zu ihrer Verbreitung. *Flora* **140**, 39-97.
- LANGE, O. L. (1955). Untersuchungen über die Hitzeresistenz der Moose in Beziehung zu ihrer Verbreitung. 1. Die Resistenz stark angetrockneter Moose. *Flora* **142**, 381-399.

- LANGE, O. L., HAHN, S. C., MEYER, A. & TENHUNEN, J. D. (1998). Upland tundra in the foothills of the Brooks Range, Alaska, U.S.A.: Lichen long-term photosynthetic CO<sub>2</sub> uptake and net carbon gain. *Arctic and Alpine Research* **30**, 252-261.
- LANGE, O. L. & KILIAN, E. (1985). Reaktivierung der Photosynthese trockener Flechten durch Wasserdampfaufnahme aus dem Luftraum: Artspezifisch unterschiedliches Verhalten. *Flora* **176**, 7-23.
- LANGE, O. L., KILIAN, E., MEYER, A. & TENHUNEN, J. D. (1984). Measurement of lichen photosynthesis in the field with a portable steady-state CO<sub>2</sub>-Porometer. *Lichenologist* **16**, 1-9.
- LANGE, O. L., KILIAN, E. & ZIEGLER, H. (1986). Water vapor uptake and photosynthesis of lichens: performance differences in species with green and blue-green algae as phycobionts. *Oecologia* **71**, 104-110.
- LANGE, O. L., LEISNER, J. M. R. & BILGER, W. (1999). Chlorophyll fluorescence characteristics of the cyanobacterial lichen *Peltigera rufescens* under field conditions II. Diel and annual distribution of metabolic activity and possible mechanisms to avoid photoinhibition. *Flora* **194**, 413-430.
- LANGE, O. L., REICHENBERGER, H. & WALZ, H. (1997). Continuous monitoring of CO<sub>2</sub> exchange of lichens in the field: short-term enclosure with an automatically operating cuvette. *Lichenologist* **29**, 259-274.
- LANGE, O. L., SCHULZE, E.-D., KAPPEN, L., BUSCHBOM, U. & EVENARI, M. (1975). Adaptations of desert lichens to drought and extreme temperatures. In *Environmental physiology of desert organisms*. (ed. N. F. HADLEY), pp. 20-37. Dowden, Hutchinson and Ross, Inc., Stroudsburg, Pennsylvania.
- LARCHER, W. (1987). Streß bei Pflanzen. *Naturwissenschaften* **74**, 158-167.
- LARCHER, W. (1994). *Ökophysiologie der Pflanzen. 5. Auflage*. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- LEEGOOD, R. C. & EDWARDS, G. E. (1996). Carbon metabolism and photorespiration: temperature dependence in relation to other environmental factors. In *Photosynthesis and the Environment* (ed. N. R. BAKER), pp. 191-221. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht / Boston / London.
- LEISNER, J. M. R. (1995). *Zur Ökophysiologie von Cyanobakterien-Flechten: Pigmentzusammensetzung und Chlorophyllfluoreszenz unter Freilandbedingungen*. Dissertation Universität Würzburg, Würzburg.
- LEISNER, J. M. R., BILGER, W., CZYGAN, F.-C. & LANGE, O. L. (1993). Lipophilous carotenoids of cyanobacterial lichens from different habitats, including an extreme desert site. *Cryptogamic Botany* **4**, 74-82.
- LEISNER, J. M. R., BILGER, W., CZYGAN, F.-C. & LANGE, O. L. (1994). Light exposure and the composition of lipophilous carotenoids in cyanobacterial lichens. *Journal of Plant Physiology* **143**, 514-519.
- LEISNER, J. M. R., BILGER, W. & LANGE, O. L. (1995). Does photoinhibition occur under natural field conditions in a cyanobacterial lichen? In *Photosynthesis: From Light to Biosphere. Vol. IV* (ed. P. MATHIS), pp. 259-262. Kluwer Academic Publishers, Netherlands.
- LEISNER, J. M. R., BILGER, W. & LANGE, O. L. (1996). Chlorophyll fluorescence characteristics of the cyanobacterial lichen *Peltigera rufescens* under field conditions I. Seasonal patterns of photochemical activity and the occurrence of photosystem II inhibition. *Flora* **191**, 261-273.
- LEVERENZ, J. W. (1994). Factors determining the nature of the light dosage response curve of leaves. In *Photoinhibition of photosynthesis from molecular mechanisms to the field* (eds. N. R. BAKER & J. R. BOWYER), pp. 239-254. BIOS Scientific Publishers Ltd, Oxford.
- LEVITT, J. (1980). *Responses of plants to environmental stresses. 2nd Ed.* Academic Press, New York.
- LINDSAY, D. C. (1971). Vegetation of the South Shetland Islands. *British Antarctic Survey Bulletin* **25**, 59-83.
- LONG, S. P., HUMPHRIES, S. & FALKOWSKI, P. G. (1994). Photoinhibition of photosynthesis in nature. *Annual Reviews of Plant Physiology* **45**, 633-662.
- LONGTON, R. E. (1988a). Adaptations and strategies of polar bryophytes. *Botanical Journal of the Linnean Society* **98**, 253-268.
- LONGTON, R. E. (1988b). *Biology of polar bryophytes and lichens*. Cambridge University Press, Cambridge.
- LOVELOCK, C. E., JACKSON, A. E., MELICK, D. R. & SEPPELT, R. (1995a). Reversible photoinhibition in arctic moss during freezing and thawing. *Plant Physiology* **109**, 955-961.
- LOVELOCK, C. E., JEBB, M. & OSMOND, C. B. (1994). Photoinhibition and recovery in tropical plants species: response to disturbance. *Oecologia* **97**, 297-307.
- LOVELOCK, C. E., OSMOND, C. B. & SEPPELT, R. D. (1995b). Photoinhibition in the antarctic moss *Grimmia antarctici* Card. when exposed to cycles of freezing and thawing. *Plant, Cell and Environment* **18**, 1395-1402.

- LUMSDEN, P. E. (1997). *Plants and UV-B - Responses to environmental change*. Cambridge University Press, Cambridge.
- MACFARLANE, J. D. & KERSHAW, K. A. (1980). Physiological-environmental interactions in lichens. IX. Thermal stress and lichen ecology. *New Phytologist* **84**, 669-685.
- MANRIQUE, E., BALAGUER, L., BARNES, J. & DAVISON, A. W. (1993). Photoinhibition studies in lichen using chlorophyll fluorescence analysis. *The Bryologist* **96**, 443-449.
- MARKER, A. F. H. & JINKS, S. (1982). The spectrophotometric analysis of chlorophyll a and phaeopigments in acetone, ethanol and methanol. *Arch. Hydrobiol. / Beih. Ergebn. Limnol.* **16**, 3-17.
- MCCREE, K. J. (1972). Test of current definitions of Photosynthetically active radiation against leaf photosynthesis data. *Agricultural Meteorology* **10**, 443-453.
- MOORE, D. M. (1970). Studies in *Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartl. and *Deschampsia antarctica* Desv.: II. Taxonomy, distribution and relationships. *British Antarctic Survey Bulletin* **23**, 63-80.
- MULLINEAU, C. W. & ALLEN, J. F. (1990). State 1 - state 2 transitions in the cyanobacterium *Synechococcus* 6301 are controlled by the redox state of electron carriers between photosystems I and II. *Photosynthesis Research* **23**, 297-311.
- MURRAY, K. J., TENHUNEN, J. D. & NOWAK, R. S. (1993). Photoinhibition as a control on photosynthesis and production of *Sphagnum* mosses. *Oecologia* **96**, 200-207.
- MYRCHA, A., OCHYRA, R. & TATUR, A. (1991). Site of special scientific interest No.8 - western shores of Admiralty Bay, King George Island, South Shetland Islands. In *First Polish-Soviet Antarctic Symposium*. Polish Academy of Sciences, Warschau.
- NOAKES, T. D. & LONGTON, R. E. (1988). Pathways of water movement in relation to structure and micro-morphology in Antarctic mosses. *Polarforschung* **58**, 125-138.
- NOAKES, T. D. & LONGTON, R. E. (1989). Studies on water relations in mosses from the cold-Antarctic. *Antarctic Special Topics* **1989**, 103-116.
- NÖRR, M. (1974). Hitzeresistenz bei Moosen. *Flora* **163**, 388-397.
- OCHI, H. (1979). A taxonomic review of the genus *Bryum*, Musci in Antarctica. *Mem. Natl. Inst. Polar Res., Spec. Iss.* **11**, 70-80.
- OCHYRA, R. (1998). *The Moss Flora of King George Island, Antarctica*. Polish Academy of Sciences, W. Szafer Institute of Botany, Cracow.
- ÖGREN, E. (1991). Prediction of photoinhibition of photosynthesis from measurements of fluorescence quenching components. *Planta* **184**, 538-544.
- ÖGREN, E. (1994). The significance of photoinhibition for photosynthetic productivity. In *Photoinhibition of photosynthesis from molecular mechanisms to the field* (eds. N. R. BAKER & J. R. BOWYER), pp. 433-447. BIOS Scientific Publishers Ltd, Oxford.
- ÖGREN, E. & SJÖSTRÖM, M. (1990). Estimation of the effect of photoinhibition on the carbon gain in leaves of a willow canopy. *Planta* **181**, 560-567.
- OLIVER, M. J. & BEWLEY, J. D. (1997). Desiccation-tolerance of plant tissues: a mechanistic overview. *Horticultural Reviews* **18**, 171-213.
- OSMOND, B. (1981). Photorespiration and photoinhibition, some implications for the energetics of photosynthesis. *Biochimica et Biophysica Acta* **639**, 77-98.
- OSMOND, C. B. (1994). What is photoinhibition? Some insights from comparisons of shade and sun plants. In *Photoinhibition of photosynthesis from molecular mechanisms to the field* (eds. N. R. BAKER & J. R. BOWYER), pp. 1-24. BIOS Scientific Publishers Ltd, Oxford.
- PALMQVIST, K., SAMUELSSON, G. & BADGER, M. R. (1994). Photobiont-related differences in carbon acquisition. *Planta* **195**, 70-79.
- PEARCY, R. W. (1994). Photosynthetic response to sunflecks and light gaps: mechanisms and constraints. In *Photoinhibition of photosynthesis from molecular mechanisms to the field* (eds. N. R. BAKER & J. R. BOWYER), pp. 255-271. BIOS Scientific Publishers Ltd, Oxford.
- PETZOLD, D. E. & GOWARD, S. N. (1988). Reflectance spectra of subarctic lichens. *Remote Sens. Environm.* **24**, 481-492.
- POELT, J. (1987). Das Gesetz der relativen Standortskonstanz bei den Flechten. *Botanische Jahrbücher für Systematik* **108**, 363-371.

- PONTAILLER, J.-Y. (1990). A cheap quantum sensor using a gallium arsenide photodiode. *Functional Ecology* **4**, 591-596.
- POST, A. (1990). Photoprotective pigment as an adaptive strategy in the Antarctic moss *Ceratodon purpureus*. *Polar Biology* **10**, 241-245.
- POST, A., ADAMSON, E. & ADAMSON, H. (1990). Photoinhibition and recovery of photosynthesis in Antarctic bryophytes under field conditions. In *Current research in photosynthesis IV* (ed. M. BALTSCHIEFFSKY), pp. 635-638. Kluwer Acad.Publ., The Netherlands.
- POST, A. & VESK, M. (1992). Photosynthesis, pigments, and chloroplast ultrastructure of an Antarctic liverwort from sun-exposed and shaded sites. *Canadian Journal of Botany* **70**, 2259-2264.
- POWLES, S. B. (1984). Photoinhibition of photosynthesis induced by visible light. *Annual Reviews of Plant Physiology* **35**, 15-44.
- PYLE, J. A. (1997). Global ozone depletion: observations and theory. In *Plants and UV-B - Responses to environmental change* (ed. P. J. LUMSDEN), pp. 3-11. Cambridge University Press, Cambridge.
- RASTORFER, J. R. (1972). Comparative physiology of four west antarctic mosses. In *Antarctic terrestrial biology. Antarctic research series Vol.20* (ed. G. A. LLANO), pp. 143-161. American Geophysical Union, Washington.
- REDON, J. (1985). *Líquenes Antárticos*. INACH, Santiago de Chile.
- RICHARDSON, D. H. S. (1981). *The biology of mosses*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- RIKKINEN, J. (1995). What's behind the pretty colours? A study on the photobiology of lichens. *Bryobrothera* **4**, 1-239.
- ROBINSON, J. M. (1988). Does O<sub>2</sub> photoreduktion occur within chloroplasts *in vivo*. *Physiologia Plantarum* **72**, 666-680.
- ROUAG, D. & DOMINY, P. (1994). State adaptations in the cyanobacterium *Synechococcus* 6301 (PCC): Dependence on light intensity or spectral composition. *Photosynthesis Research* **40**, 107-117.
- RUNDEL, P. W. (1988). Water relations. In *CRC Handbook of lichenology*. (ed. M. GALUN), pp. 17-36. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- SALASMAA, E. & KOSTAMO, P. (1986). Humicap thin film sensor. In *Advanced agricultural instrumentation* (ed. W. G. GENSLER), pp. 135-147. Martinus Nijhoff, Dordrecht.
- SANCHO, L. G. & KAPPEN, L. (1989). Photosynthesis and water relations and the role of anatomy in Umbilicariaceae (lichens) from Central Spain. *Oecologia* **81**, 473-480.
- SANCHO, L. G., KAPPEN, L. & SCHROETER, B. (1992). The lichen genus *Umbilicaria* on Livingston Island (South Shetland Islands, Antarctica). *Antarctic Science* **4**, 189-196.
- SANCHO, L. G., PINTADO, A., VALLADARES, F., SCHROETER, B. & SCHLENSOG, M. (1997). Photosynthetic performance of cosmopolitan lichens in the maritime Antarctic. In *New Species and Novel Aspects in Ecology and Physiology of Lichens. In honour of O.L. Lange. Bibliotheca Lichenologica* **67** (ed. L. KAPPEN), 197-210. J. Cramer in der Gebrüder Bornträger Verlagsbuchhandlung, Berlin, Stuttgart.
- SANCHO, L. G., SCHROETER, B. & VALLADARES, F. (1998). *Umbilicaria kappeni* (Umbilicariaceae) a new lichen species from Antarctica with multiple mechanisms for the simultaneous dispersal of both symbionts. *Nova Hedwigia* **67**: 279-288.
- SANCHO, L. G., SCHULZ, F., SCHROETER, B. & KAPPEN, L. (1999). Bryophyte and lichen flora of South Bay (Livingston Island: South Shetland Islands, Antarctica). *Nova Hedwigia* **68**, 301-337.
- SANCHO, L. G. & VALLADARES, F. (1993). Lichen colonization of recent moraines on Livingston Island (South Shetland I., Antarctica). *Polar Biology* **13**, 227-233.
- SANCHO, L. G., VALLADARES, F. & ASCASO, C. (1994). Effect of hydration on colour and temperature in thalli of Umbilicariaceae. *Cryptogamic Botany* **4**, 227-232.
- SATTERWHITE, M. B., HENLEY, J. P. & CARNEY, J. M. (1985). Effects of lichens on the reflectance spectra of granitic rock surfaces. *Remote Sensing of Environment* **18**, 105-112.
- SCHERER, S. (1990). Do photosynthetic and respiratory electron transport chains share redox proteins? *Trends in Biochemical Sciences* **15**, 458-462.
- SCHIPPERGES, B., KAPPEN, L. & SONESSON, M. (1995). Intraspecific variation of morphology and physiology of temperate to Arctic populations of *Cetraria nivalis*. *Lichenologist* **27**, 517-529.
- SCHLENSOG, M. & SCHROETER, B. (in press). Poikilohydry in antarctic cryptogams and its role for photosynthetic performance in mesic and xeric habitats. In *Antarctic Ecosystems: Models for Wider Ecological*

- Understanding. Proceedings of the VII SCAR International Biology Symposium, 31.8.-4.9. Christchurch/NZ* (ed. W. DAVISON), in press.
- SCHLENSOG, M., SCHROETER, B., SANCHO, L. G., PINTADO, A. & KAPPEN, L. (1997a). Effect of strong irradiance on photosynthetic performance of the meltwater dependent cyanobacterial lichen *Leptogium puberulum* (Collemales) Hue from the maritime Antarctic. In *New Species and Novel Aspects in Ecology and Physiology of Lichens. In honour of O.L. Lange. Bibliotheca Lichenologica* **67** (ed. L. KAPPEN), pp. 235-246. J. Cramer in der Gebrüder Bornträger Verlagsbuchhandlung, Berlin, Stuttgart.
- SCHLENSOG, M., SCHROETER, B., SANCHO, L. G., PINTADO, A. & KAPPEN, L. (1997b). Photosynthetic performance of the cyanobacterial lichen *Leptogium puberulum* Hue (Collemales) in the maritime Antarctic. *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Sec. Biol.)* **93**, 105-111.
- SCHREIBER, U., BILGER, W. & NEUBAUER, C. (1994). Chlorophyll Fluorescence as a Nonintrusive Indicator for Rapid Assessment of *in vivo* Photosynthesis. In *Ecological Studies, Volume 100, Ecophysiology of Photosynthesis* (eds. E.-D. SCHULZE & M. M. CALDWELL), pp. 49-70. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, London, Paris, Tokyo, Hong Kong, Barcelona, Budapest.
- SCHROETER, B. (1991). *Untersuchungen zu Primärproduktion und Wasserhaushalt von Flechten der maritimen Antarktis unter besonderer Berücksichtigung von Usnea antarctica Du Rietz*. Dissertation, Universität Kiel.
- SCHROETER, B. (1997). *Grundlagen der Stoffproduktion von Kryptogamen unter besonderer Berücksichtigung der Flechten*. Habilitationsschrift der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel.
- SCHROETER, B., GREEN, T. G. A., KAPPEN, L. & SEPPELT, R. D. (1994). Carbon dioxide exchange at subzero temperatures. Field measurements on *Umbilicaria aprina* in Antarctica. *Cryptogamic Botany* **4**, 233-241.
- SCHROETER, B., GREEN, T. G. A., KAPPEN, L., SEPPELT, R. D. & MASEYK, K. (1995). The relationship between electron transport rate through PS II and CO<sub>2</sub> gas exchange in Antarctic cryptogams. In *Photosynthesis: from Light to Biosphere, Vol. V* (ed. P. MATHIS), pp. 893-896. Kluwer Academic Publishers, The Netherlands.
- SCHROETER, B., GREEN, T. G. A., SEPPELT, R. D. & KAPPEN, L. (1992). Monitoring photosynthetic activity of crustose lichens using a PAM-2000 fluorescence system. *Oecologia* **92**, 457-462.
- SCHROETER, B., JACOBSEN, P. & KAPPEN, L. (1991a). Thallus moisture and microclimatic control of the CO<sub>2</sub>-exchange of *Peltigera aphthosa* (L.) Willd. on Disko Island (West Greenland). *Symbiosis* **11**, 131-146.
- SCHROETER, B., KAPPEN, L. & MOLDAENKE, C. (1991b). Continuous *in situ* recording of the photosynthetic activity of Antarctic lichens - established methods and a new approach. *The Lichenologist* **23**, 253-265.
- SCHROETER, B., KAPPEN, L. & SANCHO, L. G. (in press). The importance of the seasons for the annual carbon balance of lichens in the maritime Antarctic: Long term measurements of long term photosynthetic activity in *Usnea aurantiaco-atra* in the maritime Antarctic. In *Antarctic Ecosystems: Models for Wider Ecological Understanding. Proceedings of the VII SCAR International Biology Symposium, 31.8.-4.9. Christchurch/NZ* (ed. W. DAVISON).
- SCHROETER, B., KAPPEN, L. & SCHULZ, F. (1997a). Long-term measurements of microclimatic conditions in the fruticose lichen *Usnea aurantiaco-atra* in the maritime Antarctic. In *Actas del V Simposio de Estudios Antárticos* (eds. J. CACHO & D. SERRAT), pp. 63-69. CICYT, Madrid.
- SCHROETER, B., SANCHO, L. G. & VALLADARES, F. (1999). *In situ* comparison of daily photosynthetic activity patterns of saxicolous lichens and mosses in Sierra de Guadarrama, Central Spain. *The Bryologist* **102**, 623-633.
- SCHROETER, B. & SCHULZ, F. (1995). Untersuchungen zur Jahresprimärproduktion von Flechten in der maritimen Antarktis. *Berichte zur Polarforschung* **155**, 36-38.
- SCHROETER, B., SCHULZ, F. & KAPPEN, L. (1997b). Hydration related spatial and temporal variation of photosynthetic activity in Antarctic lichens. In *Antarctic Communities. Species, Structure and Survival* (eds. B. BATTAGLIA, J. VALENCIA & D. W. H. WALTON), pp. 221-225. Cambridge University Press, Cambridge.
- SCHULZ, F. (1993). *Beiträge zur Floristik und Ökologie von Bryophyten auf Livingston Island, Süd Shetland Inseln, Antarktis*, Diplomarbeit an der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel.
- SEEL, W. E., HENDRY, G. A. F. & LEE, J. A. (1992). The combined effects of desiccation and irradiance on mosses from xeric and hydric habitats. *Journal of Experimental Botany*. **43**, 1023-1030.

- SEPPELT, R. D. (1984). The Bryoflora of the Vestfold Hills and Ingrid Christensen Coast, Antarctica. *ANARE Research Notes* **20**, 1-31.
- SEPPELT, R. D. & KANDA, H. (1986). Morphological variation and taxonomic interpretation in the moss genus *Bryum* in Antarctica. *Mem. Natl. Inst. Polar Res.* **37**, 27-42.
- SHIRAZI, A. M., MUIR, P. S. & MCCUNE, B. (1996). Environmental factors influencing the distribution of the lichens *Lobaria oregana* and *L. pulmonaria*. *The Bryologist* **99**, 12-18.
- SMIRNOFF, N. (1993). Tansley review No. 52: The role of active oxygen in the response of plants to water deficit and desiccation. *New Phytologist* **125**, 27-58.
- SMITH, D. C. & MOLESWORTH, S. (1973). Lichen physiology. XIII. Effects of rewetting dry lichens. *New Phytologist* **72**, 525-533.
- SMITH, R. I. L. (1972). Vegetation of the South Orkney Islands with particular reference to Signy Island. *British Antarctic Survey Scientific Reports* **68**, 1-124.
- SMITH, R. I. L. (1982). Farthest south and highest occurrences of vascular plants in the Antarctic. *Polar Record* **21**, 170-173.
- SMITH, R. I. L. (1985). New southernmost record for Antarctic flowering plants. *Polar Record* **22**, 425-427.
- SMITH, R. I. L. (1994). Vascular plants as bioindicators of regional warming in Antarctica. *Oecologia* **99**, 322-328.
- SMITH, R. I. L. (1996). Terrestrial and freshwater biotic components of the western antarctic peninsula. In *Foundations for ecological research west of the antarctic peninsula, Antarctic Research Series, Vol. 70*, pp. 15-59. American Geophysical Union.
- SMITH, R. I. L. (2000). Plants of extreme habitats in Antarctica. In *New Aspects in Cryptogamic Research. Contributions in Honour of Ludger Kappen. Bibliotheca Lichenologica* **75** (eds. B. SCHROETER, M. SCHLENSOG & T. G. A. GREEN), pp. 405-419. J. Cramer, Berlin, Stuttgart.
- SMITH, R. I. L. & CORNER, R. W. M. (1973). Vegetation of the Arthur Harbour-Argentine Islands region of the Antarctic peninsula. *British Antarctic Survey Bulletin* **33&34**, 89-122.
- SMITH, R. I. L. & GIMINGHAM, C. H. (1976). Classification of cryptogamic communities in the maritime Antarctic. *British Antarctic Survey Bulletin* **43**, 25-47.
- SMITH, R. I. L. & OVSTAL, D. O. (1991). The lichen genus *Stereocaulon* in Antarctica and South Georgia. *Polar Biology* **11**, 91-102.
- SNELGAR, W. P. & GREEN, T. G. A. (1980). Carbon dioxide exchange in lichens: low carbon dioxide compensation levels and lack of apparent photorespiratory activity in some lichens. *The Bryologist* **83**, 505-507.
- SOLHAUG, K. A. & GAUSLAA, Y. (1996). Parietin, a photoprotective secondary product of the lichen *Xanthoria parietina*. *Oecologia* **108**, 412-418.
- STITT, M. (1996). Metabolic regulation of photosynthesis. In *Photosynthesis and the environment* (ed. N. R. BAKER), pp. 151-190. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London.
- THAYER, S. S. & BJÖRKMAN, O. (1990). Leaf xanthophyll content and composition in sun and shade determined by HPLC. *Photosynthesis Research* **23**, 331-343.
- THIELE, A., KRAUSE, G. H. & WINTER, K. (1998). *In situ* study of photoinhibition of photosynthesis and xanthophyll cycle activity in plants growing in natural gaps of the tropical forest. *Australian Journal of Plant Physiology* **25**, 189-195.
- THIMIJJAN, R. W. & HEINS, R. D. (1983). Photometric, radiometric, and quantum light units of measure: a review of procedures for interconversion. *Horticultural Science* **18**, 818-822.
- VALANNE, N. (1984). Photosynthesis and photosynthetic products in mosses. In *The experimental biology of bryophytes*. (eds. A. F. DYER & J. G. DUCKETT), pp. 257-273. Academic Press, London.
- VALLADARES, F., SANCHEZ-HOYOS, A. & MANRIQUE, E. (1995). Diurnal changes in photosynthetic efficiency and carotenoid composition of the lichen *Anaptychia ciliaris*: Effects of hydration and light intensity. *The Bryologist* **98**, 375-382.
- VERHOEVEN, A. S., ADAMS III, W. W. & DEMMIG-ADAMS, B. (1999). The xanthophyll cycle and acclimation of *Pinus ponderosa* and *Malva neglecta* to winter stress. *Oecologia* **118**, 277-287.
- WALKER, F. J. (1985). The lichen genus *Usnea* subgenus *Neuropogon*. *Bulletin of the British Museum, Botanical Series* **13**, 1-130.

- WALTER, H. & BRECKLE, S. W. (1983). *Ökologie der Erde. I. Ökologische Grundlagen in globaler Sicht*. UTB Große Reihe, Fischer Verlag, Stuttgart.
- WALTER, H. & WALTER, E. (1953). Einige allgemeine Ergebnisse unserer Forschungsreise nach Südwestafrika 1952/53: Das Gesetz der relativen Standortskonstanz; das Wesen der Pflanzengemeinschaften. *Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft* **66**, 228-236.
- WALZ, H. (1991). *Kompakt CO<sub>2</sub>/H<sub>2</sub>O-Porometer*.
- WILLERT, D. J. v., MATYSSEK, R. & HERPPICH, W. (1995). *Experimentelle Pflanzenökologie: Grundlagen und Anwendungen*. Thieme Verlag, Stuttgart New York.
- WILLIAMS, J. & EAMUS, D. (1997). Plant Ecophysiology: linking pattern and process - a review. *Australian Journal of Botany* **45**, 351-357.
- WINKLER, J. B. (2000). *Die Rolle der Schneebedeckung für die Kryptogamenvegetation in der maritimen Antarktis. Eine Fallstudie auf der Potter-Halbinsel, King George Island*. Dissertation, Christian-Albrechts-Universität zu Kiel.
- WINKLER, J. B., KAPPEN, L. & SCHULZ, F. (in press). Snow and ice as an important ecological factor for the cryptogams in the maritime Antarctic. In *Antarctic ecosystems: models for wider ecological understanding* (ed. W. DAVIDSON).
- WINKLER, J. B., SCHULZ, F. & KAPPEN, L. (1998). Seasonal variation of abiotic factors in terrestrial habitats. *Berichte zur Polarforschung* **299**, 28-32.
- WRIGHT, S. W., JEFFREY, S. W., MANTOURA, R. F. C., LLEWELLYN, C. A., BJØRNLAND, T., REPETA, D. & WELSCHMEYER, N. (1991). Improved HPLC method for the analysis of chlorophylls and carotenoids from marine phytoplankton. *Marine Ecology Progress Series* **77**, 183-196.
- ZIEGLER, H. & EGGLE, K. (1965). Zur quantitativen Analyse der Chloroplastenpigmente. 1. Kritische Überprüfung der spektralphotometrischen Chlorophyll-Bestimmung. *Beiträge zur Biologie der Pflanzen* **41**, 11-37.
- ZUKAL, H. (1896). Morphologische und biologische Untersuchungen über die Flechten. III. Abhandlung. *Sitzungsber. K. Akad. Wiss. Wien. Mathem.-Naturw. Kl.* **105**, 197-.

## DANKSAGUNG

Mein herzlichster Dank geht zuerst an meinen akademischen Lehrer, Herrn Privatdozent Burkhard Schroeter, für die wissenschaftliche Betreuung der Arbeit. Neben vielen hilfreichen Anregungen und Kommentaren sowie tatkräftiger Hilfe, die zum Gelingen dieser Arbeit maßgeblich beigetragen haben, verbrachten wir außerdem eine meiner schönsten Freilandkampagnen im Zeltlager auf Leonie Island zusammen. Vielen Dank für die Unterstützung und für das Vertrauen, mich mit dem nahezu gesamten „Gerätepark“ der Abteilung mehrmals allein in die Ferne ziehen zu lassen.

Ein ebenso herzliches Dankeschön geht an meinen „geistigen Ziehvater“ und Betreuer Prof. Dr. L. Kappen. Ohne Ihren ansteckenden Enthusiasmus, der immer zu neuen Erfahrungen ermuntert, hätte es mich sicherlich nicht von den feuchtwarmen Tropen in die Polargebiete verschlagen.

Besonderer Dank für ihre Unterstützung gilt den Freunden und Kollegen des spanischen Antarktisprogrammes. Insbesondere danke ich natürlich Leo für die freundschaftliche Zusammenarbeit und für die vielen erfrischenden Exkurse in die spanische Sprache. Ein herzlicher Dank auch an Ana, Ruth und an die vielen weiteren Kollegen, die während zweier Meßkampagnen dafür sorgten, daß auch die soziale Komponente nicht zu kurz kam.

Ein ebenso herzliches Dankeschön geht an alle Freunde und Bekannten von der britischen Antarktisstation Rothera und vom British Antarctic Survey in Cambridge, insbesondere an Ron Lewis Smith, Pete Convey und Pedro Montiel, natürlich auch an Karin, an Bob Headland sowie an die niederländische Delegation, und und und... Long live British Pop.

Die Deutsche Forschungsgemeinschaft hat durch die Fördermittel für die Expeditionen die gesamte Arbeit erst ermöglicht. Vielen Dank dafür! Ein weiterer Dank für finanzielle Unterstützung geht auch an den Stifterverband der Deutschen Wissenschaft, der mir bei den Reisekosten für eine Meßkampagne nach Neuseeland unter die Arme griff.

Vielen herzlichen Dank an Stefan, der mir auf einer Expedition auf die spanische Antarktisstation tatkräftig zur Seite gestanden hat. Auf weiterhin gute Zusammenarbeit! Auch Florian war immer erreichbar und half mir über viele taxonomische und gerätetechnische Schwierigkeiten hinweg. Ich erinnere nur an Format C:\. Vielen Dank auch an Barbro für harmonische Zusammenarbeit und spanische Sprachabenteuer. Viel Glück in München! Der gesamten Arbeitsgruppe „Ökophysiologie“ am Botanischen Institut danke ich für das stets gute Arbeitsklima und die freundschaftliche Hilfsbereitschaft. Darüber hinaus ein weiteres herzliches Dankeschön an Herrn Walter und die Werkstatt des Botanischen Instituts für die große Hilfe bei der Anfertigung der Verankerungen für die Chl-*a*-Messungen.

Ein ganz besonderer Dank geht an meine Eltern für ihre Unterstützung über all die Universitätsjahre. Meine Mutter hat sich wie immer fleißigst bemüht, meine Zeichensetzung auf Trab zu bringen. Sollte jetzt immer noch etwas falsch sein, habe ich es sicher in letzter Minute eingefügt.,;?!

Nicht zuletzt ein ganz besonders herzlicher Dank an Patricia, an Steffi und an Jens für alles!



## LEBENS LAUF

### Zur Person:

Vor- und Zuname: Mark Schlenso  
 Wohnort: Kiel  
 Geburtsort: Kiel  
 Geburtsdatum: 25.08.1965  
 Staatsangehörigkeit: deutsch  
 Familienstand: ledig

### Schulbildung

1971 bis 1975 Besuch der Grundschule in Schönkirchen  
 1975 bis Juni 1984 Besuch des Heinrich-Heine-Gymnasiums in Heikendorf; Abschluß mit dem Abitur

### Wehrdienst

Juli 1984 bis Sept. 1985 Grundwehrdienst als Marinefunker in Eckernförde, Flensburg und Kiel

### Berufsausbildung

Okt. 1985 bis Sept. 1987 Banklehre bei der Deutschen Bank in Kiel; Abschluß als Bankkaufmann

### Studium

Okt. 1988 bis Okt. 1995 Diplomstudiengang Biologie an der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel; Abschluß als Diplombiologe  
 Okt. 1988 bis Mai 1990 Grundstudium, Abschluß mit der Vordiplomprüfung  
 Okt. 1990 bis Okt. 1995 Hauptstudium, Konzentration auf ökologische Fragestellungen  
 Jan. 1995 bis Feb. 1995 Mündliche Diplomprüfungen  
 Feb. 1995 bis Aug. 1995 Anfertigung der Diplomarbeit „Experimentelle Untersuchungen des Lichtklimas in Urwaldparzellen Nordborneos“

### Berufspraxis

Okt. 1995 bis Sept. 1998 Anstellung als Wissenschaftlicher Angestellter im Rahmen der Dissertation „Zur Photosynthese antarktischer Kryptogamen unter besonderer Berücksichtigung von Photoinhibition“ am Botanischen Institut der Universität Kiel  
 Nov. 1995 bis Jan. 1996 Erste Meßkampagne auf der spanischen Antarktisstation Juan Carlos I., Livingston Island  
 Dez. 1996 bis Feb. 1997 Zweite Meßkampagne auf der spanischen Antarktisstation Juan Carlos I., Livingston Island  
 Jan. 1998 bis März 1998 Expedition zur britischen Antarktisstation Rothera, Adelaide Island  
 Aug. 1998 bis Sept. 1998 Gaswechsel und Chl-*a*-Fluoreszenzmessungen an Flechten und Farnen in Kooperation mit der Universität von Hamilton, Neuseeland  
 Nov. 1998 bis März 1999 Anstellung am Botanischen Institut der Universität Kiel als wissenschaftlicher Zeitangestellter zur Praktikumsbetreuung  
 Mai 1999 bis März 2000 Angestellter am Institut für Polarökologie, Kiel. Fortführung der Promotion  
 Juli 1999 bis Aug. 1999 Organisation zweier botanischer Studentenexkursionen in die Alpen (Lautaret, F) und in die nordeuropäische Tundra nahe Dalniye Zelentsi (Kola-Halbinsel, R)  
 Jan 2000 Besuch der Spanischen Antarktisstation Juan Carlos I., Livingston Island, Wartung einer wissenschaftlichen Dauermeßstation

### Auslandsaufenthalte

Okt. 1987 bis Aug. 1988 Neunmonatiger Aufenthalt in der USA, Erweiterung der englischen Sprachkenntnisse  
 Juni 1990 bis Sept. 1990 Viermonatiger Aufenthalt in Australien, schwerpunktmäßige Beschäftigung mit der australischen Flora und Fauna  
 Feb. 1994 bis Juni 1994 Viermonatiger Aufenthalt in Malaysia; Messungen für die Diplomarbeit im Rahmen eines GTZ-Projektes zur nachhaltigen Bewirtschaftung tropischer Regenwälder. Projektabschluß mit englischsprachigem Arbeitsbericht und Vortrag

Kiel, 30.05.2000



Hiermit erkläre ich, daß die vorliegende Dissertation abgesehen von der wissenschaftlichen Beratung durch meinen Doktorvater selbständig verfaßt wurde. Ich habe keine anderen als die angegebenen Hilfsmittel verwendet.

Ich habe zuvor weder im Inland, noch im Ausland einen Promotionsversuch unternommen.

Mit der Einstellung dieser Arbeit in die Fachbibliothek des Biologiezentrums und in die Universitätsbibliothek bin ich einverstanden.

Kiel, den 30.05.2000

Aus der vorliegenden Arbeit wurden bereits folgende Publikationen mit Genehmigung des Dekans der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel veröffentlicht:

SCHLENSOG, M. & SCHROETER, B. (in press). Poikilohydry in antarctic cryptogams and its role for photosynthetic performance in mesic and xeric habitats. In *Antarctic Ecosystems: Models for Wider Ecological Understanding. Proceedings of the VII SCAR International Biology Symposium, 31.8.-4.9. Christchurch/NZ* (ed. W. DAVISON).

SCHLENSOG, M., SCHROETER, B., SANCHO, L. G., PINTADO, A. & KAPPEN, L. (1997a). Effect of strong irradiance on photosynthetic performance of the meltwater dependent cyanobacterial lichen *Leptogium puberulum* (Collembataceae) Hue from the maritime Antarctic. In *New Species and Novel Aspects in Ecology and Physiology of Lichens. In honour of O.L. Lange. Bibliotheca Lichenologica* **67** (ed. L. KAPPEN), pp. 235-246. J. Cramer in der Gebrüder Bornträger Verlagsbuchhandlung, Berlin, Stuttgart.

SCHLENSOG, M., SCHROETER, B., SANCHO, L. G., PINTADO, A. & KAPPEN, L. (1997b). Photosynthetic performance of the cyanobacterial lichen *Leptogium puberulum* Hue (Collembataceae) in the maritime Antarctic. *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Sec. Biol.)* **93**, 105-111.