

Temperatur-Toleranz tropischer Meeresalgen und mariner Phanerogamen

Von

LIESELOTTE HAMMER

Mit 8 Abbildungen

Resumen

Se estudió la influencia de temperaturas elevadas y disminuidas, en algunas especies de algas y dos especies de fanerógamas marinas tropicales, de la costa colombiana. Como control de tolerancia se midieron fotosíntesis y respiración a temperatura ambiente (25°C), luego de haber sometido el material vegetal durante 12 horas a la temperatura cambiada. Para todas las algas investigadas se encontró el límite de resistencia de temperaturas entre 34 y 36°C . Ninguna de las algas toleró la temperatura de 38°C . El límite de la tolerancia de temperaturas para las fanerógamas *Thalassia testudinum* y *Halophila decipiens* está entre $32,5$ y 34°C . En general, el aparato fotosintético resultó menos resistente al elevar la temperatura que el sistema respiratorio. La reducción de la temperatura a $8-10^{\circ}\text{C}$, como nunca ocurre en el ambiente, fue tolerada tanto por las algas *Chaetomorpha media*, *Grateloupia cuneifolia*, *G. filicina* y *Padina vickersiae*, como por las fanerógamas *Thalassia testudinum* y *Halophila decipiens*.

Summary

Marine tropical algae and two marine tropical phanerogams were exposed for 12 hours to either higher or lower temperatures. After following the photosynthetic or respiratory rates were measured in the normal temperature of 25°C of the ambient habitat. All algae investigated show their temperature resistance between 34 and 36°C . The influence of 38°C could not be tolerated neither from the algae nor the phanerogams. The tolerance of temperature in the two marine vascular plants *Thalassia testudinum* and *Halophila decipiens* was found to be between $32,5^{\circ}\text{C}$ and 34°C . As a general rule the photosynthetic system is less resistant against raised temperatures than the respiratory apparatus. Lowered temperatures of $8-10^{\circ}\text{C}$ were tolerated without damages not only in the algae *Chaetomorpha media*, *Grateloupia cuneifolia*, *G. filicina* and *Padina vickersiae*, but also in both phanerogams as they were *Thalassia testudinum* and *Halophila decipiens*.

Zusammenfassung

Es wurde die Nachwirkung von Temperaturerhöhungen bzw. -erniedrigungen nach 12 Stunden Einwirkungsdauer auf die Photosynthese und Atmung bei einigen tropischen Meeresalgen und zwei marinen Phanerogamen untersucht. Bei allen Algen lag die Temperaturgrenze zwischen 34 und 36°C. 38°C wurden von keiner Alge ertragen. Die Temperaturtoleranz lag bei den marinen Phanerogamen *Thalassia testudinum* und *Halophila decipiens* zwischen 32,5 und 34°C. Im allgemeinen ist die Photosynthese weniger resistent gegenüber Temperaturerhöhungen als die Atmung. Temperaturerniedrigungen auf 8–10°C wurden sowohl von den Algen *Chaetomorpha media*, *Grateloupia cuneifolia*, *G. filicina* und *Padina vickersiae* als auch von den Phanerogamen *Thalassia testudinum* und *Halophila decipiens* ohne Schädigung ertragen.

Einleitung

Die Erforschung der karibischen See in meeresbotanischer Sicht war in den Anfängen zunächst vorwiegend auf taxonomische Fragen ausgerichtet. So erlauben uns die auf zahlreichen Expeditionen erarbeiteten Florenlisten von TAYLOR (1941, 1942, 1960, 1961, 1962, 1969) zusammen mit den Arbeiten von DIAZ-PIFERRER (1964, 1967, 1970), SCHNETTER & SCHNETTER (1967), SCHNETTER (1966, 1969) u. a. ein vorläufiges Bild über die geographische Verbreitung der Litoral- und Tiefenalgen aufzustellen. In einer früheren Arbeit (GESSNER & HAMMER 1967) wurden auch bereits die in tropischen Gewässern bestimmenden ökologischen Faktoren im Phytobenthos angesprochen, ohne daß es damals möglich gewesen wäre, einzelne im Litoral wirksame Faktoren auch experimentell genauer zu untersuchen. Im Rahmen seiner weltweit gespannten Untersuchungen über die Temperaturresistenz der Meeresalgen konnte BIEBL (1962 a und b) nachweisen, daß die tropischen Algen der karibischen See eine überraschend geringe Amplitude der Wärmetoleranz besitzen. Tieferen Temperaturen (10–15°C) gegenüber erweisen sich dagegen tropische Algen als ziemlich tolerant. Die nachfolgenden Untersuchungen beschäftigen sich aber weniger mit der Feststellung der eigentlichen Resistenzgrenze. Vielmehr wurde die Frage der Nachwirkung von erhöhten und erniedrigten Temperaturen gegenüber der Photosynthese von Litoralalgen und marinen Phanerogamen aus der karibischen See der kolumbianischen Küstengewässer untersucht.

Material, Methode und Ergebnisse

Die Algen entstammten dem Litoral um Santa Marta. Da in unmittelbarer Nähe des Instituto Colombo-Alemán der Aufwuchs erst im Januar einsetzte, mußte das Material von einigen Felsblöcken nahe dem Flughafen von Santa Marta geholt werden. Das Material wurde im Laboratorium in fließendem Meerwasser gehalten und nachtsüber durchlüftet. *Halophila decipiens* OSTENFELD wuchs in einer Tiefe von 3–5 m

direkt am Institut, während *Thalassia testudinum* BANKS ex KÖNIG aus einer nahegelegenen Bucht, Taganga, NE von Santa Marta stammte.

Die Temperaturerhöhungen wurden mit einem Thermomix erreicht. Bei der Versuchsanordnung wurde insofern anders als bei den BIEBL'schen Versuchen verfahren, als in unserem Falle der Thermomix direkt in ein Meerwasserbad in eine Styroporcamping-Eisbox eintauchte und die Algen somit dauernd von einem gut durchlüfteten Meerwasser umgeben waren. Nur bei feinfädigen Algen oder der kleinblättrigen *Halophila* wurde die Pflanzenmenge in ein kleines Säckchen aus Nylongaze eingnäht und dann erst in das Wasserbad eingehängt, um zu vermeiden, daß Pflanzenteile in das Ansaugrohr des Thermomix eingesogen wurden. Die niedrigen Temperaturen wurden durch Einstellen des Materials in den Kühlschrank erreicht, wobei Sorge getragen wurde, daß die Pflanzenmenge in einem relativ großen Wasservolumen exponiert war. Dadurch wurde vermieden, daß durch Atmung im Versuchsgefäß ein großer Abfall des Sauerstoffgehaltes erfolgte. Wie bei BIEBL betrug die Einwirkungsdauer der veränderten Temperaturbereiche 12 Stunden.

Zur Bestimmung der photosynthetischen Leistung, wie auch der Atmung, wurde die WINKLER-Methode benützt. In flachen Küvetten von ungefähr 150 ml wurden die Pflanzenteile in normal temperiertem Meerwasser von etwa 25° C in einer Wanne einer einfachen Lichtanlage ausgesetzt. Die Temperatur konnte mittels Durchströmen der Versuchswanne mit fließendem Meerwasser während des ganzen Versuches gleichgehalten werden. In allen Versuchen dienten zwei unbehandelte Proben als Kontrollwert, und 2 Küvetten waren mit vorbehandeltem Material gefüllt. Die Leistung der Kontrollproben wurde als 100 %/1 g Trockengewicht/30 min/ml Na₂S₂O₃ gesetzt und damit die Leistung der behandelten Proben in Beziehung gebracht. Die wenigen Atmungsversuche wurden bei Zimmertemperatur (26° C durch air condition) in einer Lade durchgeführt.

Wie an den Küsten Venezuelas ist auch im Bereiche der Küsten um Santa Marta der Tidenhub sehr gering und liegt im allgemeinen in der Größenordnung von 35 cm. Es ist daher außerordentlich schwierig, eine Einteilung des Phytals vorzunehmen, wie wir dies in gemäßigten Zonen gewöhnt sind durchzuführen. Trotzdem wurde die Wahl der untersuchten Algen nach ökologischen Gesichtspunkten vorgenommen. Typische Vertreter für die, wenn auch schwach, ausgeprägten Zonen, sind innerhalb des Litorals zu finden. So wächst *Chaetomorpha media* stets in der obersten Zone und fällt regelmäßig während der Ebbe trocken. Auch *Grateloupia cuneifolia* befindet sich im Supralitoral, wird aber auch während der Ebbezeit immer wieder angefeuchtet durch das Spritzwasser. *Grateloupia filicina* überzieht flachere Felsblöcke und fällt nach unseren Beobachtungen niemals völlig trocken. An venezolanischen Küsten konnte beobachtet werden, daß *Padina vickersiae* während der

Ebbezeit trockenfallen kann, jedoch entstammt das Material von Kolumbien einem Standort, der niemals der Trockenlegung ausgesetzt war.

Zwar unterscheiden sich die Tidenverhältnisse im Bereich des kolumbianischen Küstengebietes, in dem die Untersuchungen durchgeführt wurden, kaum von jenen der venezolanischen Küste. Betrachten wir jedoch die Temperaturverhältnisse mit jenen der Untersuchungsgebiete von BIEBL, so ergibt sich ein wesentlicher Unterschied. Die BIEBLschen Untersuchungen wurden nämlich in den Sommermonaten durchgeführt, wo sowohl an der Küste Puerto Ricos als auch an der Ostküste Venezuelas die mittlere Oberflächentemperatur zwischen 28 und 29°C liegt. Während unsere Untersuchungen in der „kälteren“ Jahreszeit, im Dezember und Januar, durchgeführt wurden, wo durch die starken ablandigen Winde im Küstenbereich von Santa Marta „upwelling“ auftritt, das die Oberflächentemperatur auf etwa 23—25°C sinken läßt.

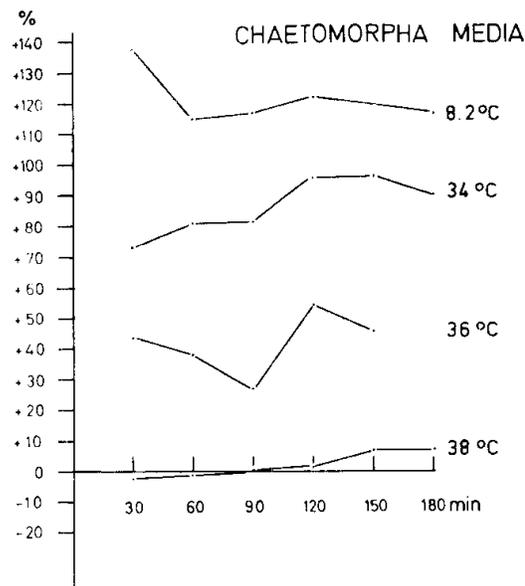


Abb. 1: Nachwirkung erhöhter bzw. erniedrigter Temperaturen auf die Photosynthese. Assimilation gemessen bei 25°C und 20 000 Lux. Temperatureinwirkung 12 Std.

In die Versuche über die Temperaturtoleranz wurden auch zum ersten Mal Phanerogamen eingeschlossen, um deren Temperaturgrenzen zu finden. Die Befunde stimmen sehr gut mit den Werten von BIEBL überein, denn er stellt in der Ebbelinie eine Wärmeresistenzgrenze bei 35°C fest. Auch bei uns liegt die Schädigungsgrenze zwischen 34 und 36°C. Nach den BIEBLschen Untersuchungen gehört *Chaetomorpha media* jener Zone an, für die eine Temperaturresistenz von 40°C charakteristisch ist. Es zeigt sich jedoch, daß bereits eine Temperaturein-

wirkung von 36° C nicht ertragen werden kann und die Photosyntheseleistung zumindestens in den ersten beiden Stunden nicht mehr die ursprüngliche Größenordnung erreicht (Abb. 1). Neben *Chaetomorpha* wächst in der obersten Zone eine Ectocarpale, die denselben ökologischen Bedingungen ausgesetzt ist. Beide Algen zeigten nach 38° C nach einer anfänglichen negativen Bilanz eine Erholung und lieferten nach 150 min wieder positive Werte, die jedoch sehr gering waren. Die Ectocarpale wurde über 6 Stunden unter Licht exponiert und danach die Photosyntheseleistung noch einmal bestimmt. Aber selbst über diesen langen Zeitraum hinweg erholte sich die Alge nicht. Bei den beiden *Grateloupia*-Arten erwies sich 38° C als absolut letal, und auch 36° C ergaben eine irreversible Schädigung (Abb. 2 und 3). *Padina vickersiae* ertrug 38° C ebenfalls nicht, und 36° C führte selbst nach 3 Stunden zu keiner völligen Erholung (Abb. 4). Wie aus Abb. 5 und 6 hervorgeht, liegt die Temperaturgrenze für die marinen Phanerogamen *Thalassia testudinum* und *Halophila decipiens* noch tiefer als bei den untersuchten Algen. Von den

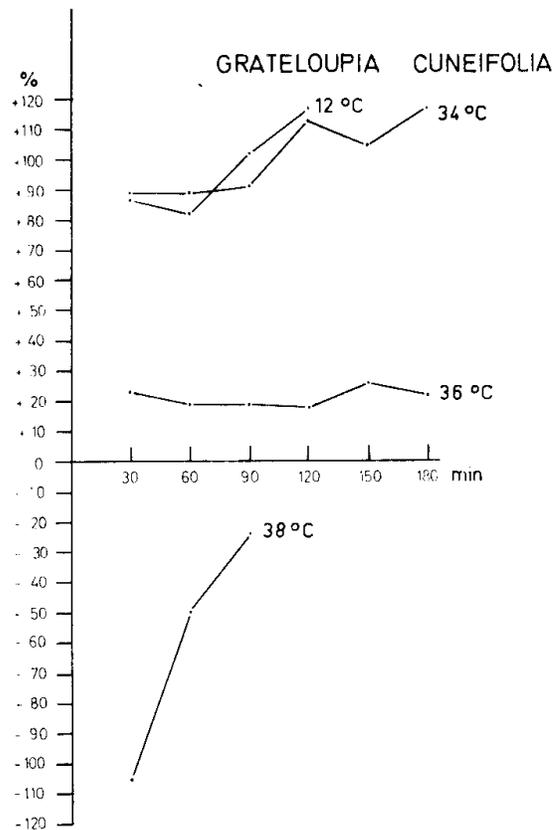


Abb. 2: Nachwirkung erhöhter bzw. erniedrigter Temperaturen auf die Photosynthese. Assimilation gemessen bei 25° C und 20 000 Lux. Temperatureinwirkung 12 Std.

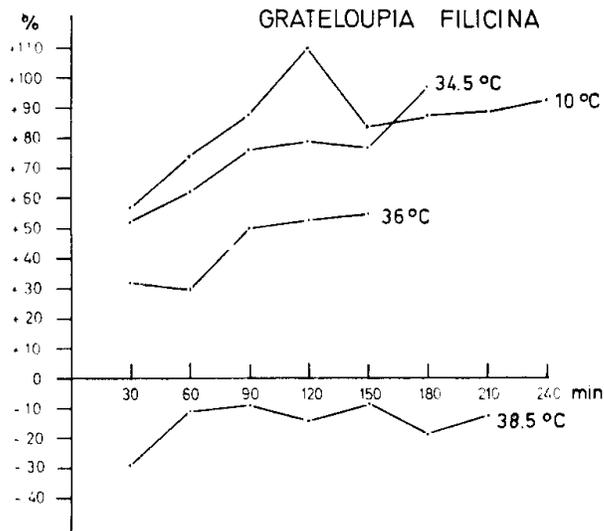


Abb. 3: Nachwirkung erhöhter bzw. erniedrigter Temperaturen auf die Photosynthese. Assimilation gemessen bei 25° C und 20 000 Lux. Temperatureinwirkung 12 Std.

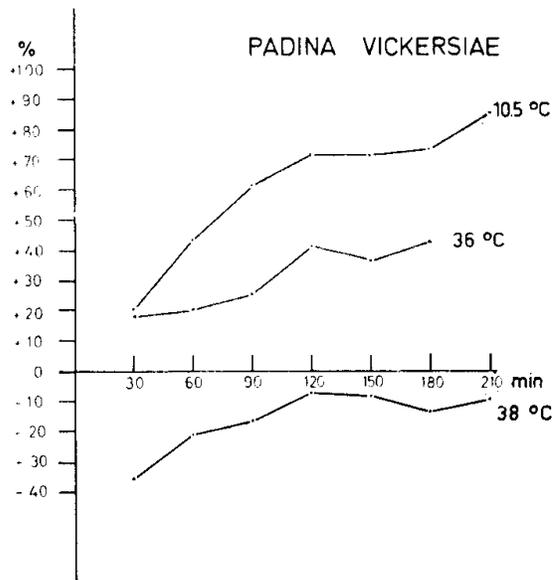


Abb. 4: Nachwirkung erhöhter bzw. erniedrigter Temperaturen auf die Photosynthese. Assimilation gemessen bei 25° C und 20 000 Lux. Temperatureinwirkung 12 Std.

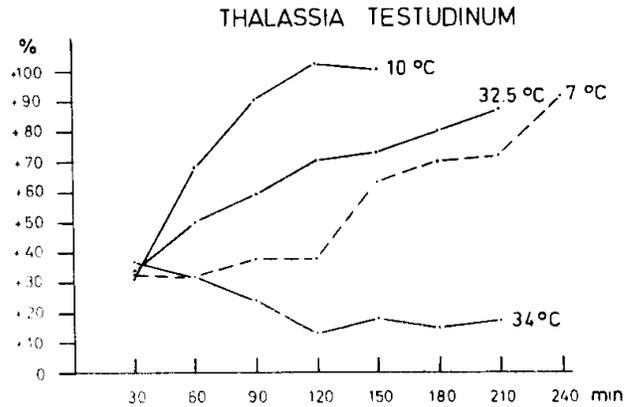


Abb. 5: Nachwirkung erhöhter bzw. erniedrigter Temperaturen auf die Photosynthese. Assimilation gemessen bei 25°C und 20 000 Lux. Temperatureinwirkung 12 Std.

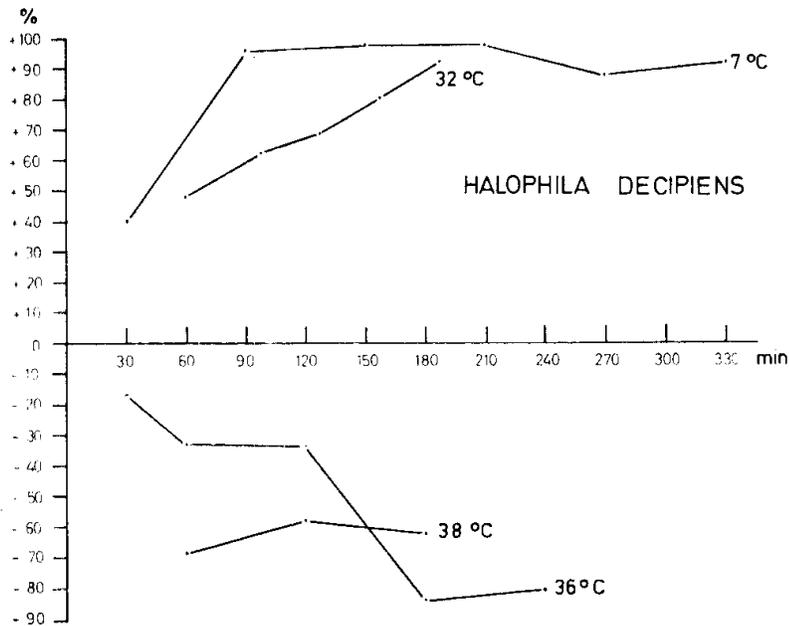


Abb. 6: Nachwirkung erhöhter bzw. erniedrigter Temperaturen auf die Photosynthese. Assimilation gemessen bei 25°C und 20 000 Lux. Temperatureinwirkung 12 Std.

beiden Phanerogamen kann *Thalassia testudinum* durchaus hohen Lufttemperaturen ausgesetzt sein, da sie zur Zeit starker ablandiger Winde für viele Stunden trockenfallen kann (GESSNER 1971). Umso überraschender ist es, daß *Thalassia* nur eine Temperaturtoleranz bis 32° C besitzt. 34° C konnte sie nicht ertragen. Bei Untersuchungen der marinen Phanerogamen des karibischen Meeres über Temperatureinwirkungen ist es nötig, die Messdauer über eine etwas längere Zeitdauer auszu dehnen, da bei diesen Pflanzen das Intercellularsystem eine Rolle spielt. Es zeigt sich, daß bei *Thalassia* offensichtlich ein gewisser Sauerstoffspiegel im Intercellularsystem aufgefüllt wird und die Photosynthese erst danach eine scheinbare Steigerung zeigt, da dann der Sauerstoff in das umgebende Wasser ausgeschieden und so in der Messung erfaßt wird.

Halophila decipiens wächst in einer Tiefe von 3—5 m und wird so niemals der Austrocknung ausgesetzt. Auch bei *Halophila* liegt die Temperaturgrenze bei 32° C. Schon BIEBL weist auf die erstaunliche Tatsache hin, daß tropische Algen Temperaturen um 10° C ertragen, ein Temperaturbereich, der im natürlichen Milieu nie wirksam wird. In ökologischer Sicht ist darin sicherlich der Grund zu finden, daß es zahlreichen tropischen Algen gelingt, in temperierte Meere vorzudringen und sie wie z. B. im Mittelmeer die tieferen Temperaturen der Wintermonate überdauern können (HAMMER 1968). Bei allen untersuchten Algen und Phanerogamen konnte gezeigt werden, daß Temperaturerniedrigungen auf 8, 10 bzw. 12° C zu keiner Schädigung der nachfolgenden Photosynthese in normalem Wasser von 25° C führen. Bei *Chaetomorpha* und *Grateloupia filicina* ist sogar eine erhöhte Leistung der Assimilation nach Einwirkung tiefer Temperaturen zu beobachten. Auch die beiden Phanerogamen ertragen tiefere Temperaturen und erreichen ihre volle photosynthetische Leistung in kürzester Zeit im Nachwirkungsversuch. Aus dieser Tatsache ergibt sich aber ganz allgemein die Frage, ob tropische Algen und Phanerogamen in der Lage sind, in einem Temperaturbereich, der für sie niemals ökologisch wirksam ist, zu assimilieren. Um dieses Problem zu untersuchen, wurde folgende Versuchsanordnung durchgeführt. Es wurden Pflanzenproben 12 Stunden im Kühlschrank der Temperatur von 9° C ausgesetzt und nachher in auf 9° C gekühltes Wasser die Photosyntheseleistung über eine Stunde gemessen. Die Temperatur wurde durch Eis konstant gehalten. Dabei zeigt sich, wie in Abb. 7 wiedergegeben, daß alle untersuchten Arten, aus dem Normalwasser von 20° C in 9° C eingebracht, während der ersten Stunde durchaus assimilieren. Die Assimilationsrate beträgt 15—25 % der Normalrate bei 25° C. Die durch vorhergehende zwölfstündige niedere Temperaturbehandlung an den Bereich adaptierter Proben ergaben nur etwa 10 % und lieferten in den ersten 30 min sogar teilweise negative Werte; offenbar eine Folge der Unterkühlung (Abb. 6). Eine Ausnahme bildet *Chaetomorpha*, die einerseits eine wesentlich höhere Rate des unbehandelten Materials aufwies,

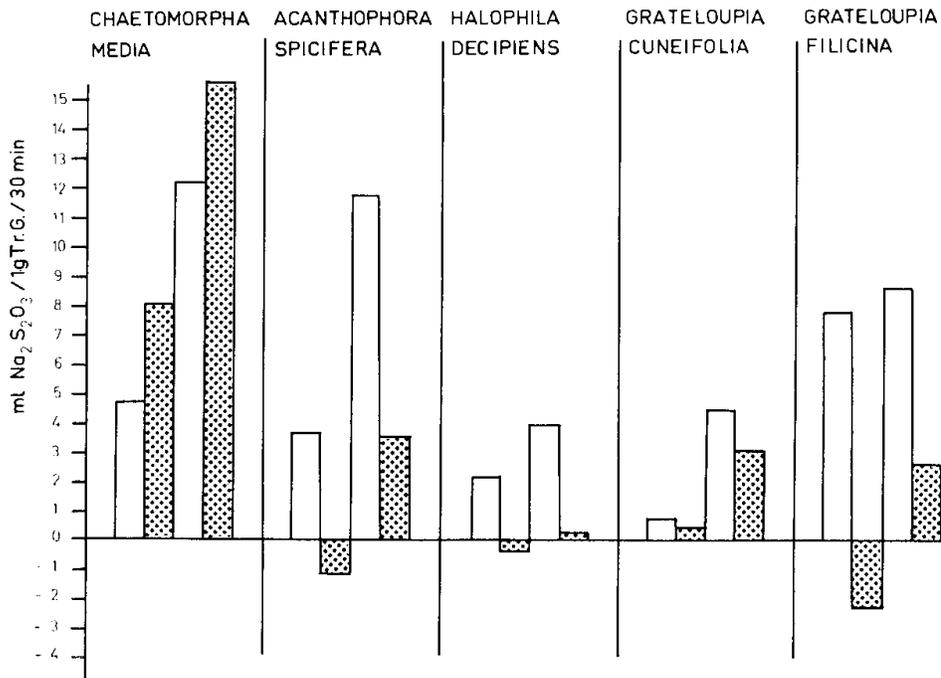


Abb. 7: Assimilation in 9° C Meerwasser. Weiße Säulen: Material aus normaler Temperatur in 9° C eingebracht. Gepunktete Säulen: Material 12 h in 9° C Meerwasser vorbehandelt. Expositionszeit jeweils 30 min.

nämlich 45 %, und bei der andererseits die vorbehandelten adaptierten Proben höhere Raten (56 %) ergaben.

Bei 2 Algen wurde neben der Assimilation auch die Atmung in ihrer Beeinflussbarkeit durch niedere und hohe Temperaturen untersucht. Hierbei gab es bei der Grünalge *Chaetomorpha media* und der Braunalge *Padina vickersiae* entscheidende Übereinstimmungen. In beiden Fällen zeigte sich bei der Nachwirkung aus 38° C eine Zerstörung des photosynthetischen Systems, kombiniert mit einer leichten Atmungssteigerung. Ganz ähnlich war die Nachwirkung aus 36° C, nur daß hier bei *Chaetomorpha* die Atmung gesteigert, während diese bei *Padina* zumindest in der ersten Stunde gehemmt war. Übereinstimmend läßt sich also aus dem Verhalten der beiden Algen schließen, daß das photosynthetische System nach diesen hohen Temperaturen wesentlich leichter zerstörbar ist als das respiratorische. Wir dürfen also annehmen, daß in diesen, wie wahrscheinlich auch in anderen Fällen, die schädigende Wirkung hoher Temperaturen über das Assimilationssystem angreift. In der Kette der öko-physiologischen Zusammenhänge spielt die Photosynthese die Rolle des schwächsten Gliedes.

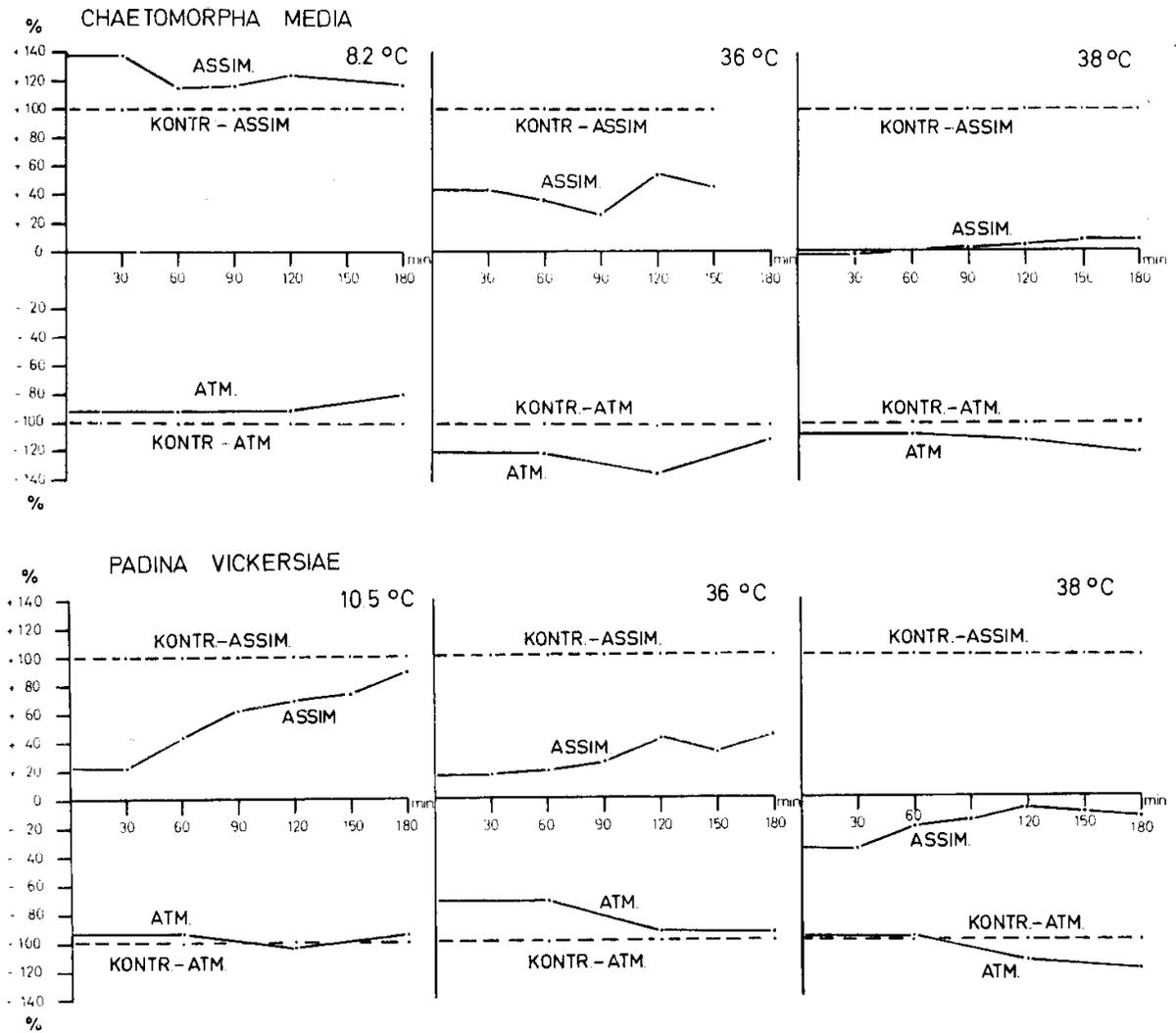


Abb. 8: Nachwirkung erhöhter bzw. erniedrigter Temperatur auf die Photosynthese und Atmung bei *Chaetomorpha media* und *Padina vickersiae* bei 25°C und 20 000 Lux. Temperatureinwirkung: 12 Stunden.

Betrachten wir nun die Nachwirkung tieferer Temperaturen, so zeigen die beiden miteinander verglichenen Arten nur hinsichtlich der Atmung Übereinstimmung, die wenig von den Normalwerten abweicht. Hinsichtlich der Assimilation jedoch wird *Chaetomorpha* nur durch die Vorbehandlung in 8,2° C erheblich gesteigert, wogegen *Padina* nach 12 Stunden Exposition bei 10,5° C eine sehr starke Depression aufweist, von der sich die Alge allerdings innerhalb 3 Stunden erholt (Abb. 8).

Danksagungen

Mein besonderer Dank gilt dem Direktor des Instituto Colombo-Alemán in Santa Marta (Kolumbien), Herrn Dr. R. Kaufmann, und seiner Frau, die beide durch großzügige Hilfsbereitschaft den Ablauf der Arbeiten tatkräftig unterstützten. Vielfältige Hilfe leistete Herr Peters, der Werkmeister des Instituto Colombo-Alemán, wofür ihm auch an dieser Stelle herzlich gedankt sei.

Schrifttum

- BIEBL, R.: Temperaturreistenz tropischer Meeresalgen. — *Botanica Marina*, **4**, 241—245, Hamburg 1962 a.
 — Kälte- und Wärmeresistenz tropischer Meeresalgen. — *Ber. Dt. Bot. Ges.*, **75**, 271—272, Berlin 1962 b.
 DIAZ-PIFERRER, M.: Adiciones a la flora marina de Cuba. — *Carib. J. Sci.*, **4**, 353—371, Mayagüez (Puerto Rico) 1964.
 — Efectos de las aguas de afloramiento en la flora marina de Venezuela. — *Carib. J. Sci.*, **7**, 1—13, Mayagüez (Puerto Rico) 1967.
 — The genus *Ceramiella* in the Caribbean and its biographical significance. — *Carib. J. Sci.*, **9**, 53—58, Mayagüez (Puerto Rico) 1969.
 — Adiciones a la flora marina de Venezuela. — *Carib. J. Sci.*, **10**, 159—198, Mayagüez (Puerto Rico) 1970.
 GESSNER, F.: The water economy of *Thalassia testudinum*. — *Marine Biol.* **10**, 258—260, 1971 (Springer, Berlin).
 GESSNER, F. & HAMMER, L.: Die litorale Algenvegetation an den Küsten Ost-Venezuelas. — *Intern. Rev. ges. Hydrobiol.*, **52**, 657—692, Berlin (Ost) 1967.
 HAMMER, L.: A comparison of the Phytobenthos of the Mediterranean and the Caribbean Seas. Symposium on Investigations and Resources of the Caribbean Sea and adjacent Regions. UNESCO (Paris), 461—466, 1971.
 SCHNETTER, R.: Meeresalgen aus der Umgebung von Santa Marta/Kolumbien. — *Botanica Marina*, **9**, 1—4, Hamburg 1966.
 — Beitrag zur Kenntnis der Algenflora an der kolumbianischen Küste der Karibischen See. — *Mitt. Inst. Colombo-Alemán Invest. Cient.*, **3**, 49—57, Santa Marta 1969.
 SCHNETTER, R. & SCHNETTER, M.-L.: Notas sobre unas especies del orden Gigartinales (Rhodophyceae) en la Costa Atlántica de Colombia. — *Mitt. Inst. Colombo-Alemán Invest. Cient.*, **1**, 45—52, Santa Marta 1967.
 TAYLOR, W. R.: Tropical Marine Algae of the Arthur Schott Herbarium. — *Bot. Ser. Field Mus. Nat. Hist.*, **20** (4), 87—104, 1941.
 — Caribbean marine algae of the Allan Hancock Expedition, 1939. — *Rep. Allan Hancock Atlantic Exped.*, **2**, 193 pp., Los Angeles 1942.
 — Marine algae of the eastern tropical and subtropical coasts of the Americas. — I—XI und 1—870, 80 pls., Ann Arbor (Michigan) 1960.

- TAYLOR, W. R.: Distribution in depth of the marine algae in the Caribbean and adjacent seas. — *Recent Adv. Bot.*, Univ. Toronto Press, 193—197, Toronto 1961.
- Marine algae from the tropical Atlantic Ocean. V. Algae from the Lesser Antilles. — *Contr. U. S. National Herb.*, 36 (2), 43—62, Washington, D. L. 1962.
- Notes on the distribution of West Indian marine algae particularly in the Lesser Antilles. — *Contr. U. S. National Herb.*, 9 (2), 125—203, Ann Arbor (Mich.), 1969.

Anschrift der Verfasserin:

Dr. Lieselotte Hammer, 2301 Mielkendorf, Eiderweg 8, Deutschland.