

Algenwachstum in ozeanischen Tiefen

Mark M. Littler und Diane S. Littler

Expeditionen mit dem Forschungstauchboot Johnson-Sea-Link haben die bisherigen Vorstellungen über die Tiefengrenzen ozeanischer Algen grundlegend revidiert und zu neuen Erkenntnissen über die pflanzliche Primärproduktion im Meer geführt.

Selbst im klarsten ozeanischen Meerwasser dringt das Licht kaum tiefer ein als 180 m. Daher konnte wohl niemand erwarten, photosynthetisch aktive Pflanzen in den nachtdunklen Tiefen darunter zu finden.

Aber es gibt sie dort: Im Lichtkegel des Forschungstauchbootes Johnson-Sea-Link entdeckten wir im Oktober 1985 vor den Bahamas quadratmetergroße Flecken mit einer bisher unbekanntem Rotalge, die selbst in einer Rekordtiefe von 274 m unterhalb der Wasseroberfläche offensichtlich recht gut gedieh (siehe nebenstehende Abbildung). Diese Pflanzen wuchsen tiefer als an irgend-einer anderen Stelle der Erde.

Die neu entdeckten Algen erwiesen sich somit als die am weitesten in die Tiefe vordringenden Makrophyten (ohne optische Hilfe erkennbare Individuen).

Neuer Zugang mit dem Forschungstauchboot

Zuvor standen der Wissenschaft eher zufällige Funde lebender Pflanzen aus Tiefwasserregionen zur Verfügung, die man mit Dredschcn oder Grundschnepnetzen sammelte. Dabei stellte sich jedesmal das Problem, angesichts der unterschiedlichen Reichweite der Sammelgeräte oder der Dauer der Schneppvorgänge den Ort der Probenahme exakt zu bestimmen. Außerdem bestand immer die Gefahr, daß vom Sammelgerät abgerissene Individuen sekundär in

größere Tiefen abglitten. Nachweise mit Hilfe solcher Sammelverfahren blieben daher meist fraglich oder ungenau. Forschungstauchboote wie das Johnson-Sea-Link eröffnen dem Wissenschaftler unter Wasser dagegen nie dagewesene Arbeitsmöglichkeiten. Nach ersten Pionierstudien [7-9] gewinnen wir nun zunehmend neue Befunde, die unsere Kenntnis

von den aktuellen Tiefengrenzen pflanzlichen Lebens im Meer verlagern und zudem die Sicht der ozeanischen Primärproduktion verändern. Meerespflanzen tragen erheblich zur Primärproduktion bei: In Küstenregionen stammt der größte Teil der Produktion von festgewachsenen (benthischen) Algen. Bis vor kurzem nahm man an, daß die vertikale Unter-

tergrenze dieser Produktion immer in Flachwasserbereichen liege und in Abhängigkeit von abiotischen und biotischen Bedingungen regional nur wenig verschieden ausfalle. Da die genauere Kenntnis des Beitrags makrophytischer Meerespflanzen zur globalen Primärproduktion recht wichtig ist, erhält auch die Tiefengrenze photosynthetisch aktiver Meeresalgen ein besonderes Gewicht. Während biologischer Übersichtsuntersuchungen im nördlichen Küstenvorland der Insel San Salvador mit dem Forschungstauchboot Johnson-Sea-Link I (Abbildung 1), befaßte sich unsere Arbeitsgruppe näher mit einem bisher unkartierten Unterwasserberg. Dieses Tauchboot, welches zwei Techniker und zwei Wissenschaftler befördern kann, wurde von Edwin Link entwickelt, der auch den ersten Flugsimulator für Piloten (Link-Trainer) konstruierte. Das viele Millionen Dollar teure Gerät ist unter anderem ausgerüstet mit einer speziellen Videokamera, mit Sensoren für die Messung der Lichtverhältnisse (Photonenflußdichte) sowie mit Greifarmen für die gezielte Probenahme und deren Verpackung in versiegelte Behältnisse. Es wurde von der

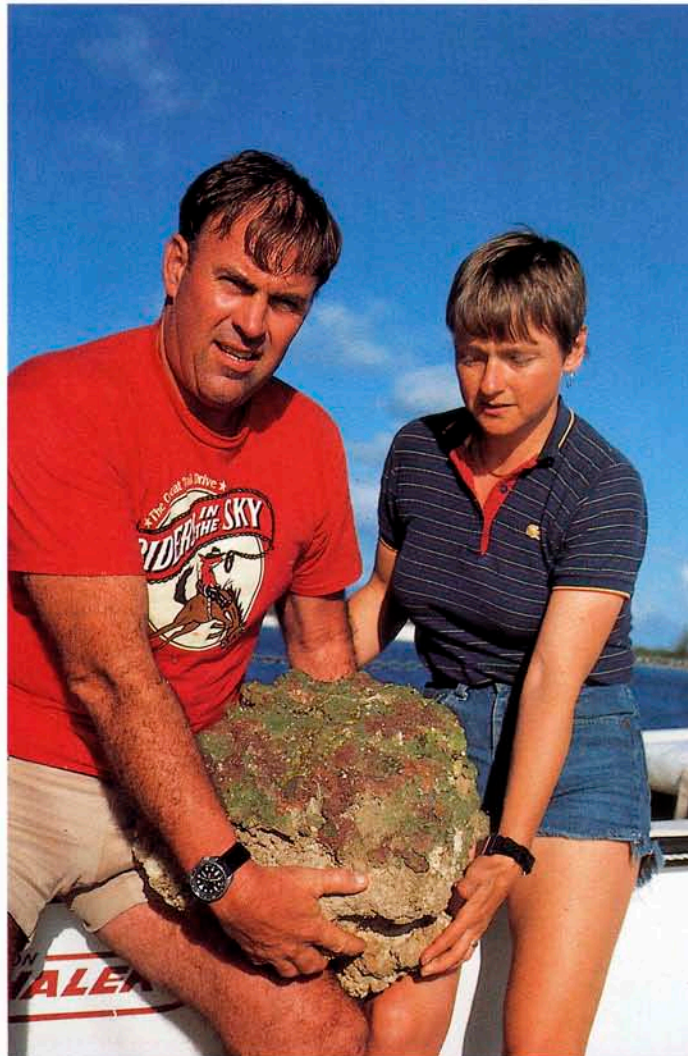


Abb. 1. Das Forschungstauchboot Johnson-Sea-Link I taucht von einer Rekordtauchfahrt am San Salvador Unterwasserberg auf.



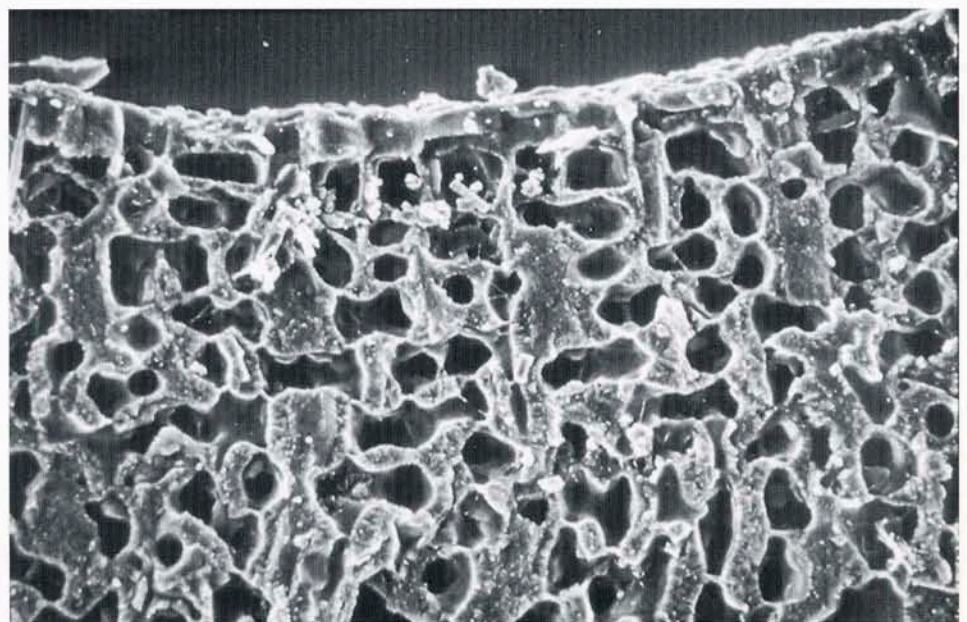
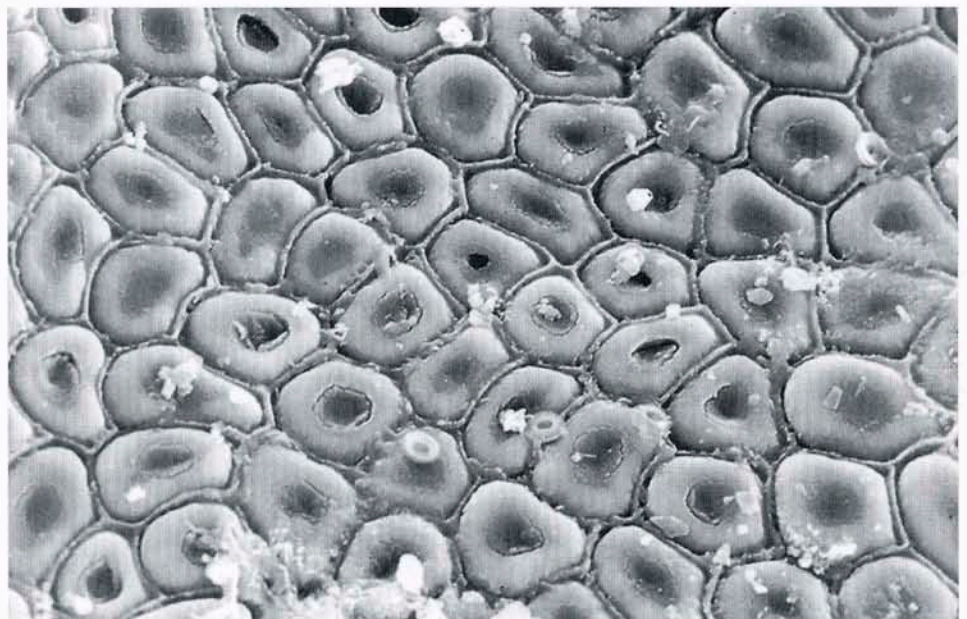
Abb. 2. REM-Oberflächenansicht der Tiefenrotalge mit fensterartigen Verdünnungen im Zentrum der Einzelzellen.

Abb. 3. Querschnitt durch die Tiefenrotalge (REM-Bild). Die horizontal verlaufenden Zellwände sind bemerkenswert dünn und ermöglichen offenbar eine bessere Lichtleitung in die unteren Zelllagen.

Harbor Branch Oceanographic Institution in Fort Pierce/Florida gebaut, mit nennenswerter Unterstützung des Pharmaindustriellen Seward Johnson, der das Projekt finanzierte, weil er überzeugt war, daß damit neue und bedeutsame Entdeckungen möglich seien.

Vegetationsaufnahme im Halbdunkel

Entlang eines Transekts führten wir kontinuierliche Videoaufzeichnungen und Fotodokumentationen in Senkrechtaufnahmen auf der ungefähr 45° steilen Südflanke des Meeresberges durch, beginnend bei der meßbaren Eindringtiefe des Lichtes (520 m) und fortschreitend bis zur Spitze des Unterwasserberges, der bei 70 bis 80 m unter der Wasseroberfläche ein flaches Plateau von 1,27 km² Ausdehnung bildet. Die vorliegenden Lichtverhältnisse waren typisch für ozeanisches Klarstwasser (Typ I, vergleiche [6]), während die Temperatur und Leitfähigkeit bis auf einen etwas deutlicheren Sprung nahe der Bergspitze geringfügig, aber recht gleichmäßig abnahmen [8]. Um einen genaueren Überblick über die Verteilung und Häufigkeit auffälliger Arten zu erhalten, haben wir im Labor über den Videoschirm ein Netzraster gelegt, das Videoband nach zufällig gewählten Intervallen angehalten und entsprechende Teilflächen ausgewertet. Auf diese Weise haben wir 86 Quadrate von je 60 x 60 cm Seitenlänge (0,36 m²) bearbeitet. Um die fotografischen und Videoaufzeichnungen zu ergänzen, wurden mit den Außengreifern des Tauchbootes Belegstücke sowie Proben für Messungen der Primärproduktion gesammelt. Mit abnehmender Wassertiefe nahmen die Komplexität und Raummuster der Bodenlebensgemeinschaften deutlich zu. Krustenschwämme bedecken den Boden in Tiefen zwischen 520 und 274 m. Oberhalb dieser



Wassertiefe erscheinen jedoch sehr plötzlich Flecken purpurfarbener Kalkkrustenalgen (Abbildungen 2 und 3). Diese offensichtlich zu den Kalkrotalgen der Ordnung Corallinales gehörende Form bildet die bislang tiefste, *in situ* direkt beobachtete, fotografisch dokumentierte und unmittelbar am Wuchsort auf Primärsubstrat gesammelte Makroalge. Der Tiefenrekordhalter ist eine neue Art, wächst in fleckig verteilten Krusten ähnlich wie terrestrische Flechten und betreibt unter den standörtlichen Bedingungen tatsächlich Photosynthese. Die Art gehört einer Verwandtschaftsgruppe an, deren Vertreter aus dem Meerwasser Calcium aufnehmen und es energieabhängig als Calcit (eine besonders harte Modifikation von Calciumcarbonat) in ihre Zellwände einlagern. Über Jahrmillionen können zahllose Generationen kalkkrustensbildender Algen ähnlich wie die Kalkkorallen große Riffe aufbauen. Die purpurne Kalkkruste wächst in 244 m Tiefe mit einem Deckungsgrad bis 10,2 % und hält im Durchschnitt etwa 6,8 % bis zur Spitze des San Salvador Meerberges. Zwischen 274 und 210 m Wassertiefe ist sie bestandsbildend und der einzige Makrophyt.

Tiefenzone als Schatzkammer

Diese neue Algenart war nicht der einzige bei dieser Gelegenheit entdeckte Schatz. Der untersuchte Meeresberg erwies sich als Standort einer reich differenzierten Lebensgemeinschaft und lieferte weitere Tiefenrekorde auch für andere seltene Algen. Zwei ungewöhnliche Grünalgen, *Johnson-sea-linkia profunda* (Abbildung 4) und eine unbeschriebene, ziemlich gelatinöse *Palmophyllum*-Art (Abbildung 5), die auch in Flachwasserbereichen vorkommen, treten zwischen 210 und 157 m in beachtlichen Bestandsdichten auf. Ab 189 m Wassertiefe kommt eine andere Krustenalge, *Peyssonelia* sp., mit einem Deckungsgrad um 12,4 % vor. Die gegliederte Kalkgrünalge *Halimeda copiosa* (Abbildung 6) ist bestandsbildend in der Tiefenzone von 117 bis 130 m. Diese kalkbildende Art ist der Hauptlieferant des grellweißen Sandes karibischer Strände und wurde hier in wesentlich größeren Wassertiefen gefunden, als man bisher annahm. Bei 155 m und darüber finden sich einzelne Büschel der Braunalge *Sargassum hystrix* (Abbildung 7) [2]. Ab 90 m aufwärts beginnen, scharf abgegrenzt, die Bestände der fächerförmigen Braunalge *Lobophora variegata* (Abbildung 8) mit Deckungsgraden zwischen 59,4 und annähernd 100 %. Als wir bei 80 m unter der Oberfläche das flache, etwas

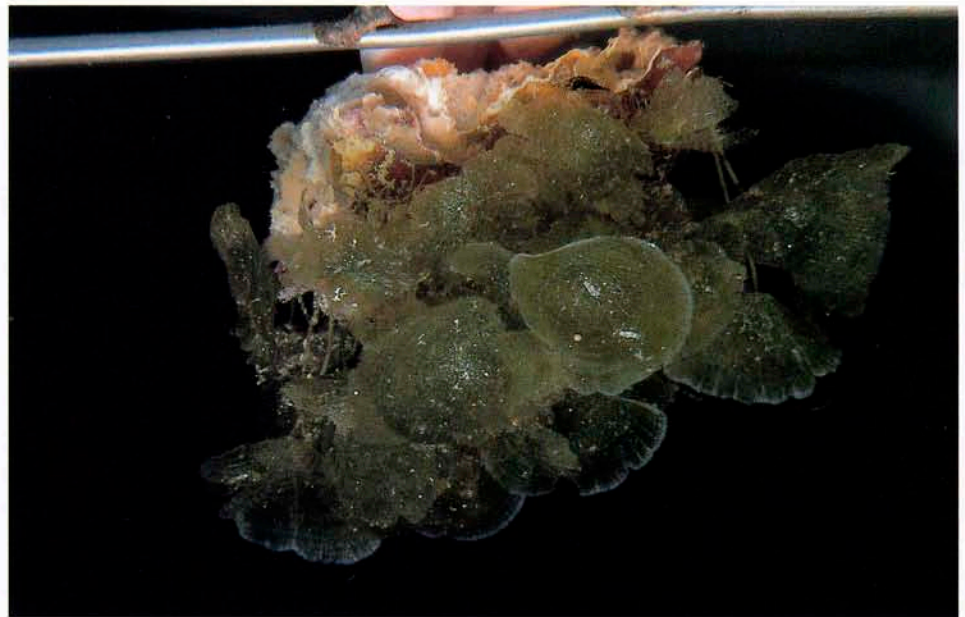


Abb. 4. *Johnson-sea-linkia profunda*, die tiefste bekannte, nicht krustenförmig wachsende Makroalge (Tiefenrekord 210 m, nachgewiesen durch unsere Arbeitsgruppe am San Salvador Unterwasserberg).

mehr als quadratkilometergroße Plateau des Meeresberges erreichten, waren wir sehr erstaunt über die auffällige Vielgestaltigkeit der Unterwasservegetation (Abbildung 9) – es war wie die Entdeckung eines tropischen Regenwaldes im Kleinformat. Fast überall in den Tropen sind Algen relativ selten und unauffällig, aber hier bedeckten und überwucherten sie sich gegenseitig wie in einem stockwerkartig gegliederten Bestand von Landpflanzen oder in den Tangwäldern kaltemäßigter Meere. Dies erscheint um so bemerkenswerter, da allenfalls 1 bis 2 % des Oberflächenlichtes das flache Unterwasserplateau erreichen. Von den über 100 hier nachgewiesenen Meerespflanzen war mindestens ein Dutzend bisher unbekannt. Möglicherweise umfaßt der Bestand noch sehr viel mehr Arten, aber bei diesem Projekt lag uns nicht primär am Erstnachweis unbekannter Spezies. Mit unserem Videodokumentationsverfahren konnten wir die oberen Bestandsschichten zur Seite schieben und auch den Unterwuchs genauer in Augenschein nehmen; von daher schätzen wir die Gesamtbestandsdichte der Unterwasservegetation auf dem Meeresberg auf mindestens 160 %. Der Artenreichtum ist außergewöhnlich groß. Zahlreiche kleine und bislang unbeschriebene Rotalgenarten leben epiphytisch auf größeren Spezies. Die zweifellos spektakuläre und sehr vielschichtige Algengemeinschaft auf dem Unterwasserplateau (Abbildung 9) beginnt mit einer Anzahl größerer Deckalgen wie *Kallymenia westii* (Deckungsgrad 4,6 %), *Halimeda copiosa* (6,2 %), *Halimeda discoidea* (4,5 %) und Einzelthalli von *Sargassum hystrix* sowie einer neuen *Titanophora*-Art. Diese Arten überlagern eine zweite

Bestandsschicht aus *Dictyota divaricata* (8,9 %), *Caulerpa peltata* (5,5 %), *Microdictyon* sp. und der schon benannten gelatinösen Grünalge *Palmophyllum* sp. (0,4 %). Darunter breitet sich *Lobophora variegata* (59,4 %) über einem Bett von Rhodolithen [9] aus diversen Kalkalgen wie *Peyssonelia* sp., *Ostreobium* sp. und verschiedenen kalkbohrenden Schwämmen (Abbildung 6) aus. Einige der noch intakten Innenlagen dieser von kalkabscheidenden Organismen gebildeten Rhodolithen sind 880 Jahre alt [9].

An den Grenzen der Phototrophie

Die Entdeckung makrophytischer Algen in so großer Wassertiefe erfordert neue Überlegungen zum Lichtminimalbedarf photosynthetischer Organismen. Die Untergrenze des Algenwachstums in gemäßigten Breiten wurde für eine Photonenflußdichte von etwa 0,05 bis 0,1 % des Oberflächenwertes ermittelt [10]. Wir fanden, daß die 0,05 %-Linie recht gut mit der Tiefengrenze der fleischigen Grünalge *Johnson-sea-linkia* übereinstimmt.

In 274 m Wassertiefe liegt das verfügbare Licht jedoch nur noch bei etwa 0,0005 % des Oberflächenwertes – eine Beleuchtungsstärke, die dem menschlichen Auge nur noch als sehr schwaches Grauschwarz erscheint. Sie entspricht einer Photonenflußdichte von nur 0,015 bis 0,025 $\mu\text{E m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ bei vollem Sonnenlicht um die Mittagszeit. Diese Lichtverhältnisse sind um mehrere Größenordnungen kleiner als an irgendeinem anderen belichteten Pflanzenlebensraum der Erde. Als Faustregel galt bisher, daß die meisten Meeresalgen etwa

an der 1 %-Lichtgrenze überleben (nicht wachsen!) können [10, 12]. Die Entdeckung dichtwüchsiger Algenbestände in einer zuvor unbekanntem Tiefenzone bedeutet, daß solche Pflanzen in der Nahrungskette und Sedimentbildung des Ozeans eine größere Rolle spielen als bislang angenommen. Dieser Befund ist zweifellos eine sehr erregende Entdeckung und hat die Wissenschaftler schon dazu veranlaßt, Lehrbücher über Marine Botanik und Ökologie umzuschreiben. In mehreren Kontrollversuchen konnten wir zeigen [5, 8, 9], daß Tiefenalgen nicht nur photosynthetisch aktiv sind, sondern im Vergleich zu Flachwasserarten in der Lichtausbeute fast um den Faktor 100 effektiver sind (Abbildung 10). Wir wissen jedoch nicht, ob die Tiefenalgen über einen besonderen Mechanismus verfügen, mit dem sie den Energiebedarf für die Photosynthese zusätzlich zum Sonnenlicht aus einer anderen Quelle decken. Eine der Hauptfragen künftiger Forschung richtet sich auf die Ursachen für die beachtliche Lichtausbeute dieser Algen. Zweifellos hängt damit die einzigartige Struktur der Tiefenkrustenalgen zusammen. Ebenso wie andere Typen von Kalkkrusten imprägnieren auch die Tiefenrekordhalter ihre Zellwände mit Calcit (Abbildungen 1 und 2). Bei anderen Arten schirmen die Kalkschichten das auftreffende Licht ab. Bei den Tiefenkrustenalgen beschränkt sich die Calciteinlagerung jedoch auf die Vertikalwände (Abbildung 2) und läßt die horizontalen Wandanteile oben und unten vergleichsweise dünn und durchscheinend. Die Zellen sind zu schmalen Säulen gepackt, so daß jegliches Licht, welches die oberen Lagen erreichen sollte, auch zu den unteren fortgeleitet wird. Unsere Arbeitsgruppe bestimmte für vier verschiedene Grünalgenarten aus 100 bis

150 m Wassertiefe am Meeresberg die Photosynthese- und Kalkbildungsraten (Abbildung 10) [5]. Die gefundenen Werte sind vergleichbar mit denen von Flachwasserarten. Wegen ihrer Bestandsdichten tragen die tiefenzonenbewohnenden Arten vermutlich sehr viel mehr zu Sand- und Sedimentbildung bei, als man bisher annahm. Wie oben erwähnt,

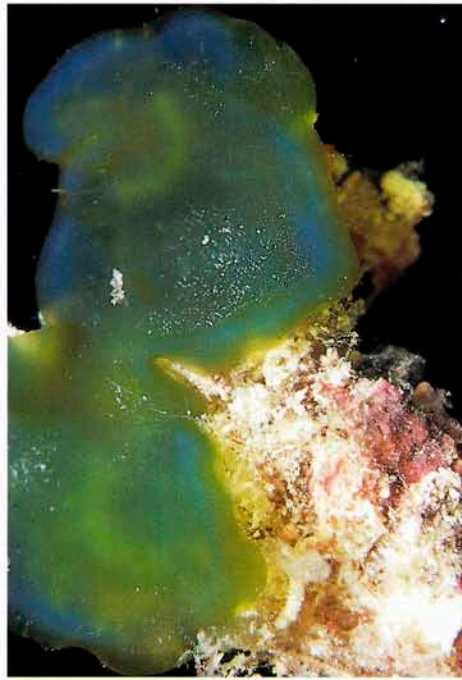


Abb. 5. Unbeschriebene Art (*Palmophyllum* sp.?) aus der Rekordtiefe von 157 m am San Salvador Unterwasserberg.

kommt den kalkabscheidenden Krustenalgen auch bei der Riffbildung eine bedeutende Rolle zu. Wenn diese Arten nun in Mengen auch in größeren Tiefen vorkommen, sind sie als Riffbildner leistungsfähiger als Korallen, die gewöhnlich nur oberhalb der 90 m-Linie aktiv sind.



Abb. 7. *Sargassum hystrix*, tiefste bekannte Braunalge (115 m, Rekordnachweis durch Dr. M. D. Hanisak und uns am San Salvador Unterwasserberg).

Ausblick

Es wird immer deutlicher, daß Tiefwasseralgen in vielen Teilen der Welt weit verbreitet sind. Nachweise aus bis zu 250 m Wassertiefe liegen vor von Belize [4], den Hawaii-Inseln [1], vom Eniwetok-Atoll [2] und vom Johnston-Atoll [1]. Dies betont ihre bislang



Abb. 6. *Halimeda copiosa*, wichtiger Kohlenhydrat- und Kalksedimentbildner zwischen 117 und 130 m Wassertiefe.

sicherlich unterschätzte Bedeutung für die Primärproduktion und die Riffbildungsvorgänge in den Ozeanen. Wir schätzen, daß die weite Verbreitung bislang unbekannter Tiefwassermakroalgen für die Produktivität, die marinen Nahrungsnetze, die Sedimentbildung und das Riffwachstum in klaren tropi-

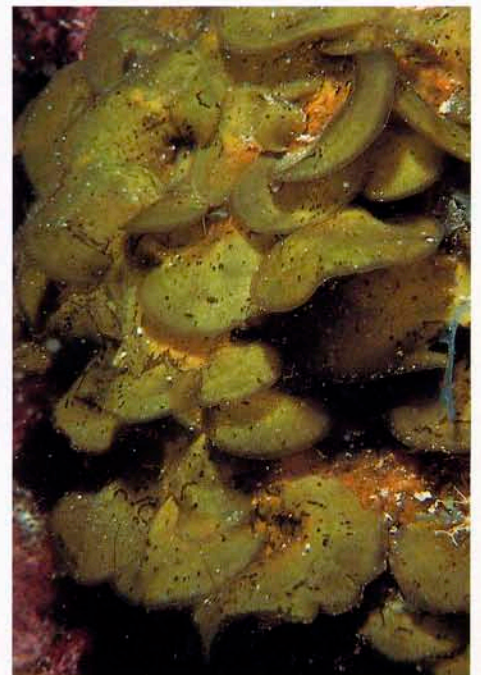
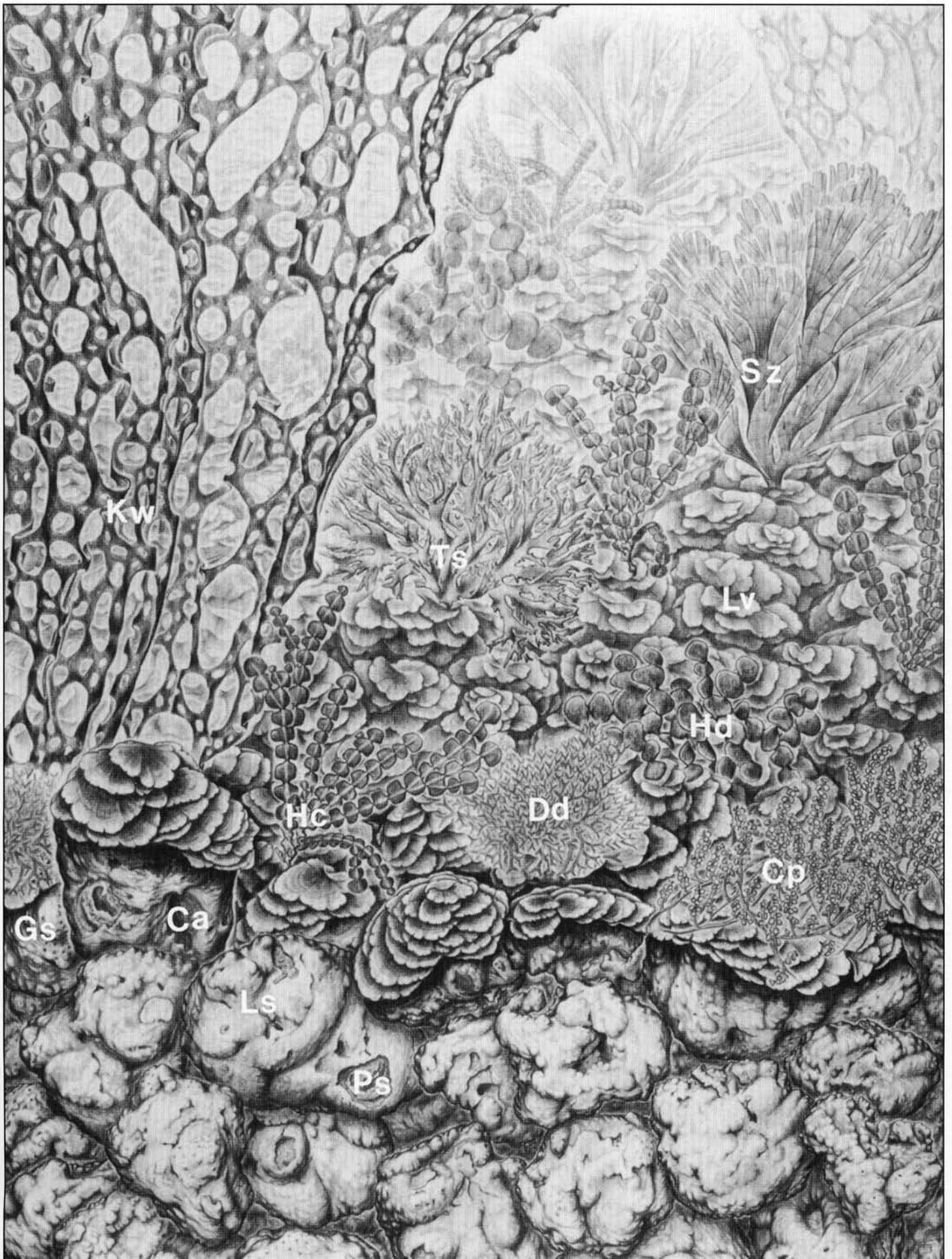


Abb. 8. *Lobophora variegata*, dominante Makroalge in 70 bis 80 m Wassertiefe auf dem Plateau des Unterwasserberges (Tiefenrekord bei 90 m).



schen Gewässern einen enormen Stellenwert besitzt. Zweifellos eröffnet diese Entdeckung der Meeresbiologie und Sedimentologie neue Forschungsansätze.

Literatur

- [1] C. R. Agegian, I. A. Abbott (1985) Deep water macroalgal communities: a comparison between Penguin Bank (Hawaii) and Johnston Atoll. In: Proc. 5th Intl. Coral Reef Congr. Vol. 5, Antenne Museum-EPHE, Moorea, French Polynesia.
- [2] M. D. Hanisak, M. M. Littler, D. S. Littler (1987) Discovery of a deep-water population of *Sargassum hystrix* of San Salvador Island, Bahamas. J. Phycol. (Suppl.) 23, 20.
- [3] L. Hillis-Colinvaux (1985) *Halimeda* and other deep fore-reef algae at Enewetak Atoll. In: Proc. 5th Intl. Coral reef Congr. Vol. 5, Antenne Museum-EPHE, Moorea, French Polynesia.
- [4] N. P. James, R. N. Ginsburg (1979) The Seaward Margin of Belize Barrier and Atoll Reefs. Blackwell, Oxford.
- [5] P. R. Jensen, R. A. Gibson, M. M. Littler, D. S. Littler (1985) Photosynthesis and calcification in four deep-water *Halimeda* species (Chlorophyceae, Caulerpaceles). Deep-Sea Res. 32, 451–464.

Abb. 9. Schrägsicht einer vielschichtigen Algengemeinschaft auf dem Bergplateau bei einer Photonenflußstärke von etwa 1 % des Oberflächenwertes (Nachzeichnung einer Videoaufnahme). Im Vordergrund sind Primärsubstrate geschichteter Rhodolithen (je etwa 9 cm Durchmesser) erkennbar, überkrustet mit Kalkrotalgen (Ca), der Foraminiferen *Gypsina* sp. (Gs), *Lithophyllum* sp. (Ls) und *Peyssonelia* sp. (Ps). Diese sind teilweise von einer zweiten Schicht bedeckt, die überwiegend aus *Lobophora variegata* (Lv) besteht. Darauf stockt eine weitere Bestandslage aus *Caulerpa peltata* (Cp), *Dictyota divaricata* (Dd), *Halimeda copiosa* (Hc) und *Halimeda discoidea* (Hd). Noch größere Formen (dargestellt als Bildhintergrund) bilden ein viertes Bestandsstockwerk und umfassen blättrige Arten wie *Titanophora* sp. (Ts), *Stypopodium zonale* (Sz) und *Kallymenia westii* (Kw). Diese Artengemeinschaft thallöser Algen auf mehrschichtigen Lagen aus Rhodolithen ist, wie ausgedehnte Untersuchungen ergaben, auf dem Bergplateau weit verbreitet, mit Ausnahme solcher Stellen, an denen (wie im östlichen Bergteil) die Braunalge *Sargassum hystrix* bestandsbildend auftritt.

- [6] N. G. Jerlov (1970) Light. In: Marine Ecology, Vol. 1, Environmental Factors. O. Kinne (Hrsg.), Wiley Interscience, London, 95–102.
- [7] M. M. Littler, D. S. Littler, S. M. Blair, J. N. Norris (1985) Deepest known plant life is discovered on an uncharted seamount. Science 227, 57–59.
- [8] M. M. Littler, D. S. Littler, S. M. Blair, J. N. Norris (1986) Deepwater plant communities from San Salvador Seamount, Bahamas: new records of distribution, abundance and primary productivity. Deep-Sea Res. 33, 882–892.
- [9] M. M. Littler, D. S. Littler, M. D. Hanisak (1991) Deep-water rhodolith distribution, productivity, and growth history at sites of formation and subsequent degradation. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 150, 163–182.

- [10] K. Lüning, M. J. Dring (1979) Continuous underwater light measurement near Helgoland (North Sea) and its significance for characteristic light limits in the sublittoral region. Helgol. Wiss. Meeresunters. 32, 403–424.
- [11] J. H. Ryther (1956) Photosynthesis in the ocean as a function of light intensity. Limnol. Oceanogr. 1, 61–70.
- [12] K. Lüning (1985) Meeresbotanik. Verbreitung, Ökophysiologie und Nutzung der marinen Makroalgen. Thieme, Stuttgart.

Der vorliegende Beitrag erschien erstmals als Contribution No. 341 of the Smithsonian Marine Station at Link Port. Aus dem Englischen übersetzt hat ihn der langjährige BIUZ-Kurator Bruno P. Kremer.

Die Autoren

Mark und Diane Littler sind Meeresbiologen, deren gemeinsame Interessen eine bemerkenswerte Forscherkarriere mit Feldstudien in vielen Teilen der Welt (Karibik, Hawaii, Polynesien, Fidschi, Australien, Seychellen,

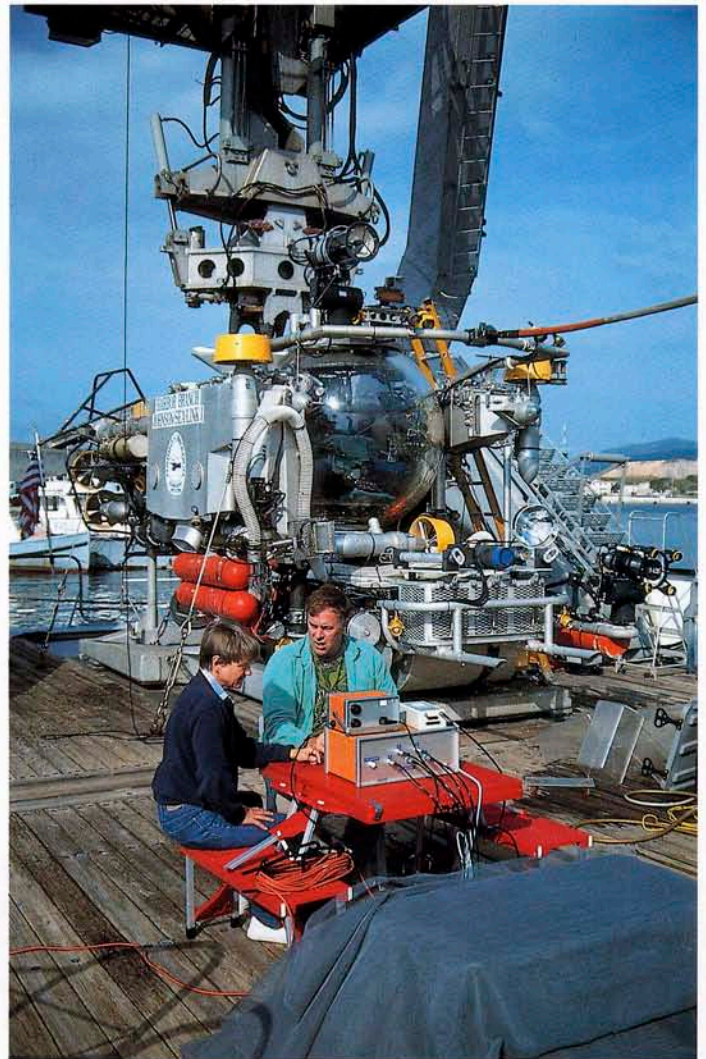


Abb. 10. Laufendes Experiment zur Photosynthese von Tiefwasseralggen (Vordergrund) unter neutral lichtabschirmendem Filmmaterial vor dem Forschungstauchboot Johnson-Sea-Link I. Deutlich erkennt man den Manipulatorarm und die Videoeinrichtung.

Galapagos) begründeten. Sie veröffentlichten zusammen weit über 100 Originalarbeiten, schrieben Buchbeiträge und eigene Buchtitel, darunter ein Standardwerk mit zauberhaften Unterwasseraufnahmen über die marine Pflanzenwelt der Karibik. Beide arbeiten am Department of Botany der Smithsonian Institution in Washington, D. C. Der Block mit den roten Krustenalgen wurde von der Tauchfahrt im Oktober 1985 aus 274 m Wassertiefe mitgebracht (siehe Seite 330).

Anschrift

Diane S. Littler and Mark M. Littler, Department of Botany, National Museum of Natural History, Washington DC 20560, USA.