

2.5 Warnsignale – Auswirkungen von Sauerstoffmangel auf die Artenzusammensetzung in den Meeren

WERNER EKAU

Warnsignale – Auswirkungen von Sauerstoffmangel auf die Artenzusammensetzung in den Meeren: Unsere Meere verändern sich mit großer Geschwindigkeit: die mittleren Temperaturen steigen seit Jahrzehnten, der Sauerstoffgehalt nimmt stetig ab, und die hohen CO_2 Konzentrationen in der Atmosphäre drücken den pH-Wert des Wassers nach unten. Fast alle Meeresorganismen sind wechselwarm, d.h. ihre Körpertemperatur folgt der Umgebungstemperatur. Veränderungen in Temperatur und Sauerstoff wirken sich direkt auf das Wohlbefinden der Tiere aus, und sie versuchen ungünstige Bedingungen zu meiden. Starke Temperatur- und Sauerstoffveränderungen führen daher zu Abwanderungen von Arten aus angestammten Gebieten, Zuwanderung oder Vermehrung neuer Arten mit größerer Toleranz gegenüber niedrigen Sauerstoffbedingungen, oder zu Einschränkungen bei Wachstum, Vermehrung und Überlebenschancen. Insgesamt führen solche Veränderungen meistens zu einer Verarmung der Diversität.

Warning signs - effects of oxygen deficiency on the species composition in the oceans: Our oceans change rapidly: empirical data and models have shown that temperature has increased during the last decades, oxygen concentration has decreased, and increasing CO_2 in the atmosphere reduces pH in the water. The majority of marine organisms is poikilothermic, which means their body temperature follows environmental temperature. Changes in temperature and oxygen thus have a direct impact on the metabolism of the species, and organisms try to avoid such unfavorable conditions. Rapid temperature and oxygen changes will lead to emigration of species from their traditional habitats, and immigration and proliferation of new species with larger tolerance for low oxygen levels. In other cases it may have an impact on growth, reproduction and survival performance. As a consequence these developments mostly lead to an impoverishment of the diversity.

Der an der Eidgenössischen Technischen Hochschule in Zürich arbeitende Wissenschaftler NICOLAUS GRUBER hat die Entwicklungen im Ozean (2011) sehr griffig so formuliert: *Warming up, turning sour, losing breath!* Die drei Hauptfaktoren, die das Leben und damit die Biodiversität im Ozean heute beeinflussen, sind neben der Produktivität die Temperatur, der Sauerstoff und der pH-Wert. Die Temperatur ist ein wesentliches Regulativ für den Stoffwechsel und beeinflusst damit die Lebensäußerungen von Organismen im Wasser, deren Körpertemperatur sich damit der Wassertemperatur angleicht. Denn Enzyme arbeiten nur in einem bestimmten Temperaturbereich optimal. Dieses Temperatur- oder allgemein (es trifft auch für andere Faktoren wie Salzgehalt oder pH zu) »Umweltfenster« (CURY, P. & C. ROY 1989) ist bei verschiedenen Arten unterschiedlich weit. Hochangepasste Arten zeigen ein sehr enges Umweltfenster, Arten in sehr

variablen Lebensräumen haben ein relativ breites Fenster. Je besser eine Art angepasst ist, umso weniger Energie muss der einzelne Organismus für die Regulierung seines Stoffwechsels aufbringen. Hochangepasste Arten sind also in Lebensräumen mit stabilen Bedingungen im Vorteil gegenüber breiter aufgestellten Arten.

Die einzelnen Umwelteinflüsse können sich aber in ihrer Wirkung auf den Stoffwechsel gegenseitig beeinflussen! Niedriger Sauerstoff engt das Temperaturfenster für die Organismen ein (Abb. 2.5-1), ähnliches gilt für Salzgehaltsänderungen und pH. Für die Organismen entsteht so ein multidimensionaler Raum, in dessen Zentrum optimale Bedingungen für ihren Stoffwechsel herrschen. Jede Abweichung davon bedeutet einen vermehrten Aufwand an Energie, der nicht für Wachstum oder Reproduktion verwendet werden kann. Sauerstoff ist neben Temperatur in diesem Gefüge einer der stärk-

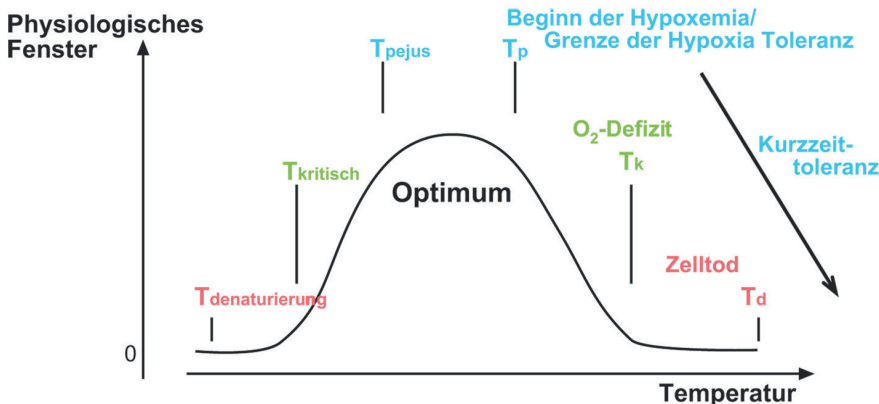


Abb. 2.5-1: Das Physiologische Fenster als Abhängigkeit des Metabolismus von der Temperatur (abgewandelt nach EKAU et al. 2010).

sten Parameter. Entscheidend ist dabei häufig nicht der absolute Sauerstoffgehalt, gemessen in ml, mg oder μmol pro l, sondern der Sättigungswert, der in% der Aufnahmekapazität in Abhängigkeit von Temperatur und Salzgehalt berechnet wird. Bei einem Sauerstoffgehalt $<1,4 \text{ ml O}_2/\text{l}$ entsprechend $<60 \mu\text{mol O}_2/\text{l}$ entsprechend $<2 \text{ mg O}_2/\text{l}$ oder $<30\%$ Sättigung sprechen wir von hypoxischen Bedingungen. Anoxische Bedingungen herrschen bei einer Sauerstoffsättigung $<2\%$.

Die Reaktion verschiedener Tierarten auf fallende Sauerstoffwerte kann dabei sehr unterschiedlich sein; und die Grenzwerte variieren zwischen fast 0 und 50% Sättigung (Abb. 2.5-2). Die Reaktionen reichen von zeitweiser Umstellung auf anaerobe Energiegewinnung zum einfachen Verlassen des Lebensraums bis hin zu Veränderungen beim Wachstum und der Ei- und Larvenentwicklung. Besonderen Sauerstoffbedarf haben Kalkschalen aufbauende Organismen; so verschwinden z.B. die Stachelhäuter (Echinodermen) aus Tiefwasserbereichen mit anhaltendem Sauerstoffmangel (RHOADS & MORSE 1971).

Durch die Verbesserung der Messtechnik und eine Ausweitung der Messkampagnen durch den Einsatz von Forschungsschiffen und autonomen Messbojen lässt sich die seit Jahren anhaltende Abnahme des Sauerstoffs im Meer nachweisen. Dabei sind drei Phänomene zu beobachten:

- eine in der Regel von Land beeinflusste sauerstoffarme Zone in Bodennähe, deren Stärke vom Eintrag an Nährstoffen über die Flüsse und Atmosphäre abhängt (also von Eutrophierung). Beispiele hierfür sind die Ostsee, das Schwarze und auch das Gelbe Meer. Halbgeschlossene Meere, die relativ enge Verbindungen zum offenen Ozean haben oder wo durch Schwellen der Austausch von Tiefenwassern stark eingeschränkt ist, sind hier besonders gefährdet. Im kleineren Maßstab finden sich solche Phänomene auch in Fjorden mit Schwellen.
- eine in mittleren Tiefen in den östlichen zentralen Bereichen der Ozeane sich aufbauende Sauerstoffminimumzone (SMZ). Sie wird ebenfalls durch den bakteriellen Abbau abgestorbenen Planktons hervorgerufen und führt zu großräumigen Zonen mit niedrigen Sauerstoffgehalten in $\approx 100\text{--}500 \text{ m}$ Tiefe.
- Eine weitere Gefahr könnte sich durch die zunehmende Erwärmung des Ozeans ergeben, da die Löslichkeit des Sauerstoffs herabgesetzt wird und eine stabilere Schichtung den Austausch sauerstoffreichen Wassers in die Tiefsee behindert. So hat die Kaltwasserbildung in den Polargebieten bereits nachgelassen, die für die Erneuerung des ozeanischen Tiefenwassers verantwortlich ist, und die die großräumige Zirkulation der Wassermassen in den Weltmeeren antreibt.

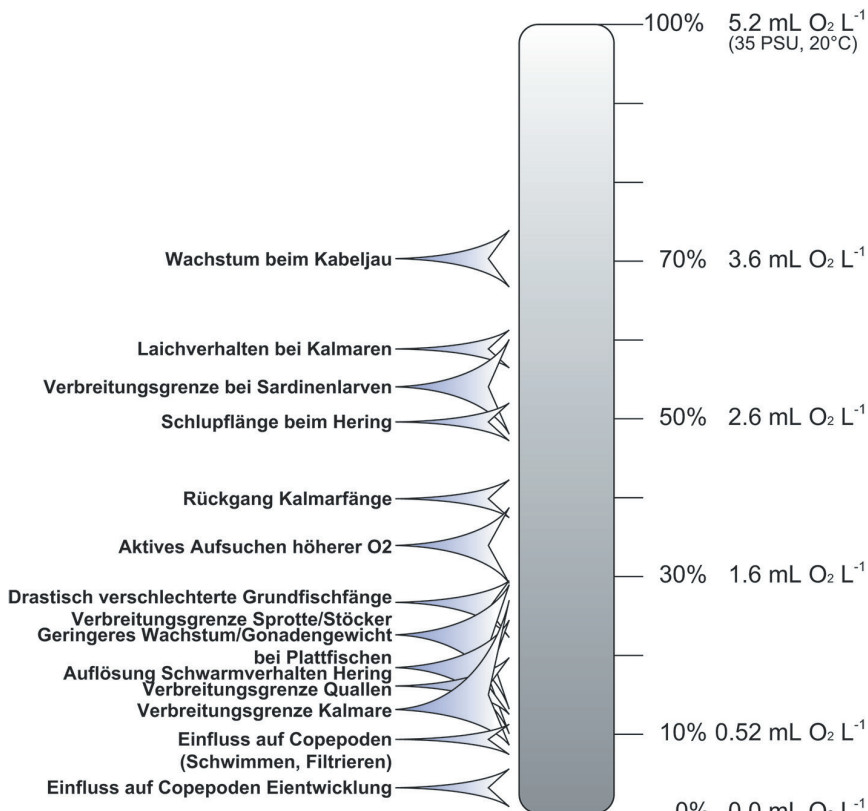


Abb. 2.5-2: Beispiele aus der wissenschaftlichen Literatur für Reaktionen verschiedener Tiere/Gruppen auf niedrigen Sauerstoff. Bei einem Salzgehalt von 35 und einer Temperatur von 20°C entsprechen 5,2 ml O₂/l (=232 $\mu\text{mol/kg}$) einer Sauerstoffsättigung von 100% (abgewandelt nach EKAU et al. 2010).

Tiere reagieren sehr unterschiedlich auf diese Arten von Hypoxien. Viele meiden diese Bereiche, was eine Einschränkung ihrer Lebensräume bedeutet und zu einer Verlagerung des Verteilungsschwerpunkts oder dem Absterben der Population führt. Andere Arten (Fische, Tintenfische, Copepoden) suchen diese Zonen auf, um sich auszuruhen oder vor Fressfeinden zu verstecken. Einige räuberische Arten (z.B. Thunfische und Tintenfische) jagen in der sauerstoffarmen Zone, benötigen danach aber einige Stunden um wieder Sauerstoff »aufzutanken«.

Benthische sauerstoffarme Lebensräume

DIAZ & ROSENBERG haben in ihrer Übersicht (2008) über 400 Systeme mit einer Gesamtfläche von 245.000 km² aufgeführt, in denen Hypoxie oder Anoxie herrschen. Sie unterscheiden zwischen unregelmäßig, saisonal und dauerhaft auftretenden Hypoxien. In der deutschen und dänischen Nordsee treten Sauerstoffdefizite immer wieder, aber unregelmäßig auf. Im Spätsommer 1982 ging die Sauerstoffsättigung auf 10% runter und führte zu massiven Abwanderungen von Fischen aber auch zum Tod von bodenlebenden Arten wie Plattfischen (*Pleuronectes platessa*, *Limanda limanda*), Schlangensterne (*Ophiura albida*) und Muscheln (*Venus striatula*) (DETHLEFSEN & v. WESTERNHAGEN 1983). Einige Teile der Deutschen Bucht und auch das Kattegat, der Limfjord oder die Kieler Bucht leiden unter regelmäßigen saisonalen Hypoxien, bei denen Massensterben von benthischen Arten, wenn auch räumlich begrenzt, auftreten können. Permanent hypoxische und anoxische Gebiete findet man z.B. in der Ostsee oder im Schwarzen Meer (DIAZ & ROSENBERG 1995).

Der Hauptgrund für den Verlust des Sauerstoffs am Boden oder in größeren Tiefen in den Randmeeren

(z.B. Nordsee) oder halb geschlossenen Systemen (z.B. Ostsee) ist die Eutrophierung, allgemein als starke Anreicherung von anorganischen Nährstoffen definiert, im Wesentlichen Stickstoff und Phosphor, in offenen Ozeanbereichen auch Eisen. Die Eintragswege dieser Nährstoffe sind vielfältig. Sie kommen aus der Atmosphäre, aus direkten Einleitungen oder über die Flüsse. Flüsse sind je nach Größe ihrer Einzugsgebiete die Hauptlieferanten für hohe Nährstoffwerte, da sie von den Nutzpflanzen nicht gebundene Düngemittel einsammeln und ins Meer tragen. Leider haben diese Nährstoffe meistens nicht die Zusammensetzung, die das Phytoplankton in den Küstengewässern benötigt. Das optimale Verhältnis von Stickstoff zu Phosphor für ein günstiges Phytoplanktonwachstum ist 16:1 (N/P ratio nach REDFIELD). Abweichungen von diesem Verhältnis haben Auswirkungen auf die Artenzusammensetzung und Produktivität des Phytoplanktons. Das Zooplankton kann mit dieser veränderten Phytoplanktongemeinschaft nicht soviel anfangen, was zu einem erhöhten Absterben von »unverbrauchtem« Phytoplankton und starker Ablagerung von organischem Material am Boden führt. Die am Abbau dieses Materials beteiligten Bakterien zehren den Sauerstoff auf, und es kommt zu hypoxischen oder anoxischen Bedingungen. Für die Ostsee sind diese Mechanismen für sehr viele Gebiete nachgewiesen. Alle Komponenten des Ökosystems leiden unter der Eutrophierung und mussten sich durch Veränderung der Artenzusammensetzung darauf einstellen: Phyto- und Zooplankton, Makroalgen, die Seegräser und das Makrozoobenthos, aber auch die Fischgemeinschaften. Bei letzteren merken wir durch die Fischerei die starken Verschiebungen: viele Fischarten sind abgewandert und aus einigen Teilen der Ostsee verschwunden.

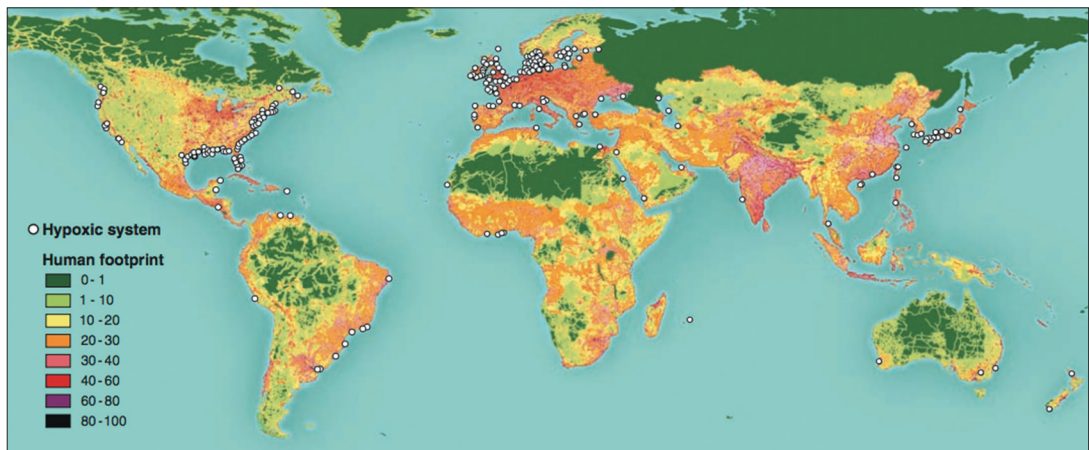


Abb. 2.5-3: Mehr als 400 wissenschaftlich untersuchte Ökosysteme mit hypoxischen Sauerstoffbedingungen am Boden. Die Karte zeigt allerdings auch das Defizit an Untersuchungen in Süd- und Ostasien oder Afrika, wo solche Systeme kaum wissenschaftlich dokumentiert sind (aus DIAZ & ROSENBERG 2008).

In der Ostsee hat außerdem die starke Schichtung der Wassermassen zu einer weiteren Verschlechterung der Bedingungen geführt. Die Ausflüsse Öresund und Großer Belt sind sehr flach und verhindern den Zustrom von sauerstoffreichem Nordseewasser. Nur unter günstigen Windbedingungen kann genug sauerstoffreiches Wasser aus der Nordsee über die Schwellen in die Ostsee gedrückt werden und kaskadenartig die Becken bis in die zentrale Ostsee hinein füllen. Diese weitgehende Abschottung der Tiefenwasser gegen Erneuerung führt dazu, dass in den tieferen Becken ab 70 m nur noch eine O_2 -Sättigung von ca. 40% herrscht, ab ca. 150 m die Ostsee praktisch sauerstofffrei ist und Schwefelwasserstoffbedingungen vorherrschen. Das hat Auswirkungen sowohl auf die Bodenfauna, die nur noch bis in bestimmte Tiefen vordringen kann, und auf die kommerziell wichtigen Fischarten der Ostsee, die Sprotte (*Sprattus sprattus*) und den Kabeljau (*Gadus morhua*), die in ihrem Laichverhalten von den hydrographischen Bedingungen abhängig sind. Dehnt sich der sauerstoffarme Bereich nach oben aus, wird der Lebensraum der Fische kleiner. Die Sprotte laicht im Pelagial ab und ihre Eier bleiben im oberflächennahen Bereich, sind aber empfindlich gegenüber niedrigen Temperaturen. Der Kabeljau laicht auch im Pelagial, seine Eier sinken dann aber in größere Tiefen, bis die Dichte mit der des Seewassers übereinstimmt. Höhere Salzgehalte (mehr als 8-10 PSU), die die Eientwicklung fördern, findet man erst in Tiefen ab 40 bis 70 m. Wenn hier der Sauerstoffgehalt gering ist, wird die Eientwicklung allerdings gehemmt! Kritisch für den Reproduktionserfolg des Kabeljaus ist also das Zusammenspiel zwischen Ei-Auftrieb, Salzgehalt und Sauerstoffkonzentration.

Im Golf von Mexiko bilden sich im Sommer (Mitte Mai bis Mitte September) regelmäßig bis zu 22.000 km² Schelfgebiet mit hypoxischen Bedingungen aus. Grund sind die hohen Nährstofffrachten, die der Mississippi aus der intensiven Landwirtschaft im mittleren Westen der USA einsammelt und in den Golf entlässt. Die Wassermassen aus Mississippi und Atchafalaya stimulieren eine hohe Primärproduktion, deren Biomasse weitgehend unverbraucht abstirbt und auf den Seeboden sinkt (BAUSTIAN et al. 2009). Die benthische Fauna hat in Folge sowohl in der Dichte als auch in der Artenvielfalt auf ein Zehntel abgenommen (RABALAIS & TURNER 2001). Betroffen davon sind Fische wie der Atlantische Umber (Atlantic croaker, *Micropogonias undulatus*), ein wichtiger und beliebter Speisefisch entlang der Südstaatenküsten. Die Fische wandern aus und verlieren über den Sommer in der Hauptwachstumsperiode wichtige Nahrungsgründe. Vergleiche von Anlandungsdaten und der Ausdehnung der hypoxischen Gebiete von 1985 bis 2004 zeigen, dass auch die Bestandsgröße der Aztekengarnele (*Farfantepenaeus aztecus*) negativ korreliert ist und die jährlich wiederkehrende Hypoxie damit erhebliche wirtschaftliche Schäden verursacht (CRAIG et al. 2005). Für größere Tiefen (ab 500 m) haben Studien zum Makrobenthos gezeigt, dass die Diversität von Mollusken, Crustaceen, Stachelhäutern und Cnidarien stark vom Sauerstoff abhängig sind (Abb. 2.5-3), während Nematoden, Anneliden und Foraminiferen weniger durch hypoxische Bedingungen eingeschränkt werden. Dabei scheint auch die Körpergröße eine Rolle zu spielen: große Organismen sind anfälliger als kleine (LEVIN et al. 2001)

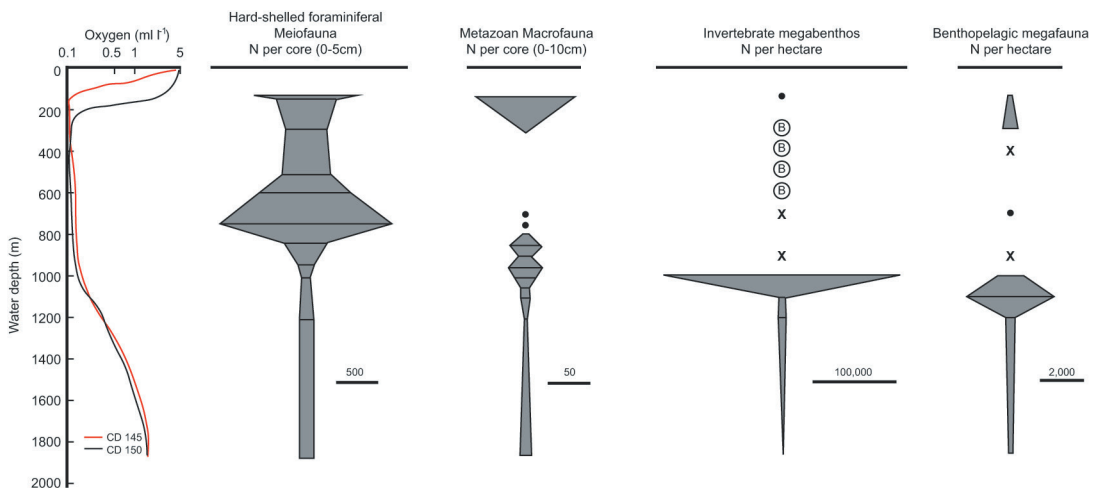


Abb. 2.5-4: Die vertikale Verteilung von Megabenthos und benthopelagischer Fauna (Fische, Dekapoden, Oktopoden) im arabischen Meer (vor Pakistan) als Beispiel für den Einfluss der Sauerstoffverteilung auf das Vorkommen der Arten. »+« = Abwesenheit der Gruppe, »B« = filamentöse Bakterien. Die Sauerstoffprofile (links) stehen für späten Monsun (CD 150) und Intermonsun (CD145) (aus GOODAY et al. 2009).

Eine besondere Situation treffen wir im Schwarzen Meer an. Wie die Ostsee hat auch das Schwarze Meer einen nur sehr engen Ausfluss, den Bosphorus. Etwa 80% der ins Schwarze Meer mündenden Flüsse fließen auf das nordwestliche Schelfgebiet und dominieren dort die Stofftransporte und biologischen Prozesse. Flächenmäßig etwa zwei Drittel des Meeres sind tiefer als 200 m mit einer maximalen Tiefe von 2.215 m. Eine sehr stabile Schichtung sorgt dafür, dass das Wasser unterhalb von 150 m weitgehend und schon seit langer Zeit anoxisch ist. Ähnlich wie in der Ostsee ist das Leben damit auf eine dünne Oberflächenschicht beschränkt. Wenn sich diese Grenzschicht, die oberhalb der Schelfkante liegt, nach oben bewegt (z.B. durch Auftrieb bei ablandigen Winden, oder weitere Sauerstoffzehrung durch Zersetzungsprozesse), so breitet sich sauerstoffarmes Wasser auf dem nordöstlichen Schelf weiter aus, und das hat immense Auswirkungen auf die dort vorhandene Flora (u.a. Seegraswiesen) und Fauna. Der Rückgang der Anlandungen von Steinbutt und pelagischen anadromen Wanderarten wie dem Stör sind nicht allein durch hohen Fischereidruck zu erklären, sondern sehr stark durch die Einschränkung der Lebensräume durch eutrophierende Verschmutzung und daraus folgend sinkende Sauerstoffkonzentrationen. Die benthischen Ökosysteme werden inzwischen von *Mya arenaria* dominiert, einer Art, die auch in der Ostsee vorkommt und mit relativ niedrigen Sauerstoffkonzentrationen zurechtkommt (TAYLOR & EGGLESTON 2000). Die Sardellenfischerei war zwischenzeitlich ganz zusammengebrochen (CADDY 1993), da die eingeschleppte Qualle *Mnemiopsis leidyi* besser mit den niedrigen Sauerstoffverhältnissen zurechtkam und die Sardelleneier fraß. Auch andere endemische Arten wie die Schwarzmeerauster mussten eingeschleppten Arten

weichen, da sie mit den veränderten Bedingungen (nicht nur Sauerstoff, aber zu einem großen Anteil) nicht mehr zurechtkamen.

Pelagische sauerstoffarme Lebensräume

Während die Auswirkungen von saisonalen oder permanenten Sauerstoffdefiziten in Ökosystemen wie der Ostsee oder dem Schwarzen Meer seit langem bekannt sind und auch erforscht werden, werden die Auswirkungen der Sauerstoffminimumzonen im offenen Ozean erst langsam klar. Die Auftriebsgebiete vor Mauretanien, Namibia, Peru/Chile oder Kalifornien sind so produktiv, dass die Biomasse der Primär- und Sekundärproduktion nicht komplett von höheren Trophiestufen weggefressen wird. Die Organismen sterben und sinken in mittlere Tiefen ab, wo sie eine starke Sauerstoffzehrung verursachen. In allen Auftriebsgebieten können daher tiefere Wasserschichten mit hypoxischen bis anoxischen Bedingungen angetroffen werden. Im nördlichen Benguelastrom-Auftriebssystem reicht diese Schicht von etwa 50 bis 500 m Tiefe (Abb. 2.5-5). Durch die hochreichende obere Grenzschicht bei 50m oder noch weniger Wassertiefe fließen erhebliche Wassermassen auf den Schelf und beeinflussen das Sediment und die bodenlebenden Tiere. Schwefelwasserstoff- und Methanausbrüche aus dem Sediment sind regelmäßige Phänomene auf dem Schelf vor Namibia. In Extremfällen kommt es zu Fischsterben am Strand oder sogenannten „walkouts“, bei denen Langusten in riesigen Mengen an Land wandern und dort umkommen. Dieses sind direkt sichtbare Zeichen von Prozessen, die ansonsten eher wenig erkennbar im Meer ablaufen. Die Auswirkungen auf die Arten auch im pelagischen System sind aber immens!

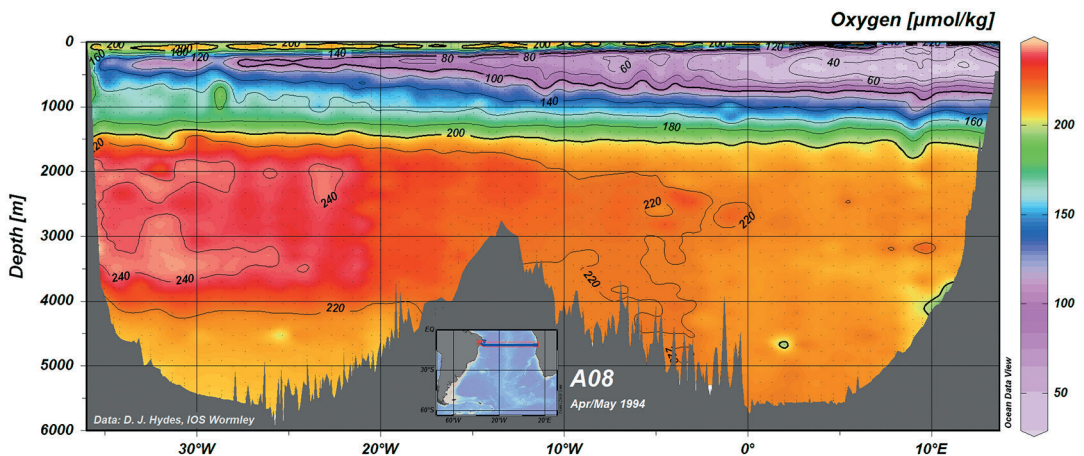


Abb. 2.5-5: Dieser Schnitt durch den Südatlantik bei 11 °S zeigt die Sauerstoffkonzentration in den verschiedenen Tiefen. Sauerstoff wird in $\mu\text{mol pro kg}$ angegeben (http://www.ewoce.org/gallery/A8_OXYGEN.gif). Der lila Keil zeigt die Sauerstoffminimumzone (SMZ) an.

STRAMMA & Mitautoren konnten 2008 zeigen, dass in allen Auftriebsgebieten, den vier bisher genannten und auch im Arabischen Golf und dem Golf von Bengalen, ausgedehnte Sauerstoffminimumzonen bestehen, und dass diese sich in den letzten 50 Jahren vertikal ausgedehnt haben! Diese Ausdehnung, mit der noch eine Erniedrigung des Sauerstoffgehalts in der Kernzone einhergeht, hat verschiedene Auswirkungen auf die Lebenszyklen von Organismen: Einschränkung des oberflächennahen Lebensraums, Ausdehnung des von tagesperiodisch wandernden Organismen zu überwindenden Tiefenbereichs, Verschiebung der unteren Grenzschicht und damit Verdrängung des Benthos in größere Tiefen, wo viele Arten aber keine adäquaten Lebensbedingungen mehr finden.

Ein Zusammenhang der Bestandentwicklung mit der Verteilung des Sauerstoffs wurde zuerst bei den Sardinenbeständen des nördlichen Benguela-Systems festgestellt. In den 1970er Jahren brachen die Bestände stark ein, wurden aber in der Folge trotzdem weiter befischt. Die Vermutung lag nahe, dass der schlechte Zustand der Fischerei zuzuschreiben ist. Nach der Unabhängigkeit Namibias im Jahre 1991 wurde ein scharfes Quotenmanagement eingeführt, das aber nicht zum Erfolg führte. Die Bestände blieben auf geringem Niveau! Untersuchungen der letzten 10 Jahre haben gezeigt, dass der Nachwuchs Wassermassen mit $> 2,5$ ml O_2/l Sauerstoffgehalt bevorzugt und eine genügend starke sauerstoffreiche Oberflächenschicht benötigt, um sich gut zu entwickeln.

Echointegrationsuntersuchungen im Humboldtstrom haben gezeigt, dass Zooplankton sich in einer relativ dünnen Schicht oberhalb der $2,5$ ml O_2/l Grenzschicht konzentriert. Auch Sardellen und andere kleine pelagische Arten gehen in diese Zonen, um dort zu fressen (BERTRAND et al. 2010). Je dünner diese Schicht ist, umso stärker konzentrieren sich kleine Organismen auf und können gefressen werden. Auch vor Kalifornien wurden eine Aufwärtsbewegung der Grenzschicht und damit verbunden Veränderungen in der Copepodenverbreitung und -zusammensetzung gefunden. Sardinen sind nicht nur aus dem nördlichen Benguelastrom weitgehend verschwunden sondern auch aus dem Humboldtstromsystem. Dafür macht sich im östlichen Pazifik eine andere Art breit: der bis zu vier Meter lange »Große Fliegende Kalmar« (*Jumbo flying squid - Dosidicus gigas*). Dieser Kalmar hält sich in der Sauerstoffminimumzone auf und verdrängt, durch Nahrungskonkurrenz und/oder direkten Fraß, eine Reihe von anderen Arten. Es wird angenommen, dass er den Seehecht zurückdrängt und damit auch der Fischerei entlang der westamerikanischen Küste kommerziellen Schaden zufügt.

Nicht immer sind die Auswirkungen direkt zu sehen. Copepoden sind eine wichtige Nahrung für junge Fische und kleinere Arten. Sie haben verschiedene Lebens-

strategien entwickelt. Die Arten führen tagesperiodische, jahreszeitliche lebensstadienabhängige vertikale Wanderungen durch, bei denen sie die Sauerstoffminimumzone durchschwimmen. Eine vertikale Ausdehnung dieser Zonen kann dazu führen, dass Organismen sie nicht mehr durchschwimmen können und die Lebenszyklen dieser Arten unterbrochen werden. Dadurch können andere Arten dominant werden, die aber nicht in gleicher Weise als Nahrung dienen. Verschiebungen im Artenspektrum und der relativen Bedeutung sind empirisch beobachtet worden, von den zu Grunde liegenden Prozessen und Auswirkungen aber noch nicht voll verstanden.

Die beobachtete Zunahme von gallertartigem Zooplankton (z.B. Quallen und Salpen) in den letzten Jahren wird ebenfalls als Folge der besseren Anpassung dieser Organismen an eine Habitatsveränderung durch reduzierten Sauerstoff diskutiert (ROUX et al. 2013). Manche Quallenarten zeigen eine hohe Toleranz gegenüber Hypoxie und Anoxie wegen der Fähigkeit zur sogenannten metabolischen Depression, das heißt, sie können den Stoffwechsel aktiv herunterregulieren. Wenn sie in großen Mengen auftreten, können diese erfolgreichen Filtrierer große Gebiete leerfressen und damit einen starken Einfluss auf die Artengemeinschaft im Plankton ausüben.

Für das nördliche Benguela-System wird angenommen, dass im Zuge der globalen Erwärmung die saisonale Hypoxie zunehmen und damit ein Wiederaufwuchs der Sardinenbestände nicht möglich sein wird. Nur die Arten, die gut mit sauerstoffarmen Bedingungen klar kommen, haben eine Chance, so z.B. die Holzmakrele, bei der gezeigt werden konnte, dass Larven und Juvenile eine Sauerstoffsättigung von 30% problemlos tolerieren und sich auch von kurzzeitigen Bedingungen von 10% sehr schnell wieder erholen. Auch die pelagische Grundel (*Sufflogobius bibarbatus*), die auf anoxischen Sedimenten ausharren kann, indem sie nachts an die Oberfläche schwimmt, um ihr über den Tag aufgebautes Sauerstoffdefizit wieder auszugleichen, kommt hervorragend mit diesen Bedingungen zurecht. Die Art ist zu einer Ersatznahrung für einige räuberische Arten geworden, wie z.B. den Seelöwen, die normalerweise Sardinen und Sardellen nachstellen.

Die Ausdehnung der Sauerstoffminimumzonen ist im östlichen Teil der Ozeane, also vor den Küsten und dem Schelf, am größten und verjüngt sich nach Westen hin (Abb. 2.5-5). Auf dem Schelf und am Schelfhang sind die Auswirkungen der SMZ auf die tiefere Meeresbodenfauna daher am größten. Weite Bereiche können anoxisch werden. HELLY & LEVIN haben (2004) für das Weltmeer eine Fläche von $1,15$ Mio. km^2 Meeresboden mit weniger als $0,5$ ml O_2/l berechnet, die tiefen Schelfhang hinabreichen kann. Die untere Grenzschicht spielt also eine ähnliche Rolle wie die obere.

Im Arabischen Meer konnten Levin und Mitarbeiter diesen Einfluss an den Veränderungen der Diversität in den benthischen Gruppen zeigen, bei denen es ein Minimum in der SMZ gab und die Diversität an der unteren Grenzschicht in Abhängigkeit vom Sauerstoff wieder zunahm. Erst in größeren Tiefen nahm die Diversität dann tiefenbedingt wieder ab. Außerdem gab es starke Größenabhängigkeiten vom Sauerstoff. Auch andere Autoren fanden stark reduzierte Diversitäten in der Sauerstoffminimumzone in verschiedenen Makro- und Megafaunagruppen. (s. oben, RHOADS & MORSE 1971).

Ausblick

Die Modellrechnungen der Wissenschaftler, wie sie auch in die Analysen des Klimarates IPCC eingehen, sind nicht sehr ermutigend. Die Wassertemperatur in den Ozeanen wird steigen. Das heißt, die Ozeane sind aus rein physikalisch-chemischen Gründen weniger in der Lage Sauerstoff optimal zu binden. So kann in den Modellen der größte Teil der Sauerstoffzehrung in den oberen 500 m mit erhöhter Temperatur erklärt werden. Durch höhere Temperaturen angeregter Stoffwechsel von Tieren sorgt für weitere Sauerstoffzehrung. Die Sauerstoffabnahmen in 200 m Tiefe können damit eindeutig mit den Temperaturerhöhungen korreliert werden (STRAMMA et al. 2010). Und in küstennahen Gebieten wird die Sauerstoffzehrung angeheizt, weil mehr Nährstoffe und Verschmutzungen ins Meer gelangen. Wie eine Reihe von Untersuchungen modellhaft gezeigt hat, wird neben der Temperatur auch der Sauerstoffmangel eine Veränderung in der Artenverteilung und –zusammensetzung verursachen. Diese Prozesse werden direkt über Eutrophierung vor allem der Küstengewässer und der halbgeschlossenen Meere (Ostsee, Schwarzes und Gelbes Meer) und indirekt über die langfristigen Klimaveränderungen (Temperatur- und CO₂-Anstieg) von menschlichen Aktivitäten beeinflusst. Es ist zu erwarten, dass sich Temperaturanstieg und Sauerstoffverlust vorwiegend in den Tropen auswirken und eine polwärtige Verschiebung von Arten und damit eine Ausdünnung in den Tropen nach sich zieht. In gemäßigten Breiten, z.B. der Nordsee, findet eine Einwanderung südlicher Arten und eine Abwanderung kälteliebender Arten nach Norden statt. Weniger angepasste Unterarten können bei diesen Verschiebungen durchaus ganz verschwinden und die genetische Breite innerhalb einer Art beeinträchtigen.

References:

BAUSTIAN, M. M., J. K. CRAIG & N. N. RABALAIS (2009): Effects of summer 2003 hypoxia on macrobenthos and Atlantic croaker foraging selectivity in the northern Gulf of Mexico. *J Exp Mar Biol Ecol* 381:31-37.

BERTRAND, A., M. BALLÓN & A. CHAIGNEAU (2010): Acoustic Observation of Living Organisms Reveals the Upper Limit of the Oxygen Minimum Zone. *PLoS ONE* 5:e10330.

CADDY, J. F. (1993): Toward a comparative evaluation of human impacts on fishery ecosystems of enclosed and semi-enclosed seas. *Rev Fish Sci* 1:57-95.

CRAIG, J. K., L. CROWDER & T. HENWOOD (2005): Spatial distribution of brown shrimp (*Farfantepenaeus aztecus*) on the northwestern Gulf of Mexico shelf: effects of abundance and hypoxia. *Can J Fish Aquat Sci* 62:1295-1308.

CURY, P. & C. ROY (1989): Optimal environmental window and pelagic fish recruitment success in upwelling areas. *Can J Fish Aquat Sci* 46:670-680.

DETHLEFSEN, V. & H. VON WESTERNHAGEN (1983) Oxygen deficiency and effects on bottom fauna in the eastern German Bight 1982. *Meeresforschung* 30:42-53.

DIÁZ, R. J. & R. ROSENBERG (2008): Spreading Dead Zones and Consequences for Marine Ecosystems. *Science* 321:926-929.

DIÁZ, R. J. & R. ROSENBERG (1995): Marine benthic hypoxia: A review of its ecological effects and the behavioural responses of benthic macrofauna. *Oceanography and Marine Biology Annual Review* 33:245-303.

EKAU, W., H. AUEL, H. O. POERTNER & D. GILBERT (2010): Impacts of hypoxia on the structure and processes in pelagic communities (zooplankton, macro-invertebrates and fish). *Biogeosciences* 7:1669-1699.

GOODAY, A. J., L. A. LEVIN, A. A. DA SILVA, B. J. BETT et al. (2009): Faunal responses to oxygen gradients on the Pakistan margin: A comparison of foraminiferans, macrofauna and megafauna. *Deep-Sea Res Pt II* 56:488-502.

GRUBER, N. (2011): Warming up, turning sour, losing breath: ocean biogeochemistry under global change. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences* 369:1980-1996.

HELLY, J. & L. A. LEVIN (2004): Global distribution of naturally occurring marine hypoxia on continental margins. *Deep-Sea Res Pt I* 51:1159-1168.

LEVIN, L. A., R. J. ETTER, M. A. REX, A. J. GOODAY et al. (2001): Environmental influences on regional deep-sea species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 32:51-93.

RABALAIS, N. N. & R. TURNER (2001): Responses of Nekton and Demersal and Benthic Fauna to Decreasing Oxygen Concentrations. In: RABALAIS, N. N. & R. TURNER (eds): *Coastal Hypoxia: Consequences for Living Resources and Ecosystems*: 115-128.

RHOADS, D. C. & J. W. MORSE (1971): Evolutionary and ecological significance of oxygen-deficient marine basins. *Lethaia* 4:413-428.

ROUX, J.-P., C. D. VAN DER LINGEN, M. J. GIBBONS, N. E. MOROFF et al. (2013): Jellyfication of marine ecosystems as a likely consequence of overfishing small pelagic fishes: Lessons from the Benguela. *Bull Mar Sci* 89:249-284.

STRAMMA, L., G. C. JOHNSON, J. SPRINTALL & V. MOHRHOLZ (2008): Expanding Oxygen-Minimum Zones in the Tropical Oceans. *Science* 320:655-658.

STRAMMA, L., S. SCHMIDTKO, L. A. LEVIN & G. C. JOHNSON (2010): Ocean oxygen minima expansions and their biological impacts. *Deep-Sea Research Part I* 57:587-595.

TAYLOR, D. L. & D. B. EGGLESTON (2000): Effects of hypoxia on an estuarine predator-prey interaction: foraging behavior and mutual interference in the blue crab *Callinectes sapidus* and the infaunal clam prey *Mya arenaria*. *Mar Ecol Prog Ser* 196:221-237.

WOULDS, C., G. L. COWIE, L. A. LEVIN, J. ANDERSSON et al. (2007): Oxygen as a control on sea floor biological communities and their roles in sedimentary carbon cycling. *Limnol Oceanogr* 52:in press.

Kontakt:

Dr. Werner Ekau
Leibniz-Zentrum für Marine Tropenökologie (ZMT) GmbH
werner.ekau@leibniz-zmt.de

Ekau, W. (2016): Warnsignale – Auswirkungen von Sauerstoffmangel auf die Artenzusammensetzung in den Meeren. In: Lozán, J. L., S.-W. Breckle, R. Müller & E. Rachor (Hrsg.). *Warnsignal Klima: Die Biodiversität*. pp. 89-95. Online: www.klima-warnsignale.uni-hamburg.de. doi:10.2312/warnsignal.klima.die-biodiversitaet.14.