

3.11 Auswirkungen der Ozeanversauerung auf marine Lebensprozesse

ULF RIEBESELL & KAI SCHULZ

Consequences of the ocean acidification to biological processes: The dissolution of anthropogenic carbon dioxide (CO₂) into the ocean is causing a series of chemical changes: an increase in CO₂ concentration, a decrease in calcium carbonate saturation and pH, and a change in the chemistry of many biologically important chemical species (see Chapter 3.9 for details). These chemical changes will affect a range of biological processes in marine organisms, including the precipitation of calcium carbonate, fixation of CO₂ and nitrogen, pumping of hydrogen ions to regulate internal pH, and uptake of nutrients for growth. This chapter focuses on biological processes that are likely to be affected by acidification and how these effects on individual organisms may scale up to the ecosystem level.

Ozeanversauerung, das »andere CO₂-Problem«, hat in den vergangenen Jahren die besondere Aufmerksamkeit der Meereswissenschaften auf sich gezogen. Dies beruht im Wesentlichen auf zwei entscheidenden Erkenntnissen. Aus Modellrechnungen lässt sich abschätzen, dass bei unverminderter CO₂-Emission die Versauerung der Ozeane im Verlauf dieses Jahrhunderts schneller und intensiver stattfinden wird als jemals zuvor während der letzten mindestens 20 Mio. Jahre. Laborexperimente, in denen die für dieses Jahrhundert prognostizierte Ozeanversauerung simuliert wird, belegen zudem deutliche Effekte auf zahlreiche Gruppen mariner Organismen. Dieses Kapitel gibt einen Überblick darüber, welche marinen Lebensprozesse sensitiv gegenüber Ozeanversauerung sind und schildert, wo aktuell die größten Lücken in unserem Verständnis dieser Thematik liegen.

Kalzifizierung

Kalzium Karbonat (CaCO₃) gehört zu den am meisten verwendeten Baumaterialien in der marinen Lebenswelt und wird für den Aufbau von Skeletten, Schalen und anderen schützenden Strukturen verwendet. Kalk bildende Organismen kommen in allen Meeresregionen vor und nehmen eine Vielzahl von ökologischen Nischen ein (Abb. 3.11-1). Wichtige Vertreter im Plankton sind Coccolithophoriden, Foraminiferen und Flügelschnecken, sowie am Meeresboden die korallinen Makroalgen, Muscheln, Schnecken, Stachelhäuter, Krebse und Korallen. Bei vielen dieser Organismen ist CaCO₃ der Hauptbestandteil ihren festen Schalen, bei einigen, wie z.B. bei Hummern und Krabben, ist es in eine organische Exoskelett-Struktur integriert. Diese CaCO₃-Strukturen treten meist in Form von Kalzit, Aragonit, Magnesium-Kalzit, oder einer Mischung dieser Mineralformen auf. Dabei kann die Mineralzusammensetzung je nach Entwicklungsstadium der Organismen variieren.

Die meisten der bisher untersuchten Kalk bildenden Organismen zeigen als Reaktion auf den reduzierten

pH-Wert und die reduzierte Karbonationenkonzentration eine verminderte Kalzifizierungsrate. Diese Reaktion ist die bislang am besten dokumentierte und am weitesten verbreitete biologische Wirkung der Ozeanversauerung (DONEY et al. 2009). In einigen Organismengruppen ist die Verminderung der Kalzifizierung verbunden mit einer Verformung der Kalkstrukturen, dünneren Schalen oder zerbrechlicheren Skelettstrukturen. Bei den bereits gut untersuchten Warmwasserkorallen wurde ein breites Spektrum an Reaktionen beobachtet, wobei im Mittel eine Verdoppelung der vorindustriellen CO₂-Konzentration eine Verminderung der Kalzifizierungsrate um 10–15% zur Folge hatte. Bei einigen Arten führte die Versauerung des Meerwassers zu einer reduzierten Rate der larvalen Entwicklung und zu einer erhöhten larvalen Sterblichkeit (z.B. bei Seeigeln und Seesternen), hervorgerufen durch eine Instabilität der entstehenden Kalkstrukturen, die bei den Larven oft weniger gut kristallisiert sind, als bei den erwachsenen Tieren. Es muss allerdings erwähnt werden, dass die physiologische Rolle der Kalzifizierung nicht immer eindeutig ist. Einige Kalkbildner überleben in Kultur, auch wenn ihre Kalkbildung durch Ozeanversauerung komplett gehemmt ist (z.B. FINE & TCHERNOW, 2007). Ob unter diesen Umständen auch ein Überleben in Natur möglich wäre, ist allerdings fraglich.

Ozeanversauerung beeinflusst nicht nur die Kalkbildung, sie verstärkt auch den Prozess der Kalklösung. Durch Verminderung der Karbonatsättigung bis in große Tiefen hebt sich der korrosive Tiefenhorizont, unterhalb dessen Kalk in Lösung geht. Organismen deren Habitat sich bislang in Kalk gesättigtem Wasser befand, können durch Anheben des Sättigungshorizonts korrosivem Wasser ausgesetzt werden. Sofern die Schalen und Skelette nicht durch einen organischen Überzug geschützt sind, führt dies unweigerlich zu deren Auflösung. Diese Situation der Untersättigung wird für das leichter lösliche Aragonit, das von Korallen und einigen Mollusken gebildet wird, schneller eintreten als für Kalzit, das von Coccolithophoriden, Foraminiferen,

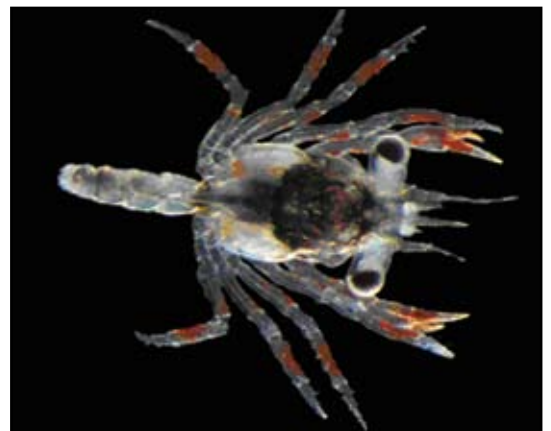
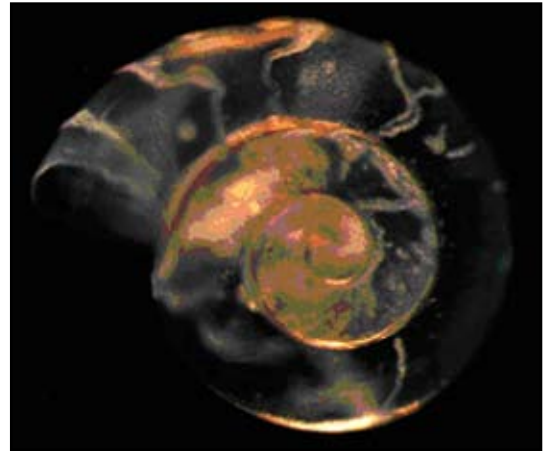
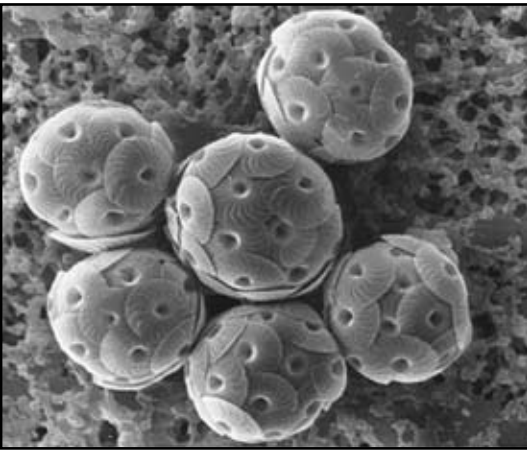
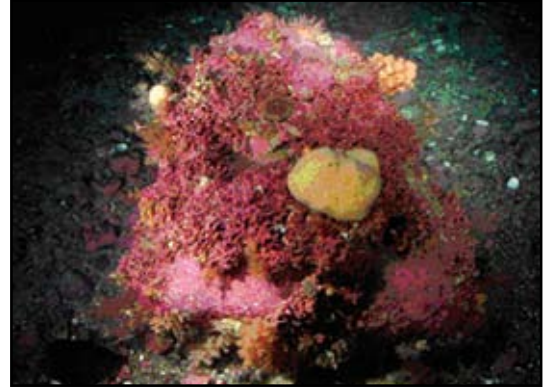


Abb. 3.11-1: Meeresorganismen mit nachgewiesener Sensitivität gegenüber Ozeanversauerung (von links oben nach rechts unten): Kaltwasserkoralle *Lophelia pertusa* (Foto: K. Hissmann), coralline Rotalge *Lithothamnion topiforme* (Foto: A. Form), Coccolithophoride *Calcidiscus leptoporus* (Foto: U. Riebesell), Flügelschnecke *Limacina helicina* (Foto: S. Lischka), Miesmuschel *Mytilus edulis* (Foto: F. Melzner), Megalopa-Larve der Seespinne *Hyas araneus* (Foto: M. Schiffer).

Echinodermen, einigen Mollusken und Crustaceen produziert wird. Bei unverminderten CO₂ Emissionen wird der Sättigungshorizont in einigen Meeresregionen, insbesondere in den hohen Breiten, vor Ende dieses Jahrhunderts bis zur Meeresoberfläche steigen. In einigen Bereichen des Arktischen Ozeans wird dies bereits innerhalb der nächsten 20 bis 30 Jahre eintreten. Insgesamt ist zu erwarten, dass sich die Versauerung des Meerwassers als nachteilig für die meisten Kalk bildenden Organismen erweist, mit der Folge einer Abnahme der Artenvielfalt und dem Verlust wichtiger und artenreicher Ökosysteme.

Photosynthese und Kohlenstofffixierung

In den Ozeanen wird die Photosynthese – die Bildung organischer Substanz mithilfe von Sonnenenergie – hauptsächlich von mikroskopisch kleinen Phytoplanktern geleistet, sowie in geringerem Maße von Makroalgen und Seegräsern. Das für die photosynthetische Kohlenstofffixierung verantwortliche Enzym Ribulose-1,5-bisphosphat-carboxylase/oxygenase (RubisCO) verwendet als Substrat das im Meerwasser in relativ geringen Konzentrationen vorhandene CO₂. Da RubisCO darüber hinaus eine vergleichsweise geringe Affinität zu CO₂ hat, erreicht es die Halbsättigung erst bei CO₂-Konzentrationen, die weit über denen im Meerwasser liegen. Um die niedrige Affinität von RubisCO zu überwinden, muss CO₂ daher am Ort der Fixierung konzentriert werden, ein energiezehrender Prozess. Da CO₂ leicht durch biologische Membranen hindurchdiffundiert und aus der Zelle entweicht, reduziert eine Zunahme der CO₂-Konzentration im Oberflächenwasser den CO₂-Verlust, was bei einigen Gruppen die Photosynthese fördert und zu einer Erhöhung der Primärproduktion führt.

Das Ausmaß, in welchem photosynthetisch aktive Organismen auf eine erhöhte CO₂-Konzentration reagieren, hängt im Wesentlichen vom Mechanismus der anorganischen Kohlenstoffaufnahme ab, sowie von der intrazellulären Assimilation. Marine Primärproduzenten umfassen phylogenetisch sehr unterschiedliche Gruppen, von den Prokaryonten bis hin zu den Angiospermen, die sich in hohem Maße in ihrem photosynthetischen Apparat und ihren Systemen zur Kohlenstoffanreicherung unterscheiden (GIORDANO et al. 2005). Arten mit effektiven Kohlenstoff-Konzentrierungsmechanismen profitieren weniger von steigenden CO₂-Konzentrationen als jene mit weniger effizienter Kohlenstoffaufnahme. Dies könnte dazu führen, dass sich infolge der Ozeanversauerung die Konkurrenzstärke der Arten verändert und Verschiebungen in der Artenzusammensetzung eintreten.

Stimulierende Effekte erhöhter CO₂-Konzentration auf Photosynthese und Kohlenstofffixierung wurden bei einer Vielzahl photosynthetisch aktiver Meeresorganismen festgestellt, einschließlich Seegras, einiger Makroalgen und zahlreicher Phytoplanktontaxa wie Diatomeen, Coccolithophoriden, Cyanobakterien und Dinoflagellaten. Eine erhöhte Photosyntheserate bedeutet allerdings nicht automatisch auch eine erhöhte Wachstumsrate; es scheint, dass einige Phytoplanktonarten einen beträchtlichen Anteil ihrer Assimilate als extrazelluläres organisches Material wieder abgeben (ENGEL 2002). Moderate Erhöhungen (10–30%) in der Produktivität als Reaktion auf erhöhtes pCO₂ wurden auch in natürlichen Phytoplanktongesellschaften und in Mesokosmosstudien beobachtet (RIEBESELL et al. 2007).

Nährstoff-Aufnahme und -Limitierung

In den meisten Regionen des Ozeans wird die Primärproduktion durch die Verfügbarkeit einiger Schlüsselnährstoffe, meist Stickstoff, Phosphor oder Eisen, limitiert. Ozeanversauerung kann die Verfügbarkeit von Nährstoffen auf drei Wegen ändern: i) durch Veränderung der chemischen Form der Nährstoffe im Wasser; ii) durch Veränderung der Aktivität von Enzymen, die Nährstoffe in eine verwertbare Form umwandeln; iii) durch Veränderung des Nährstoffbedarfs des Phytoplanktons.

Die Aufnahme von Nährstoffen hängt von der chemischen Form ab, in der sie im Wasser verfügbar sind. Dies gilt besonders für Spurenmetalle wie Zink, Kobalt, Nickel oder Eisen, die für verschiedene biochemische Prozesse innerhalb der Zellen essenziell sind. Diese Metalle können aufgenommen werden, wenn sie als freie Ionen oder an Chloride, Hydroxide, oder andere anorganische Verbindungen gebunden vorhanden sind. Es wird allerdings ein spezieller Aufnahme-Mechanismus benötigt, wenn sie in organischen Komplexen gebunden sind. Da ein Großteil der höchst bioaktiven Metalle in organischen Komplexen gebunden ist, und die Stärke einer solchen Bindung im Allgemeinen empfindlich gegenüber dem pH-Wert ist, kann die Ozeanversauerung die biologische Verfügbarkeit von Metallen beeinflussen (MILLERO et al. 2009) Die größte Bedeutung kommt dem Eisen zu, das in weiten Teilen des äquatorialen Pazifiks und des südlichen Ozeans das Phytoplanktonwachstum limitiert. Eine Stärkung der organischen Bindungen bei sinkendem pH-Wert könnte Eisen weniger bioverfügbar machen; jedoch könnte dieser Effekt durch andere Auswirkungen des pH-Werts auf den Eisen-Kreislauf im Oberflächenwasser wieder ausgeglichen werden.

Die Bioverfügbarkeit von Nährstoffen kann außerdem durch den Einfluss des pH-Werts auf biochemische Prozesse betroffen sein. In einigen Fällen nutzen Phytoplanktonorganismen Enzyme, um Nährstoffe umzuwandeln, die nicht in einer für sie verfügbaren Form vorhanden sind. Zum Beispiel kann organisch gebundener Phosphor durch das Enzym Phosphatase abgespalten und nutzbar gemacht werden. Die Aktivität des Enzyms nimmt mit sinkendem pH-Wert rasch ab (Xu et al. 2006). Da das Enzym außerhalb der Zelle operiert, reagiert es unmittelbar auf die Versauerung des externen Mediums. Für Organismen, die organischen Phosphor nutzen, wird in einem saurer werdenden Ozean die Verfügbarkeit von Phosphor dementsprechend abnehmen. Ähnliche Veränderungen wird es in der Bioverfügbarkeit von einigen organischen Stickstoffverbindungen wie Aminosäuren oder Aminen geben, die ebenfalls von einigen Phytoplanktonarten durch extrazelluläre enzymatische Prozesse für diese verfügbar gemacht werden.

Stickstofffixierung

Stickstofffixierung ist der Prozess, der atmosphärisches Stickstoffgas (N_2) in Ammonium (NH_4^+) umwandelt, eine Stickstoffform, die für Lebewesen leicht verwertbar ist. Die Stickstofffixierung, die nur von einigen spezialisierten Mikroorganismen ausgeführt werden kann, stellt einen bedeutenden Eintrag von »neuem« Stickstoff in marine Ökosysteme dar und spielt damit eine Schlüsselrolle bei der Steuerung der Primärproduktion in weiten Regionen der Weltmeere. Stickstofffixierung ist ein energetisch aufwändiger Prozess, der die Synthese eines komplexen, eisenreichen Enzyms erfordert. Veränderungen in der Verfügbarkeit von Eisen könnten folglich die Stickstofffixierung im Ozean verändern. Laborexperimente mit Stickstoff fixierenden Cyanobakterien haben einen erheblichen Anstieg der N_2 -Fixierungsrate bei erhöhten CO_2 -Konzentrationen gezeigt (KRANZ et al. 2010). Während sich diese Studien auf eine kleine Anzahl von Arten richteten, die leicht in Kultur zu halten sind, scheint es eine hohe Vielfalt an potentiellen N_2 -fixierenden Organismen zu geben, deren Empfindlichkeit gegenüber Ozeanversauerung unbekannt ist. Auch gibt es bisher noch keine Studien über natürliche Populationen. Im Hinblick auf diese Ungewissheiten ist es zurzeit noch nicht möglich, die globale Bedeutung einer möglichen CO_2 -Stimulierung der Stickstofffixierung zu beurteilen.

Interne pH-Kontrolle und andere metabolische Prozesse

Biologische Membranen sind im Allgemeinen hochpermeabel für gelöstes CO_2 . Ein Ansteigen der externen

CO_2 -Konzentration kann daher das interne Säure-Base-Gleichgewicht von Organismen stören und potentiell eine Reihe zellulärer Funktionen, wie die Proteinsynthese oder die Kalzifizierung, beeinflussen. Die meisten Organismen halten ihren internen pH-Wert auf niedrigerem Niveau als im umgebenden Meerwasser. Bakterien und viele einzellige Organismen haben oft optimale intrazelluläre pH-Werte, die ca. 0,4 Einheiten unter denen im Umgebungsmedium liegen. Vielzellige Organismen erhalten einen pH Gradienten aufrecht, der von den extrazellulären Flüssigkeiten (Blut, Körperflüssigkeiten) bis in die Zelle abnehmende pH-Werte aufweist. Die Stabilität der metabolischen Prozesse ist mit der Aufrechterhaltung sowohl dieses pH-Wert-Gradienten als auch des optimalen intrazellulären pH-Werts verknüpft. Die Fähigkeit, den internen pH-Wert zu puffern oder zu kontrollieren, variiert erheblich unter den Organismen. Bei allen Organismen wird der pH-Wert zum Teil durch die passive Pufferkapazität der internen Flüssigkeiten und die Regulierung durch verschiedene Ionenpumpen kontrolliert. Die Toleranz gegenüber Ozeanversauerung variiert somit außerordentlich zwischen den verschiedenen Gruppen und ist mit den Stoffwechselraten und den Transportkapazitäten für Sauerstoff und CO_2 verbunden. Gruppen mit hohen Stoffwechselraten, wie z.B. Säugetiere, Fische und einige Kopffüßler, scheinen gegenüber übersäuerten Bedingungen, wie sie natürlicherweise auch bei Schüben hoher physischer Aktivität auftreten, eher unempfindlich zu sein. Im Gegensatz dazu haben die meisten marinen Invertebraten weniger entwickelte Gasaustausch- und Säure-Base-Regulationskapazitäten, was zu ihrer niedrigen Toleranz gegenüber Ozeanversauerung beiträgt.

Akklimatisierung und Anpassung

Akklimatisierung ist der Prozess, der es den Organismen erlaubt, durch Regulation der Stoffwechselprozesse Veränderungen der Umweltbedingungen in einem gewissen Rahmen zu tolerieren. Ist die Akklimatisierung mit erhöhter Stoffwechsellistung verbunden, geschieht dies eventuell auf Kosten von Wachstum und Reproduktion. Während die Akklimatisation sich im Rahmen der durch das Erbgut gesetzten Grenzen bewegt, versteht man unter evolutionärer Anpassung die Veränderung des Erbguts kombiniert mit der Selektion besser angepasster Individuen. Dabei hängen die Anpassungsraten stark mit den Generationszeiten der Populationen zusammen, die von Tagen für viele mikrobielle und einzellige Organismen (z.B. >30.000 bis zum Jahr 2100), bis zu Dekaden (z.B. ~10 Generationen bis 2100) für einige langsam wachsende, langlebige Meerestiere reichen. Es ist bislang nicht bekannt,

welche Arten im Meer über die genetische Diversität bzw. eine ausreichende Populations-Umsatzrate verfügen, um sich an die Ozeanversauerung anpassen zu können. Verhaltensanpassung, um z.B. schwächere oder kleinere Skelette auszugleichen, ist bisher kaum untersucht worden. Paläontologische Datensätze weisen jedoch darauf hin, dass die meisten kalkbildenden Arten bei früheren Ozeanversauerungsereignissen ausgestorben sind. Dies lässt auf eine sehr begrenzte Anpassungsfähigkeit von Kalkbildnern gegenüber Ozeanversauerung schließen.

Entscheidende Informationslücken

Die gegenwärtigen Kenntnisse über die Empfindlichkeit mariner Organismen gegenüber Ozeanversauerung basieren fast vollständig auf Kurzzeitexperimenten und vernachlässigen somit die Möglichkeit evolutionärer Anpassung. Ein ebenfalls wichtiger Aspekt ist es, die Empfindlichkeit verschiedener Lebensstadien zu berücksichtigen. Auch ist derzeit wenig über die Auswirkungen multipler und interagierender Stressoren, wie die Meerereswärmung, verstärkte Schichtung, sowie Veränderungen in der Nährstoffverfügbarkeit bekannt. Darüber hinaus stellt sich die Frage der Übertragbarkeit von Ergebnissen an einzelnen Arten auf die Gemeinschafts- und Ökosystemebene, sowie die Verdrängung von empfindlichen Arten durch jene Arten, die Ozeanversauerung tolerieren. Erste Studien deuten auf eine besonders hohe Empfindlichkeit während der frühen Entwicklungsphasen bei einigen Gruppen hin.

Angesichts dieser Unsicherheiten über die biologischen Auswirkungen der Ozeanversauerung werden Kulturexperimente weiterhin eine große Rolle spielen, um unser Verständnis in dieser Thematik zu vertiefen. Jedoch können solche Studien nur bedingt auf natürliche Gemeinschaften im Ozean extrapoliert werden. Eines der wichtigsten Probleme ist die inhärente biologische Variabilität zwischen unterschiedlichen Arten oder sogar innerhalb verschiedener Formen derselben Art. Phylogenetische Analysen haben eine sehr hohe Mikro-Diversität gezeigt. Genomik, Transkriptomik, Proteomik und die Expression spezifischer Markergene für zentrale Lebensprozesse sind Erfolg versprechende Methoden, dieses Problem anzugehen. Diskrepanzen zwischen den Reaktionen einzelner Arten und denen ganzer Gemeinschaften können aus »ökologischer Pufferung« resultieren, wobei die Verdrängung und die Selektion von Arten zu funktionaler Stabilität und Widerstandskraft führen. Diese Prozesse sind bisher noch nicht im Zusammenhang mit der Ozeanversauerung untersucht, sind aber in terrestrischen Ökosystemen experimentell gut belegt (TILMAN & DOWNING, 1996). Ein besseres Verständnis von den biologischen Auswir-

kungen der Ozeanversauerung erfordert die Kombination vielfältiger Forschungsansätze sowie eine Disziplin übergreifende Kooperation. Hierbei werden Perturbationsexperimente an natürlichen Lebensgemeinschaften, Multigenerationsstudien, Untersuchungen zu Anpassungsmechanismen und Feldbeobachtungen in Gebieten mit natürlichen CO₂ Ausgasungen und starken pH Gradienten, sowie Studien zu den sozio-ökonomischen Auswirkungen der Ozeanversauerung eine zunehmend wichtige Rolle spielen. Eine effiziente Bearbeitung dieser Fragen erfordert eine enge Kooperation der verschiedenen Wissenschaftsbereiche und eine nationale und internationale Koordination der existierenden und sich neu formierenden Forschungsprogramme.

Literatur

- DONEY S. C., FABRY V. J., FEELY R. A. & KLEYPAS J. A. (2009): Ocean acidification: the other CO₂ problem. *Ann. Rev. Mar. Sci.* 1, 169-192.
- ENGEL A. (2002): Direct relationship between CO₂-uptake and transparent exopolymer particles production in natural phytoplankton. *J. Plankton Res.* 24, 49-53.
- FINE M. & TCHERNOW D. (2007): Scleractinian coral species survive and recover from decalcification. *Science* 315, 1811.
- GIORDANO M., BEARDALL J. & RAVEN J.A. (2005): CO₂ concentrating mechanisms in algae: mechanisms, environmental modulation, and evolution. *Ann. Rev. Plant Biol.* 56, 99-131.
- KRANZ S.A., EICHNER M. & ROST B. (2010): Interactions between CCM and N₂ fixation in *Trichodesmium*. *Photosynthesis Res.* DOI 10.1007/s11120-010-9611-3.
- MILLERO F.J., WOOSLEY R., DITROLIO B. & WATERS J. (2009): Effect of ocean acidification on the speciation of metals in seawater. *Oceanogr.* 22, 72-85.
- RIEBESELL U., SCHULZ K.G., BELLERBY R.G.J., BOTROS, M., FRITSCHÉ P., MEYERHÖFER M., NEILL C., NONDAL G., OSCHLIES A., WOHLERS J. & ZÖLLNER E. (2007): Enhanced biological carbon consumption in a high CO₂ ocean. *Nature* 450, 545-548.
- TILMAN D. & DOWNING J.A. (1996): Biodiversity and stability in grasslands. In: F.B. Samson & F.L. Knopf (eds.), *Ecosystem management: selected readings*. 3-7. Springer Verlag, New York.
- XU Y., WAHLUND L.T.M., FENG L., SHAKED Y. & MOREL F.M.M. (2006): A novel alkaline phosphatase in the coccolithophore *emiliania huxleyi* (prymnesiophyceae) and its regulation by phosphorus. *J. Phycol.* 42, 835-844.

Prof. Dr. Ulf Riebesell

Dr. Kai G. Schulz

Leibniz Institut für Meereswissenschaften

(IFM-GEOMAR)

Düsternbrooker Weg 20 - 24105 Kiel

uriebesell@ifm-geomar.de