

MEERESTIERE IM KLIMAWECHSEL

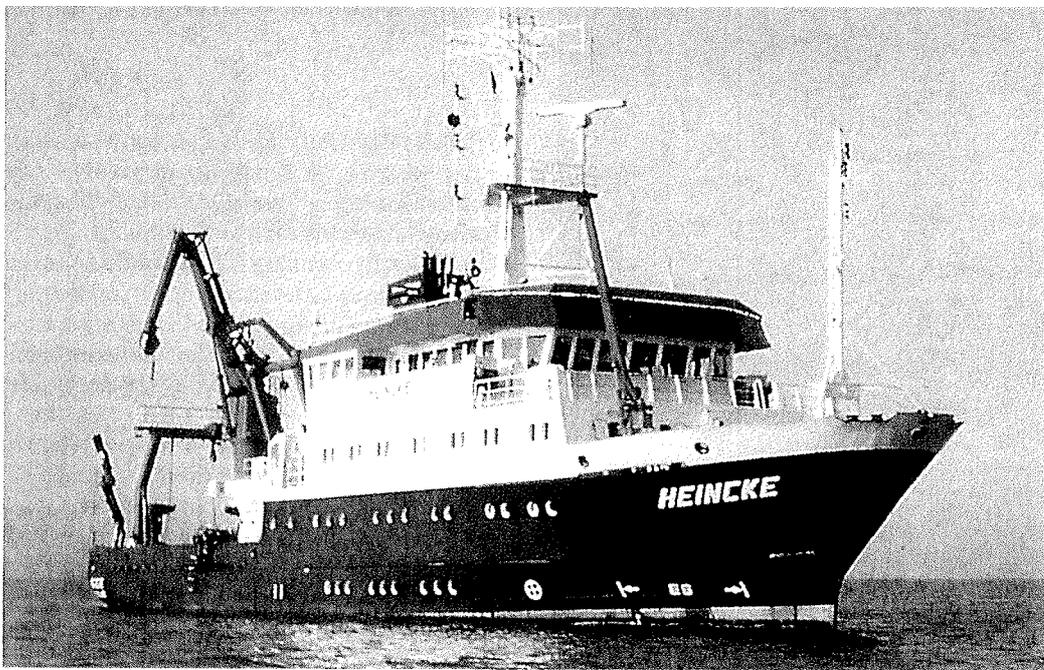
Ursachen von Abwanderung und Hitzetod

Meeresorganismen sind in ihrem Lebensraum ortstypischen Temperaturen ausgesetzt. In der Hochantarktis liegt die Wassertemperatur an der Oberfläche des Meeres zwischen minus 1,9 und einem Grad Celsius; sie verändert sich jahreszeitlich nur gering. In den gemäßigten Breiten schwanken die Werte dagegen über einen weiten Bereich zwischen minus 1,9 Grad in extremen Wintern und mehr als 20 Grad Celsius im Sommer. In den flachen Lagunen der Tropen treten schließlich hohe Temperaturen von über 40 Grad auf, und wo die Gezeiten Meeresboden freilegen, gehen die Extremwerte in allen Gebieten noch über die Werte der Wassertemperaturen hinaus. Mit zunehmender Tiefe nehmen die Temperaturschwankungen ab, auch an Orten sehr hoher Oberflächentemperaturen, bis in der Tiefsee ganzjährig stabile Temperaturen von plus zwei bis vier Grad erreicht werden.

In all diesen Meeresräumen leben wechselwarme Tiere, das heißt, ihre Körpertemperatur entspricht etwa der Temperatur des Wassers, in dem sie leben. Es gibt jedoch keine Art, die in sämtlichen Bereichen niedriger und hoher Temperaturen vorkommt. Obwohl einige mobile Arten wie Thunfische, Kalmare oder Haie weite Wanderungen unternehmen, ist auch unter diesen Tieren keine Art bekannt, die von den Polen bis zu den Tropen verbreitet wäre. Im Gegensatz dazu können manche Meeressäuger und Vögel – also Warmblüter: einige Wale, Seeschwalben – sehr wohl in allen geographischen Breiten leben oder sie zumindest durchwandern, zum Beispiel die Tropen auf dem Weg von der Antarktis bis in die Arktis. Ausdrücklich ausgenommen von

dieser Betrachtung seien hier Tiefseeorganismen, die von den Polen bis in die Tropen überwiegend in einem niedrigen Temperaturspektrum leben und denen, zum Beispiel den Riesenkalmaren, bei stabil niedrigen Temperaturen und hoher Mobilität eine globale Verbreitung möglich wäre. In vielen Fällen, so eben auch bei den Riesenkalmaren, wissen wir noch nicht, wie weit diese Arten tatsächlich verbreitet sind.

Auch unter Fischen und Wirbellosen gibt es Arten, die in weit auseinander liegenden geographischen Breiten existieren, andere kommen nur in eng umgrenzten Regionen vor. Generell stellt sich dem Biologen die Frage, welche Faktoren die geographische Verbreitung von Tieren bestimmen. Damit sind für jede Art spezifische Fragen verbunden: Wie und warum haben sie sich an ihren Lebensraum angepasst? Wie und warum haben sie sich ausschließlich auf diesen Lebensraum spezialisiert? Hier spielen die Meeresströmungen, die Wassertiefe, der Salzgehalt, das Nahrungsangebot und die Konkurrenz um die Nahrung sowie die (überwiegende) Lebensweise am Meeresboden, das heißt im Benthos, oder im freien Wasser, im Pelagial, eine wichtige Rolle, aber auch das Organisationsniveau oder der Bauplan der Tiere: ob es sich um einen Schwamm handelt, eine Seeanemone, einen Wurm, eine Schnecke, eine Muschel, einen Krebs, eine Garnele oder einen Fisch. Tiere sind als erwachsene Organismen entweder sesshaft oder bewegen sich mit extrem verschiedenen Methoden fort. Dabei erreichen sie einen mehr oder weniger großen Aktionsradius. Dies gilt auch für ihre Fortpflanzungsstadien (Eier oder Spermien) sowie die unterschiedlichen Lebensstadien (zum Beispiel Larven im Unterschied zu den Erwachsenen), wobei die Lebensweise von Larven und erwachsenen Tieren völlig verschieden sein kann. Entscheidend für die Verbreitung ist also auch, welche Strecken eine Art durch Wanderung oder Verdriften zurücklegt und ob Fortpflanzungs-, Larvenstadien oder erwachsene Tiere in der Lage sind, geographische Barrieren wie Tiefseegräben oder die zirkum-antarktische Meeresströmung, die die antarktischen Gewässer isoliert, zu überwinden.



Das Forschungsschiff HEINCKE, nach dem Gründungsdirektor der Biologischen Anstalt Helgoland Friedrich Heincke benannt, wird vor allem für biologische und hydrologische Expeditionen eingesetzt. Das geräuscharme Schiff mit weitgehend vibrationsfreien Arbeitsplätzen kann bis zu zwölf Wissenschaftler aufnehmen und hat einen Aktionsradius von 7500 Seemeilen. Foto: Archiv BAH

Spezialisierung auf ein Temperaturfenster

Ausschlaggebend für die großräumige Verbreitung von Meerestieren ist jedoch sehr wahrscheinlich das Temperaturregime eines Lebensraums und das Temperaturgefälle von den Tropen in die Polargebiete. Schon auf den ersten Blick liegt nahe, dass die weite Bewegungsfreiheit der Vögel und Meeressäuger in ihrer gleichbleibend hohen Körpertemperatur begründet ist. Bei großen Unterschieden zwischen der Wasser- und der Körpertemperatur müssen diese Tiere Maßnahmen ergreifen, um sich von der kalten Umgebung zu isolieren oder in einer heißen Umgebung Wärme abzuführen. Aber die meisten Meeresbewohner sind wechselwarme Tiere. Überraschenderweise ist über die Ursachen der temperaturabhängigen geographischen Verbreitung wechselwarmer Tiere noch wenig bekannt.

Offensichtlich ist aber, dass wechselwarme Arten nicht in der Lage sind, das gesamte Temperaturspektrum der Meere abzudecken. Sie müssen sich auf ein mehr oder weniger breites Temperaturfenster spezialisieren. Tiere der Antarktis leben in einem extrem engen Temperaturbereich, während Tiere in gemäßigten Breiten weite Temperaturschwankungen tolerieren können.

Der heutige Zustand ist dabei nur vorläufiger Endpunkt einer erdgeschichtlichen Entwicklung. Aus dem Urzustand eines mehr oder weniger gleichmäßig warmen marinen Lebensraumes ergab sich mit der Kontinentaldrift, der Entwicklung der Meeresströmungen und den globalen Klimaschwankungen schließlich die heute vorliegende Vielfalt der Klimazonen und damit auch der Temperaturgradient von den Tropen in die Polargebiete. Die Folge waren entsprechende Verschiebungen in den Lebensgemeinschaften. In einigen Lebensräumen verschwanden Tiergruppen mit den Änderungen der Temperatur. In anderen haben sich die Tiere über zum Teil lange geologische Zeiträume auf die jeweiligen Temperaturräume und Lebensweisen spezialisiert. Schließlich wurden aus Populationen einer Art neue, voneinander getrennte Arten, die sich untereinander nicht mehr fortpflanzen konnten (s. Beitrag Julian Gutt).

Die Antarktis hat sich während der letzten zwanzig Millionen Jahre der Erdgeschichte kontinuierlich abgekühlt. Die weitaus meisten Meerestiere und auch die am Boden lebenden Krebstiere waren nicht in der Lage, sich an die permanent niedrigen Temperaturen und die damit einher-



Entleeren des Grundschleppnetzes an Bord der HEINCKE.
Foto: T. Fischer

gehenden Lebensbedingungen, den ausgeprägten Wechsel zwischen lichtreichen Sommern und lichtarmen Wintern bei starker Vereisung, anzupassen. Damit nahm die Zahl der Fischfamilien drastisch ab. Unter den am Boden lebenden Krebsen verblieben nur einzelne Arten in einigen »Warmwasseroasen« mit Temperaturen über null Grad. Ansonsten wurde ihr Platz im Ökosystem von Flohkrebsen, Asseln und einigen Garnelenarten eingenommen. Manche dieser Tiere erreichen in den Polargebieten beeindruckende Körpergrößen. Das gleiche Phänomen findet man in der Arktis, wenn auch aufgrund der weniger einheitlichen Temperaturen weniger deutlich. In beiden Polarmeeren sind demnach bodenlebende Krebse dort nicht vorhanden, wo Wassertemperaturen am Gefrierpunkt vorliegen.

Die Spezialisierung auf ein bestimmtes Temperaturregime und die begrenzte Fähigkeit der Anpassung an sich ändernde Temperaturen führt also dazu, dass sich klimabedingte Temperaturverschiebungen stark auf die marinen Lebensgemeinschaften auswirken. Dies ist vor dem Hintergrund der Diskussion über die derzeit festzustellende globale Erwärmung eine ganz aktuelle Frage. In den Tropen sind in den letz-

ten Jahren Korallenriffe abgestorben, wohl deswegen, weil für die Korallentiere die Grenzen der Wärmetoleranz überschritten wurden. Aus Meeresgebieten wie der Nordsee sind aufgrund der globalen Erwärmung kälteliebende Arten in höhere Breiten abgewandert und wärmeliebende Arten haben ihren Platz eingenommen. Zunächst ist dies ein natürlicher Vorgang, denn Klimaschwankungen sind in der Erdgeschichte normal.

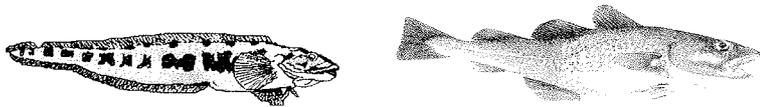
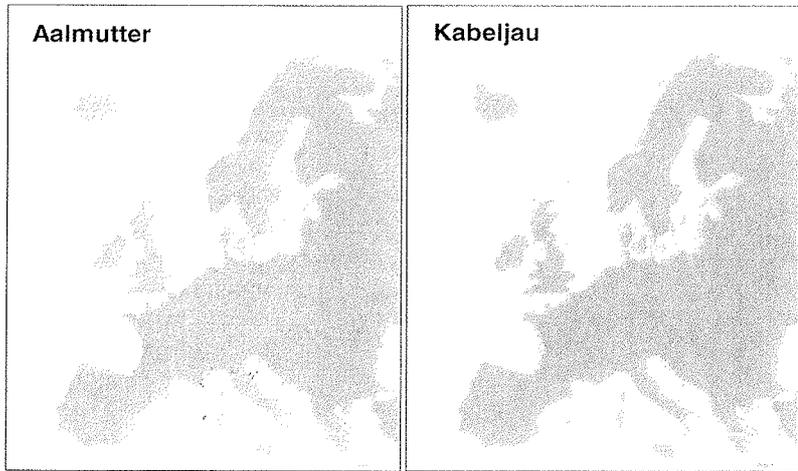
Auch der Mensch ist von solchem Wandel betroffen. Ändern sich, klimatisch bedingt, die Wassertemperaturen und damit die Lebensgrundlagen der Meerestiere, kann das einen Einfluss auf die Fischerei haben und zu sinkenden, an einigen Orten vielleicht auch zu steigenden Erträgen führen. Vor allem in Kanada und den USA wurde diese Frage in den letzten Jahren sowohl in der Politik als auch in der Wissenschaft lebhaft diskutiert. Der drastische Rückgang der Kabeljaubestände vor der nordamerikanischen Ostküste und der Lachsbestände vor der Westküste haben Politik und Wirtschaft alarmiert. Diese Einbrüche werden nicht nur durch Überfischung erklärt, sondern es wird auch ein Zusammenhang mit der globalen Erwärmung erwogen. Dabei kam es im Meeresgebiet um Neufundland auch zu einer geringen Abkühlung von etwa einem Grad, weil sich Wasserströmungen verschoben haben. Überlegt wird, ob die Abkühlung ein Grund dafür ist, dass die überfischten kanadischen Kabeljaubestände sich nicht oder nur sehr langsam erholen.

Auch für europäische Gewässer sieht man seit langem einen Zusammenhang zwischen der Wassertemperatur und der Veränderung von Fischbeständen. In Perioden mit milden Wintern und warmen Sommern wandern Arten wie Meeräschen oder Hornhechte, die sonst nur weiter südlich gefunden werden, in das Wattenmeer ein. Eher kälteliebende Arten wie der Kabeljau wandern in solchen Perioden zumindest zeitweise in die nördlicheren Regionen der Nordsee. Außerdem ist ihre Fortpflanzung bei zu starker Erwärmung beeinträchtigt. Standfische wie die Aalmutter verbleiben dagegen im Wattenmeer und sind dementsprechend be-

droht, wenn sie sich nicht in vollem Umfang anpassen können. Dies ist bei der Aalmutter offensichtlich der Fall, denn in heißen Sommern sterben vor allem die großen Individuen dieser Art. Klimabedingte Verschiebungen im Spektrum der Arten sind dann vorübergehend, wenn auf warme Perioden wieder kältere Sommer und Winter folgen. Es deutet sich hier aber bereits an, was uns erwartet, wenn sich die Wassertemperatur nachhaltig erhöht. In den beschriebenen Fällen sind die ursächlichen Zusammenhänge zwischen der Wassertemperatur und dem Rückgang, beziehungsweise dem vermehrten Auftreten von Arten bisher weitgehend unklar.

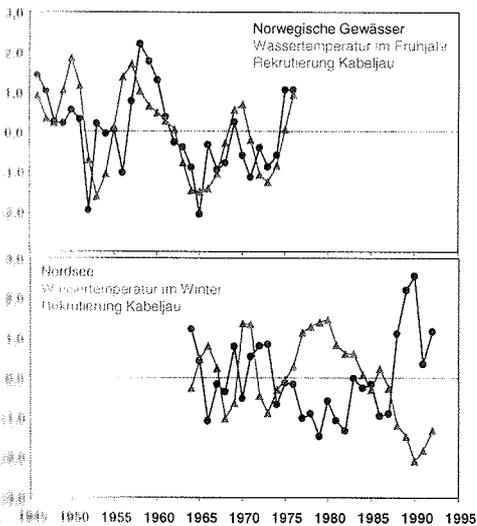
Um hier weiterzukommen, bedarf es der intensiven Zusammenarbeit von Ökologie und Physiologie. In der Ökologie gilt es zu ermitteln, wie sich die Lebensgrundlagen (zum Beispiel Verfügbarkeit von Nahrung) für eine Art, sowie ihre Produktivität (Vermehrung und Wachstum) im Lebensraum verändern. Außerdem ist die Frage zu klären, welche Lebensstadien vorrangig betroffen sind und wie weit eine temperaturabhängige Verschiebung von Verbreitungsgrenzen erfolgt.

Für den Kabeljau zeigt die mathematische Modellierung eine klare Beziehung zwischen klimatisch bedingten Temperaturschwankungen



und der Zahl der Nachkommen an der Kola-Halbinsel (Beringsee), in der Nordsee und in der Ostsee (siehe Abbildung). Vor der norwegischen Küste, in der Arktis, im Weißen Meer und der südlichen Nordsee wurden Kabeljau und Aalmuttern gefangen und vermessen. Diese Felddaten lieferten die Grundlage, um Wachstumsleistung und Fruchtbarkeit im Lebensraum zu ermitteln. Wachstumsraten ergeben sich aus Gewicht und Körperlänge der Fische im Vergleich zur Zahl der Wachstumsringe auf den Ohrknöchel (Otolithen). Die Anzahl der Eier in den Gonaden beim Kabeljau und die Zahl der

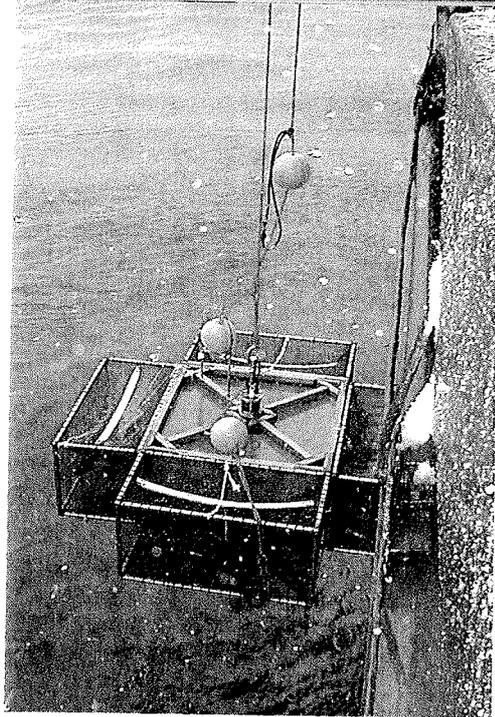
Verbreitungsgebiete von Aalmutter und Kabeljau. Die Aalmutter kann als so genannter Standfisch mit einem begrenzten Lebensraum im Flachwasser und im Wattmeer den Temperaturen vor Ort nicht ausweichen. Beim Kabeljau ist zu beobachten, dass er bei einer Erwärmung in die kälteren Regionen des Nordens abwandert.



Die Menge des Nachwuchses (Rekrutierung) beim Kabeljau hängt von den Wassertemperaturen ab. In der Darstellung ist der langjährige Durchschnitt der Rekrutierung auf Null gesetzt, Abweichungen nach unten und oben sind in einer logarithmischen Skala gezeigt.

In den arktischen Gewässern Norwegens (oben) verringert sich die Anzahl der Nachkommen, wenn das Wasser abkühlt; mit einer Erwärmung steigt sie an. Da der Nordsee-Kabeljau am oberen Ende des Temperaturfensters lebt, hat er Nachwuchsprobleme, wenn das Wasser

wärmer wird; deutlich in den Jahren 1989 – 1990 zu erkennen. Kühlt das Wasser der Nordsee ab (1975 – 1982), geht es ihm besser, und die Menge des Nachwuchses nimmt zu.



Larven bei der Aalmutter spiegeln die Fruchtbarkeit dieser Arten wider. Vergleichend dazu haben wir das Wachstum der Tiere im Labor bei verschiedenen Temperaturen untersucht, und zwar an Norwegischem Küstenkabeljau, Arktischem Kabeljau und an Kabeljau aus der südlichen Deutschen Bucht. Sowohl Feld- als auch Labordaten zeigten für Kabeljau- und Aalmutter-Populationen in kälteren Gewässern ein deutlich niedrigeres Wachstum als für die Populationen aus der südlichen Nordsee. Dabei ist die Wachstumsleistung im Lebensraum identisch mit der im Labor. Dies legt nahe, dass das Wachstum im Freiland nicht durch Nahrung begrenzt wird. Überraschenderweise ist bei allen untersuchten Kabeljaupopulationen trotz unterschiedlicher Temperaturen im Lebensraum die Wachstumsrate bei 10°C optimal. Die optimale Wachstumsrate nimmt jedoch bei Fischen aus

Unten: Lebende Meerestiere werden in einem speziell entwickelten Aquariencontainer auf POLARSTERN zu den Laboratorien in Deutschland transportiert. Der Biologe Boris Klein ist am AWI für die Halterung und den Tiertransport verantwortlich. Die Aquarien können in drei Etagen zwischen vertikalen Trägern eingehängt werden. Sie sind mit Deckeln verschlossen, damit sich der Inhalt der Becken bei stürmischer See nicht auf den Fußboden ergießt. Fotos: B. Sirenko



Ganz oben: Für Lebendfänge werden Reusen verwendet, die um einen Auftriebskörper angeordnet sind. Mit diesem Gerät wurden zum Beispiel Aalmuttern aus einer Tiefe von etwa 500 Metern für physiologische Untersuchungen gefangen.

Oben: Das Benthosnetz ist geleert und das Suchen beginnt. Welche Organismen kommen vor? In welcher Dichte? Gibt es Raritäten? Jeder Wissenschaftler sammelt das für seine Aufgabe notwendige Probenmaterial.



ichen Breiten ab, und zwar sowohl im als auch im Feld. Dies lässt stark auf einen ischen Unterschied zwischen den Popula- n schließen, der auch bei identischen bedingungen nicht überwunden werden

Es ist in der Literatur gut belegt, dass sich metische Austausch zwischen Kabeljaupon- onen schon dadurch in engen Grenzen dass jede Population andere Laichgebiete zugt.

die Fruchtbarkeit ist bei den Fischbestän- n Norden geringer als bei Fischen aus der - und Ostsee. Ein Aalmutter aus dem deut- Wattenmeer hat nach zwei Jahren 60 bis Jachkommen. Diese Fruchtbarkeit errei- Aalmuttern aus dem kälteren Weißen Meer n Alter von fünf bis sechs Jahren. Für den jau belegen Feld- und Labordaten, dass in älte weniger Energie für Wachstum und pflanzung zur Verfügung steht. Jedoch wird emperaturen über zehn Grad, wie sie im er in der Nordsee schnell erreicht werden, roduktivität der Tiere ebenfalls einge- kt. Optimale Wachstums- und Repro- onsbedingungen sind also nur in einem engen Fenster zwischen sechs und zehn Celsius zu finden. Zu starke Erwärmung demnach ein wichtiger Grund für den in tzten Jahren festgestellten Rückgang beim jaunachwuchs der Nordsee.

Befunde erklären aber noch nicht, warum abeljau auf dieses enge Temperaturfenster hsiert ist. Um solch eine ökologische Fra- antworten zu können, müssen physiologi- Untersuchungen einbezogen werden. Hier die Aufklärung von Mechanismen im grund, die das Toleranzfenster einer Art en bestimmten Temperaturbereich festle- Außerdem gilt es zu ermitteln, durch wel- chemischen Mechanismen Tiere sich an älte Temperaturen anpassen und wie die- Anpassungsprozess ausgelöst, aber auch cher begrenzt wird. Letztlich stellt sich die e, wodurch eine veränderte Produktivität werden kann und ob die Biochemie der eraturanpassung hierbei eine Rolle spielt. ie Prozesse ziehen so viel Energie ab, dass

weniger Energie für Wachstum und Fortpflan- zung zur Verfügung steht?

Grenzen der Kälteanpassung bei Fischen und Krebstieren

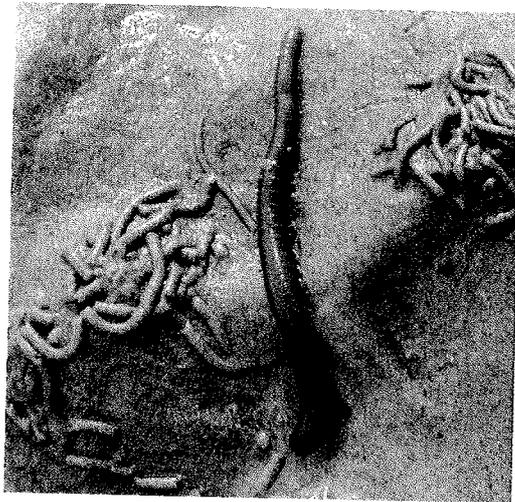
In der Evolution der Organismen kann das Leben in warmen Meeren als ursprünglich ange- sehen werden. Sich an die permanent niedrigen Temperaturen der Polargebiete anzupassen ist daher eine besondere Herausforderung, der offensichtlich nicht alle Tiergruppen gewachsen waren. Einigen Fischarten ist die Anpassung an niedrigste Wassertemperaturen der Antarktis und der Arktis gelungen, indem sie Gefrier- schutzproteine produzieren. Die Ausbildung der Fähigkeit, solch spezielle Eiweiße synthetisieren zu können, muss als ein Schlüsselereignis der Evolution betrachtet werden. Die Gefrier- schutzproteine wurden nur von wenigen Fisch- familien jeweils neu erfunden, und nur diese konnten in polaren Regionen überleben.

Der Gefrierpunkt der Körperflüssigkeiten von Fischen liegt wie bei fast allen Wirbeltieren bei etwa minus 0,9 Grad Celsius. In Polargebieten aber leben Fische bei Wassertemperaturen von bis zu minus 1,9 Grad. Für sie besteht also stän- dig die Gefahr, dass ihnen das Blut gefriert, und es bilden sich tatsächlich kleinste Eiskristalle in ihrem Körper. Die Gefrierschutzproteine lagern sich an die Eiskristalle an und behindern ihr weite- res Wachstum. Sie können aber die ständige Neuentstehung der Eiskristalle nicht verhindern, so dass die Komplexe aus Eis und Protein vom Organismus beseitigt werden müssen. Wie das geschieht, ist noch unklar.

Wirbellose Tiere aus dem Meer der Antarktis haben das Problem des Einfrierens nicht, weil die Salzkonzentrationen in ihren Körperflüssigkei- ten ebenso hoch sind wie im Meerwasser. Des- halb gefrieren auch ihre Körperflüssigkeiten erst bei weniger als minus 1,9 Grad Celsius. Trotz- dem hat sich zum Beispiel die Gruppe der am Boden lebenden Krebse nicht ausreichend an die niedrigen Wassertemperaturen anpassen können, wohingegen die Garnelen auch bei minus 1,9 Grad Celsius vertreten sind. Konkret stellt sich die Frage, warum zum Beispiel die

Kälteanpassung des Wattwurms (Pierwurm) *Arenicola marina* (Bild links). T_{cl} und T_{cl} geben die untere beziehungsweise obere kritische Temperatur an; der Bereich dazwischen ist das so genannte Temperaturfenster, in dem das Tier alle Aktivitäten uneingeschränkt ausüben kann. Jenseits der kritischen Temperaturen haben die Tiere zu wenig Sauerstoff zur Verfügung, um ihren Energiebedarf zu decken, so dass sie anaeroben Stoffwechsel zu Hilfe nehmen. Als charakteristisches Endprodukt der sauerstofffreien Energiegewinnung sammelt sich im Gewebe Acetat an (gemessen in Mikromol pro Gramm Frischgewicht). Die Zeichnung verdeutlicht den krassen Anstieg des Acetatniveaus beiderseits der optimalen Lebenstemperatur und wie sich das Temperaturfenster verschiebt: jahreszeitlich bei der Nordseepopulation vom Sommer zum Winter und geographisch zwischen Nordsee und dem Weißen Meer nördlich des Polarkreises.

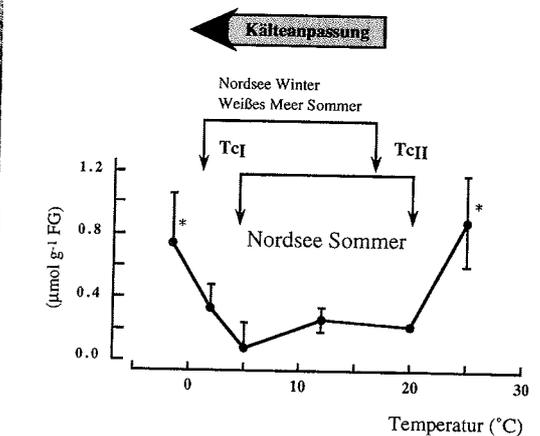
Foto: T. Fischer



Strandkrabbe in unserem Wattenmeer mit seinen schwankenden Temperaturen überleben kann, aber nicht in der Antarktis oder Arktis bei konstant niedrigen Temperaturen.

Auf der Suche nach der Ursache konzentrierten wir uns auf das Magnesium, einen Mineralstoff, der im Meer in hohen Konzentrationen vorliegt. Alle Energie übertragenden biochemischen Reaktionen sind von der Anwesenheit des Magnesiums abhängig. Außerdem dämpft Magnesium in hoher Dosierung die Aktivität des Nervensystems bis hin zur Betäubung. Magnesium entspannt die Muskulatur und führt letztlich zur muskulären Inaktivität. Interessanterweise hat sich in den letzten Jahren immer mehr die Erkenntnis durchgesetzt, dass der in industrialisierten Regionen lebende Mensch unter Magnesiummangel leidet. Es gibt inzwischen etliche pharmazeutische Präparate, die diesen Mangel ausgleichen sollen, und es wird sogar darüber nachgedacht, Magnesium ebenso wie Fluor dem Trinkwasser zuzusetzen. Dieses Problem haben Meerestiere nicht: Im Meer liegt Magnesium eher in zu hoher Konzentration vor und dringt ständig in den Organismus ein.

Um dem Magnesiumüberschuss zu entgehen, scheiden die lebhafteren Meerestiere, zum Beispiel Fische und die höher entwickelten Krebse und Garnelen, aber auch Asseln und Flohkreb-



se, das überflüssige Magnesium wieder aus. Bei Krebsen und Garnelen ist das Aktivitätsniveau der einzelnen Arten sogar eng mit der Fähigkeit zur aktiven Magnesiumregulation verknüpft: Je höher die Konzentration in der Blutflüssigkeit, desto niedriger ist die Bewegungsaktivität der Tiere. Es verwundert daher nicht, dass die schwimmenden Garnelen ebenso wie die aktiven Flohkrebse und Asseln die Magnesiumkonzentration in ihrer Blutflüssigkeit deutlich unter der des umgebenden Meerwassers halten, während die weniger aktiven, am Boden lebenden Krebse höhere Magnesiumgehalte in ihrem Körper tolerieren. Dies wird aber bei niedrigen Temperaturen zum Problem, da der Einstrom des Magnesiums weitgehend unvermindert erfolgt, während die aktive Ausscheidung als biochemische Reaktion in der Kälte stark gedrosselt ist. Hinzu kommt, dass die Magnesiumwirkung unterhalb einer Temperatur von zwei bis drei Grad drastisch zunimmt.

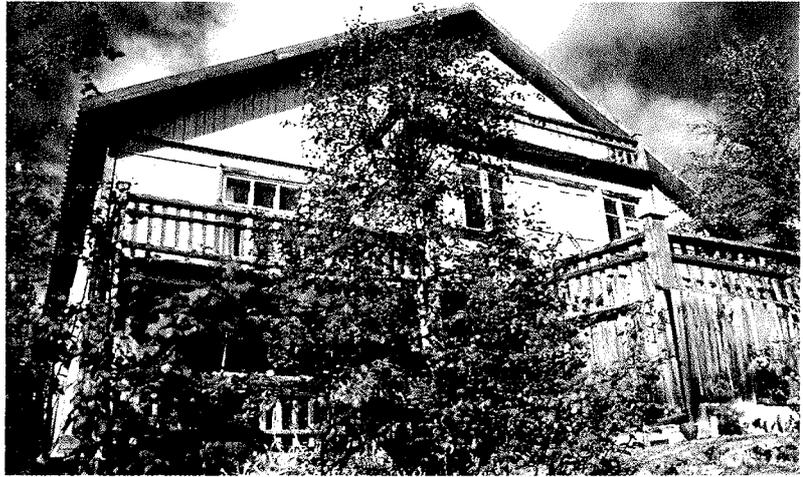
Unsere Beobachtungen zeigen, dass das Aktivitätsniveau der am Boden lebenden Krebse durch die Magnesiumkonzentration beeinflusst werden kann. Sobald wir in Laborversuchen das Magnesium reduzierten, steigerte sich die spontane Aktivität der Tiere, einhergehend mit einem Anstieg der Herzfrequenz und des Sauerstoffverbrauchs sowie einer besseren Durchblu-

tung der Gewebe. Diese Steigerung wird vielfach erst unterhalb von zwei bis drei Grad sichtbar. Bei reduzierten Magnesiumgehalten behielten die Tiere auch unter den niedrigen, in Polar-meeren vorherrschenden Temperaturen ihre Aktivität. Die mangelnde Fähigkeit zur Magnesiumregulation scheint also ein wichtiger Grund dafür zu sein, dass die gesamte Gruppe der am Boden lebenden Krebse sich nicht an polare Temperaturen anpassen konnte.

Die Beispiele belegen, wie die Unfähigkeit, Gefrierschutzproteine zu bilden, beziehungsweise eine unzureichende Magnesiumregulation der Kälteanpassung spezifische Grenzen setzt, die einzelne Tiergruppen im Verlauf der Evolution nicht überwinden konnten. Andere Grenzen sind denkbar, aber noch nicht bekannt. Diese eher gruppenspezifischen Anpassungsgrenzen zeigen jedoch noch nicht, worin der eigentliche Hauptprozess der Temperaturanpassung besteht, der für alle Tiere gleichermaßen zu bewältigen sein sollte. Sie erklären auch noch nicht, warum Tiere sich auf ein bestimmtes Temperaturfenster spezialisieren und wie diese Spezialisierung erfolgt.

Nutzen und Kosten der Spezialisierung auf ein Temperaturfenster

Die Konzentration auf ein bestimmtes Temperaturregime kann auch bei den Warmblütern der Meere zu finden sein. In den Polargebieten liegt dies zum Teil sicherlich daran, dass die Tiere sich auf die Nahrungssuche auf und unter dem Eis spezialisiert haben. Hier müssen sich Warmblüter jedoch gegen die extreme Kälte schützen. Sie erreichen dies durch eine gute Isolierung des Körperkerns von der Außentemperatur. Einige Pinguine zum Beispiel überwintern in der Antarktis und schützen sich gegen die niedrigen Lufttemperaturen mit Hilfe einer dicken Fettschicht in Kombination mit einem dichten, luftgefüllten Federkleid. Da sie deutlich kleiner sind als Meeressäuger, muss die Isolierung besonders gut sein, denn die Gefahr des Auskühlens ist bei kleinen Organismen viel höher. Die für Polargebiete optimale Isolierung wäre einem erfolgreichen Überleben in wärmeren Zonen abträg-



lich, sie würde dort zur Überhitzung des Körpers führen. Als Preis für die erfolgreiche Anpassung an extreme Kälte mag diese Spezialisierung einer von mehreren Gründen sein, warum die Pinguine die Kaltwassergebiete der südlichen Halbkugel nicht verlassen.

Die obligatorische Spezialisierung auf ein bestimmtes, mehr oder weniger breites Temperaturfenster charakterisiert auch die wechselwarmen Meerestiere. Auch hier wäre der Preis für das optimierte Leben in einem Temperaturbereich das Unvermögen, bei anderen Temperaturen zu überleben. So haben sich die polaren Tiere an niedrigste Temperaturen angepasst, sie stoßen aber bereits bei Temperaturen über vier bis sechs Grad an ihre Lebensgrenzen. Schauen wir dagegen an unsere Küste, in das flache Wasser des Wattenmeeres, so finden wir hier Fischarten, die sowohl im Winter bei niedrigen Temperaturen als auch im Sommer leben, wenn das Wasser der flachen Priele durchaus Temperaturen von über 23 Grad erreichen kann. Diese Tiere können sich zwar im Winter nicht fortpflanzen, sie besitzen aber im Vergleich zu ihren Verwandten in der Antarktis oder auch der Tiefsee die Fähigkeit, ihr Toleranzfenster deutlich zu verschieben oder zu erweitern.

Schon diese Betrachtung legt nahe, dass die oberen und unteren Grenzen der Toleranzfenster unterschiedlich weit voneinander entfernt sein

Die Außenstelle des Zoologischen Instituts St. Petersburg bei Chupa, an der Westküste des Weißen Meeres, war einer der Stützpunkte, die es den Biologen ermöglichten, die Lebensbedingungen der Tiere in kalten arktischen Gewässern zu untersuchen.

Foto: F. Mark

können. Ändern sich die Temperaturen, werden die Toleranzgrenzen verschoben, wobei die obere und untere kritische Grenze sich zugleich nach oben oder unten verschieben. Dies erfolgt auf unterschiedlichen Zeitskalen bei der jahreszeitlichen und bei der von der geographischen Breite abhängigen Temperaturanpassung. Letztere ist in evolutiven Zeiträumen erfolgt, und es ist wahrscheinlich, dass zum Beispiel antarktische Tiere die Fähigkeit zu einer kurzfristigen Temperaturanpassung verloren haben. Könnten wir in diesem Zusammenhang einen Prozess identifizieren, der sowohl die untere als auch die obere Toleranzgrenze beeinflusst und verändert, so handelte es sich voraussichtlich um einen Schlüsselprozess der Temperaturanpassung.

Sauerstoffmangel kennzeichnet die Grenzen der Temperaturtoleranz

In den letzten Jahren haben wir auch auf diese Frage erste Antworten gefunden; wir glauben damit dem grundlegenden Verständnis näher gekommen zu sein, wie sich Klimaänderungen auf die geographische Verbreitung von Tieren auswirken. Darauf aufbauend erklären diese Mechanismen möglicherweise auch Veränderungen innerhalb der Energiehaushalte, mit Folgen für die temperaturbedingte Veränderung von Wachstum und Vermehrung. Letztere sind die ökologischen Schlüsselprozesse, welche den Erfolg einer Art im Lebensraum mitbestimmen. Den weitaus meisten physiologischen Vorgängen liegen biochemische Reaktionen zugrunde, bei denen zum Beispiel Nahrungsenergie in Muskelaktivität umgesetzt oder Nahrung in Speichersubstanzen wie Fette umgewandelt wird. Auch die beschriebene Magnesiumausscheidung ist ein biochemischer Vorgang. Als physikalischer Prozess ist in der Physiologie die Diffusion von hoher Bedeutung: Eine Substanz bewegt sich spontan von Orten hoher zu Orten niedriger Konzentration – bis die Konzentration ausgeglichen ist. Durch Diffusion erfolgt das Eindringen von Magnesium in den Organismus. Sie ist auch der entscheidende Prozess für die Aufnahme von Sauerstoff. Das Heranbringen des Sauerstoffs an das Atemorgan – Lun-

ge oder Kieme – und die Verteilung im Organismus durch das Blut wird zudem durch Atemmuskulatur und Herzaktivität unterstützt, also durch biochemisch erzeugte Muskelkraft.

Biochemische Reaktionen sind in höherem Maße temperaturabhängig als physikalische Vorgänge. Generell wird eine biochemische Reaktion in der Kälte in stärkerem Maße gedrosselt, in der Wärme in stärkerem Maße gesteigert als ein physikalischer Prozess. Schon deshalb wachsen viele Tierarten in der Kälte der Polargebiete viel langsamer und produzieren viel weniger Nachwuchs pro Jahr als vergleichbare Arten in Gebieten mit einem wärmeren Klima. Umgekehrt benötigen Tiere in warmen Gewässern mehr Sauerstoff als solche in der Kälte. Damit ist die Bedeutung der Temperatur aber noch nicht völlig verstanden. Die Frage ist, inwieweit Tiere diese Temperatureffekte ausgleichen und dementsprechend ihren biochemischen Apparat der Lebensraumtemperatur anpassen.

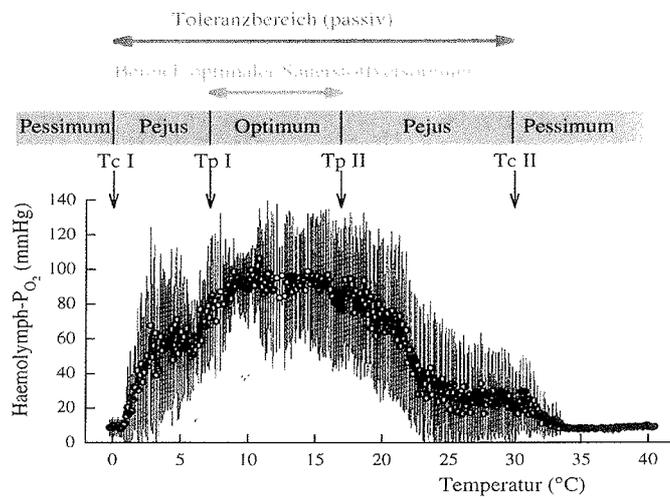
Bei allen untersuchten Tieren aus verschiedenen Gruppen (Würmer, Krebse, Muscheln, Tintenfische, Fische) konnten wir feststellen, dass sie sowohl an der niedrigen als auch an der hohen Toleranzgrenze an Sauerstoffknappheit litten, und dies, obwohl im Wasser genügend Sauerstoff vorlag! Es darf als eine entscheidende Einsicht in die Mechanismen, die im Sinne eines allgemein gültigen Prinzips die Temperaturtoleranz wasserlebender Tiere begrenzen, festgehalten werden, dass der Sauerstoffmangel die physiologische Temperaturgrenze für eine Art bestimmt. Sie wird als deren kritische Temperatur bezeichnet. An diesem Punkt gewinnen die Tiere zusätzliche Energie aus Stoffwechselwegen, die zwar keinen Sauerstoff benötigen, dafür aber nur sehr wenig Energie liefern. Aufgrund der geringen Energieausbeute ist die Nutzung dieses Stoffwechsels zeitlich begrenzt. Auch aus dieser Sicht scheint also die Versorgung mit Sauerstoff eine zentrale Rolle für die Temperaturtoleranz zu spielen.

Wir haben deshalb die Sauerstoffaufnahme über die Kiemen, den Sauerstofftransport durch das Herz-Kreislaufsystem und die Sauerstoffverbrennung in den Geweben untersucht. Die Sau-

erstoffspannung im Blut zeigt an, wie gut die Versorgung des Organismus mit Sauerstoff durch Atmung, Ventilation und Diffusion ist. Sie gibt den Anteil des gelösten, ungebundenen Sauerstoffs an. Eine hohe Sauerstoffspannung im Blut gewährleistet bei niedriger Spannung im Gewebe eine hohe Diffusionsrate in die Zellen und damit eine gute Versorgung. Um dies zu messen, haben wir in Seespinnen und Kabeljau kleine Sensoren implantiert. Die Puls- und Atemraten wurden bei der Seespinne kontinuierlich mit einem Infrarotsensor aufgezeichnet, der dem Tier auf den Panzer geklebt wurde. Die Ergebnisse belegen, dass die Temperatur einen großen Einfluss auf die Sauerstoffversorgung der Gewebe hat, bedingt durch die beschriebene starke Temperaturabhängigkeit von Atmung und Blutkreislauf. Bei niedrigen Temperaturen kamen beide Prozesse praktisch zum Erliegen. Bei hohen Temperaturen wurden hohe Atem- und Pulsraten erreicht, die nicht mehr gesteigert werden konnten. Die Sauerstoffspannung in der Blutflüssigkeit der Seespinne war in einem Temperaturfenster zwischen 8 und 18 Grad am höchsten und nahm auf beiden Seiten dieses Bereiches allmählich ab. Bei Abkühlung ging dies mit nachlassender Herz- und Atemaktivität einher. Bei Erwärmung spiegelte sich hier der steigende Sauerstoffbedarf wider: Atmung und Kreislauf waren zunehmend nicht mehr in der Lage, die Sauerstoffspannung auf einem hohen Niveau zu stabilisieren; damit nahm die Sauerstoffversorgung der Gewebe ab, bis schließlich jenseits der oberen kritischen Temperatur kein Sauerstoff mehr nachweisbar war.

Diesem Befund entspricht auch ein Anstieg des Sauerstoffverbrauches mit der Temperatur, wie er bei Aalmuttern aus der Antarktis und der Nordsee festgestellt wurde. Bemerkenswert ist, dass dieser Anstieg bei antarktischen Arten schneller erfolgte. Dementsprechend war bei den antarktischen Tieren die Schwelle, bei der eine Anhäufung von Bernsteinsäure in der Leber das zunehmende Sauerstoffdefizit anzeigt, schon um 8 Grad Celsius, bei den Nordsee-Aalmuttern dagegen erst bei 22 Grad erreicht.

Sauerstofflimitierung scheint also das gesuchte



einheitliche Prinzip zu sein, das die Grenzen der Temperaturtoleranz sowohl in der Kälte als auch in der Wärme erklären kann. Die kritischen Temperaturen, bei denen kein Sauerstoff mehr im Gewebe nachweisbar ist, sind, abhängig vom Breitengrad, zwischen den Arten und Populationen verschieden; sie stehen eindeutig in Beziehung zur geographischen Verbreitung. Einige Arten verschieben das Toleranzfenster mit den jahreszeitlich vorherrschenden Temperaturen. Die Leistung von Atmung und Kreislauf spielt eine bedeutende, wenn nicht die entscheidende Rolle beim Einstellen auf eine bestimmte Temperaturtoleranz. Dabei erinnert die Abhängigkeit der Sauerstoffspannung von der Temperatur sehr an die Merkmale des »Toleranzgesetzes«, das V. E. Shelford bereits 1913 und 1931 entwickelt hat, das aber bisher noch nicht durch physiologische Merkmale belegt werden konnte.

Die Sauerstoffspannung und damit die Sauerstoffverfügbarkeit war bei den Seespinnen in einem Temperaturbereich zwischen 8 und 18 Grad optimal. In diesem Bereich ist auch die Fähigkeit des Tieres am größten, seine Aktivität zu steigern und mehr Sauerstoff zu verbrauchen. Bei niedrigeren und höheren Temperaturen lässt diese Fähigkeit nach, angezeigt durch fortschreitend abnehmende Werte der Sauerstoffspannung. Schließlich werden jenseits der kritischen

Die Grafik zeigt am Beispiel einer Seespinne, dass der Sauerstoffgehalt in der Blutflüssigkeit (Haemolymph) für die Temperatur-Toleranz der Tiere entscheidend ist. Die kritischen Temperaturen (TcI und TcII) stellen extreme Temperaturgrenzen dar, die das Tier gerade noch aushält, um passiv zu existieren. Der Temperaturbereich des Lebensraumes ist dagegen durch eine optimale Sauerstoffversorgung gekennzeichnet. Die Sauerstoffspannung (Partialdruck P in Millimeter Quecksilbersäule) beginnt schon jenseits dieses Optimalbereiches zu sinken, so dass die Aktivität des Tieres lange vor Erreichen der kritischen Temperatur eingeschränkt wird. Dieser Grenzwert wird als Pejus-Temperatur (TpI und TpII) bezeichnet, lateinisch »schlechter werdend«. Im Pessimum stirbt das Tier nach kurzer Zeit.

Temperaturen die Pessimum-Bereiche erreicht, und das Überleben wird zu einer Frage der Zeit. Bei der Kälteanpassung muss die kritische Temperatur nach unten verschoben werden, um ausreichende Energiereserven zu bewahren. Dabei spielen die Mitochondrien eine entscheidende Rolle. Sie sind die Kraftwerke jeder Zelle, die unter Sauerstoffverbrauch Nahrung verbrennen und Energie für die zellulären Arbeiten zur Verfügung stellen. In der Kälte finden sich bei Fischen und Wirbellosen häufig erhöhte Anzahlen von Mitochondrien in den verschiedenen Geweben. Unsere Hypothese ist, dass die Kapazität der Mitochondrien zur Energieproduktion an der unteren kritischen Temperatur unzureichend werden kann und zu einem Versagen der Atmungs- und Kreislaufsysteme führt. Diesem Versagen wirkt die Vermehrung der Mitochondrien entgegen.

Aber was in der Kälte positiv ist, kann sich in der Wärme nachteilig auswirken. Mit der Anzahl der Mitochondrien erhöht sich der Sauerstoffbedarf des Gewebes auch im Ruhezustand, weil Mitochondrien auch »im Leerlauf«, wenn keine Arbeit anliegt, Sauerstoff verbrauchen. Mehr als die Hälfte des Ruheumsatzes eines Gewebes kann auf den mitochondrialen Leerlauf zurückgeführt werden. Wenn schließlich die Kapazitäten der Atmung und des Kreislaufs nicht mehr ausreichen, diesen Sauerstoffbedarf zu decken, leiden die Tiere auch bei hohen Temperaturen unter Sauerstoffmangel. Hinzu kommt, dass den Zellen bei hohen Mitochondrienzahlen weniger Raum für die kontraktilen Muskelproteine bleibt. Zwar kann das Herz größer werden, um dies auszugleichen – tatsächlich ist das bei antarktischen Fischen der Fall –, doch ist auch dieser Prozess begrenzt, und netto nimmt die Kraftentwicklung ab. Dies mag dazu beitragen, dass bei polaren Tieren das Temperaturfenster so eng ist. Die Schwellenwerte sowie die Breite des Toleranzfensters werden also durch die Mitochondriendichte und ihre Kapazität zum Sauerstoffumsatz und zur Energieproduktion, aber auch durch ihren Sauerstoffbedarf im Leerlauf festgelegt.

Im Lichte dieser Überlegungen erhält auch die

unzureichende Magnesiumregulation bei den am Boden lebenden Krebsen der Polargebiete eine neue Bedeutung. Hohe Magnesiumwerte in der Kälte behindern offensichtlich Atmung und Kreislauf dabei, eine genügende Versorgung mit Sauerstoff aufrechtzuerhalten. Diese Schwelle kann durch die Anreicherung von Mitochondrien nicht überwunden werden.

Energiehaushalt und Konsequenzen einer Klimaerwärmung

Auch Tiere müssen mit der verfügbaren Energie haushalten, das heißt, die Energiemengen für die wichtigen physiologischen Arbeiten und schließlich Wachstum und Fortpflanzung sind begrenzt. Der Kabeljau aus hohen Breitengraden wächst auch bei gleichen Temperaturen langsamer als beispielsweise die Nordsee-Population (siehe Seite 64). Dies zeigt eine für das Wachstum ungünstige Veränderung des Energiehaushalts an. Selbst die Fruchtbarkeit ist bei nördlichen Kabeljau- und Aalmutterpopulationen erniedrigt. Natürlich kann Nahrungsenergie nur dann auf Wachstum und Reproduktion verteilt werden, wenn der Energiebedarf für die Erhaltung des Organismus gedeckt ist, einschließlich der Kosten für Schwimmen und Nahrungsaufnahme. Damit stellt sich die Frage, welche energieverbrauchenden Vorgänge in der Kälte so erhöht sind, dass weniger Energie für Wachstum und Reproduktion verfügbar bleibt.

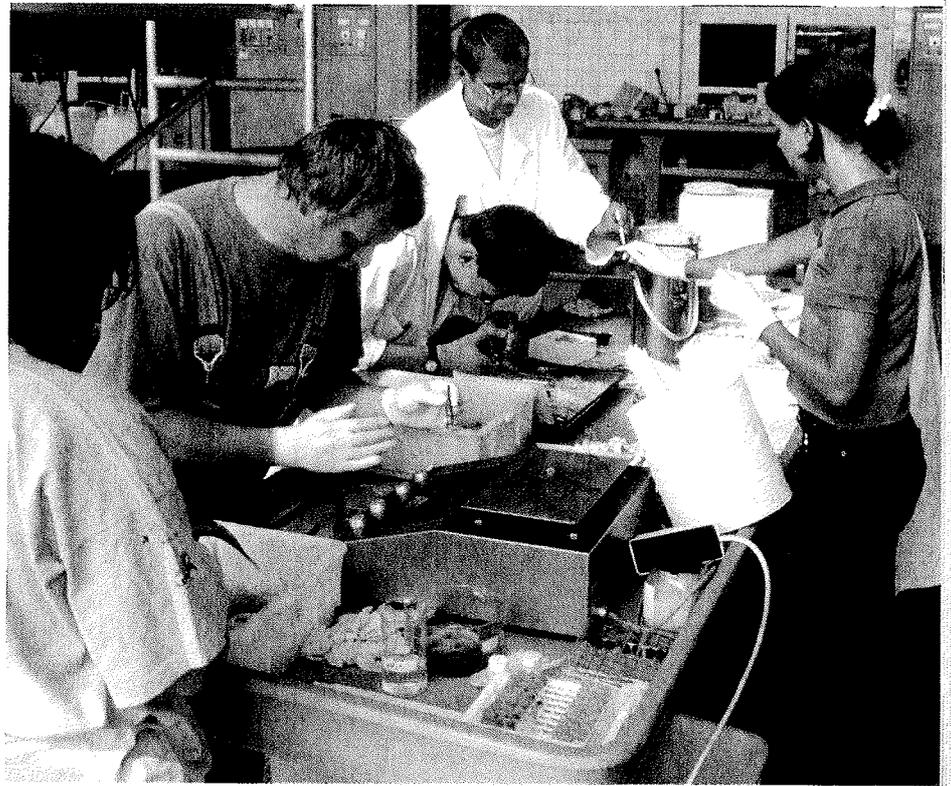
Ist eine Tierart der Notwendigkeit ausgeliefert, sich der Kälte anzupassen, das heißt, bei gleichbleibend breitem Toleranzfenster die obere und untere Toleranzgrenze herabzusetzen, muss sie die Mitochondriendichte und folglich die Leistung des Sauerstoffverbrauchenden Stoffwechsels erhöhen. Gleichzeitig steigen die Kosten für die Erhaltung der Mitochondrien. Dies spiegelt sich häufig auch in ansteigenden Raten des Sauerstoffverbrauchs während des Winters wider. Ein kältebedingter Anstieg der Stoffwechselrate könnte vermieden oder gemildert werden, wenn 1. die Leerlaufkosten der Mitochondrien gedrosselt werden oder wenn 2. nach Bezahlung der Grundkosten weniger Energie für andere Prozesse bereitgestellt wird. Die zweite Option scheint

für Tiere in gemäßigten Breiten zu gelten. Hier finden Wachstum und Fortpflanzung ausschließlich im Sommer statt. Antarktische Tiere dagegen wachsen und pflanzen sich bei niedrigen Temperaturen fort. Sie haben wohl die erste Option gewählt und die Leerlaufkosten gedrosselt. Der Preis, den sie dafür zahlen: Sie erreichen nicht mehr die Stoffwechselraten von Tieren aus gemäßigten Breiten und den Tropen. Die Konsequenz wäre auch ein enges Toleranzfenster.

Kabeljau und Aalmutter aus nördlichen Breiten haben wahrscheinlich einen Mittelweg eingeschlagen. Niedrige Temperaturen während des gesamten Jahres könnten aufgrund höherer Kosten der Kälteanpassung zu einer Verminderung der Wachstumsleistung und Fruchtbarkeit geführt haben.

Zusammengefasst, scheinen folgende Kompromisse in den Kosten und Nutzen bei der Einstellung der thermischen Toleranzgrenzen beteiligt zu sein: Kälteanpassung einer Population führt zu einer höheren Mitochondriendichte und somit zu erhöhten mitochondrialen Erhaltungskosten bei konstant breitem Toleranzfenster. Selbst innerhalb einer Art können solche Unterschiede zwischen den Populationen genetisch festgelegt sein. Dies würde nicht nur art-spezifische oder sogar populationsspezifische Unterschiede in der Temperaturempfindlichkeit erklären, sondern auch Unterschiede in Wachstumsleistung und Fruchtbarkeit.

Für den atlantischen Kabeljau und die Aalmutter wird die globale Erwärmung zu einer Verschiebung der Populationen nach Norden und zu ihrem Aussterben in der Nordsee und im Wattenmeer führen. Wenn die Wassertemperaturen ansteigen, werden diese Arten in nördlicheren Breiten zunehmende Wachstumsleistungen und Fruchtbarkeit zeigen. Abnehmende



Mitochondriendichten sollten dazu führen, dass die Produktivität über das Maß zunimmt, welches aus dem Effekt der Erwärmung allein zu erwarten wäre. Sollten jedoch die arktischen Wassertemperaturen unverändert niedrig bleiben, dann wird die begrenzte Wachstumsleistung und Fruchtbarkeit im Norden die eingeschränkte geographische Verbreitung nicht ausgleichen. Schon dadurch wäre die fischereiliche Nutzung stark eingeschränkt.

*Hans-Otto Pörtner, Rainer Knust,
Franz-Josef Sartoris*

*Nach Abschluss der Wachstumsexperimente mit Kabeljau in der Biologischen Anstalt Helgoland werden nicht nur Körpergewicht und Länge festgestellt, es werden auch innere Organe vermessen und Gewebeproben für biochemische Untersuchungen entnommen. Rainer Knust (links) präpariert Gehörknöchelchen der Fische, an denen das Alter bestimmt werden kann. Im weißen Kittel Franz-Josef Sartoris, der sich auf temperaturphysiologische Untersuchungen spezialisiert hat.
Foto: T. Fischer*