

2. Auswirkung des Klimawandels auf aquatische und terrestrische Ökosysteme

2.1 Klimawandel und PlanktonMIRCO SCHARFE, ALEXANDRA KRABERG,
KAREN H. WILTSHIRE & MAARTEN BOERSMA

Klimawandel und Plankton: Ein besseres Verständnis der Auswirkungen des Klimawandels auf die marinen Ökosysteme ist für den Menschen sowohl aus ökologischer wie auch ökonomischer Sicht von herausragender Bedeutung. Die Reaktion von Phyto- und Zooplanktern auf klimatische Veränderungen spielt aufgrund ihrer Funktion als Primär- und Sekundärproduzenten im marinen Nahrungsnetz eine zentrale Rolle in diesem Prozess. Die Erwärmung der oberflächennahen Schichten in Ozeanen und Randmeeren hat ökologische Veränderungen in Form von Verschiebungen in den biogeographischen und zeitlichen Verteilungsmustern von planktischen Organismen zur Folge. Indirekte Temperatureffekte können u.a. aus einer verstärkten Stratifizierung, welche den vertikalen Austausch von Nährstoffen und damit ihre Verfügbarkeit für das Phytoplankton in der euphotischen Zone reduziert, resultieren. Unterschiede in der phänologischen Reaktion von Phyto- und Zooplanktern hinsichtlich gestiegener Wassertemperaturen können zur innerjährlichen Entkopplung funktionaler Verbindungen zwischen beiden Gruppen führen, mit Folgen auch für die Nahrungsverfügbarkeit und -qualität von Fischen. Der Anstieg der atmosphärischen Kohlendioxid-Konzentration (CO_2) führt zu einer Versauerung der Meere und dadurch zu Veränderungen der chemischen Zusammensetzung des Meerwassers. Eine Abnahme des pH-Wertes hat u.a. potentiell negative Implikationen für kalkifizierende, planktische Organismen. Klimatische Effekte auf marine Ökosysteme können sich lokal und regional unterschiedlich manifestieren und, etwa in Küstenregionen, durch anthropogene Einflüsse (z.B. Nährstoffeinträge) überlagert werden. Biologisch-physikalische gekoppelte Modelle können einen Beitrag liefern, die Auswirkungen klimatischer Änderungen auf marine Ökosysteme besser zu verstehen und potentielle, zukünftige Entwicklungen abzuschätzen.

Climate change and plankton: From an ecologic and economic perspective a better understanding of the effects of climate change on marine ecosystems is of fundamental importance for humankind. Planktonic organisms play a key role in this process through their function as primary and secondary producers in marine ecosystems. Warming of the near surface layers in oceans and adjacent seas has led to ecological changes in terms of shifts in the geographical and temporal distribution patterns of many planktonic organisms. Indirect warming effects can result from a more stable stratification of the water column by a reduction of the vertical exchange, which affects the nutrient availability of the phytoplankton in the euphotic zone. Variations in the phenological response of different phytoplankton and zooplankton species to changing water temperatures could lead to a de-coupling of functional relationships between both groups. Such effects can propagate to higher trophic levels (e.g. fish) by changing the temporal availability and quality of their food. Rising atmospheric carbon dioxide (CO_2) concentration causes ocean acidification and shifts in seawater carbonate chemistry. Lowering of pH has, amongst others, potentially adverse effects on calcifying, shell-forming planktonic organisms. The manifestation of climate effects in marine ecosystems can vary on a local and regional scale and can be masked, for example, in coastal regions by the impact of additional factors e.g. anthropogenic nutrient inputs. Analysing marine ecosystem responses to global climate change using biological-physical coupled models is a challenging task which can provide valuable insights into future ecological changes in oceans and adjacent seas.

Die Ozeane und angrenzende Meere repräsentieren den größten Lebensraum der Erde. Sie beherbergen eine Vielzahl unterschiedlicher Ökosysteme mit einer hohen Anzahl verschiedenster Organismen. Marine Systeme spielen im Klimasystem eine bedeutende Rolle und ihre ökosystemaren Funktionen sind von fundamentaler Bedeutung für weltweite Stoffkreisläufe. Die Produktivität der Ozeane und insbesondere der Küstenmeere ist für die Nahrungsversorgung der Menschen von zentraler Bedeutung. Phytoplankter bilden als Primärproduzenten die Basis des Nahrungsnetzes in marinen Ökosystemen und sind durch vielfältige Prozesse mit Vertretern darauf aufbauender, trophischer

Ebenen wie dem Zooplankton (tierisches Plankton) und Fischen verknüpft. Natürliche und anthropogen-induzierte klimatische Variationen modifizieren die physikalischen und chemischen Umweltbedingungen der Meere. Den wachsenden Erkenntnissen über den Einfluss des Klimawandels auf marine Ökosysteme trägt auch der neue Zustandsbericht des Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC) verstärkt Rechnung (IPCC 2014). Dieser Beitrag gibt einen Überblick über die Auswirkungen klimatischer Veränderungen auf marine Systeme und die komplexen Reaktionen des marinen Planktons.

Klimatische Variabilität und Effekte auf marine Ökosysteme

Klimaänderungen und klimatische Variabilität können auf natürliche interne Prozesse oder Veränderungen in, natürlichen oder anthropogenen, externen Prozessen zurückzuführen sein. Der Einfluss des Menschen wurde in der Erwärmung der Atmosphäre und Ozeane, in Veränderungen des globalen Wasserhaushalts, im Rückgang von Schnee und Eis, im Anstieg des globalen, mittleren Meeresspiegels sowie in Veränderungen einiger klimatischer Extreme nachgewiesen (IPCC 2013). Die global gemittelte (Land und Ozean) Oberflächentemperatur weist eine Erwärmung von 0.85 °C im Zeitraum 1880–2012 auf (IPCC 2013). Es gilt als äußerst wahrscheinlich, dass mehr als die Hälfte der beobachteten Erwärmung zwischen 1951–2010 durch eine anthropogen bedingte Zunahme der Konzentrationen an Treibhausgasen und weiterer, anthropogener Einflüsse verursacht worden ist (IPCC 2013).

Im Nordatlantik zeichnen sich (natürliche) klimatische Schwankungen auf dekadischen und multi-dekadischen Zeitskalen ab (HURRELL & DESER 2010). Die Variabilität von Atmosphäre und Ozean im nordatlantisch-europäischen Raum, und damit die Langzeitveränderungen der (hydro-) klimatischen Bedingungen in der Nordsee, werden entscheidend durch die Nordatlantische Oszillation (NAO) geprägt (HURRELL & DICKSON 2005). Die NAO repräsentiert eine alternierende Umverteilung atmosphärischer Luftmassen zwischen der Arktis und dem subtropischen Atlantik. Sie ist besonders im Winter ausgeprägt und steuert in diesem Zeitraum große Veränderungen der Oberflächentemperatur sowie des Niederschlags in der Nördlichen Hemisphäre (HURRELL & DICKSON 2005). Die Übertragung der NAO Variabilität in die angrenzende Nordsee erfolgt in erster Linie durch die Atmosphäre und zu einem geringeren Teil durch den Austausch von Wassermassen mit dem Atlantik (SÜNDERMANN & POHLMANN 2011). Lokal und regional können sich klimatische Effekte unterschiedlich manifestieren, wie sich in den unterschiedlichen Langzeitveränderungen oberflächennaher Temperaturen in Atlantik und Nordsee widerspiegelt (HUGHES et al. 2009). Es gibt Hinweise darauf, dass sich auch die flachen Meere des nordwest-europäischen Schelfs in den letzten Jahrzehnten erwärmt haben (BESZCZYNSKA-MÖLLER & DYE 2013). Diese Region repräsentiert einen der »hot spots« globaler Erwärmung, resultierend aus einer Kombination von regionalskaligen Prozessen und der Erwärmung auf globaler Ebene (HOLT et al. 2012). Die Deutsche Bucht in der südlichen Nordsee weist hierbei eine der stärksten Temperaturanstiege auf, mit saisonal unterschiedlich ausgeprägten zeitlichen Änderungen in der Wassertemperatur (Abb. 2.1-1).

Die derzeit verfügbaren Informationen deuten darauf hin, dass das Klima die Temperatur, chemische Eigenschaften, Zirkulation, Stratifizierung oberflächennaher Wasserschichten, Nährstoffversorgung und Sonneneinstrahlung (Lichtverfügbarkeit) in den Ozeanen und Meeren steuert (IPCC 2014). Klimatische Effekte auf marine Ökosysteme wirken durch Variation lokaler Wetterparameter wie z.B. Temperatur und Wind (OTTERSEN et al. 2005). Aufgrund ihrer pelagischen Lebensweise, ihrer Lebenszyklen sowie ihrer kurzen Reaktionszeiten auf Umweltveränderungen eignen sich planktische Organismen besonders gut für die Analyse klimainduzierter Veränderungen.

Klimatische Effekte wirken sich durch verschiedene direkte und indirekte Effekte und auf verschiedenen Zeit- und Raumskalen auf marine Organismen aus. Variationen der Temperatur wirken direkt auf die Physiologie mariner Organismen und erzeugen eine große Bandbreite an Reaktionen, da sich die Organismen hinsichtlich ihrer Sensitivität gegenüber Temperaturveränderungen sowie physiologischer und funktionaler Grenzen unterscheiden (PÖRTNER 2002, PÖRTNER & FARREL 2008). Zusammensetzung und Größenstruktur des Phytoplanktons werden durch die Klimaerwärmung beeinflusst (WINDER & SOMMER 2012). Die regional und saisonal unterschiedlich ausgeprägte Erwärmung resultiert, in Kombination mit art-spezifischen Reaktionen hinsichtlich Häufigkeit (Abundanz) und zeitlichem Auftreten (Phänologie), in einer räumlich heterogenen Reaktion des Planktons.

Indirekte Temperatureffekte auf das Plankton resultieren aus einer Modifizierung der physikalischen Umwelt. Wahrscheinlich ist, dass eine weitere Erwärmung der oberflächennahen Bereiche der Ozeane zu einer verstärkten Ausprägung der thermisch bedingten Schichtung im Tiefenbereich 0–200 m führen wird (IPCC 2013). Weiterhin gilt es als sehr wahrscheinlich, dass, seit den 1950er Jahren, Regionen hohen Salzgehaltes, in denen die Verdunstung überwiegt (z.B. Atlantik), salzhaltiger geworden sind und Regionen geringeren Salzgehaltes, in denen der Niederschlag überwiegt (z.B. Pazifik), süßer geworden sind (IPCC 2013). Hieraus resultieren regional unterschiedliche Trends auch hinsichtlich der Ausprägung von Schichtungen. Im Pazifik fällt die Reduzierung der oberflächennahen Dichte stärker aus, da die Vorgänge der Versüßung und Erwärmung jeweils eine Abnahme bewirken, während im Atlantik die Trends von Temperatur und Salzgehalt diesbezüglich gegenteilige Effekte haben (IPCC 2013). Eine verstärkte und saisonal ausgedehnte Stratifizierung (HOLT et al. 2010) wird, insbesondere auch im Nordatlantik (CAPOTONDI et al. 2012), zu einer Reduzierung der durchmischten Zone und des für das Phytoplankton

essentiellen vertikalen Nährstofftransports führen (DONEY 2010). Insbesondere in küstennahen Gebieten können temperaturgetriebene Veränderungen im Plankton durch den Prozess der Eutrophierung, d.h. der lokalen Anreicherung anthropogen eingetragener Nährstoffe, überprägt sein. Mit dem Prozess der Eutrophierung ist auch das Auftreten sogenannter »dead zones«, d.h. Bereichen hoher Sauerstoffzehrung mit toxischen Auswirkungen z.B. auf Fische, verknüpft (DÍAZ & ROSENBERG 2008). Seit den 1960er Jahren hat die Ausweitung solcher Zonen stark zugenommen, insbesondere in der Nördlichen Hemisphäre (DÍAZ & ROSENBERG 2008). Es ist wahrscheinlich, dass die Ausbreitung und Häufigkeit von »dead zones« in Folge der Erwärmung weiter zunehmen wird, insbesondere in den Küstenregionen (IPCC 2014).

Temperaturveränderungen interagieren mit dem Prozess der Versauerung der Meere (DONEY et al. 2009). Seit vorindustriellen Zeiten haben die Konzentrationen an Kohlendioxid (CO_2) um 40% zugenommen, primär aufgrund der Emissionen durch die Verbrennung fossiler Brennstoffe. Etwa 30% des anthropogen emittierten Kohlendioxids haben die Ozeane aufgenommen, was eine Versauerung verursacht (IPCC 2013). Mit hoher Wahrscheinlichkeit werden weiter ansteigende CO_2 -Konzentrationen, etwa durch Veränderungen einzelner Komponenten des Karbonatsystems in zunehmenden Maße die marine Flora und Fauna

beeinflussen (IPCC 2014). Die Versauerung kann verschiedene Funktionen mariner Organismen (z.B. die Kalzifizierung) beeinträchtigen. Calcit-bildende Coccolithophoriden mit dem kosmopolitisch auftretenden Vertreter *Emiliana huxleyi* bilden eine der Hauptgruppen marinen Planktons und spielen eine bedeutende Rolle in den weltweiten biogeochemischen Kreisläufen (HAYS et al. 2005). Coccolithophoriden weisen variable, art-spezifische Reaktionen auf die Ozeanversauerung unter verschiedenen CO_2 -Szenarien auf (LANGER et al. 2006, IGLESIAS-RODRIGUEZ et al. 2008). Das Potential mariner Organismen zur Anpassung an steigende CO_2 Konzentrationen und möglicher, weiterer Konsequenzen für marine Ökosysteme ist jedoch noch wenig erforscht (IPCC 2014). Ein wachsendes Problem in Küstenregionen weltweit ist das Auftreten schädlicher Algenblüten, welches durch Faktoren wie Erwärmung, Eutrophierung und verstärkter Schichtung stimuliert werden kann (IPCC 2014). Viele toxin-produzierende Phytoplankton-Arten reagieren außerdem sensitiv auf Veränderungen im Karbonatsystem, so dass eine zunehmende Versauerung der Meere zu einem Anstieg der Toxizität verschiedener Arten beitragen kann (HALLEGRAEFF 2010, FU et al. 2012).

Die geografische Verteilung des Zooplanktons und ihrer Reproduktionsstadien reflektiert, neben der Temperatur, Veränderungen in den Meeresströmungen, da die meisten Arten während ihres gesamten Le-

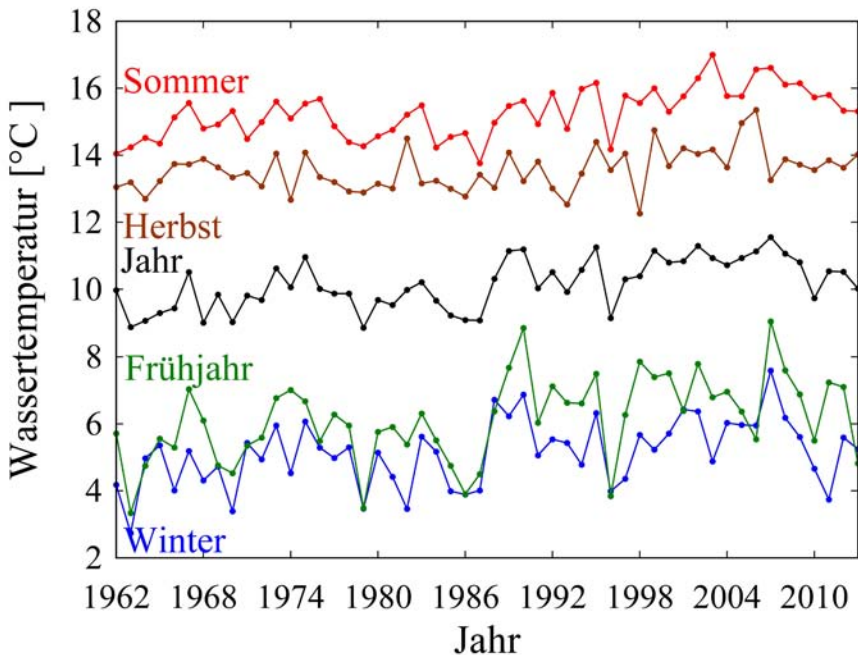


Abb. 2.1-1: Saisonale (meteorologische Jahreszeiten) und jährliche Mittelwerte der oberflächennahen Wassertemperatur in Helgoland Reede (Deutsche Bucht) im Zeitraum 1962–2013.

benszyklus in der Wassersäule schweben (RICHARDSON 2008, BEAUGRAND 2009). Mit diesen Prozessen eng verknüpft ist die strömungsbasierte Ausbreitung invasiver (gebietsfremder) Planktonarten in neue Regionen (OLENINA et al. 2010). Veränderungen in den Ausbreitungsgebieten einzelner Arten sowie asynchrone Reaktionen von Phytoplankton- und Zooplanktonarten auf Änderungen in den Umgebungsbedingungen können zu lokalen Veränderungen in der Plankton-Zusammensetzung und gekoppelten Nahrungsbeziehungen führen (HAYS et al. 2005, MACKAS et al. 2012). Strömungen bewirken zusammen mit dem Windstress den Prozess des vertikalen Transports von kalten, nährstoffreichen Wassermassen (»Upwelling«) in die euphotische Zone. Natürliche klimatische Schwankungen, wie die El Niño-Südliche Oszillation (ENSO), steuern die Variabilität und Zusammensetzung des Phytoplanktons im äquatorialen Pazifik (ROUSSEAU & GREGG 2012). Die ENSO beeinflusst maßgeblich das äquatoriale Auftriebssystem und verursacht z.B. an der Westküste Südamerikas große Umwälzungen im marinen Ökosystem (ALHEIT & NIQUEN 2004). Einzelne oder episodische hydrodynamische Ereignisse, wie z.B. starke Pulse von Einträgen atlantischen Wassers, resultierten in Veränderungen des Phyto- und Zooplanktons der Nordsee (EDWARDS et al. 2001). Variationen in den Strömungsbedingungen können zu alternierenden Auswirkungen von nährstoffreicheren und trüberen Küstenwässern auf küstenfernere Gebiete führen und etwa lokale Beziehungen zwischen Plankton und Unterwasser-Lichtklima beeinflussen (WILTSHIRE et al. 2010, SCHARFE 2013).

Die klimatischen Bedingungen steuern simultan verschiedene Einflussgrößen. Die Bedeutung einzelner Einflussgrößen kann für verschiedene Planktongruppen- und Arten saisonal und räumlich variieren. Anthropogene Faktoren wie Nährstoffeinträge und Fischerei können (natürliche und/oder anthropogen induzierte) klimatische Einflüsse auf marine Ökosysteme überprägen, sie dämpfen oder auch verstärken (ÖSTERBLUM et al. 2007, CHEUNG et al. 2013). Eine Detektion oder Quantifizierung des Anteils des Einflusses anthropogen-induzierter Klimaänderungen auf das Plankton oder einzelne Arten ist auch aufgrund dieser komplexen Interaktionen nicht oder nur sehr eingeschränkt möglich (PARMESAN et al. 2011). Anthropogene Antriebe des Klimas können zudem nur auf großen räumlichen Skalen und langen Zeitskalen detektiert werden, während (marine) Organismen das lokale Klima »erfahren« (PARMESAN et al. 2011).

Neben Ökosystemmodellen, Feld- und Laborexperimenten und Satellitendaten liefern Langzeitbeobachtungen einen wichtigen Beitrag zur Analyse der

Beziehung zwischen Plankton und klimatischen Veränderungen. Im Bereich der Nordsee existieren verschiedene pelagische Beobachtungsreihen. Aufgrund der hohen Variabilität in den meteorologischen und hydrodynamischen Antriebsparametern erfordert die Analyse von Fluktuationen in marinen Ökosystemen die Betrachtung möglichst langer Zeiträume. Nur wenige Plankton-Zeitreihen weltweit decken Zeiträume von mehr als 50 Jahren ab. Hierzu gehören u.a. die Helgoland Reede Zeitreihe (WILTSHIRE et al. 2008) in der Deutschen Bucht, der CPR Datensatz (Continuous Plankton Recorder, BATTEN et al. 2003) für die Nordsee und den Nordatlantik oder das CalCOFI Programm (California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations) im Kalifornienstrom (nördlicher Pazifik) (BROGARD et al. 2003).

Veränderungen im Plankton

Die vorstehende Übersicht demonstrierte die Vielfalt an Wirkungspfaden klimatischer Effekte auf das marine Plankton. Die nachfolgenden Ausführungen fokussieren sich exemplarisch auf die Aspekte der raum-zeitlichen Variationen marinen Planktons sowie ökologischer Implikationen mit einem regionalen Schwerpunkt auf das Gebiet der Nordsee und den Nordatlantik.

Phytoplankton

Die Phytoplanktonblüte im Frühjahr repräsentiert eines der wichtigsten saisonalen Muster in pelagischen Nahrungsnetzen, da sie nach dem Winterzeitraum einen bedeutsamen Energietransfer für die nächsthöheren, trophischen Ebenen (Zooplankton, Fische) darstellt (TOWNSEND et al. 1994). Die Zusammensetzung des Phytoplanktons während der Frühjahrsblüte kann durch einige wenige Arten dominiert sein (LEWANDOWSKA & SOMMER 2010). Die klimatischen Bedingungen beeinflussen die Quantität und Zusammensetzung der überwinterten Plankton-Gemeinschaften und stellen das Inokulum für die Entwicklung im Frühjahr (WILTSHIRE et al. 2008, GAEDKE et al. 2010).

Eine deutliche Zunahme der Wassertemperatur, wie in der südlichen Nordsee beobachtet (vgl. Abb. 2.1-1), führt jedoch nicht zwangsläufig zu einer Veränderung im Zeitpunkt der Frühjahrsblüte. Die Kieselalgen oder Diatomeen (Klasse Bacillariophyta) und Dinoflagellaten (Klasse Dinophyta) repräsentieren die dominantesten Gruppen im marinen Plankton. Trotz der Erwärmung blieb das Timing der Frühjahrsblüte (dominiert durch Diatomeen) z.B. im Helgoland Gebiet in den letzten Dekaden annähernd konstant, bei einer gleichzeitig hohen zwischen-jährlichen Variabilität (WILTSHIRE & MANLY 2004). Verstärkter Fraß durch Zunahmen im überwinterten Zooplankton während warmen Win-

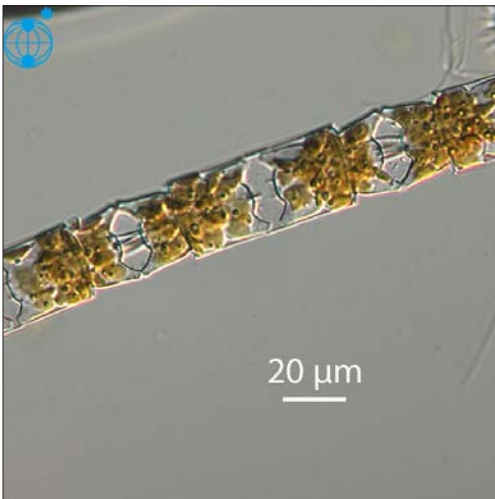


Abb.2.1-2: Die Diatomeen *Guinardia delicatula* (oben), *Thalassionema nitzschioides* (Mitte) und *Odontella aurita* (unten) (Fotos: A. Kraberg, <http://planktonnet.awi.de>).

tern führt im folgenden Frühjahr zu einer Verzögerung im Auftreten der Blüte. Dies scheint nicht nur durch die höhere Dichte an Kopepoden (Ruderfußkrebsen, Zooplankton), sondern auch durch ihre temperaturbedingte erhöhte Fraß-Rate und ihr früheres Auftreten im Frühjahr bedingt zu sein (WILTSHIRE et al. 2008).

Der wenig ausgeprägte Zusammenhang zwischen saisonaler Temperatur und Diatomeen- bzw. Phytoplankton-Blüten im Frühjahr zeigt sich auch in der zentralen Nordsee (EDWARDS & RICHARDSON 2004) und im Nordatlantik (POLOCZANSKA et al. 2013). Temperatur, Nährstoffverfügbarkeit, Durchmischung der Wassersäule und Sonneneinstrahlung beeinflussen den Zeitpunkt der Frühjahrsblüte und reflektieren damit, zusammen mit dem Einfluss des Zooplanktons, eine Kombination von »bottom up« und »top-down« Prozessen (WILTSHIRE et al. 2008). Klimagesteuerte Variationen von Einflussgrößen der Frühjahrsblüte wie die Kopplung von Temperatur und Lichtverfügbarkeit durch beginnende Schichtung können lokal unterschiedlich ausgeprägt sein (SHARPLES et al. 2006). In der flachen, durchmischten Deutschen Bucht etwa ist der Faktor Schichtung als Treiber des Zeitpunkts der Frühjahrsblüte zu vernachlässigen (GAEDKE et al. 2010).

Die interannuelle Variabilität der Diatomeen-Gemeinschaft im Helgoland Gebiet weist hinsichtlich der Gesamtabundanz keinen engen Zusammenhang zu Veränderungen der Wassertemperatur auf (SCHLÜTER et al. 2008, SCHARFE 2013). Dies ist zum einen auf saisonale Unterschiede in den Korrelationen zwischen Gesamtabundanz und Wassertemperatur (höchste Korrelation im Sommer), zum anderen auf die Diversität in den Lebensstrategien und Umweltpräferenzen der einzelnen Diatomeen zurückzuführen. Einzelne Diatomeen wie z.B. *Guinardia delicatula*, *Thalassionema nitzschioides* und *Odontella aurita* (Abb. 2.1-2) weisen verschiedene Temperaturbereiche für optimales Wachstum auf (SCHWADERER 2006). Solche Unterschiede manifestieren sich in unterschiedlichen Langzeitentwicklungen einzelner Arten. Auch Diatomeen mit ähnlichen Temperaturpräferenzen, wie die Kaltwasserformen *Odontella aurita* und *Paralia sulcata*, können sich in ihrer Langzeitentwicklung unterscheiden, etwa aufgrund verschiedener Voraussetzungen hinsichtlich der Verwertbarkeit weiterer Ressourcen wie Nährstoffen und Licht (WILTSHIRE et al. 2010, SCHLÜTER et al. 2012). Entsprechend können Veränderungen in der Temperatur zu einem spezifischen Zeitpunkt (z.B. im Jahr 1987/88) von Teilen der Phytoplankton-Gesellschaft unterschiedlich reflektiert werden (SCHARFE 2013).

Viele der in der südlichen Nordsee vorkommenden Phytoplankton-Arten weisen große Verbreitungsgebiete mit Hinblick auf die geographische Breite auf (O'BRIEN

et al. 2012), was auf breite Temperatur-Toleranzen hindeutet. Die Wassertemperatur bei Helgoland weist eine hohe jährliche Amplitude auf (vgl. Abb. 2.1-1). Einzelne Phytoplankton-Arten können sich deutlich in ihren innerjährlichen Präsenzphasen unterscheiden. So ist z.B. das Auftreten von des Dinoflagellaten *Noctiluca scintillans* bei Helgoland eng mit dem Sommerzeitraum verknüpft, während etwa die Diatomee *Paralia sulcata* am häufigsten im Winter und Herbst vertreten ist und die Diatomee *Odontella aurita* ihren Abundanz-Schwerpunkte im Frühjahr hat (Abb. 2.1-3). Bei den an diese Bedingungen akklimatisierten Dinoflagellaten- und Diatomeen-Arten gibt es keinen Hinweis darauf, dass ein Anstieg der mittleren, jährlichen Wassertemperatur von ca. 1.7 °C in den letzten 50 Jahren ein Überschreiten art-spezifischer, physiologischer Grenzen zur Folge gehabt hätte (WILTSHIRE et al. 2010).

Räumliche Unterschiede in der Entwicklung der Phytoplankton-Biomasse in Nordatlantik und Nordsee stehen auch in Zusammenhang mit der regionalen Variation der Wassertemperatur (EDWARDS et al. 2001). Als Reaktion auf die transiente Erwärmung hat sich die Verbreitung des Phytoplanktons im Nordatlantik seit den 1950er Jahren Hunderte von Kilometern polwärts verschoben und mit hoher Wahrscheinlichkeit sind hierbei phänologische Veränderungen aufgetreten (IPCC 2014), wobei sich Diatomeen und Dinoflagellaten in ihren Reaktionen unterscheiden (BEAUGRAND et al. 2009). Gestiegene Temperaturen in der Nordsee werden mit einer Ausdehnung der innerjährlichen Präsenz der Diatomeen *Guinardia delicatula* (vgl. Abb. 2.1-4) und *Thalassionema nitzschioides* in der südlichen (SCHLÜTER et al. 2012) sowie *Cylindrotheca closterium* in der zentralen Nordsee (EDWARDS & RICHARDSON 2004) in den letzten Dekaden in Beziehung gesetzt.

Unsicherheit besteht in der Frage, inwieweit marine Arten mit der Erwärmungsrate (auch »climate velocity«) Schritt halten können. Obgleich sich die Ozeane gegenüber dem Land langsamer erwärmt haben, sind

die Isothermen der Oberflächentemperaturen im Zeitraum 1960–2009 vergleichbar oder schneller gewandert als die über dem Land (BURROWS et al. 2011). In höheren Breiten (> 45 °N) sind zudem die beobachteten Verschiebungen im Timing der Frühjahrstemperaturen über dem Ozean grundsätzlich höher als über Land (BURROWS et al. 2011). Gegenüber Landarten zeigen marine Arten höhere Verschiebungsraten, insbesondere die Primärproduzenten und Vertreter niedriger, trophischer Ebenen (SORTE et al. 2010, POLOCZANSKA et al. 2013). Die Ausbreitungsrate von Phytoplankton- und Zooplankton-Gemeinschaften im Nordost-Atlantik ist erstaunlich hoch und übersteigt die anderer taxonomischer Gruppen deutlich (BEAUGRAND et al. 2009, IPCC 2014). Ökosystemare Veränderungen im Nordatlantik stehen im Zusammenhang mit der Verschiebung biogeographischer Grenzen, repräsentiert durch die 10°C-Isotherme (BEAUGRAND et al. 2008). HAYS et al. (2005) beschrieben eine geographische Verschiebung für den Dinoflagellaten *Ceratium trichoceros*, welcher vor 1970 nur südlich von Großbritannien gefunden wurde, nunmehr jedoch auch in den Küstengewässern West-Schottlands und der Nordsee anzutreffen ist. Die schnellsten Ausbreitungen im Plankton traten in Gebieten mit den höchsten Änderungsraten in der Oberflächentemperatur auf (POLOCZANSKA et al. 2013).

Klimatische Variabilität hat einen räumlich heterogenen Einfluss auf das Plankton. Um den Einfluss multi-dekadischer klimatischer Veränderungen auf marine Ökosysteme auf großen Raumskalen zu beschreiben, hat das Konzept der sogenannten »Regime Shifts« in den letzten ein bis zwei Jahrzehnten weite Verbreitung gefunden (REID et al. 1998, BEAUGRAND 2004, KRABERG et al. 2011). »Regime Shifts« bezeichnen dabei Übergänge zwischen unterschiedlichen Zuständen eines Ökosystems, welche sich quasi-synchron auf großen Raumskalen ereignen (DE YOUNG et al. 2008). Für das Gebiet der Nordsee wurde ein »Regime Shift« Ende der 1980er Jahre beschrieben, welcher u.a. eine

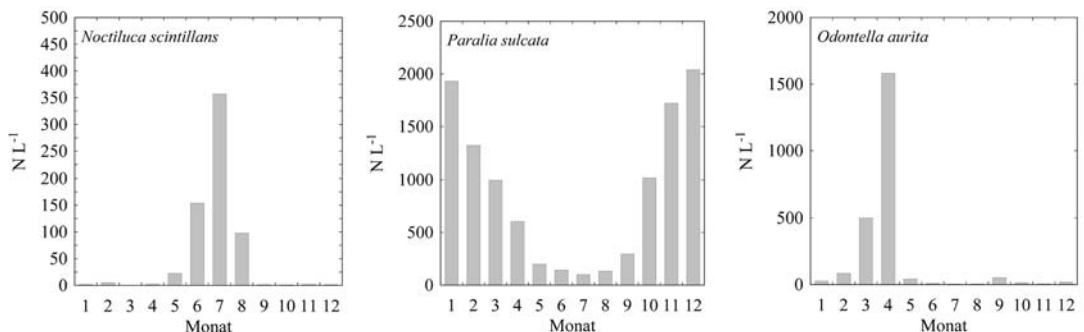


Abb.2.1-3: Mittlere Monatswerte (1962–2007) der Abundanz des Dinoflagellaten *Noctiluca scintillans* (oben) sowie der Diatomeen *Paralia* (mitte) *sulcata* und *Odontella* (unten) *aurita*.

Zunahme im Phytoplankton und Veränderungen in der Arten-Zusammensetzung und der Abundanz des Holozooplanktons, d.h. Zooplanktern mit vollständig pelagischer Lebensweise, umfasste (REID et al. 2001a, BEAUGRAND 2004). Auch gegen Ende der 1990er Jahre trat ein Shift im Phyto- und Zooplankton der Nordsee auf (BEAUGRAND et al. 2009, MCQUATTERS-GOLLOP et al. 2011, ALVAREZ-FERNANDEZ et al. 2012). Diese Änderungen werden im Zusammenhang mit Veränderungen in den großskaligen, hydroklimatischen Bedingungen gesehen. Die regionale Ausprägung derartiger Veränderungen kann variieren. So ist die Ende der 1980er Jahre auftretende Änderung im Plankton der Nordsee auch in der Ostsee (ALHEIT et al. 2005), nicht hingegen in den ozeanographischen Regionen des Nordatlantiks beobachtet worden (O'BRIEN et al. 2012).

Zooplankton

Nach dem Phytoplankton stellt das Zooplankton die nächste Stufe im pelagischen Nahrungsnetz dar. Zooplankton-Arten weisen unterschiedliche Lebenszyklen auf und sind in z.T. sehr komplexen Beziehungen mit dem Phytoplankton verknüpft (WILTSHIRE et al. 2008, MACKAS et al. 2012, SCHLÜTER et al. 2012). Die Reaktionen des Zooplanktons auf Veränderungen etwa in der Temperatur oder den hydrografischen Bedingungen einer Region sind vielfältig ausgeprägt und umfassen z.B. Ab- und Zunahmen einzelner Arten oder Gruppen,

Änderungen in der Diversität und regionalem Vorkommen, Änderungen in der Phänologie, das Auftreten neuer Arten oder physiologische Reaktionen wie Größenanpassungen (EDWARDS et al. 2002, GREVE et al. 2004, WILTSHIRE et al. 2010, MACKAS et al. 2012, BEAUGRAND et al. 2013). Die Kopepoden (Ruderfußkrebse) stellen eine Hauptkomponente des marinen Zooplanktons dar und sind von großer Bedeutung für den Energie-Transfer in höhere, trophische Ebenen (BOERSMA et al. 2014). Studien über Veränderungen im Zooplankton auf dekadischen Zeitskalen belegen einen Zusammenhang zur klimatischen Variation (EDWARDS & RICHARDSON 2004, ALHEIT et al. 2005, SCHLÜTER et al. 2010, BEAUGRAND et al. 2013).

In der südöstlichen Nordsee um Helgoland repräsentieren kleine calanoide Kopepoden, vor allem *Acartia clausi*, *Temora longicornis* und *Para-/Pseudocalanus* spp einen wesentlichen Anteil des Zooplanktons (BOERSMA et al. 2014). Alle drei Arten bzw. Gattungen wiesen im Zeitraum ab 1975 einen abnehmenden Trend in der Abundanz auf, während die Abundanz der Diatomeen und Dinoflagellaten zunahm. Große und stark verkieselte Diatomeen wie *Guinardia delicatula* und *Coscinodiscus wailesii*, welche für Kopepoden schwerer zu fressen sind, haben bei Helgoland deutlich zugenommen (WILTSHIRE et al. 2010). Nur eine Kopepoden-Gattung, *Oithona* spp, zeigte eine Zunahme. Da man davon ausgeht, dass *Oithona* spp andere

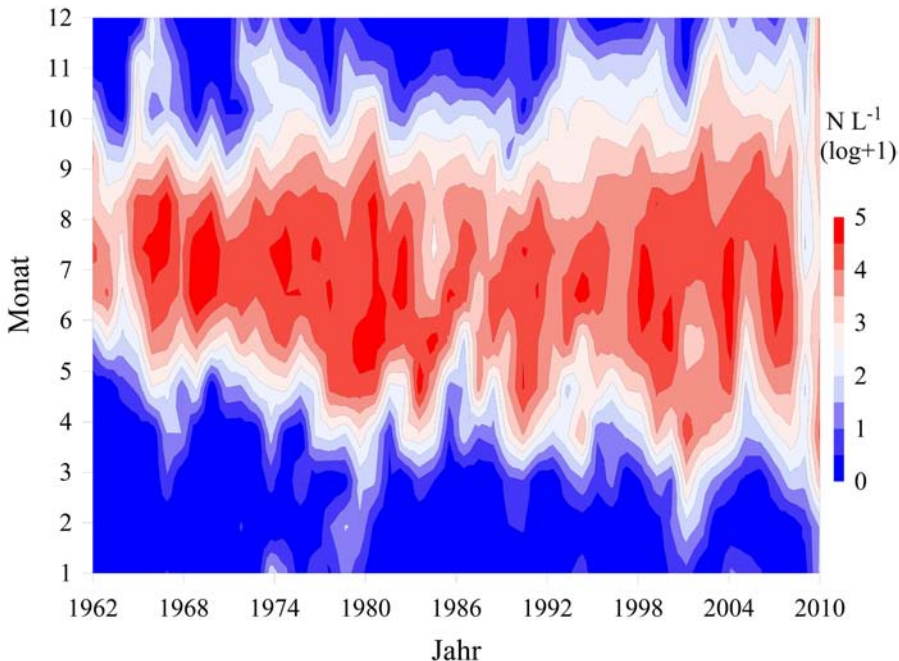


Abb.2.1-4: Langzeitentwicklung der Abundanz von *Guinardia delicatula* in Helgoland Reede.

Nahrungsansprüche aufweist (MARTENS & BEUSEKOM 2008, BOERSMA et al. 2014), ist derzeit noch unklar, inwieweit die Abnahmen in den Abundanzdaten der anderen Arten als direkte Folge einer physiologischen Reaktion auf ansteigende Temperaturen oder als indirekte Reaktionen auf Veränderungen im Fraßverhalten sowie den Nahrungsgrundlagen zu bewerten sind. Die CPR-Daten der süd-östlichen Nordsee (Gebiet D1) zeigen im gleichen Zeitraum keinen Trend in der Gesamtabundanz der Kopepoden (O'BRIEN et al. 2013). Vergleichbare Differenzen zwischen punktuellen Beobachtungen und den flächenhaften CPR Daten zeigen sich auch in anderen Gebieten (z.B. nördliches Skagerrak, westlicher Ärmelkanal), was auf eine unterschiedliche Gewichtung oder Aggregation der jeweils zugrunde liegenden Variabilität in den Umweltbedingungen hindeutet.

In der Nordsee hat sich in den letzten 50 Jahren das Verhältnis zwischen der warm-gemäßigten Art *Calanus helgolandicus* (Abb. 2.1-5) und der kalt-gemäßigten Art *Calanus finmarchicus* (zwei Kopepoden) deutlich zugunsten erstgenannter verschoben (EDWARDS et al. 2010). Beide Arten haben unterschiedliche thermische Verbreitungsgrenzen, wobei ihre Verbreitung jedoch überlappen kann. Eine Zunahme im Verhältnis dieser Arten wird als Indikator für eine Erwärmung angesehen: Eine nordwärts gerichtete, geographische Ausbreitung warm-gemäßigter Arten, wie *Calanus helgolandicus*, in der Nordsee korrespondiert mit einer Verlagerung kalt-gemäßigter Arten, wie *Calanus finmarchicus*, heraus aus der Nordsee. *Calanus finmarchicus* tritt früher im Jahr auf als *Calanus helgolandicus*, was eine Separierung ihrer thermischen Nischen unterstreicht (EDWARDS et al. 2010). Die Zunahme und der saisonale Verlauf von *Calanus helgolandicus* unterscheiden sich jedoch, aufgrund komplexer Wechselbeziehungen mit der biotischen und abiotischen Umwelt, zwischen ver-

schiedenen Regionen der Nordsee und dem Englischen Kanal (BONNET et al. 2005). Diese Variation reflektiert auch räumliche Unterschiede in der Ausprägung hydro-klimatischer Faktoren wie Windstress, Schichtung und Advektion bzw. der Sensitivität von *Calanus helgolandicus* diesen Faktoren gegenüber (FROMENTIN & PLANQUE 1996).

Die calanoiden Kopepoden *Centropages chierchiae* und *Temora stylifera* zeigten zwischen den 1970er und 1990er Jahren eine nordwärts gerichtete Ausbreitung von der Iberischen Halbinsel hin zum Englischen Kanal (LINDLEY & DAYKIN 2005). Während die Zunahme in der Abundanz beider Arten mit der Temperatur verknüpft ist, weist die Häufigkeit ihres Auftretens in den nördlicheren Gebieten (Keltische See) gegenläufige Beziehungen zur Intensität des 'Shelf Edge Current' (REID et al. 2001b) und der NAO auf. Ökologische Unterschiede in Saisonalität und Überwinterungsstrategie bei *Centropages chierchiae* und *Temora stylifera* scheinen hierfür verantwortlich zu sein (LINDLEY & DAYKIN 2005). Auch bei der Ausbreitung verschiedener Zooplankton-Gemeinschaften im Nordatlantik spielt die Variabilität der Strömungen in Verbindung mit den Lebenszyklen des Zooplanktons eine wichtige Rolle (BEAUGRAND et al. 2009). Andere Studien zeigten starke Veränderungen im Zooplankton in der 2. Hälfte der 1990er Jahre für den Bereich der Bucht von Biskaya und die Gewässer um Island und Großbritannien (LUCZAK et al. 2011).

Biogeographische Verteilungsmuster von Artengemeinschaften calanoider Kopepoden (u.a. warm-gemäßigte ozeanische, kalt-gemäßigte ozeanische und subarktische Gemeinschaften) im Nordost-Atlantik und den europäischen Schelfmeeren wurden von BEAUGRAND et al. (2002) analysiert. Sie demonstrierten Veränderungen in der Biogeographie dieser Artengemeinschaften auf großen, räumlichen Skalen, insbesondere ein Auftreten von Warmwasser-Arten in höheren nördlichen Breiten, verknüpft mit einem Rückgang in der Abundanz der Kaltwasser-Arten, und führten diese Verlagerungen auf den Anstieg der Temperatur der Nördlichen Hemisphäre sowie Variationen der NAO zurück. Nach RICHARDSON (2008) können diese Verschiebungen im nordöstlichen Atlantik jedoch z.T. auch auf die Intensivierung nordwärts-gerichteter Strömungen entlang der europäischen Schelf-Kante zurückzuführen sein.

Arktische und sub-arktische Artengemeinschaften, welche im Nordost-Atlantik eine Verlagerung nach Norden zeigen, weisen im Nordwest-Atlantik hingegen eine Verlagerung nach Süden, d.h. Richtung Äquator, auf (BEAUGRAND et al 2002, Richardson 2008). Eine der Arten aus der arktischen Artengemeinschaft, *Calanus hyperboreus*, erreichte 1998 seine südlichste Verbrei-



Abb. 2.1-5: Der Kopepode *Calanus helgolandicus* (Foto: S. Knotz, <http://planktonnet.awi.de>).

tung (39°N) der letzten 50 Jahre (JOHNS et al. 2001). Diese geographische Verschiebung wird im Zusammenhang gesehen mit einem verstärkten Zustrom kalter Wassermassen aus der Labradorsee (JOHNS et al. 2001). Zunahmen in den Abundanz von *Calanus hyperboreus*, *Calanus glacialis* und *Ceratium arcticum* (einem Dinoflagellaten) in den 1990er Jahren scheinen eine direkte Reaktion auf die kühleren Bedingungen darzustellen, die sich wahrscheinlich auch durch einen veränderten Einfluss von Fraßfeinden manifestiert (JOHNS et al. 2001).

Die Erwärmung wird auch als mögliche Ursache für phänologische Veränderungen im Zooplankton angesehen (SCHLÜTER et al. 2010, POLOCZANSKA et al. 2013, IPCC 2014). Die häufigste, phänologische Reaktion durch das Zooplankton ist das frühere Auftreten von Abundanz- oder Biomassespitzen (Maxima) im saisonalen Verlauf. Über mehrere Dekaden zeigen verschiedene Zooplankton-Arten in verschiedenen Regionen der Erde signifikante Verschiebungen hin zu einem früheren Vorkommen im Jahr, wobei die spezifischen Änderungsraten (Tage/Dekade) stark variieren können (RICHARDSON 2008, MACKAS et al. 2012). So zeigt der calanoide Kopepode *Neocalanus plumchrus* im Subarktischen Pazifik zwischen den 1950er und 1990er Jahren eine Verschiebung von 14 Tagen/Dekade hin zu einem früheren Auftreten (MACKAS et al. 1998). In der zentralen Nordsee wiesen Vertreter des Meroplanktons (benthischer Larven des Zooplanktons) eine durchschnittliche Änderungsrate von 5 Tagen/Dekade und andere Kopepoden-Arten eine von 2.2 Tagen/Dekade im Zeitraum 1958–2002 auf (EDWARDS & RICHARDSON 2004). Vertreter einer lokalen Zooplankton-Gemeinschaft können verschiedene Typen phänologischer Reaktion aufweisen. Im Helgoland Gebiet wies der harpacticoide Kopepode *Microsetella* spp zwischen 1975–2006 eine Verschiebung von 15 Wochen (»Mid-Season-Date«) hin zu einem früheren Auftreten auf, während Vertreter des Mesozooplanktons, *Centropages typicus* und *Centropages hamatus*, Verzögerungen von 14 bzw. 7 Wochen im Timing aufwiesen (MACKAS et al. 2012).

Die phänologische Variation ist häufig mit der Wassertemperatur vor und während der Wachstumsperiode korreliert. Bei vielen Zooplankton-Arten, deren Timing im Frühjahr und Frühsommer erfolgt, repräsentiert eine »früher, wenn wärmer« Verschiebung die übliche Reaktion (GREVE et al. 2005). Andere Arten, die ihr Abundanz-Maximum im Sommer und Herbst aufweisen, zeigen jedoch eine »später, wenn wärmer«-Reaktion (MACKAS et al. 2012). Im Vergleich von Zooplankton-Zeitreihen zwischen der Nordsee (CPR Datensatz) und Helgoland ergeben sich sowohl Gemeinsamkeiten

wie auch Unterschiede. Die überwiegende Anzahl an Zooplankton-Arten in Helgoland weist ebenso wie in der zentralen Nordsee einen Trend zu einem früheren Auftreten auf (MACKAS et al. 2012). Unterschiede zeigen sich darin, dass die gleichen Arten in Helgoland einen stärkeren Trend (Änderungsrate pro Jahr) sowie eine höhere Variabilität im Timing aufweisen. Für die Kopepoden *Centropages typicus* und *Centropages hamatus* bestehen in Helgoland starke Trends hin zu einem späteren Timing, wobei Timing und Temperatur positiv korreliert sind. Diese beiden Arten weisen in der zentralen Nordsee hingegen eine Verschiebung hin zu einem früheren Auftreten bei einer gleichzeitig schwach bis negativ ausgeprägten Beziehung zwischen Temperatur und Timing auf (MACKAS et al. 2012).

Trophische Interaktionen

Das Phytoplankton bildet die Nahrungsgrundlage des Zooplanktons. Phänologische Reaktionen auf die Erwärmung unterscheiden sich in der Nordsee für verschiedene Phytoplankton- und Zooplanktongruppen und können zu einer zeitlichen Entkopplung von Prozessen zwischen den trophischen Ebenen, d.h. zwischen Produzenten und Konsumenten, und einer veränderten Struktur des Nahrungsnetzes führen (EDWARDS & RICHARDSON 2004, NAVARETTE et al. 2005). Zooplanktonarten weisen eine Vielzahl an physiologischen und entwicklungsphysiologischen Strategien sowie Verhaltensänderungen zur Anpassung an Variationen in den Umweltbedingungen auf (MACKAS et al. 2012). In Helgoland scheint die Phänologie des Zooplanktons unabhängig vom Timing des Phytoplanktons (der Frühjahrsblüte) zu sein (WILTSHIRE et al. 2008, MACKAS et al. 2012). So ist die Beziehung zwischen den Zeitpunkten des Timings von Zooplanktons und Phytoplanktons fast immer schwächer ausgeprägt als die Beziehung zwischen dem Timing von Phyto- und Zooplankton und der Wassertemperatur (MACKAS et al. 2012). Dies hängt auch damit zusammen, dass in durchmischten Gebieten wie der südlichen Nordsee der saisonale Verlauf der Lichtverfügbarkeit für den Beginn der Primärproduktion eine wichtigere Rolle spielt als die Temperatur (WILTSHIRE et al. 2008, GAEDKE et al. 2010). Komplexe biologische Reaktionen, z.B. resultierend aus variierenden Überwinterungsraten des Phyto- und Zooplanktons sowie veränderlichem Fraßverhalten des Zooplanktons, können direkte, temperaturbedingte Effekte überlagern (WILTSHIRE et al. 2008, GAEDKE et al. 2010).

Im nördöstlichen Pazifik hingegen weist *Neocalanus plumchrus* eine sehr ähnliche Beziehung zwischen Timing und Wassertemperatur an verschiedenen Orten auf, während zwischen diesen Orten starke Unter-

schiede in der Phänologie des Phytoplanktons bestehen (MACKAS et al. 2012). COSTELLO et al. (2006) wiederum beschreiben einen anderen Effekt, nämlich eine Entwicklung hin zu einer zeitlichen Synchronisation der saisonalen Spitzen des Top-Predatoren *Mnemiopsis leidy* und seiner der Haupt-Beute, des Kopepoden *Acartia tonsa*, im Narragansett Ästuar (Nordwest-Atlantik). Sie führen dies ebenfalls auf Unterschiede in der Reaktion von Predator und Beute auf die Erwärmung zurück. Diese Intensivierung in der Beziehung durch eine zunehmende Synchronisation führte in den letzten Jahren des 50-jährigen Untersuchungszeitraums zu einem fast vollständigen Verschwinden der vormals häufigen Art *Acartia tonsa* (COSTELLO et al. 2006). In der südlichen Nordsee ist *Mnemiopsis leidy* das erste Mal im Jahr 2006 beobachtet worden (BOERSMA et al. 2007), wobei über den Einwanderungspfad sowie die potentiellen Auswirkungen auf das lokale Plankton noch wenig bekannt ist.

Durch eine Asynchronität zwischen Reaktionen des Phytoplanktons und des Zooplanktons kann der Transfer von Energie (Futter) in höhere, trophische Ebenen (Fische) beeinflusst werden (CUSHING 1990), ebenso wie durch z.B. klimatisch induzierte Veränderungen in Größenstruktur und Zusammensetzung der Phytoplankton-Gemeinschaft (HAYS et al. 2005, WINDER & SOMMER 2012, CHEUNG et al. 2011). Während ihrer Larvalstadien konsumieren alle Fische Zooplankton, und einige Fische (z.B. die Makrele, *Scomber scombrus*) ernähren sich auch als Adulte zumindest teilweise planktivor (HAYS et al. 2005). Die »match-mismatch«-Hypothese (CUSHING 1969, 1990) verknüpft die Überlebensrate von Fischpopulationen mit dem Grad der zeitlichen Übereinstimmung zwischen dem Zeitpunkt des Auftretens der Fischarven und dem des Auftretens ihrer Futterquelle. Viele der der »match-mismatch«-Dynamik zugrunde liegenden Mechanismen sind bislang aber noch unzureichend verstanden (KRISTIANSEN et al. 2011). Untersuchungen zeigten u.a., dass ein »match-mismatch« zwischen trophischen Stufen sowohl durch zwischenjährliche Schwankungen in der Höhe der Beute-Abundanz wie auch das Timing der Beute beeinflusst wird (MACKAS et al. 2012). Veränderungen in der Phänologie von Fischen fallen geringer aus als im Zooplankton, eine Zunahme in den Temperaturen könnte daher eine Ausweitung dieser Diskrepanz bedeuten (MACKAS et al. 2012). BEAUGRAND et al. (2003) führen die Abnahme im Atlantischen Kabeljau (*Gadus morhua* L.) in der Nordsee seit Mitte der 1980er Jahre auf temperaturgesteuerte Veränderungen im Plankton zurück. Eine Reduzierung der Überlebensrate von Larven und Jungfischen wird in Zusammenhang gesehen mit Veränderungen im saisonalen Timing der Kopepoden-Beute geeigneter Größe,

der Zusammensetzung dominanter Arten (Verdrängung von *Calanus finmarchicus* durch *Calanus helgolandicus*) sowie einer Abnahme von Biomasse und mittleren Größe der Kopepoden. BEAUGRAND & REID (2012) analysierten die Entwicklung des Lachses (*Salmo salar*) im Nordostatlantik im Zeitraum 1960–2009. Sie zeigten parallel verlaufende, abnehmende Trends von Lachs-Fangmengen und Zooplankton Abundanz, denen ansteigende Trends der oberflächennahen Temperatur und des Phytoplanktons gegenüberstehen.

Die Analyse klimatisch induzierter Veränderungen der Beziehungen zwischen Plankton und Fischbeständen ist auch aufgrund der großen sozioökonomischen Bedeutung der Fischerei Gegenstand zahlreicher Studien (z.B. DURANT et al. 2007, KIRBY & BEAUGRAND 2009, CHEUNG et al. 2013). Viele der Auswirkungen des Klimawandels auf die marine Fischerei sind derzeit noch unzureichend verstanden. Klimatisch induzierte physikalische und biologische Effekte interagieren mit anderen Faktoren wie Überfischung, Verlust an Lebensräumen und Verschmutzung. Die Projektion zukünftiger Einflüsse auf die globale Fisch-Fangwirtschaft wird auch aufgrund der Unsicherheit über die Entwicklung der marinen Primärproduktion (NPP) limitiert. So besteht bislang nur ein eingeschränktes Vertrauen in Langzeit-Vorhersagen bezüglich Richtung und Magnitude von Änderungen in der Primärproduktion in verschiedenen Meeres- und Küstengebieten (IPCC 2014).

Schlussbetrachtung

Die Ökosysteme der Ozeane und Meere werden auch weiterhin auf den Klimawandel reagieren (IPCC 2014). Die bisherigen Erkenntnisse zu den Auswirkungen des Klimawandels auf marine Ökosysteme repräsentieren in erster Linie Veränderungen in der nördlichen Hemisphäre, da sich der größte Teil mariner Beobachtungen und Studien auf Regionen um 50° N konzentriert (IPCC 2014). Wissenslücken existieren hinsichtlich Veränderungen in der südlichen Hemisphäre, was vor allem der geringeren Dichte mariner Beobachtungen und kürzeren Beobachtungszeiträumen geschuldet ist. In nicht wenigen Fällen stimmen beobachtete Reaktionen mariner Organismen nicht mit den theoretisch vorhergesagten Reaktionen auf den Klimawandel überein (POLOCZANSKA et al. 2013). Viele Aspekte von Mechanismen der Anpassung und Reaktion auf mit dem Klimawandel assoziierten Veränderungen in marinen Systemen, wie z.B. dem Vorgang der Reorganisation von Plankton-Gemeinschaften, sind erst unzureichend verstanden.

Aufgrund der fundamentalen Bedeutung mariner Ressourcen und Funktionen für die Menschheit werden große Anstrengungen unternommen, zukünftige Ent-

wicklungen zu prognostizieren. Hierbei spielen Klima- und Erdsystemmodelle eine zentrale Rolle. Das Verständnis des Klimasystems und dessen Abbildung in Klimamodellen ist in den letzten Jahren weiter vorangeschritten (IPCC 2013). Unsicherheiten in den Klima- und Ozeanmodellen, z.B. aufgrund der komplexen Beziehung zwischen Änderungen auf globaler Ebene und lokalen/regionalen Klimaänderungen, sowie die Komplexität der Mechanismen der Reaktionen mariner Ökosysteme auf klimatische Veränderungen limitieren derzeit jedoch noch die Robustheit und Genauigkeit von Prognosen hinsichtlich biologischer, mariner Ressourcen (Stock et al. 2011, Bopp et al. 2013, IPCC 2013). Der vorliegende Beitrag verdeutlicht die Komplexität und die große Herausforderung dieser Aufgabe.

Literatur

- ALHEIT, J. & M. NIQUEN (2004): Regime shifts in the Humboldt Current ecosystem. *Prog. Oceanogr.* 60: 201-222.
- ALHEIT, J., C. MÖLLMANN, J. DUTZ, G. KORNILOVS, P. LOEWE, V. MOHRHOLZ & G. WASMUND (2005): Synchronous ecological regime shifts in the central Baltic basin and the North Sea in the late 1980s. *ICES J. Mar. Sci.* 62: 1205-1215.
- ALVAREZ-FERNANDEZ, S., H. LINDEBOOM & E. MEESTERS (2012): Temporal changes in plankton of the North Sea: community shifts and environmental drivers. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 462: 21-38.
- BATTEN, S. D., R. CLARK, J. FLINKMAN, G. HAYS, E. JOHN, A. W. G. JOHN, T. JONAS, J. A. LINDLEY, D. P. STEVENS & A. WALNE (2003): CPR sampling: the technical background, materials and methods, consistency and comparability. *Prog. Oceanogr.* 58: 193-215.
- BEAUGRAND, G. (2004): The North Sea regime shift: evidence, causes, mechanisms and consequences. *Prog. Oceanogr.* 60: 245-262.
- BEAUGRAND, G. (2009): Decadal changes in climate and ecosystems in the North Atlantic Ocean and adjacent seas. *Deep-Sea Res. II* 56: 656-673.
- BEAUGRAND, G., P. C. REID, F. IBÁÑEZ, J. A. LINDLEY & M. EDWARDS (2002): Reorganization of North Atlantic marine Copepod biodiversity and climate. *Science* 296: 1692-1694.
- BEAUGRAND, G., K. M. BRANDER, J. A. LINDLEY, S. SOUISSI & P. C. REID (2003): Plankton effect on cod recruitment in the North Sea. *Nature* 426: 661-664.
- BEAUGRAND, G., M. EDWARDS, K. BRANDER, C. LUCZAK & F. IBÁÑEZ (2008): Causes and projections of abrupt climate-driven ecosystem shifts in the North Atlantic. *Ecol. Lett.* 11: 1157-1168. doi: 10.1111/j.1461-0248.2008.01218.x
- BEAUGRAND, G., C. LUCZAK & M. EDWARDS (2009): Rapid biogeographical plankton shifts in the North Atlantic Ocean. *Glob. Change Biol.* 15: 1790-1803. doi: 10.1111/j.1365-2486.2009.01848.x
- BEAUGRAND, G. & P. C. REID (2012): Relationships between North Atlantic salmon, plankton and hydroclimatic change in the Northeast Atlantic. *ICES J. Mar. Sci.* 69: 1549-1562.
- BEAUGRAND, G., A. MCQUATTERS-GOLLOP, M. EDWARDS & E. GOBERVILLE (2013): Long-term responses of North Atlantic calcifying plankton to climate change. *Nature Clim. Change.* doi: 10.1038/NCLIMATE1753.
- BESZCZYNSKA-MÖLLER, A. & S. R. DYE (2013): ICES Report on Ocean Climate 2012. ICES Cooperative Research Report No. 321. 73 pp.
- BOERSMA, M., A. M. MALZAHN, W. GREVE & J. JAVIDPOUR (2007): The first occurrence of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in the North Sea. *Helgol. Mar. Res.* 61: 153-155.
- BOERSMA, M., A. WESCHE & H. J. HIRCHE (2014): Predation of calanoid copepods on their own and other copepods' offspring. *Mar. Biol.* 161: 733-743.
- BONNET, D., A. RICHARDSON, R. HARRIS, A. HIRST, G. BEAUGRAND, M. EDWARDS, S. CEBALLOS, R. DIEKMAN, A. LÓPEZ-URRUTIA, L. VALDES, F. CARLOTTI, J. C. MOLINERO, H. WEIKERT, W. GREVE, D. LUCIC, A. ALBAINA, N. D. YAHIA, S. F. UMANI, A. MIRANDA, A. DOS SANTOS, K. COOK, S. ROBINSON & M. L. FERNANDEZ DE PUELLES (2005): An overview of *Calanus helgolandicus* ecology in European waters. *Prog. Oceanogr.* 65: 1-53.
- BOPP, L., L. RESPLANDY, J. C. ORR, S. C. DONEX, J. P. DUNNE, M. GEHLEN, P. HALLORAN, C. HEINZE, T. ILYINA, R. SÉFÉRAN, J. TJIPUTRA & M. VICHI (2013): Multiple stressors of ocean ecosystems in the 21st century: projections with CMIP5 models. *Biogeosciences* 10: 6225-6245.
- BROGARD, S. J., D. A. CHECKLEY JR. & W. S. WOOSTER (2003): CalCOFI: a half century of physical, chemical, and biological research in the California Current System. *Deep Sea. Res.* II 50: 2349-2353.
- BURROWS, M. T., D. S. SCHOEMAN, L. B. BUCKLEY, P. MOORE, E. S. POLOCZANSKA, K. M. BRANDER, C. BROWN, J. F. BRUNO, C. M. DURANTE, B. S. HALPERN, J. HOLDING, C.V. KAPPEL, W. KIESSLING, M. I. O'CONNOR, J. M. PANDOLFI, C. PARMESAN, F. B. SCHWING, W. J. SYDEMAN & A. J. RICHARDSON (2011): The pace of shifting climate in marine and terrestrial ecosystems. *Science* 334: 652-655.
- CAPOTONDI, A., M. A. ALEXANDER, N. A. BOND, E. N. CURCHITSER & J. D. SCOTT (2012): Enhanced upper ocean stratification with climate change in the CMIP3 models. *J. Geophys. Res. Oceans* 117: C04031.
- CHEUNG, W. W. L., J. DUNNE, J. L. SARMIENTO & D. PAULY (2011): Integrating ecophysiology and plankton dynamics into projected maximum fisheries catch potential under climate change in the Northeast Atlantic. *ICES J. Mar. Sci.* 68: 1008-1018.
- CHEUNG, W. W. L., R. WATSON & D. PAULY (2013): Signature of ocean warming in global fisheries catches. *Nature* 497: 365-368.
- CUSHING, D. H. (1969): The regularity of the spawning season of some fishes. *J. Cons. Int. Explor. Mer.* 33:81-92.
- CUSHING, D.H. (1990): Plankton production and year-class strength in fish populations – an update of the match-mismatch hypothesis. *Adv. Mar. Biol.* 26: 249-293.
- COSTELLO, J.H., B.K. SULLIVAN & D.J. GIFFORD (2006): A physical-biological interaction underlying variable phenological responses to climate change by coastal zooplankton. *J. Plankton Res.* 28: 1099-1105.
- DE YOUNG, B., M. BARANGE, G. BEAUGRAND, R.

- HARRIS, R.I. PERRY, M. SCHEFFER & F. WERNER (2008): Regime shifts in marine ecosystems: detection, prediction and management. *Trends Ecol. Evol.* 23: 402-409.
- DIÁZ, R.J. & R. ROSENBERG (2008): Spreading dead zones and consequences for marine ecosystems. *Science* 321: 926-929.
- DURANT, J., D.Ø. HJERMANN, G. OTTERSEN & N.C. STENSETH (2007): Climate and the match or mismatch between predator requirements and resource availability. *Clim. Res.* 33: 271-283.
- DONEY, S.C. (2010): The growing human footprint on coastal and open-ocean biogeochemistry. *Science* 328:1512-1516.
- DONEY, S.C., V.J. FABRY, R.A. FEELY & J.A. KLEYPAS (2009): Ocean acidification: the other CO₂ problem. *Annu. Rev. Mar. Sci.* 1: 169-192.
- EDWARDS, M., P.C. REID & B. PLANQUE (2001): Long-term and regional variability of phytoplankton biomass in the Northeast Atlantic (1960-1995). *ICES J. Mar. Sci.* 58:39-49.
- EDWARDS, M., G. BEAUGRAND, P.C. REID, A.A. ROWDEN & M.B. JONES (2002): Ocean climate anomalies and the ecology of the North Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 239: 1-10.
- EDWARDS, M. & A. J. RICHARDSON (2004): Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch. *Nature* 430: 881-884.
- EDWARDS, M., G. BEAUGRAND, D. G. JOHNS, P. LICANDRO, A. MCQUATTERS-GOLLOP & M. WOOTTON (2010): Ecological Status Report: results from the CPR survey 2009. SAHFOS Technical Report 7, Plymouth U.K.
- FROMENTIN, J.-M. & B. PLANQUE (1996): *Calanus* and environment in the eastern North Atlantic. II. Influence of the North Atlantic Oscillation on *C. finmarchicus* and *C. helgolandicus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 134: 111-118.
- FU, F.-X., A. O. TATTERS & D. A. HUTCHINS (2012): Global change and the future harmful algal blooms in the ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 470: 207-233.
- GAEDKE, U., M. RUHENSTROTH-BAUER, I. WIEGAND, K. TIROK, N. ABERLE, P. BREITHAUPT, K. LENGFELLNER, J. WOHLERS & U. SOMMER (2010): Biotic interactions may overrule direct climate effects on spring phytoplankton dynamics. *Glob. Change Biol.* 16: 1122-1136.
- GREVE, W. F. REINERS, J. NAST & S. HOFFMANN (2004): Helgoland Roads meso- and macrozooplankton time-series 1974-2004: lessons from 30 years of single spot, high frequency sampling at the only off-shore island of the North Sea. *Helgoland Mar. Res.* 58: 274-288.
- GREVE, W., S. PRINAGE, H. ZIDOWITZ, J. NAST & F. REINERS (2005): On the phenology of North Sea ichthyoplankton. *ICES J. Mar. Sci.* 62: 1216-1223.
- HALLÉGRAEFF, G. M. (2010): Ocean climate change, phytoplankton community responses, and harmful algal blooms: a formidable predictive challenge. *J. Phycol.* 46: 220-235.
- HAYS, G. C., A.J. RICHARDSON & C. ROBINSON (2005): Climate change and marine plankton. *Trends Ecol. Evol.* 20: 337-344.
- HOLT, J., S. WAKELIN, J. LOWE & J. TINKER (2010): The potential impacts of climate change on the hydrography of the northwest European continental shelf. *Prog. Oceanogr.* 86: 361-379.
- HOLT, J., S. HUGHES, J. HOPKINS, S. L. WAKELIN, N. P. HOLLIDAY, S. DYE, C. GONZÁLEZ-POLA, S. S. HJØLLO, K. A. MORK, G. NOLAN, R. PROCTOR, J. READ, T. SHAMMON, T. SHERWIN, T. SMYTH, G. TATTERSALL, B. WARD & K. H. WILTSHIRE (2012): Multi-decadal variability and trends in the temperature of the northwest European continental shelf: A model-data synthesis. *Prog. Oceanogr.* 106: 96-117.
- HUGHES, S. L., N.P. HOLLIDAY, E. COLBOURNE, V. OZHIGIN, H. VALDIMAARSSON, S. ØSTERHUS & K. WILTSHIRE (2009): Comparison of in situ time-series of temperature with gridded sea surface temperature datasets in the North Atlantic. *ICES J. Mar. Sci.* 66: 1467-1479.
- HURRELL, J. W. & C. DESER (2010): North Atlantic climate variability: The role of the North Atlantic Oscillation. *J. Mar. Syst.* 79, 231-244.
- HURRELL, J. W. & R. R. DICKSON (2005): Climate variability over the North Atlantic. In: Stenseth, N. C., G. Ottersen, J. W. Hurrell & A. Belgrano (ed.), *Marine Ecosystems and Climate Variation*. Oxford University Press.
- IGLESIAS-RODRIGUEZ, M. D., P. R. HALLORAN, R. E. RICKABY, I. R. HALL, E. COLMENERO-HIDALGO, J. R. GITTENS, D. R. GREEN, T. TYRRELL, S. J. GIBBS, P. VON DASSOW, E. REHM, E. V. ARMBRUST & K. P. BOESSENKOOL (2008): Phytoplankton calcification in a high-CO₂ world. *Science* 320: 336-340.
- IPCC (2013): Climate change 2013: The physical science basis. Working Group I Contribution to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Stocker T. F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S. K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex & P. M. Midgley (eds.). Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, 1535 pp.
- IPCC (2014): Climate change 2014: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Working Group II Contribution to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Field, C. B., V. R. Barros, D. J. Dokken, K. J. Mach, M. D. Mastrandrea, T. E. Bilir, M. Chatterjee, K. L. Ebi, Y. O. Estrada, R. C. Genova, B. Girma, E. S. Kissel, A. N. Levy, S. MacCracken, P. R. Mastrandrea & L. L. White (eds.) Cambridge University Press.
- JOHNS, D. G., M. EDWARDS & S. D. BATTEN (2001): Arctic boreal plankton species in the Northwest Atlantic. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 58: 2121-2124. doi:10.1139/cjfas-58-11-2121.
- KIRBY, R. R. & G. BEAUGRAND (2009): Trophic amplification of climate warming. *Proc. R. Soc. B* 276: 4095-4103
- KRABERG, A. C., N. WASMUND, J. VANAVERBEKE, D. SCHIEDEK, K. H. WILTSHIRE & N. MIESZKOWSKA (2011): Regime shifts in the marine environment: The scientific basis and political context. *Mar. Pollut. Bull.* 62: 7-20.
- KRISTIANSEN, T., K. F. DRINKWATER, R. G. LOUGH & S. SUNDBY (2011): Recruitment variability in North Atlantic Cod and Match-Mismatch-Dynamics. *PLoS ONE* 6: e17456. doi:10.1371/journal.pone.0017456.
- LANGER, M. R., M. GEISEN, K.-H. BAUMANN, J. KLÄS, U. RIEBESELL, S. THOMAS & J. R. YOUNG (2006): Species-specific responses of calcifying algae

- to changing seawater carbonate chemistry. *Geochim. Geophys. Geosys.* 7: Q09006.
- LEWANDOWSKA, A. & U. SOMMER (2010): Climate change and the spring bloom: a mesocosm study on the influence of light and temperature on phytoplankton and mesozooplankton. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 405: 101-111.
- LINDLEY, J. A. & S. DAYKIN (2005): Variations of *Centropages chierchiae* and *Temora stylifera* (Copepoda: Calanoida) in the north-eastern Atlantic Ocean and western European shelf waters. *ICES J. Mar. Sci.* 62: 869-877.
- LUCZAK, C., G. BEAUGRAND, M. JAFFRÉ & S. LENOIR (2011): Climate change impact on Balearic shearwater through a trophic cascade. *Biol. Letters* 7: 702-705. doi: 10.1098/rsbl.2011.0225.
- MACKAS, D. L., R. GOLDBLATT & A. G. LEWIS (1998): Interdecadal variation in developmental timing of *Neocalanus plumchrus* populations at OSP in the subarctic North Pacific. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 55: 1878-1893.
- MACKAS, D. L., W. GREVE, M. EDWARDS, S. CHIBA, K. TADOKORO, D. ELOIRE, M. G. MAZZOCCHI, S. BATTEN, A. J. RICHARDSON, C. JOHNSON, E. HEAD, A. CONVERSI & T. PELUSO (2012): Changing zooplankton seasonality in a changing ocean: Comparing time series of zooplankton phenology. *Prog. Oceanogr.* 97-100: 31-62.
- MARTENS, P. & J. E. E. BEUSEKOM (2008): Zooplankton response to a warmer northern Wadden Sea. *Helgol. Mar. Res.* 62: 67-75.
- MCQUATTERS-GOLLOP, A. & J. E. VERMAAT (2011): Covariance among North Sea ecosystem state indicators during the past 50 years – Contrasts between coastal and open waters. *J. Sea Res.* 65: 284-292.
- NAVARETTE, S. A., E. A. WIETERS, B. R. BROITMAN & J. C. CASTILLA (2005): Scales of benthic-pelagic coupling and the intensity of species interactions: from recruitment limitation to top-down control. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 102: 18046-18051.
- O'BRIEN, T. D., W. K. W. LI & X. A. G. MORÁN (2012): ICES Phytoplankton and Microbial Plankton Status Report 2009/2010. ICES Cooperative Research Report No. 313. 196 pp.
- O'BRIEN, T. D., P. H. WIEBE & T. FALKENHAUG (2013): ICES Zooplankton Status Report 2010/2011. ICES Cooperative Research Report No. 318. 208 pp.
- OLENINA, I., N. WASMUND, S. HAJDU, I. JURGENSONE, S. GROMISZ, J. KOWNACKA, K. TOMING, D. VAICIUTE & S. OLENIN (2010): Assessing impacts of invasive phytoplankton: The Baltic Sea case. *Mar. Poll. Bull.* 60: 1691-1700.
- ÖSTERBLOM, H., S. HANSEN, U. LARSSON, O. HJERNE, F. WULFF, R. ELMGREN & C. FOLKE (2007): Human-induced trophic cascades and ecological regime shifts in the Baltic Sea. *Ecosystems* 10: 877-889.
- OTTERSEN, G., N. C. STENSETH & J. W. HURRELL (2005): Climatic fluctuations and marine systems: a general introduction to the ecological effects. In N.C. Stenseth, G. Ottersen, J. W. Hurrell & A. Belgrano (Ed.), *Marine Ecosystems and Climate Variation*. Oxford University Press.
- PARMESAN, C., C. DUARTE, E. POLOCZANSKA, A. J. RICHARDSON & M. C. SINGER (2011): Overstretching attribution. *Nature Clim. Change* 1: 2-4.
- POLOCZANSKA, E. S., C. J. BROWN, W. J. SYDEMAN, W. KIESSLING, D. S. SCHOEMAN, P. J. MOORE, K. BRANDER, J. F. BRUNO, L. B. BICKLEY, M. T. BURROWS, C. M. DUARTE, B. S. HALPERN, J. HOLDING, C. V. KAPPEL, M. I. O'CONNOR, J. N. PANDOLFI, C. PARMESAN, F. SCHWING, S. A. THOMPSON & A. J. RICHARDSON (2013): Global imprint of climate change on marine change. *Nature Clim. Change* 3: 919-925.
- PÖRTNER, H.-O. (2002): Climate variations and the physiological basis of temperature dependent biogeography: systemic to molecular hierarchy of thermal tolerance in animals. *Comp. Biochem. Physiol. A* 132: 739-761.
- PÖRTNER, H.-O. & A. P. FARRELL (2008): Ecology: Physiology and climate change. *Science* 322: 690-692.
- REID, P. C., M. EDWARDS, H. G. HUNT & A. J. WARNER (1998): Phytoplankton change in the North Atlantic. *Nature* 391: 546.
- REID, P. C., M. DE FATIMA BORGES & E. SVENDSEN (2001a): A regime shift in the North Sea circa 1988 linked to changes in the North Sea horse mackerel fishery. *Fish. Res.* 50: 163-171.
- REID, P. C., N. P. HOLLIDAY & T. J. SMYTH (2001b): Pulses in the eastern margin current and warmer water off the north west European shelf linked to North Sea ecosystem changes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 215: 283-287
- RICHARDSON, A. J. (2008): In hot water: zooplankton and climate change. *ICES J. Mar. Sci.* 65: 279-295.
- ROUSSEAU, C. S. & W. W. GREGG (2012): Climate variability and phytoplankton composition in the Pacific Ocean. *J. Geophys. Res.* 117. doi: 10.1029/2012/JC008083.
- SCHARFE, M. (2013): Analyse biologischer Langzeitveränderungen auf Basis hydroklimatischer Parameter in der südlichen Nordsee (Helgoland). Dissertation, Universität Hamburg.
- SCHLÜTER, M. H., A. MERICO, K. H. WILTSHIRE, W. GREVE & H. VON STORCH (2008): A statistical analysis of climate variability and ecosystem response in the German Bight. *Ocean Dyn.* 58: 169-186.
- SCHLÜTER, M. H., A. MERICO, M. REGINATTO, M. BOERSMA, K. H. WILTSHIRE & W. GREVE (2010): Phenological shifts of three interacting zooplankton groups in relations to climate change. *Glob. Change Biol.* doi: 10.1111/j.1365-2486.2010.02246.x.
- SCHLÜTER, M. H., A. KRABERG & K. H. WILTSHIRE (2012): Long-term changes in the seasonality of selected diatoms related to grazers and environmental conditions. *J. Sea Res.* 67: 91-97.
- SCHWADERER, A. S. (2006): Missing links – experimentelle Beurteilung von Wachstum & Sukzession im Phytoplankton. Dissertation, Universität Kiel.
- SHARPLES, J., O. N. ROSS, B. E. SCOTT, S. P. R. GREENSTREET & H. FRASER (2006): Inter-annual variability in the timing of stratification and the spring bloom in the North-western North Sea. *Cont. Shelf Res.* 26: 733-751.
- SORTE, C. J. B., S. L. WILLIAMS & J. T. CARLTON (2010): Marine range shifts and species introductions: comparative spread rates and community impacts. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 19: 303-316.
- STOCK, C. A., M. A. ALEXANDER, N. A. BOND, K. M. BRANDER, W. W. L. CHEUNG, E. N. CURCHITSER, T. L. DELWORTH, J. P. DUNNE, S. M. GRIFFIES, M. A. HALTUCH, J. A. HARE, A. B. HALLOWED,

- P. LEHODEY, S. A. LEVIN, J. S. LINK, K. A. ROSE, R.R. RYKACZEWSKI, J. L. SARMIENTO, R. J. STOUFFER, F. B. SCHWING, G. A. VECCHI & F. W. WERNER (2011): On the use of IPCC-class models to assess the impact of climate on Living Marine Resources. *Progr. Oceanogr.* 88: 1-27.
- SÜNDERMANN, J. & T. POHLMANN (2011): A brief analysis of North Sea physics. *Oceanologica* 53: 663-689.
- TOWNSEND, D. W. L. M. CAMMEN, P. M. HOLLIGAN, D. E. CAMPBELL & N. R. PETTIGREW (1994): Causes and consequences of variability in the timing of the spring phytoplankton blooms. *Deep-Sea Res. PT I* 41: 747-765.
- WILTSHIRE, K. H. & B. F. J. MANLY (2004): The warming trend at Helgoland Roads, North Sea: Phytoplankton Response. *Helgoland Mar. Res.* 58: 269-273.
- WILTSHIRE, K. H., A. M. MALZAHN, K. WIRTZ, W. GREVE, S. JANISCH, P. MANGELSDORF, B. F. J. MANLY & M. BOERSMA (2008): Resilience of North Sea phytoplankton spring bloom dynamics: An analysis of long-term data at Helgoland Roads. *Limnol. Oceanogr.* 53: 1294-1302.
- WILTSHIRE, K. H., A. KRABERG, I. BARTSCH, M. BOERSMA, H.-D. FRANKE, J. FREUND & C. GEBÜHR, G. GERDTS, K. STOCKMANN & A. WICHELS (2010): Helgoland Roads, North Sea: 45 Years of Change. *Estuar. Coasts* 33, 295-310.
- WINDER, M. & U. SOMMER (2012): Phytoplankton response to a changing climate. *Hydrobiologia* 698: 5-16.

Kontakt:

- Dr. Mirco Scharfe (mirco.scharfe@awi.de)
 Dr. Alexandra Kraberg (alexandra.kraberg@awi.de)
 Prof. Dr. Karen H. Wiltshire (karen.wiltshire@awi.de)
 Prof. Dr. Maarten Boersma (maarten.boersma@awi.de)
 Alfred-Wegener Institut Helmholtz Zentrum für Polar- und Meeresforschung - Biologische Anstalt Helgoland.

Scharfe, M., A. Kraberg, K. H. Wiltshire & M. Boersma (2014): Klimawandel und Plankton. In: Lozán, J. L., Grassl, H., Karbe, L. & G. Jendritzky (Hrsg.). *Warnsignal Klima: Gefahren für Pflanzen, Tiere und Menschen*. 2. Auflage. Elektron. Veröffent. (Kap.2.1) - www.warnsignale.uni-hamburg.de.