



WBGU

WISSENSCHAFTLICHER BEIRAT DER BUNDESREGIERUNG
GLOBALE UMWELTVERÄNDERUNGEN

materialien

Hans-Otto Pörtner:
Auswirkungen von Temperaturerhöhung und
CO₂-Eintrag auf die marine Biosphäre

Externe Expertise für das WBGU-Sondergutachten
"Die Zukunft der Meere – zu warm, zu hoch, zu sauer"

Berlin 2006

Externe Expertise für das WBGU-Sondergutachten
"Die Zukunft der Meere – zu warm, zu hoch, zu sauer"
Berlin: WBGU
ISBN 3-936191-13-1
Verfügbar als Volltext im Internet unter http://www.wbgu.de/wbgu_sn2006.html

Autor: Hans-Otto Pörtner
Titel: Auswirkungen von Temperaturerhöhung und CO₂-Eintrag auf die marine Biosphäre
Bremerhaven, Berlin 2006
Veröffentlicht als Volltext im Internet unter http://www.wbgu.de/wbgu_sn2006_ex04.pdf

Wissenschaftlicher Beirat der Bundesregierung Globale Umweltveränderungen
Geschäftsstelle
Reichpietschufer 60–62, 8. OG.
10785 Berlin

Telefon (030) 263948 0
Fax (030) 263948 50
E-Mail wbgu@wbgu.de
Internet <http://www.wbgu.de>

Alle WBGU-Gutachten können von der Internetwebsite <http://www.wbgu.de> in deutscher und englischer Sprache herunter geladen werden.

© 2006, **WBGU**

Auswirkungen von CO₂-Eintrag und Temperaturerhöhung auf die marine Biosphäre

Expertise im Auftrag des Wissenschaftlichen Beirats der Bundesregierung Globale Umweltveränderungen (WBGU)

Durchführung:

Prof. Dr. Hans O. Pörtner

Alfred-Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung, Ökophysiologie mariner Tiere
D-27515 Bremerhaven, F.R.G.

Korrespondenz:

Prof. Dr. H.O. Pörtner

Ökophysiologie mariner Tiere

Alfred-Wegener-Institut

für Polar- und Meeresforschung

Am Handelshafen 12

D-27570 Bremerhaven

Tel: ++49 471 4831 1307, Fax: ++49 471 4831 1149,

email: hpoertner@awi-bremerhaven.de

1. Einführung: CO₂ und Temperatur als marine Umweltfaktoren
2. Beobachtungen und Vorhersagbarkeit von Klimaeffekten auf marine Ökosysteme
 - 2.1. *Temperatur*
 - 2.2. *CO₂*
3. Temperatureffekte auf marine Organismen: Physiologischer Hintergrund
4. CO₂-Effekte auf marine Organismen: Physiologischer Hintergrund
 - 4.1. *CO₂-Wirkungen auf Photosynthese, Kalzifizierung und biologische Pumpe*
 - 4.2. *Weitere CO₂-Wirkungen auf wasseratmende Tiere*
5. Kurz- und Langzeiteffekte von CO₂ bei Tieren
 - 5.1. *Akute CO₂-Effekte*
 - 5.2. *Chronische CO₂-Effekte*
6. Synergistische Effekte von CO₂, Temperaturextremen und Hypoxie
7. Szenarien und Effekte gezielter CO₂-Anreicherung im Ozean
 - 7.1. *Speicherung in der Tiefsee*
 - 7.2. *Karbonat-Neutralisierung („Kalkung“)*
8. Forschungsbedarf
 - 8.1. *Konzepte*
 - 8.2. *Umsetzung*
 - 8.3. *Perspektive*
9. Synthese, Bewertung und Ausblick
10. Handlungsempfehlungen

1. Einführung: CO₂ und Temperatur als marine Umweltfaktoren

Aufgrund ihres großen Volumens, ihres Anteils von 70% an der Erdoberfläche und ihrer Fähigkeit zur Pufferung des aufgenommenen CO₂ haben die Ozeane in den letzten 200 Jahren etwa die Hälfte aller anthropogenen CO₂-Emissionen, vor allem aus der Verbrennung fossiler Brennstoffe aufgenommen, insgesamt über 120 Gt C (440 Gt CO₂, Sabine et al., 2004). Das durch menschliche Aktivitäten produzierte CO₂ dringt in die Oberflächenschichten des Ozeans ein und gelangt mit den Meeresströmungen über Zeiträume von mehreren hundert Jahren auch in die tieferen Meeresschichten. Derzeit nehmen die Ozeane pro Jahr etwa 2 von 6 Gt C aus menschlicher Aktivität auf, der biologische Beitrag des Ozeans ist damit ähnlich groß wie der der terrestrischen Biosphäre. Allerdings nimmt die Fähigkeit des Ozeans zur CO₂-Aufnahme aufgrund reduzierter Pufferfähigkeit mit steigenden atmosphärischen CO₂-Gehalten ab. Der derzeitige Anstieg des CO₂ in der Atmosphäre erfolgt etwa 100-fach schneller als am Ende der letzten Eiszeiten, als das CO₂ um etwa 80 ppm in 6000 Jahren anstieg (IPCC 2001). Mit ca. 380 ppm ist der derzeitige CO₂-Gehalt in der Atmosphäre der höchste in den letzten 420 000, womöglich mehreren 10 Millionen Jahren (IPCC 2001). Der Ozean erscheint aufgrund seiner hohen Speicherkapazität zunächst als geeigneter Ort für die Entsorgung von CO₂. Gleichzeitig entfaltet das CO₂ jedoch spezifische Wirkungen auf die Biosphäre, die eine Nutzung dieser Speicherkapazität zumindest einschränken. Diese Wirkungen gehen über die potentielle Veränderung von Stoffflüssen hinaus und betreffen die geographische Verbreitung und das Überleben von Arten und Populationen in ihren angestammten Lebensräumen.

Der aktuelle Trend des in der Atmosphäre ansteigenden, vom Menschen produzierten CO₂ geht außerdem mit regional spezifischen Veränderungen in anderen Klimafaktoren einher, vor allem mit steigenden Temperaturen und ihrer Variabilität (IPCC 2001). Globale Erwärmung allein zeigt bereits Wirkungen auf die geographische Verbreitung mariner and terrestrischer Tiere mit der Konsequenz, dass einzelne Arten und im Falle von Korallenriffen sogar Ökosysteme lokal ausgelöscht werden (Parmesan and Yohe, 2003; Thomas et al., 2004, Perry et al., 2005, Hoegh-Guldberg, 2005). Diese Beobachtungen sind vor dem Hintergrund zu bewerten, dass die großräumige geographische Verbreitung von höheren Organismen, darunter auch die Verbreitung der wasseratmenden, wechselwarmen Meerestieren entscheidend von der Temperatur geprägt wird. Neben der Temperatur sind jedoch auch Geomorphologie, Meeresströmungen, Wassertiefe und Schichtung von Wassermassen, Salzgehalt, Nahrungsangebot und die Konkurrenz um die Nahrung sowie die (überwiegende) Lebensweise am Meeresboden (z.B. sessil oder mobil im Benthos) oder schwebend bzw. aktiv schwimmend im freien Wasser (Pelagial) von großer Bedeutung für die Biogeographie und die Funktionsstruktur von Ökosystemen. Dabei erreichen die Organismen je nach Mobilität und je nach Toleranzfenster für physikalische Umgebungsfaktoren einen mehr oder weniger großen Aktionsradius. Dies gilt auch für ihre Fortpflanzungsstadien (Eier oder Spermien) sowie die unterschiedlichen Lebensstadien (z.B. Larvalstadien im Unterschied zu den Adulten), wobei die Toleranz und die Lebensweise von Larven und erwachsenen Organismen völlig verschieden sein kann (z.B. frei schwebend im Larvenstadium und sesshaft als erwachsene Tiere). Entscheidend ist auch, wie schnell sich eine Art durch Wanderung oder Fortpflanzung ausbreiten und einem sich ändernden Klima folgen kann und ob Fortpflanzungs-, Larvenstadien oder erwachsene Tiere in der Lage sind, geographische Barrieren wie Tiefseegräben oder die zirkum-antarktische Meeresströmung zu überwinden.

Obwohl einige mobile Arten wie Thunfische, Kalmare oder Haie weite Wanderungen durchführen, ist auch unter diesen wechselwarmen Meerestieren keine Art bekannt, die von

den Polen bis zu den Tropen verbreitet ist. Nur unter Meeressäugern und Vögeln gibt es Arten (z.B. einige Wale, Seeschwalben), die aufgrund ihrer Warmblütigkeit zumindest zeitweise in allen geographischen Breiten leben oder sie auf ihren Wanderungen durchqueren können, z.B. die Tropen auf dem Weg von der Antarktis bis in die Arktis. Aber auch Vögel und Säuger zeigen eine Spezialisierung auf das Klima ihrer Umgebung, z.B. wenn sie auf bestimmte, möglicherweise kalt angepasste Nahrungsorganismen spezialisiert sind. Auch die Dichte oder der Zeitpunkt der Verfügbarkeit von Beuteorganismen kann temperaturabhängig sein. Zudem können Warmblüter besondere Anpassungen an Kälte oder Wärme entwickelt haben, wodurch sie wiederum empfindlich gegen das jeweils andere Ende des Temperaturspektrums sind. Wechselwarme Tiere sind dagegen generell auf das Temperaturspektrum ihrer Lebensräume spezialisiert. Dies gilt auch für Tiefseeorganismen, denen bei stabil niedrigen Temperaturen und hoher Mobilität eine globale Verbreitung möglich wäre. Es ist unbekannt, wie weit die geographische Verbreitung von Tiefseearten tatsächlich reicht.

Pauschal betrachtet leben unter den wechselwarmen Arten die Tiere der Antarktis in einem extrem engen Temperaturbereich (Kalt-Stenothermie), während Tiere in gemäßigten Breiten weite Temperaturschwankungen tolerieren und dementsprechend eine weite geographische Verbreitung aufweisen (Eurythermie). Trotzdem gibt es artspezifische Unterschiede in der Temperaturtoleranz, vor allem in der Kältetoleranz, und in der resultierenden geographischen Verbreitung. Dieser Schlüsselrolle der Temperatur entsprechend sind Auswirkungen von dekadischen Klimaschwankungen auf marine Gemeinschaften und Populationen seit langem bekannt (Cushing, 1982; Beamish, 1995; Bakun, 1996). Phasen der globalen Erwärmung sind mit einer Verschiebung der geographischen Verbreitung von Phytoplankton, Makroalgen und von marin-ektothermen Tieren entlang einem latitudinalen Gradienten verbunden, d.h. mit einer polwärtigen Verschiebung von Verbreitungsgebieten (Lüning, 1990, Southward et al., 1995, Harrington et al., 1999, Walther et al., 2002, Parmesan and Yohe, 2003, Root et al., 2003). Die Bedeutung dieser Beobachtungen ist jedoch solange unzureichend klar, wie das Ursache-Wirkungsverständnis unvollständig ist (Jensen, 2003). Die Erwärmung der Atmosphäre beeinflusst marine Arten und Populationen während aller Lebensphasen direkt oder auch indirekt. Direkte Wirkungen treten dann auf, wenn Extremtemperaturen die Toleranzgrenzen einer Art überschreiten. Indirekte Wirkungen resultieren aus Veränderungen im Artenspektrum der Ökosysteme, z.B. bei Veränderungen der Nahrungskette, wenn vorher vorhandene Nahrungsorganismen fehlen. Diese Wirkungen können aber wiederum aus den direkten Wirkungen auf einzelne Arten resultieren. Der heutige Zustand von Ökosystemen ist dabei nur ein scheinbarer Endpunkt einer erdgeschichtlichen Entwicklung bzw. er stellt ein Fließgleichgewicht dar, das u.a. temperaturabhängig ist. Ein generelles Verständnis von Ursache und Wirkung ist eine wesentliche Voraussetzung für die Bewertung dieser Prozesse im globalen Klimawandel und auch für die Bewertung der Bedeutung von erdgeschichtlichen Klimageschwindungen für die Abläufe der Evolution.

Im Rahmen der derzeitigen Erwärmungsphase wurde auch für die Deutsche Bucht ein Anstieg der durchschnittlichen Wassertemperatur und eine zunehmende Häufigkeit extremer Klimaereignisse gezeigt (**Abb. 1**).

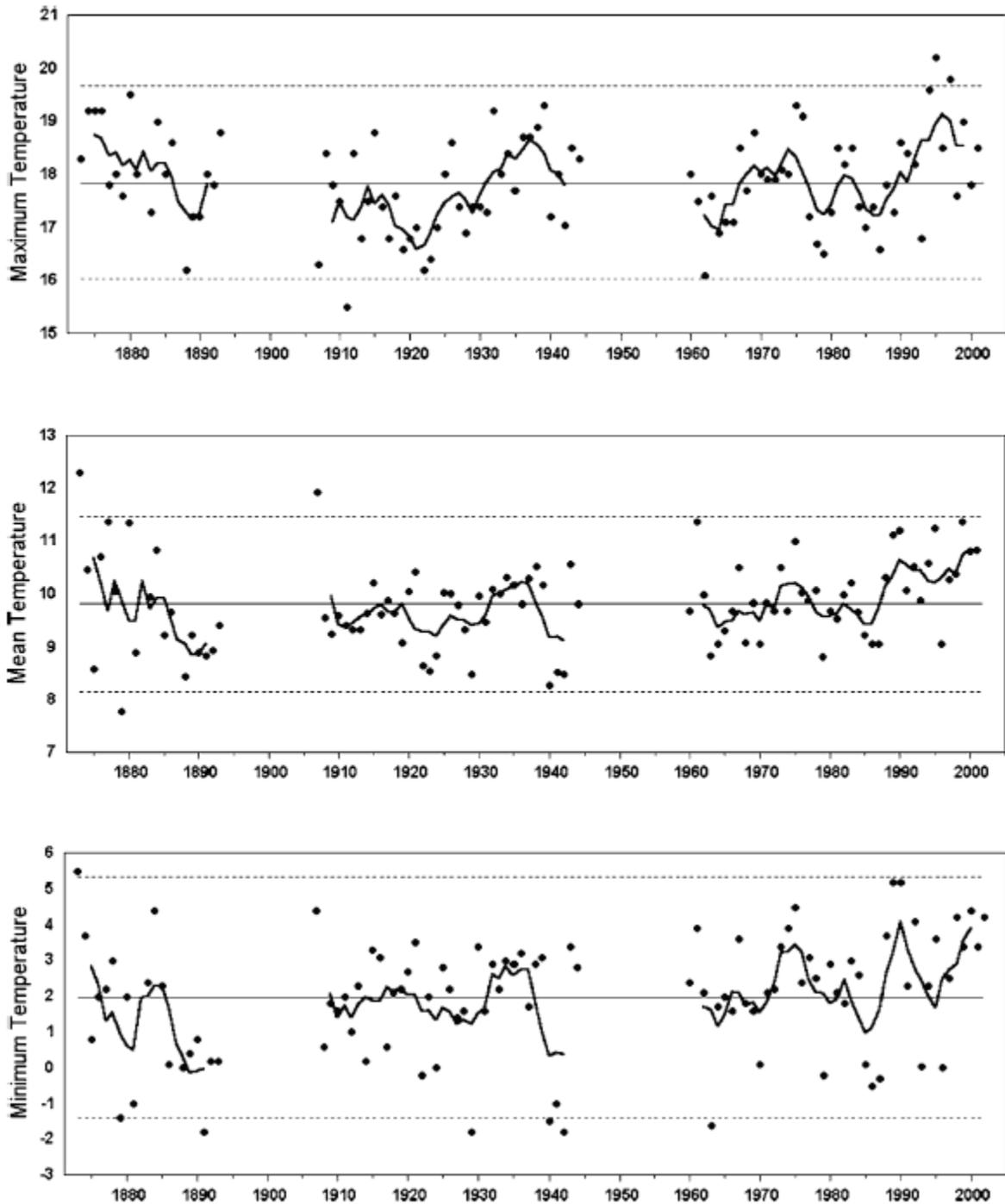


Abb. 1: Jährliche Minima, Maxima und Mittelwerte der Oberflächentemperaturen in der südlichen Nordsee (°C, gefüllte Symbole stellen die Werte jedes Jahres dar, schwarze Linien die kurzfristige Veränderlichkeit der jährlichen Mittelwerte, gestrichelte Linien die Grenzen der Standardabweichung und die Variabilität ohne Langzeittrends (aus Wiltshire und Manly, 2004).

Während der letzten 40 Jahre, vor allem seit Mitte der 80er Jahre stieg die durchschnittliche Wassertemperatur an der Helgoländer Reede um 1.13°C (Wiltshire und Manly, 2004). Dies entspricht etwa dem Temperaturanstieg im Westlichen Englischen Kanal um 1°C , ebenfalls seit Mitte der 80er Jahre (Hawkins et al., 2003). Kalte Winter (bei einer

Oberflächentemperatur um -1°C) traten bis 1944 etwa einmal in 10 Jahren auf, aber nur einmal seit 1960 (Wiltshire und Manly, 2004). Der Erwärmungstrend ist mit einem Anstieg der Salinität durch erhöhten Influx atlantischen Wassers verbunden (Edwards et al., 2002). Modellrechnungen sagen für die nächsten 90 bis 100 Jahre eine weitere Zunahme der Oberflächentemperatur voraus, für die nördliche Nordsee um etwa 1.67 bis 2.98°C . In der flacheren südlichen Nordsee könnten die Werte von 2000 bis 2099 um 3.06 bis 3.84°C steigen (Sheppard, 2004). Diese Erwärmung wird von einem globalen Anstieg des Meeresspiegels um 13 - 68 cm bis 2050 begleitet, sowie durch eine Zunahme der Frequenz extremer Wetterlagen und Sturmereignisse.

Steigende Temperaturen sind auch in antarktischen Meeren feststellbar. Hier haben die Durchschnittstemperaturen in einer Tiefe zwischen 700 und 1100 m um 0.17°C zwischen den 50er und 80er Jahren des letzten Jahrhunderts zugenommen (Gille, 2002). Dieser Trend hat sich etwas später auch in der durchschnittlichen Temperatur des gesamten Ozeans zwischen 50 bis 90°S manifestiert und seitdem fortgesetzt (Chapman und Walsh, 2005a). Die Prognose, dass die Lufttemperaturen an der Erdoberfläche zwischen 2001 und 2100 nicht nur an der Halbinsel, sondern auch auf dem Kontinent steigen werden (Chapman und Walsh, 2005a) lassen auch für den Ozean eine Fortsetzung dieses Trends erwarten. Für die Arktis prognostizieren alle Modelle eine Erwärmung im 21. Jahrhundert, die im Herbst und Winter am größten ist. Schon bisher erreicht sie zu dieser Zeit auch im globalen Vergleich die größten Ausmaße (Chapman und Walsh, 2005b). In den letzten 50 Jahren haben die Lufttemperaturen an der Erdoberfläche im Winter bereits um 3 - 4°C zugenommen. Die Sommer-Eisbedeckung ist um 15 - 20% zurückgegangen. Prognosen für das 21. Jahrhundert in der Arktis sind mit großen Unsicherheiten behaftet und reichen für die Atmosphäre je nach Emissionsszenario und Klimamodell von weiteren $+1$ bis $+9^{\circ}\text{C}$.

Neben den aktuellen Trends der Erwärmung und Eutrophierung wirkt jedoch auch die anthropogene CO_2 -Produktion direkt auf marine Organismen und Ökosysteme. Diese Zusammenhänge gewinnen zunehmend internationale Aufmerksamkeit (zum Beispiel Cicerone et al., 2004a,b, Orr et al., 2005 über ein UNESCO-Symposium: Oceans in a High- CO_2 World, <http://ioc.unesco.org/iocweb/co2panel/HighOceanCO2.htm>, oder eine entsprechende Diskussion im Rahmen von OSPAR, <http://odin.dep.no/md/english/news/news/022051-210039/dok-bn.html>, s.a. <http://ioc.unesco.org/ioccp/HighCO2World.htm>). Wenn der atmosphärische CO_2 -Partialdruck steigt, nimmt die im Wasser physikalisch gelöste CO_2 -Menge dem Gesetz von Henry entsprechend zu und erreicht Konzentrationen, die aufgrund ähnlicher „Löslichkeiten“ in Wasser und Luft in beiden Medien an der Grenzfläche Ozean-Atmosphäre ähnlich hoch sind. Die Zunahme der CO_2 -Konzentration in den oberen Meeresschichten und die dadurch veränderte Physikochemie des Wassers sind bereits seit einigen Jahrzehnten nachweisbar (Chen und Millero 1979; Brewer et al., 1997). Das gesamte CO_2 -Budget des Ozeans besteht zu etwa 1% aus physikalisch gelöstem CO_2 incl. H_2CO_3 , sowie zu etwa 91% aus Bikarbonat (HCO_3^-) und zu etwa 8% aus Karbonat (CO_3^{2-}). Im Jahre 1996 hatte Modellrechnungen zufolge die Akkumulation von CO_2 in den Oberflächenschichten des Meeres im Vergleich zu vorindustriellen Zeiten bereits eine Abnahme des Säuregrades im Wasser von 0.1 pH-Einheiten verursacht (Haugan and Drange, 1996, **Abb. 2**), entsprechend einer Zunahme der H^+ -Ionenaktivität um 30% .

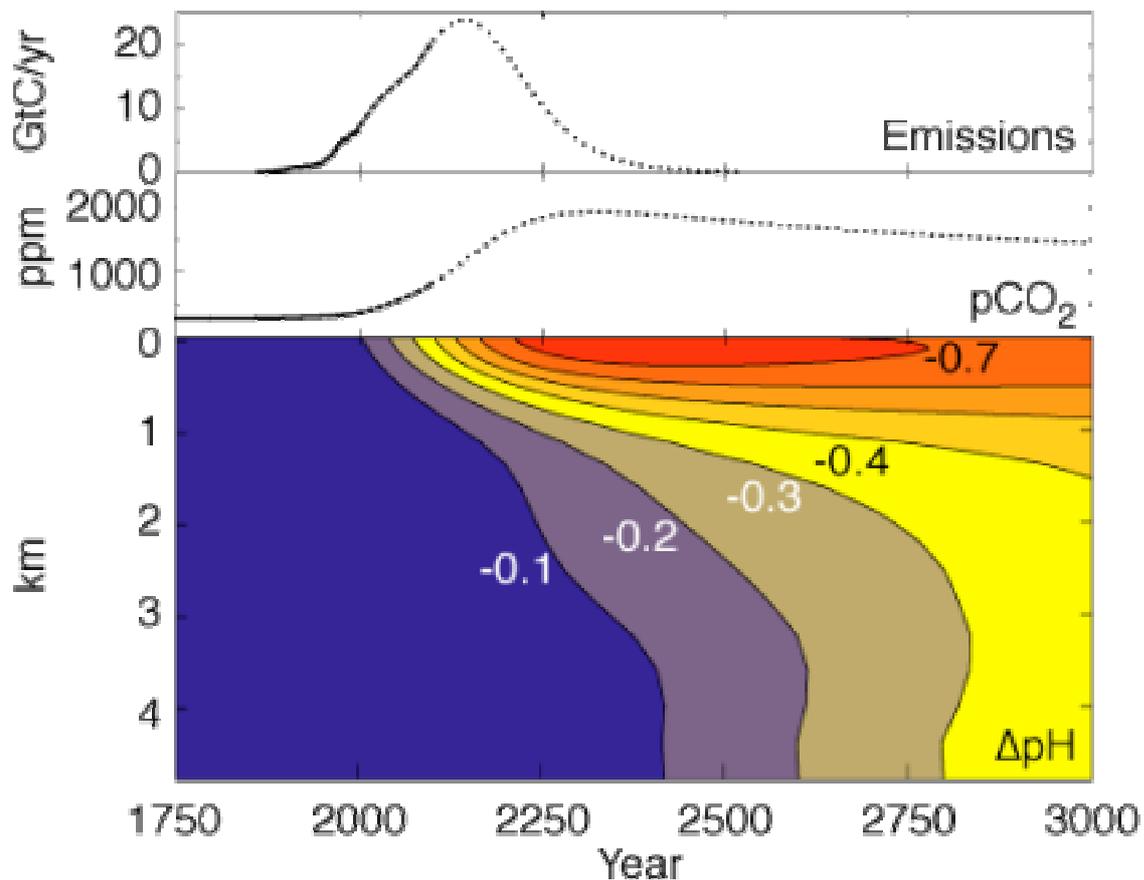


Abb. 2: Mathematische Simulation der pH-Werte des Ozeans in unterschiedlichen Wassertiefen bei steigenden atmosphärischen CO_2 -Konzentrationen und zeitabhängiger Aufnahme und Verteilung des CO_2 im Meer (aus Caldeira and Wickett, 2003). Die kumulativen Emissionen wurden mit 18.000 Gt CO_2 nach 2000 angenommen. Seit etwa 1800 hat der pH der Ozeanoberfläche ausgehend von einem Durchschnittswert von etwa 8.2 bereits um etwa 0.1 pH Einheit und die Karbonatkonzentration um etwa $40 \mu\text{mol/kg}$ abgenommen.

Mittelfristig werden atmosphärische CO_2 -Konzentrationen erwartet, die bei fortgesetzter Nutzung fossiler Brennstoffe im Jahre 2100 von aktuell 380 ppm ($p\text{CO}_2 = 380 \mu\text{atm}$) auf mehr als 750 ppm (IPCC scenario IS92a; Houghton et al. 2001) oder sogar über 1000 ppm (Raven et al., 2005) steigen werden bzw. über 1500 ppm ($p\text{CO}_2 = 1\,500 \mu\text{atm}$) zwischen 2100 und 2200 erreichen (e.g. Wigley et al., 1996). Dies wird zu einer Abnahme der pH-Werte in den oberen Meeresschichten um 0.3 bis 0.5 Einheiten bis 2100 führen (Zeebe and Wolf-Gladrow 2001, Caldeira und Wickett, 2005). Bei Werten von 1900 ppm im Jahre 2300 wird schließlich eine Ansäuerung des Oberflächenwassers um 0.77 pH-Einheiten erwartet (Caldeira und Wickett, 2003, **Abb. 2**).

Auch wenn die Empfehlungen des IPCC zur Reduktion der CO_2 -Emissionen greifen, ist zu erwarten, dass die atmosphärische CO_2 -Konzentration nur auf einem erhöhten Niveau von 550 ppm oder eher noch höher stabilisiert wird (vergl. Caldeira und Wickett, 2005). Bei Stabilisierung auf einem solchermaßen erhöhten Niveau resultieren signifikante physikochemische Veränderungen im Meerwasser, und dementsprechend ist mit signifikanten Auswirkungen dieser CO_2 -Konzentrationen auf marine Ökosysteme zu rechnen. Dabei muss eine Stabilisierung auf 550 ppm aus heutiger Sicht als eher optimistisches Szenario eingestuft werden.

Die Bedeutung möglicher CO₂-Effekte und einer begrenzten Anpassungsfähigkeit von marinen Organismen (von Mikroben über Phytoplankton bis zu Tieren) an wechselnde CO₂-Konzentrationen wird durch aktuelle Diskussionen unterstrichen, nach denen aquatische CO₂-Oszillationen eine Schlüsselrolle im Perm-Trias Massensterben gespielt haben (Knoll et al., 1996, Bambach et al., 2002, Berner, 2002). Der Verlauf der Evolutionsgeschichte könnte also entscheidend von der atmosphärischen CO₂-Konzentration beeinflusst worden sein. So ist denkbar, dass die Evolution hochaktiver mariner Lebensformen in der Erdgeschichte erst mit der Reduktion atmosphärischer CO₂-Werte möglich geworden ist. In der kambrischen Atmosphäre lagen die CO₂-Werte bei etwa 0.5% (d.h. einem pCO₂ von etwa 0.5 kPa oder 5000 µatm = ppm Atmosphärendruck), und die atmosphärischen Mittelwerte fielen mehr oder weniger kontinuierlich in den anschließenden Phasen der Erdgeschichte (cf. Dudley, 1998, **Abb. 3**). Vor kurzem schlugen Cornette et al. (2002) vor, dass es einen Zusammenhang zwischen atmosphärischer CO₂-Konzentration und der Rate der Diversifizierung der Arten im Meer gegeben habe, wobei allerdings Mechanismen und Zeitskalen unklar sind.

Auch aktuell ist CO₂ ein abiotischer Faktor, der in einigen marinen Lebensbereichen stark schwanken kann. Er bleibt zwar in vielen pelagischen Bereichen des Meeres konstant, doch schwanken CO₂-Konzentrationen vor allem dort, wo exzessive Atmung erfolgt und der Austausch mit der Atmosphäre oder dem offenen Meer zumindest zeitweise behindert ist. Dies ist in Gebieten mit reichem pflanzlichem und tierischem Leben der Fall, z.B. in Felstümpeln der Gezeitenzone, wo bei Nacht keine Photosynthese stattfindet und den verbrauchten Sauerstoff ersetzt bzw. akkumuliertes CO₂ beseitigt (Truchot and Duhamel-Jouve, 1980, Morris and Taylor, 1983). Bei niedrigen Wassertemperaturen ist durch erhöhte Löslichkeit die CO₂-Aufnahme erhöht, wohingegen Erwärmung die CO₂-Freisetzung begünstigt. Die Variabilität von pH und CO₂-Partialdruck im Meerwasser wird demnach von Wassertemperaturen, Meeresströmungen, vom CO₂-Verbrauch durch Photosyntheseaktivität an der Meeresoberfläche, oder von der Sauerstoffzehrung bei hohem Gehalt an organischem Material in tieferen Zonen bestimmt. Dementsprechend steigt der CO₂-Partialdruck im Meerwasser in den großräumigen Meeresströmungen („conveyor belt“) auf dem Weg vom Nord-Atlantik in den Nord-Pazifik an und der pH-Wert des Wassers wird erniedrigt. In der O₂-Minimalschicht des Nord-Pazifiks finden sich dementsprechend CO₂-Partialdrücke von 1200 µatm, während die entsprechenden Werte im Nord-Atlantik eher bei 500 µatm liegen (Millero, 1996). Auch in Auftriebsgebieten sind die pH-Werte an der Oberfläche erniedrigt, bzw. die CO₂-Partialdrücke erhöht. Ausgehend von einem leicht alkalischen pH-Wert um 8.2 an der Oberfläche kann insgesamt je nach Region, Jahreszeit und Phytoplanktonaktivität eine pH-Variabilität von mehr als ±0.3 pH-Einheiten resultieren (Hinga, 2002).

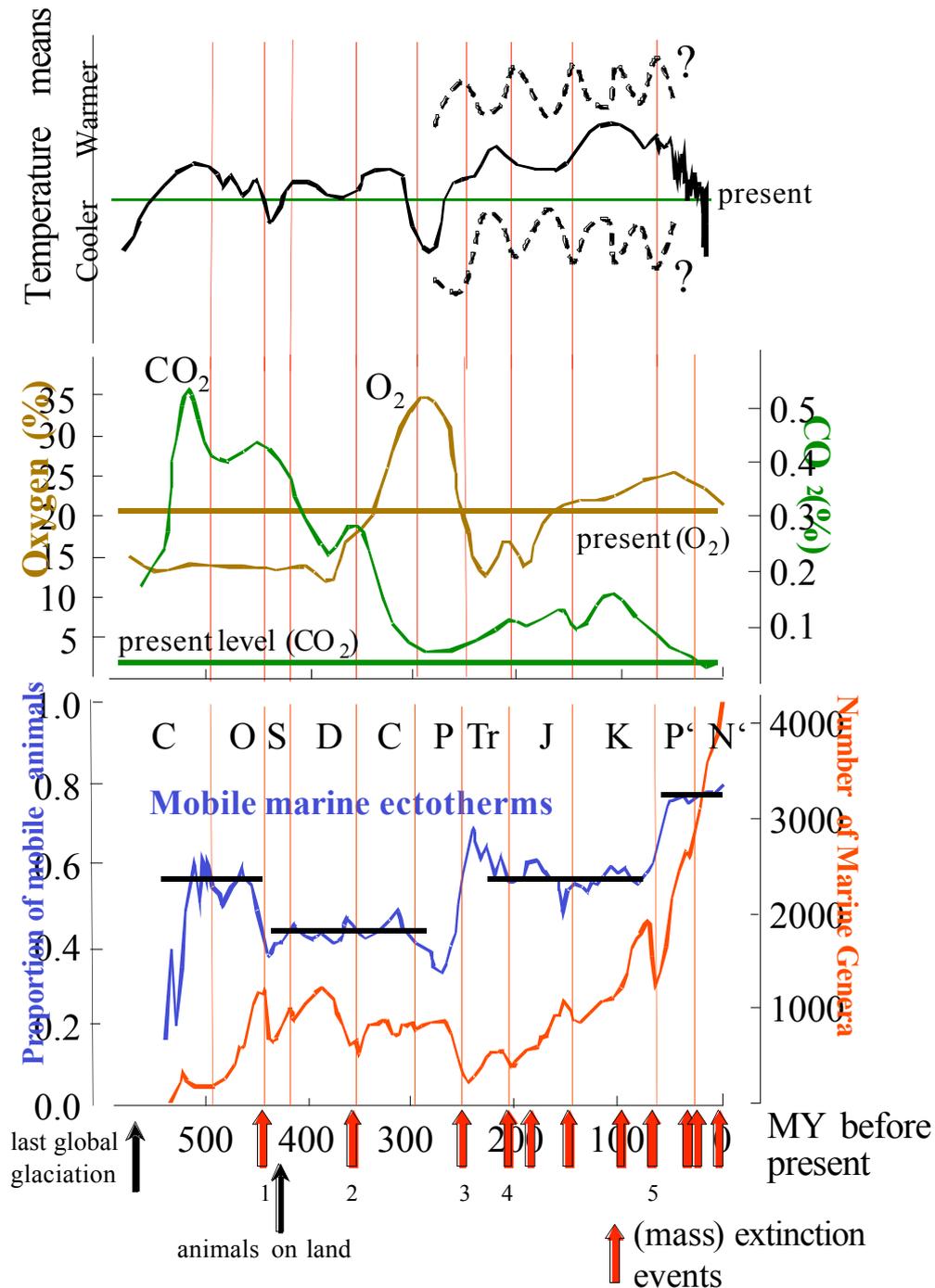


Abb. 3: Veränderlichkeit der mittleren globalen Temperatur und der atmosphärischen Sauerstoff- und CO₂-Gehalte in der Erdgeschichte im Vergleich zu den aktuell herrschenden Werten (aus Pörtner et al., 2005d, nach Daten von Dudley, 1998, Berner and Kothavala, 2001, Huch et al., 2001 und Bambach et al., 2002). Der Vergleich mit dem Ablauf der Evolution mariner Fauna steht im Einklang mit der Hypothese, dass hohe CO₂-Gehalte und niedrige Sauerstoffgehalte Tiere mit niedrigen Stoffwechselraten begünstigen. Bei hohen Sauerstoff- und niedrigen CO₂-Gehalten erfolgte schließlich eine stufenweise Verschiebung zu mobileren Tierarten, beginnend mit dem Perm-Trias Massensterben. Hier werden starke CO₂-Schwankungen im Wasser als Auslöser für das Massensterben diskutiert, doch wären wohl vor

allem extreme Temperaturschwankungen wichtig. Der Anstieg des Leistungsniveaus hat möglicherweise den exponentiellen Anstieg der Zahl der Gattungen während der letzten 55 bis 65 Millionen Jahre unterstützt. Diese Muster stehen im Einklang mit der Hypothese, dass Toleranz gegenüber hoher Temperaturvariabilität einschließlich kalter Temperaturen mit einem Anstieg des Aktivitätsniveaus und des Energieumsatzes einhergeht (Pörtner, 2004).

Der CO₂-Gehalt fluktuiert auch in marinen Sedimenten (z.B. bei Niedrigwasser) oder in hypoxem Bodenwasser, wenn dort organisches Material angereichert wird und erhöhten Sauerstoffverbrauch und schließlich anaeroben Stoffwechsel von Bakterien, Meio- und Makrofauna in einer Umgebung auslöst, wo die Mischung mit dem Oberflächenwasser gering ist. CO₂-Partialdrücke von 1.60 kPa (16 000 µatm) sind in anoxer Umgebung denkbar (Knoll et al., 1996). Spezielle Lebensräume haben sich vorrangig in Tiefseegebieten entwickelt. Dabei sind diese Bereiche im Schwarzen Meer anox, weil dort keine laterale Sauerstoffzufuhr durch Meeresströmungen stattfindet. Vulkanische Emissionen reichern die Tiefsee z.B. in der Nähe von Hydrothermalquellen mit CO₂ an, gleichzeitig ist Sauerstoff vorhanden und erlaubt höheres Leben. Dort sind hohe CO₂-Partialdrücke von 8.00 kPa (80 000 µatm) gemessen worden, die von der hydrothermalen Fauna wie den Vestimentifera (Riesentrüffelwürmer) für die CO₂-Fixierung durch symbiontische Bakterien genutzt wird (Childress et al., 1993). Insgesamt erstreckt sich das Spektrum der Anpassungen marinen Lebens an unterschiedliche CO₂-Gehalte des Wassers von Formen, die an permanent erhöhte CO₂-Konzentrationen gewöhnt sind (z.B. an Tiefseequellen), über solche, die nur vorübergehend erhöhte CO₂-Werte erfahren (z.B. in der Gezeitenzone), hin zu Lebensformen, die bei permanent niedrigen Werten leben (z.B. im Pelagial) und ggf. gegenüber Erhöhungen sehr empfindlich reagieren.

2. Beobachtungen und Vorhersagbarkeit von Klimaeffekten auf marine Ökosysteme

2.1. Temperatur

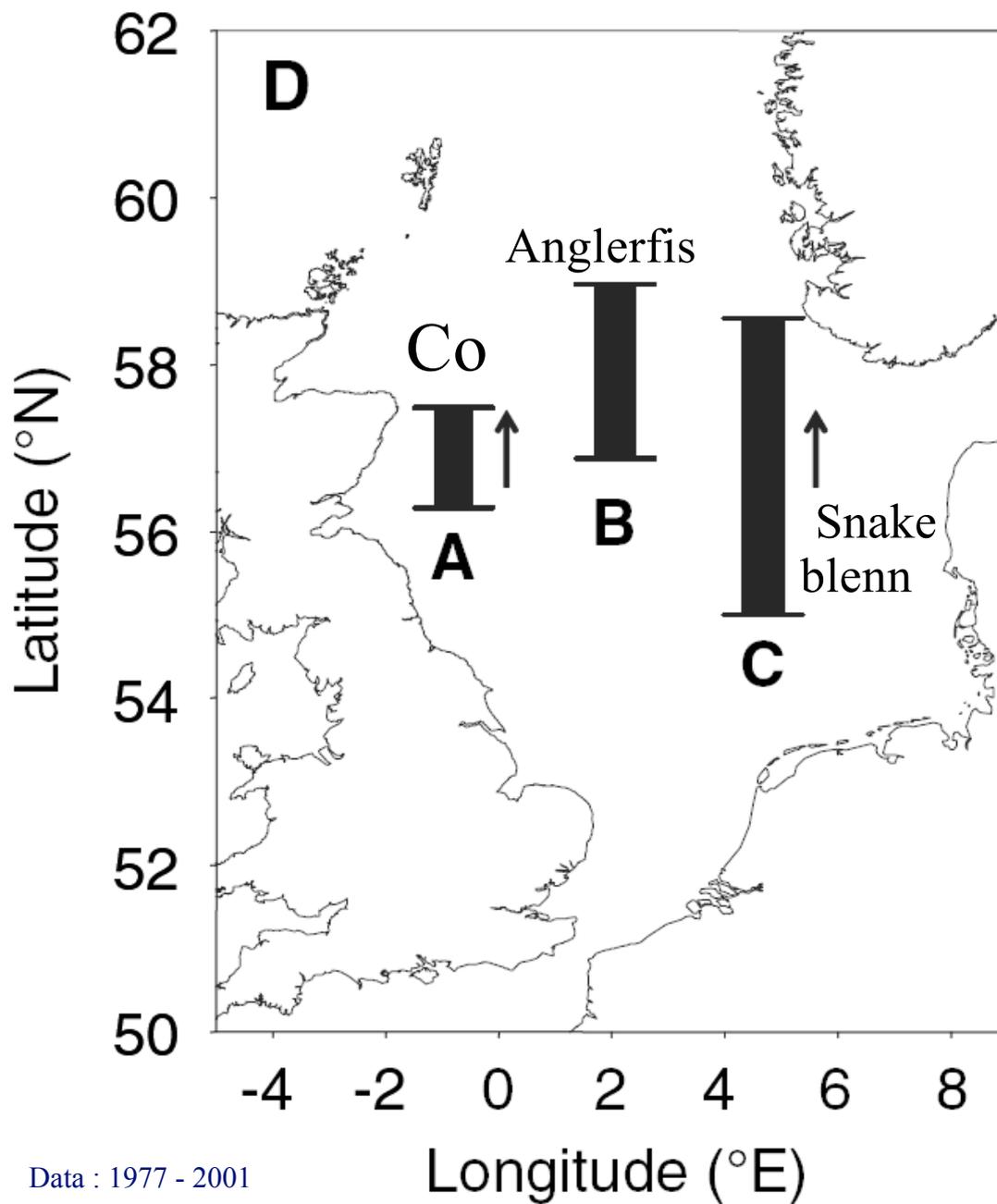
Klimatisch bedingte Veränderungen in marinen Ökosystemen (z.B.) sind durch aktuelle Feldbeobachtungen und Analysen von Zeitreihen bereits relativ gut dokumentiert. Empirische Beobachtungen zeigen in der Folge von aktuellen Klimaschwankungen Veränderungen von Biomasse, Verschiebungen in der Artenzusammensetzung und -häufigkeit (Abundanz), in der saisonalen Aktivität, in Wachstumsmustern und -perioden sowie in der biogeographischen Verbreitung. Diese Veränderungen werden überwiegend der Temperatur unter Beteiligung anderer physikalischer Faktoren wie z.B. der veränderlichen Hydrographie zugeschrieben. Viele Schlussfolgerungen stützen sich auf statistische Analysen der Beziehungen zwischen ökologischen Befunden und großräumigen Klimaindikatoren wie die Nordatlantische Oszillation (NAO), oder die El Nino Südliche Oszillation (ENSO) (Root et al., 2003, Stenseth et al., 2002, 2003). Klare Vorhersagen von Veränderungen in Ökosystemen im Klimawandel sind jedoch vor allem aufgrund eines unzureichenden Ursache-Wirkungsverständnisses auf den verschiedenen Ebenen biologischer Organisation noch nicht möglich. Dabei sind die Muster der klimatisch bedingten saisonalen und regionalen Temperaturveränderungen bereits relativ gut vorhersagbar (s. 1.).

Neben der Wirkung einzelner Klimafaktoren wie Temperatur und CO₂ auf einzelne Arten ist auch die Synchronisierung von licht-, temperatur- und nahrungsabhängigen Prozessen verändert. Dies liegt daran, dass einzelne Arten z.B. aufgrund mehr oder weniger unterschiedlicher Temperaturfenster in unterschiedlichem Ausmaß und teilweise gegenläufig betroffen sind und dadurch auch biotische Interaktionen verändert werden. Der resultierende „Mismatch“ (Cushing, 1982, 1995) zwischen der zeitlichen Entwicklung sensibler Lebensstadien und ihrer Nahrungsquellen oder der entsprechenden Größen und Dichten von

Nahrungspartikeln trägt zu den ökosystemaren Auswirkungen bei. Ein umfassendes Ursache-Wirkungs-Verständnis erfordert daher die Integration von Studien, die auf verschiedenen Ebenen der biologischen Organisation angesiedelt sind. Diese reichen von Untersuchungen der molekularen, zellulären und organismischen Ebenen, unter Berücksichtigung ihrer jeweiligen Veränderlichkeit durch Anpassungsprozesse, bis zu Analysen auf Ökosystemebene. Letztere beschäftigen sich z.B. mit der Veränderlichkeit biotischer Interaktionen durch Verschiebungen des Artenspektrums eines Ökosystems sowie mit Verschiebungen der Artenhäufigkeit und ihrer geographischen Verbreitung. Diese Arbeiten müssen im Idealfall die klimatisch bedingte Variabilität aller wirksamen Umgebungsparameter berücksichtigen, nicht nur der Temperatur und ihrer Saisonalität oder der CO₂-Konzentrationen, sondern auch der Hydrographie, Salinität und Schichtung von Wasserkörpern. Solchermaßen integrierte Studien sind bislang nicht verfügbar.

Viele Beobachtungen weisen jedoch auf eine wesentliche Bedeutung großräumiger Wirkungen der Temperatur hin, die auch den Korrelationen mit der Klimavariabilität innerhalb der Nordatlantischen Oszillation zugrunde liegen (Ottersen et al., 2001, Stenseth et al., 2002). Dies gilt für Arten aus verschiedensten marinen Lebensräumen. Im Nordatlantik zeigten sich klimaabhängige Veränderungen in biologischen Variablen des Pelagials, die ca. 1982 bei Euphausiiden begannen (Abnahme), sich 1984 mit einer Veränderung der Häufigkeit kleiner Copepoden fortsetzten (Zunahme), 1986 in einer Veränderung der Biomasse des Phytoplanktons (Zunahme) und von *Calanus finmarchicus* (Abnahme) sichtbar wurden und 1988 den Lachs betrafen (Abnahme) (Beaugrand und Reid, 2003, vergl. Friedland, 1998, Friedland et al., 2003). Auch im Benthos sind temperaturabhängige Fluktuationen feststellbar (Southward et al., 1995, Kröncke et al., 1998) oder auch bei Fischen oder Crustaceen, deren Juvenile in Flussästuaren heranwachsen (Attrill und Power, 2002). In der Nordsee wandern wärmeliebende Arten ein (z.B. die Muschel *Mytilus galloprovincialis*, Hummel et al., 2001, oder Fischarten wie Makrelen, Sardinen, Sardellen, Rote Meerbarben, Stöcker, Beare et al., 2004), während kälteliebende Arten wie der Kabeljau nach Norden ausweichen (Perry et al., 2005, **Abb. 4**).

Die Verschiebung der geographischen Verbreitung geht mit einer Abnahme der Abundanz des Nordsee-Kabeljaus einher (O'Brien et al., 2000). Dieser Prozess ist nicht durch erhöhten Fischereidruck erklärbar, sondern er ist signifikant mit der Temperatur, mit temperaturabhängigen Veränderungen der Größe des Zooplanktons und der Abnahme der Abundanz der Euphausiiden korreliert. Die Größe der Copepoden nahm seit Beginn der 80er Jahre um etwa den Faktor 2 ab (Beaugrand et al., 2002, 2003). Die zugrunde liegenden Klimateffekte auf das Zooplankton beinhalten ebenfalls eine Verschiebung der geographischen Verbreitung mit dem Eindringen lusitanischer (warm-gemäßigter) Arten. So hat der größere Copepode *Calanus finmarchicus* seinem lusitanischen Verwandten, *C. helgolandicus*, Platz gemacht (Southward et al., 1995, Greve et al., 1996). Gleichzeitig fand eine Vorverlagerung der saisonalen Entwicklung des Zooplanktons statt (Greve et al., 1996). Betroffen sind die zeitlichen Abläufe auch durch früheres Einsetzen jahreszeitlich bedingter Wanderungen wie der des Kalmaren *Loligo forbesi* in die Nordsee (Sims et al., 2001). Veränderungen im Phytoplankton zeigen sich u.a. in einer Verzögerung der zeitlichen Entwicklung der Diatomeendichten im zeitigen Frühjahr, wohl bedingt durch die wärmeren Bedingungen im vorhergehenden Herbst (Wiltshire und Manly, 2004). Veränderungen saisonaler Muster wurden auch an der Küste Neu-Englands beobachtet (Oviatt, 2004). Dort nimmt die Phytoplanktonbiomasse im Winter durch erhöhte Zooplanktonaktivität stärker ab, im Frühjahr ist mehr Zooplankton vorhanden, im Sommer dann eher weniger, wohingegen im Sommer die Biomasse des Phytoplanktons auch aufgrund des reduzierten Fraßdrucks zunimmt.



Data : 1977 - 2001

Abb. 4: Verschiebung der geographischen Verbreitung von Kabeljau (A), Seeteufel (B, *Lophius piscatorius*) und Schlangengrundel (C, *Lumpenus lampretaeformis*) in der Nordsee (aus Perry et al., 2005). Die unterschiedliche Verschiebung spiegelt auch die unterschiedliche Empfindlichkeit der Arten und damit die Veränderung des Artenspektrums in den betroffenen Ökosystemen wider.

Die Abnahme bodennah lebender (demersaler) Fischfauna auf beiden Seiten des Atlantiks geht mit einer Zunahme der demersalen Crustaceenfauna einher. Letzteres ist aber eher Konsequenz des reduzierten Fraßdrucks und der „top-down“ Kontrolle der Nahrungsnetze und nicht primär auf Temperatureffekte zurückzuführen (Worm und Myers,

2003).

Insgesamt nimmt seit den 80er Jahren das Vorkommen warm-gemäßigter Arten im englischen Kanal und in der südlichen Nordsee zu, bedingt durch die Verschiebung ihrer geographischen Verbreitung um etwa 10° nach Norden. Dementsprechend verlagert sich das Vorkommen und die Diversität kalt-gemäßigter sub-arktischer und arktischer Arten ebenfalls Richtung Norden (Hiscock et al., 2004). Im Nordwest- und Nordost-Atlantik verwandeln sich gemäßigte Ökosysteme in solche, die bisher südlicheren Breiten entsprachen (z.B. Hawkins et al., 2003). Lokal betrachtet kann es dabei zum Aussterben bisher verbreiteter Arten kommen. Bei standorttreuen Arten wie der Aalmutter, *Zoarces viviparus* im Wattenmeer ist z.B. die Abnahme der Abundanz mit erhöhter Mortalität großer Individuen verbunden (Pörtner und Knust, 2005). Bei Makroalgen werden die Verbreitungsgrenzen polarer und gemäßigter Arten ebenfalls durch letale Grenzen oder die Unfähigkeit zur Reproduktion und zum Wachstum gesetzt (Breeman, 1988, Wiencke et al., 1994, Hiscock et al., 2004). Allerdings gewinnen Länder wie Großbritannien und Irland, die einen weiten Gradienten abdecken, insgesamt mehr Arten hinzu als sie verlieren.

Diese Änderungen sind nach Beaugrand et al. (2002) eher auf Temperaturanomalien in der Nördlichen Hemisphäre zurückzuführen und nur in geringerem Ausmaß durch die Korrelation mit der Nordatlantischen Oszillation erklärt. Dabei können Anomalien in den Meeresströmungen das Temperatugeschehen, z.B. in der Nordsee mitbestimmen (Becker und Pauly, 1996, Edwards et al., 2002). Auch andere Autoren schließen, dass die größten Effekte auf der Gemeinschaftsebene, z.B. die Zuwanderung vorher exotischer Arten, generell eher auf veränderliche Temperaturmaxima oder -minima zurückzuführen sind als auf Änderungen der Jahresdurchschnittstemperaturen (Stachowicz et al., 2002, Stenseth und Mysterud, 2002). Extrem kalte Winter sind für die Populationsstruktur von Arten und die Zusammensetzung von Gemeinschaften im Wattenmeer von großer Bedeutung (Kröncke et al., 1998, Günther und Niesel, 1999). Für kalt-stenotherme Arten der Polargebiete bzw. eurytherme Arten an ihrer südlichen Verbreitungsgrenze sind dagegen möglicherweise erhöhte Temperaturen während der Fortpflanzungszeit oder Maximalwerte während des Sommers belastend (e.g. Pörtner und Knust, 2005). Spektakulär sind die Wirkungen hoher Umgebungstemperaturen auf Korallen und ihr Ökosystem, das Riff. Beim hitzebedingten Ausbleichen wird den Korallen mit dem Verlust der Endosymbionten die Lebensgrundlage entzogen, die Lebensgemeinschaften des Riffs sterben großflächig ab. Dies hat seit 1979 sechsmal stattgefunden (Hoegh-Guldberg, 2005).

Effekte des Klimas zeigen sich auch in fischereilichen Daten, z.B. in Veränderungen der Rekrutierung (Hinzugewinn neuer Individuen in den befischten Bestand einer Art) oder der Anlandung. Für den Kabeljau ergibt sich in der Barents See bei Erwärmung eine Zunahme der Rekrutierung, während Erwärmung in der Nordsee mit einer Abnahme der Rekrutierung einhergeht ((Planque und Fredou, 1999, Sirabella et al., 2001, Dippner and Ottensen, 2001). Diese Befunde zeigen, dass diese Art in diesen beiden Gebieten an der jeweils unteren bzw. oberen Temperaturgrenze lebt (Planque und Fredou, 1999). Auch andere Arten wie Hering und Sardinen zeigen in ihren Beständen im Nordost-Atlantik und der Nordsee klare Klimabezüge (Alheit und Hagen 1997). Temperaturabhängige Veränderungen in Ökosystemen und Fischbeständen werden nicht nur im Nordost-Atlantik, sondern auch im Nordwest-Atlantik (z.B. Parsons and Lear, 2001, Oviatt, 2004) oder im Pazifik beobachtet (McGowan et al., 1998, Finney et al., 2001, 2002, Chavez et al., 2003), dort z.B. korreliert mit ENSO oder der Pazifischen Interdekadischen Oszillation (PDO). Ein bekanntes Beispiel ist die Temperaturabhängigkeit der Fischerei für Lachs und Sardinen im Nordpazifik mit klarem Klimabezug. Hier führen wärmere Jahre zu höheren Fängen von Sardinen vor Kalifornien und von Lachsen in der Sub-Arktis (Klyashtorin und Smirnov, 1995) Die Effekte auf verschiedene

Lachsarten sind mit der PDO korreliert (Mantua et al., 1997). Der Rotlachs („sockeye salmon“) könnte bei Verdopplung des CO₂-Gehaltes und entsprechender Erwärmung der Atmosphäre eine Reduktion seiner geographischen Verbreitung auf weniger als die Hälfte erfahren (Welch et al., 1998, vergl. Finney et al., 2001). Auch Analysen der Abundanz des Neuseeländischen Tiefseedorschs („red cod“, *Pseudophycis bachus*) in Relation zu 34 Variablen zeigten, dass die Korrelation der Fangergebnisse mit der Temperatur am deutlichsten ist (Beentjes und Renwick, 2001).

In der Vergangenheit wurde der „Flaschenhals“ der Rekrutierung von Fischbeständen vor allem im unterschiedlichen Überleben der Larven aufgrund räumlich und zeitlich variabler Verfügbarkeit von Beuteorganismen gesehen (e.g. Bartsch and Knust 1994a,b). Letzteres wird auch für den Nordsee-Kabeljau diskutiert (Beaugrand et al., 2003). Die geringere Nahrungsverfügbarkeit spiegelt sich hier in der abnehmenden Größe der Copepodenarten wider (s.o.). Die resultierende Abnahme der Wachstumsraten beim Kabeljau könnte die Überlebensrate der Juvenilen reduzieren und dadurch die Rekrutierung beeinträchtigen. Veränderte Individuengrößen und Dichten des Zooplanktons sind wiederum auch darauf zurückzuführen, dass das Artenspektrum sich aufgrund unterschiedlicher Temperaturfenster ändert (z.B. Sundby, 2000, s.u.). Hier ist die Frage offen, ob steigende Temperaturen und die abnehmende Nahrungsverfügbarkeit auch dadurch negativ auf die Rekrutierung des Nordsee-Kabeljau wirken, dass gleichzeitig der Energieumsatz des Kabeljaus ansteigt. Dadurch verringert sich die optimale Temperatur für das Wachstum. Die Rekrutierung kann jedoch ebenfalls stark von der Fruchtbarkeit (Zahl und Zustand der abgegebenen Eier) des adulten Fisches abhängen. Die Fruchtbarkeit wird schließlich von der Fitness („condition“) des adulten Fisches mitbestimmt (Kjesbu et al., 1996, Marshall et al., 1998). Kjesbu et al. (1998) fanden einen signifikanten Zusammenhang zwischen der Wassertemperatur, der Nahrungsverfügbarkeit und der Fruchtbarkeit des Kabeljau. Ein „Mismatch“ zwischen dem Temperaturoptimum des adulten Kabeljaus für die Reproduktion und der zu hohen Umgebungstemperatur ist ebenfalls denkbar. Variable Temperaturen können sich also auf alle Lebensstadien einer Fischart mehr oder weniger gleichgerichtet auswirken.

Über weite, makro-ökologische Skalen ist die Verteilung von marinen Tieren, z.B. Fischen stark an die Temperaturgradienten geknüpft (Murawski, 1993, Jacob et al., 1998). Dies gilt auch für marine Makroalgen (Breeman, 1988, Lüning, 1990, Wiencke et al., 1994). Diese Beobachtungen spiegeln die Tatsache wider, dass vor allem komplexe Makroorganismen auf ein bestimmtes Fenster ihres Bioklimas spezialisiert sind. Der Austausch von Arten in einer Gemeinschaft wäre demnach durch die Veränderung von geographischen Verbreitungsmustern zu erklären, da Arten den von ihnen bevorzugten thermischen Nischen folgen. Änderungen des Vorkommens wären dann auf der Basis der bevorzugten Temperaturregime vorhersagbar (Pearson und Dawson, 2003). Im terrestrischen Bereich hat sich die Anwendung entsprechender „climate envelope models“ bewährt. Sie werden von einigen Autoren als derzeit bester Ansatz angesehen, um zuverlässig den Effekt des Klimawandels auf die Biodiversität zu analysieren (Huntley et al., 2004). Im Lichte der grundsätzlich ähnlichen physiologischen Prinzipien, die im terrestrischen und im aquatischen Bereich diese Temperaturfenster festlegen (s.u.), erscheint die Anwendung dieser Schlussfolgerung auch für den aquatischen Bereich in erster Näherung sinnvoll und gerechtfertigt.

Die Temperaturabhängigkeit biogeographischer Muster reicht jedoch allein nicht aus, um Änderungen der Abundanz vorherzusagen, Trends können an zwei Orten bei gleichen Temperaturregimen voneinander abweichen. Die beobachteten Muster werden möglicherweise auch durch die geographische Trennung von Populationen einer Art und das auf die jeweiligen geographische Charakteristika bezogene Verhalten beeinflusst (Genner et al., 2004). Außerdem

spielen veränderte Interaktionen zwischen den Arten und damit verbunden Veränderungen der Biotopstruktur (z.B. durch Verlust von Muschelbetten der Pferdemoschel *Modiolus modiolus*, Hiscock et al., 2004) oder der Struktur von Nahrungsnetzen eine Rolle.

Die Unsicherheit für Vorhersagen zeigt sich generell in einem mangelnden Ursache-Wirkungs-Verständnis. Kenntnisse der Physiologie und Ökologie und der Wechselbeziehungen zwischen Physiologie und Ökologie der beteiligten Arten sind erforderlich, um den richtigen Erklärungsweg zu finden. Dabei sind wohl nicht nur die Wirkungen der Temperatur auf einer Funktionsebene verantwortlich, sondern auf mehreren, wenn nicht allen Organisationsebenen, so dass ein integrativer Erklärungsansatz diese vielfältigen Temperatureinflüsse berücksichtigen muss.

Gerade in polaren Ökosystemen droht der Verlust von Lebensräumen und Arten, weil diese nicht mehr in kühlere Breiten ausweichen können. Außerdem ist das Ausmaß der Erwärmung in hohen Breiten höher als in gemäßigten Breiten (Root et al., 2003). Gefahr durch die Erwärmung besteht vor allem in der Antarktis, wo die Fauna als sehr empfindlich gegenüber langfristig steigenden Temperaturen gilt (s.u.). Beobachtungen im marinen Bereich der Antarktis zeigen mit dem Rückgang der Eisbedeckung eine Klima-Abhängigkeit der Verbreitung von Krill und Salpen (Loeb et al., 1997) sowie entsprechende Veränderungen in der Struktur der Nahrungskette (Fraser und Hoffmann, 2003). Weitere Beobachtungen zeigen eine geographische Verschiebung von Pinguinarten entlang der antarktischen Halbinsel (Smith et al., 1999) sowie die Populationsabnahme von Kaiserpinguinen (Barbraud und Weimerskirch, 2001). Generell erfolgt eine klimabedingte Abnahme der Produktivität antarktischer Ökosysteme mit entsprechend negativem Einfluss auf die höheren trophischen Stufen, z.B. Meeressäuger und Vögel (Reid und Croxall, 2001, Weimerskirch et al., 2003). Falls es den Vertretern der reptanten decapoden Krebse (Anomura, Brachyura) bei fortgesetzter Erwärmung gelingen sollte, ihr derzeitiges Verbreitungsgebiet in der Antarktis auszudehnen (dies gilt für Steinkrabben, Lithodidae) oder mit neuen Arten die Antarktis neu zu besiedeln (Thatje et al., 2005), ist im Meer ein Umbruch in den Ökosystemstrukturen zu erwarten. Bislang zeichnen sich die benthischen Ökosysteme der Antarktis durch das Fehlen schalenbrechender Predatoren aus, so dass Schlangensterne (Ophiuriden) und Haarsterne (Crinoiden) bereits seit dem Eozän in einigen Ökosystemen dominieren. Diese Dominanz könnte mit der Wiederbesiedlung der Antarktis durch reptante Decapoden ein Ende finden.

Folgende Perspektiven resultieren für zunehmende Temperaturwirkungen auf die Fischerei. Diese Effekte werden je nach lokalen Wirkungen und je nach Fischerei unterschiedlich ausfallen, abhängig davon, ob sich die Zusammensetzung und Produktivität von Ökosystemen ändert. Im globalen Durchschnitt wird sich der Umfang der Salzwasserfischerei nach einer Analyse des IPCC und der FAO (<http://www.fao.org/figis>) wenig verändern oder bei verbessertem Management sogar zunehmen. Durch verlängerte Wachstumszeiten oder geringere Mortalität in warmen Wintern, bzw. höhere Wachstumsraten aufgrund steigender Temperaturen in hohen Breiten können regionale und für die Aquakultur sogar positive Effekte auftreten. Negative Faktoren beinhalten den regionalen Verlust traditionell befischter Arten oder eine Abnahme ihrer Rekrutierung (siehe Nordsee-Kabeljau) bzw. Veränderungen ihres Verhaltens und ihrer Migrationsrouten. Erwärmungstrends können verstärkt mit Sauerstoffmangelsituationen und ihren Auswirkungen bis hin zur Begünstigung hypoxietoleranter Arten einhergehen. Diese Veränderungen werden in Ästuaren größer sein als im offenen Ozean. Hinzu kommen Effekte veränderter Salinitäten bzw. Veränderungen des Meeresspiegels mit steigender Erosion derzeitiger Küstenlinien oder auch die Einfuhr neuer Krankheitserreger (cf. Harvell et al., 2002). Änderungen der Abundanz sind an den Grenzen der geographischen Verbreitung oder an den Grenzen von Ökosystemen besonders deutlich (s. Kabeljau). Die Geschwindigkeit von Klimaänderungen spielt eine große Rolle dabei, wie sich

neue Populationen und ihre Abundanz etablieren. Rasche Veränderungen oder Variabilität in der physikalischen Umgebung begünstigen die Produktivität eher kleiner opportunistischer Arten. Der Einfluss der Temperatur auf anadrome Arten (wandern zum Laichen aus dem Meer ins Süßwasser) wie Lachse scheint besonders groß zu sein, möglicherweise aufgrund von Verschiebungen in der Synchronisierung von limnischen und ozeanischen Prozessen (Friedland et al., 2003). Örtlich gebundene Fischereien in speziellen Habitaten und von Arten mit geringer Mobilität werden ebenfalls stärker betroffen sein. Auch diese Erwartungen und Prognosen gewinnen an Sicherheit, wenn jeweils ein profundes Ursache-Wirkungs-Verständnis vorliegt. Kombinierte physiologische und ökologische Untersuchungen an den beteiligten Arten müssen zu einem solchen Ursache-Wirkungs-Verständnis beitragen und dadurch genauere Prognosen künftiger Änderungen der marinen Fauna ermöglichen (s.u.).

2.2. CO₂

Es gibt bisher keine Beobachtungen im Feld, die spezifische Wirkungen von CO₂ in marinen Ökosystemen belegen. Aussagen zur Wirkung des CO₂ auf marine Organismen stützen sich daher auf experimentelle Untersuchungen im Labor oder seit neuerem in Mesokosmen. Sie stützen sich zudem auf Experimente an vulkanischen CO₂-Quellen oder auf einige wenige Beobachtungen nach Ausbringung von CO₂ in die Tiefsee. Wesentlich für ein Ursache-Wirkungs-Verständnis und für eine Bewertung der Rolle von CO₂ sind wie für die Temperatur Kenntnisse zur Physiologie der CO₂-Wirkungen. Außerdem sind Kenntnisse zur wechselseitigen Beeinflussung von CO₂ mit der Temperatur und anderen Umgebungsparametern erforderlich. Wirkungen erstrecken sich von der molekularen über die zelluläre Ebene bis hin zur Ebene des gesamten Organismus. Mittlerweile wurden an Phytoplankton und einigen Tiergruppen Effekte des CO₂ sowie betroffene Prozesse und Mechanismen identifiziert (**Tabelle 1**). Wie für die Temperatur sind allgemein gültige Prinzipien der CO₂-Wirkungen, die je nach Organismengruppe bei allen Formen auftreten, von solchen zu unterscheiden, die spezifisch und typisch für bestimmte Gruppen sind. Dies gilt insbesondere bei Tieren. Abgesehen von jüngeren Untersuchungen an Mesokosmen (Riebesell, 2004) fehlen auch experimentelle Untersuchungen zur Wirkung von CO₂ auf ökosystemarer Ebene völlig. Die Untersuchungen in Mesokosmen berücksichtigen ausschließlich Effekte auf die Primärproduktion und den Export organischen Materials.

Tabelle 1. Physiologische und ökologische Prozesse, die von CO₂ und den CO₂-abhängigen Wasserparametern betroffen sind. Die für das Phytoplankton gelisteten Effekte treten nur in den Oberflächenschichten der Meere auf (aus Übersichten von Heisler, 1986, Wheatly und Henry, 1992, Claiborne et al., 2002, Langdon et al., 2003, Shirayama, 2002, Kurihara et al., 2004, Ishimatsu et al., 2004, 2005, Pörtner et al. 2004, 2005, Riebesell, 2004, Feely et al., 2004 und den dort zitierten Arbeiten. Es ist nicht möglich, universell gültige Schwellen für pH- oder pCO₂-Änderungen zu definieren, deren Überschreitung eine Veränderung des jeweils betroffenen Prozesses auslöst (für Tiere s.a. Abb. 8). *markiert Organismen und Prozesse, die nachgewiesenermaßen von einer Erhöhung des CO₂-Gehaltes der Atmosphäre auf 550 ppm (etwa B1-Szenario, IPCC) betroffen wären. Für die anderen Organismen liegen bisher keine Untersuchungen vor.

Prozess	Getestete Organismen
Kalzifizierung	Korallen* Kalkbildner in Benthos und Plankton*

Säure-Basen Regulation	Fische Sipunculiden Muscheln Crustaceen
Mortalität	Kammuscheln Fische Copepoden Echinodermen* Gastropoden* Sipunculiden
N-Metabolismus	Sipunculiden
Proteinbiosynthese	Fische
Ionenhomöostase	Crustaceen Fische Crustaceen Sipunculiden
Wachstum	Crustaceen Kammuscheln Miesmuscheln Fische Echinodermen* Gastropoden* Makroalgen, Phytoplankton
Reproduktion	Echinodermen Fische Copepoden
Herz-Kreislauf	Fische
Ventilation	
Photosynthese	Phytoplankton*
Wachstum und Kalzifizierung	
Ökosystemstruktur	
Rückwirkung auf biogeochemische Kreisläufe (Stoichiometrie C:N:P, DOC Exsudation)	

Aufgrund fehlender Feldbeobachtungen lassen sich Wirkungen des CO₂ auf marine Ökosysteme also im Wesentlichen aus Befunden herleiten, die im Labor und seit neuerem in Mesokosmen erarbeitet wurden. Dementsprechend liegt die Bedeutung der Physiologie hier nicht nur in der Entwicklung eines Ursache-Wirkungs-Verständnisses für die Wirkungen von CO₂, sondern auch in der Entwicklung und Bewertung von Szenarien, die entsprechende Veränderungen in marinen Ökosystemen prognostizieren. In Anbetracht der großen Wissenslücken ist der Forschungsbedarf in diesem Bereich erheblich (Cicerone et al., 2004a,b, Raven et al., 2005, Orr et al., 2005), bevor Vorhersagbarkeit erreicht wird. Da sich die Wirkungen von CO₂, Temperatur und Sauerstoff nach neueren Erkenntnissen gegenseitig beeinflussen (Reynaud et al., 2003, Hoegh-Guldberg, 2005, Pörtner et al., 2005d), ist eine integrierte Analyse dieser Wirkungen erforderlich.

Der Bedeutung der Physiologie für ein Ursache-Wirkungsverständnis entsprechend soll zunächst die Physiologie der Temperatur- und der CO₂-Effekte abgehandelt werden.

3. Temperatureffekte auf marine Organismen: Physiologischer Hintergrund

Klimabedingte Effekte auf marine Organismen (hier: Phytoplankton, Makroalgen und

Tiere) werden überwiegend der Temperatur zugeschrieben. Darüber hinaus werden Veränderungen der Zusammensetzung und Dichte des Phytoplanktons (z.B. Gowen et al., 1995, Reid et al., 1998, Wiltshire and Manly, 2004, Wang et al., 2005) auf veränderte Meeresströmungen und -schichtungen, sowie auf veränderliche Konzentrationen von Nährstoffen wie Eisen zurückgeführt. Aus den Änderungen im Phytoplankton resultieren Veränderungen in der Zusammensetzung der Nahrungskette, mit wiederum indirekten Effekten auf höhere trophische Stufen. Umgekehrt wirkt die Temperatur aber auch direkt auf das Zooplankton und die höheren trophischen Stufen. Dies führt zu Veränderungen der Fraßaktivität und schließlich auf diese Weise auch zu indirekten Rückwirkungen auf die Biomasse des Phytoplanktons. An Phytoplankton und an höheren Organismen wie Tieren sind dementsprechend sowohl indirekte als auch direkte Effekte der Temperatur beobachtet bzw. diskutiert worden (s. 2.1.). Indirekte Wirkungen, z.B. über die Nahrungskette (Verfügbarkeit von Nahrungsorganismen, e.g. Platt et al., 2003, Beaugrand and Reid, 2003, Beaugrand et al., 2003) sind also von direkten Wirkungen der Temperatur auf Meeresorganismen zu unterscheiden. Es ist außerdem zu berücksichtigen, inwieweit die Temperatur in ähnlicher Weise direkt sowohl auf Beuteorganismen als auch auf Predatoren einer Nahrungskette wirkt. Für verschiedene terrestrische Organismen (höhere Pflanzen, Insekten, Vögel) wurde gezeigt, dass die Temperatur die Biogeographie und Biodiversität von Arten unabhängig von der Position der jeweiligen Art in der Nahrungskette bestimmt (Huntley et al., 2004). Damit sind Fragen der Biogeographie vor allem über die Berücksichtigung des Temperaturfensters der jeweiligen Art zugänglich. Entsprechende Analysen stehen für aquatische Organismen noch weitgehend aus.

Ansätze zur Erforschung der direkten Temperaturwirkungen auf marine Organismen ergeben sich aus dem Spannungsfeld folgender Beobachtungen und Fragen: Konzeptionelle Einsichten und empirische Befunde legen nahe, dass höhere Organismen (komplexe Organismen wie Pflanzen, Tiere), darunter auch aquatische wechselwarme Tiere, sich vor allem bei großen Körpergrößen auf ein engeres Temperaturfenster spezialisieren als kleinere Individuen oder Einzeller (Pörtner, 2002a,c, 2004). Dies wirft die Frage auf, warum diese Limitierung zwingend ist? Gibt es anpassungsimmanente Vorteile und Kompromisse („trade-offs“), die eine solche Limitierung zwingend notwendig machen? Wie wirkt sich die thermische Spezialisierung funktionell auf den höheren Ebenen biologischer Organisation aus? Wodurch wird die Anpassungsfähigkeit einer Art, einer Familie an variable Umgebungsbedingungen begrenzt? Weil die thermischen Toleranzfenster auf den höchsten Organisationsebenen am engsten sind, werden Auswirkungen der Temperatur bei Tieren und Pflanzen auf dieser Ebene am ehesten sichtbar, durch Änderungen des Verhaltens, der Reproduktion, des Wachstums usw.

Diese Fragen können besonders gut im Vergleich von Populationen einer Art bearbeitet werden, die in verschiedenen Klimazonen leben. Dies gilt z.B. für viele Populationen von Fischen (z.B. Kabeljau, *Gadus morhua*, Lannig et al., 2002) und Wirbellosen (z.B. der Wattwurm, *Arenicola marina*, Hummel et al., 1997) entlang der Ostküste des Atlantiks. Ein solcher Gradient verschiedener Klimazonen ergibt sich entlang vieler Küsten im latitudinalen Gradienten der Nord- und der Südhemisphäre. Solche Fragen können auch an Arten eines Genus erarbeitet werden, die sich über einen weiten Klimagradienten verteilen. Ein prominentes Beispiel sind die Porzellankrabben entlang der Küste Kaliforniens (Stillman und Reeb, 2001). Hierbei sind die Arten möglicherweise aus ehemaligen klimaabhängig verteilten Populationen einer Art, der Genus aus der ehemaligen Art hervorgegangen. Die Populationen bzw. Arten repräsentieren dabei unterschiedliche Stadien bzw. Ausmaße der Spezialisierung auf begrenzte Temperaturfenster. Durch Ausbildung von klimatisch spezialisierten Populationen deckt eine Art einen breiteren Klimagradienten ab, als dies für eine funktionell

homogene Population möglich wäre. Dies gilt für den Kabeljau (*Gadus morhua*) oder den Wattwurm (*Arenicola marina*) im östlichen Atlantik (Hummel et al., 1997, Pörtner et al., 2001).

In physiologisch orientierten Labors wurden molekulare, zelluläre und organismische Mechanismen der Temperaturanpassung erarbeitet, die das unterschiedliche Potential von Organismen zur Akklimatisierung auf saisonalen Zeitskalen bzw. zur Anpassung auf langen, evolutionären Zeitskalen zeigen (e.g. Lüning, 1990, Johnston and Bennett, 1996, Wood and McDonald, 1997, Pörtner and Playle, 1998, Pörtner, 2001, 2002a,b, 2004, Pörtner et al., 2005b,c, Somero, 2005). Klimatisch bedingte Anpassungsphänomene und funktionelle Unterschiede im Klimagradienten wurden im Vergleich von Arten und Populationen aus verschiedenen Klimazonen identifiziert. Die Signalketten und die genetische Basis der thermischen Akklimatisation oder der evolutionären Anpassung sind jedoch nur in Ansätzen bekannt. Ein umfassendes quantitatives Bild der Konsequenzen thermischer Anpassungen für das Leistungsvermögen und die Temperaturtoleranz von Organismen und Ökosystemen in Abhängigkeit von mittleren Temperaturen und Temperaturschwankungen fehlt ebenfalls.

Eine große Schwierigkeit in der Erklärung ökologischer Veränderungen bestand bisher darin, dass es nicht möglich war, experimentelle Labordaten konzeptionell und numerisch auf das Freiland zu übertragen. Die ökologisch primär relevanten Mechanismen der Temperaturwirkung und -anpassung waren bzw. sind bislang nur unzureichend bekannt. Die Vielfalt der Laborbefunde war bzw. ist nur unzureichend in die größeren Zusammenhänge einzuordnen. Experimentelle Labordaten reichen von der empirischen Bestimmung hitzebedingter Mortalität an kritischen Temperaturmaxima (bei Tieren: Lutterschmidt and Hutchison, 1997a,b) über die Analyse von Hitzeschutzproteinen (HSPs) und ihrer Bedeutung im Schutz vor Extremtemperaturen (Feder und Hofmann, 1999, Tomanek, 2005) bis hin zu hoch-aktuellen Analysen veränderter Genexpressionsmuster bei Temperaturakklimatisation (Hardewig et al., 1999, Lucassen et al., 2003, Gracey et al., 2004, Podrabsky and Somero, 2004). Im zu Ende gehenden „reduktionistischen“ Zeitalter lagen die Erklärungsversuche für Temperaturstress und Temperaturanpassung zu sehr auf der biochemisch-molekularen Ebene und das Bemühen beschränkte sich darauf, die Temperaturtoleranz zu verstehen und die zugrundeliegenden Mechanismen als Schlüsselfaktoren in der Verbreitung von Organismen zu interpretieren. Die Rolle der organismischen Leistungsfähigkeit in Abhängigkeit von der Temperatur und die Bezüge zu den höheren Ebenen biologischer Organisation incl. der ökosystemaren Ebene wurden von vielen Autoren weitgehend außer Acht gelassen. Ein integratives Konzept, welches die verschiedenen Ebenen biologischer Organisation miteinander verbindet und eine ganzheitliche Sicht ermöglicht, existierte bislang nicht. Der Bedarf für ein solches integratives Konzept ergibt sich jedoch aus der Notwendigkeit, für den Einfluss von Klimaveränderungen auf Ökosysteme ein Ursache-Wirkungs-Verständnis zu entwickeln, das alle relevanten Funktionsebenen miteinander verknüpft.

In den letzten Jahren haben vergleichende Arbeiten an Arten und Populationen verschiedener, vor allem mariner Tierstämme (Sipunculiden, Anneliden, Crustaceen, Mollusken und Vertebraten) aus verschiedenen Klimazonen schließlich zur Entwicklung einer solchen integrativen Betrachtungsweise geführt, die auf dem Konzept der sauerstoff- und kapazitäts-limitierten Temperaturtoleranz beruht. Ein vergleichbares integratives Konzept ist für andere Organismengruppen noch nicht verfügbar. Da der Stand des physiologischen Wissens demnach für marine Tiere besonders weit entwickelt ist, soll er vor allem für diese Gruppe kurz skizziert werden.

Das Konzept der sauerstoff- und kapazitäts-limitierten Temperaturtoleranz stützt sich auf Untersuchungen an aquatischen Ektothermen und an wenigen Luftatmern (Pörtner, 2001, 2002a). Die Ergebnisse zeigen, dass die Sauerstoffversorgung eines Tieres nur in einem

begrenzten, artspezifischen Temperaturfenster erfolgt. Ein progressiver „mismatch“ zwischen Sauerstoffversorgung und –bedarf und der resultierende Verlust der aeroben Leistungsfähigkeit sind die ersten Zeichen einer thermischen Limitierung bei Tieren (e.g. Frederich and Pörtner, 2000, Mark et al., 2002, Pörtner und Knust, 2005). Diese aerobe Leistungsfähigkeit beschreibt die Fähigkeit, den Sauerstoffumsatz für Muskelaktivität, Verhalten, Wachstum oder Reproduktion zu steigern, ist also für viele Lebensäußerungen eines Tieres essentiell. Die Prozesse und Grenzen der Temperaturtoleranz werden also primär durch die Spezialisierung der aeroben Leistungsfähigkeit auf ein limitiertes Temperaturfenster bestimmt, zudem ist die aerobe Leistungsfähigkeit bei einer bestimmten Temperatur maximal bzw. optimal. Das Konzept der sauerstoff- und kapazitäts-limitierten Temperaturtoleranz bezieht die molekularen und zellulären Befunde mit ein und zeigt die Beziehungen zwischen den verschiedenen Ebenen biologischer Organisation auf. Seine Gültigkeit wurde mittlerweile auch für kleine Zooplankter nachgewiesen (Lamkemeyer et al., 2003, Seidl et al., 2005). Es kristallisieren sich folgende wesentliche Elemente des Konzeptes heraus (**Abb. 5**, Pörtner et al.a,b,c, 2005):

- Temperaturfenster der verschiedenen Ebenen biologischer Organisation im Tier (molekular, mitochondrial, zellulär, organismisch) werden am engsten auf der höchsten Ebene gesetzt.
- An den Grenzen des Temperaturfensters wird zunächst die aerobe Leistungsfähigkeit eingeschränkt, die durch die funktionelle Kapazität der Sauerstoffversorgung in Relation zum Sauerstoffbedarf bestimmt wird. Zelluläre und molekulare Stressphänomene setzen nachgeordnet ein.
- Anpassungsimmanente Kompromisslösungen („trade-offs“), die mit der Optimierung von Funktionen in einem bestimmten Temperaturbereich verbunden sind, bestimmen das Leistungsniveau (Wachstumsraten und Aktivitätsniveaus), die Fortpflanzungsrate, die ontogenetische Entwicklungsgeschwindigkeit und das Alter von Tieren in verschiedenen Klimazonen mit.

Diese Einsichten tragen zur Erklärung bei, warum einige Arten wie der Kabeljau (*Gadus morhua*) oder der Wattwurm (*Arenicola marina*) sich unter Bildung voneinander getrennter Populationen über einen weiten geographischen Gradienten verteilt haben, der im östlichen Atlantik mit einem entsprechenden Klimagradienten einhergeht. Die Toleranzfenster der Populationen und einige physiologische und genetische Merkmale sind permanent unterschiedlich (Hummel et al., 1997, Lannig et al., 2002, Nielsen et al., 2001, Sommer et al., 1997, Sommer and Pörtner, 2002) und resultieren wahrscheinlich aus der Selektion auf verschiedene Temperaturfenster. Ähnliche Beobachtungen gelten auch bei Makroalgen (Wiencke et al., 1994, Hiscock et al., 2004). Ein Grund für die Spezialisierung auf ein möglichst enges Temperaturfenster liegt auf der Ganztierebene in der Minimierung des Energieumsatzes. Bei Fischen und Wirbellosen zeigen kalt angepasste Eurytherme (sie decken einen weiten Temperaturbereich und auch kalte Temperaturen ab) nämlich erhöhte Kapazitäten und Umsätze des aeroben Stoffwechsels. Diese energetischen Kosten können durch kompensatorische Strategien wie Überwinterung oder die zeitliche Beschränkung der Aktivitätsphasen auf warme Jahreszeiten reduziert werden (Pörtner, 2004). Bei antarktischer Fauna haben permanent kalte Temperaturen dazu geführt, dass diese Tiere ihren Energieumsatz der Kälte entsprechend reduzieren konnten. Diese Anpassung erfolgte auf langen, evolutiven Zeitskalen, um den Preis einer heute hohen Empfindlichkeit gegen die aktuelle globale Erwärmung (Pörtner et al., 2005a,b).

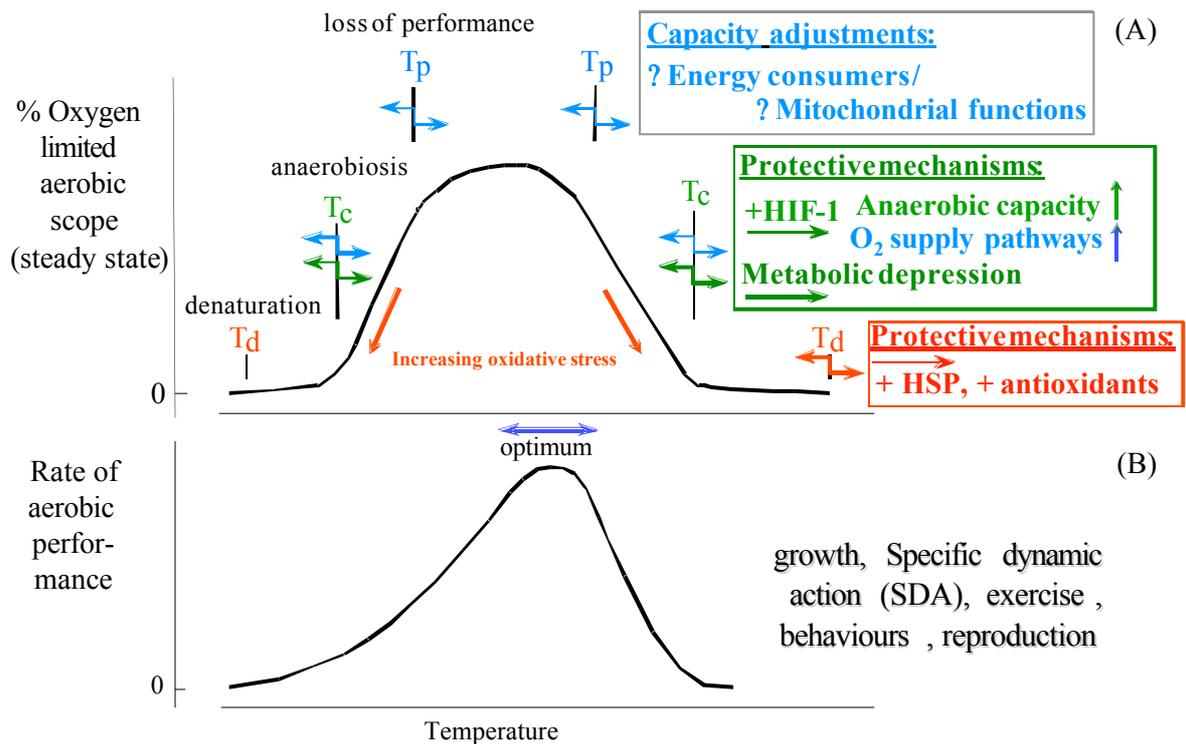


Abb. 5: Schematisches Modell des Konzeptes der sauerstoff- (A) und kapazitätslimitierten (B) Temperaturtoleranz in wasseratmenden Tieren (aus Pörtner et al., 2004b, Pörtner und Knust, 2005). In einer Hierarchie der Toleranzgrenzen und der auf den verschiedenen Ebenen biologischer Organisation betroffenen Mechanismen ist zunächst die aerobe Leistungsfähigkeit („aerobic scope“) an den Pejustemperaturen T_p betroffen, dann setzt an den kritischen Temperaturen T_c der anaerobe Stoffwechsel ein und schließlich treten an T_d molekulare Schäden durch Denaturierung von Proteinen und Membranen ein. Die parallele Verschiebung von niedrigen bzw. hohen Toleranzgrenzen erfolgt durch Anpassung der funktionellen Kapazität, z.B. der Mitochondrien und von Komponenten der Sauerstofftransportkette oder durch Veränderungen von Molekülstrukturen. In der Wärme führt die Reduktion der Mitochondriendichten zu einer Drosselung des Sauerstoffbedarfs und damit zu einer verbesserten Sauerstoffversorgung. Nach unten gerichtete Pfeile deuten den Anstieg der oxidativen Belastung bei unzureichender Sauerstoffversorgung in der Kälte bzw. Wärme an. Protektiv gegen Extremtemperaturen wirken die Drosselung des Energieumsatzes und die Präsenz von Schutzmechanismen wie Hitzeschutzproteinen oder Antioxidantien. Der Hypoxie-induzierbare Faktor 1 (HIF-1) trägt zur Verbesserung der anaeroben Kapazität und der Sauerstoffversorgung durch Erythropoese und Kapillarisation bei und verbessert dadurch die Hitze- bzw. Kältetoleranz. Veränderungen von Molekülstrukturen und der Aufbau von Schutzmechanismen beeinflussen die Position von T_d . (B) Die aerobe Leistungsfähigkeit ist durch die Kombination der Temperaturwirkung und einer optimaler Sauerstoffversorgung an der oberen Pejustemperatur am höchsten. Für den Organismus ergibt sich eine asymmetrische aerobe Leistungskurve für Prozesse wie Wachstum, Muskelaktivität, Verdauungstätigkeit und Reproduktion.

Diese Beobachtungen erklären, warum die derzeitige Zunahme warmer Winter so wichtig für die beobachteten klimaabhängigen Änderungen in den marinen Ökosystemen Mittel- und Nordeuropas ist. Die Anpassung an kalte Extremwerte stellt schon aus energetischen Gründen eine größere physiologische Herausforderung dar und ist mit höheren Kosten verbunden als die Anpassung an warme Temperaturen. Die mit der Erwärmung einhergehende Entlastung von saisonalem Kältestress ist auch ein wahrscheinlicher Hauptgrund für die derzeitige Einwanderung wärmeliebender Arten in die Nordsee. Auch Paläo-Befunde stehen im Einklang mit dieser Schlussfolgerung: Auf evolutionären Zeitskalen hat die Abnahme der Wintertemperaturen um 4°C, bei gleich bleibenden Sommertemperaturen, zu Massensterben von marinen Invertebraten am Übergang vom Eozän zum Oligozän beigetragen (Ivany et al., 2000). Die begrenzte Kapazität zur Anpassung an niedrige, aber instabile Temperaturen ist ein wahrscheinlicher Grund für die Abnahme der Biodiversität einiger mariner Makrofaunagruppen in hohen Breiten der nördlichen Hemisphäre (z.B. bei marinen Prosobranchiern, Roy et al., 1998). Vielleicht ist die relative Instabilität der Temperatur auch ein Grund für die geringere Biodiversität im Arktischen Ozean als in vergleichbaren Lebensräumen der Antarktis (Starmans und Gutt, 2002). Bei reptanten decapoden Krebsen (*Anomura*, *Brachyura*) wirken ihre hohen Mg^{2+} -Konzentrationen in den Körperflüssigkeiten (Hämolymphe) in der Kälte zunehmend als Anästhetikum und begrenzen die Fähigkeit zur Kälteanpassung zusätzlich. Diese evolutive Sackgasse schließt die ganze Gruppe weitgehend aus Gebieten mit Wassertemperaturen unter 0°C in der Hoch-Antarktis und der Arktis aus (Frederich et al., 2001). Zusammen mit einer kälte-bedingten Benachteiligung aktiver pelagischer Larvenstadien könnte dieser Effekt die progressive Abnahme der Biodiversität der reptanten Krebse mit zunehmenden Breitengraden begründen. Astorga et al. (2003) zeigten diese Biodiversitätsabnahme für die Südhemisphäre. Die Bedeutung der Seewassertemperatur für das Überleben der reptanten Crustaceen lässt sich auch für die Nordhemisphäre belegen, mit 54 Brachyurenarten im Englischen Kanal und nur 2 in Spitzbergen (Hiscock et al., 2004).

Aus dem Konzept der sauerstoff-limitierten Temperaturtoleranz ergibt sich jedoch, dass Tiere nicht nur an ihren kalten, sondern auch an ihren warmen Verbreitungsgrenzen zunächst aufgrund des aeroben Leistungsabfalls negativ betroffen sind. In einem ersten Vergleich von entsprechenden Feld- und Labordaten konnte diese Aussage bestätigt werden (**Abb. 6**, Pörtner und Knust, 2005). Bei der Aalmutter, *Zoarces viviparus*, aus der Nordsee erfolgt die wärmebedingte Abnahme in der Sauerstoffversorgung etwa bei den Temperaturen, die im Feld mit einer Abnahme der Abundanz (Biomasse) verbunden sind. Die Abnahme in der aeroben Leistungsfähigkeit erscheint daher als ein wesentlicher Prozess, der die Überlebensrate einschränkt und die Abwanderung kälteliebender Arten aus sich erwärmenden Zonen erklärt.

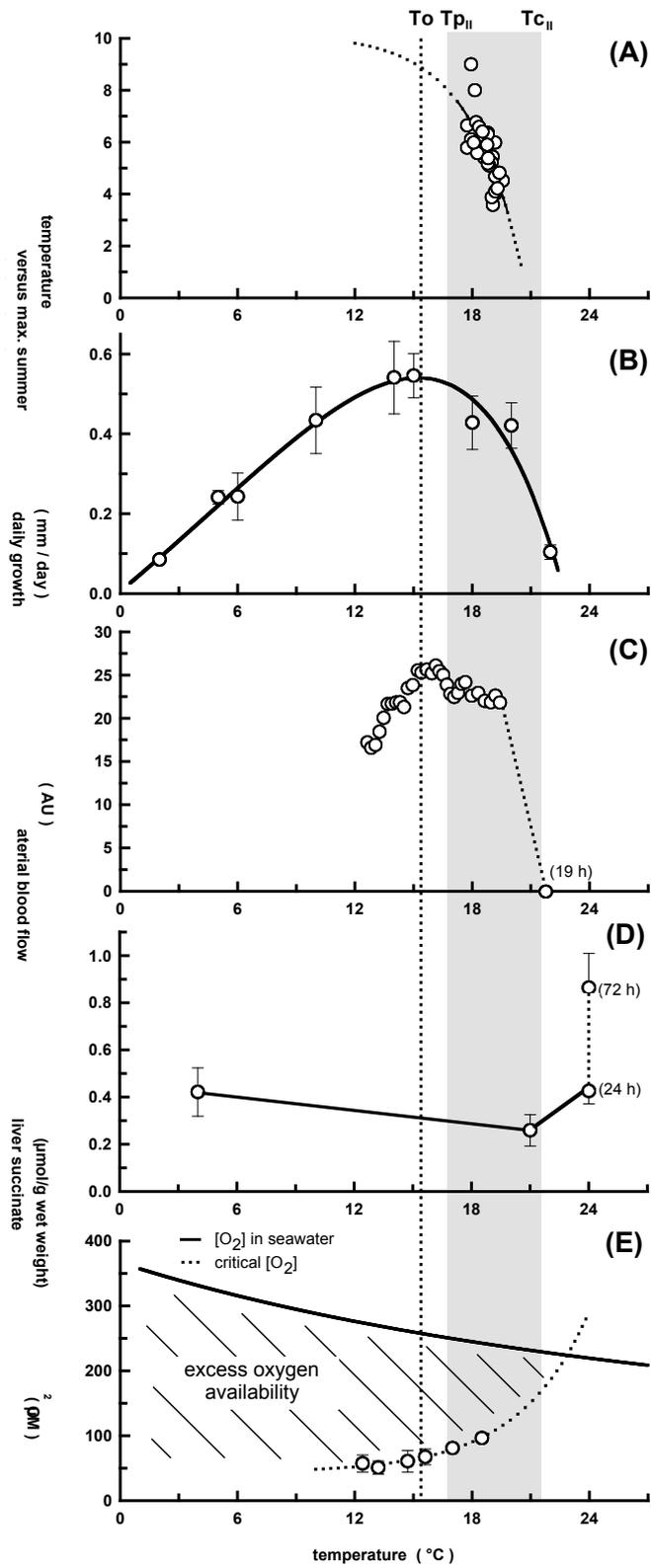


Abb. 6: Feld- und Labordaten zeigen übereinstimmend die früheste Grenze der Wärmebelastung der Aalmutter (*Zoarces viviparus*), die durch die Abnahme der aeroben Kapazität bestimmt wird (aus Pörtner und Knust, 2005 und den dort zitierten Arbeiten). (A) 5-Jahresmittel der Sommertemperaturen im Vergleich zur relativen Abundanz im Ostfriesischen Wattenmeer der südlichen Deutschen Bucht. Die negative Korrelation zeigt eine hohe Mortalität dieser standorttreuen Art in heißen Sommern. (B) Temperaturabhängigkeit der täglichen Wachstumsraten. Das Optimum T_o liegt bei 15°C , nahe der oberen Pejustemperatur. (C) Arterieller Blutfluss (in relativen Einheiten, bestimmt durch Kernspintomographie) bei verschiedenen Temperaturen. Der Blutfluss erreicht nahe der Pejustemperatur sein temperaturabhängiges Maximum und beginnt nahe der kritischen Temperatur einzubrechen. (D) Die Zunahme der Succinatkonzentration in der Leber zeigt den Beginn eines anaeroben Mitochondrienstoffwechsels. (E) Temperaturabhängigkeit des Sauerstoffgehaltes im Seewasser (durchgezogene Linie) and der kritischen Sauerstoffschwellen der Aalmutter (offene Symbole, durchgezogene Linie). Die kritische Temperatur wird dort erreicht, wo die kritische Sauerstoffschwelle der Tiere dem Sauerstoffgehalt im Meerwasser etwa entspricht. Die progressive Abnahme der aeroben Leistungsfähigkeit im Pejus Bereich führt zur Abnahme der Wachstumsrate (B) und der Abundanz (A) und bestätigt das in **Abb. 5** gezeigte Modell.

Ähnliche Überlegungen müssen auch für die Klimawirkungen in polaren Ökosystemen gelten. Gerade hier droht der Verlust von Lebensräumen und Arten, weil sie bei Erwärmung nicht in kühlere Breiten ausweichen können. Diese Gefahr besteht vor allem in der Antarktis. Hier haben einige Arten sich über Millionen von Jahren an die konstant niedrigen Meerestemperaturen angepasst und sind dementsprechend empfindlich gegenüber langfristig steigenden Temperaturen. Die antarktische marine Fauna lebt am unteren Ende des Temperaturkontinuums mariner Lebensräume und wird als hochgradig kalt-stenotherm eingestuft (Somero and De Vries, 1967, Peck and Conway, 2000, Pörtner *et al.*, 1999, 2000, Peck *et al.*, 2002). Diese Pauschalisierung vernachlässigt jedoch, dass es artspezifische Unterschiede in der Temperaturtoleranz gibt. Es scheint, dass trotz der permanent kalten Bedingungen einige Arten eurythermer sind, als sie es mit Blick auf ihre Umgebung sein müssten (cf. Bischoff-Bäsmann und Wiencke, 1996, Pörtner *et al.*, 2000, Lannig *et al.*, 2005, Seebacher *et al.*, 2005). Einige Arten sind jedoch besonders wärmeempfindlich. Darunter befindet sich die Muschel *Limopsis marionensis* aus dem Weddell-Meer, die eine obere kritische Temperatur von 2°C zeigt (vergl. **Abb. 5**, Pörtner *et al.*, 1999). Die Muschel *Laternula elliptica* scheint zwar etwas weniger empfindlich zu sein, doch zeigt sie bereits oberhalb von 0°C eine Abnahme ihrer aeroben Leistungsfähigkeit, wohingegen die Grenzen längerfristig passiver Toleranz bei 6°C erreicht werden (Peck *et al.*, 2002, 2004). Das temperaturabhängige Leistungsfenster ist also bei einigen antarktischen Wirbellosen sehr eng und spiegelt ihre hohe Sensitivität gegenüber aktuellen und künftigen Wärmetrends in antarktischen Gewässern wider (Gille, 2002). Das langsame Wachstum, die späte Reproduktion und die langsame ontogenetische Entwicklung antarktischer Organismen begrenzen zugleich die Fähigkeit dieser Fauna, sich an rasche Änderungen ihrer Umgebungsbedingungen anzupassen.

Über den Vergleich von aeroben Leistungsgrenzen und Feldbeobachtungen bei einzelnen Arten hinaus bedürfen die Hierarchieebenen der sauerstoff-limitierten Temperaturtoleranz sowie die Verbindungen zwischen dem aeroben Leistungsabfall und den weiteren organismischen, zellulären und molekularen Stressphänomenen und Schutzmechanismen der Qualifizierung und der Quantifizierung. Zu den Stressphänomenen gehören anaerober Metabolismus, thermische Denaturierung von Molekülen und Membranen,

oxidativer Stress, zu den kompensatorischen molekularen Schutzmechanismen die Anreicherung von Hitzeschutz-Proteinen (HSPs) und Antioxidantien (Übersichten bei Pörtner, 2001, 2002a,b, Pörtner et al., 2005a,b). Schon jetzt zeichnet sich ab, dass die molekularen Schutzmechanismen bei vielen Arten aufgrund ihrer Lebensweise bei konstanten oder moderat schwankenden Temperaturen eine geringe Bedeutung für die Temperaturtoleranz haben. Bei Tieren der Gezeitenzone erhalten sie jedoch besondere Bedeutung, wenn diese bei Niedrigwasser kurzzeitig und passiv Extremtemperaturen jenseits aerober Grenzen überdauern (cf. **Abb. 5**, Pörtner 2002a, Tomanek, 2005).

Das Konzept der Sauerstofflimitierung trägt als integratives Konzept über das Verständnis der primär relevanten Temperaturtoleranzgrenzen hinaus aber auch zum Verständnis der funktionellen Beziehungen zwischen Organismus und Ökosystem bei. Es resultieren Erklärungen für Rekrutierungserfolg und -rate, Wachstums- und Aktivitätsniveaus, ontogenetische Entwicklungszeiten und Lebensstrategien der Larven und Adulten von Tieren in verschiedenen Klimazonen (Pörtner et al., 2001, 2005a,b, Sirabella et al., 2001). Dies legt nahe, dass klimainduzierte „mismatch“ Phänomene auf der Ökosystemebene einen Bezug zu „mismatch“ Phänomenen auf der organismischen, d.h. physiologischen Ebene der beteiligten Arten haben. Ihre Ursache läge letztlich in der begrenzten Anpassungsfähigkeit (unterschiedlichen phänotypischen Plastizität) von Arten, deren Schicksal z.B. in der Nahrungskette miteinander verknüpft ist.

Die Anpassung an veränderliche Umgebungsbedingungen erfolgt auf unterschiedlichen, diurnalen, saisonalen bis zu dekadischen oder multidekadischen Zeitskalen (Chavez et al., 2003, Kerr, 2005) and damit zum Teil in evolutionären Zeiträumen. Die betroffenen physiologischen Prozesse haben Bezug zur sauerstoffabhängigen Temperaturtoleranz und sind für die Leistungsspektren der Organismen und Populationen im Ökosystem relevant, klimaabhängiges Wachstum und Reproduktionserfolg einbegriffen (e.g. Pörtner et al. 2001). Hinzu kommen klimatisch bedingte Veränderungen in ontogenetischen Entwicklungszeiten und Aktivitätsniveaus (Pörtner 2002b, Pörtner et al., 2005a,b). Da diese Einflüsse artspezifisch sind wie auch die Temperaturfenster einzelner Arten unterschiedlich sind, resultieren neben unterschiedlichen Verschiebungen der geographischen Verbreitung (**Abb. 4**) veränderliche Interaktionen zwischen Arten und möglicherweise auch Verschiebungen in der Biodiversität. Diese Zusammenhänge ergeben sich bislang aus konzeptionellen Betrachtungen der Beziehungen zwischen temperaturabhängigen Energieumsätzen stenothermer und eurythermer Tiere (s.o.), sowie aus Analysen der aus Temperaturvariabilität und Allometrie resultierenden Kompromisslösungen (trade-offs) im Energiebudget (Pörtner et al., 2005a,b,c). Sie erscheinen auch für die Einflüsse des Klimas auf die Verfügbarkeit natürlicher Ressourcen mit verantwortlich, sind aber in den Mechanismen und quantitativen Auswirkungen noch weitgehend unverstanden. Mit dem Konzept der Sauerstoff-Limitierung ist jedoch eine wesentliche Grundlage für ein mechanistisches Verständnis der Temperaturwirkungen auf marine Ökosysteme geschaffen worden. Letztlich sind die detaillierten Beziehungen zwischen klima-induzierten Änderungen von Umgebungsfaktoren sowie den organismischen und Ökosystemfunktionen nicht nur an physiologischen Modellorganismen, sondern vor allem an funktionellen Schlüsselarten aus aquatischen Ökosystemen aufzuklären.

4. CO₂-Effekte auf marine Organismen: Physiologischer Hintergrund

Bedingungen, bei denen Organismen (hier marine Mikroorganismen, Phytoplankter und wasseratmende Tiere) von erhöhten CO₂-Konzentrationen umgeben sind, werden als Hyperkapnie bezeichnet. Kenntnisse der physiologischen Wirkungen von CO₂ auf individuelle Organismen sind für Analysen der oberflächennahen Wirkungen von CO₂ im Ozean ebenso

wichtig wie für Analysen der Wirkungen auf Tiefseeorganismen.

Photosynthetisch aktive marine Organismen, vor allem Phytoplanktonorganismen, sind die Basis für 99 % des organischen Materials, das in die Nahrungsketten der Meere eingeht. Phytoplankton trägt durch Fixierung von jährlich etwa 47 Gt C zu etwas weniger als der Hälfte der Primärproduktion auf der Erde bei, Makroalgen, Seegräser und Korallen produzieren zusätzlich 1 Gt C pro Jahr (Field et al., 1998). Vor allem andere Mikroorganismen (del Giorgio und Williams, 2005), aber auch Zooplankton und größere Tiere veratmen den organischen Kohlenstoff, der für die höheren trophischen Stufen, Tiere, mehr oder weniger komplexe Nahrungsketten durchläuft. Alle Organismen sind direkt und heterotrophe Organismen wie Tiere zusätzlich indirekt über Veränderungen in der Nahrungskette von einer veränderten Chemie des Ozeans betroffen. Für Phytoplankton ergeben sich wie bei der Temperatur möglicherweise indirekte Effekte aus CO₂-bedingten Veränderungen des Fraßdrucks.

Einige CO₂-Effekte werden über Veränderungen im pH des Wassers vermittelt. Die Wirkung erniedrigter pH-Werte (ohne gleichzeitige CO₂-Akkumulation) wurde vor allem bei Süßwasserorganismen und weniger bei marinen Organismen untersucht (Wolff et al., 1988). Durch pH-Änderungen vermittelte Effekte beinhalten Veränderungen der Produktivität von Algen (z.B. durch Änderung der Zellteilungsrate; Hinga, 2002) und heterotrophen Mikroorganismen (Archaea, Bakterien, Pilze und Protozoen), veränderte Raten der biologischen Kalzifizierung und Dekalzifizierung, sowie Veränderungen in den Stoffwechselraten von Zooplankton, benthischen Arten und Fischen. Erniedrigte pH-Werte im Wasser beeinträchtigen als Stressfaktor die Reproduktion von Tieren im Süßwasser und im Meer. Ein niedriger pH im Wasser führt zu erniedrigter Eigröße und verzögertem Schlupf (Vinogradov and Komov, 1985). Bei Muscheln ist die Befruchtung bei leicht alkalischem pH besonders erfolgreich (Alvarado-Alvarez et al., 1996). Sogar geringe Absenkungen des pH erniedrigen den Reproduktionserfolg in einigen Arten (s.a. Desrosiers et al., 1996). Bei Stören (*Acipenser transmontanus*) ist die Beweglichkeit der Spermien sowohl bei niedrigem pH als auch bei erhöhtem pCO₂ eingeschränkt (Ingermann et al., 2002).

pH-Änderungen beeinflussen (1) das Karbonat- System, (2) die Nitrifizierung (Huesemann et al., 2002) und die Protonierungs- bzw. Dissoziationsgleichgewichte von Nährstoffen wie Phosphat, Silikat und Ammonium (Zeebe and Wolf-Gladrow, 2001), sowie (3) die Aufnahme essentieller und toxischer Spurenelemente. Die Nitrifizierung wird bei einem pH-Abfall von 8 auf 7 um 50% und bei einer Abnahme des pH auf 6 um nahezu 100 % gehemmt (Huesemann et al., 2002). Eine Reduktion des pH-Wertes im Wasser erhöht generell den Anteil biologisch aktiver freier Metallionen (Sadiq, 1992) und erniedrigt die partikuläre Bindung von Metallen (Salomons and Forstner, 1984). Diese Metalle werden von allen aquatischen Wirbellosen aufgenommen, mit möglicherweise toxischen Begleiterscheinungen (Rainbow, 2002). Diese speziellen Zusammenhänge sind jedoch bei erhöhten CO₂-Konzentrationen bisher kaum untersucht worden.

Die Fähigkeit von Meeresorganismen, sich auf evolutionären Zeitskalen an steigende CO₂-Konzentrationen anzupassen, ist für alle Organismengruppen unklar. Es kann nur festgehalten werden, dass die Vorläufer heutiger Formen unter höheren CO₂-Werten gelebt haben (s.o., **Abb. 3**). Es ist für marine Organismen auch völlig unklar, inwieweit der Anpassung an heutige Werte eine irreversible Spezialisierung auf bestimmte CO₂-Konzentrationen zugrunde liegt. Bei einer Süßwasser-Alge, *Chlamydomonas reinhardtii*, die über etwa 1000 Generationen bei einer steigenden atmosphärischen CO₂-Konzentration bis 1050 ppm kultiviert wurde, zeigte sich, dass die Zelllinien keinen eindeutigen Selektionstrend aufwiesen, sondern dass die Variationsbreite zunahm (Collins und Bell, 2004). Einige Zelllinien wuchsen aber schlechter, wenn sie dann erneut etwa heutigen CO₂-Werten

ausgesetzt wurden. Die Autoren schließen, dass einige Zelllinien unter erhöhten CO₂-Konzentrationen weniger effiziente Konzentrationsmechanismen für anorganischen Kohlenstoff ausbilden. Im Phytoplankton wird schließlich bei erhöhter Verfügbarkeit von CO₂ die Variationsbreite in Photosynthese- und Atmungsraten zunehmen. Die Aussagekraft dieser experimentellen Evolutionsuntersuchungen für das Freiland ist jedoch limitiert.

In den Untersuchungen am Phytoplankton und Makroalgen deutet sich für die Effekte auf die Primärproduktion ein integratives Konzept an, das zwar noch unvollständig ist, das aber über enzymatische Eigenschaften und zelluläre Transportphänomene einige Phänomene auf der organismischen und Ökosystemebene miteinander in Beziehung setzt und dadurch den Weg zu einem Ursache-Wirkungsverständnis zeigt. Für Tiere ist im Unterschied zur Analyse von Temperaturwirkungen (s. 3.) ein solches integratives Konzept noch nicht verfügbar. Mittlerweile sind jedoch etliche Komponenten und Prozesse bekannt und es deutet sich an, dass wie bei der Wirkung der Temperatur viele CO₂-Effekte bei Tieren primär in eine Minderung der aeroben Leistungsfähigkeit münden.

4.1. CO₂-Wirkungen auf Photosynthese, Kalzifizierung und die biologische Pumpe

Steigende atmosphärische CO₂-Konzentrationen haben prinzipiell einen positiven Effekt auf Photosynthese und die damit verbundene Produktivität und das Wachstum. Dies gilt besonders bei Bäumen, weniger bei Kräutern (Ainsworth und Long, 2005), dies gilt aber auch bei etlichen marinen Makroorganismen wie Seegräsern (Beer et al., 2002) und einigen Makroalgen (Kübler et al., 1999) incl. photosynthetisch aktiven Symbionten in Invertebraten und Protisten (Raven et al., 2005). Auch bei marinem Phytoplankton beinhalten scheinbar positive Effekte der CO₂-Anreicherung einen Düng-Effekt, abhängig von der Verfügbarkeit anderer Nährstoffe wie Stickstoff oder Eisen und Phosphor (e.g. Riebesell et al., 1993, Wolf-Gladrow et al., 1999). Die Assimilation hängt von der CO₂-Fixierung durch die Ribulose-1,5-bisphosphat-Carboxylase ab, die eine geringe Affinität für CO₂ aufweist. Der Düng-Effekt ist jedoch bei Phytoplankton weniger stark (in der Regel geringer als 10%, nur bei *Emiliana huxleyi* wurde ein stärkerer Effekt beschrieben), da sie Mechanismen nutzen, mit denen sie CO₂ bzw. Bikarbonat in der Zelle konzentrieren und die CO₂ Bindung durch die Photosynthese auch bei geringen CO₂-Konzentrationen nahe der Sättigung halten können (Giordano et al., 2005). Die Nutzung dieser Mechanismen und die damit verbundenen energetischen Kosten könnten jedoch bei steigenden CO₂-Partialdrücken zurückgehen. Da die Effizienz der anreichernden Mechanismen artspezifisch unterschiedlich ist, könnten Verschiebungen in der Artenzusammensetzung des Phytoplanktons resultieren (Burkhardt et al., 2001, Tortell et al., 2002, Rost et al., 2003). Nach Riebesell (2004) bestätigten vergleichende Untersuchungen in Mesokosmen unter glazialen (190 ppm) und erhöhten CO₂ Konzentrationen (790 ppm), dass erhöhte CO₂ Konzentrationen eine gesteigerte Nettoproduktion des Phytoplanktons bewirken können. Diatomeen dominierten unter glazialen Bedingungen und bei erhöhten CO₂ Werten, wohingegen der Coccolithophoride *Emiliana huxleyi* unter aktuellen CO₂ Werten vorherrschte. Wenn der Befund der Reduktion des Nettowachstums von *E. huxleyi* unter erhöhten CO₂ Werten repräsentativ für den Ozean ist, so wird die Wettbewerbsfähigkeit dieser Art beeinträchtigt. Die Wirkungen des CO₂ auf die Zusammensetzung des Phytoplanktons sind jedoch nicht eindeutig und bedürfen weiterer Untersuchungen (Raven et al., 2005). Dieses Beispiel erläutert jedoch bereits, wie Arten, die weniger empfindlich auf CO₂ reagieren, bei stetiger Erhöhung der CO₂-Konzentration die Vorherrschaft übernehmen können, hier aufgrund der Anregung der Photosynthese in einer an Ressourcen verarmten Umgebung (Riebesell 2004).

Das Verhältnis der drei Komponenten des gelösten anorganischen Kohlenstoffs (CO₂,

HCO_3^- and CO_3^{2-}) beeinflusst nicht nur die Photosynthese (vor allem des Phytoplanktons), sondern auch die Produktion komplexer organischer Kohlenstoffmoleküle sowie die Kalzifizierung. Wird die Photosynthese noch durch CO_2 -Akkumulation angeregt, sofern keine Nährstoffe limitierend wirken, so sind dagegen Kalzifizierungsprozesse negativ betroffen.

Zahlreiche labor- und feldorientierte Studien an Korallen und Algen haben die generelle Empfindlichkeit kalzifizierender Organismen in Oberflächenschichten gegen die Zunahme der CO_2 -Konzentrationen belegt (Gattuso et al., 1998, 1999, Riebesell et al., 2000, Zondervan et al., 2001, 2002). Bei einer Verdopplung von CO_2 auf 560 ppm im Vergleich zu vorindustriellen Werten (280 ppm) werden Reduktionen von Kalzifizierungsraten um 15-85 % erwartet (Sabine et al., 2004). Riebesell et al. (2000) zeigten, dass die Kalzifizierungsraten von Coccolithophoriden (kalzifizierendes Phytoplankton wie *Emiliana huxleyi* and *Gephyrocapsa oceanica*) bei CO_2 -Konzentrationen, wie sie 2100 erwartet werden (700-800 ppm), um 20 bis 40% abnehmen. Beim Phytoplankton nimmt unter erhöhten CO_2 -Partialdrücken die Produktion anorganischen Kohlenstoffs im Verhältnis zu der des organischen Kohlenstoffs (die „Rain ratio“) ab. Negativ betroffen sind Kalzifizierungsprozesse nicht nur beim marinen Phytoplankton, sondern auch bei Foraminiferen, Korallen und schalenbildenden Tieren wie Muscheln, Echinodermen (Shirayama und Thornton, 2005, Hoegh-Guldberg, 2005, Michaelidis et al., 2005, s.u.). Shirayama (2002) und Shirayama und Thornton (2005) zeigten, dass eine Zunahme des CO_2 -Partialdrucks um 180 ppm auf 560 ppm bereits zu einer signifikanten Abnahme der Wachstums- und Überlebensrate von Echinodermen und Gastropoden des Flachwasserbenthos im Pazifik führt.

Während Coccolithophoriden und Foraminiferen (Protisten des Planktons) den weniger löslichen Kalzit produzieren, wird von Korallen und Flügelschnecken (Pteropoden, einer Gruppe von Mollusken) Aragonit gebildet. Molluskenschalen bestehen aus Schichten von Aragonit oder aus Schichten von Aragonit mit eingelagertem Kalzit. Echinodermen (Seeigel, Seesterne und Schlangensterne) bilden Kalzitstrukturen, die viel Magnesium enthalten, dementsprechend porös und daher stärker löslich sind als Kalzit ohne Magnesium. Auch die Larven von Seeigeln und Mollusken besitzen Schalen bzw. Skelettstrukturen mit hohen Magnesiumanteilen. Seeigel bilden bei der Kalzifizierung amorphe Vorläuferstrukturen (amorphes Calciumkarbonat), die 30-mal leichter löslich sind als Kalzit (Politi et al., 2004). Foraminiferen bilden magnesiumhaltigen Kalzit ohne amorphe Zwischenstufen. Diese Gegenüberstellung (Raven et al., 2005) zeigt, dass die Empfindlichkeit von Kalzifizierern gegenüber Ansäuerung und CO_2 artspezifisch unterschiedlich ist. Unterschiedliche Tiergruppen sind dabei je nach Kalzifizierungsgrad und Kalzitstruktur ebenfalls unterschiedlich empfindlich: Sollte CO_2 ein Schlüsselfaktor in Perm-Trias Massensterben gewesen sein, so waren u.a. die stärker aber empfindlicher kalzifizierten Korallen, Moostierchen und Echinodermen besonders betroffen, wohingegen Mollusken, Gliedertiere und Chordaten weniger stark reagierten (Knoll et al., 1996). Auch bei Crustaceen wurden Effekte des CO_2 auf die Kalzifizierung gefunden (Wickins, 1984). Es ist aber unklar, ob Crustaceen durch den wiederholten Bedarf an Calcium und Bikarbonationen für die Mineralisierung ihres Exoskeletts nach der Häutung besonders empfindlich sind. Generell könnte die CO_2 -induzierte Abnahme der Karbonatübersättigung im Wasser karbonathaltige Skelettstrukturen schwächen und sie weniger widerstandsfähig gegen physikalische und biologische Erosion machen. Bei steigendem $p\text{CO}_2$ erfolgt schließlich eine Auflösung vorhandener Kalkstrukturen (e.g. Bamber, 1987; Shirayama, 1995). Diese Störungen, die auch durch erniedrigten pH verursacht werden, gehen zusätzlich mit einer Reduktion des Wachstums und der Reproduktion einher (Bamber, 1987, 1990, Michaelidis et al., 2005).

Bei Gruppen wie den Echinodermen oder Korallen sind Effekte offensichtlich bereits

bei geringer CO₂-Anreicherung nachweisbar. Diese Befunde legen daher nahe, dass solche Effekte möglicherweise mit der bisherigen atmosphärischen CO₂-Akkumulation bereits eingesetzt haben. Es gibt bisher keine eindeutigen Belege, dass Organismen in der Lage sind, dieser Beeinträchtigung durch Anpassungsprozesse auszuweichen. Der südliche Ozean ist aufgrund permanent niedriger Temperaturen bereits mit Aragonit untersättigt und erscheint besonders empfindlich gegen eine weitere Abnahme der Sättigungswerte des Karbonats, vor allem des Aragonits. Von Organismen gebildete Aragonitstrukturen könnten bereits von Auflösung bedroht sein. Hier erscheinen die Pteropoden am ehesten betroffen. Dies mag auch in kalten Auftriebsgebieten zutreffen.

Die Produktion von CaCO₃ durch das Phytoplankton und andere frei schwebende Organismen wie Pteropoden spielt eine wichtige Rolle für die biologische Pumpe, den Netto-Export von organischen und anorganischen Kohlenstoff-Verbindungen in die Tiefsee. Die Exportproduktion unterhalb von 1,000 m Tiefe ist mit CaCO₃-Flüssen korreliert (Barker et al., 2003). Die CaCO₃-Ballastmenge, die die Sedimentation organischen Materials beschleunigt, nimmt unter der Wirkung des CO₂ ab, sichtbar in einer Abnahme des Verhältnisses von anorganischem zu organischem Kohlenstoff, mit negativen Auswirkungen auf die Funktion der biologischen Pumpe. Diese Abnahme des Karbonatflusses reduziert die Kapazität des Ozeans, dem Anstieg des atmosphärischen CO₂ entgegenzuwirken (Riebesell et al., 2000, Zondervan et al., 2001, Engel et al., 2005, Fung et al., 2005). Offensichtlich sind zelluläre Wachstumsprozesse und Kalzifizierung im Phytoplankton gleichzeitig und ggf. entgegengesetzt von den erhöhten CO₂-Werten betroffen. Bedingt durch die abnehmende (Über)-Sättigung des Meerwassers mit Karbonaten reagieren die Raten der organismischen Kalzifizierung zunehmend negativ auf die CO₂-Anreicherung und kompensieren den positiven Wachstumseffekt. Eine Verschiebung der Artenzusammensetzung des Phytoplanktons zu nicht-kalzifizierenden Organismen scheint möglich, mit Rückkopplung auf die Alkalinität des Ozeans und den Export organischen Materials. Allerdings könnte das Exportdefizit durch erhöhte Aggregationsprozesse unter Einbau der vom Phytoplankton gebildeten „Transparenten Exopolymerpartikel (TEP)“ ausgeglichen werden. Dieser Prozess würde die Sedimentation beschleunigen, die Remineralisation würde in größeren Tiefen erfolgen und dadurch einen tieferen Nettoexport begünstigen (Engel et al., 2005).

Diese CO₂-Effekte auf das Phytoplankton setzen bereits bei geringen Erhöhungen der CO₂-Konzentrationen ein, und solche Effekte haben wohl auch im Verlauf entsprechender CO₂-Schwankungen in der Erdgeschichte eine Rolle gespielt. Barker and Elderfield (2002) zeigten, dass CO₂-Schwankungen in den Eiszeiten und Zwischeneiszeiten der letzten 50000 Jahre mit den Schalengewichten fossiler planktischer Foraminiferen korrelierten. Diese Beobachtungen belegen, dass die marine Kalkbildung bereits durch geringe Veränderungen atmosphärischer CO₂-Werte beeinflusst wird. Veränderungen werden demnach progressiv mit steigenden CO₂-Werten zunehmen. Die Kapazität der Puffer des Meerwassers, pH-Änderungen zu reduzieren, nimmt mit zunehmender Aufnahme von CO₂ in den Ozean ab, mit der Konsequenz, dass weniger CO₂ gespeichert wird (cf. Fung et al., 2005) und biologische Effekte stärker zunehmen.

Weitergehende Extrapolationen organismischer Antworten auf die Ebene der Ökosysteme oder auf globale Skalen liegen bisher nur für das Phytoplankton und Korallenriffe vor und stützen auch nur vorläufige Aussagen. Aufgrund der physiologischen Antworten des marinen Planktons auf erhöhtes CO₂ auf der organismischen Ebene (zunehmende Photosynthese, reduzierte Kalzifizierung; Rost et al., 2003; Riebesell et al., 2000, Engel et al., 2005) werden groß-skaligen Änderungen in der Struktur pelagischer Ökosysteme des Oberflächenozeans erwartet (Rost et al., 2003). Aufgrund der CO₂-Akkumulation in der Atmosphäre könnte die globale Kalzifizierungsrate innerhalb des nächsten Jahrhunderts um

etwa 50% abnehmen (Zondervan et al., 2001), und signifikante Verschiebungen in globalen biogeochemischen Zyklen bewirken (Ridgwell, 2002). Trotz der potentiellen Bedeutung dieser Veränderungen ist unser Verständnis dieser Prozesse noch sehr unvollständig (Riebesell, 2004, Engel et al., 2005). Eine Vertiefung des mechanistischen Verständnisses der CO₂-Wirkungen und ihrer Konsequenzen für Produktivität und Stoffflüsse ist erforderlich, um Veränderungen im Ökosystem und auch Rückwirkungen auf künftige atmosphärische CO₂-Konzentrationen und damit den globalen Kohlenstoffkreislauf zu verstehen.

4.2. Weitere CO₂-Wirkungen auf wasseratmende Tiere

Die Frage, ob höhere Lebensformen wie Tiere nur über die Nahrungskette von der CO₂-Anreicherung betroffen sind, kann nach aktuellen Erkenntnissen bereits verneint werden. Auch bei wasseratmenden Tieren sind Prozesse wie Kalzifizierung, Wachstum, Fortpflanzung und Aktivität von erhöhten CO₂-Partialdrücken betroffen. Effekte wurden bereits bei Erhöhung auf 560 µatm beobachtet (s.u.). Grundsätzlich ist hier aber die Frage zu stellen, ob nicht die komplexesten Lebensformen, Tiere, auch in diesem Fall direkt und auf lange Sicht am empfindlichsten auf diese Störung reagieren? Diese Frage kann zwar für den Faktor CO₂ derzeit nicht eindeutig beantwortet werden; sie drängt sich jedoch auf, da Tiere als Organismen auf der höchsten Organisationsstufe auf die Veränderung anderer Umgebungsfaktoren, z.B. Temperatur, ebenfalls am empfindlichsten reagieren (s. 3.). Kenntnisse der Wirkmechanismen bei Tieren sind erforderlich, um die Bedeutung des Umgebungsfaktors CO₂ bewerten zu können. Wirkungen auf Tiere stehen auch im Vordergrund, wenn es darum geht, Szenarien der CO₂-Entsorgung in der Tiefsee zu bewerten.

Störungen der Atmung, Narkose und Mortalität sind Kurzzeiteffekte auf Tiere bei stark erhöhten CO₂-Konzentrationen. Niedrigere CO₂-Konzentrationen können aber Langzeiteffekte auslösen, die zunächst subletal bleiben und Prozesse wie Aktivität, Verhalten, Wachstum, Reproduktion und schließlich die Lebensspanne betreffen, mit entsprechenden Konsequenzen auf der Populations- und Ökosystemebene. Hinzu kommen spezifische Empfindlichkeiten unterschiedlicher Lebensstadien wie Eier, Larven und Juvenile. Dabei ist die Empfindlichkeit der Juvenilstadien in der Regel größer als die der Adulten (Pörtner et al., 2005d). Langzeiteffekte, die über die Dauer eines Reproduktionszyklus oder die individuelle Lebensspanne hinausgehen, können leicht übersehen werden, aber letztendlich drastische Auswirkungen auf ein Ökosystem haben. Vor allen Dingen an Tieren der Gezeitenzone können die allgemein gültigen Mechanismen der CO₂-Wirkungen auf längeren Zeitskalen studiert werden, da diese Organismen auch höhere Gehalte längerfristig überleben. Einige der bisher untersuchten Wirbellosen und Fische leben jedoch über einen großen Tiefenbereich bis unter 2000 m oder in permanent kalten Gewässern (e.g. Langenbuch und Pörtner, 2003, 2004), so dass auch Aussagen für die Tiefsee möglich erscheinen. Für einige Beobachtungen an Tiefseeorganismen *in situ* wurden geringe CO₂ Mengen im tiefen Ozean ausgebracht (s. unten)

Zunächst wurde die Empfindlichkeit gegenüber erhöhten CO₂-Werten auf die Ansäuerung (Absenkung des pH-Wertes) des Wassers zurückgeführt (cf. Shirayama, 1995, Auerbach et al., 1997). Spezifische Effekte durch CO₂ und Bikarbonat müssen jedoch in einer vollständigen Analyse berücksichtigt werden (Pörtner und Reipschläger, 1996). Zumindest auf kurzen Zeitskalen zeigen sich deutliche Unterschiede zwischen Experimenten, bei denen dieselbe Ansäuerung entweder durch Salzsäure (und anschließendes Ausgasen des aus Karbonaten freigesetzten CO₂) oder durch Erhöhung des CO₂-Partialdrucks herbeigeführt wurde. Unter CO₂ wurde kurzfristig eine erhöhte Sterblichkeit von Fischlarven beobachtet (Ishimatsu et al., 2004). Ein Grund ist sicherlich, dass das hoch-diffusive CO₂ rasch über die Epithelien in die Körperflüssigkeiten gelangt. In Meerwasser, welches (bei konstant

gehaltenem $p\text{CO}_2$) mit Salzsäure angesäuert wurde, entwickelten sich Schäden dagegen über längere Zeiträume. CO_2 dringt durch Diffusion in den Organismus ein und verteilt sich in allen Körperkompartimenten. Diese interne Akkumulation von CO_2 löst die meisten der bei Tieren beobachteten Effekte aus (Übersichten von Pörtner und Reipschläger, 1996, Seibel und Walsh, 2001, Ishimatsu et al., 2004, 2005; Pörtner et al., 2004a, 2005d). Die CO_2 -Konzentration, an die ein Organismus akklimatisiert ist, wird seine akute kritische Toleranzgrenze beeinflussen. Die Kapazität zur Akklimatisierung und Verschiebung der Toleranzgrenzen wurde jedoch bisher nicht untersucht.

CO_2 -Effekte sind eher bei wasseratmenden Tieren zu erwarten als bei Luftatmern, deren CO_2 -Partialdrücke in den Körperflüssigkeiten erheblich höher liegen. Direkte Effekte des im Wasser gelösten CO_2 auf tauchende marine Luftatmer wie Säuger, Vögel oder Schildkröten sind demnach sehr unwahrscheinlich, auch weil ihr Gasaustausch beim Tauchen minimiert ist. Indirekte Effekte auf Luftatmer über CO_2 -bedingte Veränderungen in der Nahrungskette können jedoch nicht ausgeschlossen werden.

Bedingt durch die im Vergleich zur Luft etwa 30-fach niedrigere Konzentration des Sauerstoffs im Wasser ist in Relation zur Stoffwechselrate das Ventilationsvolumen bei Wasseratmern im Vergleich zu Luftatmern hoch und in erster Linie durch die begrenzte Verfügbarkeit des Faktors Sauerstoff bestimmt (e.g. Jouve-Duhamel und Truchot, 1983). Dies begründet die niedrigen CO_2 -Partialdrücke im Blut von Wasseratmern. Bei Knochenfischen (Teleostei) und Haien (Elasmobranchii) wird die Ventilation dennoch durch erhöhte CO_2 -Konzentrationen stimuliert (Burlison und Smatresk, 2000; McKendry et al., 2001, McKenzie et al., 2002), mit Konsequenzen für das Energiebudget der Tiere, d.h. die Verteilung von Stoffwechselenergie auf Energieverbraucher im Tier. Aufgrund der geringen CO_2 -Gradienten zwischen Organismus und Wasser kann ein Anstieg des CO_2 -Gehaltes im Organismus jedoch nicht verhindert werden. Im Unterschied zu Luftatmern ist bei Wasseratmern die Kapazität zur ventilatorischen Kompensation von Störungen im Säure-Basen-Haushalt begrenzt (Scheid, 1989). Wasseratmer nutzen daher fast ausschließlich Ionenaustauschmechanismen für die Kompensation hyperkapnischer Störungen des Säure-Basen Status.

Durch den Anstieg des $p\text{CO}_2$ erfolgt eine Ansäuerung (der pH-Wert fällt), und der Bikarbonatgehalt steigt abhängig vom Effekt anderer Puffersubstanzen (Nicht-Bikarbonat Puffer), die durch den Anstieg der Kohlesäurekonzentration titriert werden. Die Abnahme des pH-Wertes ist folglich deutlicher und der Anstieg des Bikarbonats geringer in Flüssigkeiten mit niedrigerer Pufferkapazität. Der durch den Anstieg im $p\text{CO}_2$ bewirkte passive Anstieg im Bikarbonat ist in Meerwasser geringer als in extrazellulären Körperflüssigkeiten, und hier ebenfalls erheblich niedriger als im Intrazellulärraum. Umgekehrt erfolgt die stärkste pH-Abnahme im Meerwasser aufgrund geringer Mengen Nicht-Bikarbonat Puffer und der geringste pH-Abfall intrazellulär aufgrund hoher Nicht-Bikarbonat Pufferwerte, die etwa fünffach höher liegen als im Extrazellulärraum. In den meisten Tieren, Invertebraten und Vertebraten, wird der extrazelluläre pH-Wert 0.5-0.8 pH-Einheiten oberhalb des intrazellulären pH-Wertes eingestellt (mit Ausnahme der Tintenfische, hier sind intra- und extrazelluläre pH-Werte in vielen Fällen etwa gleich). Folglich resultieren im Extrazellulärraum in der Regel höhere Bikarbonatkonzentrationen als im Intrazellulärraum.

Analysen von CO_2 -Effekten auf die Säure-Basen Regulation wurden häufig durchgeführt, doch in nur wenigen Tierarten mit Untersuchungen des Stoffwechsels kombiniert (z.B. Reipschläger et al., 1997). Veränderungen der Stoffwechselrate werden durch Veränderungen verschiedener Säure-Basen Parameter (z.B. pH, Bikarbonat) in einem oder mehreren Körperkompartimenten bewirkt (Pörtner und Reipschläger, 1996, Pörtner et al., 2000, Langenbuch und Pörtner, 2002).

Die Prozesse der membrangebundenen Ionenregulation reagieren auf respiratorische

oder metabolische Säurelasten oder auf Änderungen im Säure-Basen Status so, dass neue Säure-Basen Gleichgewichte in den Körperflüssigkeiten entstehen, die mit Verschiebungen z.B. des betreffenden pH-Wertes verbunden sind. Einige Transportmechanismen bei Fischen und marinen Wirbellosen sind mittlerweile bekannt (cf. Claiborne et al., 2002; Heisler, 1986b, 1993; Ishimatsu und Kita, 1999; Pörtner und Reipschläger, 1996; Pörtner et al., 2000). Die Austauscher transportieren Protonen und/oder Bikarbonat und bewirken die weitere Akkumulation von Bikarbonat und die partielle oder komplette Kompensation der pH-Abnahme. Diese Austauschprozesse erfolgen einerseits über epitheliale Grenzflächen zwischen Tier und Wasser und andererseits innerhalb des Tieres über Membranen, die intra- und extrazelluläre Kompartimente voneinander trennen. Ionentransport hängt in der Regel vom Natriumgradienten ab, der durch die energie-(i.e. ATP)-verbrauchende Na^+/K^+ -ATPase aufgebaut wird, oder er verbraucht ATP direkt im Falle der H^+ -ATPase (Heisler, 1993).

Bei Knochenfischen ist der Transfer von Säure-Basen Äquivalenten immer mit Störungen in der Osmoregulation (Salz-Wasser-Haushalt) verbunden, begründet durch die erforderliche Aufnahme von Gegenionen, welche bei marinen Fischen zu einer zusätzlichen Beladung mit Kochsalz um bis zu 10 % führt (Evans, 1984). Ähnlich wie bei Fischen wurde auch bei decapoden Crustaceen eine starke Beziehung zwischen Säure-Basen Status und der Ionenregulation gefunden. Die Kompensation einer CO_2 -induzierten Azidose verursacht große und möglicherweise ungünstige Änderungen in der Ionenzusammensetzung des Plasmas und anderer Körperflüssigkeiten (Cameron und Iwama, 1989, Whiteley et al., 2001).

In allen bislang untersuchten Tieren erfolgt die Kompensation von hyperkapniebedingten Störungen des Säure-Basen Haushaltes durch eine Akkumulation von Bikarbonat-Anionen (Heisler, 1986b, Pörtner et al., 1998, Wheatly, 1989). Dies erfolgt besonders effektiv im intrazellulären, aber nicht immer so effektiv im extrazellulären Kompartiment. In Fischen ist die Kompensation in beiden Kompartimenten oft nahezu vollständig (Larsen et al., 1997), wobei der extrazelluläre pH sich langsamer als der intrazelluläre pH den Kontrollwerten nähert, einhergehend mit einer langsameren Zunahme des extrazellulären Bikarbonatgehaltes (Heisler, 1986a). Im Unterschied zu vielen Fischen kehrt der extrazelluläre pH bei marinen Wirbellosen dagegen in der Regel nur unvollständig auf den Ausgangswert zurück. Die Kompensation beträgt z.B. nur 30 % in einem marinen Wurm (**Abb. 7**; Pörtner et al., 1998) und liegt eher bei 0% in einer Miesmuschel *Mytilus galloprovincialis* (Michaelidis et al. 2005).

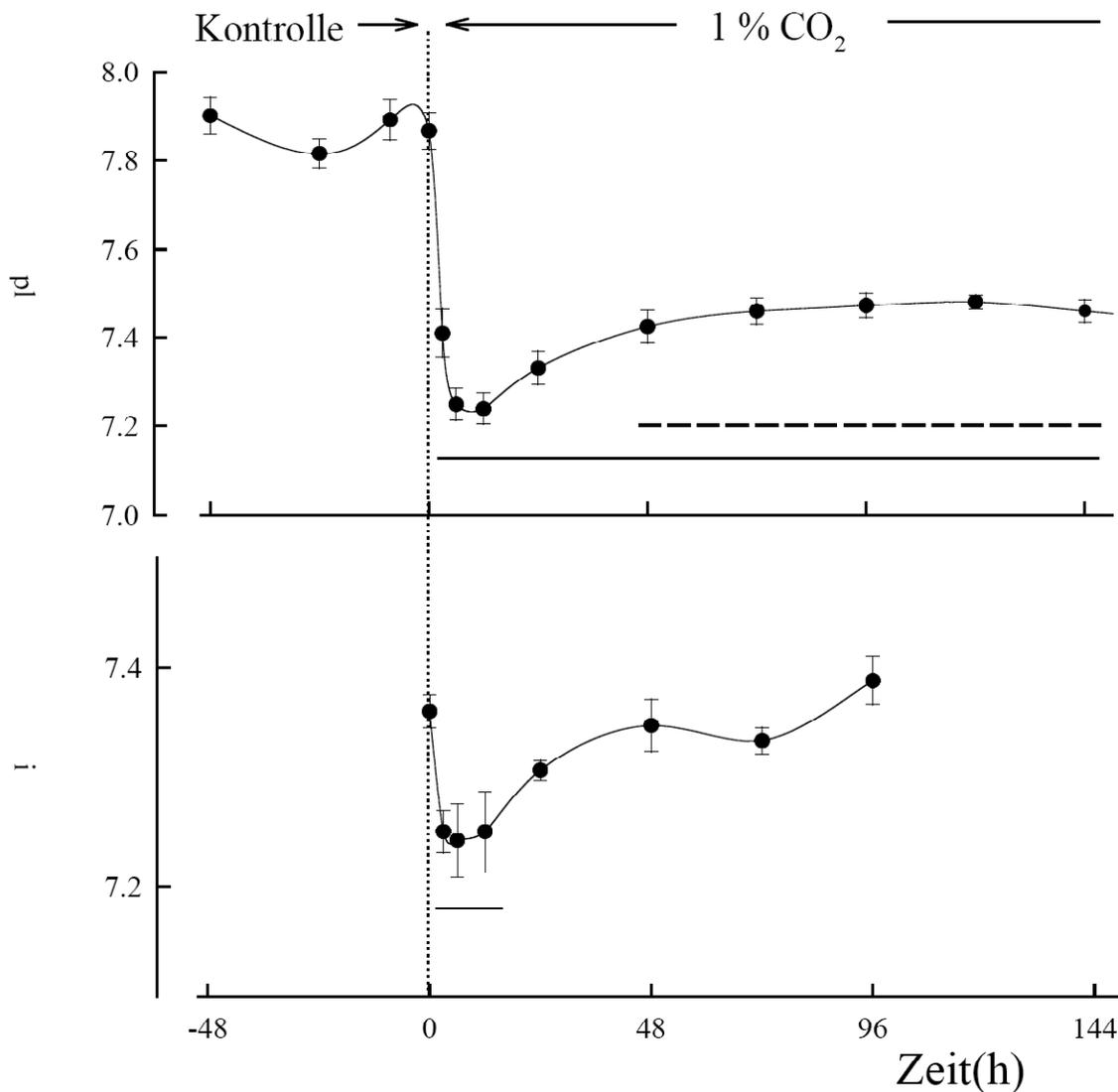


Abb. 7: pH-Werte im Extrazellulärraum (Coelomplasma) und im Intrazellulärraum des Hautmuskelschlauches von *Sipunculus nudus* unter Kontrollbedingungen und während sich anschließender Hyperkapnie (1 % CO₂ = 10 000 ppm, modifiziert nach Pörtner et al., 1998). Im Unterschied zum Intrazellulärraum wird die Azidose extrazellulär nur unvollständig kompensiert.

Limitierend für das Ausmaß der Kompensation könnte sein, wieviel Bikarbonat aus dem Umgebungsmedium für die extrazelluläre Kompensation oder aus der extrazellulären Flüssigkeit (Blut, Hämolymphe) für die intrazelluläre Kompensation zur Verfügung steht (Heisler, 1993; Pörtner et al., 1998). Die neu eingestellten pH-Werte wirken auf membranständige Austauscher (Pörtner et al. 2000), auf den Sauerstofftransport und auch auf Stoffwechselgleichgewichte, die für das Wachstum oder die Konzentrationen von Neurotransmittern wichtig sind. Eine Übersicht der Effekte des CO₂ und der betroffenen Mechanismen ist in **Abb. 8** zusammengestellt (Pörtner et al. 2005d). Diese Effekte lassen erwarten, dass die meisten Prozesse durch hohe CO₂-Werte und niedrige pH-Werte gedrosselt werden. Wesentliche Wirkungen sind die Abnahme funktioneller Kapazitäten und Sauerstoff- bzw. Energieumsatzraten bei Azidose. Fallende Proteinsyntheseraten betreffen Funktionen

wie Wachstum und Reproduktion (Langenbuch und Pörtner 2002, 2003). Letztendlich steigt die Mortalität (Kikkawa et al., 2004, Langenbuch und Pörtner, 2004), wobei die auslösenden Faktoren nur bei akuter CO₂-Wirkung bekannt sind (5.2.).

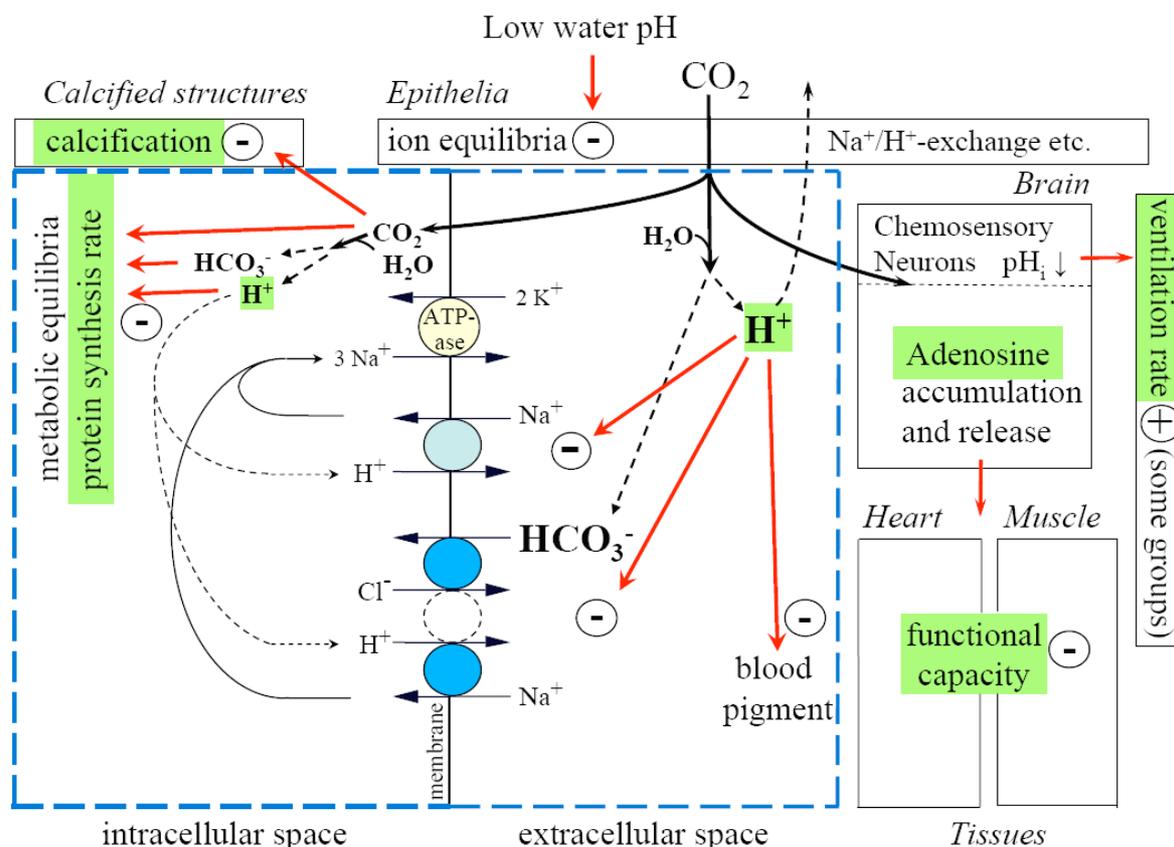


Abb. 8: Schematische Darstellung der physiologischen Funktionen, die in einem generalisierten marinen Wirbellosen oder Fisch von einer Erhöhung des CO₂-Partialdrucks und dadurch veränderlichen Protonen- (H⁺), Bikarbonat- (HCO₃⁻) und Karbonat- (CO₃²⁻) Konzentrationen betroffen sind. Betroffene zelluläre Prozesse (linke Seite) haben funktionelle Konsequenzen in Geweben wie Hirn, Herz, oder Muskel (rechte Seite). Unter CO₂-Stress werden organismische Funktionen wie Wachstum, Verhalten oder Reproduktion unterdrückt (nach Pörtner et al., 2005d, - oder + zeigt die Unterdrückung bzw. Anregung der entsprechenden Funktion. Schwarze Pfeile zeigen die diffusiven Bewegungen des CO₂ zwischen den Kompartimenten. Rote Pfeile zeigen die effektiven Faktoren CO₂, H⁺, oder HCO₃⁻. Schattierte Flächen zeigen Prozesse die für das Wachstum und das Energiebudget relevant sind.) Das hier dargestellte Bild ignoriert die spezifischen phylogenetischen Eigenschaften und Einschränkungen einzelner Tierstämme oder -arten (s. Text).

Viele dieser Befunde wurden bei CO₂-Konzentrationen erhoben, die weit über den Werten liegen, die 2100 erwartet werden. Dementsprechend sind weitere Untersuchungen erforderlich, um den potentiellen Einfluss künftiger atmosphärischer CO₂-Werte auf die Bestände von Fischen und anderen marine Ressourcen zu erforschen. Auf der Basis der derzeitigen Erkenntnisse kann nicht ausgeschlossen werden, dass diese Bestände aufgrund der generell dämpfenden Wirkung von CO₂ auf physiologische Leistungen abnehmen werden. Über das Ausmaß dieser Abnahme kann jedoch bisher nichts gesagt werden.

5. Kurz- und Langzeiteffekte von CO₂ bei Tieren

Um die Bedeutung von CO₂-Wirkungen und der davon betroffenen Prozesse für die Ökologie und die Anpassungsfähigkeit ermessen zu können, stellen sich Fragen nach den Vorteilen einer effektiven Säure-Basen Regulation und weiterhin, welche Effekte Änderungen in den Säure-Basen Parametern bei Belastung durch veränderte Umweltbedingungen haben, wie zum Beispiel bei Erhöhung der CO₂-Konzentration. Zudem wirkt CO₂ bei Tieren über unterschiedliche physiologische Prozesse auf unterschiedlichen Zeitskalen (Pörtner et al., 2005d). Nicht alle diese Wirkungen werden möglicherweise über Störungen im Säure-Basen-Haushalt vermittelt. Die Empfindlichkeit gegen CO₂ hängt weiterhin von der Lebensweise und dem Energieumsatz der Tiere ab, sowie vom Tierstamm, dem sie angehören, bzw. von seinen physiologisch-funktionellen Charakteristika. Benthische Tiere weisen geringere Energieumsätze als pelagische Tier auf, sind daher möglicherweise weniger empfindlich. Sie sind vor allem in der Gezeitenzone auch eher an variable Umweltbedingungen wie Hypoxie, Hyperkapnie oder Extremtemperaturen angepasst. Besonders empfindlich sind dagegen die Kalmare unter den Cephalopoden (Tintenfischen), nicht zuletzt aufgrund ihrer im Vergleich zu Fischen erheblich höheren Stoffumsätze. Die aktivsten Kalmare leben im Pelagial des offenen Ozeans und zeigen Aktivitätsniveaus, welche dem ähnlich großer Fische vergleichbar ist (O'Dor und Webber, 1986). Der hohe Sauerstoffbedarf von Kalmaren wird durch ihre Lebensweise und das kostenintensive Schwimmen nach dem Rückstoßprinzip erklärt (O'Dor und Webber, 1986). Eine solche differenzierte Betrachtung der CO₂-Wirkungen auf verschiedene Lebensformen und auf verschiedenen Zeitskalen ist für andere Organismen nicht verfügbar.

5.1. Akute CO₂-Effekte

Akute CO₂-Effekte (innerhalb von Minuten oder Stunden) treten vor allem bei hohen Konzentrationen auf und sind in der Nähe von vulkanischen CO₂-Quellen oder bei Einleitung des CO₂ in die Tiefsee zu berücksichtigen. Für viele Tiergruppen ist lange bekannt, dass stark erhöhte CO₂-Konzentrationen eine akute Abnahme in der Stoffwechselrate oder sogar Betäubung auslösen können. Dies wird auch durch neuere Untersuchungen an Tiefseefischen bestätigt (Tamburri et al., 2000). Die akute Empfindlichkeit von Tintenfischen, vor allem einiger Kalmare gegenüber erhöhten CO₂-Konzentrationen ist durch die extreme pH-Abhängigkeit des Sauerstofftransportes bedingt, der durch das extrazellulär vorliegende Pigment Hämocyanin erfolgt. Ein extrazelluläre Pigment kann nur beschränkt angereichert werden. Die hohe pH-Empfindlichkeit des Hämocyanins ist also durch die Notwendigkeit zu erklären, den Sauerstofftransport bedarfsdeckend zu maximieren. Nur bei sehr gut eingestelltem Blut-pH und exakt kontrollierten pH-Veränderungen zwischen arteriellem und venösem Blut wird das Pigment an den Kiemen mit Sauerstoff beladen und im Gewebe vollständig wieder entladen (Pörtner, 1990, 1994). Dieses Wirkungsgefüge ist naturgemäß gegen eindringendes CO₂ und die resultierenden pH-Störungen sehr empfindlich (Pörtner und Zielinski, 1998).

Bei dem Flugkalmeren *Illex illecebrosus* würde ein moderater Abfall des pH-Wertes um 0.15 pH-Einheiten, verursacht durch einen Anstieg des *p*CO₂ über 2 000 μ atm, die Verfügbarkeit von Sauerstoff beschränken und die „aerobe Leistungsreserve“ erniedrigen. Bei einem stärkeren Anstieg des *p*CO₂ über 6 700 μ atm ist eine Abnahme des arteriellen pH-Wertes im Blut um etwa 0.25 pH-Einheiten zu erwarten. Dies würde die Sauerstoffkapazität um etwa 50 % erniedrigen und möglicherweise den Erstickungstod bewirken (Pörtner und Reipschläger, 1996). Schon Redfield und Goodkind (1929) zeigten, dass eine ähnliche

Abnahme der Sauerstoffbeladung beim Küstenkalmar *Loligo pealei* akut letal wirkt, allerdings erst bei CO₂-Partialdrücken von 26 500 µatm (ppm). Kalmare mit niedrigerem Aktivitätsniveau sind also weniger empfindlich als solche mit hohem. Es ist unklar, ob langsam ansteigende CO₂-Partialdrücke es den Tieren erlauben würden, solchen akuten Effekten durch Kompensation der pH-Störung zu entgehen.

Diesen Ausführungen entsprechend ist die Zahl der Arten, die bereits bei relativ niedrigen CO₂-Konzentrationen von einigen tausend ppm akute Empfindlichkeiten zeigen, als eher gering einzustufen. Bei Fischen liegt die akut wirksame CO₂-Konzentration (nach 72 h) dagegen bei 30 000 bis 50 000 ppm (µatm, Crocker und Cech, 1996, Ishimatsu et al., 2004). Bei den frühen Entwicklungsstadien (Eier, Sperma, Larven, Juvenile) ist die Empfindlichkeit allerdings erhöht (Crocker und Cech, 1996, Ingermann et al., 2002; Kikkawa et al., 2003, Ishimatsu et al. 2004), mit letalen Grenzwerten zwischen 13 000 und 28 000 ppm in Fischlarven.

Im Vergleich zu Kalmaren sind Fische durch ihre funktionellen Eigenschaften erheblich besser vor CO₂-Effekten geschützt. Sie haben eine niedrigere Stoffwechselrate, eine venöse Sauerstoffreserve und vor allem liegt ihr Hämoglobin, falls benötigt, in hohen Konzentrationen in Blutzellen (Erythrozyten) vor und ist auf diese Weise vor Störungen des extrazellulären pH-Wertes geschützt, nicht zuletzt aufgrund der hohen Kapazität der intrazellulären pH-Regulation (s. 4.2.). Im Vergleich zu marinen Wirbellosen erscheint die Fähigkeit der Fische, eine extrazelluläre Ansäuerung durch erhöhte CO₂-Konzentrationen (fast) völlig zu kompensieren, generell erheblich besser ausgebildet (s. 4.2.). Bei Fischen werden dementsprechend keine Störungen in der Sauerstoffbindung am Pigment, sondern Störungen in der Funktion des Herz-Kreislaufsystems als letale Ursache angesehen (Ishimatsu et al., 2004).

Die generelle Schlussfolgerung, dass die Zahl der akut empfindlichen Tiere eher gering ist, ist jedoch nicht unumstritten, vor allem wenn es um Effekte einer CO₂-Einleitung in die Tiefsee geht. Tatsächlich zeigen einige Tiefseetiere eine recht starke pH-Abhängigkeit verbunden mit einer hohen Sauerstoffaffinität ihrer respiratorischen Pigmente. So postulierten Seibel und Walsh (2001), dass Tiefseetiere, darunter auch Fische, unter erhöhten CO₂-Konzentrationen erhebliche Probleme mit dem Sauerstofftransport bekommen würden. Bei den von ihnen herangezogenen Beispielen handelt es sich jedoch um Organismen aus der Sauerstoffminimalschicht mittlerer Meerestiefen wie den Myside *Gnathophausia ingens* oder einige Fischarten (Childress und Seibel, 1998; Sanders und Childress, 1990). Diese Arten sind in besonderer Weise an Sauerstoffmangelsituationen angepasst und weder typisch für die Tiefsee noch für andere Fischgruppen.

Antarktische Tiere sind hier eher als Modelle geeignet. Zwar zeigen auch die Cephalopoden der Antarktis (z.B. Oktopoden) eine ausgeprägte pH-Abhängigkeit des Sauerstofftransports, doch nimmt die Bedeutung der pH-abhängigen Regulation des Sauerstofftransportes bei reduzierten Aktivitätsniveau und abnehmender Temperatur ab (Zielinski et al., 2001). Trotzdem ist dies ein Hinweis, dass diese Gruppe auch in der Kälte noch empfindlich auf erhöhte CO₂-Konzentrationen reagiert. Antarktische Fische sind jedoch dadurch gekennzeichnet, dass die Rolle des Sauerstofftransportes durch Hämoglobin im Vergleich zu Fischen aus wärmeren Gebieten stark reduziert ist. Die Konzentration des Hämoglobins ist erniedrigt, die Sauerstoffbindung sehr wenig pH-abhängig. Diese Befunde stehen im Einklang mit niedrigen Aktivitätsniveaus in sauerstoffreichen Gewässern (Wells et al., 1980, D'Avino und DeLuca, 2000; Tamburrini et al., 1998). Diese Befunde ähneln denen bei Tiefseefischen (aus sauerstoffreicheren Regionen unterhalb der Sauerstoff-Minimalschicht), wo Graham et al. (1985) ebenfalls erniedrigte Hämoglobingehalte fanden. Generell führen Fische (und auch Tintenfische) unterhalb von 300 bis 400 m ein energiesparendes, eher passives Leben (Childress, 1995; Seibel et al., 1997), das sie

unempfindlicher gegen akute CO₂-Effekte macht.

5.2. Chronische CO₂-Effekte

Akute Empfindlichkeiten gegenüber CO₂, wie sie durch Wirkungen auf den Blutgastransport ausgelöst werden, sind aber wohl nur in Szenarien von Bedeutung, bei denen CO₂ in das Meer eingeleitet wird und örtlich sehr hohe Konzentrationen erreichen kann. CO₂-Effekte auf langen Zeitskalen (Wochen, Monate, Jahre) sind dagegen für erheblich mehr Tiergruppen und bereits bei CO₂-Konzentrationen zu erwarten, die in absehbarer Zeit bei fortgesetzter anthropogener CO₂-Produktion und Anreicherung im Oberflächenwasser der Meere erreicht werden. Dies wurde bereits für Effekte auf die Kalzifizierung erörtert (4.1.). Dementsprechend sind langfristige Untersuchungen bei moderat erhöhten CO₂-Konzentrationen erforderlich, um die betroffenen Mechanismen genauer zu verstehen und damit auch die ökologischen Auswirkungen begreifen und quantifizieren zu können.

Auch Tiere, die nicht auf Kalkbildungsprozesse angewiesen sind, reagieren auf langfristig erhöhte CO₂-Konzentrationen. Bei *Sipunculus nudus* löst CO₂ eine langfristige Unterdrückung des aeroben Energieumsatzes aus. Die Depression erfolgt abhängig von der Konzentration um bis zu 35 % bei 20 000 µatm pCO₂ (Wasser pH ≈ 6.6). Sowohl unter Normo- als auch Hyperkapnie konnte die nicht-kompensierte Azidose im Extrazellulärraum als Ursache für eine Abnahme der Stoffwechselrate identifiziert werden (**Abb. 8**; Reipschläger und Pörtner, 1996). Dabei verlangsamt sich durch den abnehmenden extrazellulären pH-Wert die Rate des Austausches von Protonenäquivalenten über die Zellmembran. In der Folge wird weniger Natrium über die Na⁺/K⁺-ATPase gepumpt und der Energiebedarf der Säure-Basen Regulation vermindert (**Abb. 8**; Pörtner et al., 2000).

Weitere Untersuchungen an intakten Tieren zeigten, dass die Modulation der Säure-Basen Regulation die Stoffwechselunterdrückung nicht völlig erklären kann. So wird auch die Atmung unter Hyperkapnie reduziert, ein Hinweis, dass ein zentralnervöser Mechanismus beteiligt ist (Pörtner et al., 1998). Tatsächlich zeigte sich unter CO₂ eine Akkumulation des Neurotransmitters Adenosin im Nervengewebe von *S. nudus* (**Abb. 8**). Infusionen von Adenosin verursachten eine Unterdrückung des Stoffwechsels (Reipschläger et al., 1997). Ähnliche Effekte des Adenosins treten unter Hypoxie auf und sind auch bei einigen Wirbeltieren unter Anoxie gefunden worden (z.B. Süßwasserfischen und Schildkröten) (Lutz und Nilsson, 1997). Untersuchungen zur Rolle des Adenosins oder anderer Neurotransmitter bei Hyperkapnie in marinen Fischen stehen noch aus.

Weitere Ergebnisse deuten auf den zunehmenden Abbau von Aminosäuren und Protein unter Hyperkapnie hin. Dabei erfolgt auch eine Drosselung der Proteinsynthese (Langenbuch und Pörtner, 2002). Diese Ergebnisse wurden bei Sipunculiden erhoben und bei Muschel bestätigt (Michaelidis et al., 2005). Sie stehen im Einklang mit einer Drosselung von Wachstum und Reproduktion unter CO₂. Reduzierte Wachstumsraten wurden auch bei Krebstieren und bei Fischen gefunden. Allerdings reagieren viele Knochenfische auf Hyperkapnie anders als marine Wirbellose, weil die Stoffwechselrate dieser Fische nicht gedrosselt wird und gleichzeitig die Ventilationsrate ansteigt. Bedenkt man die erheblichen Energiekosten der Atmung bei Wassertieren, so können die Verschiebungen im Energiebudget die beobachtete Drosselung des Wachstums erklären.

Bei Tieren der Gezeitenzone ist die Unterdrückung der Stoffwechselrate zunächst sinnvoll, hilft sie doch, ungünstige Umgebungsbedingungen passiv zu überstehen. Langfristig (nach einigen Wochen bei 10 000 ppm) setzt jedoch erhöhte Mortalität ein, wobei die Ursache für das Absterben unklar ist (Langenbuch und Pörtner, 2004).

Untersuchungen an Miesmuscheln aus dem Mittelmeer legen nahe, dass die Effekte auf

die Kalkbildung und auf die beschriebenen Verschiebungen im Stoffwechsel parallel verlaufen (Michaelidis et al., 2005). Folglich sind an der Reduktion des Wachstums beide Prozesse beteiligt, sowohl die Drosselung des somatischen Wachstums als auch die reduzierte Bildung des Kalkskeletts. Diese Effekte sind drastisch, d.h. eine Wachstumsminderung um über 50% wurden an Miesmuscheln gemessen, die unter CO₂ bei pH 7.3 gehältert wurden, einem pH-Wert, wie er im Jahre 2300 erwartet wird. Wie oben ausgeführt, zeigen andere Untersuchungen bereits eine signifikante Reduktion von Wachstum und Überlebensrate von Echinodermen und Schnecken aus dem Pazifik bei CO₂-Konzentrationen, die 180 ppm (µatm) über den heutigen liegen (4.1.). Solche Wirkungen werden nach aktuellen Szenarien steigender anthropogener CO₂-Produktion bereits in 10 bis 20 Jahren eintreten.

Auch bei Tiefseeorganismen sind Langzeiteffekte durch Hyperkapnie zu erwarten, mit entsprechenden Auswirkungen auf die geographische Verbreitung von Arten und auf ihre Populationsstrukturen. Ihre niedrige Stoffwechselrate legt nahe, dass die Kapazitäten und Effizienzen der zellulären und organismischen Säure-Basen Regulation im Vergleich zu Organismen aus der photischen Zone reduziert sind (Seibel und Walsh, 2001). Eine niedrigere intrazelluläre Pufferkapazität (Seibel et al., 1997) und reduzierte Raten des aktiven Ionenaustausches an den Kiemen (Goffredi und Childress, 2001) könnten typisch für Tiefseefauna sein, mit den oben genannten Konsequenzen für Säure-Basen- und Ionengleichgewichte und für davon beeinflusste Stoffwechsellagen. Weiter reduzierte Energieumsatzraten und damit Einschränkungen für Wachstum und Reproduktion wären auf längeren Zeitskalen zu erwarten.

Als Schlussfolgerung aus den bisherigen Untersuchungen ergibt sich, dass viele Organismen zwar eine CO₂-induzierte Ansäuerung auf pH-Werte von 7 bis 6.5 zeitweise tolerieren können, dass aber schon bei einem geringeren Anstieg der CO₂-Konzentrationen über die heutigen Werte hinaus bei einigen Tieren (vor allem Echinodermen, Mollusken) Verschiebungen im Stoffwechselmodus zu erwarten sind. Insgesamt bewirken alle hier beschriebenen Wirkmechanismen eine Reduktion der aeroben Leistungsfähigkeit eines Tieres. Reduzierte Wachstums- und Reproduktionsraten resultieren, mit Langzeiteffekten auf der Populationsebene wie einer gegebenenfalls steigenden Mortalität. Für eine umfassende Bestimmung der Auswirkungen von CO₂ sind jedoch weitere Langzeitanalysen verschiedener Tiergruppen erforderlich.

Die hier zusammen gestellten CO₂-Effekte (**Abb. 8**) stehen auf den ersten Blick im Einklang mit einer Schlüsselrolle von CO₂-Effekten während der Perm/Trias Massensterben (cf. Knoll et al., 1996). In diesem Szenario werden *p*CO₂-Werte für die Oberflächenschichten der Meere postuliert, die durchaus denen entsprechen, welche bei CO₂-Entsorgungsszenarien zumindest lokal erreicht werden. Die Hypothese von Knoll et al., dass vor allem Tiere ohne Kiemen, mit schwach ausgebildetem Kreislauf und niedriger Stoffwechselrate betroffen seien, wird durch die hier diskutierten Zusammenhänge nicht gestützt. Ventilatorische Kompensation spielt wie oben ausgeführt bei aktiveren Wasseratmern eine geringe Rolle. Eher scheinen das Ausmaß der Kalzifizierung, die Empfindlichkeit der Kalkstrukturen und die Abhängigkeit organismischer Funktionen von kalzifizierten Strukturen, z.B. bei Echinodermen, Moostierchen und Korallen zur erhöhten Empfindlichkeit dieser Organismen gegenüber CO₂ beizutragen.

6. Synergistische Effekte von CO₂, Temperaturextremen und Hypoxie

Die Analyse von Knoll et al. (1996) vernachlässigt jedoch die Rolle der Temperatur und ihrer Schwankungen, die sehr wahrscheinlich entscheidend zu den Massensterben beigetragen haben. Massensterben gingen auch im marinen Bereich oft mit langfristige wiederkehrenden

starken Klimaschwankungen und vor allem Abkühlungsereignissen einher (Stanley, 1987, Ivany et al., 2000, Pörtner, 2001, 2004). In diesem Zusammenhang ist noch einmal wichtig, dass nach dem Prinzip der sauerstofflimitierten Temperaturtoleranz (3.) die Fenster der Temperaturtoleranz von Tieren durch die integrierte, aber temperaturabhängig begrenzte Kapazität von Atmung und Herz-Kreislauffunktionen bestimmt werden, somit also von der Aufnahme und Verteilung von Sauerstoff im Organismus abhängen (Pörtner, 2001, 2002). Diese Kapazität ist bei kalt angepassten Eurythermen erhöht, einhergehend mit einer Steigerung des Energieumsatzes. Die Frage ist, ob das CO₂ einen Einfluss auf diese physiologischen Zusammenhänge hat.

Eine vor kurzem durchgeführte Analyse des marinen Fossilienbestandes zeigte, dass Massensterben wiederholt zu einem sprunghaften Anstieg im Anteil mobiler aquatischer Tiere an der gesamten marinen Fauna (Wasseratmer) geführt haben (**Abb. 3**, Bambach et al., 2002). Dies zeigt, dass die aktivsten unter den marinen Tieren überlebten, und die aktivsten Tiere sind nach dem Konzept der sauerstofflimitierten Temperaturtoleranz zugleich jene, die besonders kalt-eurytherm, d.h. tolerant gegenüber Temperaturschwankungen sind (Pörtner 2002b, 2004). Die aktivsten und eurythermsten Formen sind gleichzeitig die mit dem höchsten Energieumsatz (s. 3.). Dieser Effekt wäre in allen Taxa ähnlich zu erwarten. CO₂-Anreicherung und Hypoxie alleine können diese Effekte nicht ausgelöst haben, da sie ja dämpfend auf die Physiologie wirken und die Formen begünstigen, die mit niedrigen Energieumsatzraten in hypoxen und hyperkapnischen Lebensräumen überleben. Sie würden also eher einen gegenteiligen Effekt erwarten lassen. Bei gleichzeitig extremen Temperaturschwankungen könnten CO₂-Anreicherung und Hypoxie jedoch das Ausmaß der Eurythermie beeinflussen und damit das Massensterben so verschärft haben, dass nur noch die eurythermsten Tiere überlebten.

Diese Überlegung wird durch die aktuelle Bedeutung der Interaktionen zwischen Temperatur, CO₂-Anreicherung und Hypoxie unterstützt: Die aktuelle Erwärmung und die anthropogene Eutrophierung gehen vor allem in Küstenzonen mit einer Abnahme der Sauerstoffkonzentrationen (Hypoxie) einher. Alle drei Faktoren, die Erwärmung, die Akkumulation von CO₂ in den Oberflächenschichten und die zunehmenden Hypoxie-Ereignisse wirken also gemeinsam auf die marine Fauna. Aus der dämpfenden Wirkung des CO₂ und der Hypoxie auf die aerobe Leistungsfähigkeit des Tieres resultiert eine Verengung der Temperaturtoleranzfenster, das heißt eine höhere Empfindlichkeit gegenüber Extremtemperaturen (Pörtner et al., 2005d, **Abb. 9**). In der Folge wäre eine zunehmende Intoleranz gegenüber Extremtemperaturen zu erwarten, eine Abnahme der geographischen Verbreitung im Klimagradienten wäre die Folge. Solche Wirkungen werden sich vor allem auf Populationen an der Grenze ihrer geographischen Verbreitung negativ bemerkbar machen. Erste experimentelle Untersuchungen bestätigen die Einengung des Temperaturfensters unter CO₂ (unveröffentlicht), quantitative Aussagen sind jedoch noch nicht möglich. Diese Effekte werden zwar die eurythermsten Tiere ebenfalls betreffen, aber die Schmälerung ihrer geographischen Verbreitung ist ggf. weniger fatal, weil sie ja von einem großen Verbreitungsgebiet ausgehen.

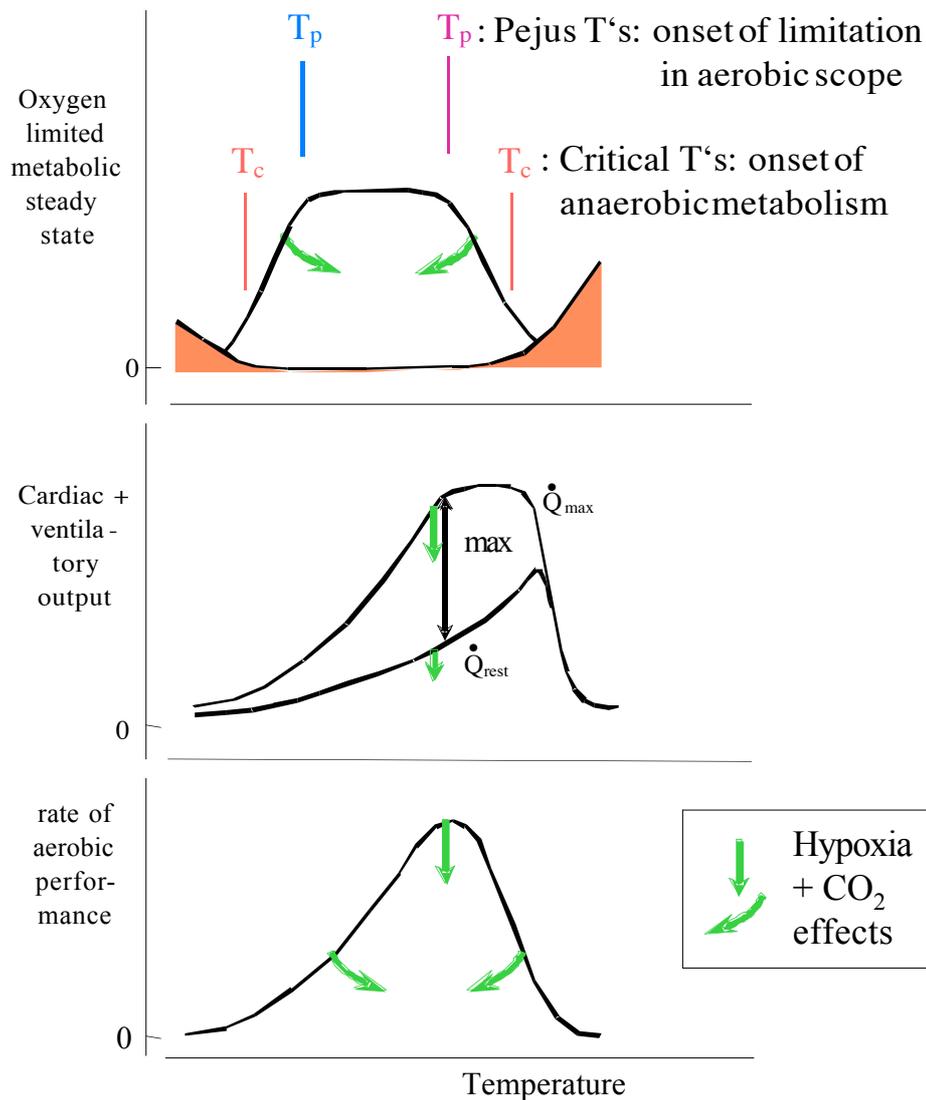


Abb. 9: Effekte von CO_2 und Hypoxie auf die Temperaturtoleranz (vergl. **Abb. 5**) und das Leistungsvermögen in Fischen und anderen Metazoen (aus Pörtner et al., 2005d). Einige Prozesse (**Abb. 8**) antworten ähnlich auf erhöhte CO_2 -Konzentrationen bzw. temperaturinduzierte und biotopbedingte Hypoxie. Grüne Pfeile zeigen, wie das Toleranzfenster (oben) unter dem Effekt erhöhter CO_2 -Werte oder bei Sauerstoffmangel verengt wird. Der Verlust der aeroben Leistungsfähigkeit (Mitte), sichtbar auch an einer Reduktion des maximalen Volumenauswurfs von Herz und Atemapparat, setzt sich bei Erwärmung bzw. Abkühlung verstärkt fort und führt dazu, dass der anaerobe Stoffwechsel früher einsetzt, d.h. bei niedrigeren Temperaturen in der Wärme bzw. bei höheren Temperaturen in der Kälte. In der

Folge nimmt die asymmetrische Leistungskurve des ganzen Tieres (unten) ebenfalls ab und spiegelt die Verengung des Toleranzfensters wider. Während CO₂ das passive aber zeitlich limitierte Überleben von Hypoxie und Temperaturextremen begünstigt, wird auf längeren Zeitskalen die Überlebensfähigkeit („Fitness“) durch die Abnahme des aeroben Leistungsvermögens eingeschränkt.

Besonders akut sind die negativen Wechselwirkungen zwischen Temperatur und CO₂ bei Korallenriffen. Schon bei einer Stabilisierung des atmosphärischen CO₂-Gehaltes auf 550 ppm droht eine Marginalisierung dieser Lebensräume (Hoegh-Guldberg, 2005). Dies wäre Resultat der kombinierten Belastung durch erhöhte Temperaturen und CO₂. Erhöhte Temperaturen werden für die wiederholten (sechs) Ausbleichungsereignisse seit 1979 verantwortlich gemacht. Dabei verlassen die Zooxanthellen als Endosymbionten ihren Wirt, die Koralle bleicht aus. Für das Jahr 1998 wurde der Verlust an lebenden Korallen auf 20% weltweit geschätzt. Der parallel zur Erwärmung erfolgende CO₂-Anstieg führt zu einer Absenkung des Übersättigungsgrades für Aragonit. Diese Übersättigung ist für die Geschwindigkeit der Kalzifizierung wichtig. Dabei ist die Kalzifizierung nicht nur Grundlage für das Wachstum der Korallenriffe, sie wirkt auch dem Prozess der Erosion entgegen. Durch die CO₂-bedingte Drosselung der Kalzifizierungsrate wird der Rückzug der Korallenriffe in kühlere Meeresgebiete behindert, so dass nach aktuellen Perspektiven erhöhte Temperaturen und CO₂-Gehalte die Verbreitungsgebiete heutiger Korallenriffe drastisch einschränken werden (Hoegh-Guldberg, 2005). Der Vergleich mit der Erdgeschichte wirft die Frage auf, warum z.B. im Silur trotz hoher atmosphärischer CO₂-Gehalte Korallenriffe existieren konnten. In dieser Zeit lagen die Calciumgehalte im Meerwasser um den Faktor 2 – 2.5 höher (Arp et al., 2001) und sicherten dadurch die erforderlichen Sättigungswerte des Karbonats.

Aufgrund ihrer Spezialisierung auf einen engen Bereich von Temperatur, Aragonitübersättigung und hoher Lichteinstrahlung sind heutige Korallenriffe wohl mit am stärksten gefährdet. Dagegen kann über die Empfindlichkeit der noch völlig unzureichend erforschten Kaltwasserkorallen noch wenig gesagt werden. Darüber hinaus finden sich in allen Ökosystemen (Sediment, Benthos und Pelagial) potentiell stark gefährdete Arten, vor allem unter den Echinodermen und Pteropoden. Verschiebungen im Artengefüge von Gemeinschaften werden aufgrund der Erwärmung bereits beobachtet und könnten darüber hinaus bereits synergistisch von der bisherigen Anreicherung von CO₂ beeinflusst werden.

7. Szenarien und Effekte gezielter CO₂-Anreicherung im Ozean

7.1. Speicherung in der Tiefsee

Über einen Zeitraum von mehreren hundert Jahren wird das in die Oberflächenschichten des Ozeans eindringende CO₂ über die großräumigen Meeresströmungen auch in tiefere Meeresschichten transportiert, wo es auf Mikroorganismen und Tiere der Tiefsee trifft. Hier wird das CO₂ bei konstanten Temperaturen wirksam, Wirkungen auf die Temperaturtoleranz einer Art sind eher nicht relevant. Wird das mit der Luft äquilibrierte Wasser über die Meeresströmungen in die Tiefsee transportiert, so bewirkt der hydrostatische Druck ein leichtes Ausgasen, die Löslichkeit nimmt ab, der CO₂-Partialdruck steigt um etwa 14%/10 MPa (Enns et al., 1965, Ludwig und Macdonald, 2005). Die Bedeutung intensiver Untersuchungen von CO₂-Effekten auf marine Ökosysteme wird auch durch Überlegungen unterstrichen, anthropogenes CO₂ direkt über Pipelines von Land oder vom Schiff aus in die Tiefsee einzubringen, eine ursprünglich von Marchetti, 1977, 1979 entwickelte Idee. Bei der direkten CO₂-Injektion hängt die Dauer des Verbleibs im Ozean von der Tiefe der Injektion ab. Bei Injektion in etwa 1500 m Tiefe werden sich nach 500 Jahren noch etwa 50% des CO₂ im

Ozean befinden. Bei Injektion in etwa 3000 m Tiefe variieren diese Angaben je nach Ozeanmodell zwischen 50 und 95 %. Die vor kurzem diskutierte Eisendüngung des Ozeans wird mittlerweile als ineffizientere und umweltschädlichere Methode der CO₂-Entsorgung eingestuft (Cicerone et al., 2004a,b).

In allen Szenarien der direkten CO₂-Injektion wären Organismen dort, wo das CO₂ eingebracht wird, lokal drastisch erhöhten CO₂-Konzentrationen ausgesetzt. Akute CO₂-Effekte sind wahrscheinlich (5.1.). Die Höhe der lokal erreichten Konzentration hängt von der entwickelten Strategie ab. Flüssiges und gasförmiges CO₂ würde über Pipelines in die Tiefsee eingebracht, die entweder ortsfest angebracht sind oder zum Zwecke einer möglichst großen Verteilung und damit Verdünnung ggf. von einem fahrenden Schiff geschleppt werden können. Unterhalb von 3000 m kann CO₂ oder sein Hydrat in Tiefseetälern in Form von Seen gespeichert werden (e.g. Oshumi, 1995). Der Entwicklung dieser Strategien liegt das Ziel zugrunde, die weiterhin auch natürlich erfolgende Aufnahme von CO₂ in den gesamten Ozean und dabei vor allem die Äquilibration der steigenden atmosphärischen CO₂-Konzentrationen mit der Tiefsee zu beschleunigen. Letzteres würde ansonsten nämlich erst mit einer Verzögerung von Jahrhunderten erfolgen. Durch den gezielten CO₂-Eintrag könnte der ansonsten erwartete Anstieg der atmosphärischen CO₂-Konzentration gebremst und das Ziel unterstützt werden, den CO₂-Gehalt der Atmosphäre bei fortgesetzter Nutzung fossiler Brennstoffe z.B. bei einem Wert 550 ppm zu stabilisieren.

Die gezielte Speicherung von CO₂ würde im tiefen Ozean erfolgen, wo photoautotrophe Organismen fehlen. Hier wären heterotrophe Organismen, vor allem Tiere der Wassersäule, des Benthos und der Sedimente betroffen, mit entsprechenden Konsequenzen für die Zusammensetzung und Funktion der Ökosysteme. Wie zuvor müssen sich Kenntnisse der Effekte von CO₂ auf individueller (physiologischer) und ökosystemarer Ebene ergänzen.

In situ Untersuchungen der Empfindlichkeit von Tiefseeorganismen gegenüber erhöhten CO₂-Konzentrationen haben bislang begrenzte Aussagekraft. In allen Fällen wurden jedoch signifikante CO₂-Effekte beobachtet, die im Einklang mit den oben geschilderten Mechanismen der CO₂-Wirkung stehen. Einige Tiere vermeiden die toxischen CO₂ Fahnen, andere dagegen tun dies nicht. Verallgemeinernde Schlussfolgerungen über die hier dargestellten hinaus können noch nicht gezogen werden. Dementsprechend wenig kann derzeit über potentielle CO₂-bedingte Veränderungen in den Ökosystemen der Tiefsee gesagt werden.

In situ Untersuchungen zum Verhalten und Überleben von Tiefseetieren nach Kontakt mit CO₂ wurden vor der Küste Kaliforniens durchgeführt. Etwa 20-70 kg flüssiges CO₂ wurden in kleinen Einzäunungen auf 3600 m Tiefe ausgebracht. Tiere kamen in Kontakt mit der CO₂-Flüssigkeit und mit der bei Lösung im Wasser entstehenden CO₂-Fahne (Barry et al., 2004). Außerdem wurden größere Benthostiere in unterschiedlichem Abstand von 1-50 m von den CO₂-Pools in Käfigen untergebracht. Sedimentbewohner wurden vor und 1-3 Monate nach der CO₂-Freisetzung in unterschiedlichen Abständen von den CO₂-Pools gesammelt. Seegurken (Holothurien) und Schlangensterne (Ophiuriden) starben unmittelbar bei Kontakt mit flüssigem CO₂ (Barry et al., 2005). Einige Tiefseefische (Grenadiere, *Coryphaenoides armatus*), die den CO₂-Pools nahe gekommen waren und Kontakt mit der Flüssigkeit hatten, entfernten sich unmittelbar. Andere Tiefseeexperimente (Tamburri et al. 2000) konzentrierten sich auf die Verhaltensänderung von Tieren bei Kontakt mit CO₂-reichem Seewasser. Wenn Duftstoffe auf Beute hinwiesen, nahmen einige Aasfresser (Tiefsee-Schleimaale) den Kontakt mit CO₂-reichem saurem Seewasser und sogar die Narkotisierung in Kauf.

Die Überlebensraten der Tiefseetiere in CO₂-Fahnen variierten mit dem Abstand von der CO₂-Quelle und den pH-Änderungen. Tiere in Käfigen und Sediment in <1 m Abstand von den CO₂-Pools wurden episodisch starken pH-Abnahmen um 1-1.5 pH-Einheiten ausgesetzt

und zeigten hohe Mortalitätsraten (>80%). Betroffen waren Arten der Meiofauna (Flagellaten, Amöben, Nematoden, Barry et al., 2004) und größere (Makro- und Mega)-Fauna. Dazu gehörten Invertebraten wie Amphipoden (Ampeliscidae), Holothurien, Echinoiden, sowie Fische wie Grenadiere (Macrouridae). Andere Fische wie Aalmuttern (Zoarcidae), überlebten episodische pH-Fluktuationen von etwa ~1.0 pH-Einheit monatelang. Tiere in 3-10 m Entfernung von den CO₂-Pools waren eher milden episodischen pH-Fluktuationen von ~0.1 – 0.2 pH-Einheiten ausgesetzt, zeigten aber während der monatelangen Experimente immer noch eine höhere Mortalität (~20-50%) als unter Kontrollbedingungen (Barry et al., 2005). Änderungen der Strömungsrichtung mit den Gezeiten bewirkten eine hohe Variabilität der Expositionsbedingungen. Es ist unklar, ob die Überlebensrate bei starken Fluktuationen von pH und CO₂-Gehalten höher ist als bei chronischer Exposition.

Im pazifischen Kumano-Graben wurden mit Hilfe eines speziell konstruierten benthischen Landers *in situ* Experimente bei 2000 m durchgeführt (Ishida et al., 2004). Ein limitiertes Wasservolumen über dem Sediment wurde auf einen pCO₂ von 5 000 bzw. 20 000 ppm (µatm) gebracht (die resultierenden pH-Werte waren 6.8 und 6.3). Die Abundanz und Diversität von Bakterien und von kleinen Tieren (Nano- und Meiobenthos) wurde untersucht. Mit Ausnahme einer signifikanten Abnahme der Foraminiferendichte bei 20 000 ppm wurden innerhalb des Versuchszeitraums von 3 Tagen keine signifikanten Effekte auf meiobenthische Organismen gefunden. Die Abundanz von Nanobenthos nahm in den meisten Fällen signifikant ab, wohingegen die Abundanz von Bakterien bei 20 000 ppm zunahm.

Weitere *in situ* Untersuchungen konzentrierten sich auf Kurzzeiteffekte erhöhter CO₂-Konzentrationen in der Nähe natürlicher CO₂-Quellen am Loihi-Seeberg (Hawaii) bei 1200-1300m Tiefe (Vetter und Smith, 2005). Mit einem Tauchboot wurden beködete Fallen in die CO₂-Fahnen gebracht, um die Reaktion typischer Tiefsee-Aasfresser zu bestimmen. Garnelen, die auf diese „Vents“ spezialisiert waren, kamen zu den Ködern und schienen an die hohen CO₂-Gehalte angepasst zu sein. Amphipoden, die in die CO₂-reichen Fahnen eingebracht wurden, wurden innerhalb von 15 Minuten narkotisiert. Frei schwimmende Amphipoden, Tiefseeaale (Synphobranchidae), und –Haie (Hexanchidae) mieden beködete Areale in den CO₂-Fahnen (Vetter und Smith, 2005).

7.2. Karbonat-Neutralisierung („Kalkung“)

Die technologische Neutralisierung und Bindung von CO₂ durch Karbonate erscheint als eine Möglichkeit, die Dauer der CO₂-Speicherung im Ozean auf mehrere Tausend Jahre zu verlängern (Lackner, 2003). Natürliche Lösungsprozesse von CaCO₃ Sedimenten würden dagegen erst auf einer Zeitskala von 6 000 Jahren erfolgen und in dieser Zeit 60-70 % des CO₂ aus fossilen Brennstoffen erfassen (Archer et al., 1997, 1998). Voraussetzung für den Erfolg einer Kalkung ist, dass das zugefügte CaCO₃ gelöst werden kann. Dieser Prozess wird durch sauren pH, niedrige Konzentrationen von CO₃²⁻ und erhöhte CO₂-Partialdrücke begünstigt ($\text{CaCO}_3 (\text{fest}) + \text{CO}_2 (\text{Gas}) + \text{H}_2\text{O} \leftrightarrow \text{Ca}^{2+} + 2\text{HCO}_3^-$). Die Oberflächenschichten des Ozeans sind jedoch eher mit Karbonaten übersättigt (Feely et al., 2004), wohingegen im tiefen Ozean Bedingungen vorherrschen (niedrigerer pH und niedrigere CO₃²⁻ Konzentration), die eine Lösung von Karbonaten begünstigen. Biogene Partikel des Calciumkarbonats, die an der Oberfläche gebildet werden, lösen sich daher in den untersättigten Schichten des tiefen Ozeans wieder auf.

Nur Calciumkarbonate sind in genügender Quantität (5×10^{17} Tonnen) vorhanden, um für die technologische Kalkung in Frage zu kommen (Kheshgi, 1995, Rau und Caldeira, 1999). Nach Kheshgi (1995) würden bei konstantem CO₂-Partialdruck für jedes Mol gelösten CaCO₃ 0.8 Mol CO₂ zusätzlich im Seewasser gespeichert. Technologisch wären die geringe

Löslichkeit der in den Ozean eingebrachten Calciumkarbonate sowie die Vermeidung vorzeitiger Präzipitation mit zusätzlichem Aufwand verbunden. Rau und Caldeira (1999) schlugen vor, CO₂ an Land direkt aus Abgasen zu extrahieren, die über Gemische aus Kalkmineralien (Kalzit, Aragonit, Dolomit) und Seewasser geleitet werden. Abgase aus Kohlekraftwerken haben einen CO₂ Partialdruck von etwa 0.15 atm, 400-fach höher als die umgebende Luft. Auf diese Weise würde das Seewasser angesäuert und die Lösung der Karbonate erleichtert. Mit dieser Methode wird jedoch nicht das gesamte CO₂ aus den Abgasen entfernt, da CO₂ nur im Überschuss die Karbonate löst. Verfahren zur Anreicherung von CO₂ müssten demnach mit diesem Ansatz verbunden werden. Die konzentrierte Lösung von Ca²⁺ und HCO₃⁻ in Seewasser wäre im Ozean zu verklappen. Bei einer Lösung von 1:100 in Seewasser wird ein Anstieg der Kalzit-Sättigung um 10% erwartet, ohne dass gleichzeitig die Präzipitation spontan einsetzt (Caldeira und Rau, 2000). Der Effekt dieser Maßnahmen auf marine Ökosysteme wurde bisher nicht untersucht, erscheint aber dadurch geringer als durch die direkte CO₂-Injektion, dass die pH-Abnahme erheblich reduziert werden kann und die CO₂-Anreicherung im Wesentlichen in Form von Bikarbonat erfolgt.

Wesentlicher Nachteil dieses technologischen Ansatzes ist, dass bis zu 1.5 Mol Karbonatmineralien für jedes Mol CO₂ zur Verfügung stehen müssen (Caldeira und Rau, 2000). Die benötigte Masse an Karbonaten liegt bei dem 3.5-fachen der schließlich gespeicherte CO₂-Masse. Derzeit werden weltweit 3 Gt CaCO₃ jährlich abgebaut (Kheshgi, 1995). Eine Vervielfachung des Bergbaus wäre demnach erforderlich, um den gesamten Bedarf zu decken. Ein solcher Aufwand erscheint logistisch und finanziell eher unrealistisch, auch unter Berücksichtigung der an Land angerichteten Umweltschäden. Es bleibt zu prüfen, ob die Karbonatneutralisierung in einem Portfolio verschiedener Maßnahmen eine Rolle spielen kann.

8. Forschungsbedarf

8.1. Konzepte

Es besteht erheblicher Bedarf, die Wirkungen von Temperatur und CO₂ auf marine Ökosysteme im Kontext der globalen Erwärmung umfassend aufzuklären. Dies sollte in einem integrativen interdisziplinären Forschungsansatz erfolgen, der die relevanten Ebenen biologischer Organisation, von der molekularen bis zur ökosystemaren Ebene umfasst. Ziel muss es sein, Stress- und Anpassungsphänomene auf den relevanten Ebenen biologischer Organisation miteinander in Beziehung zu setzen und entsprechende integrative Konzepte zu entwickeln. Grundlage der Hypothesenbildung und Ziel der Forschung ist letztendlich ein integratives konzeptionelles Modell von Ursache und Wirkung auf den verschiedenen Ebenen biologischer Organisation. Existierende Konzepte wie das Konzept der sauerstoff- und kapazitätslimitierten Temperaturtoleranz sind daraufhin zu überprüfen, ob ihnen die Integration von Informationen aus den verschiedenen Ebenen gelingt. Die Stimmigkeit, mit der die verschiedenen Ebenen miteinander in Beziehung gesetzt werden können, ist gleichzeitig Test für die Richtigkeit des angewandten integrativen Konzeptes.

Auf der ökosystemaren Ebene ist es sehr hilfreich, geschichtliche Veränderungen in den Ökosystemen auf aktuellen und Paläo-Zeitskalen zu erfassen. Gleichzeitig sind klimatische Daten auf die Veränderungen und Beteiligung der Temperatur und auch des CO₂ an Veränderungen in Ökosystemen und in fischereilichen Ergebnissen hin zu analysieren. Experimentelle Arbeiten auf molekularbiologischen, biochemischen, zell- organ- und systemphysiologischen Ebenen müssen mit experimentellen und beobachtenden ökologischen Untersuchungen abgestimmt werden, um die Mechanismen identifizieren, über die CO₂ und Temperatur wirksam werden. Dadurch sollten die Schlüsselprozesse limitierter Toleranz, aber auch die Kapazität und Grenzen von Anpassungsphänomenen auf verschiedenen Zeitskalen

(von diurnaler Flexibilität über saisonale Akklimatisation bis zur evolutiven Anpassung) mit ihren physiologischen Ursachen und letztendlich ökologischen Auswirkungen aufgeklärt werden.

Die spezifischen Wirkungen der Temperatur sowie die Anpassung von Toleranzgrenzen und Leistungsvermögen an variable Temperaturen und die Konsequenzen für Energiebudgets, Leistungsniveaus und Lebensstrategien sind bei vielen Organismengruppen noch unzureichend verstanden. In vielen Fällen sind Einzelphänomene gar nicht oder nur unzureichend in ein Gesamtbild integriert. Als integratives Konzept wurde für Tiere bisher das der sauerstoff- und kapazitätslimitierten Temperaturtoleranz erarbeitet, für andere Organismen existieren entsprechende Konzepte nicht.

Auch die spezifischen Wirkungen des CO₂ sind für viele Arten noch weitgehend unverstanden. Dies gilt auch noch für viele Kalzifizierer aufgrund des unzureichenden Kenntnisstandes über die Mechanismen der Kalzifizierung. Dennoch ist hier das Wissen am weitesten entwickelt. Integrative Konzepte sind hier andeutungsweise für CO₂-Effekte auf die Primärproduktion vorhanden. Für Tiere befindet sich ein vergleichbares Konzept erst in der Entwicklung und stützt sich auf das Konzept der Sauerstoff- und Kapazitätslimitierung (**Abb. 9**). Aufzuklären ist neben der Konzentrationsabhängigkeit der CO₂-Wirkungen auch die Wirkung des CO₂ auf unterschiedlichen Zeitskalen.

Gleichzeitig werden die spezifischen Wirkungen des CO₂ bei Tieren und wahrscheinlich auch bei anderen Organismen von der Temperatur oder auch vom Sauerstoffgehalt der Lebensräume beeinflusst und umgekehrt. Hinzu kommen Wechselwirkungen mit der Qualität und Variabilität der Nährstoffversorgung und der Schichtung bzw. Durchmischung des Ozeans in sich ändernden Klimata. Von Anfang an sollte daher eine möglichst realistische Analyse der CO₂-Wirkungen unter Berücksichtigung der Variabilität anderer Umweltparameter angestrebt werden. Dies wird bereits durch die Erkenntnis nahe gelegt, dass das CO₂ über eine Verengung des Temperaturtoleranzfensters wirken könnte.

8.2. Umsetzung

Erste geeignete Indikatoren für existierende Klimaeinflüsse auf marine Ökosysteme sind makroskalige Veränderungen in der Gemeinschaftsstruktur. Diese müssen durch langfristig angelegte Feldbeobachtungen erarbeitet werden. Experimentelle Untersuchungen auf den verschiedenen Ebenen biologischer Organisation sind erforderlich, um bereits beobachtete Muster auf der Gemeinschaftsebene zu verstehen oder neue Muster zu prognostizieren. Wesentliche Ziele müssen sein: die Identifikation der sensitivsten Arten, funktionellen Gruppen und Ökosysteme und der Raten, mit denen sich Arten und Ökosysteme auf diese Veränderungen einstellen können, die Bestimmung von Veränderungen in relevanten Stoffkreisläufen in Sedimenten, Pelagial und auf globalen Skalen, und für Korallen die Bestimmung der CO₂-Abhängigkeit von Riffbildung und –erosion. Sinnvoll für das Erreichen dieser Ziele sind experimentelle Arbeiten auf unterschiedlichen Skalen, vom Labor bis zur langfristigen CO₂-Exposition von typischen Gemeinschaften der Oberflächenschichten und der Tiefsee *in situ*.

Physiologische und evolutionsbiologische Studien auf molekularen, zellulären organismischen und Ökosystemebenen sollten schließlich die Entstehung und Grenzen biogeographischer Muster auf Makroskalen, z.B. in einem Klimagradienten, oder auf kleinräumigen Skalen, z.B. in den thermischen Nischen der Gezeitenzone begründen können. Ein Verständnis der Anpassungszwänge und –engpässe („constraints“) sowie der anpassungsimmanenten Kompromisse („trade-offs“) auf den verschiedenen

Organisationsebenen sind die Grundlage für ein umfassendes, integratives Verständnis der Gründe, die in den verschiedenen Klimazonen die Leistungsniveaus und ihre Grenzen bestimmen.

Für das CO₂ sind noch keine Feld-Effekte bekannt, seine Wirksamkeit auf Ökosystemebene bleibt daher bislang eine Hypothese, die sich auf experimentelle Untersuchungen im Labor und teilweise in Mesokosmen stützt. Laboranalysen der von CO₂ betroffenen Mechanismen und experimentelle Untersuchungen zur Empfindlichkeit von individuellen Organismen, Populationen und Gemeinschaften gegenüber verschiedenen CO₂-Konzentrationen und den abhängigen physikochemischen Wasserparametern wie pH, Bikarbonat- und Karbonatkonzentrationen müssen sich ergänzen. Der gesamte Lebenszyklus einer Art ist zu berücksichtigen, denn bisherige Untersuchungen deuten an, dass Gameten und Juvenilstadien von Tieren empfindlicher sind als die Adulten. Dabei werden die Mechanismen der CO₂-Wirkungen oft zunächst unter hohen CO₂-Konzentrationen untersucht. Im Feld sind diese Konzentrationen aber wohl nur bei Entsorgungs-Szenarien in der Tiefsee zu erwarten. Die Antwort dieser Mechanismen auf realistische Szenarien der CO₂-Anreicherung in den Oberflächenschichten der Meere ist im zweiten Schritt zu prüfen. Kurzzeitig milde Effekte haben möglicherweise erst auf sehr langen Zeitskalen signifikante und fatale Auswirkungen. Dies ist in allen experimentellen Ansätzen zu berücksichtigen.

Wechselwirkungen der Temperatur und des CO₂ mit anderen Umgebungsfaktoren wie Strömung, Verfügbarkeit von Nährstoffen und Nahrung, Sauerstoffgehalte, oder Salinität müssen für ein quantitatives Bild der organismischen Leistungsfähigkeit (Nahrungsaufnahme, Verdauung, Wachstum, Muskelaktivität, Verhaltensabläufe, Reproduktion) im Lebensraum Berücksichtigung finden. Gründe für unterschiedliche weite Temperatur- und ggf. CO₂-Fenster und ihre Konsequenzen für Energieumsatz, Energiebudgets und Lebensstrategien sowie –stile müssen erarbeitet und auf eine quantitative Basis gestellt werden. Die Rolle artspezifischer Unterschiede in den ökologischen Mustern, die den veränderten Interaktionen zwischen Arten oder der veränderten Synchronisierung von artgebundenen Prozessen wie saisonale Entwicklung und Wachstum zu Grunde liegen, gilt es zu erarbeiten und auf ihre Rolle bei veränderter Nahrungsverfügbarkeit oder Verschiebungen in der Nahrungskette zu prüfen. Physiologische oder biochemische Parameter sollten abgeleitet werden, die als Feld-Indikatoren für die Wirksamkeit von CO₂ bzw. Temperatur eingesetzt werden können.

Die langfristige Anpassungsfähigkeit des Genotyps an veränderliches Klima sowie seine Anpassungsgrenzen ergeben sich für die Temperatur aus Vergleichen von Arten bzw. physiologisch und genetisch unterschiedlichen Populationen im latitudinalen Klimagradienten, für CO₂ aus dem Vergleich von Arten aus Lebensräumen mit unterschiedlichen CO₂-Gehalten. In diesen Vergleichen zeigen sich die Schlüsselfunktionen, die bei Anpassung an Klima betroffen und daher relevant sind, aber auch die Klimafaktoren, die auf den verschiedenen Funktionsebenen selektiv wirksam sind. Die kurzfristige physiologische Plastizität des Phänotyps ergibt sich auf der Populationsebene aus den jahreszeitlichen Veränderungen, z.B. zwischen Sommer und Winter. Artspezifische und populationsspezifische Unterschiede in den Lebensstrategien sind hier zu berücksichtigen, z.B. die Nutzung von energiesparenden Überwinterungsstrategien oder die zeitliche Verschiebung von Wachstumsphasen und Reproduktionszeiten in das „richtige“ Temperaturfenster, unabhängig von der Jahreszeit.

Langzeituntersuchungen im Feld und experimentelle Analysen auf der Ökosystemebene sind geeignet, die ökologische Relevanz der identifizierten Anpassungsmechanismen und Anpassungsgrenzen zu belegen und in ihren ökologischen Auswirkungen zu qualifizieren und zu quantifizieren. Ergeben sich solche Einsichten für die Temperatur bereits aus dem Vergleich von Ökosystemen im latitudinalen Gradienten, so gibt es für CO₂ (mit Ausnahme der speziellen Faungemeinschaften an hydrothermal vents) keine

entsprechenden natürlichen Analoge, die die Auswirkungen progressiv veränderter CO₂-Konzentrationen belegen. Hier sollte analog zu den bereits seit langem an Land durchgeführten FACE-(Free-Air CO₂-Enrichment) Experimenten (Ainsworth und Long, 2005) die Langzeitexposition von ausgewählten Biotopen in den Oberflächenschichten des Ozeans unter erhöhten CO₂-Werten geplant werden (Free-Ocean CO₂ Enrichment = FOCE-Experiment, Cicerone et al., 2004a,b, Kirkwood et al., 2005).

8.3. Perspektive

Ein Ursache-Wirkungsverständnis wird erwartet, wie Klimafaktoren, das physiologische Leistungsspektrum und das molekulare, zelluläre und organismische Design, sowie die zeitlichen Abläufe der Anpassung aufeinander abgestimmt sind. Es wird sich außerdem zeigen, ob und auf welcher Funktionsebene bzw. bei welchen Temperaturen und CO₂-Konzentrationen diese Abstimmung zeitlich und kapazitätsbedingt limitiert ist. Die Identifikation der universellen "trade-offs" und "constraints", die der Anpassung zu Grunde liegen, wird das Verständnis vertiefen, wie Klimagradienten und Klimavariabilität die Strukturen und Funktionen von Ökosystemen auf evolutionären Zeitskalen bestimmt haben und wie sie sie im derzeitigen Klimawandel bestimmen werden. Das wachsende Ursache-Wirkungs-Verständnis ist Teil und Ziel der integrativen konzeptionellen Modellierung der organismischen und ökosystemaren Auswirkungen von Temperatur und CO₂. Aufgrund der Tatsache, dass durch Sauerstoffmangel, Temperaturschwankungen und CO₂-Akkumulation dieselben physiologischen Mechanismen betroffen sind, sollten die synergistischen Wirkungen dieser Faktoren Teil eines realistischeren, quantitativen Bildes der Umweltveränderungen sein. Konzeptionelle, mechanistische Modelle der Temperatur- und CO₂-Effekte und mathematische Modellierungsansätze sollten miteinander kombiniert werden, um die erarbeiteten Zusammenhänge zu quantifizieren und die Prognostozierbarkeit von Veränderungen zu erreichen (z.B. Legendre und Rivkin, 2005).

9. Synthese, Bewertung und Ausblick

CO₂, welches derzeit in der Atmosphäre akkumuliert, wird als wesentliche Ursache für den globalen Temperaturanstieg gesehen, der wiederum als Hauptverursacher, direkt oder indirekt, für aktuelle klimabedingte Veränderungen in marinen Ökosystemen erscheint. Das Spektrum spezifischer Auswirkungen der globalen Erwärmung umfasst bereits Verschiebungen der geographischen Verbreitungsgrenzen einzelner Arten, verbunden mit dem lokalen Aussterben vorher verbreiteter Arten, sowie Veränderungen in der Produktivität, Arten-Abundanz und Artenzusammensetzung in marinen Ökosystemen. Fischereiliche Aktivitäten werden sich je nach Region auf die Verschiebung von traditionellen Fischgründen (z.B. Kabeljau) und in den „alten“ Fischgründen ggf. auf neue Arten (z.B. Crustaceen) einstellen müssen. Nicht in allen Fällen wird dort Ersatz für bisher befischte Arten verfügbar sein. Die Empfindlichkeit komplexer Makroorganismen, das heißt vor allem von marinen Tieren und hier der höheren trophischen Stufen gegenüber klimatisch verursachten Veränderungen der Umwelt begründet die besondere Empfindlichkeit der Fischerei gegenüber Klimaschwankungen.

Verluste von Lebensräumen und ihren Arten drohen dort, wo diese nicht durch Verschiebung ihrer geographischen Verbreitung ausweichen können. Diese Gefahr besteht besonders bei polar-mariner Fauna, vor allem der Antarktis. Hier haben sich einige Arten extrem an die konstant niedrigen Meerestemperaturen angepasst und sind dementsprechend empfindlich gegenüber langfristig steigenden Temperaturen. Diese Gefahr besteht ebenfalls für

tropische Ökosysteme, sofern diese nicht in kühlere Breiten abwandern können (z.B. Korallenriffe).

Da temperaturabhängige Änderungen in den Ökosystemen bereits eingesetzt haben und sich mit steigender Temperatur progressiv weiter fortsetzen werden, lassen sich keine kritischen Schwellenwerte festlegen, durch deren Nicht-Überschreiten Auswirkungen völlig vermieden werden können. Hier stellt sich die Frage nach den zu schützenden Gütern und der Grenze tolerierbarer Änderungen. Diese Frage kann nur nach einer entsprechenden ethischen Diskussion beantwortet werden. Regionale und globale Antworten sind denkbar. Regionale Toleranzgrenzen wurden teilweise bereits überschritten, sofern es um das Schicksal einzelner Arten oder auch um einzelne Wirtschaftszweige geht (wie z.B. die Kabeljaufischerei in der Nordsee, verbunden mit dem Anstieg der Durchschnittstemperaturen um etwa 1°C). Bei einer angestrebten Festlegung von Schwellenwerten sollten jedoch aufgrund der Wechselwirkungen zwischen Temperatur und CO₂ beide Faktoren zusammen gesehen werden.

In naher Zukunft werden CO₂ und Temperatur nämlich gemeinsam auf marine Ökosysteme wirken. Aus heutiger Sicht ist es jedoch unwahrscheinlich, dass Meeresorganismen bei zunehmenden atmosphärischen CO₂-Gehalten unter akuter Toxizität leiden werden. Bis 2050 werden die spezifischen Einflüsse des sich in der Atmosphäre anreichernden CO₂ deutlich sichtbar werden. Dabei ist es unwahrscheinlich, dass Nettoprozesse wie die Photosynthese des Phytoplanktons oder das Wachstum von Mikroorganismen stark betroffen sein werden. Dennoch sind CO₂-induzierte, progressiv zunehmende Verschiebungen in ökologischen Gleichgewichten oder in der Artenzusammensetzung von Ökosystemen zu erwarten. Unter den Tieren sind besonders empfindliche Kalkbildner wie Echinodermen (Seeigel und Seesterne) oder auch Korallen frühzeitig von CO₂-Erhöhungen betroffen, so dass sich in den Ökosystemen nicht nur im Phytoplankton, sondern auch bei den Tieren das Gleichgewicht zwischen Kalkbildnern und Nicht-Kalkbildnern zu Ungunsten der Kalzifizierer verschieben wird. Jenseits der Kalzifizierung sind über andere Mechanismen Reproduktion und Wachstum von Organismen betroffen, ggf. auch die Empfindlichkeit gegen Krankheiten (cf. Harvell et al., 2002). Eine progressive Abnahme von Wachstum, Reproduktion und Überlebensraten vieler Makroorganismen ist schon durch steigende CO₂-Konzentrationen per se, aber verstärkt aufgrund der Wechselwirkungen mit der Temperatur zu erwarten. Es ist nach heutigem Wissen vorstellbar, dass die Empfindlichkeit gegen CO₂ durch den gleichzeitigen Erwärmungstrend zunimmt. Es würde ein engeres Temperaturtoleranzfenster resultieren und dadurch möglicherweise eine Verkleinerung des Areals, welches von einer Art besiedelt wird. Es ist möglich, dass solche Prozesse zusammen mit Effekten der globalen Erwärmung auf die geographische Verbreitung von Meerestieren bereits eingesetzt haben (Pörtner et al., 2004a, 2005d).

Ganze Ökosysteme mit teilweise großer wirtschaftlicher Bedeutung (Korallenriffe), aber auch Nahrungsketten und kommerziell als Nahrungsressourcen für den Menschen bedeutende Arten werden von ungünstigen Wirkungen des CO₂ im Verein mit Wirkungen der Erwärmung betroffen sein. Diese Ausführungen belegen die Dringlichkeit einer Reduktion von CO₂-Emissionen, um drastische Verschiebungen in marinen Ökosystemen oder ihre Auslöschung (in den Polargebieten und Tropen) zu vermeiden.

CO₂ ist demnach ein Umweltfaktor, dessen Bedeutung für die Funktion von marinen Ökosystemen generell bisher eher unterschätzt worden ist. Dies gilt vor allem für den direkten Einfluss von CO₂ auf höhere Organismen (Tieren) und die von ihnen geprägten Ökosysteme. Auch im Hinblick auf die steigende Notwendigkeit, den CO₂-Gehalt der Atmosphäre zu stabilisieren und dies ggf. auch durch Entsorgungsmaßnahmen im tiefen Ozean zu tun, sind weitere Untersuchungen zur Rolle des CO₂ in marinen Ökosystemen von großer Bedeutung.

Gegenstand aktueller und künftiger Forschungsbemühen über die Wirkungen der Temperatur und des CO₂ muss neben der Qualifizierung und Quantifizierung von Veränderungen die Entwicklung eines Ursache-Wirkungsverständnisses sein. Die Wirkung des CO₂ auf die Verfügbarkeit von Nährstoffen und vor allem das Zusammenwirken von Temperatur, Hypoxien und CO₂ muss auf vielen Ebenen biologischer Organisation jedoch noch untersucht werden, bevor quantitative Aussagen über erwartete Auswirkungen auf Arten, Biogeographie und Gemeinschaften möglich sind. Für viele Organismen müssen die Empfindlichkeiten und ggf. existierenden Schwellen für nachteilige Langzeiteffekte noch quantifiziert werden.

Generell ist unklar, ob Meeresorganismen die Fähigkeit besitzen, ungünstige Effekte des CO₂ oder der Temperatur auf langen Zeitskalen durch evolutionäre Anpassung zu kompensieren. Es ist für das CO₂ nicht auszuschließen, bisher aber unbekannt, ob sich Effekte über die Änderungen in der Verfügbarkeit von Nährstoffen für das Phytoplankton oder über die Nahrungskette auch für höhere Organismen verstärken können. Bisher sind sowohl für das Phytoplankton und das Zooplankton nur direkte Wirkungen des CO₂ beschrieben worden.

Die mit steigendem atmosphärischen CO₂-Gehalt abnehmende Kapazität der Ozeane, überschüssiges CO₂ aufzunehmen und zu puffern, führt zu einer gewissen Verstärkung der biologischen Effekte. Die abnehmende Kalzifizierungsrate im Phytoplankton wird die biologische Pumpe ungünstig beeinflussen, wobei das Ausmaß dieses Effektes unklar ist. Eine eher beschleunigte Klimaänderung wäre die Folge.

Kritische Schwellenwerte, die zur Vermeidung katastrophaler CO₂-Wirkungen nicht überschritten werden sollten, können derzeit nicht festgelegt werden. Das Ausmaß ökosystemarer Auswirkungen bei verschiedenen CO₂-Konzentrationen kann noch nicht abgeschätzt werden. Sie werden wie bei der Temperatur wahrscheinlich progressiv zunehmen und könnten bereits eingesetzt haben. Auch bei einer derzeit diskutierten Stabilisierung des atmosphärischen CO₂-Gehalts bei 550 ppm werden voraussichtlich bereits negative Wirkungen auf marine Ökosysteme feststellbar sein. Bei einer Stabilisierung auf 550 ppm und entsprechender Erwärmung sind z.B. großflächige Verluste von Korallenriffen wohl nicht mehr auszuschließen. Dieser Wert sollte also auf keinen Fall überschritten, er sollte im Gegenteil möglichst unterschritten werden. Änderungen sind also schon jetzt nicht mehr vermeidbar, aber in ihrem Ausmaß noch beeinflussbar.

Eine großräumige Anreicherung und Verteilung von CO₂ im Meer erscheint im Lichte der bereits bei geringen Konzentrationen zu erwartenden Langzeiteffekte auf marine Organismen und Ökosysteme ungünstig. Die Neutralisation durch Kalkung (bereits an Land oder im Ozean) würde nach Lösung der damit verbundenen technologischen Probleme wahrscheinlich die ökologischen Auswirkungen mildern, aber aufgrund massiver Ausweitung der Bergbauaktivitäten mit entsprechenden Nachteilen nicht zuletzt für die Unversehrtheit terrestrischer Ökosysteme und die Landschaftsgestaltung verbunden sein. Dementsprechend erscheinen auch Maßnahmen zur Sequestrierung von CO₂ im Ozean in erster Näherung kontraproduktiv, da CO₂ ja schon beim Eindringen über die Meeresoberfläche eher negativ wirksam wird. Negative Effekte in den Oberflächenschichten könnten allerdings bei Sequestrierung im tiefen Ozean reduziert werden. Dieser positive Effekt wird durch die entsprechende Belastung der Tiefsee erkauft.

Sollte eine Drosselung der CO₂-Emissionen durch Reduktion des Verbrauches fossiler Brennstoffe unzureichend sein, so kommt aus Sicht des Meeresumweltschutzes zunächst die Verklappung in geologischen Formationen in Frage. Im Vergleich zur geologischen Lagerung absolut nachrangig wäre die Anlage von stabilisierten CO₂-Seen in der Tiefsee zu prüfen, die vergleichbar Mülldeponien an Land eine langfristige Lagerung des CO₂ ermöglichen könnten. Strategien der Neutralisation des CO₂ durch kalkhaltige Sedimente wären ggf. geeignet, die Stabilität dieser Lager zu erhöhen und dadurch Auswirkungen zu minimieren (Lackner, 2003).

Die lokale Auslöschung von Tiefseeleben im Bereich einer solchen Deponie wäre allemal einer großräumigen Verdünnung mit unabsehbaren Langzeiteffekten auf die gesamte Meeresumwelt vorzuziehen. Es existiert aber auch hier noch intensiver Forschungsbedarf zur Entwicklung entsprechender Technologien (z.B. zur Stabilisierung solcher Seen, ggf. unter Einsatz von Carbonatsedimenten) und zur Analyse der Auswirkungen und Risiken für die nähere und fernere Meeresumwelt.

Schlussendlich muss als beste Lösung die frühzeitig Drosselung des Verbrauchs fossiler Brennstoffe durch rasche Entwicklung alternativer Technologien der Energiegewinnung angesehen werden.

10. Handlungsempfehlungen, ethische Grundlagen

Wesentliche Grundlagen für die künftige Bewertung der Forschungsergebnisse aus der biologischen Klimafolgenforschung müssen aus einer ethischen Diskussion erwachsen. Festzulegen ist, welche Veränderungen in marinen Ökosystemen gesellschaftlich als tolerierbar erachtet werden oder welche Güter es zu bewahren gilt. Ist das Verschwinden einer Art bereits ein Verlust, oder erst die signifikante Reduktion der Biodiversität bzw. der irreversible Verlust von Habitaten und Ökosystemen? Oder sind allein die wirtschaftlichen und sonstigen Risiken für menschliche Gesellschaften entscheidend? Diese Diskussion ist Voraussetzung für die verbindliche Festlegung von Grenzwerten für Temperatur und CO₂.

Forschungsaktivitäten, die sich mit dem Einfluss des CO₂ auf den Ozean beschäftigen, stecken noch in den Kinderschuhen. Dies gilt umso mehr für Arbeiten, die sich mit der synergistischen Wirkung von CO₂ und anderen Umweltfaktoren, vor allem der Temperatur beschäftigen. Da bei gleichzeitiger Erwärmung mit einem Anstieg der Empfindlichkeit gegenüber CO₂ gerechnet werden muss, sollte künftige Forschung unbedingt und ohne Verzögerung Bemühungen einschließen, die synergistischen Wirkungen von CO₂, Temperatur und Hypoxie in marinen Ökosystemen aufzuklären. Die Intensivierung der Forschung ist dringlich, um das Ursache-Wirkungs-Verständnis über den Einfluss von Klimafaktoren auf marine Ökosysteme und Organismen zu vertiefen.

Es wäre es sinnvoll, durch entsprechende Forschungsaktivitäten ein Monitoring-System einzurichten, das in der Lage ist, Wirkungen des sich anreichernden CO₂ frühzeitig zu erkennen: Globale Ökosystemindikatoren für den maximal tolerierbaren CO₂-Eintrag oder die maximal tolerierbare pH-Absenkung lassen sich nach heutigem Stand des Wissen vor allem bei den besonders empfindlichen Kalkbildnern finden. Hierzu gehören vor allem die Echinodermen, die unter den Tieren aufgrund ihrer fragilen Kalkstrukturen und deren höherer Löslichkeit besonders empfindlich gegenüber CO₂ sind. Empfindlich erscheinen auch die Flügelschnecken (Pteropoden) aufgrund der Tatsache, dass sie Aragonit verwenden. Vor allem im Südozean könnten aufgrund der niedrigen Temperaturen erste Feldbeobachtungen möglich sein, die die nachteiligen Wirkungen des CO₂-Eintrags belegen. In niederen Breiten ist das Schicksal der Korallen und die Balance zwischen Aufbau und Erosion ihrer Riffe an den Grenzen der derzeitigen Verbreitung ein zusätzlicher Indikator für die synergistische Wirkung von Temperatur und CO₂.

Indikatorarten für frühe temperaturabhängige Wirkungen könnten zudem auf den hohen trophischen Ebenen ausgewählt werden, unter Meeresvögeln oder auch aquatischen Tieren. Standorttreue Arten wie die o.g. Aalmuttern, die nicht gleichzeitig einem hohen Fischereidruck ausgesetzt sind, wären geeignet, durch Abundanz-Veränderungen das Klimageschehen widerzuspiegeln. Besonders stenotherme antarktische Wirbellose könnten Veränderungen in der Antarktis anzeigen. Verschiebungen von Verbreitungsgrenzen von Tieren und Makroalgen sind bereits aktuell gut geeignet, die Trends der Erwärmung nachzuzeichnen.

Fischereiliche Aktivitäten sollten möglichst verzögerungsfrei der veränderliche Produktivität von Lebensräumen angepasst werden.

Die globale Abhängigkeit der Temperaturentwicklung von anthropogenen CO₂-Emissionen und die integrierte Wirkung von CO₂, Temperatur und Sauerstoff auf marine Ökosysteme legen nahe, sich bei der Festlegung von Toleranzgrenzen an der erforderlichen und machbaren Stabilisierung atmosphärischer CO₂-Konzentrationen zu orientieren. Die Forschungsaktivitäten sollten so ausgelegt werden, dass es kurzfristig möglich sein wird, maximal tolerierbare Werte für die atmosphärische CO₂-Konzentration unter Berücksichtigung der gleichzeitigen Temperaturänderungen festzulegen.

Durch die Festlegung maximal tolerierbarer Werte können jedoch Veränderungen und Schäden nicht mehr vermieden, sondern nur noch in ihrem Ausmaß begrenzt werden. Diese Begrenzung wird regional unterschiedlich ausfallen. Die pH-Heterogenität im Ozean, die zeitlichen Abläufe (Berücksichtigung der Ozeanströmungen), die Regionen und nicht zuletzt die Art der Modelle spielen eine Rolle, so dass es nicht möglich ist, eine scharf definierte Grenze zu ziehen. In dem Versuch zu vereinfachen, sollte man die Schwelle nicht über die pH-Änderung definieren, da alle physikochemischen Wasserparameter eine Rolle spielen. Sinnvoll ist die Definition eines Grenzwertes allein für den Ursprungsparameter, den atmosphärischen CO₂-Gehalt. Die Regionen mit der größten Empfindlichkeit sollten dabei den Ausschlag für global gültige Grenzwerte geben.

Unter Berücksichtigung der bekannten Szenarien (IPCC) und der derzeitigen Unsicherheiten in unseren Kenntnissen über Auswirkungen und Ursache-Wirkungs-Beziehungen ist wahrscheinlich, dass ein Schwellenwert der atmosphärischen CO₂-Konzentration deutlich unterhalb von 550 ppm angestrebt werden sollte. Ein Wert von 550 ppm würde aus dem mildesten (B1-) Szenario der IPCC resultieren, das von einer Freisetzung von etwa 900 Gt C in die Atmosphäre bis 2100 ausgeht. Ein Wert von 550 ppm lässt mit einer weiteren pH-Abnahme um überwiegend 0.2-0.3 pH-Einheiten bis 2100 (im Vergleich zu 2000) an der Oberfläche der Ozeane jedoch langfristig ungünstige, wenn nicht fatale Wirkungen erwarten. Hinzu kommen spezielle und synergistische Wirkungen des Anstiegs der globalen Durchschnittstemperatur um weitere 1-2° (im Vergleich zu 1990), mit regional stärkeren Änderungen in den Polargebieten. Raven et al. (2005) empfehlen ebenfalls, die Menge des bis 2100 in die Atmosphäre freigesetzten Kohlenstoffs auf deutlich unter 900 Gt C zu beschränken, also unterhalb des B1-Szenarios, um fatale Auswirkungen besonders auf den Südozean zu vermeiden. Die vorliegende Expertise zeigt, dass die Parameter des „milden“ B1-Szenarios auch vor allem deswegen keine Handlungsorientierung bieten, weil sie im Lichte der bisher nicht berücksichtigten Wechselwirkungen des CO₂ mit der Temperatur und anderen Faktoren als spekulativ und hoch eingestuft werden müssen.

Die vorliegenden Ergebnisse und Perspektiven belegen die Unvermeidbarkeit von Veränderungen in der marinen Biosphäre, und auch deswegen die hohe Dringlichkeit der Reduktion von CO₂-Emissionen, um die weitere Ansäuerung und Erwärmung der Ozeane zu drosseln. Die Kyoto-Ziele erscheinen dabei nur als erster Schritt und „Tropfen auf den heißen Stein“. Das Bemühen um Reduktion der Emissionen sollte bis an die Grenzen des politisch, wirtschaftlich, gesellschaftlich und technologisch Machbaren gesteigert werden. Diese Grenzen sind im Rahmen von nationalen und internationalen Diskussionen festzulegen. Dies bedeutet, dass die Politik für die Entscheidungsfindung kaum noch auf umfassende Forschungsergebnisse zur ökologischen Wirkung von Temperatur und CO₂ warten kann. Parallel zur Intensivierung der Umweltforschung müssen daher unverzüglich Maßnahmen zur deutlichen Reduktion der CO₂-Emissionen ergriffen werden, verbunden mit einem Technologiewandel in der Energieproduktion und der Steigerung der entsprechenden Forschungsaktivitäten. Ein erfolgreicher und rascher Technologiewandel setzt aber hohe

wirtschaftliche Dynamik und Kraft voraus, um möglichst rasch Rentabilität zu erreichen. Gezielte Förderung des Technologiewandels muss einsetzen, solange noch fossile Energieträger diesen Wandel dadurch unterstützen, dass sie wirtschaftlich genutzt werden können und die Auswirkungen auf die Umwelt noch erträglich sind. Um die Verteuerung von Primärenergie sowie ökologische und wirtschaftliche Schäden durch Erwärmung und CO₂-Anreicherung zu begrenzen, sind in einem möglichst kurzen Übergangszeitraum Maßnahmen zur CO₂-Speicherung vorrangig in geologischen Formationen denkbar und empfehlenswert.

Literaturverzeichnis

- Adams, E., J. Caulfield, H.J. Herzog and D.I. Auerbach (1997): Impacts of reduced pH from ocean CO₂ disposal: Sensitivity of zooplankton mortality to model parameters. *Waste Management* **17**, 375-380.
- Ainsworth E.A and S.P. Long (2005): What have we learned from 15 years of free-air CO₂ enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising CO₂. *New Phytologist* **165**, 351–372.
- Alheit J. und E. Hagen (1997): Long-term climate forcing of European herring and sardine populations. *Fish. Oceanogr.* **6**, 130–139.
- Alvarado-Alvarez R., M.C. Gould and I.L. Stephano (1996): Spawning, in vitro maturation and changes in oocyte electrophysiology induced by serotonin in *Tivela stultorum*. *Biol. Bull.*, **190**, 322-328.
- Archer, D., H. Kheshgi, and E. Maier-Reimer (1997): Multiple timescales for neutralization of fossil fuel CO₂. *Geophysical Research Letters* **24**, 405-408,.
- Archer D., H. Kheshgi, and E. Maier-Reimer (1998): Dynamics of fossil fuel neutralization by marine CaCO₃. *Global Biogeochemical Cycles* **12**, 259-276.
- Arp, G., A. Reimer, J. Reitner (2001): Photosynthesis-induced biofilm calcification and calcium concentrations in Phanerozoic oceans. *Science*, **292**, 1701-1704.
- Astorga, A., M. Fernández, E.E. Boschi, N. Lagos (2003): Two oceans, two taxa and one mode of development: latitudinal diversity patterns of South American crabs and test for possible causal processes *Ecology Letters* **6**, 420-427.
- Attrill M.J. and M. Power (2002): Climatic influence on a marine fish assemblage. *Nature* **417**, 275-278.
- Auerbach D., J.A. Caulfield, E.E. Adams and H.J. Herzog (1997): Impacts of ocean CO₂ disposal on marine life: I. A toxicological assessment integrating constant-concentration laboratory assay data with variable-concentration field exposure. *Env. Model. Assessment*, **2**, 333-343.
- Bakun A. (1996): *Patterns in the Ocean-Ocean Processes and Marine Population Dynamics*. California Sea Grant College System, La Jolla.
- Bambach R.K., A.H. Knoll and J.J. jr. Sepkowski (2002): Anatomical and ecological constraints on Phanerozoic animal diversity in the marine realm. *PNAS*, **99**, 6845-6859.
- Bamber R.N. (1987): The effects of acidic sea water in young carpet-shell clams, *Venerupis decussata* (L.) (Mollusca: Venracea). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **108**, 241-260.
- Bamber R.N. (1990): The effects of acidic sea water on three species of lamellibranch molluscs. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **143**, 181-191.
- Barbraud C. and H. Weimerskirch (2001): Emperor penguins and climate change. *Nature* **411**, 183-186.
- Barker S. and H. Elderfield (2002): Foraminiferal calcification response to glacial-interglacial changes in atmospheric CO₂. *Science*, **297**, 833-836.
- Barker S., J.A. Higgins and H. Elderfield (2003): The future of the carbon cycle: review,

- calcification response, ballast and feedback on atmospheric CO₂. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. A* **361**, 1977–1999.
- Bartsch J., Knust R. (1994a): Predicting the dispersion of sprat larvae (*Sprattus sprattus* (L.)) in the German Bight. *Fish Oceanogr.* **3**, 292-296.
- Bartsch J., Knust R. (1994b): Simulating the dispersion of vertically migrating sprat larvae (*Sprattus sprattus* (L.)) in the German Bight with a circulation and transport model system. *Fish Oceanogr.* **3**, 92-105
- Barry J.P., K.R. Buck, C.F. Lovera, L. Kuhnz, P.J. Whaling, E.T. Peltzer, P. Walz, P.G. Brewer (2004): Effects of direct ocean CO₂ injection on deep-sea Meiofauna, *J. Oceanogr.* **60**, 759-766.
- Beamish R.J. (1995): Climate Change and Northern Fish Populations. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Science* **121**, 739 pp.
- Beaugrand, G., P.C. Reid, F. Ibanez, J.A. Lindley and M. Edwards (2002): Reorganisation of North Atlantic marine copepod biodiversity and climate. *Science* **296**, 1692–1694 (2002).
- Beaugrand G. and P.C. Reid (2003): Long-term changes in phytoplankton, zooplankton and salmon related to climate. *Global Change Biology* **9**, 801 - 817
- Beaugrand G., K.M. Brander, J.A. Lindley, S. Souissi, P.C. (2003): Plankton effect on cod recruitment in the North Sea. *Nature* **426**, 661-664.
- Beare D.J., F. Burns, A. Greig, E.G. Jones, K. Peach, M. Kienzle, E. McKenzie, D.G. Reid (2004): Long-term increases in prevalence of North Sea fishes having southern biogeographic affinities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **284**, 269–278.
- Becker, G.A., and M. Pauly (1996): Sea surface temperature changes in the North Sea and their causes. – *ICES Journal of Marine Science*, **53**, 887–898.
- Beentjes M.P., Renwick J.A. (2001): The relationship between red cod, *Pseudophycis bachus*, recruitment and environmental variables in New Zealand. *Environ. Biol. Fishes* **61**, 315-328.
- Beer S., M. Bjork, F. Hellblom and L. Axelsson (2002): Inorganic carbon utilization in marine angiosperms (seagrasses). *Functional Plant Biology* **29**, 349 - 354.
- Berner R.A. (2002): Examination of hypotheses for the Permo-Triassic boundary extinction by carbon cycle modeling. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **99**, 4172-4177.
- Bischoff-Bäsmann N., C. Wiencke (1996): Temperature requirements for growth and survival of Antarctic Rhodophyta. *Journal of Phycology* **32**, 525-535.
- Breeman AM. (1988): Relative importance of temperature and other factors determining geographic boundaries of seaweeds: experimental and phenological evidence. *Helgol. Wiss. Meeresunters.* **42**, 199–241.
- Brewer, P.G., C. Goyet, and G. Friederich (1997): Direct observation of the oceanic CO₂ increase revisited. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **94**, 8308–8313.
- Burleson M.L. and N.J. Smatresk (2000): Branchial chemoreceptors mediate ventilatory response to hypercapnic acidosis in channel catfish. *Comp. Biochem. Physiol. A*, **125**, 403-414.
- Burkhardt, S., I. Zondervan, U. Riebesell (1999): Effect of CO₂ concentration on the C:N:P ratio in marine phytoplankton: A species comparison. *Limnol. Oceanogr.* **44**, 683-690.
- Burnett, L.E. (1997): The challenges of living in hypoxic and hypercapnic aquatic environments. *American Zoologist*. **37**, 633-640.
- Caldeira, K., and G.H. Rau (2000): Accelerating carbonate dissolution to sequester carbon dioxide in the ocean: Geochemical implications. *Geophysical Research Letters* **27**, 225-228.

- Caldeira, K., Wickett, M.E. (2003): Anthropogenic Carbon and Ocean pH. *Nature* **425**, 365.
- Caldeira, K., Wickett, M.E. (2005): Ocean model predictions of chemistry changes from carbon dioxide emissions to the atmosphere and ocean. *J. Geochem. Res. – Oceans*, in press
- Cameron J.N. and G.K. Iwama (1989): Compromises between ionic regulation and acid-base regulation in aquatic animals. *Can. J. Zool.*, **67**, 3078-3084.
- Caulfield J.A., E.E. Adams, D.I. Auerbach, and H.J. Herzog (1997): Impacts of Ocean CO₂ Disposal on Marine Life: II. probabilistic plume exposure model used with a time-varying dose-response model, *Environmental Modelling and Assessment* **2**, 345-353.
- Chapman W.L., J.E. Walsh (2005a): A synthesis of Antarctic temperatures. Manuscript (<http://arctic.atmos.uiuc.edu>)
- Chapman W.L., J.E. Walsh (2005b): Simulations of Arctic Temperature and Pressure by Global Coupled Models. Manuscript (<http://arctic.atmos.uiuc.edu>)
- Chavez F.P., J. Ryan, S.E. Lluch-Cota, M.Niquen C. (2003): From Anchovies to Sardines and Back: Multidecadal Change in the Pacific Ocean. *Science* **299**, 217-221.
- Chen, G.-T., and F.J. Millero (1979): Gradual increase of oceanic CO₂. *Nature* **277**, 205–206.
- Childress J.J. (1995): Are there physiological and biochemical adaptations of metabolism in deep-sea animals? *Trends Ecol. Evolut.* **10**, 30-36.
- Childress J.J., R. Lee, N.K. Sanders, H. Felbeck, D. Oros, A. Toulmond, M.C.K. Desbruyeres and J. Brooks (1993): Inorganic carbon uptake in hydrothermal vent tubeworms facilitated by high environmental Pco₂. *Nature*, **362**, 147-149.
- Childress J.J. and B.A. Seibel (1998): Life at stable low oxygen levels: adaptations of animals to oceanic oxygen minimum layers. *J. Exp. Biol.* **201**, 1223-1232.
- Cicerone R., J. Orr, P. Brewer, P. Haugan, L. Merlivat, T. Ohsumi, S. Pantoja, H.O. Pörtner, M. Hood, E. Urban (2004a): Meeting Report: The Ocean in a High CO₂ World, *Oceanography Magazine* **17**, 72-78.
- Cicerone R., J. Orr, P. Brewer, P. Haugan, L. Merlivat, T. Ohsumi, S. Pantoja, H.O. Pörtner (2004b): The Ocean in a High CO₂ World. *EOS, Transactions of the American Geophysical Union* **85** (37), 351, 353.
- Claiborne J.B., S.L. Edwards and A.I. Morrison-Shetlar (2002): Acid-base regulation in fishes: cellular and molecular mechanisms. *J. Exp. Biol.* **293**, 302-319.
- Collins S. and Bell G. (2004): Phenotypic consequences of 1000 generations of selection at elevated CO₂ in a green alga. *Nature* **431**, 566–569.
- Cornette J.L., B.S. Lieberman and R.H. Goldstein (2002): Documenting a significant relationship between macroevolutionary origination rates and Phanerozoic pCO₂ levels. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **99**, 7832-7835.
- Crocker C.E. and J.J. Cech (1996): The effects of hypercapnia on the growth of juvenile white sturgeon, *Acipenser transmontanus*. *Aquaculture* **147**, 293-299.
- Cushing D.H. (1982): *Climate and Fisheries*. Academic Press, London.
- Cushing DH (1995): The long-term relationship between zooplankton and fish. *ICES J. Mar. Sci.* **52**, 611-626
- D'Avino R. and R. DeLuca (2000): Molecular modelling of *Trematomus newnesi* Hb1: insights for a lowered oxygen affinity and lack of Root effect. *Proteins* **39**, 155-165.
- Del Giorgio P.A. and P.J. Williams LeB (2005): The global significance of respiration in aquatic ecosystems: from single cells to the biosphere. In: *Respiration in Aquatic Ecosystems* (eds P.A. Del Giorgio & P.J. LeB Williams) Oxford University Press: Oxford
- Desrosiers R.R., J. Desilets and F. Dube (1996): Early developmental events following

- fertilization in the giant scallop, *Placopecten magellanicus*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **53**, 1382-1392.
- Dippner J.W., Ottersen G. (2001): Cod and climate variability in the Barents Sea. *Clim. Res.* **17**, 73-82.
- Dudley, R. (1998): Atmospheric oxygen, giant Palaeozoic insects and the evolution of aerial locomotor performance. *J. Exp. Biol.* **201**, 1043-1050.
- 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. Progr. Ser.* **239**, 1-10
- Engel, A. (2002): Direct relationship between CO₂-uptake and transparent exopolymer particles (TEP) production in natural phytoplankton. *J. Plankton Res.* **24**, 49–53.
- Engel, A., I. Zondervan, K. Aerts, L. Beaufort, A. Benthien, L. Chou, B. Delille, J.-P. Gattuso, J. Harlay, C. Heemann, L. Hoffmann, S. Jacquet, J. Nejstgaard, M.-D. Pizay, E. Rochelle-Newall, U. Schneider, A. Terbrueggen, U. Riebesell (2005): Testing the direct effect of CO₂ concentration on a bloom of the coccolithophorid *Emiliania huxleyi* in mesocosm experiments. *Limnol. Oceanogr.* **50**, 493-507.
- Evans D.H. (1984): The roles of gill permeability and transport mechanisms in euryhalinity. p. 239-283. In *Fish Physiology*, Vol. XA, ed. by W.S. Haar, D.J. Randall, Academic Press, New York.
- Feder, M.E. and G.E. Hofmann (1999): Heat shock proteins, molecular chaperones and the stress response: Evolutionary and ecological physiology. *Annu. Rev. Physiol.* **61**, 243-282.
- Feely, R.A., C.L. Sabine, K. Lee, W. Berelson, J. Kleypas, V.J. Fabry, F.J. Millero (2004): Impact of Anthropogenic CO₂ on the CaCO₃ System in the Oceans. *Science* **305**, 362-366
- Field C.B., M.J. Behrenfield, J.T. Randerson and P. Falkowski (1998): Primary production of the biosphere: integrating terrestrial and oceanic components. *Science* **281**, 237–240
- Finney B.P., I.Gregory-Eaves, J. Sweetman, M.S.V. Douglas, and J.P. Smol (2000): Impacts of Climatic Change and Fishing on Pacific Salmon Abundance Over the Past 300 Years. *Science* **290**, 795-799.
- Finney B.P., I. Gregory-Eaves, M.S.V. Douglas and J.P. Smol (2002): Fisheries productivity in the northeastern Pacific Ocean over the past 2,200 years *Nature* **416**, 729-733.
- Fraser W.R., E.E. Hofmann (2003): A predator's perspective on causal links between climate change, physical forcing and ecosystem response. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **265**, 1-15.
- Frederich, M., F.J. Sartoris, H.O. Pörtner (2001): Distribution patterns of decapod crustaceans in polar areas: A result of magnesium regulation? *Polar Biol.* **24**, 719-723.
- Friedland K.D. (1998): Ocean climate influences on critical Atlantic salmon (*Salmo salar*) life history events. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **55**, 119-130.
- Friedland K.D., Reddin D.G., McMenemy J.R., and Drinkwater K.F. (2003): Multidecadal trends in North American Atlantic salmon (*Salmo salar*) stocks and climate trends relevant to juvenile survival. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **60**, 563-583
- Fung I.Y., S.C. Doney, K. Lindsay, and J. John (2005): Evolution of carbon sinks in a changing climate. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **102**, 11201–11206.
- Genner M.J., D.W. Sims, V.J. Wearmouth, E.J. Southall, A.J. Southward, P.A. Henderson, and S.J. Hawkins (2004): Regional climatic warming drives long-term community changes of British marine fish. *Proc. R. Soc. Lond. B* **271**, 655–661.
- Giordano M., J. Beardall and J.A. Raven (2005): CO₂ concentrating mechanisms in algae: mechanism, environmental modulation, and evolution. *Ann. Rev. Plant Biol.* **56**, 99–131.
- Goffredi S.K. and J.J. Childress (2001): Activity and inhibitor sensitivity of ATPases in the

- hydrothermal vent tubeworm *Riftia pachyptila*: a comparative approach. *Mar. Biol.*, **138**, 259-265.
- Gowen, R.J., B.M. Stewart, D.K. Mills, P. Elliott (1995): Regional differences in stratification and its effect on phytoplankton production and biomass in the northwestern Irish Sea. *J. Plankton Res.* **17**, 753-769.
- Gracey A.Y. , E.J. Fraser, W. Li, Y. Fang, R.R. Taylor, J. Rogers, A. Brass, and A.R. Cossins. (2004): Coping with cold: An integrative, multitissue analysis of the transcriptome of a poikilothermic vertebrate. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **101**, 16970–16975
- Graham M.S., R.L. Hädrich and G.L. Fletcher (1985): Hematology of three deep-sea fishes: a reflection of low metabolic rates. *Comp. Biochem. Physiol. A*, **80**, 79-84.
- Greve W., F. Reiners, J. Nast (1996): Biocoenotic changes of the zooplankton in German Bight: the possible effects of eutrophication and climate. *ICES J. Mar. Sci.* **53**, 951–956.
- Günther C.P., Niesel V. (1999): Effects of the ice winter 1995/6 In: Dittmann S (Ed) The Wadden Sea Ecosystem. Stability properties and mechanisms. Berlin: Springer Verlag.
- Hardewig, I., P.L.M. van Dijk, C.D. Moyes, and H.O. Pörtner (1999): Temperature-dependent expression of cytochrome c oxidase in fish: A comparison between temperate and Antarctic eelpout. *Am. J. Physiol.* **277**, R508-R516.
- Harrington R., I. Woiwod, T. Sparks (1999): Climate change and trophic interactions. *Trends Ecol. Evol.* **14**, 146-150
- Harvell C.D., C.E. Mitchell, J.R. Ward, S. Altizer, A.P. Dobson, R.S. Ostfeld, M.D. Samuel (2002): Climate warming and disease risks for terrestrial and marine biota. *Science*, **296**, 2158-2162.
- Haugan P.M. and H. Drange (1996): Effects of CO₂ on the ocean environment. *Energ. Convers. Manage.*, **37**, 1019-1022.
- Hawkins S.J., A.J. Southward, M.J. Genner (2003): Detection of environmental change in a marine ecosystem: evidence from the western English Channel. *Sci. Tot. Environ.* **310**, 245–256.
- Heisler N. (1986a): Acid-base regulation in fishes. p. 309-356. In *Acid-base Regulation in Animals*, ed. by N. Heisler, Elsevier Biomedical Press, Amsterdam.
- Heisler N. (1986b): Comparative aspects of acid-base regulation. P. 397-450. In *Acid-base Regulation in Animals*, ed. by N. Heisler, Elsevier Biomedical Press, Amsterdam.
- Heisler N. (1993): Acid-base regulation. P. 343-377. In *The physiology of fishes*, ed. by D.H. Evans, CRC Press Inc., Boca Raton (FL), U.S.A.
- Hinga K.R. (2002). Effects of pH on coastal phytoplankton. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **238**, 281–300.
- Hiscock K., A. Southward, I. Tittley, S. Hawkins (2004): Effects of changing temperature on benthic marine life in Britain and Ireland. *Aquatic Conserv: Mar. Freshw. Ecosyst.* **14**: 333–362.
- Hoegh-Guldberg, O. (2005): Low coral cover in a high-CO₂ world. *J. Geochem. Res. – Oceans*, in press
- Houghton J.T., and others (2001): Climate change 2001: the scientific basis: contribution of working group I to the third assessment report of the Intergovernmental Panel of Climate Change. Cambridge Univ. Press.
- Huesemann M.H., A.D. Skilman and E.A. Crecelius (2002): The inhibition of marine nitrification by ocean disposal of carbon dioxide. *Mar. Poll. Bull.* **44**, 142–148.
- Hummel H., A. Sommer, R.H. Bogaards, H.O. Pörtner (1997): Variation in genetic traits of the lugworm *Arenicola marina*: temperature related expression of mitochondrial allozymes? *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **159**, 189-195.

- Hummel H., F. Colucci, R.H. Bogaards, P. Strelkov (2001): Genetic traits in the bivalve *Mytilus* from Europe, with an emphasis on Arctic populations. *Polar Biol.* **24**, 44-52.
- Huntley B., R.E. Green, Y.C. Collingham, J.K. Hill, S.G. Willis, P.J. Bartlein, W. Cramer, W.J.M. Hagemeijer und C.J. Thomas (2004): The performance of models relating species geographical distributions to climate is independent of trophic level. *Ecol. Lett.* **7**, 417–426.
- Ingermann R.L., M. Holcomb, M.L. Robinson and J.G. Cloud (2002): Carbon dioxide and pH affect sperm motility of white sturgeon (*Acipenser transmontanus*). *J. Exp. Biol.* **205**, 2885-2890.
- IPCC (2001): The Third assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). Cambridge University Press: Cambridge, UK, and New York, USA.
- Ishida, H., Y. Watanabe, T. Fukuhara, S. Kaneko, K. Firisawa, and Y. Shirayama (2005): In situ enclosure experiment using a benthic chamber system to assess the effect of high concentration of CO₂ on deep-sea benthic communities. *J. Oceanogr.* **61** (in press)
- Ishimatsu A. and J. Kita (1999): Effects of environmental hypercapnia on fish. *Jap. J. Ichthyol.* **46**, 1-13.
- Ishimatsu A., T. Kikkawa, M. Hayashi, K.-S. Lee and J. Kita (2004): Effects of CO₂ on marine fish: larvae and adults. *J. Oceanogr.* **60**, 731-741.
- Ishimatsu A., M. Hayashi, K.-S. Lee, T. Kikkawa, and J. Kita (2005): Physiological effects on fishes in a high-CO₂ world. *J. Geochem. Res. – Oceans*, in press
- Ivany L.C., W.P. Patterson, K.C. Lohmann (2000): Cooler winters as a possible cause of mass extinctions at the Eocene/Oligocene boundary. *Nature* **407**, 887-890.
- Jacob W., S. McClatchie, P.K. Probert and R.J. Hurst (1998): Demersal fish assemblages off southern New Zealand in relation to depth and temperature. *Deep-Sea Res. I* **45**, 2119–2155.
- Jensen M.N. (2003): Consensus on ecological impact remains elusive. *Science* **299**, 38.
- Johnston I.A. and A.F. Bennett (eds.) (1996): Animals and Temperature. Phenotypic and Evolutionary adaptation. Society for experimental Biology Seminar Series **59**, 419 pp. Cambridge University Press, Cambridge.
- Jouve-Duhamel A. and J.P. Truchot (1983): Ventilation on the shore crab *Carcinus maenas* as a function of ambient oxygen and carbon dioxide: Field and laboratory studies. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **70**, 281-296.
- Kerr R.A. (2005): Atlantic Climate Pacemaker for Millennia Past, Decades Hence? *Science* **309**, 41-42.
- Kheshgi H.S. (1995): Sequestering atmospheric carbon dioxide by increasing ocean alkalinity. *Energy-The International Journal* **20**, 915-922.
- Kikkawa T., A. Ishimatsu and J. Kita (2003): Acute CO₂ tolerance during the early developmental stages of four marine teleosts. *Env. Toxicol.* **18**, 375-382.
- Kirkwood, W., D. Graves, M. Conway, D. Pargett*, J. Scholfield, P. Walz, R. Dunk, E. Peltzer, J. Barry, and P. Brewer (2005): Engineering Development of the Free Ocean CO₂ Enrichment (FOCE) Experiment. Manuscript.
- Kjesbu O.S., Solemdal P., Bratland P., Fonn M. (1996): Variation in annual egg production in individual captive Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Can. J. Fish. Aqu. Sci.* **53**, 610-620.
- Kjesbu O.S., Witthames P.R., Solemdal P., Walker M.G. (1998): Temporal variations in the fecundity of Arcto-Norwegian cod (*Gadus morhua*) in response to natural changes in food and temperature. *J. Sea Res.* **40**, 303-321.
- Klyashtorin L. and B. Smirnov (1995): Climate dependent salmon and sardine stock fluctuations in North Pacific. *Canadian Special Publication on Fisheries and Aquatic Science* **121**, 179-181.

- Knoll A.K., R.K. Bambach, D.E. Canfield and J.P. Grotzinger (1996): Comparative earth history and late Permian mass extinction. *Science* **273**, 452-457.
- Kröncke I., J.W. Dippner, H. Heyen and B. Zeiss (1998): Long-term changes in macrofaunal communities off Norderney (East Frisia, Germany) in relation to climate variability. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **167**, 25–36
- Kübler J.E., A.M. Johnston and J.A. Raven (1999): The effects of reduced and elevated CO₂ and O₂ on the weed *Lomentaria articulata*. *Plant, Cell and Environment* **22**, 1303–1310.
- Kurihara H., S. Shimode and Y. Shirayama (2004): Sub-lethal effects of elevated concentration of CO₂ on planktonic copepods and sea urchins. *J. Oceanogr.* **60**, 743-750.
- Lackner K.S.A. (2003): A guide to CO₂ sequestration. *Science* **300**, 1677-1678.
- Lamkemeyer T., B. Zeis and R.J. Paul (2003): Temperature acclimation influences temperature-related behaviour as well as oxygen transport physiology and biochemistry in the water flea *Daphnia magna*. *Can. J. Zool.* **81**, 237-249.
- Langenbuch M. and H.O. Pörtner (2002): Changes in metabolic rate and N-excretion in the marine invertebrate *Sipunculus nudus* under conditions of environmental hypercapnia: identifying effective acid-base parameters. *J. Exp. Biol.* **205**, 1153-1160.
- Langenbuch M. and H.O. Pörtner (2003): Energy budget of Antarctic fish hepatocytes (*Pachycara brachycephalum* and *Lepidonotothen kempfi*) as a function of ambient CO₂: pH dependent limitations of cellular protein biosynthesis? *J. Exp. Biol.* **206**, 3895-3903.
- Langdon C., W.S. Broecker, D.E. Hammond, E. Glenn, K. Fitzsimmons, S.G. Nelson, T.H. Peng, I. Hajdas, and G. Bonani (2003): Effect of elevated CO₂ on the community metabolism of an experimental coral reef. *Global Biogeochemical Cycles* **17**, Art. No. 1011.
- Langenbuch, M., and H.O. Pörtner (2004): High sensitivity to chronically elevated CO₂ in a eurybathic marine sipunculid. *Aquatic Toxicol.* **70**, 55–61.
- Lannig, G., L. Eckerle, I. Serendero, F.J. Sartoris, T. Fischer, R. Knust, T. Johansen, H.O. Pörtner (2003): Temperature adaptation in eurythermal cod (*Gadus morhua*): comparison of mitochondrial enzyme capacities in boreal & arctic populations. *Mar. Biol.* **142**, 589-599.
- Lannig G., D. Storch and H.O. Pörtner (2005): Aerobic mitochondrial capacities in Antarctic and temperate eelpout (Zoarcidae) subjected to warm versus cold acclimation. *Polar Biol.* **28**, 575-584.
- Larsen B.K., H.O. Pörtner and F.B. Jensen (1997): Extra- and intracellular acid-base balance and ionic regulation in cod (*Gadus morhua*) during combined and isolated exposures to hypercapnia and copper. *Mar. Biol.* **128**, 337-346.
- Legendre L. and R.B. Rivkin (2005) Integrating functional biodiversity, food-web processes and biogeochemical carbon fluxes into a conceptual approach for modeling the upper ocean in a high-CO₂ world. *J. Geochem. Res. – Oceans*, in press.
- Loeb V., V. Siegel, O. Holm-Hansen, R. Hewitt, W. Fraser, W. Trivelpiece und S. Trivelpiece (1997): Effects of sea-ice extent and krill or salp dominance on the Antarctic food web. *Nature* **387**, 897 – 900.
- Lucassen M., A. Schmidt, H.O. Pörtner (2003): Cold induced mitochondrial proliferation in *Zoarcis viviparus*: Changes in enzyme activities and mRNA levels. *Am. J. Physiol.* **258**, R1410-R1420.
- Ludwig H., A.G. Macdonald (2005): The significance of the activity of dissolved oxygen, and other gases, enhanced by high hydrostatic pressure. *Comp. Biochem. Physiol. A* **140**,

387– 395.

- Lüning K. (1984): Temperature tolerance and biogeography of seaweeds: the marine algal flora of Helgoland (North Sea) as an example. *Helgol. Wiss. Meeresunters.* **38**, 305–317.
- Lüning K. (1990): Seaweeds: Their Environment, Biogeography and Ecophysiology. John Wiley: New York.
- Lutterschmidt W.I., V.H. Hutchison (1997a): The critical thermal maximum: data to support the onset of spasms as the definitive end point. *Can. J. Zool.* **75**, 1553-1560
- Lutterschmidt W.I., V.H. Hutchison (1997b): The critical thermal maximum: history and critique. *Can. J. Zool.* **75**, 1561-1574
- Lutz P.L. and G.E. Nilsson (1997): Contrasting strategies for anoxic brain survival - glycolysis up or down. *J. Exp. Biol.* **200**, 411-419.
- Mantua N.J., S.R. Hare, Y. Zhang, J.M. Wallace, and R.C. Francis (1997): A Pacific interdecadal climate oscillation with impacts on salmon production. *Bull. Amer. Meteorological Soc.* **78**, 1069-1079.
- Marchetti C. (1977): On geoengineering and the CO₂ problem. *Climatic Change* **1**, 59-68.
- Marchetti C. (1979): Constructive solutions to the CO₂ problem. p. 299-311. In *Man's Impact on Climate*, ed. by W. Bach, J.Pankrath and W. Kellogg, Elsevier Science Publ., Amsterdam.
- Marshall C.T., O.S. Kjesbu, N.A. Yaragina, P. Solemdal and O. Ulltang (1998): Is spawner biomass a sensitive measure of the reproductive and recruitment potential of Northeast Arctic cod? *Can. J. Fish. Aqu. Sci.* **55**, 1766-1783.
- McGowan J.A., D.R. Cayan, and L.M. Dorman (1998): Climate-ocean variability and ecosystem response in the Northeast Pacific. *Science* **281**, 210-217.
- McKendry J.E., W.K. Milsom and S.F. Perry (2001): Branchial CO₂ receptors and cardiorespiratory adjustments during hypercapnia in Pacific spiny dogfish (*Squalus acanthias*). *J. Exp. Biol.* **204**, 1519-1527.
- McKenzie D.J., E.W. Taylor, A.Z. Dalla Valle and J.F. Steffensen (2002): Tolerance of acute hypercapnic acidosis by the European eel (*Anguilla anguilla*). *J. Comp. Physiol. B* **172**, 339-346.
- Michaelidis, B., C. Ouzounis, A. Paleras, and HO. Pörtner (2005): Effects of long-term moderate hypercapnia on acid-base balance and growth rate in marine mussels (*Mytilus galloprovincialis*). *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **293**, 109-118.
- Millero, F.J. (1996): Chemical Oceanography, 2nd ed. CRC Press, Boca Raton, Florida
- Morris, S., A.C. Taylor (1983) Diurnal and seasonal variation in physico-chemical conditions within intertidal rock pools. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **17**, 339–355.
- Murawski S.A. (1993): Climate Change and Marine Fish Distributions: Forecasting from Historical Analogy. *Trans. Am. Fish. Soc.* **122**, 647–658.
- O'Brien, C.M., C. J. Fox, B. Planque and J. Casey (2000): Fisheries: Climate variability and North Sea cod. *Nature* **404**, 142.
- O'Dor R.K. and D.M. Webber (1986): The constraints on cephalopods: why squid aren't fish. *Can. J. Zool.* **64**, 1591-1605.
- Orr, J., S. Pantoia, H.O. Pörtner, eds. (2005): The Ocean in a high CO₂ world: An Introduction - *J. Geochem. Res. – Oceans*, in press
- Oshumi T. (1995): CO₂ storage options in the deep sea. *Mar. Technol. Soc. J.*, **29**, 58-66.
- Ottersen G., B. Planque, A. Belgrano, E. Post, P.C. Reid, N.C. Stenseth (2001): Ecological effects of the North Atlantic Oscillation. *Oecologia* **128**, 1–14
- Oviatt C.A. (2004): The changing ecology of temperate coastal waters during a warming trend. *Estuaries* **27**, 895-904.
- Parsons L.S., Lear W.H. (2001): Climate variability marine ecosystems impacts: a North

- Atlantic perspective. *Prog Oceanogr* **49**(1-4): 167-188.
- Parmesan C. and G. Yohe (2003): A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* **421**, 37-42.
- Pearson R.G. and, T.P. Dawson (2003): Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Glob. Ecol. Biogeogr.* **12**, 361–371.
- Peck L.S. and L.Z. Conway (2000): The myth of metabolic cold adaptation: oxygen consumption in stenothermal Antarctic bivalves. In: Harper E., A.J. Crame (Eds.), *Evolutionary Biology of the Bivalvia. Geological Society, London, Special Publications* **177**, 441-450.
- Peck L.S., H.O. Pörtner, I. Hardewig (2002): Metabolic demand, oxygen supply and critical temperatures in the Antarctic bivalve, *Laternula elliptica*. *Physiol. Biochem. Zool.* **75**, 123-133.
- Peck L.S., K.E. Webb, D. Bailey (2004): Extreme sensitivity of biological function to temperature in Antarctic marine species. *Funct. Ecol.* **18**, 625–630.
- Perry A.L., P.J. Low, J.R. Ellis, and J.D. Reynolds (2005): Climate change and distribution shifts in marine fishes. *Science* **308**, 1902-1905.
- Planque B. and T. Frédou (1999): Temperature and the recruitment of Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **56**, 2069-2077
- Platt T., C. Fuentes-Yaco and K.T. Frank (2003): Spring algal bloom and larval fish survival. *Nature* **423**, 398–399.
- Podrabsky J.E. and G.N. Somero (2004): Changes in gene expression associated with acclimation to constant temperatures and fluctuating daily temperatures in an annual killifish *Austrofundulus limnaeus*. *J. Exp. Biol.* **207**, 2237-2254.
- Pörtner H.O. (1990): An analysis of the effects of pH on oxygen binding by squid (*Illex illecebrosus*, *Loligo pealei*) haemocyanin. *J. Exp. Biol.*, **150**, 407-424.
- Pörtner H.O. (1994): Coordination of metabolism, acid-base regulation and haemocyanin function in cephalopods. *Mar. Freshw. Behav. Physiol.* **25**, 131-148.
- Pörtner H.O. (2001): Climate change and temperature dependent biogeography: oxygen limitation of thermal tolerance in animals. *Naturwissenschaften* **88**, 137-146
- Pörtner H.O. (2002a): Climate change and temperature dependent biogeography: systemic to molecular hierarchies of thermal tolerance in animals. *Comp. Biochem. Physiol.* **132**, A739-761.
- Pörtner H.O. (2002b): Physiological basis of temperature dependent biogeography: tradeoffs in muscle design and performance in polar ectotherms. *J. exp. Biol.* **205**, 2217-2230.
- Pörtner H.O. (2002c) Environmental and functional limits to muscular exercise and body size in marine invertebrate athletes. *Comp. Biochem. Physiol.* **133**, A303-321.
- Pörtner H.O. (2004): Climate variability and the energetic pathways of evolution: the origin of endothermy in mammals and birds. *Physiol. Biochem. Zool.* **77**, 959-981.
- Pörtner H.O. and M.K. Grieshaber (1993): Characteristics of the critical PO₂(s): gas exchange, metabolic rate and the mode of energy production. pp. 330-357. In *The vertebrate gas transport cascade: adaptations to environment and mode of life*, ed. by J.E.P.W. Bicudo, CRC Press Inc., Boca Raton FL, U.S.A.
- Pörtner H.O. and A. Reipschläger (1996): Ocean disposal of anthropogenic CO₂: physiological effects on tolerant and intolerant animals. pp. 57-81. In *Ocean Storage of CO₂. Environmental Impact*, ed. by B. Ormerod and M. Angel, Massachusetts Institute of Technology and International Energy Agency, Greenhouse Gas R&D Programme, Cheltenham/Boston.
- Pörtner H.O. and R. Playle (eds.) (1998): *Cold Ocean Physiology*. Cambridge University Press, Cambridge, 489 pp.

- Pörtner H.O. and R. Knust (2005): Effects of climate change on marine fishes: Explaining field observations from physiology. Manuskript.
- Pörtner H.O., A. Reipschläger and N. Heisler (1998): Metabolism and acid-base regulation in *Sipunculus nudus* as a function of ambient carbon dioxide. *J. Exp. Biol.* **201**, 43-55.
- Pörtner H.O. and S. Zielinski (1998): Environmental constraints and the physiology of performance in squids. In *Cephalopod Biodiversity, Ecology and Evolution*, ed. by A.I.L. Payne, M.R. Lipinski, M.R. Clarke, and M.A.C. Roeleveld. *South African Journal of Marine Science* **20**, 207-221.
- Pörtner, H.O., L. Peck, S. Zielinski, and L.Z. Conway (1999): Intracellular pH and energy metabolism in the highly stenothermal Antarctic bivalve *Limopsis marionensis* as a function of ambient temperature. *Polar Biol.* **22**, 17-30.
- Pörtner, H.O., B. Berdal, R. Blust, O. Brix, A. Colosimo, B. De Wachter, A. Giuliani, T. Johansen, T. Fischer, R. Knust, G. Naevdal, A. Nedenes, G. Nyhammer, F.J. Sartoris, I. Serendero, P. Sirabella, S. Thorkildsen, M. Zakhartsev (2001): Climate induced temperature effects on growth performance, fecundity and recruitment in marine fish: developing a hypothesis for cause and effect relationships in Atlantic cod (*Gadus morhua*) and common eelpout (*Zoarces viviparus*). *Cont. Shelf Res.* **21**, 1975-1997.
- Pörtner H.O., C. Bock and A. Reipschläger (2000): Modulation of the cost of pH_i regulation during metabolic depression: a ³¹P-NMR study in invertebrate (*Sipunculus nudus*) isolated muscle. *J. Exp. Biol.* **203**, 2417-2428.
- Pörtner H.O., M. Langenbuch, and A. Reipschläger (2004a): Biological impact of elevated ocean CO₂ concentrations: lessons from animal physiology and earth history? *J. Oceanogr.* **60**, 705-718.
- Pörtner H.O., F.C. Mark, and C. Bock (2004b): Oxygen limited thermal tolerance in fish? Answers obtained by Nuclear Magnetic Resonance techniques. *Respiratory Physiology & Neurobiology* **141**, 243–260.
- Pörtner, H.O., D. Storch, and O.Heilmayer (2005a): Constraints and trade-offs in climate dependent adaptation: energy budgets and growth in a latitudinal cline. *Scientia marina*, in press
- Pörtner H.O., Lucassen M., and Storch D. (2005b): Metabolic biochemistry: its role in thermal tolerance and in the capacities of physiological and ecological function. In *The Physiology of Polar Fishes* (Guest editors: J. F. Steffensen and A. P. Farrell) To appear in 2005 as volume 22 in the series Fish Physiology - Series editors W.S. Hoar, D.R. Randall and A.P. Farrell
- Pörtner H.O., A.F. Bennett, F. Bozinovic, A. Clarke, M.A. Lardies, M. Lucassen, B. Pelster, F. Schiemer, and J.H. Stillman (2005c): Trade-offs in thermal adaptation: the need for a molecular to ecological integration. *Physiol. Biochem. Zool.*, in press
- Pörtner H.O., M. Langenbuch, and B. Michaelidis (2005d): Synergistic effects of temperature extremes, hypoxia and increases in CO₂ on marine animals: from earth history to global change. *J. Geochem. Res. – Oceans*, in press
- Politi Y., T. Arod, E. Klein, S. Weiner and L. Addadi (2004): Sea urchin spine calcite forms via a transient amorphous calcium carbonate phase. *Science* **306**, 1161–1164.
- Rainbow P.S. (2002): Trace metal concentrations in aquatic invertebrates: why and so what? *Env. Poll.* **120**, 497-507
- Rau G.H., and K. Caldeira (1999): Enhanced carbonate dissolution: A means of sequestering waste CO₂ as ocean bicarbonate. *Energy Conversion and Management*, **40** (17), 1803-1813.
- Raven J., K. Caldeira, H. Elderfield, O.Hoegh-Guldberg, P. Liss, U. Riebesell, J. Shepherd, C. Turley, and A. Watson (2005): Ocean acidification due to increasing atmospheric

- carbon dioxide. Policy document 12/05, www.royalsoc.ac.uk, The Royal Society, UK.
- Redfield A.C. and R. Goodkind (1929): The significance of the Bohr effect on the respiration and asphyxiation of the squid, *Loligo pealei*. *J. Exp. Biol.* **6**, 340-349.
- Reid K., J.P. Croxall (2001): Environmental response of upper trophic-level predators reveals a system change in an Antarctic marine ecosystem. *Proc. Roy. Soc. Lond. B* **268**, 377 – 384.
- Reid P.C., M. Edwards, H.G. Hunt and A.J. Warner (1998): Phytoplankton change in the North Atlantic. *Nature* **391**, 546
- Reipschläger A., G.E. Nilsson and H.O. Pörtner (1997): Adenosine is a mediator of metabolic depression in the marine worm *Sipunculus nudus*. *Am. J. Physiol.* **272**, R350-R356.
- Reipschläger A. and H.O. Pörtner (1996): Metabolic depression during environmental stress: the role of extra- versus intracellular pH in *Sipunculus nudus*. *J. Exp. Biol.* **199**, 1801-1807.
- Reynaud S., N. Leclercq, S. Romaine-Lioud, C. Ferrier-Pagès, J. Jaubert, and J.P. Gattuso (2003): Interacting effects of CO₂ partial pressure and temperature on photosynthesis and calcification in a scleratinian coral. *Global Change Biol.* **9**, 1-9.
- Ridgwell, A. J. (2002): Dust in the Earth system: The biogeochemical linking of land, air, and sea. *Philos. Trans. Roy. Soc. A* **360**, 2905-2924.
- Riebesell, U. (2004): Effects of CO₂ enrichment on marine plankton. *J. Oceanogr.* **60**, 719-729.
- Riebesell U., D.A. Wolf-Gladrow and V. Smetacek (1993): Carbon dioxide limitation of marine phytoplankton growth rates. *Nature* **361**, 249-251.
- Riebesell U., I. Zondervan, B. Rost, P.D. Tortell, R.E. Zeebe and F.M. Morel (2000): Reduced calcification of marine Plankton in response to increased atmospheric CO₂. *Nature* **407**, 364-367.
- Root, T.L., J.T. Price, K.R. Hall, S.H. Schneider, C. Rosenzweig, and J.A. Pounds (2003): Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature* **421**, 57-60.
- Rost, B., U. Riebesell, S. Burkhardt, D. Sültemeyer (2003): Carbon acquisition of bloom-forming marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* **48**, 55-67.
- Roy K., D. Jablonski, J.W. Valentine, G. Rosenberg (1998): Marine latitudinal diversity gradients: Tests of causal hypotheses. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **95**, 3699-3702.
- Sabine C.L., R.A. Feely, N. Gruber, R.M. Key, K. Lee, J.L. Bullister, R. Wanninkhof, C.S. Wong, D.W.R. Wallace, B. Tilbrook, F.J. Millero, T.H. Peng, A. Kozyr, T. Ono, A.F. Rios (2004). The oceanic sink for anthropogenic CO₂. *Science* **305**, 367-371.
- Sadiq, M. (1992): Toxic Metal Chemistry in Marine Environments. Marcel Dekker, New York, 390 pp.
- Salomons, W. and U. Forstner (1984): Metals in the Hydrocycle. Springer-Verlag, Heidelberg, 349 pp.
- Sanders N.K. and J.J. Childress (1990): A comparison of the respiratory function of the hemocyanins of vertically migrating and non-migrating oplophorid shrimps. *J. Exp. Biol.* **152**, 167-187.
- Scheid P., H. Shams and J. Piper (1989): Gas exchange in vertebrates. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* **82**, 57-68.
- Seebacher, F., W. Davison, C. J. Lowe, and C. E. Franklin (2005): A falsification of the thermal specialization paradigm: compensation for elevated temperatures in Antarctic fish. *Biology Letters* **1**, in press
- Seibel B.A., E.V. Thuesen, J.J. Childress and L.A. Gorodezky (1997): Decline in pelagic cephalopod metabolism with habitat depth reflects differences in locomotory efficiency. *Biol. Bull.* **192**, 262-278.

- Seibel B.A. and P.J. Walsh (2001): Potential impacts of CO₂ injections on deep-sea biota. *Science* **294**, 319-320.
- Seidl M.D., R. Pirow, and R.J. Paul (2005) Acclimation of the microcrustacean *Daphnia magna* to warm temperatures is dependent on haemoglobin expression. *J. Therm. Biol.* in press
- Sheppard C. (2004): Sea surface temperature 1871-2099 in 14 cells around the United Kingdom. *Mar. Poll. Bull.* **49**, 12-16.
- Sirabella P., A. Giuliani, A. Colosimo, and J.W. Dippner (2001): Breaking down the climate effects on cod recruitment by principal component analysis and canonical correlation. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **216**, 213-222
- Shirayama Y. (1995): Current status of deep-sea biology in relation to the CO₂ disposal. In *Direct ocean disposal of carbon dioxide*, ed. by N. Handa and T. Oshumi, Terra Scient. Publ. Comp., Tokyo, p. 253-264.
- Shirayama Y. (2002): Towards comprehensive understanding of impacts on marine organisms due to raised CO₂ concentration. In *Proceedings of the 5th International Symposium on CO₂ fixation and efficient utilization of energy*, Tokyo Institute of Technology, Tokyo, pp. 177-181.
- Shirayama Y. and H. Thornton (2005): Effect of increased atmospheric CO₂ on shallow-water marine benthos. *J. Geochem. Res. – Oceans*, in press
- Sims D.W., M.J. Genner, A.J. Southward, and S.J. Hawkins (2001): Timing of squid migration reflects North Atlantic climate variability. *Proc. Roy. Soc. Lond. B* **268**, 2607 – 2611.
- Smith R.C., D. Ainley, K. Baker, E. Domack, S. Emslie, B. Fraser, J. Kennett, A. Leventer, E. Mosley-Thompson, S. Stammerjohn, M. Vernet (1999): Marine ecosystem sensitivity to climate change. *Bioscience* **49**, 393-404.
- Smith C.R. and A.W. Demopoulos (2003): Ecology of the deep Pacific Ocean floor. In: *Ecosystems of the World Volume 28: Ecosystems of the Deep Ocean*. P.A. Tyler, ed., Elsevier Amsterdam, 179-218.
- Somero G.N., A.L. De Vries (1967): Temperature tolerance of some Antarctic fishes. *Science* **156**, 257-258.
- Somero G.N. (2005): Linking biogeography to physiology: Evolutionary and acclimatory adjustments of thermal limits. *Frontiers in Zoology* **2**:1, doi:10.1186/1742-9994-2-1
- Sommer A., B. Klein, and H.O. Pörtner (1997): Temperature induced anaerobiosis in two populations of the polychaete worm *Arenicola marina*. *J. comp. Physiol. B* **167**, 25-35.
- Sommer, A.M., and H.O. Pörtner (2002): Metabolic cold adaptation in the lugworm *Arenicola marina*: comparison of a North Sea and a White Sea population. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **240**, 171-182.
- Southward A.J., S.J. Hawking, and M.T. Burrows (1995): Seventy years observation of changes in distribution and abundance of zooplankton and intertidal organisms in the western English channel in relation to rising sea temperature. *J. therm. Biol.* **20**, 127-155.
- Stachowicz J.J., J.R. Terwin, R.B. Whitlatch, and R.W. Osman (2002) Linking climate change and biological invasions: Ocean warming facilitates nonindigenous species invasions. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **99**, 15497–15500.
- Starmans A., J. Gutt (2002): Mega-epibenthic diversity: a polar comparison. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **225**, 45-52.
- Stenseth N.C., A. Mysterud, G. Ottersen, J.W. Hurrell, K.-S. Chan, M. Lima (2002): Ecological Effects of Climate Fluctuations. *Science* **297**, 1292-1296.

- Stenseth, N.C., and A. Mysterud (2002): Climate, changing phenology, and other life history traits: Nonlinearity and match-mismatch to the environment. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **99**, 13379-13381.
- Stenseth N.C., G. Ottersen, J.W. Hurrell, A. Mysterud, M. Lima, K.-S. Chan, N.G. Yoccoz and B. Aedlandsvik. (2003): Studying climate effects on ecology through the use of climate indices: the North Atlantic Oscillation, El Nino Southern Oscillation and beyond. *Proc. R. Soc. Lond. B* **270**, 2087–2096.
- Stillman J.H und C.A. Reeb (2001): Molecular phylogeny of Eastern Pacific porcelain crabs, genera *Petrolisthes* and *Pachycheles*, based on the mtDNA 16S rDNA sequence: phylogeographic and systematic implications. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **19**, 236-245.
- Sundby S. (2000): Recruitment of Atlantic cod stocks in relation to temperature and advection of copepod populations. *Sarsia* **85**: 277-298.
- Tamburri M.N., E.T. Peltzer, G.E. Friedrich, I. Aya, K. Yamane and P.G. Brewer (2000): A field study of the effects of CO₂ ocean disposal on mobile deep-sea animals. *Mar. Chem.* **72** 95-101.
- Tamburrini M., M. Romano, V. Carratore, A. Kunzmann, M. Coletta and G. diPrisco (1998): The hemoglobins of the Antarctic fishes *Artedidraco orianae* and *Pogonophryne scotti*. *J. Biol. Chem.* **273**, 32452-32459.
- Thatje S., K. Anger, J. A. Calcagno, G. A. Lovrich, H. O. Pörtner, W. E. Arntz (2005): Challenging the cold: crabs re-conquer the Antarctic. *Ecology* **86**, 619–625.
- Thomas C.D., A. Cameron, R.E. Green, M.Bakkenes, L.J. Beaumont, Y.C. Collingham, B.F.N. Erasmus, M. Ferreira de Siqueira, A. Grainger, L. Havannah, L. Hughes, B. Huntley, A.S. van Jaarsveld, G.F. Midgley, L. Miles, M.A. Ortega-Huerta, A. Townsend Peterson, O.L. Phillips and S.E. Williams (2004): Extinction risk from climate change. *Nature* **427**, 145-148.
- Tomanek, L. (2005): Two-dimensional gel analysis of the heat-shock response in marine snails (genus *Tegula*): interspecific variation in protein expression and acclimation ability. *J. Exp. Biol.* **208**, 3133-3143.
- Tortell P.D., G.R. DiTullio, D.M. Sigmann and F.M.M. Morel (2002): CO₂ effects on taxonomic composition and nutrient utilization in an equatorial Pacific phytoplankton assemblage. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **236**, 37–43.
- Truchot, J.P., and A. Duhamel-Jouve (1980): Oxygen and carbon dioxide in the marine intertidal environment: diurnal and tidal changes in rock pools. *Respir. Physiol.* **39**, 241–254.
- Vetter, E.W., and C.R. Smith (2005): Ecological effects of deep-ocean CO₂ enrichment: Insights from natural high-CO₂ habitats. *J. Geophys. Res. – Oceans*, in press
- Vinogradov G.A. and V.T. Komov (1985): Ion regulation in the perch, *Perca fluviatilis*, in connection with the problem of acidification of water bodies. *J. Ichthyol.* **25**, 53-61.
- Wang, X., J.R. Christian, R. Murtugudde, and A.J. Busalacchi (2005): Ecosystem dynamics and export production in the central and eastern equatorial Pacific: A modeling study of impact of ENSO. *Geophys. Res. Lett.* **32**, No. 2, L02608, 10.1029/2004GL021538
- Walther G.R., E. Post, P. Convey, A. Menzel, C. Parmesan, T.J.C. Beebee, J.M. Fromentin, O. Hoegh-Guldberg, and F. Bairlein (2002): Ecological responses to recent climate change. *Nature* **416**, 389-395
- Weimerskirch H., P. Inchausti, C. Guinet and C. Barbraud (2003): Trends in bird and seal populations as indicators of a system shift in the Southern Ocean. *Antarctic Science* **15**, 249-256
- Welch D.W, Y. Ishida and K. Nagasawa (1998): Thermal limits and ocean migrations of

- sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*): long-term consequences of global warming. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **55**, 937-948.
- Wells R.M.G., M.D. Ashby, S.J. Duncan and J.A. Macdonald (1980): Comparative study of the erythrocytes and haemoglobins of nototheniid fishes from Antarctica. *J. Fish Biol.* **17**, 517-527.
- Wheatly M.G. (1989): Physiological response of the crayfish *Pacifastacus leniusculus* (Dana) to environmental hypoxia. I. Extracellular acid-base and electrolyte status and trans-branchial exchange. *J. Exp. Biol.* **57**, 673-680.
- Wheatly, M. G. and R.P. Henry (1992): Extracellular and intracellular acid–base regulation in crustaceans. *J. Exp. Zool.* **263**, 127–142.
- Whiteley N.M., J.L. Scott, S.J. Breeze and L. McCann (2001): Effects of water salinity on acid-base balance in decapod crustaceans. *J. Exp. Biol.* **204**, 1003-1011.
- Wickins J.F. (1984): The effect of hypercapnic sea water on growth and mineralization in penaeid prawns. *Aquaculture* **41**, 37-48.
- Wiencke C., I. Bartsch, B. Bischoff, A.F. Peters, A.M. Breeman (1994): Temperature requirements and biogeography of Antarctic, Arctic and amphiequatorial seaweeds, *Botanica Marina* **37**, 247-259.
- Wigley T.M.L., R. Richels and J.A. Edmonds (1996): Economic and environmental choices in the stabilization of atmospheric CO₂ concentrations. *Nature* **379**, 240-243.
- Wiltshire K.H. and B.F.J. Manly (2004): The warming trend at Helgoland Roads, North Sea: phytoplankton response. *Helgol. Mar. Res.* **58**, 269-273
- Wolf-Gladrow D.A., U. Riebesell, S. Burkhardt and J. Bijma (1999): Direct effects of CO₂ concentration on growth and isotopic composition of marine plankton. *Tellus*, **51 B**, 461-476.
- Wood C.M. and D.G. MacDonald (eds.) (1997) Global warming. Implications for freshwater and marine fish. Cambridge University Press, Cambridge, 425 pp.
- Worm B., and R.A. Myers (2003): Meta-analysis of cod–shrimp interactions reveals top-down control in oceanic food webs. *Ecology* **84**, 162–173.
- Zeebe, R.E. and D. Wolf-Gladrow (2001): CO₂ in Seawater Equilibrium, Kinetics, Isotopes. 346 pp., *Elsevier Oceanography Series* **65**, Amsterdam.
- Zielinski S., F.J. Sartoris and H.O. Pörtner (2001): Temperature effects on hemocyanin oxygen binding in an Antarctic cephalopod. *Biol. Bull.* **200**, 67-76.
- Zondervan I., R.E. Zeebe, B. Rost, and U. Riebesell (2001): Decreasing marine biogenic calcification: A negative feedback on rising atmospheric pCO₂. *Global Biogeochem. Cycl.* **15**, 507-516.
- Zondervan I., B. Rost, and U. Riebesell. (2002): Effect of CO₂ concentration on the PIC/POC ratio in the coccolithophore *Emiliania huxleyi* grown under light-limiting conditions and different daylengths. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **272**, 55–70.

