



MUDANÇAS CLIMÁTICAS E O FITOPLÂNCTON MARINHO: UMA REVISÃO

Simone de Castro Vianna¹, Carlos Roberto Sanquetta²

¹ Pós-Graduanda em Projetos Sustentáveis, Mudanças Climáticas e Mercado de Carbono na Universidade Federal do Paraná, Curitiba, Brasil
(sicviana@yahoo.com.br)

² Professor Adjunto do Departamento de Ciências Florestais na Universidade Federal do Paraná, Curitiba, Brasil

Recebido em: 06/10/2012 – Aprovado em: 15/11/2012 – Publicado em: 30/11/2012

RESUMO

Uma revisão bibliográfica de artigos nacionais e internacionais foi realizada objetivando avaliar os principais impactos e respostas provocadas pelas mudanças climáticas sobre o fitoplâncton marinho. Compreender como o ambiente marinho é afetado pelas alterações ambientais é fundamental, pois os oceanos são responsáveis pela absorção de mais de 80% do calor adicionado ao clima. O fitoplâncton, além de bioindicador ambiental, é a base da cadeia alimentar e quaisquer alterações em sua composição ou abundância podem provocar graves consequências para os demais níveis tróficos, inclusive o homem. Dentre os impactos no ambiente marinho, observa-se o aquecimento da superfície da água do mar, provocando a estratificação da coluna de água e impedindo a ciclagem dos nutrientes; o aumento da temperatura atmosférica, favorecendo maiores índices de precipitação, o derretimento das geleiras e o aumento do nível do mar; a acidificação e a desoxigenação da água do mar. As respostas do fitoplâncton às mudanças climáticas compreendem alterações na taxa de crescimento, mudanças na composição específica e distribuição biogeográfica das espécies, maior risco de ocorrência de florações nocivas e de bioinvasões, dentre outras. Apesar de crescente o número de publicações sobre mudanças climáticas nos últimos anos, muitas são as incertezas sobre a real extensão desses impactos e quais outras ameaças podem decorrer das mudanças climáticas sobre o fitoplâncton marinho.

PALAVRAS-CHAVE: mudanças climáticas, fitoplâncton marinho, impactos, respostas

CLIMATE CHANGE AND MARINE PHYTOPLANKTON: A REVIEW

ABSTRACT

This paper proposes a review of the main impacts and responses of marine phytoplankton to climate change. Oceans are responsible for absorbing more than 80% of the heat added to climate therefore, understanding how marine environment is affected by these climate changes is of great importance. Phytoplanktonic organisms are the base of marine food web and can be used as bioindicators of environmental changes. Hence, any changes in composition or abundance of microalgae can cause

severe consequences to higher trophic levels, including mankind. The most prominent impacts derived from climate changes in oceans are the rise in sea surface temperatures, causing stratification and prevents nutrient cycling; the increase in atmosphere temperature, which induces precipitation, sea ice melting, rise in sea level; acidification and desoxygenation. Phytoplankton populations responses to these changes comprises alterations in growth rates, composition and species biogeography, increase in the risk of harmful blooms and bioinvasions. Despite the expansion in publications about climate change in the past years, the real extension of these impacts are still uncertain just as how other climatic threats could affect marine phytoplankton.

KEYWORDS: climate change, marine phytoplankton, impacts, responses

INTRODUÇÃO

As mudanças climáticas vêm despertando cada vez mais o interesse da comunidade científica, do governo e da sociedade devido às consequências alarmantes que o aumento da temperatura da superfície terrestre pode causar nos próximos anos. O Painel Intergovernamental para Mudanças Climáticas (IPCC) define como mudanças climáticas qualquer mudança no clima que persiste por décadas ou mais e que tenham origem natural, ou seja, resultado de atividades humanas (IPCC, 2007). O mesmo relatório ainda alerta que o aquecimento global é inequívoco, já que há evidências do aumento da temperatura média global da atmosfera e dos oceanos, assim como o aumento do derretimento das geleiras e aumento do nível do mar. Assim, eventos climáticos extremos podem se tornar cada vez mais comuns.

O mar é vital para a sobrevivência do homem do ponto de vista ecológico e socioeconômico, pois estima-se que seus diversos ecossistemas forneçam cerca de US\$ 14 trilhões/ano em bens e serviços, o que equivale a aproximadamente 45% do total global (COSTANZA *et al.*, 1997). Os oceanos também têm papel fundamental no sistema climático através do armazenamento da maior parte da energia solar que chega a Terra, distribuição do calor, evaporação e participação no ciclo do carbono (HERR & GALLAND, 2009). Além disso, foram responsáveis pela absorção de mais de 80% do calor adicionado ao clima nos últimos 40 anos (LEVITUS *et al.*, 2005). Sendo assim, os impactos das mudanças climáticas podem trazer graves consequências para o meio marinho, sua biota e para a sociedade (HAYS *et al.*, 2005).

Um dos principais responsáveis pelo equilíbrio dos oceanos é o fitoplâncton. Também conhecidos como microalgas, estes organismos são unicelulares, em sua maioria fotossintetizantes e que se deslocam passivamente com os movimentos de correntes e de massas d'água (BONEY, 1975). São ainda a base da cadeia alimentar marinha, responsáveis por 95% da produção de matéria orgânica (NYBAKKEN, 2001) e capazes de absorver 1,8 Gt/ano de carbono através da fotossíntese (HALLEGRAEFF, 2010). Por possuírem um curto ciclo de vida e responderem rapidamente às alterações ambientais, as microalgas podem ser utilizadas como bioindicadores (ROUND *et al.*, 1990).

As mudanças climáticas podem impactar o fitoplâncton individualmente ou populações inteiras através das alterações físicas e químicas nos oceanos. A compreensão dos fatores que podem induzir estas alterações é fundamental para a manutenção da biodiversidade e do bem-estar da sociedade. Qualquer mudança na

composição e/ou abundância do fitoplâncton pode afetar a dinâmica das relações tróficas e trazer consequências drásticas para a vida marinha e o homem. A falta de sincronia entre produtores primários e consumidores, provocada pelas mudanças climáticas, pode afetar os estoques pesqueiros de determinadas regiões como já observado por EDWARDS & RICHARDSON (2004).

No entanto, poucos são os estudos que abordam as consequências destas mudanças sobre a comunidade fitoplanctônica, provavelmente pelos desafios encontrados para se estabelecer uma relação de causa e efeito.

Primeiramente, os oceanos são um meio dinâmico, naturalmente sujeitos a constantes variações o que impossibilita atribuir somente às mudanças climáticas as alterações na biota. Além disso, as alterações no clima vêm ocorrendo de maneira gradual permitindo a aclimação e adaptação das espécies do fitoplâncton e dificultando, por exemplo, a detecção de mudanças na composição específica (BOYD *et al.*, 2008). A solução para estas questões não são simples, já que são necessários estudos de longa duração e atividades de monitoramento, que por sua vez requerem um enorme esforço amostral devido à grande área coberta pelos oceanos e pela distribuição em manchas dos organismos (HAYS *et al.*, 2005).

Este estudo visa realizar uma revisão sobre os impactos das mudanças climáticas nos oceanos, com ênfase no fitoplâncton marinho, buscando destacar as principais informações disponíveis em bases de dados virtuais. Espera-se que os dados transmitidos possam incentivar novas pesquisas e serem utilizados como subsídios para estudos futuros.

HISTÓRICO DAS MUDANÇAS CLIMÁTICAS E O FITOPLÂNCTON MARINHO

Em 1972, a Conferência de Estocolmo já alertava sobre os problemas ambientais e as consequências da degradação do meio ambiente. Entretanto, foi apenas em 1979 que foi realizada a Primeira Conferência Mundial do Clima pela Organização Meteorológica Mundial, em que foram discutidas as possíveis consequências das mudanças climáticas nas atividades humanas.

Uma revisão realizada por HARLEY *et al.*, (2006), concluiu que a partir de 1993 até 2005 a literatura sobre os impactos das mudanças climáticas sobre os ecossistemas marinhos cresceu exponencialmente, com a temperatura figurando como principal fator indutor das mudanças. Ainda de acordo com HOEGH-GULDBERG & BRUNO (2010), as publicações sobre mudanças climáticas cresceram de 319 no ano 2000 para mais de 1000 em 2009, entretanto, apenas 5% dos artigos tem como área de estudo ecossistemas marinhos.

Este número é ainda menor quando se trata do fitoplâncton marinho. Uma busca, realizada nas bases de dados Portal de Periódicos da Capes, SciELO e ScienceDirect, retornou um total de 20 publicações que relacionavam o fitoplâncton e mudanças climáticas (Figura 1). Foram utilizadas quatro associações de palavras no título para a busca dos artigos: "*phytoplankton*" (fitoplâncton) e "*climate*" (clima); "*phytoplankton*" e CO₂; "*primary productivity*" (produtividade primária) e "*climate*"; "*primary productivity*" e CO₂. A pesquisa foi efetuada entre maio e agosto de 2012, para o período de 1980 a 2012 e a base de dados SciELO não retornou nenhum artigo com as características buscadas. O lapso de tempo observado entre o início das mudanças ambientais e a percepção das consequências que elas provocaram pode ter contribuído para este reduzido número de publicações (BEAUGRAND & REID, 2003). É importante considerar ainda que outras publicações relevantes para

este trabalho não se encontravam disponíveis nas bases de dados utilizadas.

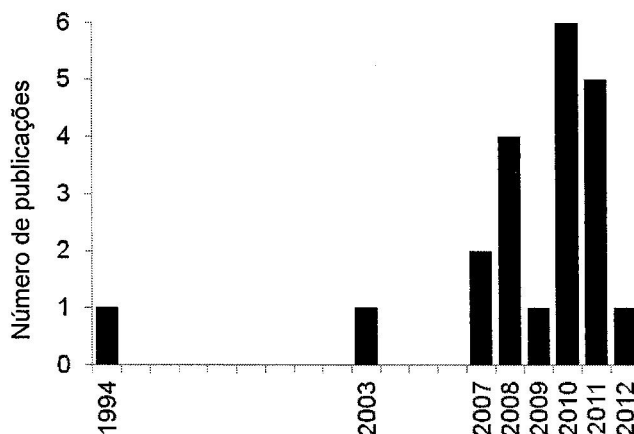


FIGURA 1. Número de publicações disponíveis nas bases de dados selecionadas (Portal de Periódicos da Capes, SciELO e ScienceDirect) entre o período de 1994 a 2012.

O primeiro artigo disponível foi publicado em 1994 sobre a influência das mudanças climáticas no aumento de florações de microalgas potencialmente tóxicas. Mas, somente a partir de meados dos anos 2000, nota-se maior interesse sobre aspectos da estrutura da comunidade e de respostas do fitoplâncton às mudanças climáticas.

Historicamente, o aumento da temperatura global tem sido a maior preocupação quando o assunto é mudança climática. No entanto, outras forças como nutrientes, disponibilidade de luz, turbulência, mudanças sazonais e herbivoria também possuem papel fundamental na dinâmica dos ecossistemas (MOISÁN *et al.*, 2002).

Os impactos das mudanças climáticas sobre a comunidade fitoplanctônica podem ser causados por alterações no meio físico ou químico da água do mar, já que estes organismos estão sujeitos às alterações do meio que os cercam por não possuírem capacidade de locomoção. As respostas aos impactos variam de acordo com a capacidade de adaptação dos distintos grupos taxonômicos, sendo necessário considerar a variabilidade genética que poderá determinar o sucesso de determinadas espécies em detrimento de outras (HUERTAS *et al.*, 2012). As respostas aos impactos ainda podem variar em escalar individual ou populacional.

PRINCIPAIS IMPACTOS DAS MUDANÇAS CLIMÁTICAS SOBRE O FITOPLÂNCTON MARINHO

Elevação da temperatura da superfície do mar

O primeiro impacto a ser considerado é o aumento da temperatura da água do mar, já que é uma das principais causas direta ou indiretamente das mudanças ambientais.

A temperatura é um fator limitante para o crescimento celular e exerce importante função na composição química dos organismos (EPLEY, 1972; VERITY,

1981). Próximo à temperatura ótima, as microalgas apresentam uma aceleração na taxa de crescimento, mas temperaturas muito elevadas podem desnaturar ou desativar proteínas causando o efeito inverso (RATKOWSKY *et al.*, 1983).

De acordo com o último relatório do IPCC, o aumento na temperatura global entre 1850-1899 e 2001-2005 foi de 0,76 °C (IPCC, 2007) e desde as primeiras décadas do século XX, registrou-se um aumento de 0,6 °C nos oceanos (BEAUGRAND, 2009). Esse aquecimento foi mais pronunciado entre os anos de 1920 e 1940, além do período posterior a 1970 (LEVITUS *et al.*, 2000). A influência do aumento da temperatura sobre os organismos deve ser avaliada de acordo com as características regionais. Para o Hemisfério Norte o aumento tem sido mais significativo, principalmente na parte subtropical e temperada do Oceano Atlântico, a parte leste do Oceano Pacífico e o Oceano Índico (BEAUGRAND, 2009). Da mesma forma, regiões costeiras, onde predominam águas mais rasas e processos de eutrofização (naturais ou artificiais), estão mais sujeitas às variações de temperatura do que regiões oceânicas oligotróficas, em que as populações são controladas pela disponibilidade de nutrientes (MOISAN *et al.*, 2002).

O aumento da temperatura da camada superficial dos oceanos favorece a manutenção da estratificação da coluna de água impedindo a disponibilização de nutrientes advindos de camadas mais profundas, o que prejudica o crescimento do fitoplâncton (TREMBLAY *et al.*, 2012). A correlação entre estes fatores e a redução da biomassa fitoplanctônica foi descrita em diversos trabalhos, com efeitos mais drásticos para regiões tropicais e de médias latitudes, onde a estratificação térmica natural da coluna de água fica ainda mais pronunciada (DONEY, 2006; MARTINEZ *et al.*, 2009).

Uma compilação de 100 anos de dados realizada por BOYCE *et al.*, (2010) revelou um declínio da biomassa fitoplanctônica em cerca de 1% da média global em sete regiões, incluindo o Ártico, o Atlântico e o Pacífico. Outros estudos apontaram uma redução de 6% da produção primária desde o final da década de 70 (GREGG *et al.*, 2003) e a expansão de zonas de baixa clorofila (desertos oceânicos) em 6,6 milhões de Km² entre 1998 e 2006 (POLOVINA *et al.*, 2008). A limitação do crescimento do fitoplâncton compromete a produção primária, a exportação da matéria orgânica e todo o restante da teia trófica (BEHRENFELD *et al.*, 2006; STEINACHER *et al.*, 2009).

Nas regiões de altas latitudes, que são limitadas por luz, padrões distintos foram obtidos através de estudos de modelagem que reportaram um aumento da biomassa marinha (LE QUERÉ *et al.*, 2003) e da exportação da produtividade primária (BOPP *et al.*, 2001). Nestes casos, a estabilidade da coluna de água permite a penetração da luz em regiões mais profundas e ricas em nutrientes, propiciando o crescimento dos organismos.

Outra condição que parece agravada pelas mudanças climáticas é o aumento na ocorrência de florações de algas nocivas, popularmente conhecidas como "marés-vermelhas" (PEPERZAK, 2003). Esses eventos são ocasionados de forma natural ou em consequência de mudanças ambientais, sendo geralmente caracterizados por elevadas densidades ($> 10^6$ cel.L⁻¹) de uma ou poucas espécies ou ainda pela concentração de toxinas na água acima do aceitável (SMAYDA, 1997). A nocividade das florações se dá quando a espécie dominante pode causar algum dano para a biota marinha ou para o homem, como a mortandade de peixes ou intoxicações alimentares (IOC/SCOR, 1998). Desde 1994 já se alertava sobre os riscos de expansão da distribuição geográfica de espécies tropicais e subtropicais

potencialmente tóxicas e para o risco de aumentar a frequência de florações em regiões de altas latitudes (TESTER, 1994). De acordo com HALLEGRAEFF (2010), as mudanças climáticas permitem que as condições ambientais favoráveis (temperaturas elevadas e estratificação) permaneçam por mais tempo na coluna de água, proporcionando uma expansão das florações nocivas que, em alguns casos, já alcançaram proporções epidêmicas.

As florações também podem ser benéficas, como as observadas anualmente durante a primavera, entre março e abril, em regiões temperadas. Nestes casos, são caracterizadas pelo rápido e intenso crescimento de espécies fitoplanctônicas (CLOERN, 1996), proporcionando energia e matéria orgânica para o zooplâncton e a produção pesqueira (SOMMER & LENGFELLNER, 2008). Recentemente, foi proposto que a dinâmica das florações de primavera está relacionada a fatores como temperatura, intensidade luminosa, herbivoria, biomassa e composição inicial do fitoplâncton e do zooplâncton (GAEDKE *et al.*, 2010).

As mudanças climáticas provocam alterações nestes variáveis e assim, na época de ocorrência destes eventos. O registro de temperaturas mais elevadas e a disponibilidade de luz e nutrientes ainda no final do inverno contribuíram para a antecipação das florações em regiões costeiras da Alemanha e no Mar Báltico (GÖBEL *et al.*, 2007; SOMMER & LENGFELLNER, 2008), resultados corroborados através de experimentos em mesocosmos (LASSEN *et al.*, 2010). Entretanto, para o Mar do Norte, já foi reportado o atraso das florações devido à intensa estratificação da coluna impedindo a ciclagem dos nutrientes (EDWARDS *et al.*, 2002) ou à herbivoria pela persistência do zooplâncton em resposta às temperaturas mais elevadas no outono e inverno (WILTSHIRE *et al.*, 2008). De fato, as interrelações das condições ambientais e as respostas do fitoplâncton são bastante complexas, não permitindo estabelecer uma regra geral sobre os efeitos das mudanças climáticas sobre estes fenômenos naturais (SOMMER & LEWANDOWSKA, 2011).

Outra resposta do fitoplâncton às condições de estratificação da coluna de água é o favorecimento de células fitoplanctônicas de tamanho reduzido. Neste cenário, o nanoplâncton (2-20 μm) e o picoplâncton (< 2 μm), conseguem minimizar a velocidade de sedimentação além de serem favorecidos pela alta relação superfície:volume das células, fatores que os tornam mais eficazes na obtenção de nutrientes (MARGALEF, 1978). Recentemente, foi proposto que a temperatura também pode exercer um efeito direto sobre o tamanho das células do fitoplâncton. Em águas mais quentes aumentaria a competição de nutrientes entre os organismos heterotróficos e o fitoplâncton, resultando na dominância de células menores e mais eficazes (HILLIGSOE *et al.*, 2011). Em consequência, a redução no tamanho das células dos produtores primários pode acarretar a diminuição na quantidade de energia transferida para os próximos níveis tróficos e a taxa de sequestro de carbono atmosférico (SOMMER & LENGFELLNER, 2008).

Diversos autores já relacionaram maiores concentrações de organismos de menor porte e mudanças climáticas em distintas regiões como no Ártico (LI *et al.*, 2009), no Atlântico Norte (MORÁN *et al.*, 2010), Mar do Norte (BOPP *et al.*, 2005; DAUFRESNE *et al.*, 2009) e inclusive em água doce (WINDER *et al.*, 2009). FINKEL *et al.*, (2010) realizaram uma revisão sobre esse tema e destacaram que, através da análise de registros fósseis, foi possível observar a mesma tendência de redução no tamanho das células em um oceano estratificado durante o Período Cenozoico. Utilizando técnicas de modelagem, MARINOV *et al.*, (2010) observaram que em regiões com limitação de nitrogênio e ferro, existe um limiar crítico de nutrientes que

irá afetar a estrutura das populações em duas direções distintas. As células de maior porte serão mais afetadas pela depleção de nutrientes em altas latitudes, enquanto as de menor porte serão mais prejudicadas entre as latitudes de 45° S e 45° N. Assim, essa característica morfológica pode ser utilizada para prever as mudanças na estrutura da comunidade fitoplanctônica diante das mudanças climáticas.

O grau de mistura da coluna de água é também um dos principais determinantes da composição taxonômica do fitoplâncton (MARGALEF, 1997). FALKOWSKI & OLIVER (2007) afirmam que a turbulência atua na seleção e evolução das espécies do plâncton, sendo regiões mais turbulentas as mais ativas biologicamente. Considerando as condições de águas mais quentes e estratificadas em decorrência das mudanças climáticas, observa-se o favorecimento de espécies termófilas (GÖBEL *et al.*, 2007) e espécies mais generalistas na preferência de habitat que possuem uma gama maior de estratégias adaptativas a diversas condições ambientais, como os dinoflagelados (SMAYDA & REYNOLDS, 2003).

O mesmo pode ser observado para a distribuição geográfica das microalgas, que é uma resposta ao aumento da temperatura, às variações na disponibilidade de nutrientes, luz e outros fatores bióticos e abióticos associados às modificações do meio ambiente e do clima (HUERTAS *et al.*, 2012). Por isso, alterações holísticas nos ecossistemas como as provocadas pelas mudanças climáticas podem ser a causa das mudanças observadas na distribuição geográfica do fitoplâncton (BOYD *et al.*, 2010).

De acordo com SARMIENTO *et al.*, (2004), o aquecimento global tem provocado alterações nos biomas marinhos, como a redução das camadas de gelo, o aumento do giro subtropical permanente estratificado e do giro subpolar. Essas mudanças alteram a distribuição das espécies como a expansão na distribuição de espécies de água quentes e a contração de espécies de águas frias (HALLEGRAEFF, 2010). BEAUGRAND *et al.*, (2002) registraram esse comportamento para o zooplâncton no Atlântico Norte desde o início da década de 60. As espécies termófilas expandiram sua ocupação em mais de 10° de latitude em direção norte e houve um decréscimo das espécies de águas frias. Na Península Antártica, observou-se uma migração do fitoplâncton em direção sul devido à redução da cobertura de gelo e ao aumento da penetração superficial da luz, resultando em mudanças no zooplâncton, peixes e aves marinhas (MONTES-HUGO *et al.*, 2009).

O crescente risco das bioinvasões é também uma ameaça que pode ser potencializada pelas mudanças climáticas. Para uma bioinvasão ser bem sucedida, é necessário que a espécie encontre condições ambientais favoráveis que possibilitem sua adaptação e reprodução. Uma vez estabelecida, a espécie introduzida pode se tornar dominante no ambiente já que muitas vezes não encontra predador natural. Esta dominância pode alterar profundamente a estrutura e composição das populações e comunidades locais, homogeneizando os ambientes, e promovendo assim, a perda da biodiversidade. Esse quadro ainda é agravado quando a bioinvasão é realizada por organismos patogênicos, potencialmente nocivos e tóxicos causando prejuízos socioeconômicos, ambientais e à saúde humana. As mudanças climáticas podem atuar transformando habitats anteriormente inabitáveis em locais com condições favoráveis ao estabelecimento desses organismos invasores (STACHOWICZ *et al.*, 2002).

Elevação da temperatura atmosférica

O aumento da temperatura atmosférica faz com que o ar absorva mais umidade, ocasionando um maior índice de precipitações (RIDGWEL & VALDES, 2009). Além disso, segundo XIE *et al.*, (2009), o incremento da precipitação nos trópicos também está correlacionado com o aumento da temperatura da superfície do mar. Uma maior quantidade de chuvas faz com que haja uma intensificação do escoamento de águas interiores e pulsos de nutrientes, reduzindo a salinidade local, aumentando a turbidez e a eutrofização de regiões costeiras. Esses fatores combinados podem proporcionar um aumento na densidade celular e mudança na composição específica do fitoplâncton.

Observa-se também uma mudança no padrão de circulação atmosférico e um aumento na força dos ventos, ocasionando maior incidência de ressurgências costeiras. As ressurgências são fenômenos naturais em que há o afloramento de águas profundas mais geladas e ricas em nutrientes, propiciando o crescimento das microalgas (CARBONEL, 1998).

Em consequência dessas condições, o fitoplâncton em regiões costeiras é predominantemente composto por diatomáceas, pois a maior instabilidade da coluna de água permite a exploração dos nutrientes em diferentes profundidades, mesmo sem estruturas para deslocamento (MARGALEF, 1997). Além disso, estes organismos são capazes de responder rapidamente a pulsos de nutrientes (CLOERN & DUFFORD, 2005).

Temperaturas atmosféricas elevadas ainda podem causar o derretimento das geleiras provocando assim, o aumento do nível do mar. Baseado na elevação ocorrida durante o século XX, estima-se que o nível do mar suba entre 0,5 e 1,4 m do registrado em 1990 até o ano de 2100 (BRIERLEY & KINGSFORD, 2009). Estudos paleobiológicos sugerem que estas flutuações podem ocasionar mudanças em habitats costeiros e podem estar relacionadas a modificações ambientais que causaram extinções e alterações na composição específica na biota durante o período Pré-Cambriano (PETERS, 2008).

Aumento na concentração de CO₂ na água do mar: acidificação

De acordo com ORR *et al.*, (2009), os oceanos são responsáveis pela absorção anual de cerca de 25% do CO₂ liberado para a atmosfera. Se por um lado essa absorção alivia os impactos do aquecimento na atmosfera, por outro, faz com que os oceanos se tornem cada vez mais ácidos devido à reação química que ocorre entre o CO₂ e a água do mar formando o ácido carbônico (H₂CO₃). Essa acidificação faz com que haja uma diminuição na disponibilidade de íons carbonato na água, elemento fundamental para a síntese das carapaças de algumas microalgas como os coccolitoforídeos e foraminíferos, além dos recifes de corais (KLEYPAS *et al.*, 1999; FEELY *et al.*, 2004; KLEYPAS & YATES, 2009). É impossível afirmar que todos esses organismos serão prejudicados pela acidificação, já que as respostas biológicas a essas alterações são específicas para cada espécie (IGLESIAS-RODRIGUEZ *et al.*, 2008).

Outros impactos menos conhecidos da acidificação dos oceanos estão relacionados à propagação da luz e do som debaixo da água. De acordo com BREWER & HESTER (2009), a ausência de partículas carbonáceas, como os coccolitoforídeos, facilita a passagem da luz ao longo da coluna de água fazendo com

que a zona eufótica seja mais profunda. A zona eufótica é a camada onde há penetração da luz, tornando possível a realização da fotossíntese (NYBAKKEN, 2001). Caso essa camada se torne mais profunda, pode ocorrer o aumento da produtividade primária. Já a redução de pelo menos 0,3 no pH poderia causar uma diminuição de 40% no coeficiente intrínseco de absorção do som, levando a consequências ainda desconhecidas para animais que se utilizam do som para suas atividades diárias, como baleias e golfinhos.

Apesar dos efeitos negativos, estudos indicam que o aumento da concentração de CO₂ pode favorecer a fotossíntese e o crescimento celular por algumas espécies de microalgas (BURKHARDT & RIEBESELL, 1997; IGLESIAS-RODRIGUEZ *et al.*, 2008). De acordo com os experimentos conduzidos por SOBRINO *et al.*, (2008), elevadas concentrações de CO₂ induzem mudanças bioquímicas e fisiológicas no maquinário fotossintético das células causando o aumento da quantidade de carbono fixado por clorofila proporcionando o crescimento celular. No entanto, os resultados ainda apontam que sob essas condições, as células ficam mais sensíveis à radiação ultravioleta (UV). Ondas de comprimento inferior a 400 nm podem provocar a degradação das células comprometendo assim a absorção do CO₂ atmosférico pelo fitoplâncton.

Também se observou que uma maior disponibilidade de CO₂ nos oceanos pode estimular a fixação de nitrogênio (N₂) por cianobactérias diazotróficas do gênero *Trichodesmium* (HUTCHINS *et al.*, 2007; LEVITAN *et al.*, 2007; HUTCHINS *et al.*, 2009; KRANZ *et al.*, 2009). Entretanto, essa resposta positiva não foi observada para a espécie de cianobactéria *Nodularia spumigena* que apresentou inibição das taxas de divisão celular e de fixação de N₂ com o aumento do CO₂ (CZERNY *et al.*, 2009), reforçando a ideia de que a resposta fisiológica dos organismos a mudanças ambientais pode variar entre espécies e gêneros. Caso seja confirmado o efeito positivo do CO₂ sobre o gênero *Trichodesmium*, o ciclo do carbono e do nitrogênio nos oceanos pode sofrer enormes mudanças, já que este gênero é responsável por cerca de 50% da fixação de CO₂ no mar (MAHAFFEY *et al.*, 2005).

Redução da concentração O₂ na água do mar: desoxigenação

A diminuição da concentração de oxigênio dissolvido (OD) nos oceanos é outra ameaça do aumento da temperatura e da consequente estratificação dos oceanos (GRUBER, 2011). À medida que a temperatura aumenta, a solubilidade do OD é reduzida ficando menos disponível para a biota. Desta forma, as mudanças climáticas podem ocasionar a expansão das zonas de baixo oxigênio (zonas mortas) o que acarreta a redução da biodiversidade local e pode colocar em risco zonas de alta produtividade pesqueira, causando enormes prejuízos econômicos e ecológicos (DIAZ & ROSENBERG, 2008).

As intensidades da acidificação ou da desoxigenação variam de acordo com a região do local impactado, sendo regiões de altas latitudes mais sujeitas à acidificação enquanto regiões de baixas latitudes são mais vulneráveis à desoxigenação. Existem ainda regiões consideradas como "hot spots" que são fortemente afetadas igualmente por mais de um destes impactos, como alguns sistemas de ressurgência (GRUBER, 2011). O quadro 1 sumariza os principais impactos causados pelas mudanças climáticas e as respostas do fitoplâncton marinho discutidos neste trabalho.

Fitoplâncton x Clima

Não é apenas o clima que pode causar mudanças no fitoplâncton, mas as microalgas também exercem um efeito regulador sobre o clima.

Além da participação das microalgas nos ciclos biogeoquímicos, como o ciclo do carbono através da absorção do CO₂ liberado na atmosfera, existe uma hipótese que o fitoplâncton afetaria indiretamente o albedo, a precipitação e conseqüentemente, o escoamento costeiro, salinidade, estratificação da coluna de água e disponibilidade de nutrientes (HALLEGRAEFF, 2010). Conhecida como CLAW, devido aos nomes de seus quatro autores, essa hipótese afirma que o dimetilsulfeto (DMS) quando oxidado leva à formação de outros compostos que por fim, formarão núcleos que originarão as nuvens sobre os oceanos (CHARLSON *et al.*, 1987). O fitoplâncton participaria deste esquema através da síntese do dimetilsulfoniopropionato (DMSP), um precursor do DMS. No entanto, QUINN & BATES (2011) concluíram, após diversos estudos de campo e laboratório, que esse mecanismo é muito mais complexo do que o proposto pela hipótese CLAW. Ao recusarem essa hipótese, os autores não eliminam a possibilidade de haver uma regulação do clima pelo fitoplâncton, apenas a rejeitam da forma como foi proposta.

QUADRO 1. Principais ameaças provocadas pelas mudanças climáticas, consequências ambientais e respostas do fitoplâncton marinho.

Ameaças	Consequências ambientais	Respostas do fitoplâncton
Aumento da temperatura da superfície do mar	Estratificação e redução de nutrientes na camada superficial	Redução da taxa de crescimento celular
		Redução da densidade celular e produtividade primária (baixas e médias latitudes)
Aumento da temperatura atmosférica	Maior frequência de precipitações e ressurgências costeiras	Aumento da produção primária (altas latitudes)
	Derretimento das geleiras e aumento do nível do mar	Atraso nas florações de primavera Maior frequência de florações nocivas Redução do tamanho das células Mudança na composição específica Mudança na biogeografia das espécies Maior risco de bioinvasões
Aumento da concentração de CO ₂ nos oceanos	Acidificação	Mudança na composição específica Redução dos organismos calcificadores
	Maior disponibilidade de CO ₂	Aumento da taxa fotossintética Aumento da sensibilidade à radiação UV Estímulo à fixação de nitrogênio atmosférico por organismos diazotróficos
Redução da concentração de O ₂ nos oceanos	Aumento da profundidade da zona eufótica	Modificação dos ciclos biogeoquímicos
	Desoxigenação	Redução da biodiversidade Diminuição da densidade celular Redução da produção primária

Adaptado de BRIERLEY & KINGSFORD, 2009.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Muitos são os desafios quando o assunto é mudanças climáticas e o ambiente marinho. Devido ao seu tamanho e sua complexidade, estudar os oceanos e a biota nele contida se torna uma tarefa árdua e dispendiosa refletindo a escassez de trabalhos de longa duração publicados acerca deste ambiente. Conseqüentemente, mesmo já tendo sido constatadas alterações ecológicas (p. ex., aumento da temperatura, acidificação, aumento do nível do mar), muitas ainda são as incertezas sobre a real extensão desses impactos e quais outras ameaças podem decorrer das mudanças climáticas.

No caso do fitoplâncton, o desconhecimento é agravado pela dificuldade de amostragem e identificação devido ao reduzido tamanho dos organismos e a distribuição em manchas, o que exige equipamentos específicos e capacitação profissional adequada. Analisando os trabalhos publicados sobre os impactos das mudanças climáticas, observa-se que a maior parte avalia a comunidade fitoplanctônica de maneira generalizada, sem considerar a complexidade da composição taxonômica ou dos grupos funcionais que a compõem. Além disso, algumas pesquisas que buscam relações de causa e efeito sobre as alterações ambientais nas microalgas são baseadas em experimentos laboratoriais, tornando difícil a extrapolação para toda a comunidade ou mesmo ecossistema. Isso faz com que as previsões da magnitude dos impactos e respostas provocadas sejam em muitos casos limitadas, já que variam em função das características de cada região. Mesmo assim, percebe-se que a comunidade fitoplanctônica sofre influência das alterações climáticas provocadas nos últimos anos principalmente em relação à taxa de crescimento celular, abundância, composição e distribuição geográfica.

Justamente por não respeitar fronteiras, é necessário que haja um esforço internacional para o combate às mudanças climáticas, com uma contextualização das ações de mitigação de acordo com as particularidades dos países envolvidos. Esse esforço conjunto é destacado na Convenção-Quadro sobre Mudanças Climáticas das Nações Unidas que afirma que as Partes devem adotar medidas de precaução para prevenir, evitar ou minimizar as causas da mudança do clima e mitigar seus efeitos negativos.

A partir do exposto, é possível perceber que em um cenário de mudanças climáticas haverá organismos vencedores e perdedores e uma única estratégia não irá combater todos os impactos causados. Para a compreensão dessa dinâmica, é necessário conjugar esforços para que sejam estabelecidas medidas de adaptação realistas e eficazes para mitigar as mudanças ambientais.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

BEAUGRAND, G. 2009. Decadal changes in climate and ecosystems in the North Atlantic Ocean and adjacent seas. **Deep-Sea Research II**, 56:p. 656–673, 2009.

BEAUGRAND, G., REID, P.C. 2003. Long-term changes in phytoplankton, zooplankton and salmon related to climate. **Global Change Biology**, 9: p. 801-817, 2003.

BEAUGRAND, G., REID, P.C., IBANEZ, F., LINDLEY, J.A., EDWARDS, M. 2002. Reorganization of North Atlantic marine copepod biodiversity and climate. **Science**

296, p.1692–1694,2002.

BEHRENFELD, M. J., O'MALLEY, R. T., SIEGEL, D. A., MCCLAIN, C. R., SARMIENTO, J. L., FELDMAN, G. C., MILLIGAN, A.J., FALKOWSKI, P. G., LETELIER, R.M., BOSS, E. S. Climate-driven trends in contemporary ocean productivity. **Nature**, 444 (7):p. 752-755, 2006.

BONEY, A. D. 1975. Phytoplankton. **Inst. Biol./Stud. Biol.**, 52, 116 p.

BOPP, L., AUMONT, O., CADULE, P., ALVAIN, S., GEHLEN, M. 2005. Response of diatoms distribution to global warming and potential implications: A global model study. **Geophysical Research Letters**, 32, L19606.

BOPP, L., MONFRAY, P., AUMONT, O., DUFRESNE, J.L., TREUT, H., MADEC, G., TERRAY, L., ORR, J. C. 2001. Potencial impact of climate change on marine export production. *Global Biogeochemical Cycles*, 15 (1):p. 81-99,2001.

BOYCE, D. G., LEWIS, M. R., WORM, B. 2010. Global phytoplankton decline over the past century. **Nature**, 466 (29):p. 591-596. 2010.

BOYD, P. W., DONEY, S. C., STRZEPEK, R., DUSENBERRY, J., LINDSAY, K., FUNG, I. 2008. Climate-mediated changes to mixed-layer properties in the Southern Ocean: assessing the phytoplankton response. **Biogeosciences**, 5: p. 847-864.2008.

BOYD, P. W., STRZEPEK, R., FU, F., HUTCHINS, D. A., 2010. Environmental control of open-ocean phytoplankton groups: now and in the future. **Limnol. Oceanogr.**, 55 (3): p.1353–1376. 2010.

BREWER, P. G., HESTER, K. 2009. Ocean acidification and the increasing transparency of the ocean to low-frequency sound. **Oceanography** 22 (4):p. 86–93.2009.

BRIERLEY, A. S., KINGSFORD, M. J. 2009. Impacts of Climate Change on Marine Organisms and Ecosystems. **Current Biology** 19: p. 602–614.2009.

BURKHARDT, R., RIEBESELL, U. 1997. CO₂ availability affects elemental composition (C:N:P) of the marine diatom **Skeletonema costatum**. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 155: p. 67-76.1997.

CARBONEL, C. 1998. Modelling of upwelling in the coastal area of Cabo Frio (Rio de Janeiro - Brazil). **Rev. bras. oceanogr.** 46 (1): 1-17.1998.

CHARLESON, R. J., LOVELOCK, J. E., ANDREAE, M. O., WARREN, S. G. 1987. Oceanic phytoplankton, atmospheric sulphur, cloud albedo and climate. **Nature** 326: 655–661.1987.

CLOERN, J.E. 1996. Phytoplankton bloom dynamics in coastal ecosystems: A review with some general lessons from sustained investigation of San Francisco Bay,

California. **Reviews of Geophysics**, 34 (2): 127-168.1996.

CLOERN, J.E. & DUFFORD, R. 2005. Phytoplankton community ecology: principles applied in San Francisco Bay. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, 258: 11-28.

COSTANZA, R., D'ARGE, R., GROOT, R., FARBERK, S., GRASSO, M., HANNON, B., LIMBURG, K., NAEEM, S., O'NEILL, R. V., PARUELO, J., RASKIN, R. G., SUTTONK, P., BELT, M. 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. **Nature**, 387 (15): 253-260.

CZERNY, J., BARCELOS e RAMOS, J., RIEBESELL, U. 2009. Influence of elevated CO₂ concentrations on cell division and nitrogen fixation rates in the bloom-forming cyanobacterium *Nodularia spumigena*. **Biogeosciences**, 6: 1865–1875.

DAUFRESNE, M., LENGFELLNER, K., SOMMERA, U. 2009. Global warming benefits the small in aquatic ecosystems. *PNAS*, 106 (31): 12788-12793.

DIAZ, R. J., ROSENBERG, R. 2008. Spreading dead zones and consequences for marine ecosystems. **Science**, 321: 926-929.

DONEY, S. C. 2006. Plankton in a warmer world. **Nature**, 444: 695-696.

EDWARDS, M., BEAUGRAND, G., REID, P. C., ROWDEN, A. A., JONES, M. B. 2002. Ocean climate anomalies and the ecology of the North Sea. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, 239: 1-10.

EDWARDS, M., RICHARDSON, A. J. 2004. Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch. **Nature**, 430: 881-884.

EPLEY, R. W. 1972. Temperature and phytoplankton growth in the sea. **Fishery Bulletin**, 70 (4): 1063-1085.

FALKOWSKI, P. G., OLIVER, M. J. 2007. Mix and match: how climate selects phytoplankton. **Nature Reviews**, 5: 813-819.

FEELY, R. A., SABINE, C. L., LEE, K., BERELSON, W., KLEYPAS, J., FABRY, V. J., MILLERO, F. J. 2004. Impact of anthropogenic CO₂ on the CaCO₃ system in the oceans. **Science**, 305: 362-366.

FINKEL, Z. V., BEARDALL, J., FLYNN, K. J., QUIGG, A., REES, T. A. V., RAVEN, J. A. 2010. Phytoplankton in a changing world: cell size and elemental stoichiometry. **Journal of Plankton Research**, 32 (1): 119–137.

GAEDKE, U., RUHENSTROTH-BAUER, M., WIEGAND, I., TIROK, K., ABERLE, N., BREITHAUPT, P., LENGFELLNER, K., WOHLERS, J., SOMMER, U. 2010. Biotic interactions may overrule direct climate effects on spring phytoplankton dynamics. **Global Change Biology**, 16: 1122-1136.

GÖBEL, J., LU, D., VOß, J. 2007. Potential impact of climate change on marine

phytoplankton with emphasis on the German coastal waters and the East China Sea. **Jahresbericht des Landesamtes für Natur und Umwelt des Landes Schleswig-Holstein**, 75-82.

GREGG, W. W., CONKRIGHT, M. E., GINOUX, P., O'REILLY, J. E., CASEY, N. W. 2003. Ocean primary production and climate: global decadal changes. **Geophysical Research Letters**, 30 (15): 1809-1813.

GRUBER, N. 2011. Warming up, turning sour, losing breath: ocean biogeochemistry under global change. **Phil. Trans. R. Soc. A**, 369: 1980–1996.

HALLEGRAEFF, G. M. 2010. Ocean climate change, phytoplankton community responses, and harmful algal blooms: a formidable predictive challenge. **J. Phycol.**, 46: 220–235.

HARLEY, C. D. G., HUGHES, A. R., HULTGREN, K. M., MINER, B. G., SORTE, C. J. B., THORNER, C. S., RODRIGUEZ, L. F., TOMANEK, L., WILLIAMS, S. L. 2006. The impacts of climate change in coastal marine systems. **Ecology Letters**, 9: 228–241.

HAYS, G. C., RICHARDSON, A. J., ROBINSON, C. 2005. Climate change and marine plankton. **Trends Ecol. Evol.**, 20 (6): 337-344.

HERR, D. AND GALLAND, G.R. 2009. **The ocean and climate change. tools and guidelines for action**. IUCN, Gland, Switzerland. 72p.

HILLIGSOE, K. M., RICHARDSON, K., BENDTSEN, J., SORENSEN, L.-L., NIELSEN, T. G., LYGSGAARD, M. M. 2011. Linking phytoplankton community size composition with temperature, plankton food web structure and sea-air CO₂ flux. **Deep-Sea Research I**, 58: 826-838.

HOEGH-GULDBERG, O., BRUNO, J. F. 2010. The impact of climate change on the world's marine ecosystems. **Science**, 328: 1523-1528.

HUERTAS, I. E., ROUCO, M., LÓPEZ-RODAS, V., COSTAS, E. 2012. Warming will affect phytoplankton differently: evidence through a mechanistic approach. **Proc. R. Soc. B**, 1-10.

HUTCHINS, D. A., MULHOLLAND, M. R., FU, F. 2009. Nutrient cycles and marine microbes in a CO₂-enriched ocean. **Oceanography** 22 (4): 128–145.

HUTCHINS, D. A. FU, F., ZHANG, Y., WARNER, M. E., FENG, Y., PORTUNE, K., BERNHARDT, P. W., MULHOLLAND, M. R. 2007. CO₂ control of *Trichodesmium* N₂ fixation, photosynthesis, growth rates, and elemental ratios: implications for past, present, and future ocean biogeochemistry. **Limnol. Oceanogr.**, 52 (4): 1293–1304.

IGLESIAS-RODRIGUEZ, M. D., HALLORAN, P. R., RICKABY, R. E. M., HALL, I. R., COLMENERO-HIDALGO, E., GITTINS, J. R., GREEN, D. R. H., TYRRELL, T., GIBBS, S. J., DASSOW, P., REHM, E., ARMBRUST, E. V., BOESSENKOOL, K. P. 2008. Phytoplankton calcification in a high-CO₂ world. **Science**, 320: 336-340.

IOC-SCOR. 1998. **GEOHAB: Global Ecology and Oceanography of Harmful Algal Blooms**. Report from a Joint IOC/SCOR Workshop. October. Havreholm, Denmark. 43 pp.

IPCC. 2007. **Contribution of Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, Synthesis Report**. Core Writing Team, Pachauri, R.K. and Reisinger, A. (Eds.). IPCC, Geneva, Switzerland, 104p.

KLEYPAS, J. A., YATES, K. K. 2009. Coral reefs and ocean acidification. **Oceanography** 22 (4): 108–117.

KLEYPAS, J. A., BUDDEMEIER, R. W., ARCHER, D., GATTUSO, J. P., LANGDON, C., OPDYKE, B. N. 1999. Geochemical consequences of increased atmospheric carbon dioxide on coral reefs. **Science**, 284: 118-120.

KRANZ, S. A., SÜLTEMEYER, D., RICHTER, K. U., ROST, B. 2009. Carbon acquisition by *Trichodesmium*: the effect of pCO₂ and diurnal changes. **Limnol. Oceanogr.**, 54 (2): 548–559.

LASSEN, M. K., NIELSEN, K. D., RICHARDSON, K., GARDE, K., SCHLÜTER, L. 2010. The effects of temperature increases on a temperate phytoplankton community - a mesocosm climate change scenario. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, 383: 79-88.

LE QUERÉ, C., AUMONT, O., MONFRAY, P., ORR, J. 2003. Propagation of climatic events on ocean stratification, marine biology, and CO₂: case studies over the 1979-1999 period. **Journal of Geophysical Research**, 108: 3375.

LEVITAN, O., ROSENBERG, G., SETLIK, I., SETLIKOVA, E., GRIGEL, J., KLEPETAR, J., PRASIL, O., BERMAN-FRANK, I. 2007. Elevated CO₂ enhances nitrogen fixation and growth in the marine cyanobacterium *Trichodesmium*. **Global Change Biology**, 13: 531–538.

LEVITUS, S., ANTONOV, J., BOYER, T. 2005. Warming of the world ocean, 1955–2003, **Geophysical Research Letters**, 32: L0260.

LEVITUS, S., ANTONOV, J. I., BOYER, T. P., STEPHENS, C. 2000. Warming of the World Ocean. **Science**, 287: 2225-2229.

LI, W. K. W., MCLAUGHLIN, F. A., LOVEJOY, C., CARMACK, E.C. 2009. Smallest algae thrive as the arctic ocean freshens. **Science**, 326: 539.

MAHAFFEY, C., MICHAELS, A. F., CAPONE, D. G. 2005. The conundrum of marine N₂ fixation. **American Journal of Science**, 305: 546–595.

MARGALEF, R. 1978. Life forms of phytoplankton as survival alternatives in a unstable environment. **Oceanologica Acta** 1 (4): 493-509.

MARGALEF, R. 1997. Turbulence and marine life. **Scientia Marina**, 61 (1): 109-123.

MARINOV, I., DONEY, S. C., LIMA, I. D. 2010. Response of ocean phytoplankton community structure to climate change over the 21st century: partitioning the effects of nutrients, temperature and light. **Biogeosciences**, 7: 3941-3959.

MARTINEZ, E., ANTOINE, D., D'ORTENZIO, F., GENTILI, B. 2009. Climate-driven basin-scale decadal oscillations of oceanic phytoplankton. **Science**, 326: 1253-1256.

MOISAN, J. R., MOISAN, T. A., ABBOTT, M. R. 2002. Modelling the effect of temperature on the maximum growth rates of phytoplankton populations. **Ecological Modelling**, 153: 197–215.

MONTES-HUGO, M., DONEY, S. C., DUCKLOW, H. W., FRASER, W., MARTINSON, D., STAMMERJOHN, S. E., SCHOFIELD, O. 2009. Recent changes in phytoplankton communities associated with rapid regional climate change along the western Antarctic Peninsula. **Science**, 323: 1470-1473.

MORÁN, X. A. G., LÓPEZ-URRUTIA, A., CALVO-DÍAZ, A., LI, W. K. W. 2010. Increasing importance of small phytoplankton in a warmer ocean. **Global Change Biology**, 16: 1137–1144.

NYBAKKEN, J. W. 2001. **Marine biology: an ecological approach**. Benjamin Cummings (ed). 5ª edição. Estados Unidos. 516pp.

ORR, J.C., CALDEIRA, K., FABRY, V., GATTUSO, J.-P., HAUGAN, P., LEHODEY, P., PANTOJA, S., PÖRTNER, H.-O., RIEBESELL, U., TRULL, T., HOOD, M., URBAN, E., BROADGATE, W. 2009 **Research priorities for ocean acidification, report from the Second Symposium on the Ocean in a High-CO2 World**, Monaco, October 6-9, 2008, convened by SCOR, UNESCO-IOC, IAEA, and IGBP, 25P. Disponível em <http://ioc3.unesco.org/oanet/HighCO2World.htm>.

PETERS, S. E. 2008. Environmental determinants of extinction selectivity in the fossil record. **Nature**, 454: 626–638.

PEPERZAK, L. 2003. Climate change and harmful algal blooms in the North Sea. **Acta Oecologica**, 24: 139–144.

POLOVINA, J. J., HOWELL, E. A., ABECASSIS, M. 2008. Ocean's least productive waters are expanding. **Geophysical Research Letters**, 35: L03618.

QUINN, P. K., BATES, T. S. 2011. The case against climate regulation via oceanic phytoplankton sulphur emissions. **Nature**, 480: 51-56.

RATKOWSKY, D. A., LOWRY, R. K., MCMEEKIN, T. A., STOKES, A. N., CHANDLER, R. E. 1983. Model for bacterial culture growth rate throughout the entire biokinetic temperature range. **J. Bacteriol.**, 154 (3): 1222-1226.

RIDGWELL, A., VALDES, P.J. 2009. Climate and climate change. **Current Biology**, 19 (14): 563-566.

ROUND, F. E., CRAWFORD, R. M., MANN, D. G. 1990. **The diatoms: biology and morphology of the genera**. The Bath press, United Kingdom. 747p.

SARMIENTO, J. L., SLATER, R., BARBER, R., BOPP, L., DONEY, S. C., HIRST, A. C., KLEYPAS, J., MATEAR, R., MIKOLAJEWICZ, U., MONFRAY, P., SOLDATOV, V., SPALL, S. A., STOUFFER, R. 2004. Response of ocean ecosystems to climate warming. **Global Biogeochemical Cycles**, 18, GB3003.

SOBRINO, C., WARD, M. L., NEALE, P. J. 2008. Acclimation to elevated carbon dioxide and ultraviolet radiation in the diatom *Thalassiosira pseudonana*: effects on growth, photosynthesis, and spectral sensitivity of photoinhibition. **Limnol. Oceanogr.**, 53 (2): 494–505.

SOMMER, U. & LENGFELLNER, K. 2008. Climate change and the timing, magnitude, and composition of the phytoplankton spring bloom. **Global Change Biology**, 14: 1199-1208.

SOMMER, U. & LEWANDOWSKA, A. 2011. Climate change and the phytoplankton spring bloom: warming and overwintering zooplankton have similar effects on phytoplankton. **Global Change Biology**, 17: 154-162.

SMAYDA, T. J. 1997. What is a bloom? A commentary. **Limnol. Oceanogr.**, 2 (5): 1132-1136.

SMAYDA, T. J., REYNOLDS, C.S. 2003. Strategies of marine dinoflagellate survival and some rules of assembly. **Journal of Sea Research**, 49: 95-106.

STACHOWICZ, J. J., TERWIN, J. R., WHITLATCH, R.B., OSMAN, R. W. 2002. Linking climate change and biological invasions: ocean warming facilitates nonindigenous species invasions. **PNAS**, 99 (24): 15497–15500.

STEINACHER, M., JOOS, F., FRÖLICHER, T. L., BOPP, L., CADULE, P., DONEY, S. C., GEHLEN, M., SCHNEIDER, B., SEGSCHEIDER, J. 2009. Projected 21st century decrease in marine productivity: a multi-model analysis. **Biogeosciences Discuss.**, 6: 7933-7981.

TESTER, P. A. 1994. Harmful marine phytoplankton and shellfish toxicity potential consequences of climate change. **Annals of the New York Academy of Sciences**, 740 (1): 69-76.

TREMBLAY, J.-E., ROBERT, D., VARELA, D. E., LOVEJOY, C., DARNIS, G., NELSON, R. J., SASTRI, A. R. 2012. Current state and trends in Canadian Arctic marine ecosystems: I. Primary production. **Climatic Change**, doi 10.1007/s10584-012-0496-3.

VERITY, P.G. 1981. Effects of temperature, irradiance, and daylength on the marine diatom *Leptocylindrus danicus* Cleve. I. Photosynthesis and cellular composition. **J. exp. mar. Biol. Ecol.**, 55: 79-91.

WILTSHIRE, K. H., MALZAHN, A. M., WIRTZ, K., JANISCH, S., MANGELSDORF, P., MANLY, B. F. J., BOERSMA, M. 2008. Resilience of North Sea phytoplankton spring bloom dynamics: an analysis of long-term data at Helgoland Roads. **Limnol. Oceanogr.**, 53 (4): 1294–1302.

WINDER, M., REUTER, J. E., SCHLADOW, S. G. 2009. Lake warming favours small-sized planktonic diatom species. **Proc. R. Soc. B**, 276: 427-435, 2009.

XIE, S.-P., DESER, C., VECCHI, G. A., MA, J., TENG, H., WITTENBERG, T. 2009. Global warming pattern formation: sea surface temperature and rainfall. **Journal of Climate**, 23: 966-986, 2009.