

3.1 Inleiding

3.1.1 Klimaatverschillen

Binnen het Waddenzeegebied bestaan weinig verschillen in de klimaatomstandigheden. Het belangrijkste verschil is dat de gemiddelde wintertemperatuur in de noordelijke streken lager is. Dat leidt tot een hogere mortaliteit van Kokkels, omdat die gevoelig zijn voor lage temperaturen, en tot een aanmerkelijk groter aantal dagen met ijsbedekking. Schuivend ijs kan grote schade toebrengen aan mosselbanken in het getijdengebied en ijsschade komt vaker voor in het Deense deel van de Waddenzee dan in de andere delen. Met betrekking tot klimaatparameters is het, kortom, veel belangrijker aandacht te besteden aan de verwachte verandering in het mondiale klimaat.

3.1.2 Klimaatverandering

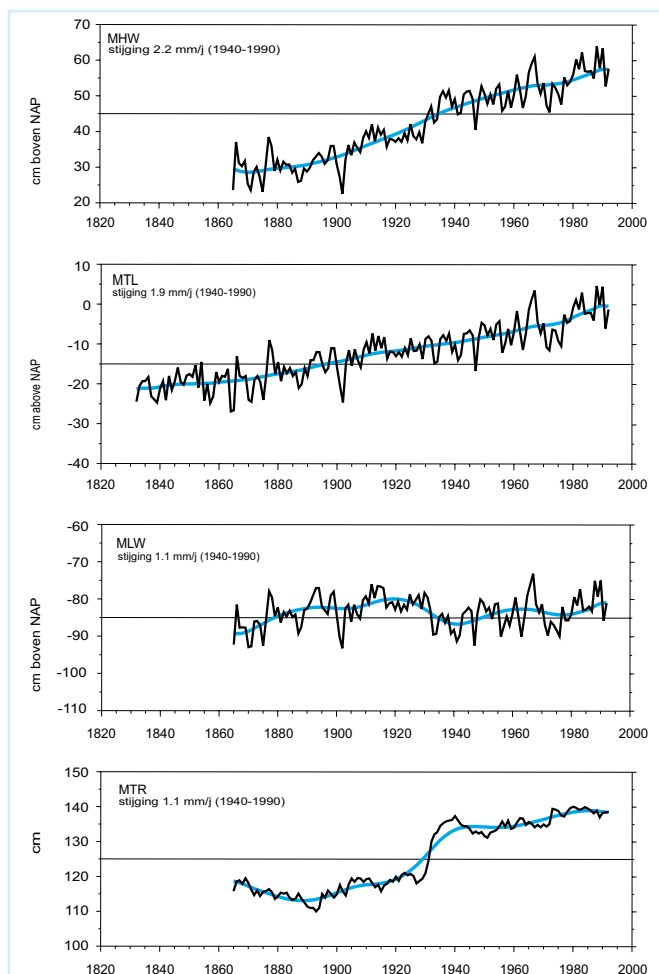
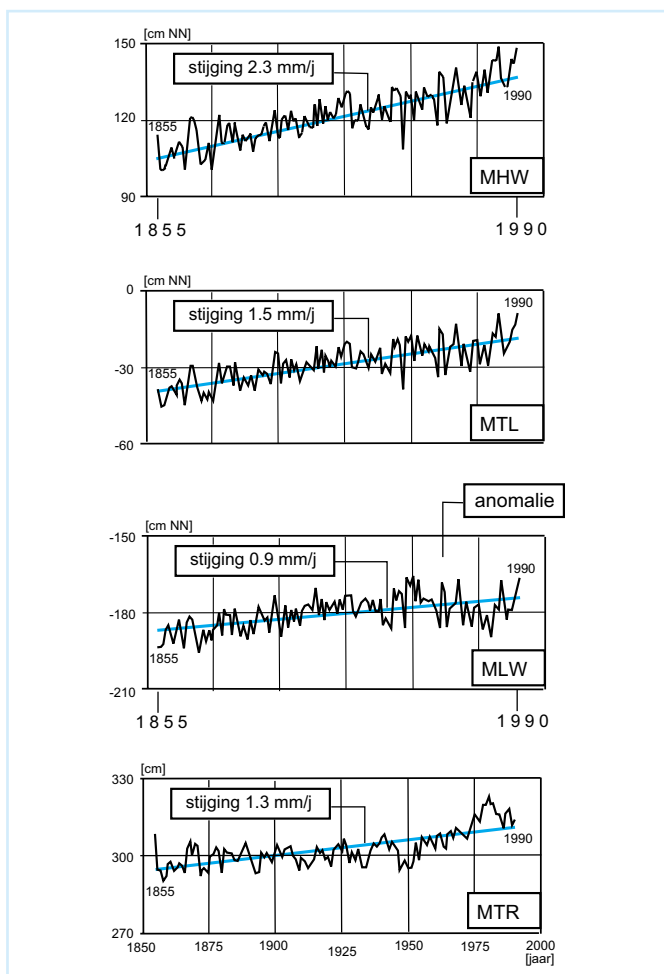
In het rapport *Klimaatverandering 1995, de wetenschap van klimaatverandering* (IPCC, 1995) doet het *Intergovernmental Panel on Climate Change* de

volgende, zeer voorzichtige bewering: "Weging van het bewijsmateriaal doet vermoeden dat de mens merkbare invloed heeft op het klimaat." In elk geval is er tegenwoordig duidelijk bewijs dat menselijke activiteiten de concentraties, distributie en levenscycli van de zogenaamde broeikasgassen hebben beïnvloed. De kooldioxideconcentratie is bijvoorbeeld ten gevolge van menselijke activiteiten met bijna 30% toegenomen, van circa 280 delen per miljoen volume (parts per million of volume; ppmv) in de late 18de eeuw tot 358 ppmv in 1994 (IPCC, 1995). Voor de toekomst wordt een antropogene temperatuurstijging voorspeld in de orde van grootte van 1 tot 3.5 °C in het jaar 2100 (Kattenberg *et al.*, 1995). Uit recent ontwikkelde modellen blijkt dat de klimaatverandering mogelijk ook de circulatiepatronen in het noordelijk deel van de Atlantische Oceaan zal veranderen (bijvoorbeeld Rahmstorf, 1999).

Als gevolg van het warmer worden van de aarde kan het zeeniveau stijgen en kan de stormactiviteit toenemen. Deze (mogelijke) veranderingen en de morfologische gevolgen ervan voor het ecosysteem van de Waddenzee worden in paragraaf 3.2 behandeld door Hofstede en Schmidt. Mogelijke gevolgen

Figuur 3.1 (links). GHW (MHW), GTN (MTL), GLW (MLW) en GTV (MTR) van de peilschaal *Gemiddelde Duitse Bocht*, 1855-1990. Tussen haakjes zijn de in de figuur gebruikte Engelse afkortingen gegeven. Bron: Töppe (1993).

Figuur 3.2 (rechts). GHW (MHW), GTN (MTL), GLW (MLW) en GTV (MTR) van de peilschaal *Den Helder*, 1855-1990. Tussen haakjes zijn de in de figuur gebruikte Engelse afkortingen gegeven. Bron: Dillingh & Heinen (1994).



van temperatuurveranderingen worden besproken in paragraaf 3.3 door Diehl-Christiansen en Christiansen.

3.2 Klimaatverandering: waterniveaus en stormactiviteit

J.L.A. Hofstede
H. Schmidt

3.2.1 Waterniveaus

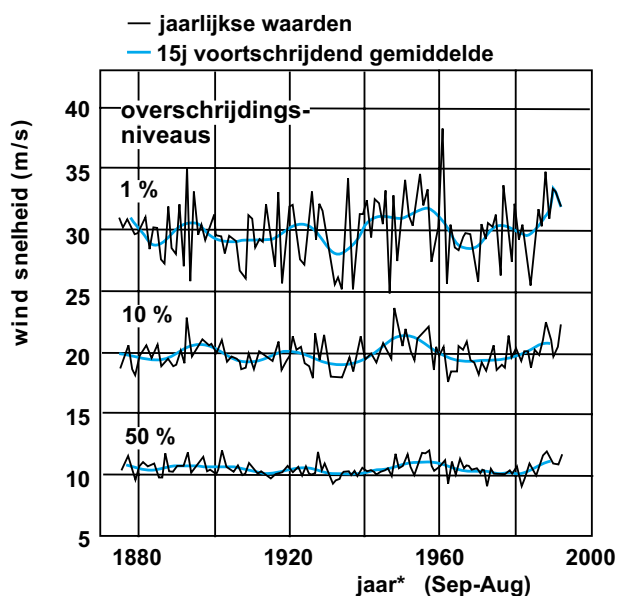
Voor de twintigste eeuw beschikken we over veel peilschaalgegevens over het waterniveau van de Waddenzee. Töppe (1993) heeft gegevens over het waterniveau in de Duitse Waddenzee uit tien langetermijn meetseries geanalyseerd (Borkum, Emden, Norderney, Wilhelmshaven, Bremerhaven, Cuxhaven, Büsum, Husum, Dagebüll, List) (Figuur 3.1). Volgens zijn analyse bedroeg, in de periode 1855-1990, de stijging van het gemiddeld hoogwaterniveau (GHW) gemiddeld 2.3 mm per jaar. De stijging van het gemiddeld tijnniveau (GTN) bedroeg in die periode 1.5 mm per jaar, de stijging van het gemiddeld laagwaterniveau (GLW) 0.9 mm per jaar en de stijging van het gemiddeld tijverschil (GTV) 1.3 mm per jaar. Uitgaand van deze cijfers bedroeg de gemiddelde stijging in de periode 1972-1990 respectievelijk 7.5, 6.7, 5.9 en 1.6 mm per jaar. Dillingh & Heinen (1994) hebben een identieke langetermijnanalyse voor de Nederlandse Waddenzee uitgevoerd (Figuur 3.2). In het algemeen correspon-

deren de Nederlandse langetermijntrends goed met de trends voor de Duitse Waddenzee (Figuur 3.1), ondanks het feit dat de trends voor de Nederlandse Waddenzee slechts de periode van 1940 tot 1990 vertegenwoordigen. De bouw van de Afsluitdijk in 1932 heeft een grote verandering in het getijdenregime veroorzaakt.

Voor de periode van 1975 tot 1990 vertoont de Nederlandse Waddenzee minder uitgesproken versnellingen van de zeespiegelstijging dan de Duitse Waddenzee. De GHW-stijging varieert voor de verschillende stations van 2 tot 5 mm per jaar, de GTN-stijging van 1 tot 4 mm per jaar. Alleen in het Eems-Dollard estuarium, waar baggerwerkzaamheden voor het vaargeulonderhoud een rol spelen, zijn grotere versnellingen van het GHW gemeten: tussen de 4 en 7 mm per jaar. De stijging van het GTN is hier van dezelfde orde van grootte als in de rest van de Nederlandse Waddenzee.

Vroeger schreven onderzoekers (onder andere Führböter, 1989) deze sterke stijging van GHW, GTN en GLW in de afgelopen decennia, toe aan de klimaatveranderingen die werden waargenomen. Töppe (1993) stelt daarentegen dat deze veranderingen waarschijnlijk het gevolg zijn van cyclische processen over de lange termijn en niet van klimaatverandering. Ook civieltechnische werken zoals het uitbaggeren van vaargeulen kunnen plaatselijk de oorzaak zijn van een sterkere stijging van het GHW en een minder sterke stijging of zelfs daling van het GLW. Uitgaand van de IS92a-f emissiescenario's, voorspellen Warrick *et al.* (1995) dat de zeespiegel in het jaar 2100 circa 38 tot 55 cm hoger zal liggen dan nu het geval is. Deze mondiale waarden liggen onder de regionale waarden voor stijging van het GTN die door Töppe (1993) voor de periode 1972-1990 worden gegeven.

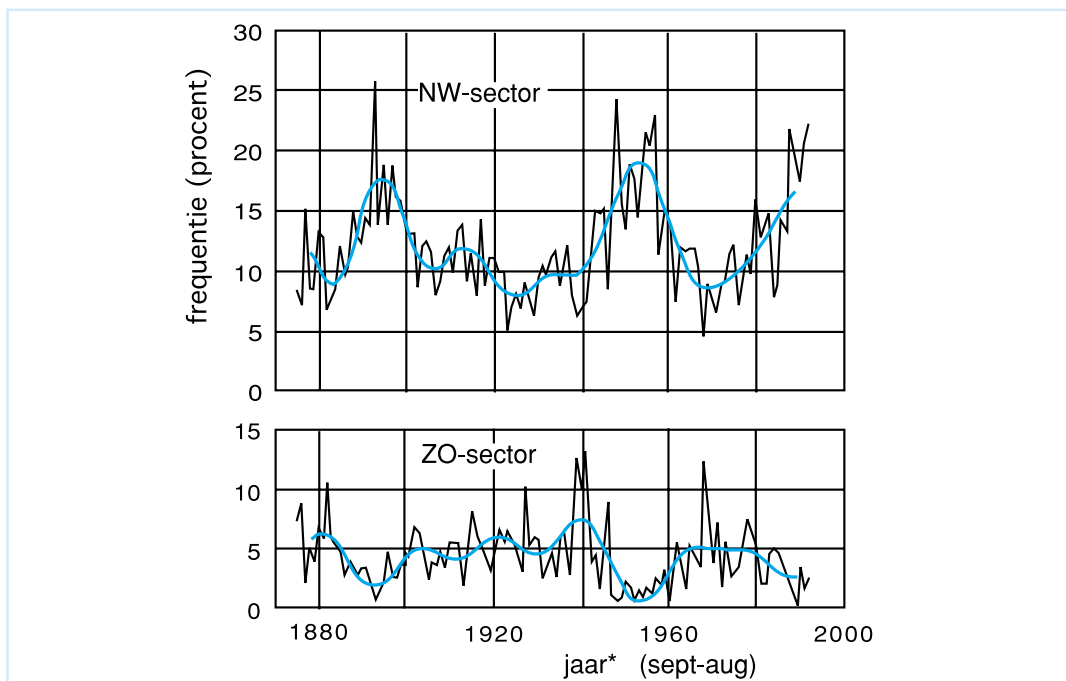
Figuur 3.3. Percentielen, 1%, 10% en 50% van jaarlijkse geostrofische windsnelheidsverdelingen voor de Duitse Bocht, 1876-1992. Bron: Schmidt & von Storch (1993).



3.2.2 Stormactiviteit

Een ander zeer belangrijk klimaatverschijnsel voor de toekomst van de Waddenzee is stormactiviteit. Toename van de stormactiviteit in het Waddenzeegebied zou een toename van de golfenergie in het ecosysteem tot gevolg hebben, wat de sedimentbalans zou kunnen beïnvloeden. Voor de Duitse Bocht kon uit metingen van de luchtdruk aan de oppervlakte een lange tijdreeks van bijna 120 jaar voor de dagelijkse geostrofische wind worden afgeleid. De geostrofische wind is evenredig aan de horizontale drukgradiënt en is een maat voor de sterkte van de werkelijke onderwind.

In Figuur 3.3 (Schmidt & von Storch, 1993) zijn de snelheidslimieten uitgezet; dit zijn respectievelijk de minima van de 1, 10 of 50% hoogste geostrofische windsnelheden van elk jaar. Voor een minder jaar zijn de snelheidslimieten hoog, voor



Figuur 3.4. Jaarfrequenties van geostrofische windsnelheden boven 15 m/s voor de windrichtingsectoren NW (aanlandig, golfslagversterkend) en ZO (aflandig) in de Duitse Bocht, 1876-1992. Bron: Schmidt (1995, ongepubliceerd).

een rustig jaar zijn ze lager. Er zijn wat variaties, maar er valt geen langetermijntrend af te leiden voor de hele periode van de laatste 120 jaar. De invloed van de wind op de golfslag in de Duitse Bocht hangt sterk af van de windrichting. Figuur 3.4 (Schmidt, 1995, ongepubliceerd) toont het jaarlijkse percentage van geostrofische windsnelheden boven de 15 m per seconde voor de golfslagversterkende windrichtingsector NW en voor de tegengestelde sector ZO. Er zijn sterke variaties te zien maar ook hier is geen langetermijntrend te ontdekken. De stormactiviteit nam niet toe. Op de kortere tijdschaal van het laatste decennium, blijkt uit Figuren 3.3 en 3.4 dat het nogal winderig was, met relatief vaak een noordwestelijke wind. Een uitzondering vormt de winter van 1995/1996, die niet in de twee figuren is opgenomen. In deze winter overheersten zeer bestendige zuidoostelijke winden sterk.

Onder de klimatologische voorspellingen voor de volgende 100 jaar zijn er een paar (onder andere von Storch *et al.*, 1993) die aangeven dat mogelijk-kerwijs extreme windsnelheden en de frequentie van noordwestelijke winden licht zullen toenemen, beide in de orde van grootte van een paar procent voor de Noordzee. In het algemeen is er echter in de weinige analyses die ons ter beschikking staan weinig overeenstemming tussen de modellen betreffende veranderingen in stormactiviteit die in een warmere wereld zouden kunnen optreden (Kattenberg *et al.*, 1995).

De morfologische reacties op de waargenomen en verwachte veranderingen van zeespiegelstijging en stormactiviteit in de Waddenzee verschillen van gebied tot gebied (Hofstede, 1994). Modelonder-

zoeken aan zandkusten met een lage gradiënt geven aan dat stijging van de zeespiegel de dominante factor is als het tempo van de zeespiegelverandering hoger is dan 10 mm per jaar (Roy & Cowell, 1995). Ligt het tempo lager dan zouden plaatselijke factoren van sedimentaanvoer belangrijker kunnen worden. De westkust van het eiland Sylt wordt bijvoorbeeld teruggedrongen als gevolg van de stijging van de zeespiegel. Het geërodeerde sediment wordt naar het noorden en het zuiden gevoerd en accumuleert op de stranden van Rømø en Amrum. Ten gevolge hiervan zijn deze kusten stabiel of groeien ze zelfs aan, ondanks de stijging van het zeeniveau.

3.3 Klimaatpatronen en ambiente temperaturen

S. Diel-Christiansen
B. Christiansen

3.3.1 De Noord-Atlantische oscillatie

Op basis van de steeds beter wordende gegevensbronnen is een grootschalige langetermijnschommeling van het klimaat in het Noord-Atlantisch gebied ontdekt met een periodicititeit van acht jaar (Lamb & Pepler, 1987; Hurrell, 1995). De *Noord-Atlantische Oscillatie Index* (NAO Index) is gedefinieerd als het verschil tussen de gestandaardiseerde drukafwij-

kingen in de winter (december - maart) bij Punta Delgada (Azoren) en Akureyri (IJsland), respectievelijk bij Lissabon (Portugal) en Stykkisholmur (IJsland). De gemiddelde referentieperiode voor de lange termijn is 1961-1990, respectievelijk 1864-1994. Een hogere index ($>+1$) is geassocieerd met krachtige westelijke winden, een lage index (<-1) geeft zwakke westelijke winden aan. Een 'normale' index beslaat het middenbereik van -1 tot $+1$ en geeft een zonale circulatie van gemiddelde sterkte aan. Ecologisch gezien, echter, zijn niet alleen de directe implicaties van de windrichting van belang maar vooral de daarmee samenhangende effecten (Tabel 3.1).

Hurrell (1995) heeft de sterke correlatie van regionale wintertemperaturen in Europa met de NAO Index aangetoond en Kröncke *et al.* (1998) hebben ditzelfde gedaan met betrekking tot de oppervlaktetemperatuur van de Noordzee. De winters van 1989-1994 zijn voorbeelden van jaren met een hoge NAO Index (Becker & Pauly, 1996). Deze periode lijkt de zachtste jaren in de afgelopen 50 jaar te vertegenwoordigen, wat betekent dat niet alleen de gemiddelde wintertemperatuur van het water maar ook de zomertemperatuur toen significant hoger was (Pohlmann, 1995 in Becker & Pauly, 1996). In 1989 bereikte de NAO Index zijn eeuwmaximum van $>+3$ met watertemperaturen die in het westelijke deel van de Waddenzee circa $3\text{ }^{\circ}\text{C}$ boven het gemiddelde lagen (Beukema, 1992b) en samenvielen met een uitzonderlijk grote instroom van zout water (Becker & Dooley, 1995). Aan de andere kant had de zeer koude winter van 1979/80 een NAO Index van -2 , samenvallend met de zogenoemde *Grote Saliniteitsafwijking*, een watermassa met een uitzonderlijk laag zoutgehalte die zich vermengde met het water van de Noordzee (Dickson *et al.*, 1988). Net als in 1979 waren de winters van 1995/96 en 1996/97 uitzonderlijk droog en zonnig, met een temperatuur die $4.5\text{ }^{\circ}\text{C}$ onder het gemiddelde lag (Becker, 1997), waardoor een bijzonder fysisch kader voor de biologische productie werd geschapen.

Vanwege het relatief geringe watervolume van de ondiepe Waddenzee wordt de temperatuur van het water in sterke mate door de temperatuur van de lucht beïnvloed. De wintertemperatuur is derhalve lager en de zomertemperatuur aanzienlijk hoger dan de temperatuur van het water in de aangrenzende Noordzee (Postma, 1983). Vergelijking van de veranderlijkheid over de lange termijn van de water- en luchttemperaturen in zee met de water- en luchttemperatuur aan de Nederlandse kust leidde echter tot de conclusie dat de onderliggende patronen ten dele ook worden bepaald door het mondiale klimaatpatroon (de Voys, 1990). Dit impliceert dat de tegenwoordig ter discussie staande trend van mondiale stijging van de omgevings-

temperatuur (Houghton *et al.*, 1996; Watson *et al.*, 1996) een effect zal toevoegen aan de 'normale' oscillatie die inherent is aan ons klimaat. Sterr (1995) ontwikkelde het volgende scenario voor de mogelijke gevolgen van de door de mens veroorzaakte klimaatverandering voor de zuidelijke kusten van de Noordzee:

1. een geschatte gemiddelde stijging van de temperatuur van de lucht met $1.5\text{-}3\text{ }^{\circ}\text{C}$ in de volgende honderd jaar, mogelijk met een sterkere stijging in de winter dan in de zomer;
2. daarmee samenvallend, een substantiële stijging van het gemiddelde zeeniveau en een substantiële vergroting van het tijverschil;
3. meer en heftiger stormen, vooral westelijke winden, gepaard gaand met toename van de golfhoogte en de golfstoot;
4. het zoutgehalte in de Duitse Bocht verandert, als een factor van precipitatie.

Temperatuur is derhalve slechts één van de door het klimaat veroorzaakte factoren die van invloed zijn op het ecosysteem van de Waddenzee.

3.3.2 Ecologische effecten van verschillende temperatuurregimes

Temperatuur is één van de sleutelfactoren die de structuur van mariene gemeenschappen bepalen. Het bereik van de temperatuurtolerantie van een soort kan de geografische verspreiding van die soort beperken. Voor immigranten uit de Portugese wateren, waargenomen in het plankton na de zoutwaterinstroom van 1989, bleek vooral de wintertemperatuur te bepalen of ze een kans kregen een niche in het voedselweb te bezetten (Lindley *et al.*, 1990; CPR Survey Team, 1992; Greve, 1994). De verhoogde aanwezigheid van zuidelijke vissoorten in het zuidelijk deel van de Noordzee en in de Waddenzee in de afgelopen jaren, is gecorreleerd aan de algemeen hogere temperatuur (Lozán *et al.*, 1994; Heessen, 1996). In het benthos hebben zich in de afgelopen jaren enige tot nu toe niet-residente soorten gevestigd (Reise, 1994a) zonder merkbare verstoring van de residente soorten te veroorzaken (Michaelis & Reise, 1994).

Op individueel niveau bepaalt de temperatuur fysiologische factoren als het tempo van de groei, van de reproductie en van de stofwisseling. De seizoenvariatie van de temperatuur kan levenscycli binnen populaties synchroniseren. Vanwege de variabele effecten van de temperatuur op de individuele fysiologische tempi en op de populatiedynamica van autotrofe en heterotrofe organismen, is temperatuur één van de cruciale factoren die de biologische uitdrukking van interacties tussen de

trofische niveaus in een ecosysteem bepalen (zie bijvoorbeeld Beusekom & Diel-Christiansen, 1996).

De Waddenzee is een zeer dynamisch systeem dat aan grote temperatuurschommelingen op diverse schalen van ruimte en tijd onderhevig is. Derhalve doen alleen eurytherme organismen (organismen die onder verschillende temperatuurregimes kunnen leven) het in de Waddenzee goed. Men neemt aan dat dit soort organismen maar weinig last heeft van temperatuurveranderingen, met name tijdens het groeiseizoen in de zomer. Daarentegen kunnen voor organismen die op de grens van hun verspreidingsgebied leven, kleine temperatuurveranderingen al grote gevolgen hebben voor hun groei, reproductie en mortaliteit.

3.3.3 Effecten van wintertemperatuur

Overwinteren is een bijzonder kritieke periode in de levenscyclus van veel planktonische en bentische soorten, evenals van veel vogelsoorten. In deze periode kunnen relatief kleine verschillen in de gemiddelde temperatuur en in de temperatuuruitkomsten grote invloed hebben op de overleving en ook op de biomassa en de populatie-aanwas in het erop volgende voorjaar (Beukema, 1982). Het sessiele macrobenthos van de geregeld droogvallende wadplaten in het bijzonder, is onderworpen aan verschillende winteromstandigheden als extreme temperaturen onder het vriespunt, *wind chill* (vrieswind) en schuivend ijs of, aan de andere kant, hoge temperaturen, hoge dichtheden predatoren en sedimentverplaatsing ten gevolge van stormvloed.

De wintertemperatuur heeft, via verschillende directe en indirecte mechanismen, invloed op de samenstelling en bestands grootte van de flora en fauna in de Waddenzee. Veel soorten zijn rechtstreeks gevoelig voor lage wintertemperaturen, bijvoorbeeld de borstelwormen *Lanice conchilega*, *Harmothoe lunulata*, *Nephtys hombergii*, de tweekleppigen *Abra tenuis*, *Mysella bidentata*, *Antinoella sarsi*, *Angulus tenuis*, *Cerastoderma edule* en de decapoden *Crangon crangon* en *Carcinus maenas*

(Beukema, 1990). Tijdens strenge winters is de mortaliteit bij deze soorten hoog en worden ze zeldzaam in de Waddenzee of verdwijnen, of ze trekken van de getijdengebieden naar sublitorale gebieden (Beukema, 1990; Reise, 1993). Gewoonlijk herstelt zich het bestand van deze soorten na één tot twee jaar. Andere soorten, met name die in de supra- en eulitorale zones, zoals alikruiken *Littorina* spp., zeepokken *Balanus* spp. en de tweekleppigen *Macoma baltica* en *Mytilus edulis* zijn zeer taai en zelfs tegen vrieskou bestand (zie bijvoorbeeld Theede, 1981).

Leiden extreem strenge winters tot geringere soortendiversiteit, een serie zachte winters kan tot grotere diversiteit en een stabiele totale biomassa in het benthos leiden vanwege lagere mortaliteit en de instroom van immigranten (Beukema, 1992b). In het eropvolgende jaar hangt de populatie-ontwikkeling echter meer af van de indirecte gevolgen van de wintertemperatuur op de lichaamsconditie van individuen dan van het overwinterende bestand.

De reproductie van een aantal macrozoöbentische soorten, dat wil zeggen het vrijlaten van meroplanktonische larven, wordt op gang gebracht door een watertemperatuur van 5 °C (Bayne, 1965). Na warme winters volgt een lange paaitijd die in februari begint. Na koude winters stijgt de temperatuur in het voorjaar sneller en dat leidt tot een duidelijke paaipiek die pas in mei plaatsvindt (Martens, 1992; Pulfrich, 1997). Terwijl na koude winters de populatie-aanwas van macrobentische soorten vaak uitzonderlijk hoog werd bevonden (Beukema, 1982; Dörjes *et al.*, 1986; Beukema, 1992b), resulteerde een serie zachte winters bij diverse soorten tweekleppigen herhaaldelijk in het uitblijven van nieuwe aanwas (Beukema, 1992b) (zie ook 5.7). Temperatuur reguleert in essentie op twee manieren de populatie-aanwas van macrobenthos in de Waddenzee:

1. De temperatuur bepaalt in perioden van voedschaarste rechtstreeks het metabolisch verlies. In koude winters is het metabolisch verlies relatief laag, wat resulteert in een hogere individuele biomassa in vergelijking tot zachte winters. In experimenten met twee algemeen in de

NAO Index >1	NAO Index <1
Lagedruk gebied over de Noordzee	hogedruk gebied over de Noordzee
Krachtige westelijke winden	zwak westelijke, maar meer noordelijke winden
Dicht wolkendek - minder licht	lichter wolkendek - meer licht
Hoge temperatuur van het zeeoppervlak	lage temperatuur van het zeeoppervlak
Sterke menging	stagnatieperiodes in de winter
Meer aanvoer van warmte, nutriënten, plankton?	hoge turbulentie in voorjaar door noordelijke winden
Veel neerslag	weinig neerslag
Hoog afvoervolume rivieren	laag afvoervolume rivieren
Veel input nutriënten in de kustzone	lagere input van nutriënten in de kustzone

Tabel 3.1. Verschijnselen samenhangend met extreem hoge (index >1) en lage (index <1) NAO indices.

Waddenzee voorkomende soorten tweekleppigen, het Nonnetje (*Macoma balthica*) en de Kokkel (*Cerastoderma edule*) werden na blootstelling aan lagere temperaturen significant meer eieren geproduceerd (Honkoop & van der Meer, 1998). In het geval van het Nonnetje kon hiervoor een rechtstreeks verband met de lichaamsconditie worden gelegd, omdat deze soort opgeslagen energie gebruikt voor de gametogenese.

- De temperatuur reguleert de aanwezige hoeveelheid en het begin van de ontwikkeling van de Garnaal (*Crangon crangon*) (Beukema, 1992a), de belangrijkste predator van de larven van het Nonnetje in het vroege voorjaar. Na koude winters wordt de predatiedruk op het broed van vroeg reproducerende tweekleppigen als het Nonnetje verminderd doordat het garnalenbestand klein is en de vestiging van een nieuwe generatie Garnalen enige weken wordt vertraagd (Beukema *et al.*, 1998). Op een vergelijkbare manier heeft de wintertemperatuur een krachtig effect op de hoeveelheid Strandkrabben (*Carcinus maenas*) in het voorjaar en in de zomer (Beukema, 1991), wat gevolgen heeft voor de predatiedruk op jonge tweekleppigen in de zomer.

Beukema *et al.* (1998) kwamen tot de slotsom dat het belangrijkste effect van de temperatuur op het voortplantingssucces van het Nonnetje voortkwam uit de regulering door predatoren in het voorjaar. Bij laat paaiende tweekleppigen als de Kokkel zou dit minder belangrijk kunnen zijn, wat kan verklaren dat Dörjes *et al.* (1986) een hoge populatieaanwas bij deze soort vonden na zachte dan wel matig strenge winters.

De timing van de vestiging is een andere belangrijke factor die de mate van populatieaanwas van bentische soorten bepaald (*settlement-timing hypothesis*, Todd & Doyle, 1981). Aangezien de temperatuur in hoge mate de ontwikkelingsduur van meroplanktonische larven bepaalt, en daarmee hun verspreiding en vestiging, is ook dit een manier waarop de temperatuur de populatieaanwas van macrobenthos beïnvloedt (Moloney *et al.*, 1994).

Omdat de wintertemperatuur één van de belangrijkste factoren is die de macrobenthosbestanden reguleren, is die temperatuur indirect ook van wezenlijk belang voor predatoren op macrobenthos, zoals vogels. Lage overleving van macrobenthos na koude winters of geringe populatieaanwas na zachte winters kan voor diverse soorten steltlopers tot voedselschaarste leiden (Beukema *et al.*, 1993). Het waargenomen gesynchroniseerde fluctuatiepatroon van macrobenthische soorten in grote delen van het Waddenzeegebied (Beukema *et al.*, 1996), beperkt de mogelijkheden van vogels om naar andere gebieden uit te wijken (Beukema *et al.*,

1993). Vogels die niet zeer prooi-specifiek zijn, kunnen bij schaarste van hun geprefereerde voedsel overschakelen op andere prooien. Dat kan aanzienlijke invloed hebben op de bentische gemeenschappen, en de bestanden van tweekleppigen zelfs tot een zeer laag niveau reduceren (Beukema, 1993).

Het effect van de wintertemperatuur op het macrobenthos is het sterkst in het getijdengebied maar bepaalde langetermijnveranderingen in het sublitoraal kunnen ook aan klimaatinvloeden worden toegeschreven (Dörjes *et al.*, 1986). Kröncke *et al.* (1998) hebben verband gelegd tussen, enerzijds, fluctuaties in de biomassa van de macrofauna, de dichtheid en de aantallen soorten in het sublitoraal bij Norderney, en anderzijds de klimaatveranderlijkheid, en opperden dat de temperatuur van het oppervlaktewater van de zee aan het eind van de winter en in het voorjaar middelt tussen de NAO en het benthos (zie ook 5.7). Een enkele koude winter lijkt maar weinig effect op de lange termijn te hebben op de sublitorale bentische gemeenschappen, maar een serie zachte winters kan onmiskenbaar veranderingen op de lange termijn ten gevolge hebben.

3.3.4 Effecten van fluctuerende zomertemperatuur

De effecten van de jaarlijkse temperatuurfuctuaties in het warme seizoen op het Waddenzee-ecosysteem zijn minder uitgesproken dan die in de winter. Fysiologische tempi en de populatieontwikkeling van plankton en benthos hangen natuurlijk tot op zekere hoogte af van de temperatuur; maar de ecologische gevolgen van temperatuurschommelingen zijn in een zeer complex ecosysteem als dat van de Waddenzee zelden te onderscheiden van andere bronnen van veranderlijkheid.

Er zijn aanwijzingen dat hogere temperaturen specifieke delen van het ecosysteem van de Waddenzee beïnvloeden. Zo kan bijvoorbeeld een bovengemiddelde zomertemperatuur een lage overleving van Groot zee gras (*Zostera marina*) ten gevolge hebben (Reise *et al.*, 1994 en referenties daarin). Het inzakken van de bloeien van de plaagalg *Phaeocystis globosa* (Prymnesiophyceae) kan verband houden met hoge zomertemperaturen (Elbrächter, 1994). De verspreiding van Engels slijkgras (*Spartina anglica*) op de kwelders zou door hogere temperaturen kunnen worden bevorderd (Reise, 1994b).

3.3.5 Temperatuur en vervuiling

Organismen die aan de grens van hun temperatuurbereik leven zijn in hogere mate gevoelig voor

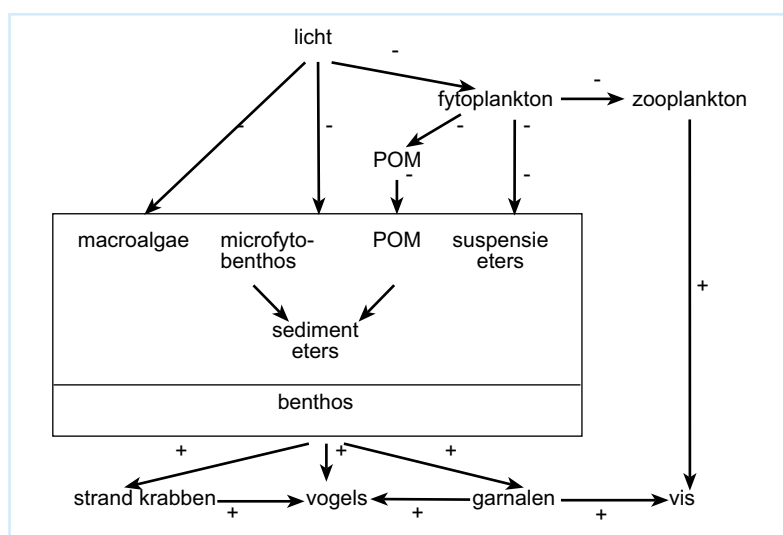
omgevingsstress. Zo ontdekten Hummel *et al.* (1996) bijvoorbeeld, toen zij populaties van het Nonnetje in Franse en Nederlandse estuaria met elkaar vergeleken, dat de populaties die aan de zuidelijke grens van hun geografische bereik leefden gevoeliger waren voor blootstelling aan koper dan de noordelijke populaties. Voorts is bekend dat embryo's van vissen bij lage wintertemperaturen vatbaar zijn voor de invloed van gechloroerde koolwaterstoffen (Dethlefsen *et al.*, 1996).

3.3.6 Mogelijke effecten van langdurige temperatuurstijging

In het mariene voedselweb van de Waddenzee neemt het macrozoöbenthos van de verschillende getijzones een sleutelpositie in (zie bijvoorbeeld Michaelis & Reise, 1994) omdat het, enerzijds, de primaire consument van fytoplankton, microfyto-benthos en detritus is en, anderzijds, een onontbeerlijke voedselbron voor veel soorten mobiele evertbraten, zoals kreeftachtigen, en voor vissen en vogels (Figuur 3.5). In tegenstelling tot de mobiele predatoren van het benthos, zijn de min of meer sessiele bentische soorten behalve aan de watertemperatuur ook aan andere fysische invloeden onderworpen, zoals de temperatuur van de lucht, brekende golven, wisselende stroomsnelheden, sedimentverplaatsing enzovoort. Bovendien zou het macrobenthos bij een zeespiegelstijging bijzonder kwetsbaar worden door veranderingen in de laagwaterperiode. Derhalve komen in het macrobenthos de gecombineerde effecten van de diverse klimaatscenario's samen en het geeft deze door aan het voedselweb. Dit is echter geen éénrichtingsverkeer: de fysische (en chemische) milieuomstandigheden vormen slechts het raamwerk van de groeivoorwaarden van alle delen van het ecosysteem - de interacties in het voedselweb bepalen de werkelijke populatie-ontwikkeling.

Wat de voorspelde warmere winters betreft, samenvallend met meer en mogelijk krachtiger westelijke winden, bewolking en regen, verwacht Beukema (1990) een grotere soortendiversiteit van het macrobenthos, met een stabielere, gematigde biomassa die wordt gelimiteerd door een matige populatie-aanwas en een relatief grote invloed van predatoren, namelijk van temperatuurgelimiteerde Garnalen en Strandkrabben. Hoe hoger de wintertemperatuur, des te hoger de populatiedichtheden van zoöplankton, kustgebonden vissen en zeehonden. Overwinterende vogels kunnen gemakkelijk voedsel vinden omdat de tweekleppigen zich niet zo diep ingraven als in koude winters en omdat de wadplaten niet met ijs worden bedekt. In warme winters krijgen echter alle poikilothermen te maken

met een hoger metabolisme en zijn dan sterk afhankelijk van een overeenkomstige toename van de productie van hun voedsel. Autotrofen daarentegen, die de basis vormen van alle biomassa-productie in het ecosysteem, ontvangen in warme winters nog minder licht dan in koude winters. Dientengevolge kan stijging van de wintertemperatuur over een lange termijn gunstig zijn voor detritivoren en hun predatoren in een ecosysteem dat in evenwicht is met veranderde milieuomstandigheden.



Figuur 3.5. Schematische energiestromen in het Waddenzee-ecosysteem in de winter en het vroege voorjaar, met hogere (+) en lagere (-) waarden na uitzonderlijk zachte winters, in vergelijking tot gemiddelde winters.

