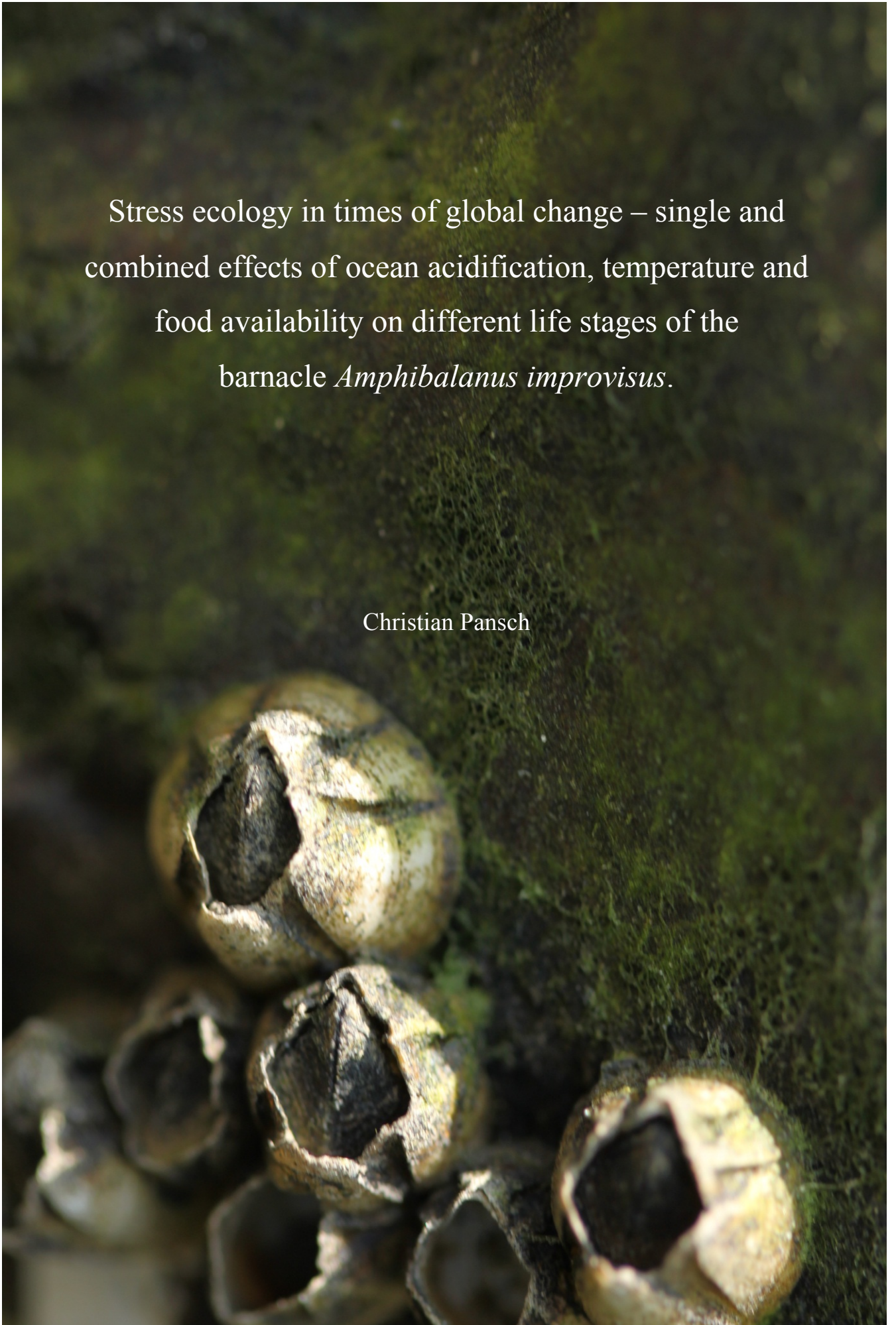


Stress ecology in times of global change – single and combined effects of ocean acidification, temperature and food availability on different life stages of the barnacle *Amphibalanus improvisus*.

Christian Pansch



Stress ecology in times of global change – single and combined effects of ocean acidification, temperature and food availability on different life stages of the barnacle *Amphibalanus improvisus*.

Stressökologie in Zeiten des Klimawandels – Einzel- und interaktive Effekte von Ozeanversauerung, Temperatur und Nahrungsverfügbarkeit auf verschiedene Lebensstadien der Seepocke *Amphibalanus improvisus*.

Dissertation

zur Erlangung des akademischen Grades

Dr. rer. nat.

der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel

vorgelegt von

Christian Pansch

Kiel, 2012



Referent: Prof. Dr. Martin Wahl

Korreferent: Prof. Dr. Frank Melzner

Tag der mündlichen Prüfung: 10.07.2012

Zum Druck genehmigt am: 10.07.2012

SUMMARY

Increasing atmospheric CO₂ affects seawater pH and chemistry. This process, commonly known as ocean acidification (OA), has led to a decrease in oceanic seawater pH by 0.1 since the industrial revolution. Oceanic models show that mean pH may fall from the current 8.1 units to 7.8 and 7.5 by 2100 and 2300, corresponding to levels of about 1000 and 2000 $\mu\text{atm } p\text{CO}_2$, respectively. Coastal habitats have been described to differ substantially from open ocean conditions. Not only absolute mean values and annual or daily fluctuations but even future predictions differs considerably from open ocean norms. These characteristics evolved over many years and likely formed species or populations, which are more robust to future OA than species or populations from more stable oceanic environments. Calcifying species as well as early life-history stages of marine organisms are considered to be mainly affected by OA. The acorn barnacle *Amphibalanus improvisus* is a dominant marine calcifier within the western Baltic Sea and has a complex life cycle with various stages such as feeding nauplii and non-feeding cyprids as well as settled calcifying juveniles. Thus, this species is an ideal organism to address a wide range of hypotheses. In this thesis, I investigated the sensitivity of the *A. improvisus* towards OA stress in combination with additional environmental parameters such as temperature and food availability. The organisms for this study came from the Kiel Fjord, Germany and the Tjörnö Archipelago, Sweden, which, to a certain extent, allows interpretations on the population level. As one of the first cases, this study evaluates the entire life cycle of an invertebrate towards OA in combination with additional stressors.

Nauplius larvae of *A. improvisus* were affected neither by moderate (<1500 $\mu\text{atm } p\text{CO}_2$) nor by severe (>1500 μatm) OA under summer temperature conditions of 20 °C in the Kiel population or under slightly elevated temperatures (25 °C) in the Tjörnö population. However, in cooler waters (12 °C) severe OA drastically slowed down the larval development of Kiel individuals. Warming generally increased the survival as well as the rate of development in barnacle nauplii but cypris larvae also suffered increased mortality with increasing temperatures. Cyprid size (Tjörnö) and settlement (Kiel) were unaffected by temperature and OA but survival was enhanced under severe OA in the Kiel population. While survival, growth, condition index, reproduction, shell strength as well as development of the F1 generation of juvenile barnacles from Kiel were rather unaffected by OA over 20 weeks, moulting frequency increased with increasing acidification of the seawater. Net-calcification was reduced under increasing acidification with negative

impacts on the shell maintenance of adults. This was true for barnacles cohorts collected in summer but when a cohort of juvenile barnacles was collected in autumn and investigated under OA scenarios over the winter, severe OA negatively impacted juvenile growth after 10 weeks. Seawater warming by 4 °C temporary effected the growth of juvenile barnacles. It also decreased the condition index and increased the breaking resistance, i.e. led to an increased investment in shell production compared to body growth. Juvenile barnacles from Tjärnö showed a generally higher sensitivity to OA with reduced growth and survival under moderate and severe OA when combined with food limitation and under severe OA when food availability was increased. Food availability in general, seems to be the major factor driving the performance of juvenile barnacles (increasing growth, condition index, reproduction and shell strength), in both the Kiel and the Tjärnö populations.

In the present study, barnacles have been shown to withstand predicted near-future OA well, with if at all, only sub-lethal effects on the different life-history stages. Larval stages of both the Kiel and the Tjärnö populations were tolerant to even the highest OA levels applied (3250 $\mu\text{atm } p\text{CO}_2$, pH 7.5). Nevertheless, the sensitivity of juveniles to OA differs remarkably between barnacle populations. Juveniles of *A. improvisus* from Tjärnö responded more sensitively to OA than juveniles from Kiel. Juveniles of *A. improvisus* from Tjärnö responded more sensitively to OA than juveniles from Kiel. These population-specific differences might be explained by the high natural variability in pH/ $p\text{CO}_2$ over the year in the Kiel Fjord and the possibility of barnacles to adapt to these fluctuations over many generations. Assuming that this adaptation is potentially also valid for other barnacle populations, *A. improvisus* from Tjärnö will likely adapt to anthropogenic OA in the future. In conclusion, barnacles might be pre-selected to withstand strong small-scale as well as large-scale fluctuations in their natural environments. Nevertheless, habitat characteristics and thus population specific differences seem to play a role in determining the resilience of *A. improvisus* to OA. Even seasonality likely controls the resilience of this species to OA. Since OA is expected to increase more drastically in shallow coastal habitats in the future, the absolute OA tolerance limits of this species are still to be evaluated in more detail. Additionally, the synergistic effects of OA and factors such as warming or desalination need to be considered when future predictions are made. Community structures depend on the responses of various organisms and there will be “losers” and “winners” in the fate of future OA. Thus, although single species such as *A. improvisus* will be not lethally impacted in a future acidified ocean, community structures are likely to change due to the higher sensitivity of other organisms.

ZUSAMMENFASSUNG

Steigende CO₂ Emissionen verändern den pH im Meerwasser sowie auch dessen Karbonatchemie. Dieser Prozess wird im Allgemeinen als Ozeanversauerung (OV) bezeichnet und hat seit der industriellen Revolution zu einer Reduktion des Meerwasser-pHs um 0,1 Einheiten geführt. Zukunftsmodelle für die Ozeane prognostizieren ein weiteres Absinken des pHs von heutigen 8,1 auf Werte um 7,8 im Jahre 2100 und um 7,5 im Jahre 2300. Diese entsprechen einem Anstieg des Meerwasser- *p*CO₂s auf circa 1000 und 2000 µatm. Küstenhabitate unterscheiden sich jedoch drastisch von ozeanischen Bedingungen. Nicht nur absolute Mittelwerte oder Fluktuationen im Jahres- und auch im Tagesgang, sondern auch Prognosen für eine zukünftig zu erwartende Ozeanversauerung weichen hierbei stark von „Ozean“-Modellen ab. Diese Eigenheiten von Küstenhabitaten, welche sich erst über die Jahre herausgebildet, könnten dazu geführt haben, dass sich lokale Arten oder Populationen mit der Zeit durch Selektion an diese Gegebenheiten angepasst haben. Kalzifizierende Arten sowie frühontogenetische Lebensstadien werden in der Literatur hierbei als sehr empfindlich im Umgang mit einer zukünftigen OV prognostiziert. Die Brackwasser-Seepocke *Amphibalanus improvisus* ist ein dominanter Kalzifizierer in der westlichen Ostsee und weist einen komplexen Lebenszyklus mit fressenden Nauplius- sowie nicht-fressenden Cyprislarven und einem siedelndem und kalzifizierendem juvenilen Stadium auf. Somit bietet diese Art die Möglichkeit zur Bearbeitung einer Reihe relevanter Fragen zur OV-Forschung. In meiner Arbeit habe ich die Sensibilität der Seepocke *A. improvisus* auf OV sowie auf OV in Kombination mit zusätzlichen Umweltfaktoren wie Temperaturveränderungen und Futterlimitierung untersucht. Die untersuchten Organismen stammten aus der Kieler Förde sowie aus Gewässern vor Tjärnö in Schweden, wodurch auch Aussagen auf Populationsebene möglich sind. Als eine der ersten Studien, habe ich hierbei die Sensibilität des gesamten Lebenszyklus eines Invertebraten auf OV in Kombination mit zusätzlichen Stressoren untersucht.

Naupliuslarven der Art *A. improvisus* wurden weder von moderater (<1500 µatm *p*CO₂) noch von starker (>1500 µatm *p*CO₂) OV beeinträchtigt, wenn sie unter normalen Sommertemperaturen von 20°C (Kiel Population) oder unter leicht erhöhten Temperaturen von 25°C (Tjärnö Population) gehältert wurden. In 12°C kaltem Wasser war die Larvalentwicklung der Nauplien unter OV jedoch stark verlangsamt. Erwärmung förderte das Überleben und beschleunigte die Larvalentwicklung der Nauplien. Cyprislarven

hingegen zeigten eine erhöhte Mortalität unter Erwärmung. Die Größe (Tjärnö) sowie der Siedlungserfolg (Kiel) der Cyprislarven waren von der Temperatur sowie der OV unabhängig wobei OV das Überleben der Cyprislarven begünstigte. Das Überleben, Wachstum, der Konditionsindex, Reproduktion und auch die Schalenstabilität von juvenilen Seepocken sowie die Entwicklung derer F1 Generation blieben von der OV über 20 Wochen hinweg unbeeinflusst wobei die Häutungsfrequenz der Tiere unter OV Bedingungen gesteigert war. Die Nettokalzifizierung war mit steigender OV herabgesetzt was sich negativ auf den äußeren Zustand der Schalen adulter Tiere auswirkte. Diese Beobachtungen waren jedoch nur für Sommerkohorten von *A. improvisus* gegeben. Herbstkohorten von *A. improvisus* die über den Winter im Experiment groß gezogen wurden wiesen ab der 10. Woche unter starker OV reduzierte Wachstumsraten auf. Erwärmung um 4°C hatte kurzzeitig positive Effekte auf das Wachstum der Seepocken, reduzierte den Konditionsindex und erhöhte die Schalenstabilität und führte somit zu einer gesteigerten Schalenbildung im Vergleich zum Weichkörperwachstum. Juvenile Seepocken aus Tjärnö zeigten im Allgemeinen eine erhöhte Sensibilität gegenüber OV. Das Überleben sowie das Wachstum der Tiere waren bei Futterlimitierung unter moderater sowie starker OV und unter normalen Futterbedingungen nur unter starker OV herabgesetzt. In beiden Populationen war die Futterverfügbarkeit jedoch bei Weitem die dominierende Komponente in der Entwicklung der Seepocken.

In der vorliegenden Studie wurden Seepocken der Art *A. improvisus* als sehr resistent gegenüber einer zu erwartenden OV gezeigt. Es konnten in den meisten Fällen, wenn überhaupt, nur subletale Effekte unter moderater OV gezeigt werden. Larven aus Kiel und auch Tjärnö zeigten sich sogar gegenüber extremen $p\text{CO}_2$ Behandlungen von 3250 μatm (pH 7,5) resistent, solange die OV nicht in Kombination mit herabgesetzter Temperatur auftrat. Dennoch traten enorme Unterschiede zwischen einzelnen Populationen von *A. improvisus* auf wobei juvenile Individuen aus Tjärnö viel sensibler auf OV reagierten als Individuen aus Kiel. Diese Populationsspezifischen Unterschiede lassen sich möglicherweise auf Anpassungsprozesse der hiesigen Seepockenpopulation an die starken natürlichen pH/ $p\text{CO}_2$ Fluktuationen in der Kieler Förde über viele Generationen zurückführen. Unter der Annahme, dass weitere Seepockenpopulationen, wie zum Beispiel die untersuchte Population aus Tjärnö, über ein vergleichbares Potential der Anpassung verfügt wie es für die Kieler Population anzunehmen ist, werden auch weitere Seepockenpopulationen von zukünftiger OV nicht stark beeinflusst sein.

Zusammenfassend scheint es, dass Seepocken generell an starke Schwankungen in Ihrem natürlichen Habitat angepasst sind; seien diese kleinskalig oder großskaliger Natur. Dennoch scheinen Habitat-spezifische Komponenten eine wichtige Rolle in der Resistenz von *A. improvisus* gegenüber OV zu spielen. Es scheint hierbei außerdem auch die saisonale Komponente einen Einfluss auf die Resistenz dieser Art gegenüber OV zu haben. Da die OV für Küstenhabitats in Zukunft jedoch noch gravierender ausfallen wird wie für ozeanische Gewässer, ist es von zentraler Bedeutung die tatsächliche resistenzschwelle von *A. improvisus* gegenüber OV zu untersuchen. Weitere synergistische Effekte wie Erwärmung und Aussüßung der Meere müssen in Zukunftsprognosen über diese Art ebenfalls mit einbezogen werden. Marine Gemeinschaften sind stark von den Resistenzen einzelner Arten abhängig und es wurde über die letzten Jahre gezeigt, dass es Verlierer und Gewinner geben wird. Auch wenn sich die einzelne Art *A. improvisus* als relativ tolerant gegenüber der OV zeigte, sind Veränderungen in den marinen Lebensgemeinschaften unter zukünftiger OV dennoch zu erwarten.