

Effects of ocean acidification and warming on microzooplankton communities

Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades

der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel

vorgelegt von

Henriette Gesine Horn

Kiel 2016

Erste Gutachterin: Prof. Dr. Nicole Aberle-Malzahn

Zweiter Gutachter: Prof. Dr. Ulrich Sommer

Tag der mündlichen Prüfung: 08.07.2016

Zum Druck genehmigt: 08.07.2016

Gez.: Prof. Dr. Natascha Oppelt, Dekanin

Summary

Among the environmental stressors affecting the oceans, warming and acidification have been identified as two of the most important ones. According to IPCC predictions, an increase in sea surface temperature of up to 3 °C and a further decrease in pH by up to 0.5 units can be expected towards the end of the 21st century. Currently, the understanding of the effects of the two stressors on plankton communities forming the base of the food web is still incomplete. Different direct and indirect effects of warming or acidification on some plankton components are known, mostly from small-scale laboratory or microcosm experiments. However, data availability for long-term effects, interactions effects of the two stressors and effects on a community level is limited. This is even more the case for microzooplankton, an important yet understudied intermediary between phytoplankton and higher trophic levels. The aim of this work was to bridge this gap by investigating the effects of warming and high CO₂ on microzooplankton on a community level.

The KOSMOS 2013 experiment in the Skagerrak was the first long-term mesocosm study investigating the effects of end-of-century acidification on a natural plankton community (Chapter I). During the transition from a spring bloom to a mid-summer situation, we did not observe any effects of high CO₂ on the community composition or diversity of microzooplankton. In addition, biomass and growth rates of total microzooplankton and ciliates were not significantly different between the ambient and the high CO₂ treatments. However, dinoflagellates were positively affected in terms of a higher biomass and growth rate. This was best visible under low nutrient concentrations towards the end of the experiment. Moreover, the observed effects on microzooplankton were most likely indirectly caused by changes in phytoplankton standing stocks. This was also suggested by the accompanying grazing experiments revealing positive effects of CO₂ on flagellate growth.

In the experiment presented in Chapter II, the effects of both warming and high CO₂ on a Baltic Sea plankton community were investigated in a multiple-stressor indoor mesocosm experiment during an autumn bloom. While warming led to an earlier bloom peak of microzooplankton, indicating a tighter coupling with phytoplankton, microzooplankton biomass or the magnitude of the peak were not affected. Furthermore, warming resulted in higher growth rates and a higher diversity of microzooplankton. CO₂ or the interactions of

warming and CO₂ did not have any significant effects on microzooplankton biomass, growth rate or species composition. However, unlike microzooplankton, copepods were positively affected by a high CO₂ level. It is thus likely that intense copepod grazing masked any positive effects of the stressors on microzooplankton that might have occurred via changes in the phytoplankton community.

A second multiple-stressor study with the same mesocosm setup was conducted using a nutrient-deplete late summer plankton community to allow for comparisons on the effects of warming and high CO₂ between seasons (Chapter III). While we observed no effects of CO₂ or temperature on diversity, growth and grazing rates of microzooplankton, the interaction of the stressors led to a higher biomass. More precisely, with increasing CO₂ levels, the negative effects of high temperatures on the biomass seemed to be less severe. The combination of the two stressors led to an earlier bloom peak of ciliates while warming as a single stressor resulted in a lower biomass and a delayed bloom peak. Grazing experiments additionally revealed positive and negative effects of CO₂ and temperature on growth rates of different phytoplankton taxa. Overall, the results suggest that the lack of a positive effect of warming was based on the increased top-down control by copepods in combination with overall low phytoplankton densities due to nutrient-depletion.

Apart from direct effects on micro- and mesozooplankton, high CO₂ levels have the potential to lead to a decrease in phytoplankton food quality in terms of carbon-to-nutrient ratios which is expected to indirectly affect primary consumers. As described in Chapter IV, we conducted a short-term laboratory study using model organisms to disentangle the direct and indirect effects of ocean acidification on zooplankton growth. By crossing a heterotrophic dinoflagellate and a copepod cultured at different CO₂ concentrations with different phytoplankton food qualities, direct and indirect effects could be distinguished. As a result, we observed that growth rates of zooplankton were significantly negatively affected by low food qualities while the direct effects of high CO₂ exposure seemed to be less important for both dinoflagellates and copepods. In addition, low food qualities, but not high CO₂ seawater, led to higher copepod respiration rates indicating a physiological response in order to excrete excess carbon that had been obtained by the low quality phytoplankton.

In conclusion, the results showed that a stronger effect of warming than of elevated CO₂ can be expected for coastal microzooplankton communities with respect to realistic IPCC end-of-century scenarios. As previously suggested, indirect effects of high CO₂ due to changes in the

phytoplankton community composition and food quality were found to be more important than direct ones. Most likely, this can be attributed to the high tolerance of estuarine plankton communities to fluctuations in $p\text{CO}_2$ occurring already today. In contrast, warming can be expected to directly affect microzooplankton in terms of higher growth and grazing rates, thus strengthening the coupling with phytoplankton. However, the interactions of warming and acidification were shown to be additionally affected by nutrient concentrations. During periods of nutrient-repletion, no interactions were found, while during nutrient-depletion, a dampening effect of high CO_2 levels on the negative effects of warming on microzooplankton caused by an enhanced top-down control by mesozooplankton was observed. Overall, the results highlight the significance of mesocosm studies at the community level under close-to-natural conditions including trophic interactions when assessing the effects of climate change. Moreover, they emphasize the importance of multiple-stressor experiments conducted during different seasons.

Zusammenfassung

Innerhalb der Umweltfaktoren, von denen Auswirkungen auf die Meere zu erwarten sind, gehören Erwärmung und Versauerung zu den beiden wichtigsten. Nach Angaben des IPCC werden bis zum Ende des 21. Jahrhunderts eine Erwärmung des Oberflächenwassers von bis zu 3°C erwartet, sowie ein Sinken des pH-Wertes um bis zu 0,5 Einheiten. Zur Zeit ist das Verständnis der Effekte dieser beiden Stressfaktoren auf die Planktongemeinschaften an der Basis des Nahrungsnetzes jedoch noch immer lückenhaft. Für einige Planktongruppen sind bereits verschiedene direkte und indirekte Folgen von Erwärmung und Versauerung bekannt, zum überwiegenden Teil auf kleinformatischen Laborexperimenten oder Mikrokosmen basierend. Allerdings ist die Datenverfügbarkeit in Bezug auf Langzeitwirkungen, Interaktionen der beiden Stressfaktoren, sowie Auswirkungen auf der Ebene von Gemeinschaften sehr begrenzt. Das gilt um so mehr für das Mikrozooplankton, einem wichtigen Bindeglied zwischen Phytoplankton und höheren trophischen Ebenen. Das Ziel dieser Arbeit war es, dazu beizutragen, diese Lücke durch die Untersuchung der Effekte von Erwärmung und erhöhten CO₂-Konzentrationen auf Gemeinschaftsebene zu schließen.

Das KOSMOS 2013-Experiment im Skagerrak war die erste Studie, die erfolgreich die Langzeitauswirkungen der Versauerung, wie sie für das Ende des Jahrhunderts erwartet wird, auf eine natürliche Planktongemeinschaft untersucht hat (Kapitel I). Während des Übergangs von der Frühjahrsblüte zur Sommergemeinschaft konnte kein Effekt erhöhter CO₂-Konzentrationen auf die Zusammensetzung oder die Diversität der Mikrozooplanktongemeinschaft beobachtet werden. Auch die Biomassen und Wachstumsraten des Mikrozooplanktons unterschieden sich nicht signifikant zwischen den Ansätzen mit niedrigen und hohen CO₂-Konzentrationen. Für Dinoflagellaten wurden allerdings höhere Biomassen und Wachstumsraten bei erhöhten CO₂-Konzentrationen gemessen, insbesondere bei den gegen Ende des Experiments auftretenden niedrigen Nährstoffkonzentrationen. Die beobachteten Effekte auf Mikrozooplankton wurden höchstwahrscheinlich durch Veränderungen in den Phytoplanktonbeständen verursacht. Die Annahme wurde durch die während des Experiments durchgeführten Fraßversuche bestätigt, bei denen positive Folgen erhöhter CO₂-Konzentrationen auf die Wachstumsraten von Flagellaten festgestellt wurden.

In dem in Kapitel II vorgestellten Mesokosmos-Experiment wurde die Kombination der Effekte von Erwärmung und hohen CO₂-Konzentrationen auf eine Ostsee-Planktongemeinschaft während einer Herbstblüte getestet. Während Erwärmung zu einer früheren Mikrozooplanktonblüte führte, die eine engere Kopplung an das Phytoplankton vermuten ließ, wurden Biomasse und Maximum der Blüte nicht beeinflusst. Weitere Folgen der Erwärmung waren höhere Wachstumsraten und eine höhere Diversität des Mikrozooplanktons. Erhöhte CO₂-Konzentrationen sowie die Interaktionen von Erwärmung und erhöhten CO₂-Konzentrationen beeinflussten weder Biomassen noch Wachstumsraten oder Artenspektrum des Mikrozooplanktons. Im Gegensatz dazu hatten erhöhte CO₂-Konzentrationen positive Effekte auf Copepoden zur Folge. Die naheliegende Schlussfolgerung ist, dass der stärkere Copepoden-Fraßdruck sämtliche Auswirkungen der Stressfaktoren auf Mikrozooplankton verdeckt hat, die aufgrund der veränderten Phytoplanktongemeinschaft hätten auftreten können.

Mit dem gleichen Mesokosmos-Aufbau wurde eine zweite Studie kombinierter Stressfaktoren durchgeführt, diesmal mit einer nährstofflimitierten Spätsommer-Planktongemeinschaft, um die Auswirkungen von Erwärmung und erhöhten CO₂-Konzentrationen innerhalb verschiedener Jahreszeiten vergleichen zu können (Kapitel III). Während keine Auswirkungen von Erwärmung oder erhöhten CO₂-Konzentrationen auf die Diversität sowie die Wachstums- und Fraßraten von Mikrozooplankton beobachtet wurden, führte die Interaktion der beiden Stressfaktoren zu einer höheren Biomasse. Dies beruhte auf einer Abschwächung der negativen Effekte der wärmeren Temperatur, die im Zuge der erhöhten CO₂-Werte auftrat. Die Kombination der beiden Stressfaktoren führte zu einer früheren Ciliatenblüte, während Erwärmung als einzelner Stressor zu einer geringeren Biomasse und einem späteren Blütezeitpunkt führte. Anhand von Fraßversuchen wurden zudem sowohl positive als auch negative Folgen von Erwärmung und erhöhten CO₂-Werten auf Phytoplankton-Wachstumsraten festgestellt, abhängig vom jeweiligen Taxon. Die Ergebnisse deuten an, dass das Fehlen positiver Effekte der Erwärmung vermutlich an einer Kombination von verstärktem Copepoden-Fraßdruck (top-down control) und insgesamt niedriger Phytoplanktondichten aufgrund von Nährstofflimitierung lag.

Abgesehen von direkten Auswirkungen auf Mikro- und Mesozooplankton können erhöhte CO₂-Konzentrationen auch zu einer geringeren Phytoplankton-Futterqualität führen, indem sie die Verhältnisse zwischen Kohlenstoff und anderen Nährstoffen ändern, was sich wiederum indirekt auf die Konsumenten auswirkt. Bei dem in Kapitel IV beschriebenen

Experiment wurde ein Kurzzeit-Laborversuch durchgeführt, der mit Hilfe von Modellorganismen die direkten und indirekten Auswirkungen von Versauerung auf das Wachstum von Zooplankton klären sollte. Durch Hälterung eines heterotrophen Dinoflagellaten und eines Copepoden bei verschiedenen CO₂-Konzentrationen sowie der Fütterung mit zwei verschiedenen Phytoplankton-Qualitäten konnte zwischen direkten und indirekten Auswirkungen unterschieden werden. Die Ergebnisse zeigten, dass die Wachstumsraten des Zooplanktons von der geringeren Futterqualität des Phytoplanktons negativ beeinflusst wurden. Die direkten Folgen der Hälterung bei erhöhten CO₂-Konzentrationen schienen sowohl für Dinoflagellaten als auch für Copepoden weniger wichtig zu sein. Zudem führte eine geringere Futterqualität, im Gegensatz zur Hälterung bei hohen CO₂-Konzentrationen, zu einer erhöhten Respirationsrate der Copepoden. Dieser Effekt deutet auf eine physiologische Reaktion hin, die der Exkretion überschüssigen Kohlenstoffs dient, der mit der Nahrung aufgenommen wurde.

Als Schlußfolgerung kann festgehalten werden, dass die Ergebnisse auf stärkere Auswirkungen von Erwärmung im Vergleich zur Versauerung hinweisen, wenn man im Rahmen realistischer IPCC-Szenarien für das Ende des 21. Jahrhunderts bleibt. Wie bereits von anderen Studien angedeutet, waren indirekte Folgen der Versauerung aufgrund der Änderung der Artenzusammensetzung der Phytoplanktongemeinschaft und der Nahrungsqualität wichtiger als direkte Folgen. Dieser Effekt beruht höchstwahrscheinlich auf der hohen Toleranz ästuariner Planktongemeinschaften gegenüber den heutzutage bereits auftretenden CO₂-Fluktuationen. Im Gegensatz dazu werden vornehmlich direkte Auswirkungen der Erwärmung auf Mikrozooplankton erwartet, die zu höheren Wachstums- und Fraßraten führen können und damit zu einer engeren Kopplung an das Phytoplankton. Allerdings wurden die Interaktionen von Erwärmung und Versauerung zusätzlich von der Nährstoffkonzentration beeinflusst. Waren ausreichend Nährstoffe vorhanden, wurden keine Interaktionen festgestellt. Bei Nährstofflimitation wurde dagegen ein abschwächender Effekt erhöhter CO₂-Konzentrationen auf die negativen Folgen der Erwärmung auf Mikrozooplankton beobachtet, die auf verstärktem Fraßdruck durch Mesozooplankton beruhten (top-down control). Insgesamt unterstreichen die Ergebnisse die Wichtigkeit von Mesokosmos-Experimenten auf der Ebene von Gemeinschaften, wenn es um die Einschätzung der Auswirkungen des Klimawandels geht, da sie naturnahe Bedingungen bieten und trophische Interaktionen miteinbeziehen. Zudem zeigt sich deutlich, wie wichtig bei Experimenten die Kombination mehrerer Stressfaktoren und die Durchführung während verschiedener Jahreszeiten ist.