

Impacts of ocean acidification and  
warming on Arctic calcifying key species:  
Benthic coralline red alga (*Lithothamnion  
glaciale*) and pelagic thecosome pteropods  
(*Limacina helicina* & *L. retroversa*)

Dissertation

zur Erlangung des akademischen Grades  
eines Doktors der Naturwissenschaften

**-Dr. rer. nat.-**

an der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät  
der Christian-Albrechts Universität zu Kiel

vorgelegt von Jan Büdenbender  
Kiel, Dezember 2015

Erste/r Gutachter/in: Prof. Dr. Ulf Riebesell  
Zweite/r Gutachter/in: Prof. Dr. Frank Melzner  
  
Tag der mündlichen Prüfung: 15.02.2016  
Zum Druck genehmigt: 03.03.2016

gez. Prof. Dr. Wolfgang J. Duschl  
(Der Dekan)

## Summary

Over the last two centuries human activities significantly changed the Earth system. Atmospheric CO<sub>2</sub> concentrations were increased by ~25% in only 50 years (1965 to 2015) through combustion of fossil fuels and changes in land use. This is a rate of change likely unprecedented in Earth history. Consequences of these activities are a warming climate mainly caused by the greenhouse effect of CO<sub>2</sub>, and the 'acidification' of the world oceans. A doubling of surface ocean carbon dioxide- (CO<sub>2</sub>) and proton- (H<sup>+</sup>) and a 40% decrease of the carbonate ion (CO<sub>3</sub><sup>2-</sup>) concentrations until the end of this century will probably affect many marine organisms, and are of concern for calcifying species. Due to low temperatures, the Arctic Surface Ocean will be one of the first to experience mean annual corrosive conditions for calcified organisms. This makes the Arctic Ocean a bellwether for global impacts of ocean acidification (OA) on marine life. Biogenic calcium carbonate often establishes ecological functions like being the fundament for species rich habitats in the case of hermatypic corals and crustose coralline algae (CCA) or impacting global carbon cycling embodied by coccolithophores, foraminifera and thecosome pteropods. The marine carbon cycle influences the destination of human CO<sub>2</sub> emissions and the development of the global climate. Therefore, the ecological importance of CCA and pteropods, their involvement in the marine carbon cycle and their anticipated vulnerability to OA call for research on their fate in the future ocean.

This doctoral thesis investigates the effects of warming and ocean acidification on growth, calcification, dissolution, corrosion and survival of Arctic calcifying keystone species *Lithothamnion glaciale* (CCA) and *Limacina helicina* and *retroversa* (thecosome pteropods). As laboratory based experimental work with thecosome pteropods suffers from major restrictions, these being starvation and high mortality, part of this thesis deals with methodological improvements in this field.

The northern most known benthic habitat based on the unattached growth form of *L. glaciale* is described in an observational study. In an experimental study, calcification and dissolution rates of this alga under increased CO<sub>2</sub> concentrations were measured. Interpretation of experimental results let us propose Arctic CCA engineered habitats to suffer from annual net dissolution within this century.

Two experiments, investigating OA and warming impacts on thecosome pteropods, showed that OA will reduce pteropod growth rates and enhance shell corrosion. However, the effect of OA on future survival remains controversial and depends on cultivation conditions and temporal resolution in experimental studies. In a mesocosm study simulating OA at close to in-situ conditions, we observed OA independent survival of pteropods challenging the hypothesis of pteropod absence in future subsaturated waters.

Methodological aspects of this thesis are: the contribution to the development and successful implementation of large scale replicated mesocosm studies with the KOSMOS system which improved experimental pteropod work and the development of an instrument for handheld automated optical non destructive in-situ observations of particle and mesozooplankton dynamics in shelf and mesocosm systems.

## Zusammenfassung

Menschliche Aktivitäten während der letzten zwei Jahrhunderte haben unseren Planeten nachhaltig beeinflusst. Die Verbrennung fossiler Kohlenstoffe und eine veränderte Landnutzung (Waldrodungen und intensive Agrarwirtschaft) führten, in nur 50 Jahren, zu einem Anstieg atmosphärischer CO<sub>2</sub> Konzentrationen um 25% (1965 bis 2015). Dies ist eine Zuwachsrate, die in den letzten 300 Millionen Jahren nicht, vielleicht auch noch nie, in der Erdgeschichte vorgekommen ist. Konsequenzen dieser Aktivitäten sind ein sich erwärmendes Klima, bedingt durch den Treibhauseffekt von CO<sub>2</sub>, und die 'Versauerung' der globalen Meere. Die Verdopplung der CO<sub>2</sub>- und Protonen Konzentration, sowie eine 40%ige Verringerung der Carbonationen Konzentration des Oberflächenozean bis zum Ende des 21. Jahrhunderts werden die Biologie vieler mariner Lebewesen aber insbesondere die der kalzifizierenden Arten beeinflussen. Aufgrund seiner niedrigen Wassertemperatur wird der Arktische Ozean einer der ersten sein, in dem das Wasser korrosiv für kalzifizierende Arten sein wird. Das macht ihn zu einem Studienobjekt für potentielle Veränderungen, die die Ozeanversauerung (OA) auf die marine Biologie haben wird. Manche dieser kalzifizierenden Arten erfüllen wichtige ökologische Funktionen im marinen System, wie z.B. Habitat bildende hermatypische Korallen- und Krustenrotalgen. Pelagische kalzifizierende Organismen wie Coccolithophoriden, Foraminiferen und thekosomate Flügelschnecken hingegen können den globalen Kohlenstoffkreislauf beeinflussen. Der marine Kohlenstoffkreislauf und eventuelle Veränderungen darin entscheiden mit über die weitere Entwicklung des globalen Klimas. Die ökologische Wichtigkeit kalzifizierender Organismen, deren Verwicklung in den marinen Kohlenstoffkreislauf und deren vermutliche Sensitivität für Veränderungen der marinen Carbonatchemie rufen nach wissenschaftlichen Untersuchungen dieser Arten und ihrem Schicksal im zukünftigen Ozean.

Die vorliegende Dissertation untersucht den Einfluss von Erwärmung und Ozeanversauerung auf Prozesse wie Wachstum, Kalzifizierung, Auflösung, Korrosion und Überleben in den arktischen kalzifizierenden Schlüsselarten *Lithothamnion glaciale* (Krustenrotale) und *Limacina helicina* und *retroversa* (Thekosome Flügelschnecken). Experimentelle Arbeit mit Flügelschnecken in Laboren ist durch Verhungern und erhöhte Mortalität beeinträchtigt, deshalb befasst sich ein Teil der Dissertation mit der Verbesserung von Methoden für Flügelschneckenexperimente.

In einer Studie wurde das nördlichste, bis jetzt bekannte, benthische Habitat beschrieben, das durch die unbefestigte Wuchsform von *L. glaciale* gebildet wird. In einer experimentellen Studie wurden Kalzifizierungs- und Auflösungsdaten dieser Krustenrotalge in zukünftigen CO<sub>2</sub> Emissionsszenarien getestet. Die Befunde dieses Experiments lässt uns annehmen, dass auf Krustenrotalgen aufbauende arktische Habitate noch innerhalb des 21. Jahrhunderts von einer Nettoauflösung ihres Kalkskeletts betroffen sein werden.

In zwei Studien zu den Einflüssen von OA auf kalzifizierende Flügelschnecken wurde gezeigt, dass OA Wachstumsraten verringert und Schalenkorrosion erhöht. In einer Mesokosmen Studie haben wir OA unabhängige Überlebensraten gemessen, sogar in korrosivem Wasser. Diese Beobachtung stellt die allgemeine Annahme, dass Flügelschnecken in korrosiven Ozeanen zukünftig fehlen werden, in Frage.

Methodische Aspekte dieser Dissertation sind: die Beteiligung an der Entwicklung des KOSMOS Systems und dessen erfolgreiche Anwendung in umfassenden replizierten Mesokosmenstudien, die zu einer Verbesserung von Flügelschnecken-Experimenten geführt haben, und die Entwicklung der KielVision, einer Kamera für automatisierte, nicht invasive, optische in-situ Messung von Partikel- und Mesozooplanktodynamiken in Küsten und Mesokosmensystemen.