

Mechanistic insights to the effective pathways of global and local climate change in a Baltic Sea seaweed – epiphyte – mesograzer system

Dissertation

**zur Erlangung des Doktorgrades
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel**

**vorgelegt von
Franziska Julie Werner**

Kiel 2015

Erste/r Gutachter/in: Prof. Dr. Ulrich Sommer

Zweite/r Gutachter/in: Associate Prof. Dr. Nicole Aberle-Malzahn

Tag der mündlichen Prüfung: 10.02.2016

Zum Druck genehmigt:

Summary

Anthropogenic greenhouse gas emissions have been driving global climate change and they will continue to do so over the course of the 21st century even if stringent emission mitigations were bindingly specified at the current Paris Climate Change Conference. Due to the oceans' functioning as a key sink and storage for atmospheric heat and CO₂, fundamental changes in the marine environment in terms of warming and increased CO₂ concentrations have taken place and will be increasing in the future. Most of the marine biosphere and especially coastal marine systems have suffered from high anthropogenic pressure per se and it is possible that the novel burden of very rapidly proceeding global climate change triggers shifts to alternative regimes and functioning in marine ecosystems. In consideration of the goods and services they provide to humankind, but also with respect to the value of marine life in its own right, there is a need to understand if and how proceeding global climate change drives ecological change in marine systems and to bring forward systematic management and conservation planning.

The persistence and functioning of an ecosystem is determined by the entity of dynamic maintaining processes between the interacting biotic and abiotic components. Ecological climate change research has therefore been challenged by a high context-dependency of ecosystem responses, which means (a) that experimental testing of single species responses to single factor manipulations provides a low explanatory power for future responses on the community or ecosystem level and (b) that the responses found may be system specific. For improvement of the predictive power of ecological climate change research, experimental approaches are (logistically) challenged to account for as much realism as possible, including multiple species, trophic levels, interacting and realistically manipulated environmental factors, and seasonal effects. Furthermore, focusing on ecological process understanding may increase the ability to relate findings to other systems.

In light of this background, my thesis aims to contribute to the mechanistic understanding of global climate change effects on a common coastal marine seaweed (*Fucus vesiculosus*, Phaeophyceae) system of the Baltic Sea by taking into account several aspects of realism such as the cumulative effects of multiple stressors, global and local factors, direct and indirect effects as well as the seasonality of effects. In joint efforts with co-workers, I conducted a series of benthic mesocosm experiments, each of which using the same experimental seaweed – epiphyte – mesograzer system while addressing different (ecological) questions related to climate change. All experiments lasted for ten to twelve

weeks and comprised factor manipulations according to climate change projections for the Baltic Sea region (BACC 2008).

In the first chapter of this thesis, I present the results of four benthic mesocosm studies that were conducted over the course of one year between April 2013 and April 2014. The main focus in these experiments is placed on whether the main and interactive effects of elevated seawater temperature and CO₂ concentrations directly and/ or indirectly affect the Baltic Sea *F. vesiculosus* system and whether these potential effects vary with season. The experiments show that seawater warming has stronger and more persistent effects on the tested seaweed system than increased CO₂ concentrations. The effect sign and size as well as the consequences for food-web structure, however, vary with season. The results suggest that in summer and winter temperature effects on epiphytes and the foundation species are primarily indirectly driven by altered top-down control. In summer, seawater warming disrupts grazing control and thereby facilitates overgrowth and outcompeting of *F. vesiculosus* by epiphytes. In winter, seawater warming increases grazing pressure on *F. vesiculosus*.

In the second chapter of this thesis, I present the results of one benthic mesocosm study that was conducted in summer 2014. The main focus is placed on the interactive effects of one global (combined elevated seawater temperature and CO₂ concentrations) and one local (moderate nutrient enrichment) factor on the *F. vesiculosus* system. In the experiment seawater warming in combination with nutrient enrichment has additive negative effects on the seaweed system. Temperature-induced disruption of top-down grazing and nutrient-induced higher growth of epiphytes accelerate the overgrowth and outcompeting of the foundation species *F. vesiculosus* by epiphytes.

In the third chapter of this thesis, I present the results of one benthic mesocosm study that was conducted in spring 2015. The main focus is placed on disentangling the relative importance of the direct and indirect effective pathways of warming on mesograzers and microalgae of the *F. vesiculosus* system. The same experimental set-up was used, while temperature and grazer presence were manipulated this time. The results show that seawater warming has direct positive effects on both, grazers and microalgae, in spring. Moreover, under the present resource-replete conditions in spring, temperature-enhanced grazing does not compensate for temperature-enhanced microalgal growth and biomass production. In context of the previous studies, this outcome underlines that the effective pathways (here direct bottom-up and indirect top-down) of an abiotic factor (here seawater warming) and the resulting effects on food web processes and functioning of the system vary in sign and size in dependence on the trophic state of the system and in dependence on season.

Overall, my studies provide important mechanistic clues about the underlying direct and indirect effective pathways of environmental change in a coastal marine seaweed system. To the best of my knowledge, it is one of the first studies which assess the seasonal variability of the same environmental factors on the same marine system over the course of one year. The detected context-dependency of global climate change effects within one ecosystem clearly shows that our understanding of the basic underlying ecosystem processes and patterns forms a prerequisite for testing, predicting and managing future ecological change in marine systems. Given that grazing forms a crucial ecological force in many coastal vegetated systems, the identified underlying mechanisms of change (top-down and bottom-up control) may allow reference to other similarly structured coastal systems. Importantly my findings point out, that ecological impacts of global climate change may be underestimated if local perturbation is disregarded and, thus, underline the chance and responsibility of local ecosystem management. With the 2 °C global warming goal potentially not being met, efforts to reduce local perturbation may mediate otherwise amplified pressure on ecosystems and, thus, may allow (some) marine ecosystems to resist phase shifts and to keep functioning under proceeding global climate change.

Zusammenfassung

Anthropogene Treibhausgasemissionen haben zu globalen Klimaveränderungen auf der Erde geführt und werden den Klimawandel im Verlauf des 21. Jahrhunderts vorantreiben, selbst wenn die derzeitige UN-Klimakonferenz in Paris eine stringente Reduktion der Emissionen verbindlich beschließen würde. Da die Weltmeere als wichtiger Speicher von atmosphärischer Energie und CO₂ fungieren, hat die anthropogene Klimaveränderung bereits zu einer Erwärmung und Versauerung des Oberflächenwassers der Meere geführt, die sich in Zukunft weiter verstärken werden. Da insbesondere küstennahe marine Ökosysteme bereits stark durch menschliche Eingriffe beeinträchtigt sind, ist es möglich, dass die zusätzlichen schnellen und starken Veränderungen im marinen Lebensraum zu Ökosystemwechsellern (*Regime-shifts*) oder veränderten Ökosystemfunktionen führen. Mit Hinblick auf die sozioökonomisch bedeutsamen Ökosystemleistungen, die marine Systeme dem Menschen bieten, aber auch in Anbetracht der Daseinsberechtigung marinen Lebens aus sich heraus, ist es von großer Bedeutung, ökologische Veränderungen in marinen Systemen in Folge des voranschreitenden globalen Klimawandels zu verstehen und geeignete Schutzmaßnahmen zu entwickeln.

Die Stabilität und Funktionsfähigkeit eines Ökosystems wird durch die Gesamtheit der systemerhaltenden Prozesse zwischen den biotischen und abiotischen Komponenten eines Systems bestimmt. Diese Kontextgebundenheit stellt wissenschaftliche Untersuchungen zu ökologischen Folgen des Klimawandels vor eine große Herausforderung, da (a) experimentelles Testen einzelner Klimafaktoren auf einzelne Arten wenig Aussagekraft über zukünftige Auswirkungen des Klimawandels auf ganze Lebensgemeinschaften oder Ökosysteme hat und (b) die identifizierten Effekte möglicherweise systemspezifisch und nicht übertragbar sind. Um die Vorhersagekraft der ökologischen Klimaforschung zu stärken, sind experimentelle Ansätze gefordert, die ganzheitlich die Effekte von realistisch manipulierten, möglicherweise zusammenwirkenden Klimafaktoren auf mehrere Arten und über trophische Ebenen hinweg in verschiedenen Jahreszeiten testen. Abgesehen von ihrer logistischen Herausforderung geben derartige Ansätze wichtige Einblicke in die sich verändernden Ökosystemprozesse, was eine Übertragbarkeit der Ergebnisse auf andere Systeme erhöhen kann.

Vor diesem Hintergrund strebt meine Thesis an, zum mechanistischen Verständnis von Effekten des Klimawandels auf ein weitverbreitetes küstennahes Seetang System (*Fucus vesiculosus*, Phaeophyceae) der Ostsee beizutragen. Unter Berücksichtigung möglicher kumulativer Effekte mehrerer Faktoren, Effekten von globalen und lokalen Faktoren, direkten und indirekten Wirkungspfaden sowie der Jahreszeitenabhängigkeit von

Effekten im System, habe ich in Zusammenarbeit mit Kollegen eine Reihe von benthischen Mesokosmen Experimenten durchgeführt. Alle Experimente beinhalteten das gleiche Seetang – Epiphyten – Mesoherbivoren System, während unterschiedliche ökologische Fragestellungen zum Klimawandel getestet wurden. Die Experimente umfassten jeweils eine Laufzeit von 10 – 12 Wochen und es wurden Faktormanipulationen gemäß den Vorhersagen von Klimaveränderungen in der Ostsee vorgenommen (BACC 2008).

Im ersten Kapitel meiner Thesis stelle ich die Ergebnisse aus vier benthischen Mesokosmen Experimenten vor, die über den Zeitraum eines Jahres zwischen April 2013 und April 2014 durchgeführt wurden. Ein Schwerpunkt dieser Studien liegt im Testen von Haupt- und wechselwirkenden Effekten von Erwärmung und erhöhter CO₂ Konzentration auf das Seetang System. Ein weiterer Schwerpunkt liegt im Erkenntnisgewinn über eine mögliche saisonale Variabilität der Effekte sowie über die direkten und indirekten Wirkungspfade im System. Die Ergebnisse zeigen, dass Erwärmung im Vergleich zu erhöhten CO₂ Konzentrationen einen deutlich stärkeren und anhaltenderen Effekt auf das getestete Seetang System hat, wobei die Wirkungsrichtung und -stärke des Temperatureffekts zwischen den Jahreszeiten variiert. Des Weiteren deuten die Ergebnisse darauf hin, dass die Temperatureffekte auf die Epiphyten und die Schlüsselart *F. vesiculosus* im Sommer und Winter primär indirekt durch eine veränderte *Top-down* Kontrolle getrieben sind. Im Sommer löst Erwärmung eine Störung des Weidedrucks durch die Mesoherbivoren des Systems aus, was ein Überwuchern und Auskonkurrieren der Schlüsselart *F. vesiculosus* durch Epiphyten fördert. Im Winter löst Erwärmung einen erhöhten Weidedruck durch die Mesoherbivoren auf die Schlüsselart *F. vesiculosus* aus.

Im zweiten Kapitel stelle ich die Ergebnisse aus einem benthischen Mesokosmen Experiment aus dem Sommer 2014 vor. Der Schwerpunkt der Studie liegt im Testen möglicher Wechselwirkungen von einem globalen (zusammenwirkende Erwärmung und erhöhte CO₂ Konzentration) und einem lokalen (moderate Nährstoffanreicherung) Faktor auf das *F. vesiculosus* System. Die Studie zeigt, dass Erwärmung in Kombination mit erhöhtem Nährstoffeintrag im Sommer additiv negative Effekte auf das Seetang System haben kann. Eine temperaturbedingte Störung des Weidedrucks und ein nährstoffbedingtes erhöhtes Wachstum der Epiphyten beschleunigen das Überwuchern und Auskonkurrieren der Schlüsselart *F. vesiculosus* durch Epiphyten.

Im dritten Kapitel der Thesis stelle ich die Ergebnisse aus einem benthischen Mesokosmen Experiment aus dem Frühjahr 2015 vor. Die Studie konzentriert sich auf die relative Wichtigkeit von direkten und indirekten Wirkungspfaden der Erwärmung im *F. vesiculosus* System. Hierfür wurden die Faktoren Erwärmung und Anwesenheit von Mesoherbivoren manipuliert. Die Ergebnisse zeigen, dass sich Erwärmung im Frühjahr direkt positiv sowohl auf die Mesoherbivoren als auch auf die Mikroalgen des Systems auswirkt.

Des Weiteren zeigen sie, dass ein temperaturgetriebenes schnelleres Mikroalgenwachstum unter der bestehenden Ressourcensättigung im System im Frühjahr nicht von einem temperaturgetriebenen stärkeren Weidedruck ausgeglichen werden kann. Im Kontext der vorausgegangenen Studien unterstreichen diese Ergebnisse, dass die Wirkungspfade (hier direkt *Bottom-up* und *Top-down*) eines Umweltfaktors (hier Erwärmung) und die daraus resultierenden (indirekten) Effekte auf Nahrungsnetzprozesse und Ökosystemfunktionen in Abhängigkeit von der Jahreszeit und dem Nährstoffhaushalt im System variieren.

Insgesamt liefert meine Studie wichtige mechanistische Informationen über die zugrundeliegenden direkten und indirekten Wirkungspfade von Umweltveränderung in einem küstennahen Seetang System. Nach meinem Kenntnisstand ist dies eine der ersten Studien, die die saisonale Variabilität des gleichen Umweltfaktors am gleichen System in vier aufeinanderfolgenden Jahreszeiten untersucht. Die hohe Kontextgebundenheit der Effekte im experimentellen System zeigt, dass ein Verständnis der grundlegenden Ökosystemprozesse und jahreszeitlichen Muster eine Voraussetzung für das Testen, Vorhersagen und Management von ökologischen Veränderungen in marinen Systemen ist. Da der Weidedruck durch Mesoherbivore eine essentielle strukturierende Kraft in vielen küstennahen Makroalgen und Seegrass Systemen darstellt, erlaubt die hier gewonnene Erkenntnis über sich durch Erwärmung verändernde Mechanismen (*Top-down* und *Bottom-up* Kontrolle) möglicherweise Bezugnahme auf andere ähnlich strukturierte küstennahe Systeme. Wesentlich ist die Erkenntnis, dass ökologische Auswirkungen durch den globalen Klimawandel unterschätzt werden könnten, wenn bestehende lokale Belastungen von Ökosystemen nicht berücksichtigt werden. Dieses Ergebnis unterstreicht die Chance und Verantwortung von lokalem Ökosystemmanagement. Sollte das Ziel einer maximalen globalen Erwärmung unter 2 °C verpasst werden, könnten Maßnahmen zur Reduzierung lokaler Umweltbelastung eine Milderung der andernfalls sich wechselwirkend verstärkenden Faktoren bedeuten. Hierdurch könnten grundlegende Veränderungen im System (*Regime-shifts*) möglicherweise verhindert und die Ökosystemfunktionen im Zuge des globalen Klimawandels aufrechterhalten werden.