



Abschlussbericht GAME XV

Werden marine Pflanzenfresser in Folge der Ozeanerwärmung mehr Nahrung konsumieren?

Ein Projekt im Rahmen des internationalen Forschungs- und Ausbildungsprogramms GAME (Globaler Ansatz durch Modulare Experimente)

Autor: Dr. Mark Lenz, GEOMAR Helmholtz-Zentrum für Ozeanforschung Kiel, Marine Ökologie, Benthische Systeme, Düsternbrooker Weg 20, 24105 Kiel, mlenz@geomar.de



Foto: Nora Salland

Einleitung

Die globale Klimaerwärmung führt dazu, dass die Oberflächentemperaturen der Meere sich verändern. Diese Verschiebung, die beispielsweise in den temperierten Bereichen zu immer höheren Sommertemperaturen führt, ist vielleicht die folgenreichste Veränderung, die marine Ökosysteme zurzeit durchlaufen. Die Temperatur beeinflusst alle biologischen Prozesse im Meer von der einzelnen Zelle bis zu den Lebensgemeinschaften des Benthos und des Pelagials (z. B. Abram et al. 2017, Tagliarolo et al. 2018). Noch ist es schwierig, die Folgen dieser Veränderung abzuschätzen, und viele Systeme, die unmittelbar betroffen sind, sind noch nicht ausreichend untersucht. Eines dieser biologischen Systeme ist das Wechselspiel zwischen Großalgen und ihren Fraßfeinden. Wie auch in terrestrischen Lebensräumen dient pflanzliche Biomasse im Meer vielen Tieren als Nahrung. Dies sind in den Ozeanen vor allem wirbellose Tiere wie Schnecken, Seeigel und Krebse. Anders als die großen Weidegänger an Land sind sie wechselwarm. Das bedeutet, dass ihre Körpertemperatur und damit ihre Stoffwechselraten unmittelbar von der Umgebungstemperatur abhängen. Wird es wärmer, steigen die Raten und die Tiere brauchen mehr Energie, um ihre Körperfunktionen aufrechtzuerhalten (Gillooly et al. 2001). Dementsprechend schrumpft der Teil ihres Energiebudgets, der für Wachstum und Fortpflanzung zur Verfügung steht, und um dies auszugleichen, müssen sie mehr Nahrung zu sich nehmen. Dies sollte den Fraßdruck auf die Bestände von Makroalgen erhöhen, die so einen höheren Biomasseverlust erleiden. Wenn dieser nicht durch Wachstum ausgeglichen werden kann, sollten Algen-Populationen schrumpfen, was wiederum eine Vielzahl von Konsequenzen für andere Organismen, die die Algen als Nahrung oder als Habitat nutzen, nach sich ziehen würde. Die globale Erwärmung setzt also Effektkaskaden in Gang, die das Potential haben, marine und terrestrische Ökosysteme dauerhaft zu verändern (Root et al. 2003).

Bislang gibt es nur wenige empirische Daten zu den Auswirkungen der Erwärmung auf die Konsumptionsraten von Herbivoren in aquatischen oder terrestrischen Systemen. Ziel dieses GAME-Projektes war es, solche Daten für marin-benthische Systeme zu gewinnen. Hierfür wurden an 6 Standorten in verschiedenen Klimazonen ökologische Experimente durchgeführt in deren Verlauf für die untersuchten Arten Temperatur-Leistungskurven ermittelt wurden. Um solche Kurven zu erfassen, wird eine bestimmte Antwortvariable, wie beispielsweise die Konsumtion, über einen für die jeweilige Art relevanten Temperaturbereich gemessen. Dieser liegt für alle wechselwarmen Organismen zwischen 0°C und 40°C, wobei die genauen Grenzen maßgeblich von der thermischen Umwelt abhängen, an die die Tiere angepasst sind (Dell et al. 2011). Die Temperatur-Leistungskurve verläuft unimodal und ist in der Regel asymmetrisch (Abbildung 1). Das heißt die Konsumtion, als Beispiel, steigt langsam mit der Umgebungstemperatur an, erreicht ein Maximum und fällt dann relativ schnell ab (Huey & Stevenson 1979, Dell et al. 2011, Lemoine & Burkepille 2012). Die Breite des Temperaturbereichs unter der Kurve hängt stark davon ab, an welches Habitat ein Organismus

angepasst ist (Deutsch et al. 2008). So weisen wechselwarme Tiere in temperierten Gebieten in der Regel einen größeren Thermo-Toleranzbereich auf als Arten in tropischen Regionen (Stevens 1989, Compton et al. 2007, Tewksbury et al. 2008).

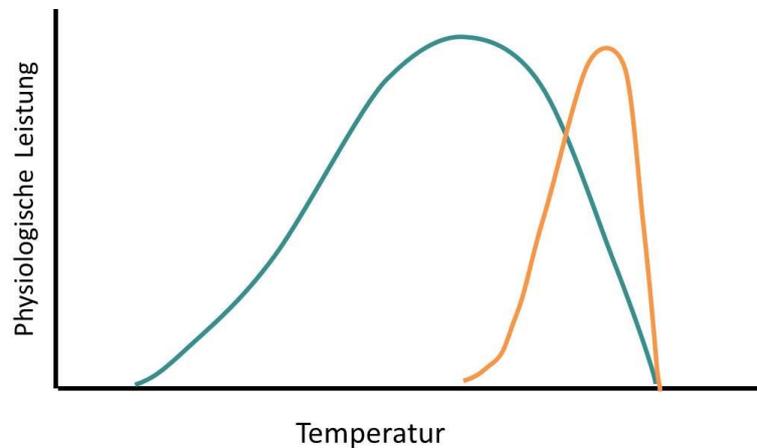


Abbildung 1: Temperatur-Leistungskurve für wechselwarme Organismen aus der gemäßigten (grün) und der tropischen (orange) Klimazone. Verändert nach Tewksbury et al. 2008.

Diese Kurven können nicht nur belegen, dass der angenommene Zusammenhang zwischen Temperatur und Konsumption für eine bestimmte Art gilt, sondern es lässt sich auch die Temperatur ermitteln unter der die Konsumption maximal sein wird. Mit dieser Information kann man – in einem weiteren Schritt – feststellen, wie weit diese Temperatur noch von der momentan in der wärmsten Zeit des Jahres vorherrschenden Temperatur, entfernt ist. Daraus lassen sich Rückschlüsse darüber ziehen, wie groß der ‚thermische Puffer‘ eines Systems ist. Ist dieser Puffer aufgebraucht werden für entsprechenden Arten herbivore Tiere ihre ökologische Funktion nicht mehr erfüllen können, weil sie sich außerhalb ihres Temperaturoptimums befinden.

Ergänzend hierzu sollte im Rahmen dieses GAME-Projektes auch getestet werden, ob die Größe des ‚thermischen Puffers‘ mit zunehmender Distanz zum Äquator zunimmt. Dies sollte zutreffen, wenn die Annahme stimmt, dass die thermische Toleranzbreite von wechselwarmen Tieren in den gemäßigten Breiten größer ist als in den Tropen (Stevens 1989, Compton et al. 2007).

Material und Methoden

Standorte

Im Rahmen des 15. GAME-Projektes wurden an insgesamt 6 Standorten Experimente durchgeführt. Dies waren Akkeshi auf Hokkaido, Japan (Nordpazifik), Coquimbo in Chile (Südpazifik), Bogor auf der Insel Java, Indonesien (Indopazifik) Funchal auf Madeira, Portugal (Nordatlantik), Menai Bridge in Wales (Nordatlantik) und Haifa in Israel (östliches Mittelmeer) (Abbildung 2). An diesen Stationen

wurden Studententeams, bestehend aus einem einheimischen und einem deutschen Studierenden, von lokalen GAME-Partnerwissenschaftlern betreut.



Abbildung 2: Die Standorte des 15. GAME-Projektes. Die Einzelprojekte wurden an den GAME-Partnerinstituten in Akkeshi (Japan), Coquimbo (Chile), Bogor (Indonesien), Funchal (Portugal), Menai Bridge (Wales) und Haifa (Israel) durchgeführt.

Versuchsorganismen

Die Teams haben mit verschiedenen Arten von Herbivoren gearbeitet, die aus drei taxonomischen Großgruppen, den Stachelhäutern, den Schnecken und den Krebstieren stammen. Zudem wurde in Israel eine Fischart für die Versuche genutzt. An jedem Standort wurden 2 Arten untersucht, die aber nicht zwingend der gleichen taxonomischen Gruppe angehören mussten. Gesammelt wurden die Tiere bei Niedrigwasser im Gezeitenbereich oder schnorchelnd im Flachwasser. Ausschlaggebend für die Wahl der jeweiligen Versuchsorganismen war deren Häufigkeit und, damit einhergehend, deren Relevanz für das jeweilige Ökosystem. Diese sollte möglichst hoch sein, um die möglichen Auswirkungen der Ozeanerwärmung auf wichtige Ökosystemkomponenten abschätzen zu können. Zudem sollten die Tiere leicht zu sammeln und leicht im Labor zu halten sein. Tabelle 1 zeigt an welchen der 6 Standorten mit welchen Arten gearbeitet wurde.

Tabelle 1: Übersicht über die Arten, mit denen in 2017 an den verschiedenen GAME-Standorten gearbeitet wurde.

Standort	Geographische Breite	Arten	Taxonomische Gruppe
Coquimbo, Chile	29°58'S	<i>Loxechinus albus</i>	Seeigel/Stachelhäuter
		<i>Tetrapyqus niger</i>	Seeigel/Stachelhäuter
Bogor, Indonesien	5°86'S	<i>Gibberulus gibbosus</i>	Schnecken/Weichtiere
		<i>Canarium urceus</i>	Schnecken/Weichtiere
Haifa, Israel	32°49'N	<i>Conomurex persicus</i>	Schnecken/Weichtiere
		<i>Siganus rivulatus</i>	Fische/Wirbeltiere
Akkeshi, Japan	43°02'N	<i>Idotea ochotensis</i>	Asseln/Gliedertiere
		<i>Gnorimosphaeroma rayi</i>	Asseln/Gliedertiere
Quinta do Lorde, Portugal	32°44'N	<i>Paracentrotus lividus</i>	Seeigel/Stachelhäuter
		<i>Arbacia lixula</i>	Seeigel/Stachelhäuter
Menai Bridge, Wales	53°12'N	<i>Gibbula umbilicalis</i>	Schnecken/Weichtiere
		<i>Littorina littorea</i>	Schnecken/Weichtiere

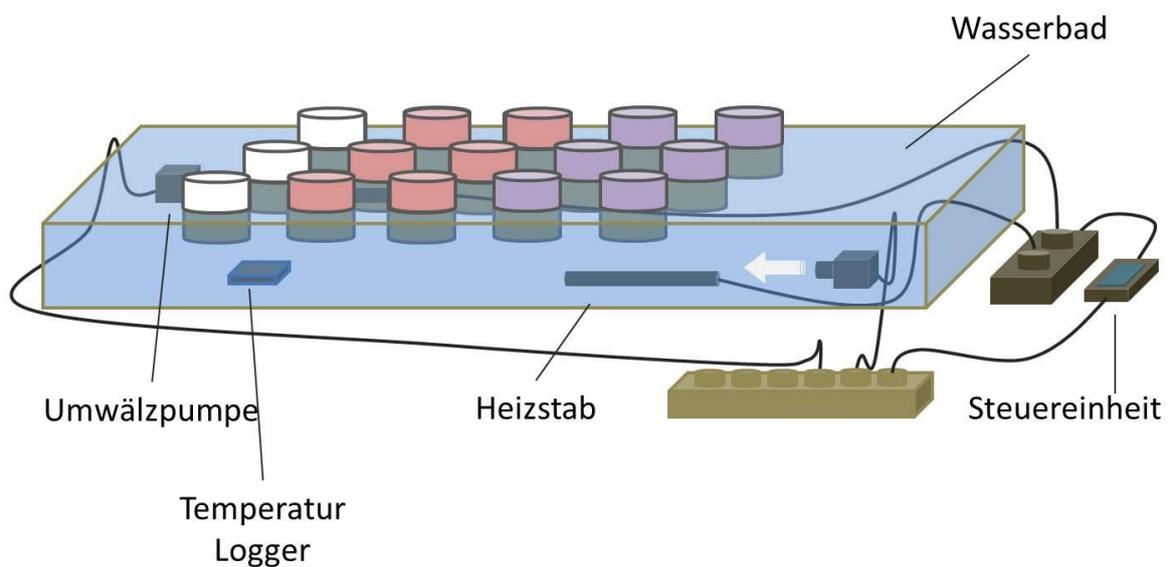


Foto: Felicia Schmitt

Abbildung 3: Sammeln von Versuchsorganismen am GAME-Standort in Wales.

Versuchsaufbau

Der Aufbau der Experimente entsprach im Wesentlichen dem des Vorjahres. Im Jahr 2016 hatten die GAME-Teams den Einfluss von Mikroplastik und Ozeanerwärmung auf Muscheln untersucht und die Teams des Jahres 2017 konnten den Versuchsaufbau größtenteils unverändert übernehmen. Während der Fraßexperimente wurden die Herbivoren, mit Ausnahme der Fische, einzeln in separaten experimentellen Einheiten gehältert. Dabei handelte es sich in den meisten Fällen um Plastikbehälter mit einem Volumen von 0,5 -1,5 l. Diese waren entweder an einen Seewasserdurchfluss angeschlossen oder das Wasser wurde in Abständen von 1-3 Tagen manuell gewechselt, um eine Anreicherung von beispielsweise Ammonium zu verhindern. Die Wasserqualität (Ammonium, Nitrat, Nitrit, Phosphat) wurde zudem regelmäßig mit Hilfe von in der Aquaristik gebräuchlichen Tests überprüft. Die Behälter wurden außerdem über Ausströmer mit Druckluft versorgt, um eine maximale Sauerstoffsättigung des Wassers zu erreichen.



1

Abbildung 4: Schematische Darstellung des Versuchsaufbaus. Beide Tierarten eines Standorts wurden zeitgleich im selben Wasserbad untersucht (farbige Gefäße). Zusätzliche Behälter (in weiß) dienen dazu die Veränderung der Futterpellets während des Versuchs aber in Abwesenheit der Tiere zu erfassen.

Die einzelnen experimentellen Einheiten wurden in Wasserbädern platziert, deren Temperatur über Heizstäbe und Thermoregulatoren eingestellt werden konnte (Abbildung 4). Tauchpumpen in den Wasserbädern bewegten das Wasser und verhinderten so die Ausbildung von Temperaturgradienten. Außerdem wurde in jedem Wasserbad ein Temperaturlogger platziert, der es ermöglichte den Temperaturverlauf in den Becken später nachzuvollziehen. So konnte geprüft werden, ob die beabsichtigten Temperaturregime auch tatsächlich realisiert wurden und ob es größere Schwankungen im Temperaturverlauf gab. Das Wasser in den einzelnen experimentellen Einheiten

stand nicht mit dem Wasserkörper in den Bädern im Kontakt.



Abbildung 5: In Chile wurden Seeigel für die Experimente benutzt. Martín Munizaga von der Universidad Católica del Norte hält hier einen Versuchsbehälter mit dem Seeigel *Loxechinus albus* in der Hand. In Vorversuchen wurden die Tiere auch mit lebenden Algen der Art *Ulva* sp. gefüttert.

Versuchsablauf

Alle Versuche wurden im Zeitraum April bis September 2017 durchgeführt. Ziel war es, die Fraßmengen der Tiere in Abhängigkeit von der Umgebungstemperatur zu erfassen. Dabei sollte der Bereich erfasst werden, in dem die Konsumption ihr Maximum erreicht, um danach wieder abzunehmen. Die Dauer der Versuche variierte zwischen den Standorten und den Arten, grundsätzlich gliederte sich jeder Versuch aber in 3 Phasen: Gewöhnung ans Labor, schrittweise Anpassung an die für den Versuch vorgesehene Umgebungstemperatur und der eigentliche Fraßversuch, während dessen die Konsumptionsraten ermittelt wurden (Abbildung 6). Während der Anpassung an eine erhöhte Umgebungstemperatur wurde die Temperatur in den Wasserbädern um 1°C pro Tag erhöht.

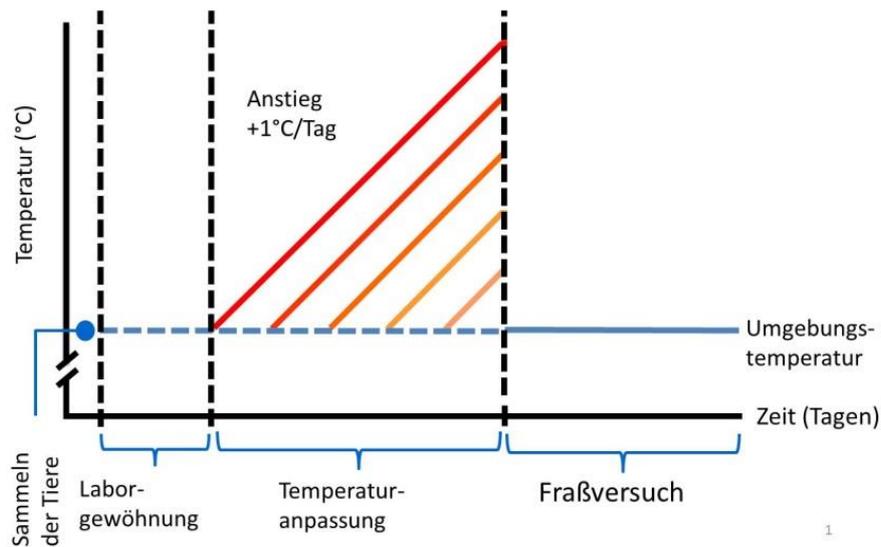


Abbildung 6: Die verschiedenen zeitlichen Phasen des GAME-Versuchs. Die Dauer der einzelnen Abschnitte variierte zwischen den Tierarten und den Standorten.

Temperaturregime

Die Temperaturregime für die einzelnen Versuche wurden den örtlichen Gegebenheiten angepasst. Ziel war es dabei immer, den Temperaturbereich zu erfassen, in dem die Konsumptionsrate einer Art ihr Maximum erreicht. Da dies in den temperierten Bereichen im Sommer der Fall ist, wenn die metabolischen Raten am höchsten sind, wurden an allen entsprechenden Standorten die Wassertemperaturen der Sommermonate als Ausgangspunkt für die Temperaturregime gewählt. Dies gilt auch für Coquimbo in Chile, den einzigen Standort auf der Südhalbkugel im Projektjahr 2017. Zwar war dort zurzeit der Versuchsdurchführung Winter, trotzdem wurden die Sommertemperaturen den Versuchen zu Grunde gelegt. Ausgehend von einer Wassertemperatur wie sie im späten Frühling/frühen Sommer vorherrscht, auf Madeira waren das beispielsweise 21°C , wurden bis zu 12 weitere Temperaturstufen realisiert, wobei der Unterschied zwischen den einzelnen Stufen $1\text{-}2^{\circ}\text{C}$ betrug. Für den Standort Madeira ergaben sich so die folgenden Temperaturen: 21°C , 23°C , 24°C , 25°C , 26°C , 27°C , 28°C , 29°C und 31°C . Da an vielen Standorten nicht die räumlichen Kapazitäten vorhanden waren, um alle Temperaturstufen gleichzeitig zu realisieren, wurde das Experiment dort in zwei Abschnitte aufgeteilt. In Madeira wurde beispielsweise ein erster Teilversuch mit 6 Temperaturstufen und dann, zeitlich versetzt, ein zweiter mit 4 Temperaturstufen durchgeführt.

Futterpellets

Um eine größtmögliche globale Vergleichbarkeit der Versuchsergebnisse zu erreichen, wurde für die Fraßexperimente ein einheitliches Kunstfutter verwendet. Hierzu wurde getrocknetes und pulverisiertes Algenmaterial, das von Arten der Gattung *Ulva*, dem grünen Meersalat, stammte, entweder gekauft oder aus selbst gesammelten Algen hergestellt. Zwar kann man davon ausgehen, dass nicht an allen Standorten die gleichen *Ulva*-Arten hierfür zur Verfügung standen, aber sämtliche Arten dieser Gattung sind dafür bekannt, dass sie nur über eine geringe chemische Verteidigungsfähigkeit verfügen und daher für Herbivore ein sehr attraktives Futter darstellen. Das Algenpulver wurde in flüssiges Agar-Agar eingebettet, das dann zum Abkühlen in Formen gegossen wurde. Auf diese Weise entstanden Pellets, die den Tieren in den Versuchen angeboten wurden (Abbildung 7). Die gleichen Pellets wurden auch genutzt, um die Tiere während der Akklimatisierungsphasen zu füttern.



Abbildung 7: Futterpellets, hergestellt aus getrocknetem Algenmaterial und Agar-Agar. Diese Pellets wurden an allen Standorten als Futter für die Herbivoren genutzt. Durch die Verwendung eines homogenen Futters wurde die Vergleichbarkeit der Ergebnisse verbessert.

Fraßraten

Während der Fraßversuche konsumierten die Tiere Futterpellets, die eigens für die Versuche hergestellt wurden. Die Pellets wurden vor und nach den Versuchen gewogen, um den Masseverlust durch den Fraß bestimmen zu können. Zudem wurde erfasst, wie sich die Pellets ohne den Einfluss der Tiere während der Fraßversuche veränderten. Diese Veränderungen gingen in der Hauptsache auf die Aufnahme von Wasser zurück. Hierfür wurden Pellets in Abwesenheit der Herbivoren in zusätzlichen experimentellen Einheiten gelagert und ihr Gewicht wurde ebenfalls vor und nach dem Fraßversuch bestimmt. Diese Daten gingen dann als Korrekturfaktor in die Berechnung der Fraßraten ein. Letzte erfolgte mit Hilfe dieser Formel:

$$\text{Konsumptionsrate} = \frac{\text{Gewicht}_{\text{Kontrollpellet}} - \text{Gewicht}_{\text{Versuchspellet}}}{\text{Trockengewicht Grazer} * \text{Dauer des Versuchs}}$$

Um zu testen, ob der im Versuch realisierte Temperaturbereich auch wirklich das Konsumptionsmaximum erfasste, wurden die Konsumptionsraten als Funktion der Temperatur aufgetragen und dann ein Polynom 2. Grades als statistisches Modell auf diese Daten angewandt. Im Falle eines signifikanten Ergebnisses wurde dies als Bestätigung dafür gewertet, dass der richtige Temperaturbereich für die Versuche gewählt wurde. Die Auswertung der Daten erfolgte mit der freien Statistiksoftware R (R Core Development Team 2017).

Globale Datenanalyse

Für die globale Analyse aller Experimente wurde eine zusätzliche Antwortvariable aus den Daten abgeleitet. Dies war die Temperaturdifferenz zwischen der momentanen, langjährigen Sommerdurchschnittstemperatur eines Standorts und der Temperatur bei der die jeweiligen Versuchsorganismen eine maximale mediane Konsumtion zeigten (Abbildung 8). Diese Differenz wird in der Fachliteratur als ‚thermischer Puffer‘ bezeichnet, denn er gibt an, welchen Temperaturanstieg ein Organismus noch tolerieren kann, bevor seine Konsumtion maximal wird um danach stark abzufallen. Dies ist ein sehr verlässliches Maß für den Thermotoleranzbereich einer Art.

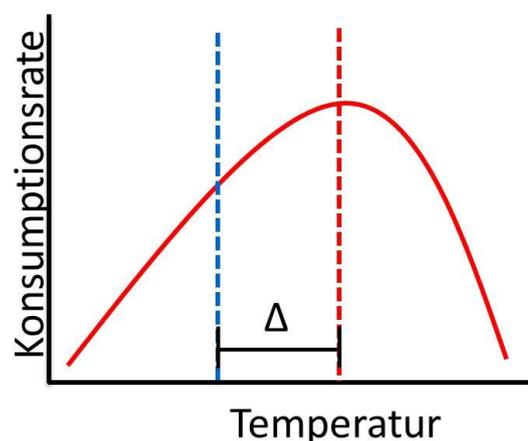


Abbildung 8: Die globale Datenanalyse des 15. GAME-Projektes beruht auf der Differenz zwischen der langjährigen Sommerdurchschnittstemperatur eines Standorts (blaue gestrichelte Linie) und der Temperatur bei der der jeweilige Versuchsorganismus eine maximale Konsumtion zeigte (rote gestrichelte Linie). Diese Differenz wird in der Literatur als ‚thermischer Puffer‘ bezeichnet.

Ergebnisse

Fraßraten als Funktion der Temperatur

An allen Standorten konnte der Temperaturbereich so gewählt werden, dass ein unimodaler Zusammenhang zwischen der Temperatur und den Fraßraten der jeweiligen Versuchsorganismen nachgewiesen werden konnte. Das heißt die Fraßraten stiegen zunächst mit steigender Temperatur an, erreichten ein Maximum und nahmen dann wieder ab. Dementsprechend konnte für jede Art die Temperatur identifiziert werden bei der sie eine maximale Konsumptionsrate zeigt. Dies wird hier am Beispiel der Seeigel-Art *Paracentrotus lividus*, die auf der portugiesischen Insel Madeira untersucht wurde, gezeigt (Abbildung 9). Für die meisten Arten lag die Temperatur der maximalen Konsumption höher als die derzeitige durchschnittliche Jahreshöchsttemperatur, d.h. der Fraßdruck, der von diesen Arten ausgeht, könnte mit zunehmender Wassertemperatur weiter steigen.

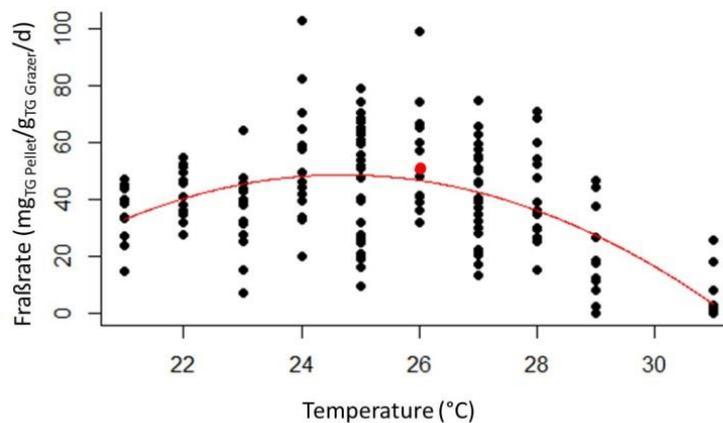


Abbildung 9: Fraßraten des Seeigels *Paracentrotus lividus* im Temperaturbereich zwischen 22°C und 30°C. Die Art wurde auf Madeira untersucht. Eine polynomiale Regression belegt, dass ein unimodaler Zusammenhang (rote Linie) zwischen der Temperatur und der Fraßrate der Tiere vorlag ($R^2 = 0.27$, $p \leq 0.001$). Die höchste mediane Fraßrate (roter Punkt) wurde bei 26°C gemessen. TG = Trockengewicht.

Differenz zwischen der derzeitigen Jahreshöchsttemperatur und der Temperatur bei der die Konsumption maximal ist

Für alle untersuchten Arten wurde die Differenz zwischen der derzeitigen Jahreshöchsttemperatur und der Temperatur bei der ihre medianen Fraßraten am höchsten waren ermittelt und als Funktion der geographischen Breite modelliert (Abbildung 10). Dabei zeigte sich, dass die Differenz zwischen diesen beiden Werten mit der geographischen Breite, also der Distanz zum Äquator, zunimmt. Eine lineare Regression belegt diesen Zusammenhang als statistisch signifikant ($R^2 = 0.34$, $p \leq 0.05$).

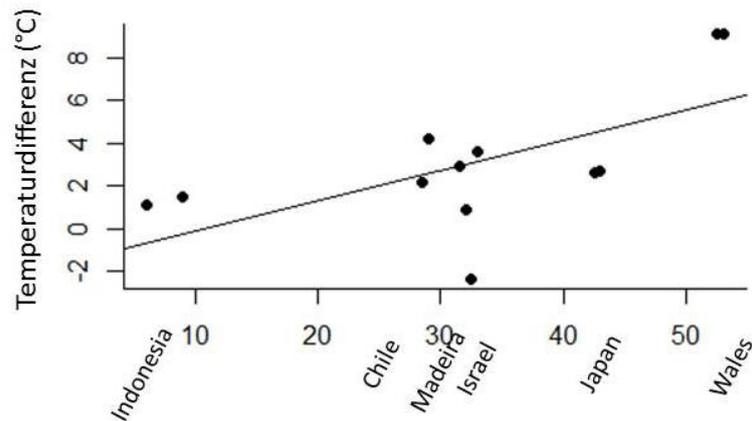


Abbildung 10: Die Differenz zwischen der durchschnittlichen Jahreshöchsttemperatur an den verschiedenen Standorten und den Temperaturen bei denen die Konsumptionsraten der verschiedenen Testorganismen maximal waren als Funktion der geographischen Breite.

Dementsprechend ergab sich für die Testorganismen aus Wales (54° N) die größte und für die Arten aus Indonesien (5°S) die kleinste Differenz. Für die in Israel getestete Fischart zeigte sich, dass sie den Punkt ihrer maximalen Konsumption unter den jetzigen Sommerbedingungen im östlichen Mittelmeer schon überschritten hat. Daher ergibt sich für diese Art als einzige eine negative Temperaturdifferenz.

Diskussion

Für alle 12 getesteten Arten konnte gezeigt werden, dass ihre Konsumptionsraten mit der Umgebungstemperatur zunehmen. Dies bestätigt die Annahme, dass wechselwarme Organismen bei steigenden Temperaturen mehr Nahrung benötigen. Gleichzeitig wurde gezeigt, dass Arten, die aus unterschiedlichen Klimazonen stammen, unter den jetzigen klimatischen Bedingungen unterschiedlich weit von der Temperatur ihres Konsumptionsmaximums entfernt sind. Nur bei einer einzigen Art, dem Fisch *Siganus rivulatus* aus dem östlichen Mittelmeer, lag die Sommerdurchschnittstemperatur im Meeresgebiet um Haifa, Israel, bereits über der Temperatur, bei der der Fisch eine maximale Konsumption zeigt. Bei den 11 anderen Arten lag die Sommerdurchschnittstemperatur immer unterhalb der Temperatur des Konsumptionsmaximums, wobei die Differenz zwischen diesen beiden Temperaturen von Art zu Art und vor allem von Untersuchungssystem zu Untersuchungssystem unterschiedlich war. Der ‚thermische Puffer‘ der Untersuchungssysteme unterschied sich also und er wurde mit zunehmender geographischer Breite größer. Dieser Zusammenhang ließ sich im GAME-Experiment am besten bei der Gruppe der Meeresschnecken erkennen. Modelliert man nur die Daten dieser Tiergruppe als Funktion der geographischen Breite ergibt sich eine erklärte Varianz von 94% (Lineare Regression: $R^2 = 0.94$, $p \leq 0.05$). Leider waren die Meeresschnecken die einzige Tiergruppe, die über einen weiten

geographischen Bereich hinweg untersucht werden konnten. Daher eignen sich die Daten der anderen Tiergruppen, die im GAME-Experiment untersucht wurden, nicht für eine solche, nach Arten getrennte Regressionsanalyse.

Die Beobachtung, dass die Größe des ‚thermischen Puffers‘ mit der geographischen Breite zunimmt, deutet daraufhin, dass marine Ökosysteme in den niedrigen Breiten empfindlicher gegenüber der Ozeanerwärmung sind als Systeme, die weiter vom Äquator entfernt liegen. In letzteren wird schneller die Temperatur erreicht, jenseits derer die physiologische Leistung von wirbellosen Organismen stark abnimmt. Man muss annehmen, dass marine Herbivore jenseits dieser Temperatur als Ökosystemkomponenten ausfallen und sich die betroffenen Systeme damit stark verändern.

Was allerdings in der GAME-Studie 2017 naturgemäß nicht erfasst werden konnte, ist inwieweit die gewählten Versuchsorganismen sich über mehrere Generationen hinweg an steigende Temperaturen anpassen können. Dies erscheint möglich, doch läuft die Erwärmung der Ozeane sehr schnell ab. So könnten laut den Prognosen des IPCC-Berichts aus dem Jahre 2014 vier der untersuchten Tierarten (der Seeigel *Arbacia lixula* von Madeira, die Schnecke *Conomurex persicus* aus dem östlichen Mittelmeer, die Assel *Idotea ochotensis* aus dem Nordpazifik und die Schnecke *Canarius urceus* aus der Javasee) in ihren jeweiligen Habitaten bereits gegen Ende dieses Jahrhunderts Temperaturen erfahren, bei denen sie das in der GAME-Studie ermittelte Konsumptionsmaximum überschreiten (IPCC 2014). Daher ist es unklar, ob die evolutiven Prozesse, die für eine Anpassung an eine Umweltveränderung nötig sind, schnell genug ablaufen können, um mit dieser Entwicklung Schritt zu halten.

Eine weitere Frage, die wir im Rahmen dieser GAME-Studie nicht klären konnten, ist inwieweit Makroalgen in der Lage sind, die gesteigerten Fraßraten durch ein erhöhtes Wachstum zu kompensieren. Es ist zumindest vorstellbar, dass Algen bei höheren Umgebungstemperaturen ein gesteigertes Wachstum zeigen, mit dem sie den größeren Fraßdruck kompensieren können. Allerdings nehmen Physiologen an, dass aus enzymatischen Gründen die Respiration und damit der Energiebedarf der Weidegänger schneller zunimmt als die photosynthetischen Raten der Makroalgen (Allen et al. 2005). Erste experimentelle Studien zu dieser Frage deuten dann auch darauf hin, dass Makroalgen selbst bei guten Bedingungen nicht in der Lage sind, erhöhte Konsumptionsraten durch Wachstum auszugleichen (Gutow et al. 2016).

Eine weitere offene Frage ist, inwieweit herbivore Tiere im Zuge der Ozeanerwärmung andere Nahrungsquellen nutzen werden. Dies konnte in den GAME-Experimenten nicht untersucht werden, da, um die Vergleichbarkeit zwischen den Einzelerperimenten zu gewährleisten, mit einem standardisierten Kunstfutter gearbeitet wurde. Denkbar ist, dass Herbivore vorhandene Nahrungspräferenzen ändern, um ihre Nahrungsaufnahme dem gesteigerten Energiebedarf anzupassen oder weil sich die Qualität der Nahrung mit der Temperatur ändert. Dies würde eine

Verlagerung des Fraßdrucks bedeuten und könnte verhindern, dass bestimmte Algenarten, die unter den jetzigen Bedingungen präferiert werden, in einem wärmeren Ozean überweidet werden. Zum möglichen Einfluss der Ozeanerwärmung auf die Nahrungswahl benthischer Invertebraten liegen bislang nur wenige Erkenntnisse vor, die aber andeuten, dass sich die Attraktivität von Nahrungsalgen bei steigenden Temperaturen ändern (Poore et al. 2013). Daher beschäftigt sich das GAME-Projekt 2018 mit genau dieser Fragestellung. Zurzeit werden an 8 Standorten weltweit Versuche durchgeführt, die ermitteln sollen, ob steigende Temperaturen bei Herbivoren zu einer Veränderung der Nahrungspräferenz führen. Die Ergebnisse dieser Experimente werden die GAME-Teams im Dezember 2018 an Universitäten in Norddeutschland vorstellen.

Literatur

Abram, P.K., Boivin, G., Moiroux, J., Brodeur, J., 2017. Behavioural effects of temperature on ectothermic animals: unifying thermal physiology and behavioural plasticity. *Biological Reviews*, 92: 1859–1876.

Allen AP, Gillooly JF, Brown JH (2005). Linking the global carbon cycle to individual metabolism. *Functional Ecology* 19: 202-213.

Compton TJ, Rijkenberg MJA, Drent J, Piersma T (2007). Thermal tolerance ranges and climate variability: A comparison between bivalves from differing climates. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 352: 200-211.

Dell AI, Pawar S, Savage VM (2011). Systematic variation in the temperature dependence of physiological and ecological traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108: 10591–10596.

Deutsch CA, Tewksbury JJ, Huey RB, Sheldon KS, Ghalambor CK, Haak DC, Martin PR (2008). Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105: 6668–6672.

Gillooly JF, Brown JH, West GB, Savage VM, Charnov EL (2001). Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science*, 293: 2248-2251.

Gutow L, Petersen I, Bartl K, Huenerlage K (2016). Marine meso-herbivore consumption scales faster than seaweed primary production. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 477: 80-85

Huey RB, Stevenson RD (1979). Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: a discussion of approaches. *American Zoologist*, 19: 357–366.

IPCC (2014). *Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.* (The Core Writing Team, R. K. Pachauri, & L. Meyer, Eds.).

Lemoine NP, Burkepile DE (2012). Temperature-induced mismatches between consumption and metabolism reduce consumer fitness. *Ecology*, 93: 2483–2489.

Poore AGB, Graba-Landry A, Favret M, Sheppard Brennan H, Byrne M, Dworjanyn SA (2013). Direct and indirect effects of ocean acidification and warming on a marine plant-herbivore interaction. *Oecologia* 173: 1113-1124.

R Core Team (2017). R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org>.

Root T, Price J, Hall K, Schneider S (2003). Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature* 421: 57-60.

Stevens GC 1989. The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. *American Naturalist*, 133: 240-256.

Tagliarolo M, Porri F, Scharler UM (2018). Temperature-induced variability in metabolic activity of ecologically important estuarine macrobenthos. *Marine Biology*, 165: 1–13.

Tewksbury, J.J., Huey, R.B., Deutsch, C.A., 2008. Putting the heat on tropical animals. *Science* 320: 1296–1297.

Danksagung

GAME dankt seinen Förderern im Jahr 2017 für die großartige Unterstützung. Ohne sie wäre dieses Projekt nicht möglich gewesen.



Die Teilnehmer des 15. GAME-Projektes waren Leonie Rapp (hinten), Tri Nur Sujatmiko, Isabelle Wenzel, Felicia Schmitt, Erez Yeruham, Katrin Schertenleib (2. Reihe von links nach rechts), Takaaki Hasegawa, Franz Gajewski, Luisa Düsedau, Joana Coelho Roma, Martín Munizaga Kappes und Nora Salland (vordere Reihe von links nach rechts).