

Abschlussbericht GAME XIII

Ist die Toleranz von Seeanemonen gegenüber Wärmestress eine Funktion der geographischen Breite?

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



1.0 Einleitung

Im Zuge der Erderwärmung werden sich die durchschnittlichen Wasser- und Lufttemperaturen weltweit erhöhen und auch die Temperaturspitzen während sommerlicher Hitzewellen werden höher ausfallen (Diamond et al. 2012, IPCC 2013). Dieser Effekt wird, in Abhängigkeit von der geographischen Breite, unterschiedlich stark ausgeprägt sein, wobei Weltgegenden in höheren Breiten relativ gesehen stärker betroffen sein werden (IPCC 2013). Im Zuge dieser Veränderungen werden bereits in den nächsten 100 Jahren viele Tier- und Pflanzenarten der flachen Küstenmeere zumindest phasenweise Temperaturen ausgesetzt sein, die am Rande oder bereits außerhalb ihres Toleranzbereichs liegen. Dies kann zu Veränderungen in der physiologischen Leistungsfähigkeit der Organismen führen, ihren Fortpflanzungserfolg einschränken und schließlich gar zum lokalen Aussterben führen (Pörtner 2002). Für viele warm-adaptierte Arten wird daher angenommen, dass sich ihr Verbreitungsgebiet im Zuge der Klimaerwärmung aus niedrigeren Breiten in Richtung der Pole verschieben wird, wobei unsicher ist welches Schicksal kalt-adaptierte Arten erfahren werden (Wilson et al. 2005, Sunday et al. 2012). Allerdings wird vermutet, dass Arten, die an unterschiedliche Klimate angepasst sind, auch unterschiedlich auf den Temperaturanstieg reagieren werden (Wright et al. 2009). Es wird angenommen, dass die Toleranzbreite von wechselwarmen Tieren in kälteren Regionen grundsätzlich größer ist als in wärmeren (Tewksbury et al. 2008). Dieses Konzept ist in der Literatur als „Climate Variability Hypothesis“ bekannt (Stevens 1989, Compton et al. 2007). Dieser Unterschied in der Breite der thermischen Nische geht vor allem darauf zurück, dass Tiere in den Tropen sich bereits sehr viel näher an ihrem physiologisch bedingten Toleranzmaximum befinden als Arten in den gemäßigten Breiten. Daher werden sie bei weiter steigenden Temperaturen sehr viel schneller an den Rand ihrer thermischen Nische gedrängt als ähnliche Arten, die in höheren Breiten leben (Abbildung 1).

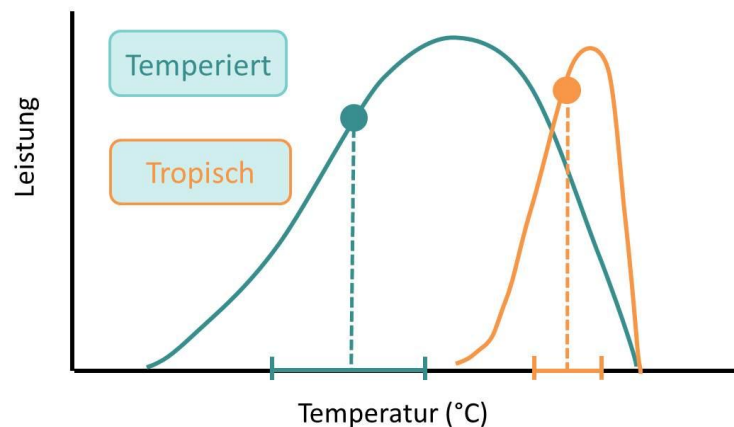


Abbildung 1: Thermotoleranz in poikilothermen Organismen aus tropischen und temperierten Breiten. Verändert nach Tewksbury et al. 2008

Diesem Modell liegt damit implizit die Überlegung zugrunde, dass ähnliche Arten, beispielsweise aus der gleichen taxonomischen Gruppe, grundsätzlich auch ähnliche Temperaturobergrenzen haben. Hierzu gibt es bislang allerdings nur wenige empirische Daten. Experimentelle Studien, in denen Temperaturtoleranzen über Klimazonen hinweg verglichen werden, fehlen für die meisten wechselwarmen Tiergruppen (aber siehe Compton et al. 2007, Stillman & Somero 2000, Sorte et al. 2011). Dies war der Ausgangspunkt für die hier vorgestellte Studie, die im Rahmen des 13. GAME-Projektes im Jahre 2015 durchgeführt wurde. An insgesamt 7 Standorten weltweit, die von 52° nördlicher bis 29° südlicher Breite reichten, wurden Experimente zur Temperaturtoleranz von Seeanemonen (Stamm: Cnidaria, Klasse: Anthozoa) durchgeführt. Diese Tiere gehören zur Gruppe der Nesseltiere und sind eng mit Korallen verwandt. Im Gegensatz zu letzteren leben Seeanemonen allerdings solitär und bilden auch keine Kalkskelette. Sie sind mit zahlreichen Arten in so gut wie allen flachen Meeresgebieten der Erde vertreten und erfüllen dort zahlreiche ökologische Funktionen. Besonders bekannt sind sie für die Symbiosen, die sie mit vielen anderen Organismen, z.T. auch mit Wirbeltieren, bilden. Für diese Studie boten sich Seeanemonen als Modellorganismen an, weil sie aufgrund ihrer sessilen Lebensweise steigenden Wassertemperaturen, beispielsweise während einer sommerlichen Hitzewelle, nicht ausweichen können. Außerdem sind sie leicht in Hälterung zu nehmen und tolerieren Laborbedingungen in der Regel sehr gut. Für die Versuche im Rahmen des

GAME-Projektes wurden in der Hauptsache kleinwüchsige Arten ausgewählt, die zudem oft in großen Mengen auftreten. Ziel der Untersuchung war es die Toleranzobergrenze der verschiedenen Arten zu ermitteln, also die maximale Temperatur, unter der Tiere über einen Zeitraum von Wochen hinweg noch überleben können. In dieser Studie wurde also Mortalität als das entscheidende Kriterium zur Definition der Thermotoleranz herangezogen. Nach dem Ermitteln der Maximaltemperatur wurde dann berechnet um wie viel Grad diese von der langjährigen, jahreszeitlichen Durchschnittstemperatur im jeweiligen Habitat abweicht und dieser Temperaturbereich wurde als die obere Toleranzbreite interpretiert. In einer abschließenden globalen Analyse wurde die Hypothese getestet, dass diese Toleranzbreite mit der geographischen Breite abnimmt.

2.0 Material und Methoden

2.1 Standorte und Arten

Das 13. GAME-Projekt wurde an insgesamt 7 Standorten weltweit durchgeführt. Dies waren (von West nach Ost) Coquimbo in Chile, Niterói in Brasilien, Funchal auf Madeira/Portugal, Bangor in Wales, Haifa in Israel, Bogor auf Java/Indonesien und Akkeshi in Japan und (Abbildung 2). Hierzu wurden an allen Standorten, außer in Haifa, jeweils 2 Anemonenarten gesammelt und in Hälterung genommen (Tabelle 1). Diese stammten entweder aus dem Subtidal, wo sie schnorchelnd gesammelt wurden, oder dem Gezeitenbereich, in dem sie zumeist in Felstümpeln gefunden wurden. Die Tiere wurden vorsichtig mit einem Messer oder Spatel vom Untergrund abgekratzt und dann ins jeweilige Meerwasserlabor transportiert. Dort wurden sie zunächst an die Laborbedingungen akklimatisiert.



Abbildung 2: Standorte des 13. GAME-Projektes.

Tabelle 1: Die Versuche im Rahmen des 13. GAME-Projektes wurden mit insgesamt 9 Seeanemonenarten durchgeführt. Im Falle von *Diadumene lineata* wurden 3 Populationen beprobt, im Falle von *Anemonia melanaster* 2 und im Falle von *Aiptasia diaphana* ebenfalls 2.

Art	Standort
<i>Actinia equina</i>	Isle of Anglesey, Wales
<i>Aiptasia diaphana</i>	Madeira, Portugal
<i>Aiptasia diaphana</i>	Haifa, Israel
<i>Aiptasia sp.</i>	Palabuhan Ratu, Indonesien
<i>Anemonia alicemartinae</i>	Coquimbo, Chile
<i>Anemonia melanaster</i>	Niterói, Brasilien; Madeira, Portugal
<i>Anemonia viridis</i>	Isle of Anglesey, Wales
<i>Anthothoe chilensis</i>	Coquimbo, Chile
<i>Diadumene lineata</i>	Akkeshi/Tokio (beide Japan); Niterói, Brasilien
<i>Diadumene sp.</i>	Palabuhan Ratu, Indonesien
<i>Metridium senile</i>	Abashiri, Japan

2.2 Versuchsdesign

Zielsetzung der Versuche war es, für die jeweilige Seeanemonenart das obere Ende des Temperaturtoleranzbereichs zu ermitteln. Dies wurde in zwei voneinander getrennten experimentellen Schritten erreicht, wobei in beiden der gleiche methodische Ansatz benutzt wurde. Hierfür wurde die Temperatur des Wassers in dem die Tiere gehalten wurden schrittweise erhöht, bis eine vorher festgelegte Zieltemperatur erreicht war. Dann wurde in einer mehrwöchigen Versuchsphase, in der die Temperatur auf dem vorher eingestellten Niveau konstant gehalten wurde, die Überlebenszeit der Tiere innerhalb der einzelnen Stufen (siehe unten) gemessen. Bezugspunkt

der für das Experiment gewählten Temperaturstufen war die langjährige mittlere Wassertemperatur der Monate Juni bis August ($X^{\circ}\text{C}$) an dem Standort an dem die Tiere gesammelt wurden. Im ersten der beiden experimentellen Schritte wurde die Temperatur dabei in sehr weiten Schritten erhöht, um zunächst einmal den Bereich einzugrenzen, in dem die kritische Temperatur liegt. Hierfür wurden folgende Temperaturstufen gewählt: $X^{\circ}\text{C} + 4^{\circ}\text{C}$, $X^{\circ}\text{C} + 8^{\circ}\text{C}$, $X + 12^{\circ}\text{C}$ und $X^{\circ}\text{C} + 16^{\circ}\text{C}$. Die Temperatur wurde schrittweise um 2°C pro Tag erhöht, um den Tieren Zeit zu geben, sich, soweit physiologisch möglich, an die steigenden Temperaturen anzupassen. Dementsprechend mussten die Tiere in den einzelnen Behandlungsstufen unterschiedlich lange akklimatisiert werden (Abbildung 3). Der zeitliche Ablauf der Experimente wurde so geplant, dass die Akklimatisierung für alle experimentellen Gruppen am gleichen Tag abgeschlossen war. Die Replikatzahl pro Gruppe lag für beide Versuche zwischen 10 und 15 Individuen, die jeweils in Einzelgefäßen gehalten wurden (siehe 2.3). Die Dauer des ersten Telexperiments betrug 21 Tage.

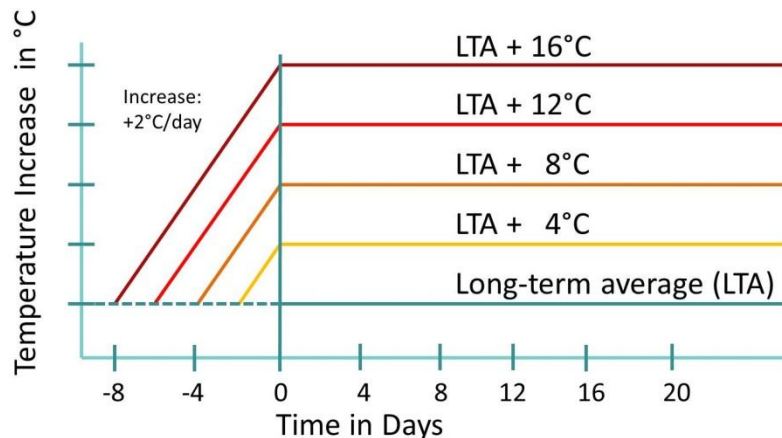


Abbildung 3: Die Akklimatisierung an die verschiedenen Temperaturregime erfolgte für alle experimentellen Gruppen mit der gleichen Rate. Daraus ergaben sich verschieden lange Akklimatisierungsphasen, die zeitlich gestaffelt waren. Dadurch erreichten alle Gruppen ihre jeweilige Zieltemperatur am selben Tag.

In ersten experimentellen Schritt wurde der Temperaturbereich (z.B. zwischen $X^{\circ}\text{C} + 4^{\circ}\text{C}$ und $X^{\circ}\text{C} + 8^{\circ}\text{C}$) ermittelt, in dem die kritische Temperatur liegt. In einem zweiten Ansatz, der methodisch identisch war, wurde nun dieser Bereich stärker aufgelöst, wobei die kleinstmöglichen Temperaturschritte, die sich technisch realisieren ließen, je nach Standort 1°C bzw. 2°C umfassten.

Für das oben angeführte Beispiel würden sich also Stufen von $X^{\circ}\text{C} + 4^{\circ}\text{C}$, $X^{\circ}\text{C} + 5^{\circ}\text{C}$, $X^{\circ}\text{C} + 6^{\circ}\text{C}$, $X^{\circ}\text{C} + 7^{\circ}\text{C}$ und $X^{\circ}\text{C} + 8^{\circ}\text{C}$ ergeben. Dieser Versuch wurde über einen Zeitraum von 42 Tagen hinweg durchgeführt und dann wurde die Toleranzobergrenze als die jeweils niedrigste Temperatur identifiziert bei der mehr als 50% der Versuchstiere innerhalb des Versuchszeitraums starben. Ausgehend von dieser Temperatur wurde dann für jede der untersuchten Arten die maximale, noch tolerierte Abweichung von der langjährigen mittleren Wassertemperatur berechnet. Diese Werte wurden für die Globalanalyse herangezogen, für die sie als Funktion der geographischen Breite statistisch modelliert wurden (siehe 2.5).

2.3 Versuchsaufbau

Um die verschiedenen Temperaturregime zu realisieren, wurden an den Standorten Wasserbäder eingerichtet, die mit Hilfe von Aquarienheizstäben erwärmt wurden. Thermoregulatoren erlaubten es die Wassertemperatur auf $1^{\circ}\text{C} - 2^{\circ}\text{C}$ genau einzustellen. Zudem wurden in jedem Wasserbad Thermologger platziert, die es ermöglichten nachzuvollziehen, ob die angestrebte Temperatur auch erreicht und konstant beibehalten wurde. Umwälzpumpen sorgten dafür, dass sich keine Temperaturgradienten oder Schichtungen ausbilden konnten. Die Seeanemonen, die zum überwiegenden Teil zu kleinwüchsigen Arten gehörten ($< 5\text{ cm}$), wurden einzeln in kleine Plastik- oder Glasbehälter (200 – 600 ml) gesetzt, die an ein Seewasserdurchflusssystem angeschlossen wurden, das auch die Sauerstoffversorgung gewährleistete. Zudem wurde die Wasserqualität regelmäßig überprüft, in dem die Nitrit-, Nitrat- und Ammoniumkonzentration gemessen wurde. Die Behälter wurden so in den Wasserbädern platziert, dass kein Wasser aus der Umgebung in die Versuchseinheiten gelangen konnte (Abbildung 4). Während der Akklimatisierung und der Versuche wurden die Anemonen regelmäßig mit Nauplien des Salinenkrebses *Artemia salina* gefüttert, die eigens dafür aus Dauereiern herangezüchtet wurden.

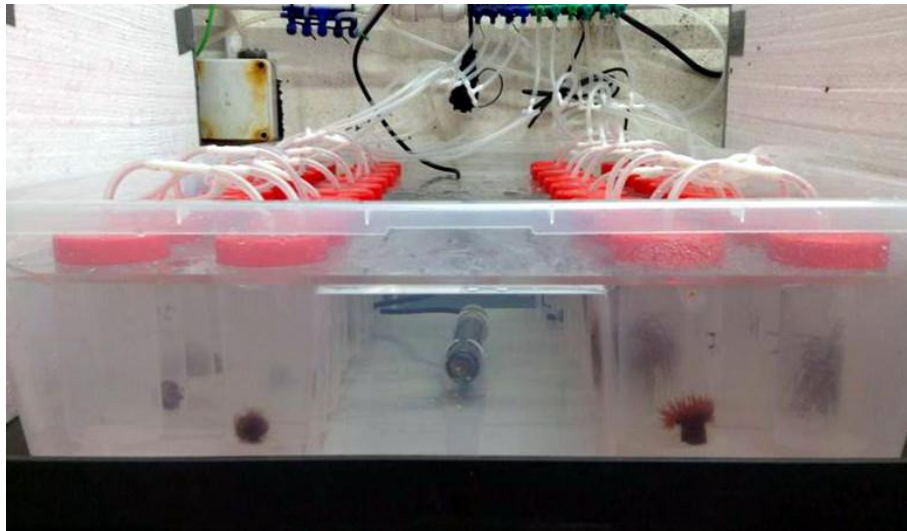


Abbildung 4: Wasserbad mit experimentellen Einheiten. Der Versuchsaufbau war an allen Standorten identisch.

2.4 Antwortvariablen

Die Hauptantwortvariable für die Bestimmung der oberen Toleranzgrenze war die Überlebensrate der Tiere während des Versuchs. Hierfür wurden die Versuchsbehälter mindestens einmal am Tag inspiziert. Da Seeanemonen sehr zart gebaute Organismen sind, die über kein äußeres Skelett wie beispielsweise eine Schale verfügen, gehen sie nach dem Absterben sehr schnell in Auflösung über. Sobald Anzeichen hierfür beobachtet wurden, wurde das entsprechende Tier als tot gewertet und der Zeitpunkt der Beobachtung wurde dokumentiert.

Darüber hinaus wurden während der Versuche zahlreiche weitere Antwortvariablen erhoben, die die Bereiche Physiologie, Morphologie und Verhalten abdecken: Respiration, Wachstum, Motilität, Habitus, Kontraktionsstatus und Anheftungsvermögen. Diese dienten ebenfalls dazu, Effekte der Wärmestressbehandlung auf die Tiere zu dokumentieren, wurden aber nicht für die Globalanalyse herangezogen und werden daher hier auch nicht dargestellt.

2.5 Statistische Auswertung

Für die globale Analyse wurden die absoluten maximalen Abweichungen (in °C) von der Durchschnittstemperatur, die, dem oben genannten Kriterium folgend, von den Seeanemonen noch

toleriert wurden, herangezogen. Diese wurden dann als Funktion von 4 Vorhersagevariablen modelliert: ‚Geographische Breite‘ (kontinuierlich), ‚Habitat‘ (kategorial mit den Stufen ‚Subtidal‘ und ‚Intertidal‘), ‚Gewicht‘ (kontinuierlich) und dem ‚Invasionsstatus‘ (kategorial mit den Stufen ‚nativ‘ und ‚nicht-nativ‘). Hierzu wurde ein ANCOVA-Modell gerechnet, nach dessen Simplifizierung durch Eliminierung der insignifikanten Terme noch die Prädiktoren ‚Geographische Breite‘ und ‚Habitat‘ verblieben. Die Testvoraussetzungen der Normalverteilung und der Varianzhomogenität wurden mit Hilfe von Residualplots verifiziert. Alle Analysen wurden mit der freien Statistik-Software R vorgenommen (R Core Team 2014).

3.0 Ergebnisse und Diskussion

In allen Fällen ist es den Teams gelungen, die obere Grenze des Temperaturtoleranzbereichs – dem für diese Studie gewählten Kriterium folgend- zu identifizieren. Erstaunlicherweise variierten die gefundenen Obergrenzen nicht besonders stark zwischen den untersuchten Arten. Das Temperaturtoleranzmaximum lag im Mittel bei 31,5 °C, wobei die Standardabweichung nur 3,13°C betrug. Diese Beobachtung lässt vermuten, dass die maximale Thermotoleranz in dieser Tiergruppe sehr allgemeinen physiologischen Beschränkungen unterliegt, die auch dann greifen, wenn die Tiere an ganz unterschiedliche Klimate angepasst sind. Dies widerspricht der weit verbreiteten Annahme, dass poikilotherme Arten aus den Tropen generell ein höheres Temperaturtoleranzlimit aufweisen als solche aus nichttropischen Gebieten bzw. dass das Temperaturtoleranzlimit eine positive Funktion der Umgebungstemperatur ist (Stillman & Somero 2000, Sorte et al. 2011). Was zu dem auffällt ist, dass die Seeanemonen wenig inter-individuelle Variabilität hinsichtlich ihrer Thermotoleranz aufwiesen, d.h. innerhalb der Versuchsgruppen gab es kaum Unterschiede zwischen den Tieren hinsichtlich ihrer Fähigkeit bei erhöhten Umgebungstemperaturen zu überdauern. Dies hatte auch zur Folge, dass die Tiere ab einem bestimmten Schwellenwert auch auf kleinste Anstiege in der Umgebungstemperatur sehr deutlich reagierten. Dies ist in den Abbildungen 5a-c für die Arten *Aiptasia* sp. (untersucht in Indonesien), *Anemonia melanaster* (Brasilien) und *Diadumene lineata* (Japan) illustriert. Die hier gezeigten Kaplan-Meier-Kurven visualisieren die Sterblichkeit der Tiere

unter den verschiedenen, in den Experimenten realisierten Temperaturregimen für die Versuchsdauer von 42 Tagen. Im Falle von *Aiptasia* sp. überlebten alle Individuen einen 42-tägigen Hitzestress von 33°C, während bei nur einem Grad mehr die Hälfte der Tiere nach 20 Tagen gestorben war. Bei einem weiteren Grad mehr starben alle Individuen dann in weniger als 10 Tagen.

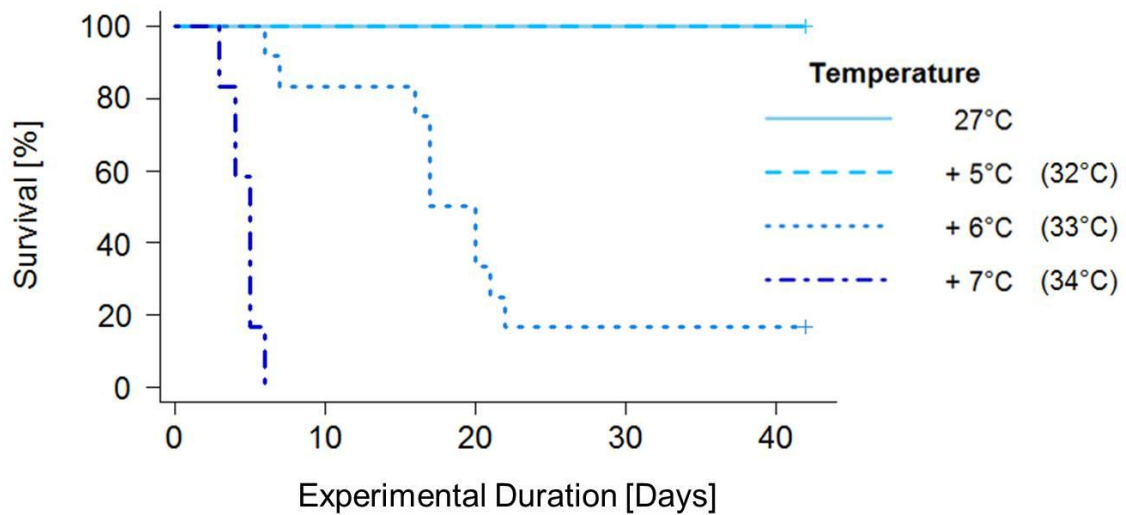


Abbildung 5a: Überleben der Seeanemone *Aiptasia* sp. aus Indonesien unter verschiedenen Temperaturregimen. Die mittlere Umgebungstemperatur an diesem Standort im Versuchszeitraum betrug 27°C.

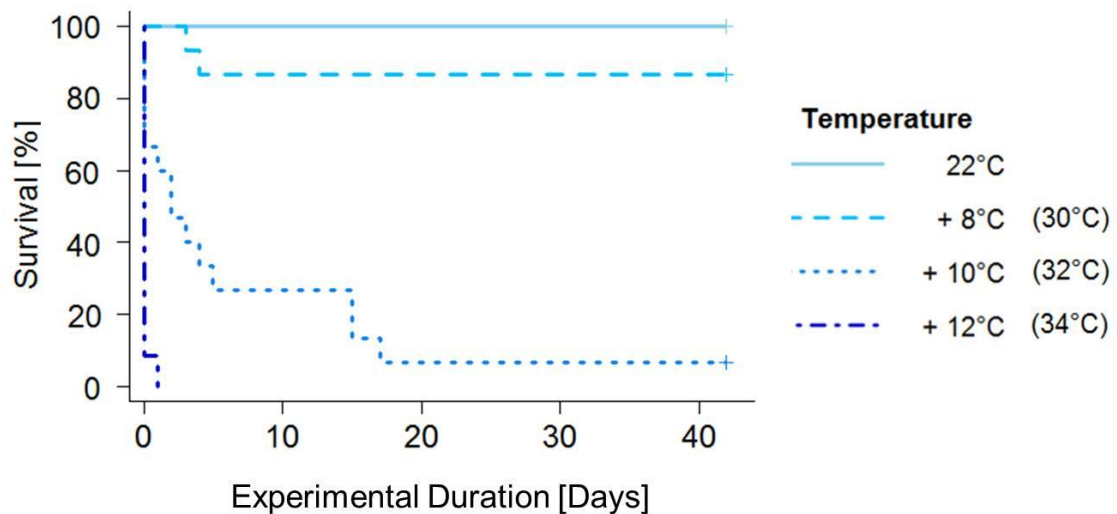


Abbildung 5b: Überleben der Seeanemone *Anemonia melanaster* aus Brasilien unter verschiedenen Temperaturregimen. Die mittlere Umgebungstemperatur an diesem Standort im Versuchszeitraum betrug 22°C.

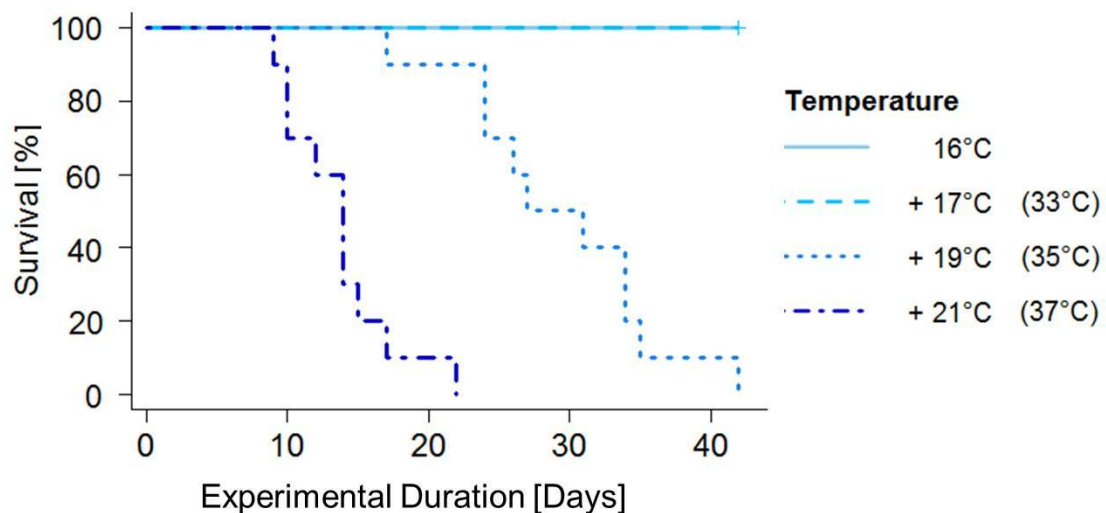


Abbildung 5c: Überleben der Seeanemone *Diadumene lineata* unter verschiedenen Temperaturregimen. Die mittlere Umgebungstemperatur an diesem Standort im Versuchszeitraum betrug 16°C.

Diese Beobachtung ist erstaunlich, vor allem weil sie in ähnlicher Form bei allen untersuchten Arten, bzw. bei verschiedenen Populationen der gleichen Art, gemacht wurde. Sie widerspricht erst einmal unseren gängigen Vorstellungen von genetisch bedingter Variabilität zwischen Individuen der gleichen Art, die grundsätzlich einen wichtigen Motor der Evolution darstellt. Ungünstige Umweltbedingungen, wie der in dieser Studie applizierte Hitzestress, üben einen Selektionsdruck aus der intolerante Genotypen langfristig aus dem Genpool einer Population entfernen bzw. die Frequenz toleranter Genotypen erhöhen sollte. Durch solche Drücke können genetische und auch phänotypische Unterschiede zwischen Populationen entstehen, die langfristig auch zur Bildung neuer Arten führen können. Wenn genetische Variabilität hinsichtlich der Toleranz gegenüber einem Stressor innerhalb einer Population fehlt, kann dieser wichtige Mechanismus nicht greifen. Dies kann auch bedeuten, dass eine Population sich nicht an sich verändernde Umweltbedingungen anpassen kann und durch Umwälzungen, wie sie beispielsweise im Zuge des Klimawandels auftreten werden, ausgelöscht wird. Woran kann es liegen, dass die im Rahmen dieses Projektes untersuchten Populationen so wenig Variabilität aufwiesen? Eine geringe genetische Variabilität gegenüber Hitzestress könnte einerseits ein Charakteristikum der ganzen Tiergruppe sein. Zu dieser Annahme gibt es in der Literatur jedoch keine weiteren Befunde und sie erscheint auch nicht schlüssig, denn

Seeanemonen besiedeln thermisch sehr variable Habitate. So finden sie sich regelmäßig in Felswatthabitaten, die während Niedrigwasser gänzlich trockenfallen, und in Gezeitentümpeln. Beide Lebensräume können extreme Temperaturschwankungen erfahren. Es erscheint nicht plausibel, dass eine Gruppe die evolutiv eine hohe Flexibilität hinsichtlich ihrer thermischen Nische aufweist, eine generell geringe Variabilität in ihrer Toleranz aufweisen soll.

Andererseits besteht die Möglichkeit, dass die GAME-Teams klonale Populationen beprobt haben, bei denen alle Individuen genetisch identisch sind und daher keine Variabilität aufweisen können. Dies ist nicht unwahrscheinlich, denn alle der untersuchten Arten besitzen die Fähigkeit sich mit zum Teil großer Geschwindigkeit asexuell fortzupflanzen. Dadurch können geeignete Habitate durch ein Startindividuum besiedelt werden, dass sich dann mit einer hohen Rate teilt. Umliegendes freies Substrat kann dann in kurzer Zeit von einer dichten, aus Klonen bestehenden Population okkupiert werden. Zwar haben alle Teams durch die Beprobung räumlich getrennter Orte in einem Gebiet (beispielsweise einem Hafenbecken) versucht, diese Möglichkeit auszuschließen, aber es war im Rahmen dieses Projektes nicht möglich mit genetischen Methoden zu verifizieren, ob dies auch Erfolg hatte. Es ist weitestgehend unklar wie groß klonale Populationen innerhalb dieser Tiergruppe werden können und es ist daher nicht ausgeschlossen, dass lokale oder sogar regionale Populationen nur genetisch identische Individuen aufweisen, die auf ein Ursprungsindividuum zurückgehen. Dieses Szenario würde die im Rahmen dieses Projektes gemachten Beobachtungen gut erklären. Aufschluss hätte nur eine genetische Analyse aller Individuen von einem Standort geben können und dies war aus technischen und finanziellen Gründen nicht möglich.

Die Tatsache, dass die Toleranzobergrenze bei den verschiedenen Arten von Seeanemonen sehr ähnlich war, bedeutet automatisch, dass der maximale von den Tieren tolerierte Anstieg der Umgebungstemperatur eine Funktion der geographischen Breite ist. Je kälter die Umgebung aus der eine Art oder eine Population stammt ist, desto größer ist die Temperaturzunahme, die von der Art toleriert wird. Dies ist eine direkte Bestätigung der ‚Climate Variability Hypothesis‘, wie sie von Stevens (1989) formuliert wurde. Die statistische Analyse zeigte, dass von den 4 gewählten

Prädiktoren für die Thermotoleranz (‚Geographische Breite‘, ‚Habitat‘, ‚Gewicht‘ und ‚Invasionsstatus‘) nur 2 einen signifikanten Einfluss haben (Tabelle 2). Dies waren die geographische Breite und das Habitat (Subtidal/Intertidal) in dem die Individuen einer Art gesammelt wurden. Beide Prädiktoren zusammen erklären 65% der Varianz in der beobachteten Thermotoleranz. Wie Abbildung 6 zeigt, war die Zunahme der Thermotoleranz mit der geographischen Breite für die beiden Habitattypen unterschiedlich: Intertidalarten zeigten eine stärkere Zunahme der Toleranz mit der geographischen Breite als Arten aus dem Subtidal. Das mag vor allem damit zu tun haben, dass subtidale Habitate viel geringeren diurnalen wie auch annuellen Temperaturschwankungen ausgesetzt sind als solche im Intertidal.

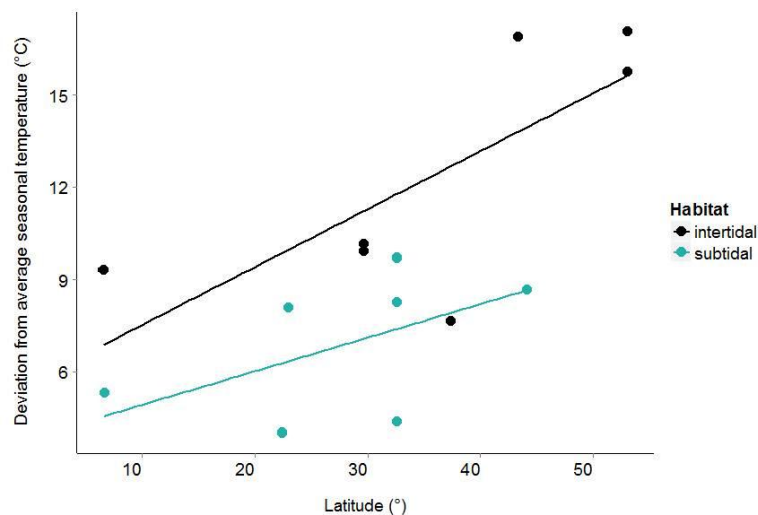


Abbildung 6: Temperaturtoleranz der im Rahmen des Projektes untersuchten Seeanemonenarten/populationen als Funktion der geographischen Breite und des Ursprungshabitats.

Tabelle 2: Einfluss der geographischen Breite und des Habitats (Intertidal/Subtidal) auf die Thermotoleranz verschiedener Seeanemonenarten. Ergebnisse einer Kovarianzanalyse.

Varianzquelle	Quadratsummen	df	F	p
Geogr. Breite	62.6	1	9.6	0.01
Habitat	56.6	1	8.6	0.01
Residuen	72	11		

Bislang gibt es nur wenige experimentelle Untersuchungen, die die Thermotoleranz in Invertebraten über verschiedene Breitengrade hinweg verglichen haben. Compton et al. (2007) verglichen den Temperaturtoleranzbereich von 10 Muschelarten aus einem Gezeitenhabitat im westlichen Australien mit dem von 8 Arten aus dem niederländischen Wattenmeer. Auch diese Studie, die im Gegensatz zum GAME-Projekt auf 2 Breitengrade beschränkt war, konnte die ‚Climate Variability Hypothesis‘ bestätigen, in dem sie zeigte, dass das ‚Toleranzfenster‘ der Arten aus dem gemäßigten Europa größer war als das der Arten aus dem tropischen Australien. Ähnlich gelagerte Studien, wie die von Stillman & Somero (2000) und Sorte et al. (2011), die ebenfalls Arten und Populationen von unterschiedlichen Standorten miteinander verglichen, fanden, dass das Temperaturtoleranzmaximum in marinen Invertebraten (Krebstiere und Mollusken) eine positive Funktion der Umgebungstemperatur ist. Dies konnte im Rahmen dieser Studie nicht bestätigt werden, denn im Falle der Seeanemonen fand sich kein signifikanter Zusammenhang zwischen der Umgebungstemperatur und der Toleranzobergrenze (Abbildung 7). Auch der vorhandene Trend, der in diese Richtung geht, ist nur schwach ausgeprägt.

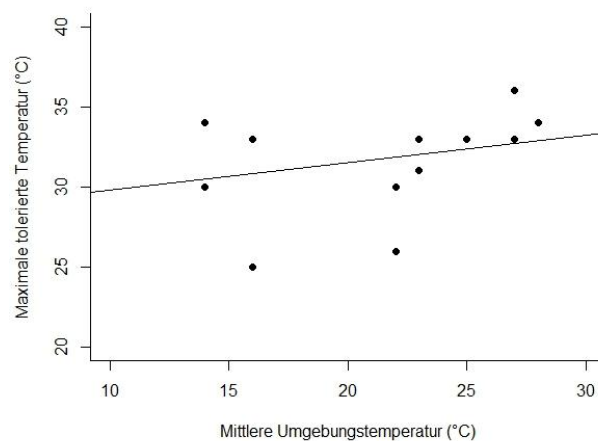


Abbildung 7: Die maximale, von den Seeanemonen tolerierte Temperatur als Funktion der entsprechenden mittleren Umgebungstemperatur (Monate Juni-August) an den verschiedenen Standorten. Die Regression war insignifikant: $R^2 = 0.013$, $F = 1.167$, $p = 0.301$.

Diese Studie ist eine der wenigen empirischen Belege für die Stimmigkeit der ‚Climate Variability Hypothesis‘ und wurde mit Vertretern einer marinen Tiergruppe durchgeführt für die es bislang nur wenige Informationen hinsichtlich ihrer Temperaturtoleranz gab. Über diesen Erkenntnisgewinn hinaus erlaubt ein Vergleich der identifizierten Toleranzobergrenzen mit den Vorhersagen der Modelle, die dem IPCC (2013) zugrunde liegen, es, Aussagen über den möglichen Einfluss des Klimawandels auf die Verbreitung der untersuchten Arten zu treffen. Diese müssen naturgemäß vage bleiben, denn in dieser Studie konnte nur eine Komponente der Temperaturtoleranz, nämlich das Überleben unter einem kurzzeitigen Hitzestress, untersucht werden und Aspekte wie mögliche Auswirkungen auf den Fortpflanzungserfolg wurden außen vor gelassen. Zudem kann nicht berücksichtigt werden, ob über längere Zeiträume hinweg nicht doch eine genetische Anpassung an höhere als die von uns ermittelten Temperaturen stattfinden kann. Vergleicht man die im Rahmen dieser Studie ermittelten Toleranzobergrenzen mit dem bis zum Ende des 21. Jahrhunderts vorhergesagten mittleren Temperaturanstieg so zeigt sich, dass die Seeanemonenarten, die in Brasilien, Israel, Indonesien und im südlichen Japan untersucht wurden, gegen Ende des Jahrhunderts Temperaturregimen ausgesetzt sein werden, die sehr dicht an ihrer Toleranzgrenze liegen. Dabei werden kurzzeitige Maxima, die während sommerlicher Hitzewellen den mittleren Anstieg deutlich übertreffen können, nicht berücksichtigt. Dies könnte bedeuten, dass diese Arten

lokal aussterben oder in größere Wassertiefen ausweichen müssen. Insofern ist eine Veränderung in der Diversität und eventuell auch in der Funktionsweise der von uns untersuchten Küstenökosysteme im Zuge des Klimawandels zu erwarten.

Literatur

Diamond, Sarah E et al. 2012. "Who Likes It Hot? A Global Analysis of the Climatic, Ecological, and Evolutionary Determinants of Warming Tolerance in Ants." *Global Change Biology* 18: 448–56.

IPCC. 2013. "Climate Change 2013 - The Physical Science Basis. Working Group I Contribution to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change." *Cambridge University Press*: 1535 pp.

Pörtner, H., 2002. Climate variations and the physiological basis of temperature dependent biogeography: Systemic to molecular hierarchy of thermal tolerance in animals. *Comparative Biochemistry and Physiology - A Molecular and Integrative Physiology*, 132, pp.739–761.

R Core Team. 2014. "R: A language and environment for statistical computing." *R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria*.

Sorte, Cascade J B, Sierra J Jones, and Luke P Miller. 2011. "Geographic Variation in Temperature Tolerance as an Indicator of Potential Population Responses to Climate Change." *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 400: 209–17.

Stevens, George C. 1989. "The Latitudinal Gradient in Geographical Range: How so Many Species Coexist in the Tropics." *The American Naturalist* 133(2): 240–56.

Stillman, J H, and G N Somero. 2000. "A Comparative Analysis of the Upper Thermal Tolerance Limits of Eastern Pacific Porcelain Crabs, Genus *Petrolisthes*: Influences of Latitude, Vertical Zonation, Acclimation, and Phylogeny." *Physiological and Biochemical Zoology* 73(2): 200–208.

Sunday. 2012. "Thermal Tolerance and the Global Redistribution of Animals." *Nature Climate Change* 2: 686–90.

Tewksbury, Joshua J, Raymond B Huey, and Curtis A Deutsch. 2008. "Putting the Heat on Tropical Animals." *Science* 320: 1296–97.

Wilson, R.J., Gutierrez, D., Gutierrez, J., Martinez, D., Agudo, R. & Monserrat, V.J. (2005). Changes to the elevational limits and extent of species ranges associated with climate change. *Ecol. Lett.*, 8, 1138–1146.

Wright, S. Joseph, Helene C Muller-Landau, and Jan Schipper. 2009. "The Future of Tropical Species on a Warmer Planet." *Conservation Biology* 23(6): 1418–26.

Danksagung

Die GAME-Teilnehmer und das GAME-Team danken der Lighthouse Foundation und den unten aufgeführten Förderern sehr herzlich für die großzügige Unterstützung im Jahr 2015. Durch Ihr umfangreiches Engagement konnten 14 Studierende am Programm teilnehmen und Daten an 7 Standorten gesammelt werden.



Abbildung 8: Die Teilnehmer des 13. GAME-Projektes waren (von links hinten nach rechts vorne): Ilias Loukopoulos, Carola Schuller, Miriam Hansen, Anna Dewert, Sara Dolittle Llanos, Thea Hamm, Sonia Morón, Susanne Schäfer, Prehadi Prehadi, Carolina da Silva, José Luis Suárez, Haruka Yamaguchi, Marie-Luise Vollbrecht, Sebastian Bicking.

GAME dankt seinen Förderern 2015



Sampling and measuring

