

VU Research Portal

Feeling the Heat

Franken, O.

2019

document version

Publisher's PDF, also known as Version of record

[Link to publication in VU Research Portal](#)

citation for published version (APA)

Franken, O. (2019). *Feeling the Heat: Effects of extreme climatic events on species performance, interactions and community composition*.

General rights

Copyright and moral rights for the publications made accessible in the public portal are retained by the authors and/or other copyright owners and it is a condition of accessing publications that users recognise and abide by the legal requirements associated with these rights.

- Users may download and print one copy of any publication from the public portal for the purpose of private study or research.
- You may not further distribute the material or use it for any profit-making activity or commercial gain
- You may freely distribute the URL identifying the publication in the public portal ?

Take down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

E-mail address:

vuresearchportal.ub@vu.nl

Samenvatting

Eén van de effecten van klimaatverandering is een toename in de frequentie, intensiteit en duur van extreme omstandigheden. Deze extremen, zoals bijvoorbeeld hittegolven, zijn ecologisch gezien erg belangrijk omdat ze vaak plotseling en zonder merkbare aanleiding plaatsvinden, waardoor soorten geen tijd hebben om zich aan te passen of om naar een meer gematigde locatie te vertrekken. Hierdoor is de kans groot dat tijdens deze extremen fysiologische limieten van de soorten overschreden worden. Dit kan vervolgens leiden tot een verandering in prestatie van de soorten (denk aan overleving, groei en reproductie), in interacties tussen soorten, in de samenstelling van de levensgemeenschap en als gevolg hiervan op het functioneren van het hele ecosysteem. Begrijpen, en misschien zelfs voorspellen, hoe ecologische levensgemeenschappen beïnvloed worden door klimatologische extremen is daarom een ontzettend belangrijk ecologisch vraagstuk. In dit proefschrift heb ik onderzocht hoe we dit begrip over het effect van klimaatextremen op levensgemeenschappen van in en op de bodem levende geleedpotigen beter kunnen begrijpen. Eén van de moeilijkheden is dat soorten enorm divers zijn. Zeker in de bodem kun je op een klein oppervlak veel verschillende soorten tegenkomen. Aangezien deze soorten kunnen verschillen in hun tolerantie voor abiotische stressoren, is het waarschijnlijk dat ze bij blootstelling aan deze stressoren niet allemaal op dezelfde manier zullen reageren. Om de verschillende soorten toch met elkaar te kunnen vergelijken heb ik in dit proefschrift een eigenschapsbenadering gebruikt, waarbij ik een relevante eigenschap heb gemeten die een indicatie verstrekt van de gevoeligheid voor een bepaalde stressor. In dit geval was dat de Kritieke Maximale Temperatuurslimiet (KMT), welke een indicatie geeft voor de gevoeligheid van blootstelling aan hoge temperaturen. Vervolgens heb ik deze eigenschap gebruikt in methodes variërende van veld- en laboratoriummanipulaties tot computersimulaties, om zo een beter begrip te krijgen van de effecten van klimaatextremen op levensgemeenschappen van ongewervelde dieren in de bodem.

In hoofdstuk 2 heb ik getest of verschillende typen van klimaatextremen, zoals hittegolven, periodes van kou, droogte, zware regenval en overstroming door zeewater rechtstreeks met elkaar vergeleken kunnen worden. Daarnaast is deze studie gebruikt om te testen welke abiotische factoren het belangrijkste zijn om verschuivingen in soortensamenstelling van de levensgemeenschap te kunnen begrijpen. Om dit te kunnen doen, hebben we het groene strand van Schiermonnikoog bemonsterd. We hebben meer dan twee jaar lang, elke zes weken op twee locaties en in drie vegetatietypes bodemonsters genomen. Uit deze monsters zijn alle dieren geëxtraheerd en vervolgens geïdentificeerd en geteld onder een binoculair. Deze dataset met informatie over de soortensamenstelling is vervolgens gekoppeld aan klimatologische data van het dichtstbijzijnde meteorologisch station, zodat we konden testen of de verschillen in levensgemeenschap groter zouden zijn als er zich in de periode tussen twee bemonsteringen een extreme klimatologische situatie had voorgedaan, ten opzichte van periodes waarin deze extremen niet plaatsvonden. Dit verwachte patroon hebben we in deze studie niet kunnen aantonen, maar de methode

waarop deze patronen getest kunnen worden is veelbelovend aangezien de effecten van verschillende klimaatextremen rechtstreeks met elkaar vergeleken kunnen worden. We moedigen daarom andere onderzoekers die in het bezit zijn van ecologische lange-termijn datasets aan om hun data ook op deze manier te testen. Een belangrijke bevinding in dit hoofdstuk is dat met name temperatuur een belangrijke relatie vertoont met veranderingen in de soortensamenstelling van de levensgemeenschap. Op basis van deze bevinding zijn de volgende hoofdstukken met name gericht op de effecten van temperatuur, en in het bijzonder op de effecten van hittegolven.

In hoofdstuk 3 beschrijven we een veldexperiment waarin we stukken van het groene strand hebben blootgesteld aan een hittebehandeling, om zo hittegolven na te bootsen. Na de verhittingsperiode hebben we de meest dominante soorten uit zowel de verwarmde stukken grond (behandeling) als de onverwarmde stukken grond (controle) verzameld om hun Kritieke Maximale Temperatuurslimiet (KMT) te bepalen op het niveau van het individu. De blootstelling aan hoge temperaturen heeft niet geleid tot een hogere KMT, wat mogelijk was geweest door zowel fenotypische plasticiteit als natuurlijke selectie. Wat we daarentegen vonden is dat er veel variatie is in tolerantie binnen (intraspecifiek) en tussen (interspecifiek) soorten. Met name de meest dominante prooi *Isotoma riparia* (een springstaart), had een veel lagere tolerantie voor hoge temperaturen dan zijn meest dominante predatoren: spinnen van de families Linyphiidae (dwergspinnen) en Lycosidae (wolfspinnen). Dit verschil in tolerantie kan daarom leiden tot veranderingen in de soortensamenstelling van de levensgemeenschappen en de interacties tussen soorten als deze blootgesteld worden aan extreme klimaatomstandigheden.

Dit verschil in tolerantie voor hoge temperaturen hebben we vervolgens verder onderzocht in hoofdstuk 4. In dit hoofdstuk hebben we getest of de verschillen die we hebben gemeten aan de fysiologische eigenschap van de soorten (de KMT) gekoppeld kunnen worden aan hoe soorten presteren, en of deze verschillen vervolgens invloed hebben op de interacties tussen soorten als ze worden blootgesteld aan hittegolven. Om dit te kunnen doen hebben we intacte bodemmonsters van het groene strand van Schiermonnikoog meegenomen naar het laboratorium en hieruit de dieren verwijderd. Vervolgens hebben we vier verschillende soortencombinaties in de bodemmonsters geïntroduceerd. De basis van elke soortencombinatie was de prooi *I. riparia* met daarbij: i) geen predator, ii) een dwergspin (Linyphiidae), iii) een wolfspin (Lycosidae) of iv) beide spinnen als predator. De bodemmonsters met toegevoegde soortencombinaties zijn vervolgens verdeeld over drie hittegolf behandelingen: een controle die continue op 15°C werd gehouden, een behandeling waarbij de temperatuur overdag gedurende acht uren naar 25°C werd gebracht (een milde hittegolf) en een behandeling waarbij de temperatuur overdag naar 35°C werd gebracht (een intense hittegolf). Hierbij vonden we dat *I. riparia*, de soort met de laagste tolerantie voor hoge temperaturen inderdaad negatieve effecten van de hoge

temperaturen ondervond, met zowel een verminderde overleving als een reductie in groei. Het tegenovergestelde patroon werd gevonden voor de meest hitte tolerante soort, de wolfspin *Pardosa purbeckensis*, welke een toename in groeisnelheid liet zien. Daarbij hadden we verwacht een interactie te vinden tussen effecten van de hoge temperatuur en van predatie op de overleving van *I. riparia*, aangezien er voor de toename in groeisnelheid van de predator meer energie nodig was, en *I. riparia* überhaupt al een hogere mortaliteit had bij de hoogste temperatuur. In plaats van een interactie vonden we echter een additief effect. Dit kan erop duiden dat de predator wellicht op de al verzwakte individuen van de populatie springstaarten jaagt om zo makkelijker aan zijn benodigde energie te komen.

Veld- en laboratoriumstudies zijn ontzettend waardevol voor het vergaren van empirische data over hoe extreme temperaturen tijdens hittegolven soorten en hun interacties kunnen beïnvloeden. Waar ze echter minder geschikt voor zijn is het uit elkaar halen van verschillende aspecten van een hittegolf. Doordat frequentie, intensiteit en duur van extreme klimaatomstandigheden intrinsiek met elkaar verbonden zijn is het erg moeilijk deze experimenteel uit elkaar te halen. Helemaal wanneer er door de vele mogelijke combinaties van deze aspecten keuzes gemaakt moeten worden omdat ruimte, tijd en apparatuur gelimiteerd zijn. Om deze aspecten toch te kunnen onderzoeken hebben we in hoofdstuk 5 een modelleerstudie uitgevoerd waarbij we een model gebruiken dat elk individu in de levensgemeenschap individueel simuleert, een zogenaamd *individual-based model* (IBM). Het IBM dat we hiervoor gebruikt hebben is WEAVER, en hierin hebben we dezelfde taxonomische groepen die we gebruikten in hoofdstuk 4 blootgesteld aan combinaties van acht verschillende intensiteiten en vier verschillende frequenties van hittegolven, in totaal dus 32 behandelingen. Uit deze '*in silico*' experimenten bleek dat de intensiteit van hittegolven in deze simulaties veel belangrijker was dan de frequentie waarmee de soorten werden blootgesteld. Alleen wanneer de intensiteit van de hittegolven in de range viel waarbij sommige individuen dit wel, en andere dit niet aan konden (de eerdergenoemde intraspecifieke variatie in tolerantie), bleek er nog een additioneel effect te zijn van de frequentie van de hittegolven. Zoals bleek uit deze studie, kan het gebruik van dit soort modellen erg nuttig zijn om een beter mechanistisch begrip te krijgen van geobserveerde biologische patronen. Bovendien kunnen dit soort modellen gebruikt worden om nieuwe hypothesen te genereren en een indicatie te geven op welke manier deze hypothesen het beste experimenteel getest kunnen worden.

Bij het uitvoeren van de experimenten die de basis van dit proefschrift vormen, werd het duidelijk dat sommige van de experimentele faciliteiten die beschikbaar zijn voor onderzoekers, zoals de gebruikte bodemonsters (microkosmosen) en klimaatkamers, niet voldoende zijn om complexere en realistischere klimatologische scenario's te testen. Om die reden hebben we een nieuwe experimentele opstelling ontwikkeld die we CLIMECS hebben genoemd (een afkorting voor *CLImatic Manipulation of ECosystem Samples*). In

hoofdstuk 6 beschrijven we waar deze nieuwe opstelling voor gebruikt kan worden. In het kort komt het erop neer dat intacte bodemonsters (dus inclusief alle bacteriën, schimmels, planten en ongewervelde dieren die zich daarin bevinden) blootgesteld kunnen worden aan nauwkeurig in te stellen klimatologische scenario's. Zowel temperatuurprofielen als neerslagpatronen kunnen geprogrammeerd worden, waardoor het mogelijk wordt situaties te testen waarbij deze beide stressoren tegelijkertijd gemanipuleerd worden. Bovendien is het bereik van de abiotische factoren in deze opstelling een stuk groter dan in conventionele opstellingen, waardoor ook de effecten van extreme temperaturen en neerslag getest kunnen worden. Daarnaast worden al deze abiotische factoren automatisch gemeten, opgeslagen en in grafieken verwerkt, waardoor het makkelijker wordt om het verloop van experimenten in de gaten te houden zonder dat de opstelling verstoord hoeft te worden en waardoor de experimenten dus langer door kunnen lopen. Doordat alle bovengenoemde factoren gecombineerd worden in de CLIMECS opstelling kunnen we een heel nieuw scala aan hypothesen testen die ons helpen onze snel veranderende wereld beter te begrijpen en die het misschien zelfs mogelijk maken om te anticiperen op de veranderingen die nog gaan komen.

In de synthese van dit proefschrift, hoofdstuk 7, plaats ik de bevindingen van de verschillende hoofdstukken in een bredere context. Samengevat concludeer ik dat: i) Het mogelijk is om verschillende typen van extreme klimaatomstandigheden rechtstreeks met elkaar te vergelijken als er datasets beschikbaar zijn waarin de soortensamenstelling over de tijd gekoppeld kan worden aan klimatologische data. ii) Het gebruik van ecofysiologische eigenschappen van soorten waardevol is om hun tolerantie voor stressvolle abiotische factoren te onderzoeken, in het bijzonder wanneer er een directe relatie bestaat tussen de gemeten eigenschap en de stressor die onderzocht wordt. iii) De intraspecifieke verschillen in ecofysiologische eigenschappen van soorten wellicht als ecologisch reddingsmechanisme kunnen functioneren als het tolerante deel van een populatie de periode van abiotische stress overleeft. iv) *Individual-based models* nuttig zijn om een meer mechanistisch begrip te krijgen van geobserveerde biologische patronen, en dat deze modellen bovendien goed gebruikt kunnen worden om nieuwe hypothesen te genereren en een indicatie geven van wat de meest veelbelovende experimentele manipulaties zullen zijn. En v) Nieuwe experimentele opstellingen zoals CLIMECS het mogelijk maken hypothesen te testen die voorheen onmogelijk of erg moeilijk experimenteel uit te voeren waren. Tot slot bespreek ik dat met name grootschalige samenwerkingen tussen onderzoeksgroepen en instituten het makkelijker kunnen maken om grote ecologische vraagstukken te beantwoorden. Een voorbeeld van zo'n vraagstuk is uiteraard wat de effecten van klimaatverandering op ecosystemen is, en hoe deze ecosystemen hierop zullen reageren. Op dit soort vragen dient spoedig een antwoord te komen in een wereld die snel verandert door nog steeds toenemende antropogene invloeden. Hopelijk kunnen de in dit proefschrift ontwikkelde methodes en verkregen resultaten ons een stap dichterbij deze antwoorden brengen.