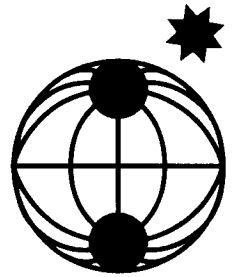


Berichte

zur Polar-
und Meeresforschung

480

2004

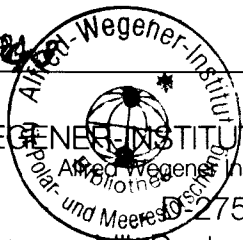


**Environment, adaptation and evolution:
Scallop ecology across the latitudinal gradient**

**Umwelt, Anpassung und Evolution:
Ökologie der Jakobsmuscheln im latitudinalen
Gradienten**

Olaf Heilmayer

PAK 480 2004
X-186



ALFRED-WEGENER-INSTITUT FÜR POLAR- UND MEERESFORSCHUNG

Alfred Wegener Institute for Polar and Marine Research

27568 BREMERHAVEN

Bundesrepublik Deutschland – Federal Republic of Germany

Contents

List of selected abbreviations	v
Summary/ Zusammenfassung	vii
1 Introduction	1
1.1. Latitudinal gradients	1
1.1.1 General aspects	1
1.1.2 Growth in bivalves	3
1.1.3 Physiological aspects.....	4
1.2 Why work with pectinids?	6
1.3 Aims of this study	10
2 Material and Methods	11
2.1 Species under investigation	12
2.1.1 <i>Adamussium colbecki</i> – low-temperature no-amplitude regime	12
2.1.2 <i>Aequipecten opercularis</i> – temperate high-amplitude regime.....	13
2.1.3 <i>Zygochlamys patagonica</i> – cold-temperate low-amplitude regime.....	14
2.2 Population dynamic parameters	15
2.2.1 Analysis of growth and age.....	15
2.2.2 Energy budget and productivity.....	16
2.3 Physiological measurements	18
2.3.1 Standard metabolic rates of whole animals	18
2.3.2 Mitochondrial respiration	18
2.3.3-Enzyme activity	19
2.3.4 Data analysis	19
2.4. Data from the literature.....	20
3 Results	23
3.1 Population dynamic parameters	23
3.2 Physiological parameters	24
3.2.1 Whole organism metabolic rates	24
3.2.2 Cellular performance	25

3.3 <i>Zygochlamys patagonica</i>	27
3.3.1 Production and productivity	27
3.3.2 Standard metabolic rates	28
3.3.3 Energy budget	28
4 General Discussion	29
4.1 Growth parameters	29
4.1.1 Latitude and growth performance parameters	29
4.1.2 Evolution and growth performance	31
4.2 Physiological parameters – merging ecology and physiology	34
4.2.1 Standard metabolic rate	35
4.2.2 Cellular performance	37
4.3 Growth efficiency and productivity	40
4.4 Future perspectives.....	46
5 Publications	49
List of publications and my share thereof	49
Publication I	
Age and productivity of the Antarctic scallop, <i>Adamussium colbecki</i> , in Terra Nova Bay (Ross Sea, Antarctica), <i>Journal of Experimental Marine Biology and Ecology</i> , 2003, 288(2): 239- 256.....	51
Publication II	
Saving by freezing? Metabolic rates of <i>Adamussium colbecki</i> in a latitudinal context, <i>Marine Biology</i> , 2003, 143(3): 477- 484	65
Publication III	
Antarctic scallop (<i>Adamussium colbecki</i>) annual growth rate at Terra Nova Bay. <i>Polar Biology</i> , 2003, 26(6): 416- 419.....	81
Publication IV	
Growth efficiency and temperature dependency in marine invertebrates: Lessons from empirical data. <i>Functional Ecology</i> , submitted.....	87
Publication V	
Population dynamics and metabolism of <i>Aequipecten opercularis</i> (L.) from the western English Channel (Roscoff, France), <i>Netherlands Journal of Sea Research</i> , 2004, 52(2): <i>in press</i>	97

6 References 113**Acknowledgements****7 Appendix 137**

- 7.1a ScallopBase - Compilation of growth parameters for scallops: Summary of species, geographic and environmental descriptions, and references 137
- 7.1b ScallopBase - Compilation of growth parameters for scallops: Summary of species, parameters of the von Bertalanffy growth formula, coefficients of overall growth performance and maximum growth rate 143
- 7.2a ScallopBase - Compilation of metabolic rates for scallops: Summary of species, geographic and environmental descriptions, and references 149
- 7.2b ScallopBase - Compilation of metabolic rates for scallops: Summary of species, parameters of the oxygen-to-body mass relationship, mass range, and standardized rate after Luxmoore (1984) 151
- 7.3 Compilation of individual respiration rates in bivalves (database provided by Brey): Summary of species from the class bivalvia used in this study 155
- 7.4 Conversion factors for a) aquatic invertebrates and 157
 - b) molluscs 159
- 7.5 Phylogeny of suprageneric groups of the family Pectinidae, with some commercial or potentially commercial scallops (modified after Waller 1991)... 161

Summary

Marine biota shows latitudinal gradients in distribution, composition and diversity. Latitude has no environmental meaning by itself, but it is a proxy for the total amount of and the seasonality in solar energy input, which in turn primarily govern ambient temperature and primary production. Most studies of latitudinal gradients in organism biology and ecology are based on between-species comparisons and hence are hampered by taxon-related variability in the parameters under investigation. To reduce taxonomic “noise” and to minimize the risk of otherwise misleading generalisations I used species from one single bivalve family to study ecological and physiological parameters along a latitudinal gradient. Bivalves are ideal for such a global comparison, because metabolic losses can be measured easily and the shell often provides a good record of growth history. The family Pectinidae (scallops) consists of approx. 400 known species with a wide latitudinal distribution thus covering a wide temperature range. Owing to the considerable commercial significance of scallops a tremendous amount of data for inter- and intraspecific comparison is available.

I measured ecological and physiological parameters of three scallop species (*Adamussium colbecki*, *Aequipecten opercularis* and *Zygochlamys patagonica*) characteristic of different temperature regimes, and combined the results with data extracted from literature. The resulting database comprised 226 studies of 26 species living over a temperature range of 28°C (-1.8° to 26°C).

Age of the three species was determined following a 2-step procedure: (i) reading of shell growth bands (surface and/or X-ray) and (ii) validation of the annual character of natural growth bands by stable oxygen and carbon isotope analysis. A von Bertalanffy growth function was fitted to the obtained size-at-age data.

Overall growth performance (OGP) of the Antarctic scallop is comparatively low (mean 1.71 ± 0.16), but not significantly different from the boreal species *A. opercularis* (mean 2.02 ± 0.11) living under similar conditions (environmental stress). In a worldwide comparison, overall growth performance of scallops increases with decreasing latitude, i.e. it is strongly coupled to annual solar energy input but weakly coupled to average annual water temperature. Mean annual water temperatures and annual solar energy input by themselves can explain only a small part of the variability observed in growth performance. Further studies need to clarify the significance of local abiotic parameters, such as annual temperature amplitude, phytoplankton production and water depth.

Oxygen consumption, one basic and characteristic ecophysiological parameter and a proxy of total metabolic activity was measured using an intermittent flow system and oxygen microoptodes. Standard metabolic rate (SMR) equals the energy consumed by all vital functions of a quiescent individual, including maintenance, somatic growth and production of gametes.

An analysis of 82 published studies on pectinid standard metabolism provided no evidence for metabolic cold adaptation at the organism level (the hypothesis that polar invertebrates show a standard metabolic rate higher than predicted from the overall rate-to-temperature relationship established for temperate and tropical species). In contrast, mitochondrial proliferation caused a rise in oxygen demand in the Antarctic scallop, *A. colbecki*, indicating that metabolic cold adaptation (MCA) does occur on the cellular level. It must be assumed that energy savings occur to counterbalance the cost of cellular MCA. At which organisational level such savings may occur remains unanswered so far.

Low whole animal metabolism of the Antarctic scallop may indicate an energetic advantage over conspecifics from temperate waters. The relation between temperature and growth efficiency was used to check whether this assumption is true. The SMR-to-OGP ratio is seen as a proxy of the reciprocal growth efficiency, i.e. the fraction of metabolic energy channelled into somatic growth. This proxy decreases with rising temperature across a wide range of pectinid populations and species. Thus, there is strong empirical evidence that elevated temperature constrains growth efficiency in scallops and that evolutionary adaptation does not fully compensate for this effect.

In conclusion, the present study indicates that many scallop species have developed strong life-history adaptations to the particular conditions of both alimentation and temperature they experience. The most conspicuous adaptations include an increasing lifespan and generally larger attainable size with increasing latitude which may explain similar growth performance values in *A. opercularis* and *A. colbecki*. While the first can be viewed as short-lived and fast growing (*r*-selected) the latter one is long-lived with low mean annual growth rates (*A*-selected). In addition, the established pectinid database (ScallopBASE) provides a good basis for the evaluation of evolutionary adaptations and constraints. Further population data and more detailed environmental data (e.g. maximum and minimum water temperatures, food supply, etc.) are necessary to get a more detailed picture and to eliminate uncertainties.

Zusammenfassung

Die Artenzusammensetzung mariner Lebensgemeinschaften und die Verbreitungsmuster einzelner Arten unterscheiden sich im latitudinalen Gradienten. Der Breitengrad selbst hat jedoch keine direkte ökologische Bedeutung, er dient vielmehr als ein Näherungswert der jährlich einstrahlenden Sonnenenergie und deren Saisonalität. Beide beeinflussen sowohl die Wassertemperatur, wie auch die Primärproduktion im Meer. Das Problem bisheriger weltweiter Vergleiche ist, dass sie auf Daten aus unterschiedlichsten taxonomischen Familien basieren. Das dadurch erzeugte statistische „Rauschen“ erschwert die Identifikation feiner Unterschiede wesentlich.

Diese Arbeit analysiert erstmals ökologische und physiologische Muster entlang eines latitudinalen Gradienten innerhalb einer taxonomischen Familie, also innerhalb sehr enger Verwandtschaftsverhältnisse. Muscheln sind ideale Organismen für derartige Vergleiche. Ihre Stoffwechselleistungen sind leicht zu messen und ihre harte Kalkschale liefert ein gutes Abbild ihrer Wachstumsgeschichte. Die Familie der Jakobsmuscheln (Pectinidea) umfasst etwa 400 Arten, die weltweit über einen großen Temperaturbereich verbreitet sind. Aufgrund ihrer vielerorts beachtlichen Bedeutung für die Fischereiwirtschaft wurden und werden Pectiniden intensiv erforscht.

In dieser Arbeit habe ich ökologische und physiologische Eigenschaften dreier Arten (*Adamussium colbecki*, *Aequipecten opercularis* and *Zygochlamys patagonica*) aus verschiedenen Temperaturregimen untersucht. Die Ergebnisse meiner Messungen in Kombination mit Daten aus der Literatur bilden eine Datenbank, die 226 wissenschaftliche Untersuchungen an 26 verschiedenen Arten über einen Temperaturbereich von $\Delta T = 28^\circ\text{C}$ (von -1.8°C bis $+26^\circ\text{C}$) beinhaltet.

In meinen Untersuchungen wurde das Alter der drei untersuchten Arten in einem zweistufigen System bestimmt. In einem ersten Schritt wurden externe Wachstumsringe gezählt. Eine Analyse des Verhältnisses der stabilen Kohlenstoff- und Sauerstoffisotopen im Schalenkarbonat ermöglichte den Nachweis, dass externe Wachstumsringe jährlich angelegt werden. Mit den so erhaltenen Größen-Alters-Beziehungen konnte für jede Art ein von Bertalanffy-Wachstums-Modell etabliert werden.

Die Gesamtwachstumsleistung (Overall Growth Performance, OGP) der Antarktischen Pilgermuschel ist vergleichsweise niedrig, es lassen sich aber keine

statistisch signifikanten Unterschiede zu unter ähnlichen Bedingungen lebenden temperierten Arten erkennen. Ein weltweiter Vergleich zeigt eine generelle Zunahme der OGP mit abnehmender geographischen Breite. Es besteht dabei eine starke Abhängigkeit der OGP von der jährlichen Sonnenlichtenergie, wohingegen der Zusammenhang mit der Umgebungstemperatur weniger ausgeprägt ist. Beide Faktoren reichen jedoch nicht aus, die beobachtete Variabilität der OGP hinreichend zu erklären. Inwiefern lokale Parameter wie jährliche Temperaturschwankungen, Phytoplanktonproduktion und Wassertiefe einen entscheidenden Einfluss haben, muss durch weitere Untersuchungen geklärt werden.

Der Sauerstoffverbrauch eines ruhenden Organismus ist ein wichtiger öko-physiologischer Parameter. Er spiegelt näherungsweise den Gesamtenergieverbrauch wieder. Die Theorie der „metabolic cold adaptation“ (MCA) besagt, dass Wirbellose der Polargebiete einen höheren Energieverbrauch haben, als man durch Extrapolation der Werte von verwandten Tieren aus gemäßigten oder tropischen Gebieten erwarten würde. Meine Untersuchung an 82 veröffentlichten Studien zeigt, dass es auf Ebene des Ganztiersauerstoffverbrauches keine Hinweise auf eine „metabolic cold adaptation“ gibt. Die Zunahme der Mitochondriendichte bei der Antarktischen Pilgermuschel verursacht jedoch einen höheren zellulären Sauerstoffbedarf und somit eine „metabolische Kälteanpassung“ auf zellulärer Ebene. Dieser höhere Energieverbrauch muss auf einer organisatorischen Ebene zwischen Zelle und Ganztier wieder eingespart werden, da ja auf GanztierEbene keine Erhöhung zu erkennen ist. Es ist aber noch völlig unklar, wo und wie das geschieht.

Bisherige Theorien besagen, dass bei verwandten Arten, diejenige mit geringerem Grundstoffwechsel, wie für die antarktische Pilgermuschel gezeigt, einen energetischen Vorteil und eine positive Wachstumseffizienz hat. Der Anteil des Stoffwechsels, der für das somatische Wachstum verwendet wird, wird als Näherungswert für die Wachstumseffizienz betrachtet. Ein Vergleich vieler Arten, die über einen weiten Temperaturbereich leben, zeigt eine deutliche Abnahme der Wachstumseffizienz mit steigender Temperatur. Diese Ergebnisse legen die Vermutung nahe, dass erhöhte Temperaturen die Wachstumseffizienz von Pilgermuscheln beschränken und dieser Nachteil durch evolutionäre Anpassungen nicht vollständig ausgeglichen werden kann.

Meine Ergebnisse zeigen, dass viele Pilgermuscheln spezielle Anpassungsmechanismen an lokale Umweltbedingungen entwickelt haben. Die auffälligsten Anpassungen sind zunehmendes Lebensalter und Größe mit

zunehmender geographischer Breite. Diese Anpassungen ermöglichen es der antarktischen Pilgermuschel (im Mittel 1.71 ± 0.16), ähnliche Lebenswachstumsleistung zu erzielen wie verwandte Arten aus gemäßigten Breiten, z.B. *Aequipecten opercularis* (im Mittel 2.02 ± 0.11). Die Lebensstrategien der beiden Arten unterscheiden sich. Während die langlebige, antarktische Pilgermuschel zu den A-selektierten Organismen zählt, ist die kurzlebige, schnellwachsende *Aequipecten opercularis* eine r-selektierte Art.

Die von mir angelegte Datenbank „ScallopBASE“ ist eine gute Basis für weitere Untersuchungen evolutionärer Anpassungen und Limitierungen bei Pilgermuscheln. Eine Erweiterung der Datenbank (mehr Populationen, genauere Umweltdaten) ist sicherlich notwendig, um das sich ergebende Bild abzurunden und noch bestehende Unklarheiten zu beseitigen.