

## **ABSTRACT**

### **Context**

De Zuidelijke Oceaan (SO) is gedurende miljoenen jaren geïsoleerd geweest van de andere zeeën van de wereld en heeft in zijn lange geschiedenis het toneel gevormd voor de evolutie van endemische taxa. Ze wordt dan ook gekenmerkt door een grote endemische diversiteit op alle trofische niveaus. Deze aan koude aangepaste mariene soorten worden bedreigd door de wereldwijde veranderingen, waarbij bepaalde delen van Antarctica veel sneller opwarmen dan andere gebieden op aarde. RECTO gebruikte een multidisciplinaire aanpak, met genetische en genomische methoden om gedateerde fylogenieën te construeren, populatiegeschiedenissen te reconstrueren en fylogeografische patronen te bestuderen. Trofische niches werden geschat met stabiele isotopenanalyses en potentiële adaptieve evolutie werd getest door belangrijke morfologische kenmerken te analyseren en deze te plotten op gedateerde fylogenieën. Dynamische energiemodellen werden ontwikkeld voor geselecteerde taxa, terwijl verspreidingsmodellen voor soorten op basis van bestaande gegevens over het voorkomen de huidige en toekomstige verspreiding van geselecteerde taxa in verschillende klimaatscenario's modelleerden. Een hydrodynamisch oceaanstromingsmodel gebaseerd op COHERENS werd ontwikkeld voor een deel van de Zuidelijke Oceaan om de verspreiding van mariene taxa te simuleren met deeltjesmodellering.

### **Doelstellingen**

RECTO beoordeelde het aanpassingsvermogen van belangrijke taxa aan toekomstige klimaatveranderingen in de Zuidelijke Oceaan met zes doelstellingen: (1) Reconstructie van populatiegeschiedenissen en fylogenieën van geselecteerde faunas; (2) Koppeling van populatiegeschiedenissen en refugia aan klimaatveranderingen in het verleden. (3) Schatting van de variatie in morfologische kenmerken en de breedte van ecologische niches; (4) Gebruik van fysiologische en energielimieten en kenmerken om de huidige en toekomstige verspreiding van soorten te modelleren; (5) Integratie van verspreidingsmodellen in hydrodynamische en deeltjesmodellen; (6) Ontwikkeling van verschillende scenario's over hoe doeltaxa zullen reageren op toekomstige klimaatverandering.

### **Conclusies**

**Expedities:** Het RECTO-consortium organiseerde met succes een zeilbootexpeditie naar Antarctica als wendbaar en duurzaam onderzoeksplatform en de eerste deelname van Belgische wetenschappers aan een Peruaanse cruise. Er waren ook twee bezoeken van RECTO-onderzoekers aan het Belgische Princess Elisabeth-station om sneeuwstormvogels te monitoren, maar ook een succesvolle poging om mariene monsters te nemen van de ecologisch belangrijke Princess Ragnhild-kust terwijl ze op het station waren gestationeerd.

**Methodes:** De in RECTO toegepaste onderzoeksmethoden hebben veel belangrijke bijdragen geleverd aan de wetenschap, zoals bijvoorbeeld de bevordering van de integratieve taxonomie van Antarctische organismen en de opstelling van verschillende veldgidsen. RECTO heeft ook de moleculaire bronnen in open databases aanzienlijk uitgebreid: duizenden DNA-barcodes en 20 nieuwe mitogenomen van Antarctische amfipoden, tweekleppigen en zeesterren werden verzameld en geannoteerd, wat zeer nuttig zal zijn voor toekomstig fylogenetisch en moleculair onderzoek. Er werd

een protocol voor de toepassing van moderne populatiegenomische technieken op een grote verscheidenheid van Antarctische organismen met sequencing met verminderde representatie ontwikkeld en met succes toegepast. RECTO ontwikkelde ook methoden om historische monsters uit collecties te gebruiken voor stabiele isotopen- en microbiome analyses. Integratieve fylogenetische methoden werden verder ontwikkeld en toegepast om de macroevolutie en aanpassingen van Antarctische vissen en amfipoden te begrijpen. Fysiologische experimenten op lange en korte termijn werden met succes uitgevoerd om de effecten van oceaanzuurverzuuring te onderzoeken op zee-egels, die vanwege hun calcietskelet verwacht worden overgevoelig zijn voor een lagere pH-waarde. RECTO heeft ook enorme vooruitgang geboekt bij de ontwikkeling van dynamische energiebegrotings- en soortendistributiemodellen voor Antarctische organismen om de huidige en toekomstige fysiologische prestaties en de verspreiding onder verschillende klimaatveranderingsscenario's te voorspellen. Op basis van het COHERENS-model werd met succes een oceanografisch model voor het SO ontwikkeld om het transport van larven en de genetische connectiviteit van verschillende mariene Antarctische taxa te simuleren, eveneens bij verschillende klimaatscenario's.

**Wetenschappelijke resultaten:** 1. *Genetica* - Wij konden bijkomende cryptische diversiteit bevestigen bij amfipoden, stekelhuidigen en vissen, waardoor de bestaande schattingen van de biodiversiteit toenamen en er aanwijzingen waren voor plaatselijke genetische variatie waarmee rekening moet worden gehouden bij het ontwerpen van beschermde gebieden. Genetische gegevens toonden ook aan dat de doelorganismen van RECTO in verschillende refugia overleefden - we vonden bewijs voor alle soorten refugia zoals gesuggereerd door Allcock & Struggnell (2012) en aanvullende aanwijzingen voor meerdere refugia. We stelden ook vast dat zelfs nauw verwante Antarctische soorten in verschillende pleistocene refugia overleefden. Deze resultaten hebben belangrijke implicaties voor het mogelijke toekomstige overlevings- of uitstervingsrisico in het licht van de klimaatverandering. Bij bepaalde taxa hebben wij recente populatie-uitbreidingen waargenomen, wat wijst op bottlenecks in het verleden; of deze populaties zich tijdens de opwarming van de aarde zullen blijven uitbreiden, moet nog worden onderzocht. Op basis van DNA-sequentiegegevens uit populatiegenomica en mitogenomen hebben wij bij verschillende taxa (tweekleppigen, amfipoden, vissen) genetische differentiatie vastgesteld tussen populaties van het westelijke Antarctische schiereiland AP en het westelijke zuidelijke en ook oostelijke Antarctica; dit impliceert lokale endemiteit en lokale aanpassingen, die niet alleen belangrijk zijn om in aanmerking te nemen voor de ontwikkeling van geschikte beheersplannen voor het behoud, maar die ook het risico van uitsterven van deze taxa bij klimaatverandering zullen vergroten.

Wij hebben de eerste studies verricht naar de populatiegrootte en de genetische connectiviteit van sneeuwstormvogels in het Belgische Princess Elisabeth Station - de populatie is veel groter dan verwacht en vormde genetisch gezien één grote populatie met regelmatige genetische uitwisseling. Terwijl de trofische niches van de jonge vogels vergelijkbaar waren, verschilden die van de volwassen vogels, wat wijst op verschillende overwinteringsgebieden en verschillende prooien.

2. *Microbioom* - De eerste studie van het microbiom van historische en recente monsters van Antarctische vissen wees op verschuivingen in de samenstelling van het microbiom gedurende de ontogenese en tussen verschillende decennia. De vergelijking van microbiomen tussen historische en hedendaagse monsters bevestigde mogelijke drastische veranderingen in het darmmicrobioom van *Trematomus* in de afgelopen eeuw.

3. *Trofische ecologie en macro-ecologie* - In tegenstelling tot wat bekend was van zeesterren uit gematigde milieus, vonden wij dat zeesterren in het ZO een grote trofische diversiteit hadden en niet altijd toppredatoren waren. Diepte en lichaamsgrootte waren de belangrijkste factoren die hun trofische ecologie beïnvloedden. Een dergelijke trofische diversiteit is belangrijk om de gevoeligheid van zeesterren voor toekomstige milieuveranderingen te voorspellen. We ontdekten ook dat de afwezigheid van seizoensgebonden opbraak van het zee-ijs leidde tot een vereenvoudiging van het voedselweb in Oost-Antarctica, wat illustreert dat de verwachte veranderingen van het zee-ijs als gevolg van de klimaatverandering enorme gevolgen kunnen hebben voor het bentische voedselweb en het functioneren van het ecosysteem van de SO.

Door de verschillen in kopvorm te onderzoeken en gedateerde fylogenieën van Antarctische *Trematomus* vissen te construeren, vonden we steun voor het adaptieve karakter van *Trematomus* diversificatie en snelle speciatie, die beide belangrijke implicaties kunnen hebben voor toekomstige aanpassingen van deze taxa onder wereldwijde veranderingen. Tijdens de evolutie van Antarctische zeesterren en amfipoden vond diversificatie vooral plaats in de laatste 5 miljoen jaar. Een dergelijke "snelle" evolutie zou het bestaan van vele soortencomplexen kunnen verklaren en worden toegeschreven aan een diversiteitspomp door de impact van glaciële-interglaciële cycli. Deze resultaten illustreren dat soortvorming en aanpassing in de Zuidelijke Oceaan langzaam verloopt en miljoenen jaren in beslag neemt.

4. *Fysiologie* - Bestudering van de mogelijke effecten van oceanverzuring op echninodermen wees uit dat juvenielen meer zouden lijden omdat zij tijdens hun ontwikkeling blootgesteld blijven aan een lage pH in de boordbuidel.

5. *Modellering* - Ecologische modellering en fysiologische experimenten toonden aan dat invasieve soorten zoals de Patagonische krab uiterlijk in 2100 Antarctica kunnen bereiken. Uit oceanmodellen bleek verder dat het risico voor de introductie van dergelijke uitheemse soorten via ballastwater kan worden verminderd als schepen hun ballastwater op ten minste 200 zeemijl van de kust uitwisselen.

De methoden voor ecologische modellering werden tijdens het RECTO-project sterk verbeterd, maar er werd ook geconcludeerd dat modellen op de schaal van de gehele SO niet zinvol zijn vanwege de lage kwaliteit (patchiness) van de datasets over het voorkomen van soorten en het milieu. Species Distribution Models (SDMs) kunnen beter op regionale schalen worden uitgevoerd; helaas zijn de huidige IPCC-scenario's niet goed geschikt om de ecologie van soorten te bestuderen vanwege hun gangbare ruimtelijke resolutie. Dit maakt het ook moeilijk om ze te koppelen aan regionale SDM's om de reacties van soorten op toekomstige klimaatveranderingsscenario's te voorspellen. Wij bevelen aan de beschikbaarheid van open-access databases verder te verbeteren, ook van campagnes, en zo spoedig mogelijk klimaatmodellen op regionale schaal beschikbaar te stellen om adequatere modellen te kunnen draaien. Met deze beperkingen in gedachten kunnen SDM's krachtige instrumenten zijn om toekomstige reacties op klimaatverandering te illustreren, ook voor beheerders en politici. Zo werd in twee studies over het Kerguelen Plateau geconcludeerd dat soorten met nauwe ecologische niches en endemische soorten waarvan de verspreiding beperkt is tot de kustgebieden, gevoeliger zijn voor klimaatverandering. Een ander voorbeeld van de succesvolle toepassing van dynamische energiebegrotingsmodellen op twee limbetsoorten uit Antarctica en gebieden met hogere temperaturen toonde aan dat bijna alle in de reserves beschikbare energie werd toegewezen aan somatisch onderhoud en groei bij de Antarctische soorten, en weinig aan voortplanting. Dit verklaart

de 40 maal lagere voortplantingssnelheid, terwijl ook het vermogen om hulpbronnen te assimileren bij de Antarctische soorten naar schatting 10 maal lager was, wat resulteerde in een 2,5 maal lagere groeisnelheid.

*6. Validering en outreach* - Naast het bevorderen van methoden uit verschillende disciplines en het produceren van zeer interessante wetenschappelijke resultaten, was RECTO ook een uiterst succesvol project wat betreft validatie en outreach: het heeft tot nu toe 58 A1-publicaties opgeleverd, negen gepubliceerde datapapers en talloze persberichten en andere activiteiten om het publiek te informeren over het project en zijn expedities en wetenschappelijke resultaten. 63 studenten en jonge onderzoekers werden begeleid en opgeleid, en er werden 82 posters en voordrachten gepresenteerd op nationale en internationale conferenties. Het RECTO-consortium was ook nauw betrokken bij de organisatie van de internationale SCAR Biology-bijeenkomst in België in 2017.

*7. Bijkomende aanbevelingen* - Het enorme succes van RECTO illustreert het potentieel van een groot integratief en multidisciplinair project met meerdere Belgische partners als kern om studenten en jonge onderzoekers aan te trekken, de wetenschap aanzienlijk vooruit te helpen en passende suggesties te doen voor het wetenschapsbeleid en het beheer en de bescherming van de Zuidelijke Oceaan. Op basis van deze ervaring bevelen wij aan dat de financieringsmogelijkheden voor dergelijke grote projecten in de toekomst beschikbaar blijven vanuit Belspo, aangezien deze mogelijkheden bieden om teams uit alle drie de Belgische onderzoeksgemeenschappen op te nemen.

**Keywords:** Southern Ocean, refugia, trophic ecology, species distribution modelling, dynamic energy budgets, macroevolution, particle modelling, invasive species