

Eco-evolutionary importance in competing marine phytoplankton communities

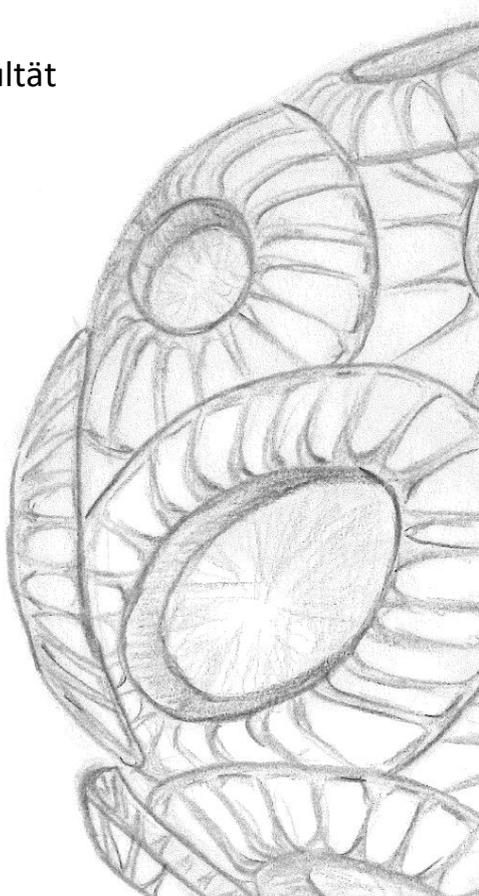
Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades

Dr. rer. nat. der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel

Vorgelegt von

Giannina Saskia Isabelle Hattich

Kiel, 2018



Erster Gutachter: Prof. Dr. Ulrich Sommer

Zweiter Gutachter: Prof. Dr. Thorsten Reusch

Tag der mündlichen Prüfung: 14.12.2018

Summary

Ecosystems have always been exposed to environmental changes. During the past centuries, however, human activities have accelerated these processes vastly. The awareness that ecological and evolutionary changes happen on a similar timescale, and that these processes interact, and consequently jointly determine community structure, only arose over the past decades. This might be especially important for organisms such as phytoplankton, which have short generation times and vast population sizes, characteristics that favour rapid evolutionary changes. Phytoplankton communities form massive blooms and provide the basis of aquatic food webs. Thus, understanding and predicting future phytoplankton community structures is essential in the light of rapid climate changes. Empirical studies have demonstrated species frequency shifts and adaptive evolution in response to novel environments. To date, however, most studies have treated ecological and evolutionary changes in isolation, and their relative contributions to the overall community change were not quantified. In this thesis, I aim to close this knowledge gap by simultaneously studying ecological and evolutionary processes of a marine phytoplankton community under a climate change driver, to ultimately uncover their relative importance for future community changes.

The model community I used for this eco-evolutionary study consisted of several genotypes of the coccolithophore *Emiliania huxleyi* and the diatom *Chaetoceros affinis*, belonging to different functional groups of phytoplankton. These two functional groups can together be responsible for up to 80 % of the primary production of all marine phytoplankton worldwide. Enhanced CO₂ concentration provided a valuable environmental driver, since it occurs worldwide, and both species used in the community experiment, are described to be adversely affected by this driver, thus likely pronouncing ecological changes in this particular community. Additionally, evolutionary changes were expected, as the potential of *E. huxleyi* to adapt to enhanced CO₂ conditions was previously demonstrated.

In order to estimate the model community's standing genetic diversity, exhibiting the starting point for genotype selection and the basis for rapid evolutionary changes, I assessed the plastic responses of populations of *E. huxleyi*, *C. affinis* and additionally of the coccolithophore *Gephyrocapsa oceanica* in response to an enhanced CO₂ environment (Chapter I). Surprisingly, all three species mostly buffered the effect of enhanced CO₂ concentration, if looked at the mean response over all genotypes of a species. However, the responses of single genotypes to elevated CO₂ ranged between neutral and negative impacts, especially among the two coccolithophores. In contrast to many previous investigations testing only some or single genotypes (laboratory strain) of a species, this study highlights that population responses can be assessed reliably by a mix of different genotypes, ideally from fresh isolated retrieved from the field. This approach significantly reduces the effort to obtain reliable mean plastic responses of populations in future studies.

In the second part of this thesis, I introduce a new experimental assay (Eco-Evo assay), by which - for the first time - a total community change can be partitioned into its ecological and evolutionary contributions (Chapter II). This assay overcomes the limitations of existing eco-evolutionary partitioning metrics. The assay was first applied to the model communities that have been exposed to ambient and enhanced CO₂ concentrations for 50 generations, verifying its functionality. This Eco-Evo assay was then used to repeatedly assess the relative importance of ecological and evolutionary changes for a total community mean size and abundance change in response to CO₂ concentration after short-, mid- and longer-term (50, 105 and 180 generations, respectively; Chapter III). The study could highlight that the short-term total community responses to enhanced CO₂ concentrations were dominated by ecological changes, while evolutionary changes gained in importance in the mid-term. Longer-term responses were unexpectedly not different between the ambient and high CO₂ treatments, and no underlying ecological or evolutionary changes were observed. I argue that this longer-term response likely resulted from a feedback from genotype selection in response to nutrient limitation under both environments on ecological changes, irrespective of CO₂.

Overall, this thesis demonstrated that both ecological and evolutionary changes can contribute to total phytoplankton community mean trait and property changes. This, however, strongly depended on the time scale considered. A widespread use of the Eco-Evo assay could allow identifying universal eco-evolutionary mechanisms in phytoplankton communities, significantly enhancing our current understanding of phytoplankton community changes as well as future predictions retrieved from these.

Zusammenfassung

Schon immer waren Ökosysteme Umweltveränderungen ausgesetzt. In den vergangenen Jahrhunderten haben menschliche Aktivitäten diese Prozesse jedoch erheblich beschleunigt. Das Bewusstsein, dass ökologische und evolutive Veränderungen in einer ähnlichen Zeitspanne stattfinden, und dass diese Prozesse interagieren und somit gemeinsam die Struktur von Artengemeinschaften bestimmen, entstand jedoch erst in den letzten Jahrzehnten. Dies kann für Organismen wie Phytoplankton besonders wichtig sein, da kurze Generationszeiten und enorme Populationsgrößen evolutive Veränderungen begünstigen. Phytoplankton kann massive Blüten hervorrufen und bildet die Basis aquatischer Nahrungsnetze. Im Rahmen des Klimawandels, ist das Verständnis und die Fähigkeit Vorhersagen über zukünftige Zusammensetzungen von Phytoplankton Gemeinschaften treffen zu können, unerlässlich. Empirische Studien haben gezeigt, dass Klimawandel sowohl zu Veränderungen in der Artzusammensetzung von Gemeinschaften, als auch zu adaptiver Evolution von einzelnen Arten führen kann. Bislang jedoch haben die meisten Studien ökologische und evolutionäre Veränderungen isoliert betrachtet und ihre relative Bedeutung für Veränderungen der Gemeinschaft und derer Funktionen wurden nicht quantifiziert. In dieser Arbeit möchte ich diese Wissenslücke schließen, indem ich gleichzeitig die ökologischen und evolutionären Prozesse in einer marinen Phytoplankton Gemeinschaft unter dem Einfluss des Klimawandels untersuche, um schließlich deren relative Wichtigkeit für zukünftige Veränderungen zu bestimmen.

Die Artengemeinschaft, die ich für diese experimentellen Studien verwendet habe, bestand aus mehreren Genotypen der Coccolithophoride *Emiliania huxleyi* und der Diatomee *Chaetoceros affinis*, welche verschiedenen funktionellen Gruppen des Phytoplanktons angehören. Diese beiden funktionellen Gruppen können zusammen für bis zu 80 % der Primärproduktion des marinen Phytoplanktons weltweit verantwortlich sein. Eine erhöhte CO₂-Konzentration im Meerwasser wurde als Umweltfaktor gewählt, da dieser die Ozeane weltweit beeinflusst, und unterschiedliche Effekte auf die beiden Arten hat, wodurch letztendlich starke ökologische Verschiebungen in der Artzusammensetzung begünstigt werden könnten. Zusätzlich wurden evolutive Veränderungen erwartet, da schon in vorangehenden Studien gezeigt wurde, dass sich *E. huxleyi* an erhöhte CO₂-Konzentration anpassen kann.

Die bestehende genetische Diversität bildet die Grundlage für mögliche Frequenzverschiebungen zwischen Genotypen und für eine schnelle evolutive Veränderung. Um diese in der hier benutzen Artengemeinschaft abschätzen zu können untersuchte ich die plastischen Antworten von *E. huxleyi*, *C. affinis* und zusätzlich *Gephyrocapsa oceanica* auf eine erhöhte CO₂-Konzentration (Kapitel I). Überraschenderweise pufferten alle drei Arten den Einfluss der erhöhten CO₂-Konzentration, wenn man die durchschnittliche Reaktion aller Genotypen einer Art betrachtet. Die Reaktionen einzelner Genotypen auf erhöhtes CO₂

unterschieden sich jedoch stark zwischen neutralen und negativen Einflüssen, insbesondere bei den beiden Coccolithophoriden. Im Gegensatz zu vielen früheren Untersuchungen, bei denen ein Genotyp (meist ein einzelner Stamm der lange im Labor gehalten wurde) einer Art getestet wurde, wird in dieser Studie deutlich, dass die Reaktionen der Population genauer durch eine Mischung verschiedener Genotypen beurteilt werden können, idealerweise aus frisch isolierten Proben aus dem natürlichen Habitat. Dieser Ansatz verringert erheblich den Aufwand, um in zukünftigen Studien verlässliche mittlere plastische Antworten von Populationen zu erhalten.

Des Weiteren stelle ich einen neuen experimentellen Ansatz (Eco-Evo-Assay) vor, mit welchem die relative Wichtigkeit von ökologischen und evolutiven Veränderungen für Eigenschafts- und Funktionsveränderungen von Artengemeinschaften unter Klimaveränderungen bestimmt werden können (Kapitel II). Dieser experimentelle Ansatz überwindet dadurch die Einschränkungen von bisher entwickelten Ansätzen welche ökologische und evolutive Wichtigkeiten für Veränderungen von Arten und Gemeinschaften berechnen. Der Ansatz wurde vorab in der zuvor beschriebenen Artgemeinschaft auf Funktionalität geprüft. Hierbei war die Gemeinschaft über 50 Generationen einer erhöhter CO₂-Konzentration ausgesetzt. Anschließend wurde das Eco-Evo-Assay verwendet, um wiederholt die relative Wichtigkeit von ökologischen und evolutiven Veränderungen für die durchschnittliche mittlere Größe der Artgemeinschaft und deren totale Abundanz in Reaktion auf die CO₂-Konzentration nach kurz-, mittel- und längerfristiger Dauer des Experiments (entsprechend 50, 105 und 180 Generationen) bestimmt (Kapitel III). Die Studie konnte somit zeigen, dass die kurzfristigen Reaktionen der gesamten Artgemeinschaft auf erhöhte CO₂-Konzentrationen von ökologischen Veränderungen dominiert werden, während evolutive Veränderungen mittelfristig an Bedeutung gewinnen. Unerwartet war, dass längerfristige Reaktionen nicht von den beiden CO₂-Konzentrationen beeinflusst waren, und zu dem Zeitpunkt keine ökologischen oder evolutiven Veränderungen beobachtet werden konnten. Ich argumentiere, dass diese längerfristige Reaktion wahrscheinlich darauf zurück zu führen ist, dass die Frequenzveränderungen zwischen Genotypen durch Nährstofflimitation bedingt waren, und letztendlich unabhängig von CO₂ zu ökologischen Veränderungen führten.

Insgesamt zeigt diese Dissertation, dass sowohl ökologische als auch evolutive Prozesse zu den Veränderungen von Eigenschaften und Funktionen einer Phytoplankton Artengemeinschaft beitragen können. Dieser Einfluss war jedoch stark von dem betrachteten Zeitraum abhängig. Eine weiträumige Anwendung des Eco-Evo-Assays könnte es erlauben universelle ökologische und evolutive Mechanismen in Phytoplankton Artengemeinschaften zu identifizieren, wodurch sich unser derzeitiges Verständnis der Veränderungen von Phytoplankton Artengemeinschaften und resultierenden Vorhersagen erheblich verbessern könnte.