

Assessing marine phytoplankton eco-evolutionary dynamics and physiological responses to environmental change

Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades Dr. rer. nat. der Mathematisch-
Naturwissenschaftlichen Fakultät der
Christian-Albrechts-Universität zu Kiel

Vorgelegt von

Luisa Listmann

07. Mai 2018

Erster Gutachter: Prof. Dr. Thorsten Reusch

Zweiter Gutachter: Prof. Dr. Ulrich Sommer

Tag der mündlichen Prüfung: 28.06.2018

Summary

Anthropogenic emissions of carbon dioxide (CO₂) resulting from fossil fuel burning and changes in land use are affecting our marine environment. Due to the dissolution of CO₂ in the oceans and its associated chemical reaction with water, hydrogen ions are produced that decrease the pH in the water, a process called ocean acidification (OA). Another indirect effect of increased CO₂ concentrations in the atmosphere is global warming, owing to the greenhouse effect. Ocean warming, in turn, will affect ocean mixing patterns and enhance stratification. As a consequence, primary producers will increasingly face nutrient limitation, with far-reaching effects for marine food-webs.

Phytoplankton are a highly important group of microbes in marine and freshwater ecosystems, responsible for about 50% of primary production and hence photosynthetic oxygen production on our planet. Additionally, they play a crucial role in the cycling of nutrients (nitrate, phosphate, silicate (diatoms only)) in the ocean (biogeochemical cycles). They are unicellular, dividing up to a couple of times a day and can reach huge population sizes. Aside from their overwhelming ecological and biogeochemical importance they also lend themselves to short- and long-term experimentation to study how changes in our climate and the environment may affect planktonic ecosystems in the future (Reusch and Boyd, 2013). In my thesis I focused on representatives of the group of coccolithophores, *Gephyrocapsa oceanica* and *Emiliana huxleyi* as well as one species of the group of diatoms, *Chaetoceros affinis*.

In order to understand how climate change will affect biological communities we need to understand all levels of biological responses. Community change as a response to environmental drivers are composed of three components: the physiological responses within an organism, described by its phenotypic plasticity or reaction norm and the ecological and evolutionary responses which are associated with changes on the species and genotype level, respectively. Moreover, there may be eco-evolutionary coupling, thus either ecological interactions such as competition that modify evolutionary responses to physico-chemical changes, or evolutionary change that feeds back to change ecological interactions.

Here I study for the first time over the long-term (up to 220 generations) how among two competing phytoplankton species the different response types play out, and whether or not coupling of ecological and evolutionary processes can be found. Additionally I investigated the short-term inter- and intraspecific responses of three phytoplankton species to increased CO₂ and what role competitive interactions play on the short-term in a two-species 'community'.

In the first short term study I found that CO₂ responses varied between and within species and highlighted that it is important to investigate intraspecific responses to environmental stressors because this variability includes the potential of adaptation of a species. The second short term study where the eco-evolutionary changes in a competing phytoplankton two species community were assessed using a Lotka-Volterra model, showed how inter- and intraspecific competitive parameters were important to drive changes on the species and genotype level. On the long-term I found that in the competing phytoplankton system of *E. huxleyi* and *C. affinis* the competitive ability and the ability to cope with high CO₂ of the coccolithophore increased within 200 generations and as such the species interactions changed over time. This ecological change was associated with strong genotypic selection which was likely due to experimental conditions. Therefore, I could show that eco-evolutionary coupling in a two-species phytoplankton system is possible. I also found that the entire thermal reaction norm of *E. huxleyi* changed upon adaptation to a stressful high temperature level in combination with increased CO₂.

I have shown that to address long-term changes on the species and genotype level separately and simultaneously and thus investigate potential eco-evolutionary coupling in laboratory experiments is indeed possible. However, the 'community' I investigated is completely underestimating the complexity of natural systems. Thus, one of the big questions that remain, is how to bridge the gap between findings from simple laboratory experiments to findings in natural communities (e.g. mesocosm or field studies).

Deutsche Zusammenfassung

Anthropogener Ausstoss von Kohlendioxid (CO₂), als Folge der Verbrennung fossiler Brennstoffe und Änderungen von Landnutzung, beeinflusst unsere marine Umwelt. Durch die Auflösung von CO₂ in den Ozeanen und die damit einhergehende chemische Reaktion mit Wasser, werden Wasserstoff Ionen produziert, die den pH-Wert im Wasser senken, dieser Vorgang nennt sich Ozeanversauerung. Eine indirekte Auswirkung von erhöhten CO₂ Konzentrationen in der Atmosphäre, die durch den Gewächshauseffekt hervorgerufen wird, ist die globale Erwärmung. Die daraus resultierende Ozeanerwärmung beeinflusst die Ozeanvermischung und kann somit zu erweiterter Stratifizierung führen. Als Konsequenz werden Primärproduzenten immer mehr mit Nährstofflimitation zu kämpfen haben, welche weitreichende Auswirkungen auf das marine Nahrungsnetz mit sich ziehen können.

Phytoplankton sind eine wichtige Gruppe von Mikroorganismen im marinen und Süßwasser Ökosystem, verantwortlich für ca. 50% der gesamten Primärproduktion und der damit verbundenen Sauerstoff Produktion unseres Planeten. Zusätzlich spielen sie eine wichtige Rolle bei der Nährstoffzirkulation (Nitrat, Phosphat, Silikat (nur Diatomeen) im Ozean (biogeochemische Zyklen). Phytoplankter sind meist einzellig, können sich bis zu mehreren Malen am Tag teilen und erreichen sehr hohe Populationsgrößen. Neben ihrer überwältigenden ökologischen und biogeochemischen Bedeutung, eignen sie sich für Kurz- und Langzeit Experimente, um herauszufinden, wie Veränderungen unseres Klimas und der Umwelt das pelagische Ökosystem beeinflussen werden. In meiner Thesis konzentrierte ich mich sowohl auf Vertreter der Gruppe der Coccolithophoren, *Gephyrocapsa oceanica* und *Emiliania huxleyi*, als auch eine Art der Gruppe der Diatomeen, *Chaetoceros affinis*.

Um zu verstehen, wie sich Klimawandel auf biologische Gemeinschaften auswirkt, müssen wir sowohl ökologische als auch evolutionäre Prozesse betrachten. Gemeinschaftsveränderungen als Antwort auf umweltbedingte Einflussfaktoren beinhalten drei Komponenten: die physiologische Antwort innerhalb eines Organisms, die durch phänotypische Plastizität oder Reaktionsnormen beschrieben wird und ökologische und evolutive Antworten, die mit Veränderungen auf der Spezies und Genotypen Ebene assoziiert sind. Zusätzlich kann es öko-evolutionäre Kopplung geben. In anderen Worten handelt es sich hierbei entweder um ökologische Interaktionen (z.B. Konkurrenz), die evolutionäre Prozesse modifizieren oder evolutionäre Veränderungen, die auf ökologische Interaktionen rückwirken.

In dieser Studie habe ich erstmals über eine längere Zeit (ca. 220 Generationen) untersucht, wie sich innerhalb einer konkurrenzierenden Phytoplankton Gemeinschaft die unterschiedlichen

biologischen Antworten zeigen und ob eine Kopplung von ökologischen und evolutiven Prozessen gefunden werden kann. Zusätzlich habe ich mir die Kurz- und Langzeit inter- und intraspezifischen Antworten von drei Phytoplankton Arten auf erhöhte CO₂ Konzentrationen angeschaut und welche Rolle Konkurrenz-Interaktionen spielen.

Im ersten Kurzzeit-Experiment habe ich gezeigt, dass sich die physiologischen Antworten innerhalb und zwischen den untersuchten Arten unterscheiden und habe festgestellt, dass es wichtig ist diese zu untersuchen, da die dadurch vorhandene Variabilität wichtig für das Potential der Anpassung einer Art ist. Das zweite Kurzzeit-Experiment zeigte, dass kompetitive Interaktionen zwischen zwei Arten und innerhalb einer Art wichtig sind für die Veränderungen der Spezies- und Genotypen Zusammensetzung. Dies habe ich mit einem Lotka-Volterra Modellierungsansatz herausgefunden. In dem Langzeit-Experiment einer Phytoplankton Gemeinschaft von *E. huxleyi* und *C. affinis*, habe ich gezeigt, dass die Konkurrenzfähigkeit und die Fähigkeit mit erhöhtem CO₂ umzugehen in *E. huxleyi* sich über die Zeit von 220 Generationen erhöhen. Somit haben sich die Interaktionen der beiden Arten auch verändert. Diese ökologischen Veränderungen waren mit einer starken Genotypen-Selektion assoziiert, die wahrscheinlich von den experimentellen Bedingungen getrieben wurde. Somit konnte ich in dieser Studie zeigen, dass öko-evolutionäre Kopplung in einem zwei-Arten Phytoplankton System möglich ist. Ich habe auch herausgefunden, dass sich die gesamte Temperatur Reaktionsnorm von *E. huxleyi* verändern kann, getrieben durch die Langzeitanpassung an eine stressige Umgebung von erhöhter Temperatur in Kombination mit erhöhtem CO₂.

Zusammenfassend konnte ich Lang- und Kurzzeitveränderungen auf der Spezies und Genotypen Ebene einzeln und simultan untersuchen und somit zeigen, dass potentiell öko-evolutionäre Kopplung in Laborexperimenten möglich ist. Allerdings unterschätzt die "Gemeinschaft", die ich untersucht habe, die Komplexität natürlicher Systeme bei weitem. Deswegen bleibt eine der grossen Fragen offen, wie die Lücke zwischen den Forschungsergebnissen von Laborexperimenten oder natürlichen System überbrückt werden kann.