

Milieustress en dispersie bepalen biodiversiteit en productie van mariene fytoplanktongemeenschappen: van experimenten en modellen naar nieuwe fundamentele inzichten

De Raedt Jonathan

Lab. Environm. Toxicology & Aquatic Ecology, Universiteit Gent, J. Plateastraat 22,
B-9000 Gent, Belgium
E-mail: jonathan.deraedt@ugent.be

Samenvatting

De toenemende bezorgdheid over de wereldwijde daling van biodiversiteit heeft ertoe geleid dat er in het afgelopen decennium experimenteel onderzoek is verricht naar de relatie tussen biodiversiteit en ecosysteemfuncties. Echter, in de meeste van deze experimenten werd geen tot weinig rekening gehouden met de invloed van abiotische omstandigheden en dispersie op de structuur en functie van deze systemen. Om het effect van toxische stress en dispersie te bestuderen, werd in deze studie een full-factorial design experiment uitgevoerd waarbij gebruik werd gemaakt van mariene diatomeeëngemeenschappen (*Bacillariophycaceae*). Gemeenschappen blootgesteld aan geen of lage toxische stress vertoonden hoge biovolumes die hoofdzakelijk bepaald werden door de initieel aanwezig soorten. Nieuwe geïntroduceerde soorten waren amper in staat te groeien en bij te dragen tot biovolume. Hierdoor was in deze behandeling de evenness ook lager dan bij de hoge stressbehandeling. Inderdaad, hoge toxische stress inhibeerde of vertraagde de groei van de organismen waardoor de biomassa van deze gemeenschappen veel lager was. Bij deze behandeling werd er echter een positief interactie-effect tussen hoge stress en dispersie waargenomen. Dispersie compenseerde dus voor een verlies aan biovolume. Tijdstip van kolonisatie was dus belangrijk in gemeenschappen met geen of lage toxische stress. In gemeenschappen met een hoge toxische stress bepaalde de gevoeligheid van de soorten voor de toxicant of de soort al dan niet voorkwam in de gemeenschap.

1. Inleiding

Antropogene activiteiten hebben een grote impact op natuurlijke systemen door onder meer klimaatsverandering, habitatdestructie, en het lozen van chemische stoffen in het milieu. Dit heeft de laatste decennia geleid tot een sterke daling van de biodiversiteit die vergelijkbaar is met grote massa-extincties in het verleden. Ecosysteemfuncties (bijvoorbeeld biomassa-productie) worden beïnvloed door biodiversiteit, omdat deze functies vervuld worden door de functionele bijdragen van individuele soorten. Voor grasland gemeenschappen bijvoorbeeld is inmiddels aangetoond dat een hogere diversiteit leidt tot een hogere functionaliteit en stabiliteit van biomassa-productie.

Hoewel mariene fytoplankton gemeenschappen verantwoordelijk zijn voor ongeveer 40 tot 50% van de wereldwijde primaire productie is het verband tussen biodiversiteit en ecosysteemfuncties van deze systemen tot op heden zelden bestudeerd. De diversiteit van dergelijke gemeenschappen is een uiterst dynamisch gegeven waarbij zeestromingen zorgen voor een continue aan- en afvoer van soorten. Dit laat vermoeden dat de resultaten bekomen met de hierboven beschreven geïsoleerde gemeenschappen van terrestrische primaire producenten moeilijk te extrapoleren zijn naar de diversiteit en functie van marien fytoplankton. Aan- en afvoer van soorten in een gemeenschap – i.e. ‘dispersie’ – heeft een rechtstreeks effect op diversiteit. Heel wat experimenten in netwerken van gemeenschappen tonen een rechtstreeks verband aan tussen dispersie en soortenrijkdom waarbij rijkdom en productiviteit het hoogst zijn voor intermediaire dispersiesnelheid.

Het marien milieu is de finale bestemming en reservoir van vele micro-contaminanten. Echter – tot nu – is er amper onderzoek verricht naar de impact van deze stoffen op fytoplankton gemeenschappen die onderhevig zijn aan dispersie. Hoewel enkele recente studies aantonen dat dispersie de negatieve effecten van stress kan compenseren door de aanvoer van nieuwe, stress-tolerante soorten, werd in deze experimenten stress gesimuleerd door het periodiek verwijderen van organismen. Omdat deze werkwijze – i.e. het random elimineren van soorten – een stochastisch proces is en dus onafhankelijk van eigenschappen van een soort, geven de resultaten van deze studies geen correct beeld van de invloed van toxische stress (in combinatie met dispersie) op deze gemeenschappen. Er valt echter, door verschillen in soortengevoeligheid, een differentiële respons op micro-polluenten te verwachten, waardoor de interacties tussen dispersie, stress, en biodiversiteit waarschijnlijk anders zijn dan deze gerapporteerd in de hierboven vermelde studies.

In deze studie werden het gecombineerd effect van een chemische stressor (atrazine) en dispersie bestudeerd. Hiertoe werd een grootschalig, full-factorial experiment uitgevoerd waarin de

biodiversiteit en productie van gemeenschappen van mariene diatomeeën werd geëvalueerd langs een dispersie- en stress-gradiënt. Als maat voor ecosysteefunctie en biodiversiteit werden respectievelijk het biovolume van de populaties en de *Simpson's evenness* index gebruikt. De resultaten uit dit experiment werden uiteindelijk vergeleken met de predicties bekomen uit modelsimulaties (zelf ontwikkeld model) op basis van een theoretisch Lotka-Volterra model (**Error! Reference source not found.**).

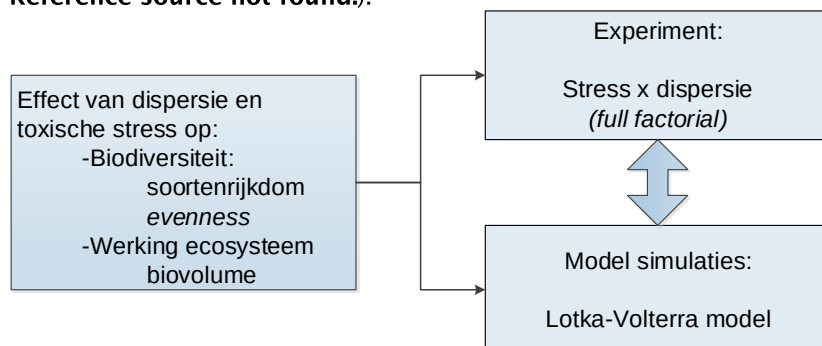


Fig. 1. Overzicht van de vraagstelling (links) en de gevolgde methodologie (rechts) i.e. een combinatie van experimenteel onderzoek en modelontwikkeling.

2. Materiaal en methode

In het experiment werd gebruik gemaakt van 12 mariene diatomeeën (*Bacillariophyceae*), die frequent voorkomen in de Belgische Noordzee. Deze soorten vormen een belangrijk onderdeel van fytoplankton en vormen een belangrijke schakel in de voedselketen. Er werd een factorieel design opgesteld waarbij 3 dispersieniveaus (geen, lage en hoge dispersie) en 3 toxische stress niveaus (0 ppb atrazine, 25 ppb atrazine en 250 ppb atrazine) werden gebruikt. Dispersie werd veroorzaakt door het één keer (lage dispersie) of twee keer (hoge dispersie) per week een vast biovolume van 4 verschillende algen (vanuit monoculturen) over te brengen naar de experimentele gemeenschap. Dit is equivalent aan een *mainland-island* systeem (vasteland-eiland systeem) dat een oneindige *mainland* veronderstelt waarop alle soorten in oneindige aantallen aanwezig zijn. Hierdoor hangen de fitness of densiteit van de aangevoerde soorten niet af van de oorspronkelijke gemeenschap. Iedere soort kon meerdere keren dezelfde gemeenschap bereiken, maar slecht één keer per dispersiemoment. Er was geen immigratie en de hoeveelheid toegevoegd biovolume was zo klein dat dit niet voor een significante verhoging van de biomassa in de gemeenschap zorgde.

Om het effect van soortenidentiteit, te kunnen onderscheiden van diversiteitseffect, werden er vijf verschillende gemeenschappen samengesteld met een verschillende initiële soortensamenstelling en immigratievolgorde. Elke behandeling werd 3 maal gerepliceerd (in totaal 135 gemeenschappen). Het experiment duurde 4 weken. Omdat atrazine degradeert door licht en de nutriëntenconcentraties snel daalden door algengroei, werd wekelijks 80% van het medium vernieuwd. De densiteit van de soorten werd wekelijks bepaald waaruit biovolumes en *Simpson's evenness index* werden berekend. Alle data werden verwerkt door het toepassen van *generalized linear models* in R. Indien noodzakelijk werd een variantiestructuur opgelegd.

De resultaten van het experiment werden vergeleken met die bekomen met behulp van een Lotka-Volterra model, waarbij een stress-responsterm bij de intrinsieke groeisnelheid en een immigratieterm werden toegevoegd. Voor de simulaties werden 100 initiële gemeenschappen opgesteld, telkens bestaande uit 12 soorten. Dit werd 100 keer herhaald. Parameterwaarden werden geschat uit het experiment of genomen uit de literatuur wanneer dit niet mogelijk was. Parameterwaarden werden per simulatie random getrokken uit een uniforme verdeling met als grenzen 80% en 120% van de gemiddelde parameterwaarde. Voor de parameterwaarden van de EC_{50} (de concentratie waarbij 50% van de individuen van een bepaalde soort niet langer reproduceren) werden de grenzen van de uniforme verdeling gelegd op 50% en 150% van de gemiddelde uit analogie met de geobserveerde waarden in het experiment. Twee scenario's werden gesimuleerd: in een eerste scenario werd verondersteld dat inter- en intraspecifiek competitie gelijk zijn. Om de invloed van de interspecifieke interactiecoëfficiënt te evalueren werd in het tweede scenario verondersteld dat deze dubbel zo groot was als intraspecifieke competitie.

3. Resultaten

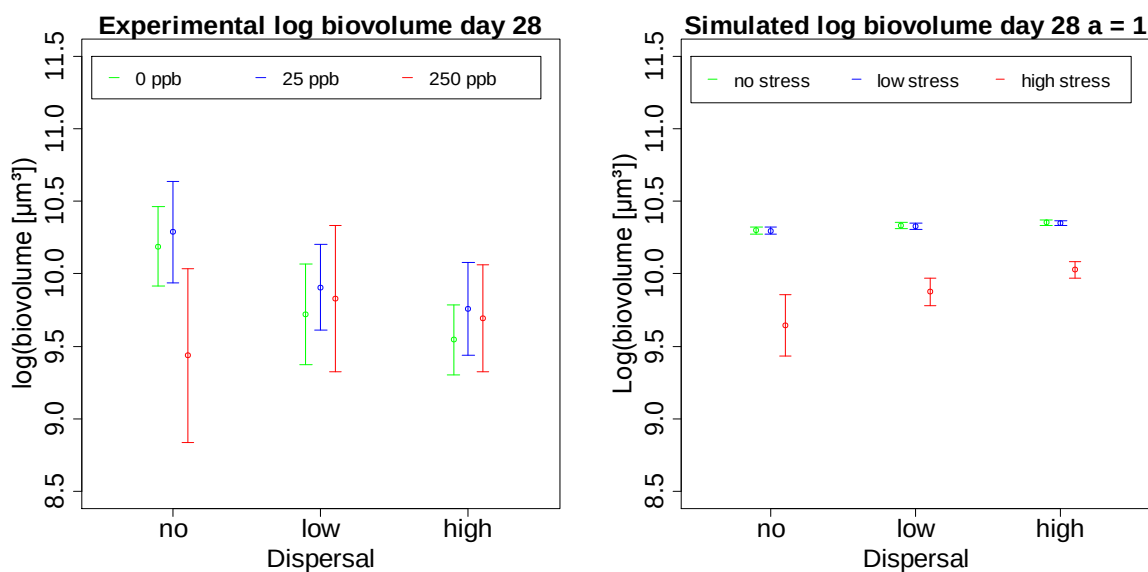
Dispersie had een negatief effect op biovolume ($p < 0.0001$) (Fig. 2). Dit werd mogelijks veroorzaakt (1) door de sterke competitie tussen de soorten, of (2) doordat dispersie leidde tot een verdunningseffect van de dominante soort door de introductie van minder efficiënte soorten. Lage toxische stress had geen effect op biovolume maar hoge toxische stress resulteerde in een sterke daling van het biovolume ($p < 0.0001$). De modeltoxicant (atrazine) inhibeerde of vertraagde immers de groei van alle soorten. Wel werd een positief interactie-effect vastgesteld tussen hoge stress en

dispersie. Hierdoor was biomassa op het einde van het experiment 8 tot 15 keer hoger dan in afwezigheid van een interactie-effect. Er kan dus geconcludeerd worden **dat dispersie voor de aanvoer van stress-tolerante soorten zorgde waardoor het effect van de stressor gecompenseerd werd.**

Bij de behandeling waarbij geen stress en dispersie werden toegepast, daalde *evenness* met de tijd. Dit is in lijn met de verwachtingen, omdat volgens de neutraliteitstheorie van Hubbell, zelfs bij afwezigheid van verschillen in competitieve eigenschappen, sommige soorten meer abundant worden dan anderen. Aangezien in ons experiment, in de meeste gevallen, in alle replica's dezelfde soort dominant was, is het waarschijnlijk dat er eveneens een effect was van soorteneigenschappen, waarbij één soort bepaalde competitieve voordelen had tegenover de andere soorten. **Dispersie had een negatief effect op *evenness*, terwijl toxische stress geen effect had op *evenness*** (Fig. 2).

De modelsimulaties gaven gelijkaardige resultaten als het experiment. Het negatieve effect van dispersie op het biovolume werd echter niet voorspeld. Daarentegen werd het negatief effect van hoge toxische stress wel voorspeld, alsook het positief effect van dispersie bij hoge toxische stress. Een verandering van de interspecifieke interactiecoëfficiënt had geen invloed op biovolume.

Gesimuleerde *evenness* daalde in de tijd, maar in het geval van een lage interspecifieke interactiecoëfficiënt was deze gesimuleerde daling kleiner dan deze geobserveerd in het experiment. Dispersie had een negatief effect op *evenness*. Lage toxische stress had geen effect, terwijl hoge stress een negatief effect had bij dispersie maar geen effect zonder dispersie. Een verdubbeling van de interspecifieke interactiecoëfficiënt leidde tot een daling van *evenness* voor geen en lage dispersie. Deze waarde lag was vergelijkbaar met de experimentele waarden. Bij hoge toxische stress bleef *evenness* echter gelijk.



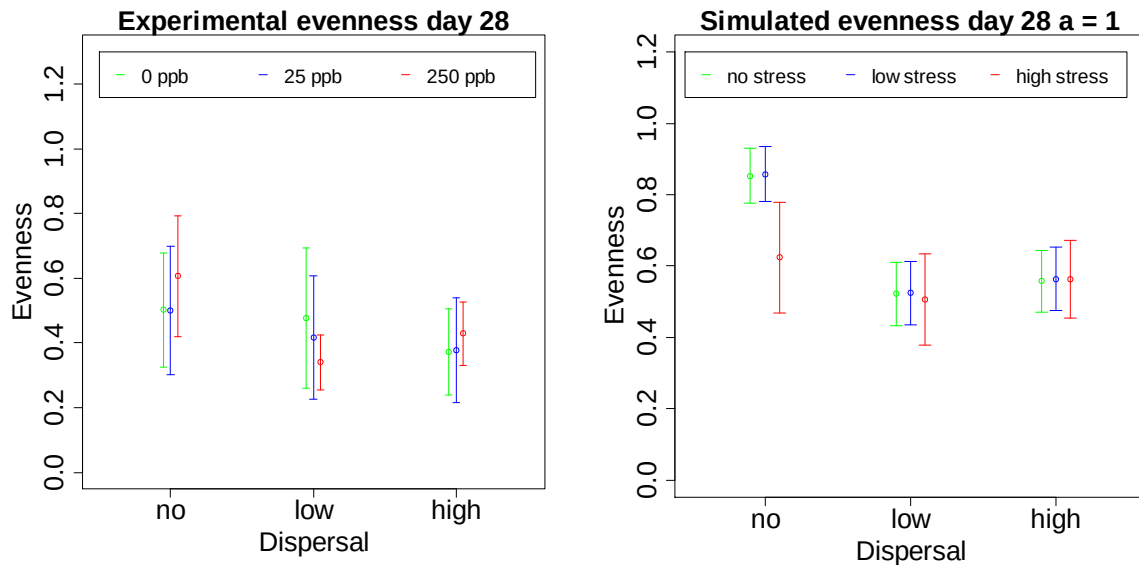


Fig. 2. Experimentele en gesimuleerde log biovolume en evenness in functie van dispersie voor geen, lage en hoge toxische stress. a is de gemiddelde interspecifieke interactiecoëfficiënt die werd gebruikt bij de simulatie.

4. Discussie

In de bestudeerde mariene algengemeenschappen onder invloed van **geen of lage toxische stress** bereikte biomassa reeds haar maximum op het einde van de eerste week van de experimentele behandeling. Door de **hoge biomassa** was competitie om de nutriënten hoog. Bijgevolg hadden de **nieuw geïntroduceerde dispersie-soorten veel moeite om de gemeenschap te koloniseren** en te groeien. Deze gemeenschappen waren dan ook **voornamelijk samengesteld uit de initiële soorten** (Fig. 3). De hoge bijdrage van de initiële soorten wordt het **prioriteitseffect** genoemd en is al meermaals beschreven in de literatuur.

Gemeenschappen die waren blootgesteld aan **hoge toxische stress** groeiden veel trager met een **lagere biomassa** als gevolg. Bijgevolg waren competitieve interacties veel lager en konden **nieuwe soorten de gemeenschap makkelijker koloniseren**. Er was enkel groei mogelijk indien de nieuw geïntroduceerde dispersie-soorten ook tolerant waren voor de toxicant aan de hoge concentraties. **Het succes van een soort werd dus minder bepaald door het tijdstip van aankomst in de gemeenschap, maar wel door haar tolerantie voor de toxicant.** Om deze reden kan **migratie van nieuwe soorten leiden tot een hogere biomassa dan wanneer er geen dispersie zou zijn**. Dit impliceert eveneens dat **gemeenschappen onder toxische stress gevoeliger zijn voor invasie**.

Het negatief effect van dispersie op *evenness* kon eveneens worden verklaard door de invloed van initiële soorten. **Nieuw toegevoegde soorten bij de geen of lage toxische stress behandelingen konden slechts heel beperkt bijdragen tot de productie van nieuwe biomassa.** Bij **hoge toxische stress** werd *evenness* veel meer bepaald door de tolerantie van de aanwezige soorten. In sommige gemeenschappen deden alle soorten het slecht, terwijl in andere alle soorten vrij goed groeiden. Als gevolg hiervan kon er geen effect van hoge toxische stress worden geobserveerd. **Dispersie had een negatief effect op *evenness* in gemeenschappen onder hoge toxische stress** omdat alle gemeenschappen in zo'n geval minstens één stress tolerante soort bevatten, die de gemeenschap dan ging domineren.

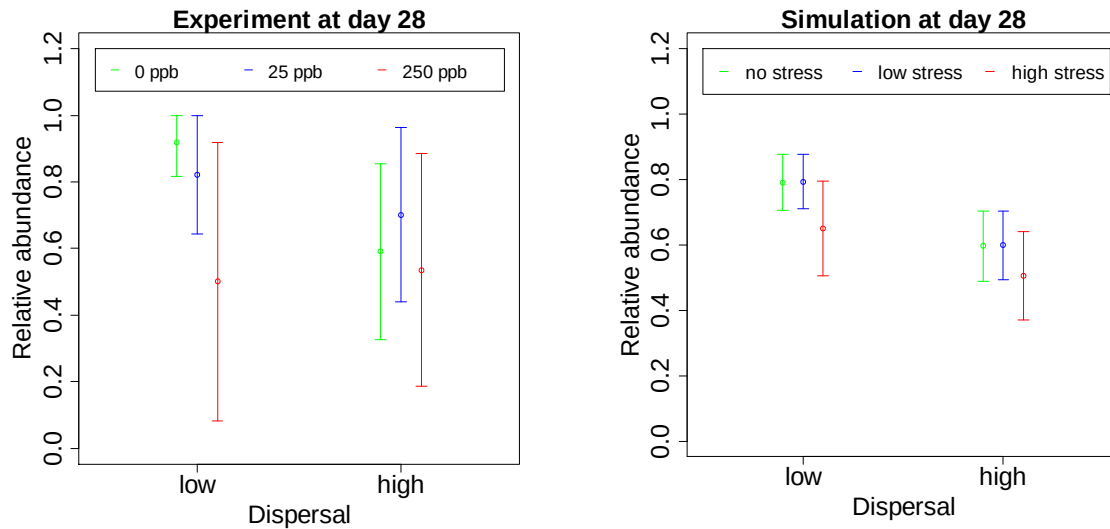


Fig. 3. Relatieve abundantie van initiële soorten (tot het finale biovolume) in het experiment (links) en in de simulaties voor een gemiddelde interactiecoëfficiënt van 1 (rechts).

5. Conclusie

Dispersie had een duidelijke invloed op zowel biodiversiteit als de productie (biovolume) van de algengemeenschappen, maar de omvang van het effect was afhankelijk van de hoeveelheid toxische stress. Bij geen en lage toxische stress werden de gemeenschappen bepaald door de initiële soorten, terwijl bij hoge toxische stress de invloed van dispersie veel hoger was. Ruimer bekeken, kan een verschil in abiotische condities leiden tot een verschillend effect van dispersie. Als men bijvoorbeeld algengemeenschappen *in situ* wil bestuderen, moet men dus zeker rekening houden met het feit dat niet enkel de heersende abiotische condities een invloed hebben op de gemeenschapssamenstelling, maar eveneens dispersie. In de studie werd bovendien **aangetoond dat een eenvoudig Lotka–Volterra model in staat is heel wat patronen te voorspellen die werden waargenomen in de experimentele gemeenschappen**, op voorwaarde dat het verschil in stressgevoeligheid tussen de soorten voldoende groot is.