

University of Groningen

## To diversity and beyond

Rozema, Patrick Dennis

**IMPORTANT NOTE: You are advised to consult the publisher's version (publisher's PDF) if you wish to cite from it. Please check the document version below.**

*Document Version*

Publisher's PDF, also known as Version of record

*Publication date:*

2017

[Link to publication in University of Groningen/UMCG research database](#)

*Citation for published version (APA):*

Rozema, P. D. (2017). To diversity and beyond: Shifting Antarctic microbial communities along environmental gradients. [Groningen]: University of Groningen.

**Copyright**

Other than for strictly personal use, it is not permitted to download or to forward/distribute the text or part of it without the consent of the author(s) and/or copyright holder(s), unless the work is under an open content license (like Creative Commons).

**Take-down policy**

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

Downloaded from the University of Groningen/UMCG research database (Pure): <http://www.rug.nl/research/portal>. For technical reasons the number of authors shown on this cover page is limited to 10 maximum.

## Samenvatting

Het klimaat op onze planeet is aan het veranderen en dit heeft vergaande gevolgen voor een groot aantal regio's. Een zeer kwetsbaar continent is Antarctica, een wereld van sneeuw en ijs omringd door de Zuidelijke Oceaan. Op dit continent is het goed voorstelbaar dat de veranderingen in lucht- en watertemperatuur grote gevolgen hebben. Immers, of de temperatuur enkele graden boven of onder 0°C ligt maakt een groot verschil voor de ijsbedekking. Door opwarming zijn in sommige gebieden rond Antarctica zowel zee-ijsvelden die op de oceaan drijven als uiteinden van gletsjers zich aan het terugtrekken.

Van de verschillende regio's veranderen op dit moment de kustgebieden van het Antarctisch Schiereiland, het noordelijkst gelegen gedeelte van Antarctica, het snelst. Het Antarctisch Schiereiland bestaat uit een bergrug van vulkanische herkomst, die van Zuid-Amerika wordt gescheiden door de meer dan 5000m diepe Straat Drake. Ten westen van het Antarctisch Schiereiland neemt het zee-ijs tijdens de winter steeds verder af doordat het zich later in het jaar vormt en het in het voorjaar eerder smelt. Dit heeft tot gevolg dat de wind gemiddeld genomen meer grip krijgt op de oceaan wat zorgt voor een diepere verticale menging. Naast de verandering in zee-ijs, trekt het merendeel van de gletsjers aan de westkant van het schiereiland zich terug. Dit wordt vooral veroorzaakt doordat het warmere water uit de diepten van de oceaan de gletsjers van onderen doen afsmelten, met als gevolg dat deze dunner en korter worden. Dit smeltwater zorgt vooral in de zomer voor zogenaamde stratificatie (gelaagdheid; *Strata* in het Grieks) van de waterkolom doordat omdat dit zoete water veel lichter is dan het onderliggende zeewater.

Zolang deze verschillende lagen (bijna) niet mengen, kunnen de populaties van micro-organismen die in het water leven per laag verschillend zijn. Bovendien wordt dit effect versterkt omdat deze gelaagdheid er ook voor kan zorgen dat bijvoorbeeld de beschikbaarheid van voedingsstoffen en zonlicht per laag verschillen. Stratificatie kan overigens wel worden doorbroken: harde wind kan zorgen voor een menging van de bovenste waterlagen, waardoor de verschillende lagen een homogene dichtheid krijgen. Kortom, de opwarming van het Antarctisch Schiereiland zorgt voor complexe

veranderingen, naast de verhoging van de temperatuur zelf. Al deze veranderingen hebben gevolgen voor het voedselweb doordat het fysieke milieu allesbepalend is voor de mariene productiviteit en structuur van het ecosysteem.

Mariene micro-organismen zijn wereldwijd zeer divers, zowel in vorm, afmeting als functie. Net als op land, staan die organismen die energie uit zonlicht gebruiken om CO<sub>2</sub> vast te leggen middels fotosynthese aan de basis van de voedselketen. In de oceaan zijn het hoofdzakelijk microscopisch kleine algen (fytoplankton genoemd), die de fotosynthese verzorgen. Dit fytoplankton wordt gegeten door kleine en grote grazers (herbivoren). De meest bekende algen-eter rond Antarctica is het Antarctische krill garnaal-achtigen die een paar centimeter groot kunnen worden. Deze grazers vormen een spil in het klassieke Antarctische voedselweb omdat zij kunnen worden gegeten door bijvoorbeeld pinguïns en walvissen. Wanneer fytoplankton niet wordt opgegeten zinkt het uit naar de diepe oceaan, waar het vastgelegde CO<sub>2</sub> dus voor lange tijd kan worden opgeslagen. Echter, wanneer de algen te licht zijn om snel uit te zinken, dit geldt vooral voor de kleine fytoplanktonsoorten, wordt de algenbiomassa grotendeels in de waterkolom door bacteriën afgebroken. Hierdoor blijft de vastgelegde koolstof dus in de bovenste waterlaag. Kortom, de soortensamenstelling, en de gemiddelde grootte van de algen, bepaalt hoe de algenbiomassa verder in het voedselweb wordt verwerkt.

Wereldwijd zorgt het fytoplankton voor 50% van de totale zuurstofproductie en tegelijkertijd voor de gedeeltelijke opslag van CO<sub>2</sub> in de diepe oceaan. Sommige fytoplanktonsoorten (flagellaten) zijn klein en mobiel, ze hebben een staart (zweepstaartje of flagel) waarmee ze kunnen zwemmen. Andere soorten zijn groot en in het bezit van een zwaar omhulsel van silica (diatomeeën of kiezelwieren genoemd). Het is bekend dat beide groepen fytoplankton veelvuldig voorkomen in de kustgebieden van het Antarctisch Schiereiland. Niet alleen verschillen deze microalgen in eigenschappen als vorm en mobiliteit, maar ook in hun capaciteit om opgeloste voedingsstoffen, zoals nitraat en fosfaat, op te nemen, en hun specifieke voorkeur voor lichtintensiteit en -stabiliteit. Bovendien worden diatomeeën door krill geprefereerd ten opzichte van flagellaten.

De open Zuidelijke Oceaan staat bekend als een gebied waar belangrijke voedingsstoffen als nitraat, fosfaat en silicaat de groei van fytoplankton niet limiteren. Echter, sporenelementen zoals ijzer en zink zijn wel limiterend in de open oceaan. Voor kustgebieden wordt verondersteld dat limitatie door sporenelementen niet voorkomt. Dit omdat de nabijheid van rotsen en sedimenten in ondiepere wateren dienen als bron van elementen, waaronder bijvoorbeeld ijzer. De contrasterende omstandigheden tussen de open oceaan en de kustgebieden leggen druk op de aanwezige fytoplanktonsoorten om zich aan te passen aan de specifieke en ook zeer variabele omstandigheden. Bij dat laatste kan men denken aan variabiliteit in zee-ijsbedekking, zoutgehalte, stratificatie, lichtinval, seizoen dynamiek, en beschikbaarheid van nutriënten. Tenslotte zijn er nog soorten organismen die een combinatie van verschillende strategieën gebruiken. Er zijn bijvoorbeeld microalgen die fotosynthese gebruiken, maar daarnaast ook bacteriën kunnen eten. Daarom is het dus eenvoudig voor te stellen dat er veel verschillende soorten fytoplankton geëvolueerd zijn, elk met hun eigen set optimale voorkeursomstandigheden, flexibiliteit, strategie en vorm. De combinatie van al deze verschillende factoren bepaalt de plek die een soort in het ecosysteem inneemt. Deze plek wordt ook wel niche genoemd.

Hoewel de “soort” het laagste taxonomische niveau vormt dat we kennen, zijn niet alle individuen binnen een soort identiek. We gebruiken voor micro-organismen vaak een definitie van 97% gelijkheid op basis van vergelijking van het DNA voordat we organismen tot dezelfde soort rekenen. Zo kunnen er binnen soorten varianten zijn die een voorkeur hebben voor net iets andere milieucondities. Er zijn bijvoorbeeld van enkele fytoplanktonsoorten een hoog licht en een laag licht variant beschreven. Deze varianten zijn genetisch bijna identiek, daarom zijn ze ook van dezelfde soort, maar zij bezetten dus wel verschillende niches binnen een ecosysteem. Dergelijke varianten van een soort worden ook wel ecotypes genoemd. Omdat deze ecotypes dus onder verschillende condities voorkomen, kunnen ze ook verschillende functies vervullen in het ecosysteem.

In dit proefschrift behandel ik een aantal vragen met betrekking tot deze micro-organismen. De overstijgende vraag achter dit proefschrift was: “Hoe varieert de

microbiële gemeenschap van een kustgebied van het Antarctisch Schiereiland in aantal en samenstelling, en hoe wordt dit gestuurd door de fysisch/chemische veranderingen?”. Om dit uit te zoeken werden meerdere concrete deelvragen geformuleerd, die in de verschillende onderzoekshoofdstukken worden beantwoord. Er is in dit onderzoek gebruik gemaakt van zowel eerder verzamelde monsters (Hoofdstukken 2 en 4), als metingen en monsters verzameld tijdens dit door NWO gefinancierde onderzoeksproject (Hoofdstukken 3, 5 en 6). Deze laatste gegevens zijn verzameld tijdens twee Antarctische zomers (Jan 2013-Mar 2013 en Nov 2013-Mar 2014) bij Rothera, een Brits onderzoeksstation. Dit station ligt aan Ryder Bay, met daarin een meetpunt dat al 20 jaar door Britse collega's wordt bemonsterd, de RaTS-locatie. Op en rondom deze locatie zijn alle monsters, gebruikt voor dit proefschrift, verzameld.

In **hoofdstuk 2** werd bestudeerd in welke mate de zee-ijs bedekking tijdens de winter, en ook de stabilisatie van de waterkolom tijdens de lente en zomer de soortensamenstelling van het fytoplankton bepaalde. Door eerder onderzoek was al duidelijk geworden dat de biomassa van het fytoplankton afhangt van de waterkolom stabiliteit. De geformuleerde hypothese was dat er bovendien significante verschillen in soortensamenstelling optreden tussen jaren met een hoge of lage gemiddelde biomassa tijdens voorjaar en zomer. Door het analyseren van een tijdserie verzameld sinds 1997 bleek dit daadwerkelijk het geval. Winters met weinig zee-ijs, resulterend in een instabiele waterkolom, resulteerden in een zomer met een lage fytoplanktonbiomassa, verder gekarakteriseerd door een relatief laag aandeel aan grotere diatomeeën en dus een hoog aandeel aan kleine flagellaten. De resultaten van deze tijdserie werden samengevat in een conceptueel model waarin zomers volgend op winters met verschillende mate van zee-ijs bedekking duidelijk van elkaar kunnen worden onderscheiden. Ook werd een tussenvorm gedefinieerd: winters met weinig zee-ijs, maar toch een versterkte mate van waterkolom stabilisatie tijdens het voorjaar, door bijvoorbeeld mooi weer resulteren in zomers met gemiddelde fytoplanktonbiomassa zonder een verlaging van de fractie diatomeeën.

In **hoofdstuk 3** werd de productiviteit van het fytoplankton op de RaTS locatie in de zomer van 2013-2014 als functie van omgevingsfactoren beschreven. Er bestaan verschillende (klimaat)modellen te berekenen hoeveel CO<sub>2</sub> er door fytoplankton wordt

opgenomen, maar het is belangrijk om dergelijke modellen met metingen in het veld te verifiëren en verbeteren. In de poolgebieden wordt het productieproces (de fotosynthese) vooral door de beschikbaarheid van licht gecontroleerd: deze is namelijk een groot deel van het jaar beperkend voor de groei, door de lage zonnestand of bedekking door zee-ijs. Tegelijkertijd kan ook de beschikbaarheid van voedingsstoffen (nitraat, fosfaat, ijzer) een rol spelen. Om deze abiotische, sturende factoren verder te ontrafelen werden CO<sub>2</sub> opname experimenten gedaan met natuurlijk fytoplankton. Deze resultaten werden met een zelflerend model geanalyseerd om te kijken welke parameters het meeste invloed hadden op CO<sub>2</sub> opname. Hieruit bleek verrassend genoeg dat de hoeveelheid stikstof (nitraat en nitriet) een belangrijke sturende factor is. Waarschijnlijk was de ijzer-beschikbaarheid voldoende om de fytoplanktonbiomassa te verhogen tot een punt waarop het stikstof beperkend werd. Een opvallend resultaat was verder dat het niet belangrijk is welke fytoplankton groepen aanwezig zijn. We weten uit lab experimenten dat er bijvoorbeeld verschillen zijn tussen de flagellaten en diatomeeën. Deze verschillen maakten in het veld dus veel minder uit, de omgevingsfactoren bleken vele malen belangrijker. Al met al kon met slechts drie parameters, licht intensiteit, totale fytoplankton biomassa en stikstof beschikbaarheid, een goede schatting van de fytoplankton productiviteit worden gemaakt.

In **hoofdstuk 4** werd onderzocht welke omgevingsfactoren gedurende het zomerseizoen van 2010-2011 de soortensamenstelling van zowel de bacteriële- als de fytoplanktongemeenschap bepalen. Voorheen werd de fytoplanktongemeenschap beschreven met behulp van de microscoop, dit is erg tijdsintensief en daarom kostbaar of pigmenten, dit heeft een lagere taxonomische resolutie. Nu kijken we naar een klein gedeelte van het genetische materiaal om de soorten te identificeren en een idee te hebben in welke hoeveelheid deze soorten aanwezig zijn. Bovendien doen we dit in combinatie met het bestudeerden van de bacteriën. Hierdoor kunnen we de beide componenten van het microbiële leven vergelijken en zien hoe de omgeving dezen beïnvloeden. De resultaten gaven sterke aanwijzingen dat, in tegenstelling tot wat er vaak wordt aangenomen, limitatie van voedingsstoffen tijdens de zomer plaatsvindt. Welke voedingsstof limiterend was verschilde per fase in het zomer seizoen. Zowel

fosfaat als nitraat waren tijdens onderzoek soms (bijna) onder het detectieniveau. Tegelijkertijd werd aangetoond dat ook de fytoplankton soortensamenstelling tijdens de zomer sterk wordt gestuurd door de beschikbaarheid van voedingsstoffen. Een andere belangrijke sturende factor bleek de stabiliteit van de waterkolom. Stormen kunnen zorgen voor een abrupte verandering in de stratificatie van de waterkolom. Hierdoor beïnvloedt de wind indirect de beschikbaarheid van licht en voedingsstoffen: momenten van diepe menging door de wind bleken binnen enkele dagen een grote invloed te hebben op de fytoplankton soortensamenstelling. Veranderingen in de samenstellingen van de bacteriële gemeenschap bleken voornamelijk afhankelijk van de hoeveelheid fytoplankton. Ook leek de bacteriële samenstelling afhankelijk zijn van de fytoplankton soortensamenstelling hoewel met een vertraging van twee weken. Deze afhankelijkheid is begrijpelijk omdat de samenstelling van het organische materiaal waarop bacteriën groeien verschilt tussen de verschillende fytoplankton soorten.

In **hoofdstuk 5** werd de beschikbaarheid van verschillende sporenelementen en belangrijke voedingsstoffen tijdens de zomers van 2012-2014 in kaart gebracht. Op verschillende dieptes op de RaTS-locatie werden monsters genomen voor analyse van verscheidene nutriënten (nitraat, nitriet, fosfaat, silicaat, ijzer, mangaan, zink, cadmium, kobalt en koper). Ten eerste lieten we zien dat verscheidene sporenelementen (waaronder ijzer en zink) soms in dusdanig lage concentraties aanwezig kan zijn dat het de groei van fytoplankton kan beperken. Daarbij lieten we wederom (zoals in **Hoofdstuk 3**) zien dat de belangrijkste nutriënten (nitraat, fosfaat en silicaat) door opname door het fytoplankton soms tot zeer lage concentraties kunnen worden teruggebracht. Al met al werden er grote verschillen in nutriënt dynamiek tussen de beide zomers gevonden. Tenslotte konden we aantonen dat flagellaten en diatomeeën in verschillende mate nutriënten en sporenelementen opnemen. Dat maakt dus dat de beschikbaarheid van een groot aantal elementen relevant is voor het bepalen van de soortensamenstelling maar vooral voor de abundantie van de verschillende fytoplankton groepen.

In **Hoofdstuk 6** werd de mogelijkheid van het voorkomen van verschillende ecotypes binnen een aantal flagellaten-soorten onderzocht. Voorgaande studies (inclusief eigen

studies beschreven in **hoofdstukken 2, 3 en 5**) maakten vooral gebruik van specifieke pigmenten om verschillende groepen fytoplankton te onderscheiden. Echter, in **hoofdstuk 6** maakten we gebruik van nieuwe DNA technieken om soorten en ecotypes te detecteren en te beschrijven. Veelal wordt aangenomen dat de haptofyt *Phaeocystis antarctica* en de cryptofyt *Geminigera cryophila* de twee dominante flagellaten-soorten zijn in het bestudeerde kustsysteem. Wij toonde echter aan dat er ook een andere *Phaeocystis* soort aanwezig is, waarschijnlijk *P. jahnii*. Bovendien vonden we een tweede, erg talrijke haptofyten genus, namelijk *Chrysochromulina*. Tevens vonden we verschillende ecotypes binnen alle voorgenoemde soorten. Zo werd er een drietal *G. cryophila* ecotypes gevonden. Hiervan bleken twee ecotypes contrasterende voorkeuren voor zoutgehalte te hebben, een ecotype geassocieerd met zoetwater en een andere met het zoute water van de open oceaan. Het bestaan van deze verschillende ecotypes betekent dat ze verschillende niches, en dus functies, in het ecosysteem kunnen hebben. Tot slot vonden we een vermoedelijke grazer (*Prorocentrum*) die sterk gekoppeld lijkt te zijn aan de aanwezigheid van *G. cryophila*. Dit zou kunnen betekenen dat abundantie van *G. cryophila* kan worden gereguleerd door deze grazer, terwijl we geen aanwijzing van een dergelijk mechanisme vonden voor de andere aanwezige flagellaten soorten.

Met het in dit proefschrift beschreven onderzoek zijn duidelijke stappen gemaakt om de sterke dynamiek in microbiële samenstelling, abundantie en productie bij een veranderend klimaat rond het Antarctisch Schiereiland beter te kunnen begrijpen. De meeste factoren die de soortensamenstelling sturen, zoals bijvoorbeeld zee-ijs bedekkingsgraad, smeltende gletsjers, menging door wind en nutriëntbeschikbaarheid, zijn hier aan het veranderen. In dit proefschrift zijn al jaren beschreven die een afwijkende fytoplanktonbiomassa en -samenstelling laten zien ten opzichte van het meer klassieke beeld. Deze afwijkende jaren werden met name gerelateerd aan warme winters met een lage zee-ijs bedekking, Dergelijke afwijkende patronen zullen waarschijnlijk vaker voor gaan komen, en dus in toenemende mate een impact gaan hebben op het voedselweb en de potentie om CO<sub>2</sub> op te slaan in de diepe Antarctische oceaan.



