

Fraßschutz auf Kosten des Wachstums – wie die Form eines Trade-offs die Jahredynamik von funktionellen Phytoplanktoneigenschaften steuert

Elias Ehrlich (Potsdam, Berlin), Nadja J. Kath und Ursula Gaedke (Potsdam)

Zusammenfassung

Darwinsche Dämonen sind hypothetische Organismen mit unbegrenztem Ressourcenzugang und optimaler Anpassung an alle denkbaren Umweltfaktoren. In der Realität existieren solche Organismen nicht, da bei der Anpassung unterschiedlicher funktioneller Eigenschaften (Traits) Kompromisse eingegangen werden müssen, sogenannte Trade-offs. So kann z. B. eine bessere Verteidigung gegen Fraß die Wachstumsrate eines Organismus reduzieren. Generelle Theorien besagen, dass diese Trade-offs wichtig für den Erhalt der Biodiversität sind und die Anpassung von Artengemeinschaften an veränderte Umweltbedingungen zentral beeinflussen. Allerdings gibt es hierfür wenige direkte empirische Hinweise. Der Beitrag untersucht die Traitdynamiken (Verteidigung gegen Fraßfeinde, maximale Wachstumsrate und Phosphataffinität) im Phytoplankton des Bodensees unter saisonal schwankenden Umweltbedingungen. Dafür wurden Traitdaten aus der Literatur und eine zeitlich hochaufgelöste Biomassezeitreihe von 21 Jahren genutzt. Die Traitdaten zeigten einen konkaven Trade-off zwischen Fraßschutz und Wachstumsrate im Phytoplankton auf, welcher, im Einklang mit der Theorie, schnell wachsende Arten mit mittlerer Verteidigung förderte. Die Artenzusammensetzung verschob sich bei saisonal ansteigendem Fraßdruck in Richtung höherem Fraßschutz auf Kosten einer geringeren Wachstumsrate entlang dieser Trade-off-Kurve. Angesichts dieser Ergebnisse zeigt die Studie, dass das Quantifizieren von Trade-offs von zentraler Bedeutung für die Vorhersage der Zusammensetzung von Artengemeinschaften in einer sich ändernden Umwelt ist.

Schlagwörter: Verteidigung gegen Fressfeinde, Phytoplankton, Traitdynamik, Trade-offs zwischen funktionellen Eigenschaften, Bodensee, Biodiversität, Binnengewässer

DOI: 10.3243/kw2022.04.001

Abstract

Protecting plants against herbivores at the expense of growth – how a trade-off's form controls the annual dynamics of functional phytoplankton characteristics

Darwinian demons are hypothetical organisms with unlimited access to resources that could adapt perfectly to all conceivable environmental factors. In reality, such organisms do not exist because trade-offs have to be made in the adaptation of different functional properties (traits). For example, better defence against predators can reduce an organism's growth rate. General theories suggest that these trade-offs are important for biodiversity conservation and have a key influence on the adaptation of species communities to changing environmental conditions. However, there is little direct empirical evidence to support this. This article investigates trait dynamics (protection against predators, maximum growth rate and phosphate affinity) in phytoplankton found in Lake Constance under seasonally fluctuating environmental conditions. Trait data from the literature and a temporally highly resolved biomass time series covering 21 years were used for this purpose. The trait data showed a concave trade-off between protection against predators and the growth rate in the phytoplankton, which, as theorised, encouraged fast-growing species with medium defence. Species composition shifted towards higher protection at the expense of a slower growth rate along the trade-off curve as feeding pressure increased seasonally. The study's findings show that quantifying trade-offs is central to predicting the composition of species communities in a changing environment.

Key Words: defence against predators, phytoplankton, trait dynamics, trade-offs between functional properties, Lake Constance, biomass, biodiversity, inland waters

Einführung

Weltweit sind die Ökosysteme zunehmend starken Umweltveränderungen ausgesetzt mit häufig weitreichenden Konsequenzen für die Zusammensetzung der dort heimischen Artengemeinschaften. Dies gilt auch für heimische Binnengewässer, wo z. B. invasive Fraßfeinde, Eutrophierung und der Klimawandel das Überleben von bestimmten Arten gefährden [1], während andere Arten einen Fitnessvorteil durch diese Umweltveränderungen erfahren und in ihrer Dichte zunehmen können. Die Änderung der Artenzusammensetzung und der Erhalt der Bio-

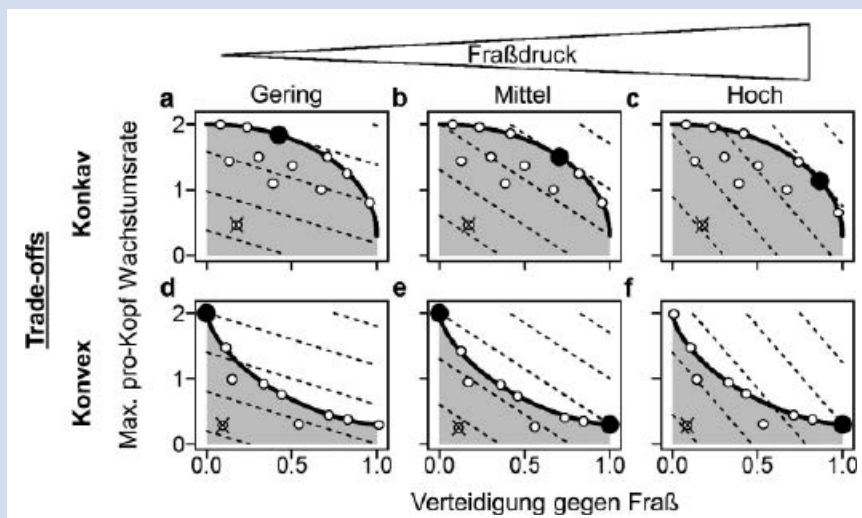
diversität hängt dabei von den funktionellen Eigenschaften (Traits) der Arten ab, die ihre Anpassung an bestimmte Umweltbedingungen widerspiegeln [2]. So zeigen einige Phytoplanktonarten z. B. eine hohe Nährstoffaffinität in Anpassung an geringe Nährstoffkonzentrationen [3]. Dabei kann eine Art jedoch nicht alle ihre funktionellen Eigenschaften gleichzeitig entsprechend der Umweltbedingungen optimieren, da das Optimieren eines Traits häufig auf Kosten eines anderen Traits geht, aufgrund z. B. physiologischer oder energetischer Begren-

zungen [4]. So kann beispielsweise eine Erhöhung des Fraßschutzes einer Art mit einer Absenkung ihres Wachstums einhergehen [5]. Man spricht bei diesen Anpassungskonflikten von sogenannten „Trade-offs“. Diese Trade-offs ermöglichen es, dass viele Arten mit sehr unterschiedlichen Anpassungen in einem Ökosystem zusammenleben können und verschiedene Nischen besetzen [6]. Trade-offs verhindern also, dass eine „Super-Art“ (ein Darwinscher Dämon) dominiert, die optimal an alle Umweltfaktoren gleichzeitig angepasst ist [7]. Zudem haben diese Trade-offs einen zentralen Einfluss darauf, wie sich die Artenzusammensetzung unter Umweltveränderungen wandelt [7, 8]. Häufig trägt der durch Trade-offs mitbewirkte Erhalt von einer hohen funktionellen Diversität in der Artengemeinschaft zur Resistenz eines Ökosystems gegenüber Umwelt-

störungen bei und fördert somit das Fortbestehen wichtiger Ökosystemfunktionen [9, 10].

In der Theorie konnte gezeigt werden, dass insbesondere die genaue Form von Trade-offs entscheidend dafür ist, ob und welche Arten in Abhängigkeit von der Umwelt koexistieren [11–13]. Liegt ein Trade-off zwischen zwei funktionellen Eigenschaften vor, lässt er sich über eine Kurve mit negativem Anstieg im sogenannten Trait-Raum darstellen (Infobox 1). Dabei können verschiedene Kurvenformen unterschieden werden (beispielsweise konvex und konkav), die unterschiedliche Reaktionen der Artengemeinschaften bei Umweltveränderungen bewirken würden [14]. In der Infobox 1 wird der dazugehörige theoretische Kontext näher beschrieben. Eine Kenntnis der Trade-off-Kurvenform für natürliche Artengemeinschaften

Infobox 1: Theorie zur Form der Trade-off-Kurve und der Fitness von Arten.



Die Theorie wird hier anhand der obigen Abbildung erklärt, in der exemplarisch ein Trade-off zwischen Verteidigung gegen Fraß und maximaler pro-Kopf Wachstumsrate dargestellt ist. Die Trade-off-Kurve (durchgezogene Linie) stellt die Begrenzung des physiologisch möglichen Trait-Raums dar (graue Schattierung) und kann unterschiedliche Formen aufweisen, wie z.B. konkav oder konvex. Die gestrichelten Linien repräsentieren sogenannte Fitnessisoklinen, die Trait-Kombinationen mit gleichem Fitnesswert verbinden und in ihrer Gesamtheit die Fitness-Landschaft repräsentieren. Je weiter oben rechts im Trait-Raum eine Fitnessisokline liegt, desto höher ist der von ihr repräsentierte Fitness-Wert, wobei der Anstieg dieser Isoklinen von den Umweltbedingungen abhängt, hier als Beispiel vom Umweltfaktor Fraßdruck. Mit zunehmenden Fraßdruck steigt die Fitness stärker in Richtung der x-Achse an, d.h. der Trait Verteidigung gegen Fraß wird relevanter für die Fitness eines Organismus. Beispielhaft sind Trait-Kombinationen einiger fiktiver Arten als Punkte in den physiologisch möglichen Trait-Raum eingetragen. Die Art, welche die Fitness-Isokline mit dem höchsten Fitness-Wert erreicht, ist am Fitness-Maximum (großer schwarzer Punkt) und wird von der Umwelt selektiert. Alle anderen Arten haben Trait-Kombinationen mit einem im Vergleich dazu geringeren Fitness-Wert (weiß gefüllte Punkte) und können von der Art am Fitness-Maximum auskonkurriert werden, vorausgesetzt es besteht

keine Möglichkeit für eine weitere Nischendifferenzierung abseits dieser Trait-Achsen. Arten die unten links im Trait-Raum zu finden sind, weisen eine sehr geringe Fitness auf und werden schnell auskonkurriert. Daher ist deren Auftreten in der Natur unwahrscheinlich (symbolisiert durch das Kreuz). Welche Art nun am Fitness-Maximum ist, hängt von den Umweltbedingungen und der Trade-off Kurve ab. Für einen konkaven Trade-off wandert das Fitness-Maximum kontinuierlich entlang der Trade-off Kurve mit steigendem Fraßdruck und liegt zumeist im Bereich intermediärer Trait-Kombinationen. Für einen konvexen Trade-off hingegen, dominiert entweder eine der beiden Arten mit den extremen Trait-Kombinationen (stark verteidigt oder sehr schnellwüchsig) oder beide Extreme koexistieren (gleiche Fitness). Letzteres ist durch stabilisierende Mechanismen wahrscheinlich ein gängiges Phänomen, da die Arten selbst die Fitness-Landschaft in einer Weise beeinflussen können, die jeweils günstig für ihren Konkurrenten ist (z.B. hohe Dichten der unverteidigten Art fördern hohe Räuber-Dichten und steigern somit die Fitness der verteidigten Art). Die Unterscheidung in konkav und konvex hinsichtlich unterschiedlicher Selektionsmuster gilt für lineare Fitness-Isoklinen, die hier vereinfacht angenommen wurden. Für nichtlineare Fitness-Isoklinen führen konkave und konvexe Trade-offs nicht zwangsläufig zu verschiedenen Mustern der Selektion [28].

kann ein wichtiger Faktor für die Vorhersagbarkeit von Änderungen in deren Zusammensetzung sein und z. B. Rückschlüsse auf ein geeignetes adaptives Management von Gewässern und deren Artengemeinschaften ermöglichen. Derzeit fehlen jedoch, bis auf vereinzelte Laborstudien [15, 16], empirische Nachweise von Trade-offs mit einer Quantifizierung ihrer Form und Einblicken zu deren Wirkweise auf das System.

Beim Phytoplankton handelt es sich um eine Organismengruppe, die viele verschiedene Arten mit diversen Anpassungsstrategien und somit eine große Anzahl an möglichen Trait-Kombinationen innerhalb eines Gewässers aufweisen kann [17, 18]. Der häufig beobachtete Erhalt dieser Biodiversität über lange Zeiträume in einem Gewässer ist ein Indiz dafür, dass Trade-offs beim Phytoplankton eine zentrale Rolle für dessen Zusammensetzung spielen. Als Primärproduzenten sind Phytoplankton-Artengemeinschaften von zentraler Bedeutung für aquatische Nahrungsnetze und Änderungen in der Zusammensetzung des Phytoplanktons sind relevant für die darüber liegenden trophischen Ebenen. Daher ist das Verständnis von Anpassungserscheinungen in der Zusammensetzung des Phytoplanktons von besonderem Interesse für ein adaptives Management der entsprechenden Ökosysteme. Einige Trade-offs wurden bereits für das Phytoplankton untersucht und konnten nachgewiesen werden, wie z. B. ein Trade-off zwischen verschiedenen funktionellen Eigenschaften der Ressourcennutzung [19, 20]. Allerdings ist auch der Fraß durch Zooplankton ein entscheidender Umweltfaktor für diese Organismengruppe [21]. Trade-offs zwischen einem Fraßschutz (z. B. über Koloniebildung) und dem Wachstum wurden häufig postuliert [22, 23], konnten aber selten empirisch belegt werden und wenn, dann ohne quantitative Details zur Form dieses Trade-offs zu erheben.

Unsere Studie hatte zum Ziel diesen Trade-off in einer natürlichen Phytoplanktongemeinschaft nachzuweisen und zu quantifizieren, und Wirkmechanismen im Hinblick auf die Anpassung der Artengemeinschaft an Umweltveränderungen und den Erhalt der Biodiversität zu untersuchen. Hierfür analysierten wir einen Langzeit-Datensatz zum Phytoplankton des Bodensees (mesotroph, 472 km², mittlere Tiefe 101 m), der ein bis zweiwöchige Abundanzmessungen für die verschiedenen Arten im Zeitraum von 1979 bis 1999 umfasste. Die Abundanzen wurden anhand spezifischer Kohlenstoffgewicht-zu-Zellvolumen-Verhältnisse in Biomassen umgerechnet. Um eine möglichst konsistente Zeitreihe an Messungen zu erhalten (ohne fehlende Zählungen von einzelnen Arten) wurden 36 Phytoplankton-Morphotypen betrachtet, die gemeinsam rund 92 % der jährlichen Phytoplanktonbiomasse ausmachten. Diese Morphotypen waren entweder äquivalent zu einer bestimmten Art oder repräsentierten mehrere funktionell ähnliche Arten. Um ein Verständnis über die zugrundeliegenden Trade-offs zu gewinnen, wurden Literaturdaten aus einem statistischen Modell von Bruggeman 2011 [24] zu funktionellen Eigenschaften dieser Phytoplankton-Morphotypen ausgewertet. Folgende Traits wurden dabei betrachtet: 1. Verteidigung gegen Fraß (δ), 2. die maximale pro-Kopf Wachstumsrate (r) (also wie schnell die Population einer Art pro Kopf betrachtet unter möglichst idealen Nährstoff-Bedingungen wachsen kann) und 3. die Phosphataffinität (P). Analog dazu wurden Messungen zu Umweltfaktoren (Fraßdruck durch Zooplankton, die vertikale Durchmischung und die Phosphatverarmung) als Treiber von Traitveränderungen auf einer saisonalen Zeitskala untersucht. Um die

saisonalen Dynamiken zwischen den verschiedenen Jahren vergleichbar zu machen, wurden die Zeitreihen relativ zum Klarwasserstadium ausgerichtet, dem Biomasseminimum des Phytoplanktons im Frühsommer, welches durch Zooplanktonfraß induziert wird. Weitere Details zur Methodik sind in Ehrlich et al. 2020 [14] zu finden. Im Ergebnis konnte diese Studie wichtige Muster in der Änderung der Artenzusammensetzung im Einklang mit der Theorie erklären.

Hauptteil

Für die Phytoplankton-Gemeinschaft des Bodensees konnte die Form des Trade-offs ermittelt, quantifiziert und die jährlichen Trait-Dynamiken des Phytoplanktons auf Basis dieses Trade-offs sowie wichtiger Umweltfaktoren erklärt werden. Im Folgenden sind die Ergebnisse in vier Teilen präsentiert: (1.) Die jährliche Dynamik der mittleren Trait-Werte der Phytoplanktongemeinschaft und der relevanten Umweltfaktoren (Abbildung 1). (2.) Ein Überblick zur Trade-off-Struktur und den vorkommenden Trait-Kombinationen (Abbildung 2a). (3.) Die Wichtigkeit der einzelnen Trait-Kombinationen (also der Morphotypen) für die jährliche Gesamtbiomasse des Phytoplanktons (Abbildung 2b). (4.) Einblicke in die dynamische Verschiebung der Biomasseanteile im Trait-Raum entlang der Trade-off-Kurve mit einer sich ändernden Umwelt (Abbildung 3).

Jährliche Dynamik

Die mittleren Trait-Werte der Phytoplanktongemeinschaft stellen Biomasse-gewichtete Durchschnittswerte der funktionellen Eigenschaften auf Artengemeinschaftsebene dar und werden im Folgenden mit einem waagerechten Strich oberhalb des jeweiligen Trait-Symbols markiert. Innerhalb der saisonalen Dynamik konnten wir eine deutliche Veränderung der mittleren Verteidigung gegen Fraß ($\bar{\delta}$) und der mittleren maximalen pro-Kopf Wachstumsrate (\bar{r}) des Phytoplanktons im Einklang mit einer sich ändernden Umwelt beobachten (Abbildung 1a–c). Dabei steigt $\bar{\delta}$ während des sogenannten Klarwasserstadiums (KWS) steil an (Abbildung 1c), einer Phase starken Fraßdrucks durch hohe Zooplankton-Biomassen (vor allem Daphnien) und deutlichem Rückgang der Phytoplanktonbiomasse (Abbildung 1b). Zeitgleich sinkt \bar{r} signifikant (Abbildung 1c). Ein schnelles Wachstum ist vor allem im Frühjahr relevant, wenn die vertikale Durchmischung hoch ist und reichlich Nährstoffe verfügbar sind (Abbildung 1a), um günstige Bedingungen mit hohem Wachstumspotenzial kurzfristig nutzen zu können (typisch beispielsweise für Kieselalgen). Mit Beginn des KWS wird die Verteidigung des Phytoplanktons gegen Fraß wichtiger, steigt an und geht auf Kosten der maximalen pro-Kopf-Wachstumsrate (Abbildung 1c) – ein Indiz für einen vorliegenden Trade-off zwischen Verteidigung und Wachstum. Keine ausgeprägte jährliche Dynamik konnte hingegen für die mittlere Phosphataffinität der Phytoplanktongemeinschaft identifiziert werden (Abbildung 1d). Dies schließt jedoch nicht aus, dass dieser Trait für einige Arten individuell betrachtet im Verlauf des Jahres von hoher Wichtigkeit ist.

Trade-off-Struktur

Die Trait-Daten zeigten eine signifikante negative Korrelation im Phytoplankton des Bodensees zwischen der Verteidigung

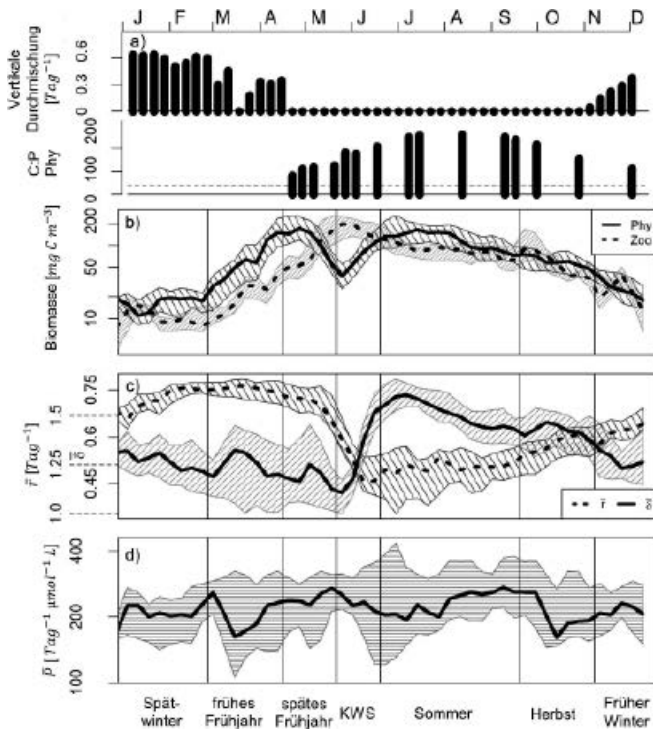


Abb. 1: Saisonale Dynamiken der abiotischen Umweltfaktoren, der Phyto-/Zooplanktonbiomassen und der auf Artengemeinschaftsebene gemittelten funktionellen Eigenschaften. a) Vertikale Durchmischung als Anteil des Phytoplanktons, der pro Tag aus der Wasserschicht zwischen 0 bis 20 m Tiefe in die darunterliegende Schicht (20–100 m) abtransportiert wird. Außerdem ist das für das Jahr 1987 zu einigen Zeitpunkten exemplarisch erhobene C:P-Masse-Verhältnis des Phytoplanktons dargestellt, wobei ein hohes C:P-Verhältnis eine Nährstoffverarmung indiziert (die gestrichelte Linie markiert das sogenannte Redfield-Verhältnis, eine häufig angenommene Zellquote für Phytoplankton als Referenz). b) Interannuelle Mediane der Biomasse vom Phytoplankton (Phy) im Zeitraum 1979–1999 und Zooplankton (Zoo) im Zeitraum 1987–1996 für um das Klarwasserstadium herum standardisierte Jahresverläufe. Die Varianz zwischen den Jahren hinsichtlich der Biomassedynamiken ist gering, wie durch den Interquartil-Bereich (Schattierung um Linien) angezeigt. c) Interannueller Median und Interquartil-Bereich für die Verteidigung gegen Fraß ($\bar{\delta}$) und die maximale pro-Kopf Wachstumsrate (\bar{r}) sowie d) für die Phosphataffinität (\bar{P}), jeweils gemittelt auf Artengemeinschaftsebene entsprechend der Biomasseanteile der Phytoplankton-Morphotypen zum jeweiligen Zeitpunkt in einem standardisierten Jahr.

gegen Fraß und der maximalen pro-Kopf-Wachstumsrate (Spearman-Rang-Korrelationskoeffizient $\rho = -0,61, p = 10^{-4}$), ein Indiz für das Vorliegen eines Trade-offs. In der Phytoplanktongemeinschaft treten keine Morphotypen mit sehr hohen Werten für beide funktionellen Eigenschaften gleichzeitig (also Verteidigung und Wachstumsrate) auf (Abbildung 2a). Die Trait-Daten unterstützen die Annahme eines interspezifischen konkaven Trade-offs für das Phytoplankton des Bodensees (Abbildung 2a). Im Bereich geringer Werte für beide betrachteten Traits sind ebenfalls keine Morphotypen zu finden (Abbildung 2a), was auf einen zurückliegenden Konkurrenzausschluss solcher Trait-Kombinationen mit sehr geringer Fitness hindeutet (Infobox 1). Es wurden keine signifikanten Beziehungen der

Verteidigung gegen Fraß oder der Wachstumsrate zur Phosphataffinität gefunden und somit keine weitere Trade-offs identifiziert. Für konkrete Hintergrunddetails zu den Trait-Daten wird auf Bruggeman 2011 [24] und Ehrlich et al. 2020 [14] verwiesen.

Anteil der Morphotypen an der Jahresgesamtbiomasse des Phytoplanktons

Entsprechend der Theorie (Infobox 1) konzentriert sich ein Großteil der Biomasse über das ganze Jahr gesehen entlang der Trade-off-Kurve, vor allem im Bereich mittlerer Verteidigung δ und relativ hoher maximaler pro-Kopf-Wachstumsrate r , während Morphotypen unterhalb der Trade-off-Kurve (mit geringerer Fitness) einen geringeren Anteil der Gesamtphytoplanktonbiomasse ausmachten (Abbildung 2b). Eine Ausnahme stellte unter anderem *Rhodomonas* ssp. dar (#29, Abbildung 2a,b), welche einen sehr hohen Biomasseanteil ausmachte, obwohl nicht im Bereich intermediärer sondern sehr geringer Verteidigung liegend. Dies kann diese Art aber möglicherweise über ein relativ hohes r und eine hohe Phosphataffinität kompensieren (Abbildung 2b). Auch bei sehr hohen Verteidigungswerten sind Morphotypen mit substanziellem Biomasseanteil zu finden (z. B. *Ceratium hirundinella* #4, Abbildung 2a,b), obwohl diese eine sehr geringe Wachstumsrate aufweisen. Auch hier ist eine hohe Phosphataffinität eventuell Fitness-begünstigend (Abbildung 2b). In der Gesamtbetrachtung der Fitness aller Morphotypen sind zudem weitere Traitdimensionen, wie die Fähigkeit zur Mixotrophie (zusätzliche Nährstoffquelle) [25], die Nutzung zusätzlicher Bereiche im Lichtspektrum über spezielle Photopigmente (z. B. *Cryptomonas* ssp. #11, welche trotz geringem r relativ zum δ hohe Biomassen zeigt, Abbildung 2a,b), die vertikale Motilität (Möglichkeit Nährstoffe aus tieferen Wasserschichten zu nutzen, z. B. *Ceratium hirundinella* #4) oder die Sinkgeschwindigkeit (z. B. hoch für Diatomeen mit Silikatschale) zu berücksichtigen [3]. Letzteres ist beispielsweise wichtig, wenn die Fitness der Diatomeen betrachtet wird, die ein relativ hohes r im Vergleich zum δ aufweisen (Abbildung 2a), aber eventuell im Nettowachstum durch hohe Sinkgeschwindigkeiten beeinflusst sind. Weitere Details zu zusätzlichen Traitdimensionen sind in Ehrlich et al. 2020 [14] zu finden.

Saisonale Biomasse-Verschiebung entlang der Trade-off Kurve

Die Biomasse-Verteilung innerhalb des δ - r -Trait-Raums variiert systematisch zwischen den Jahreszeiten (Abbildung 3) im Einklang mit den treibenden Umweltfaktoren des Phytoplanktons (Abbildung 1). Im frühen Frühjahr ist die vertikale Durchmischung stark ausgeprägt (d. h. hoher Export/Verlust an Phytoplankton aus euphotischer Zone in tiefere Schichten), während der Fraßdruck und die Phosphatverarmung sehr gering sind (Abbildung 1a, b). Dies spiegelt sich auch in der Biomasseverteilung wider – es dominieren Morphotypen mit hohem r , welche hohe Verluste durch die vertikale Durchmischung ausgleichen und günstige Nährstoffbedingungen kurzfristig nutzen können, während Morphotypen mit geringem r und hohem δ sehr geringe Biomassen aufweisen (Abbildung 3a). Im Gegensatz dazu sind während der Zeit der Sommerschichtung die Nährstoffverarmung und der Fraßdruck treibende Kräfte des

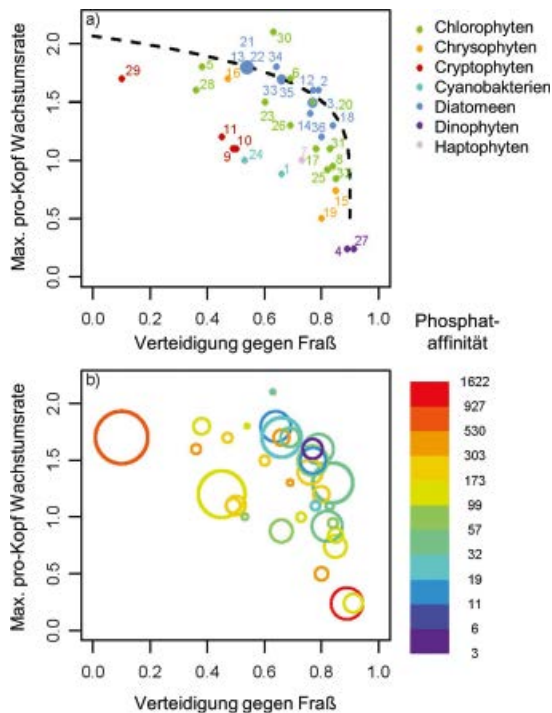


Abb. 2: a) Darstellung der 36 dominierenden Phytoplankton-Morphotypen des Bodensees mit ihren entsprechenden Werten für Verteidigung gegen Fraß und der maximalen pro-Kopf Wachstumsrate im Trait-Raum. Die Farben stehen für verschiedene taxonomische Gruppen des Phytoplanktons. Über die Zahlen lassen sich den einzelnen Punkten die jeweiligen Namen der Phytoplankton-Morphotypen zuordnen (siehe SI von Ehrlich et al. 2020 [14]). Die gestrichelte Linie stellt eine Schätzung des gefundenen konkaven Trade-offs dar. b) Ähnliche Darstellung wie a), jedoch gibt die Farbe hier den Wert der Phosphataffinität dieses Morphotyps an. Die Größe der Kreise spiegelt den durchschnittlichen Jahresanteil dieses Morphotyps an der Gesamtphytoplanktonbiomasse wider.

Phytoplanktons. Entsprechend verschiebt sich die Biomasse-Trait-Verteilung hin zu Morphotypen mit intermediärem oder hohem δ und entsprechend geringerem r (Abbildung 3b). Daten zu den weiteren Jahreszeiten sind in Ehrlich et al. 2020 [14] näher dargestellt.

Zusammenführung von Theorie und Daten zum Einfluss des Trade-offs auf die Artengemeinschaft

Für den gefundenen konkaven Trade-off zwischen Verteidigung gegen Fraß und maximaler pro-Kopf Wachstumsrate prognostiziert die Theorie, dass viele unterschiedliche Arten innerhalb eines Jahres am Fitnessmaximum liegen können und profitieren, wenn die Umweltbedingungen entsprechend variieren (Infobox 1). Dies ist nicht der Fall für einen konvexen Trade-off, bei dem unabhängig von den Umweltbedingungen nur die beiden Arten mit extremen Trait-Kombination dominieren können (Infobox 1). Es liegt daher nahe, dass die Konkavität des Trade-offs entscheidend für den Erhalt der Diversität im Phytoplankton des Bodensees ist und sich Fitnessunterschiede über das Jahr durch sich ändernde Umweltbedingungen ausgleichen können. Zudem können einzelne Arten durch Ausbildung von Dauerstadien jeweils ungünstige Zeiten (Zeiten geringer Fitness) innerhalb des Jahres überbrücken und so auf lange Sicht

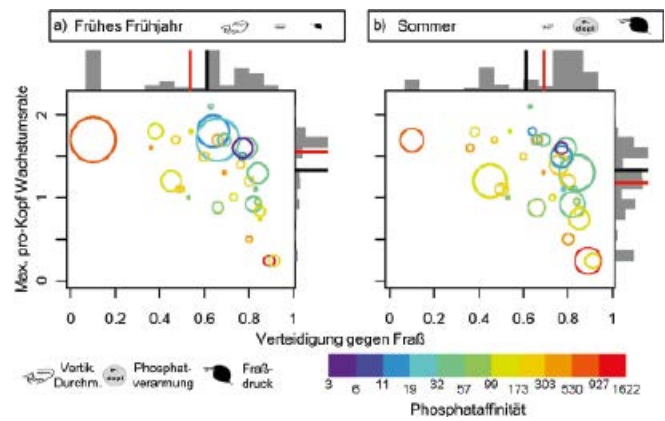


Abb. 3: Durchschnittliche Biomasseverteilungen im Trait-Raum (Verteidigung gegen Fraß vs. maximale pro-Kopf-Wachstumsrate) zu zwei Zeiträumen im Jahr: a) Frühes Frühjahr mit hoher vertikaler Durchmischung, minimaler Phosphatverarmung und geringem Fraßdruck, und b) Sommer mit sehr geringer vertikaler Durchmischung, hoher Phosphatverarmung und starkem Fraßdruck durch Zooplankton. Die Größe der Kreise gibt den Biomasseanteil des jeweiligen Morphotyps an, die Farbe den entsprechenden Wert der Phosphataffinität. Seitlich der Abbildungsboxen ist die diskrete Biomasseverteilung entlang der jeweiligen Trait-Achse projiziert. Die rote Linie markiert den aktuellen Durchschnitts-Traitwert der Artengemeinschaft in dieser Jahreszeit, die schwarze Linie dient als Referenzlinie und symbolisiert den jährlichen Durchschnittswert.

überdauern [26]. Dieser Mechanismus wird in der Literatur auch als „Storage-Effekt“ bezeichnet und gehört zur Klasse der Koexistenzmechanismen, die aus Umweltschwankungen resultieren [27]. Darüber hinaus spielen beim Erhalt der Biodiversität im Phytoplankton sehr wahrscheinlich Nischendifferenzierungen entlang weiterer Trait-Achsen eine wichtige Rolle, wie die Nutzung unterschiedlicher Lichtspektren, Nährstoffaffinität, Mixotrophie, Motilität etc. [3].

Die zugrundeliegenden Mechanismen für den gefundenen, interspezifischen Trade-off zwischen Verteidigung gegen Fraß und maximaler pro-Kopf Wachstumsrate und dessen konkaven Verlauf bleiben unklar. Eine mögliche Erklärung könnte jedoch der Zusammenhang des Fraßschutzes und der Wachstumsrate mit der Phytoplankton-Zellgröße sein. Tatsächlich konnten Hinweise auf diesen sogenannten allometrischen Zusammenhang gefunden werden [14]: Die Verteidigung gegen Fraß steigt mit zunehmender Zellgröße, während die maximale pro-Kopf Wachstumsrate sinkt. Jedoch sind weitere Querbeziehungen relevant – so hängt der Fraßschutz z. B. auch von der Dicke der Zellwände, der Koloniebildung, der Produktion von Toxinen und der Zellform des Phytoplanktons ab. Unabhängig von der Ursache des Auftretens scheint der Trade-off jedoch sehr relevant für die Zusammensetzung des Phytoplanktons des Bodensees zu sein. Im vorliegenden Fall stellen die Verteidigung gegen Fraß und die maximale pro-Kopf Wachstumsrate zentrale funktionelle Eigenschaften dar, die die beobachteten Dynamiken hauptsächlich erklären können.

Fazit

Die Identifizierung von wichtigen Trade-offs zwischen funktionalen Eigenschaften und die Quantifizierung ihrer Form stellen

einen entscheidenden Schlüssel für das Verständnis und die Vorhersage von Änderungen in der Zusammensetzung vom Phytoplankton des Bodensees unter sich ändernden Umweltbedingungen dar. Es liegt nahe, dass die in der Theorie gezeigten und hier erstmals empirisch im Feld nachgewiesenen Mechanismen auch für weitere Artengemeinschaften über das Bodensee-Phytoplankton hinaus relevant sind, da Trade-offs in allen Organismengruppen anzutreffen sind. Bei natürlichen Artengemeinschaften empfiehlt sich daher stets eine Betrachtung der Schlüssel-Traits der Arten und eine Quantifizierung der Trade-offs zwischen diesen, um die Dynamik der Arten besser verstehen/vorhersagen zu können und gegebenenfalls entsprechende Managementmaßnahmen einzuleiten.

Dank

Gedankt sei Alexander Wacker, Alice Boit, Michael Raatz und Guntram Weithoff für Hinweise bei der Auswertung der Studie. Außerdem wird auch den anonymen Reviewern der Publikation Ehrlich et al. 2020 [14] gedankt, auf der der vorliegende Artikel basiert. Dank sei auch gerichtet an Dietmar Straile für das Bereitstellen einer lesbareren Übersicht der Daten von Bruggeman 2011 [24]. Die Forschung wurde finanziert durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft (DFG, GA 401/26-1/2). Die Realisierung dieses Artikels wurde durch die Deutsche Gesellschaft für Limnologie (DGL) im Rahmen des Schwoerbel-Benndorf-Nachwuchspreis möglich gemacht. Gedankt wird ferner der EU und dem Land Mecklenburg-Vorpommern (MV-I.18-LM-004, B730117000069) für die Beiträge, die die Endredaktion dieses Beitrags ermöglicht haben.

Literatur

[1] A. J. Reid, A. K. Carlson, I. F. Creed, E. J. Eliason, P. A. Gell, P. T. J. Johnson, K. A. Kidd, T. J. MacCormack, J. D. Olden, S. J. Ormerod, J. P. Smol, W. W. Taylor, K. Tockner, J. C. Vermaire, D. Dudgeon, and S. J. Cooke, *Emerging Threats and Persistent Conservation Challenges for Freshwater Biodiversity*, *Biol. Rev.* 94, 849 (2019).

[2] B. J. McGill, B. J. Enquist, E. Weiher, and M. Westoby, *Rebuilding Community Ecology from Functional Traits*, *Trends Ecol. Evol.* 21, 178 (2006).

[3] E. Litchman and C. A. Klausmeier, *Trait-Based Community Ecology of Phytoplankton*, *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 39, 615 (2008).

[4] S. C. Stearns, *Trade-Offs in Life-History Evolution*, *Funct. Ecol.* 3, 259 (1989).

[5] J. Grønning and T. Kjørboe, *Diatom Defence: Grazer Induction and Cost of Shell-Thickening*, *Funct. Ecol.* 34, 1790 (2020).

[6] D. Tilman, *Causes, Consequences and Ethics of Biodiversity*, *Nature* 405, 208 (2000).

[7] J. M. Kneitel and J. M. Chase, *Trade-Offs in Community Ecology: Linking Spatial Scales and Species Coexistence*, *Ecol. Lett.* 7, 69 (2004).

[8] K. F. Edwards, C. A. Klausmeier, and E. Litchman, *A Three-Way Trade-Off Maintains Functional Diversity under Variable Resource Supply*, *Am. Nat.* 182, 786 (2013).

[9] B. J. Cardinale, J. E. Duffy, A. Gonzalez, D. U. Hooper, C. Perrings, P. Venail, A. Narwani, G. M. Mace, D. Tilman, D. A. Wardle, A. P. Kinzig, G. C. Daily, M. Loreau, J. B. Grace, A. Larigauderie, D. S. Srivastava, and S. Naeem, *Biodiversity Loss and Its Impact on Humanity*, *Nature* 486, 59 (2012).

[10] L. A. Wojcik, R. Ceulemans, and U. Gaedke, *Functional Diversity Buffers the Effects of a Pulse Perturbation on the Dynamics of Tritrophic Food Webs*, *Ecol. Evol.* 11, 15639 (2021).

[11] R. Levins, *Theory of Fitness in a Heterogeneous Environment. I. The Fitness Set and Adaptive Function*, *Am. Nat.* 96, 361 (1962).

[12] C. Rueffler, T. J. M. Van Dooren, and J. A. J. Metz, *Adaptive Walks on Changing Landscapes: Levins' Approach Extended*, *Theor. Popul. Biol.* 65, 165 (2004).

[13] P. A. Abrams, *The Prerequisites for and Likelihood of Generalist-Specialist Coexistence*, *Am. Nat.* 167, 329 (2006).

[14] E. Ehrlich, N. J. Kath, and U. Gaedke, *The Shape of a Defense-Growth Trade-off Governs Seasonal Trait Dynamics in Natural Phytoplankton*, *ISME J.* 1 (2020).

[15] R. Maharjan, S. Nilsson, J. Sung, K. Haynes, R. E. Beardmore, L. D. Hurst, T. Ferenci, and I. Gudelj, *The Form of a Trade-off Determines the Response to Competition*, *Ecol. Lett.* 16, 1267 (2013).

[16] J. R. Meyer, I. Gudelj, and R. Beardmore, *Biophysical Mechanisms That Maintain Biodiversity through Trade-Offs*, *Nat. Commun.* 6, 6278 (2015).

[17] V. H. Smith, B. L. Foster, J. P. Grover, R. D. Holt, M. A. Leibold, and F. DeNoyelles, *Phytoplankton Species Richness Scales Consistently from Laboratory Microcosms to the World's Oceans*, *Proc. Natl. Acad. Sci.* 102, 4393 (2005).

[18] G. Weithoff, *The Concepts of "plant Functional Types" and "Functional Diversity" in Lake Phytoplankton – a New Understanding of Phytoplankton Ecology?*, *Freshw. Biol.* 48, 1669 (2003).

[19] K. F. Edwards, C. A. Klausmeier, and E. Litchman, *Evidence for a Three-Way Trade-off between Nitrogen and Phosphorus Competitive Abilities and Cell Size in Phytoplankton*, *Ecology* 92, 2085 (2011).

[20] K. F. Edwards, E. Litchman, and C. A. Klausmeier, *Functional Traits Explain Phytoplankton Responses to Environmental Gradients across Lakes of the United States*, *Ecology* 94, 1626 (2013).

[21] U. Sommer, R. Adrian, L. De Senerpont Domis, J. J. Elser, U. Gaedke, B. Ibelings, E. Jeppesen, M. Lürling, J. C. Molinero, W. M. Mooij, E. van Donk, and M. Winder, *Beyond the Plankton Ecology Group (PEG) Model: Mechanisms Driving Plankton Succession*, *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 43, 429 (2012).

[22] K. Tirok and U. Gaedke, *Internally Driven Alternation of Functional Traits in a Multispecies Predator-Prey System*, *Ecology* 91, 1748 (2010).

[23] C. A. Klausmeier and E. Litchman, *Successional Dynamics in the Seasonally Forced Diamond Food Web*, *Am. Nat.* 180, 1 (2012).

[24] J. Bruggeman, *A Phylogenetic Approach to the Estimation of Phytoplankton Traits*, *J. Phycol.* 47, 52 (2011).

[25] N. Kamjunke, T. Henrichs, and U. Gaedke, *Phosphorus Gain by Bacterivory Promotes the Mixotrophic Flagellate Dinobryon Spp. during Re-Oligotrophication*, *J. Plankton Res.* 29, 39 (2006).

[26] G. A. Fryxell and P. S. of America, *Survival Strategies of the Algae* (Cambridge Univ. Press, New York and London, 1983).

[27] P. Chesson, *Mechanisms of Maintenance of Species Diversity*, *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 31, 343 (2000).

[28] E. Ehrlich, L. Becks, and U. Gaedke, *Trait-Fitness Relationships Determine How Trade-off Shapes Affect Species Coexistence*, *Ecology* 98, 3188 (2017).

Autor*innen

Dr. Elias Ehrlich

Leibniz-Institut für Gewässerökologie und Binnenfischerei (IGB)
Abteilung 4: Biologie der Fische, Fischerei und Aquakultur,
Müggelseedamm 310
12587 Berlin
und
Universität Potsdam
Institut für Biochemie und Biologie
AG Ökologie und Ökosystemmodellierung
Maulbeerallee 2
14469 Potsdam

E-Mail: elias.ehrlich@igb-berlin.de

Nadja J. Kath, M. Sc.

Prof. Dr. Ursula Gaedke
Universität Potsdam
Institut für Biochemie und Biologie
AG Ökologie und Ökosystemmodellierung
Maulbeerallee 2
14469 Potsdam

