

University of Groningen

Soil bacterial community assembly during succession

Jia, Xiu

DOI:
[10.33612/diss.156586683](https://doi.org/10.33612/diss.156586683)

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:
2021

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

Citation for published version (APA):
Jia, X. (2021). *Soil bacterial community assembly during succession*. University of Groningen.
<https://doi.org/10.33612/diss.156586683>

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

Begrijpen hoe verschillende factoren de assemblage en dynamiek van microbiële gemeenschappen stimuleren, is een belangrijk doch slecht begrepen onderwerp in de microbiële ecologie. Assemblage van deze gemeenschappen wordt gemedieerd door een samenspel van ecologische processen die de structuur ervan vormgeven over verscheidene niveaus van ruimte en tijd. Het samenspel bestaat uit selectie, verspreiding, ecologische drift en diversificatie. Het evalueren van patronen in microbiële successie kan informatie leveren over hoe diverse processen en mechanismen werken in verschillende schaalniveaus. Dit kan mogelijk een connectie onthullen tussen gemeenschapsassemblage en belangrijke aspecten van ecosysteem functionering. In natuurlijk vormende ecosystemen spelen microben een aanzienlijke rol in het koloniseren van nieuwgevormde habitatten/niches, waar zich vervolgens een kortere opeenvolgende reeks vormt van aankomende en vervangende soorten over tijd. Dit gebeurt op een vergelijkbare manier, echter op een hoger tempo, als dat waargenomen is in successie trajecten van macro-organismen. Door een kwelder chronosequentie met meer dan 100 jaar primaire successie als model ecosysteem te gebruiken (Schiermonnikoog, Nederland), heb ik systematisch onderzocht hoe de verschillende processen van gemeenschapsassemblage werken en de mate waarop de relatieve bijdrage aan het structureren van bodembacteriegemeenschappen van de processen verandert over tijd. Ik zette een gerichte focus op de verdeling van soortenrijkdom tussen gewone en zeldzame biosferen en biedt nieuwe conceptuele en empirische kennis over hoe verschillende processen werken op het gebied van dynamiekbesturing.

Dit proefschrift begint met een overzicht van relevante onderwerpen in **Hoofdstuk 1**. Daarin introduceer ik nieuwe ontwikkelingen in het begrijpen van microbiële gemeenschappen in het milieu, syntheses en theorieën over ecologische processen die het samenleven van soorten beheersen en hun dynamica, en geef ik een overzicht van de microbiële zeldzame biosfeer. Als laatste schets ik het doel van dit proefschrift en de onderzoeksvragen die in elk hoofdstuk in detail worden onderzocht.

Hoofdstuk 2 geeft een overzicht van algemene patronen in de omloop van microbiële gemeenschappen tijdens primaire en secundaire successie. Het geeft ook een overzicht van hoe recente moleculaire technologieën de vooruitgang op dit gebied van de wetenschap mogelijk maakten. In het kort, ik presenteer er een algemene inleiding op het onderwerp door te beargumenteren dat microbiële gemeenschappen zich vaak ontwikkelen van eenvoudige naar meer complexe structuren met een toename van de totale biomassa gedurende de primaire successie. Hoewel er minder consistentie is tijdens secundaire opvolging, aangezien historische contingentie zou kunnen bepalen hoe de gemeenschap reageert op verstoring. Verder geeft dit hoofdstuk een overzicht van eerdere studies op het eiland Schiermonnikoog, waar werd ingegaan op hoe zowel gemeenschappen van micro- als macro-organismen over de loop van meer dan 100 jaar primaire successie, veranderen in soortensamenstelling, ecologische kenmerken en interacties van functionele groepen.

Microbiële successie wordt gemedieerd door verschuivingen in assemblageprocessen van gemeenschappen. De kwantificering van de relatieve invloed van deze processen kan echter vertekend zijn afhankelijk van of DNA- of RNA-gebaseerde sequencing-benaderingen worden gebruikt. In **Hoofdstuk 3** wordt dit getoetst door bacteriële gemeenschappen te profileren via sequentie bepaling van 16S rRNA amplicons van milieu DNA- en RNA-transcripten die verkregen zijn uit verzamelde grond langs vijf opeenvolgende stadia van ecosysteemontwikkeling op het eiland Schiermonnikoog, en hierbij gebruik te maken van vier meetmomenten tijdens het groeiseizoen (tweemaandelijkse bemonstering). Hier laat ik zien dat, in vergelijking met DNA-gebaseerde benadering, de RNA-gebaseerde benadering onthulde een hogere temporele omloop van bacteriële gemeenschappen op zowel korte termijn (tweemaandelijks) als lange termijn (meer dan 100 jaar opvolging) omloop van gemeenschappen. De gemeenschapsassemblage op basis van RNA-afgeleide gemeenschap was nauwer verbonden met variabele selectie gedreven door heterogeniteit in de omgeving, terwijl resultaten verkregen van de DNA-afgeleide gemeenschap een grotere invloed onthulde van homogene selectie gedreven door de consistente milieucondities. Het onderscheid tussen deze twee benaderingen heeft waarschijnlijk te maken met de verschillen in stabiliteit van extracellulair RNA en DNA, en daarbij het verschil in behoud ervan in de omgeving (bijv. extracellulaire relikwie DNA), en kan dus gedetecteerd in onze sequentie analyses. Over het algemeen illustreren deze resultaten de behoefte aan referentiekader benaderingen om goed uit te leggen hoe assemblageprocessen microbiële gemeenschappen structureren. Het benadrukt ook dat voorzichtigheid geboden is bij het interpreteren en vergelijken van resultaten die gebaseerd zijn op verschillende sequentiestrategieën.

Vergelijkbaar met macro-organismen, echter misschien in een steilere vorm, vertonen soortenrijkdom grafiecurven van microbiële gemeenschappen een scheve verdeling van rijkdom. Dit is gekenmerkt door het bestaan van een paar sterk vertegenwoordigde taxa en een lange staart van minder vertegenwoordigde taxa welke vaak wordt aangeduid als 'de zeldzame biosfeer'. Vooral in de microbiële ecologie is er weinig bekend over de mechanismen die de assemblage en persistentie van de zeldzame biosfeer bemiddelen. In **hoofdstuk 4** ontwikkel ik een synthese die de verschillende soorten zeldzaamheid verdeelt, d.w.z. permanent, voorwaardelijk en tijdelijk zeldzame taxa, en hun typen plaatst in het samenspel van de assemblageprocessen. In het bijzonder heb ik onze kennis conceptueel uitgelijnd over gemeenschapsassemblage (*sensu* Vellend, 2016), en de relatieve bijdrage van verschillende eco-evolutionaire processen - selectie, verspreiding, drift en diversificatie - met de structuur en het type microbiële zeldzaamheid. Daarmee zorg ik voor een kader om deze synthese empirisch te testen met behulp van nul-model analyse in combinatie met fylogenetische informatie.

In **Hoofdstuk 5** heb ik de set van hypothesen die in Hoofdstuk 4 ontwikkeld zijn empirisch geëvalueerd. Ik deed dit door sequentiegegevens te gebruiken op de bacteriële 16S rRNA-transcripten gepresenteerd in Hoofdstuk 3. De combinatie van empirische gegevens met een mechanistisch raamwerk maakte het mogelijk de dynamiek van de zeldzame biosfeer in zowel korte (tweemaandelijkse) als lange (successie van meer dan 100 jaar) temporele schalen, te onderzoeken. Ondertussen dienen de vijf op-

eenvolgende fasen ook als een milieugradiënt over de ruimte, omdat de ruimte-voor-tijd-vervanging wordt gebruikt om de successiestadia tijdens de primaire opvolging te vertegenwoordigen. In het kort, ik toon aan dat de assemblage van de zeldzame biosfeer grotendeels wordt aangedreven door homogene selectie, terwijl de algemene biosfeer - die bestaat uit overvloedige soorten - wordt aangedreven door een breder scala aan processen, waarin variabele selectie een grote rol speelt. Ik heb ook laten zien dat homogene selectie de prevalentie van permanent zeldzame taxa verklaart, terwijl variabele selectie de dynamiek van voorwaardelijk zeldzame taxa verklaart. Alles tezamen draagt dit hoofdstuk empirische gegevens aan om ons begrip te vergroten van hoe ecologische processen de zeldzame biosfeer structureren, en hoe zeldzame microben fluctueren over spatiotemporale schalen en vervolgens verschillende soorten zeldzaamheid vormen.

Verspreiding is een van de eenvoudigste en belangrijkste processen die de assemblage van bodembacteriële gemeenschappen in kwelders beïnvloed. Dit komt doordat vroege successiestadia. Dagelijks worden onderworpen aan de invloed van de getijden. In **Hoofdstuk 6** heb ik een mikrokosmos-experiment gebruikt om te onderzoeken in hoeverre bodembacteriële gemeenschappen van verscheidene successiestadia verschillen in compositie door veranderingen in overstromingsfrequentie. Hierin werd de kunstmatige toepassing van natuurlijk zeewater gebruikt om vier niveaus van inundatiefrequentie te simuleren, d.w.z. 2× per dag, 1× per dag, 1× per 3 dagen en 1× per 7 dagen. Bodemgrond verzameld in de vroege (0-jarige) en intermediaire/late (70-jarige) successiestadia werden gebruikt. Hiernaast werd steriel zeewater als controle gebruikt om onderscheid te kunnen maken tussen de invloed van biotische (verspreiding van microbiële cellen) en abiotische (chemische veranderingen) factoren van invloed op de gemeenschap. Bodem bacteriële gemeenschappen waren geprofileerd door sequentie-bepaling van 16S-rRNA-genen op 6 tijdstippen in een experiment dat over 20 dagen werd uitgevoerd. Samengevat, ik vond geen significant effect van de algehele invloed van overstroming over de vier frequentieniveaus getest op bodems van beide opeenvolgende stadia. In deze studie is het tijdpunt van bemonstering de belangrijkste factor die de variatie in bacteriële gemeenschappen drijft. Zowel α - als β -diversiteit van de bacteriële gemeenschappen verandert systematisch met de tijd in bodemgrond van het vroege stadium, maar deze zijn relatief stabiel in de bodemgrond van de late stadia, dit mogelijk gelinkt aan de hogere diversiteit, selectiedruk en historische contingentie van dat stadium. De hogere temporele omloop van bacteriële gemeenschappen in de bodemgrond in de vroege stadia wordt grotendeels beheerst door veranderingen in vertegenwoordigers van de zeldzame biosfeer. Dit geeft aan dat zeldzame microben in het begin successiestadia van kwelders gevoelig zijn voor inundatie en kwetsbaar kunnen zijn voor versnelde zeespiegelstijging. Verder suggereert het verschil tussen natuurlijke en steriele zeewaterbehandelingen, hoewel niet significant, dat de impact van inundatie op bodembacteriële gemeenschappen, voornamelijk komt door veranderingen van fysisch-chemische bodemomstandigheden, en in mindere mate door verspreiding.

Als laatste geef ik in **Hoofdstuk 7** een synthese van dit proefschrift. Hier bespreek ik

de vooruitzichten van dit proefschrift met de nadruk op de algemene conclusies, huidige uitdagingen en potentiële, toekomstige richtingen in dit gebied van onderzoek. Ik stel voor dat toekomstige studieontwerpen kunnen profiteren van het conceptuele en empirische werk dat hier wordt geboden, in het bijzonder het werk met betrekking tot de dynamische processen die de zeldzame biosfeer van de bodem structureren. Bevordering van dit wetenschapsgebied kan ook profiteren van het testen van dit raamwerk in verschillende soorten microbiële gemeenschappen buiten het bodemspectrum. Dit is belangrijk om gegevens te verstrekken die het werk dat ik hier presenteer bevestigen, tegenspreken en uitbreiden.