

University of Groningen

Microbial community assembly in an evolving ecosystem

Dini Andreote, Francisco

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:
2016

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

Citation for published version (APA):

Dini Andreote, F. (2016). *Microbial community assembly in an evolving ecosystem: Ecological succession and functional properties of soil microbes*. [Thesis fully internal (DIV), University of 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).

The publication may also be distributed here under the terms of Article 25fa of the Dutch Copyright Act, indicated by the "Taverne" license. More information can be found on the University of Groningen website: <https://www.rug.nl/library/open-access/self-archiving-pure/taverne-amendment>.

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.

Summary

Samenvatting

English Summary

Understanding the mechanisms that govern the assembly and succession of communities across environmental gradients is a long-standing challenge in ecology. Taking the pioneering studies of Clements (1919) and Gleason (1927) as a motivation, this thesis aimed at examining the drivers of microbial community assembly and succession in soils. By making use of an environmental chronosequence across a natural salt marsh landscape (Schiermonnikoog, The Netherlands), I (*i*) foster the understanding of how different mechanisms and ecological processes interplay during microbial community assembly and succession along the chronosequence — ‘the ecosystem ecology perspective’, and (*ii*) explore the chronosequence in order to determine the ecological principles and mechanisms in microbial ecology that may provide support for other systems — ‘the microbial ecology perspective’.

The thesis opens up with an introductory section that contains, apart from a brief review of the history of soil microbiology research, an appraisal of the Vellend’s conceptual synthesis in community ecology (Vellend, 2010). This synthesis provides a framework along which the drivers of community composition and diversity can be investigated. In brief, it accounts for the relative influence of four classes of process: dispersal, selection, diversification and drift. How these processes operate with respect to community succession is brought to the fore in the discussions provided in the research chapters. In addition, the introductory section describes the study system in detail and briefly discusses how soil chronosequences can be effectively used as models of temporal soil ecology.

Next, in chapter 2, I examined the distribution and dynamics of bacterial communities in the system. Despite being 10- to 100-fold lowered in size (based on the quantification of the bacterial 16S rRNA gene copy numbers), the bacterial communities at the initial soil stages had higher α -diversities than those at the later ones. Furthermore, based on estimates of within-stage community turnover and Operational Taxonomic Unit (OTU) co-occurrence network analyses, I found temporal niche partitioning to constitute an important ecological mechanism promoting biodiversity at these initial soil stages. Here, the high environmental dynamism, mostly resulting from the daily influence of the tides, was suggested to incite phylogenetically-explicit temporal turnovers of the bacterial communities that established at the early stages of this ecosystem.

In chapter 3, I conceptualized and tested a descriptive community assembly model, taking the Vellend’s conceptual synthesis as a baseline. The chapter includes (*i*) a conceptual model that couples the community assembly processes (i.e. stochastic and deterministic) to ecological succession in microbial communities, and (*ii*) an empirical evaluation of this model using the data generated in chapter 2. On the basis of these analyses, the high turnover of bacterial communities at the initial soil stages was mostly explained by stochastic processes. On the other hand, as succession proceeds, the relative influence of stochasticity was found to gradually decrease, with that of deterministic selection increasing. Selection imposed on the bacterial communities at the intermediate and late soil stages was related to the progressive increments of sodium (Na) concentrations in the soils (from ~1.8–2.4% at the initial soil stages to ~13.8–14.4% at the later ones). Moreover, by extending the analysis from within-stage to among-stage community turnover, I

revealed that changes in the concentration of soil organic matter were the main predictors of the type and relative influence of determinism at a broader scale. Taken together, these results provide the first evidence for scale-dependency in the mechanisms that govern the balance between stochastic and deterministic processes during community assembly.

In chapter 4, by using an approach similar to that applied in chapter 2, I examined the fungal communities and their assembly across the chronosequence. In this chapter, I argue that the chronosequence represents a transition gradient from an initially marine-driven to a terrestrial-driven system. In addition, fungal ecophysiologicals were inferred from the patterns of community composition across the gradient, with focus on fungal carbon (C) dynamics and C storage processes. Moreover, chapter 4 also provides a meta-analysis that contrasts the shifts in community sizes, α - and β -diversities between the bacterial (chapter 2) and fungal (chapter 4) communities in this system.

In chapter 5, a trait-based view of microbial land colonization is provided. For that, I applied metagenomics to study the microbial communities along the soil chronosequence and sought for signatures of shifting traits, at the level of community genetic potentials. I thus reduced the complexity of the data to two distinct functional classes that are presumed to confer adaptive value in the contrasting habitats (i.e. the marine- versus terrestrial-driven systems) — the so-called ‘flight’ or ‘fight’ response modus. The ‘flight’ modus was represented by *in silico* reconstructed bacterial chemotaxis and flagellar assembly pathways. I found these traits to strongly prevail in the microbial communities at the early soil stages, potentially as a reflection of the high diffusibility (connectivity) in the habitats, caused by the daily influence of the tides. In contrast, the ‘fight’ modus — exemplified by the relative abundance and intricacy of antibiotic resistance genes and genes for complex organic substrate degradation — became progressively more important towards the later (terrestrial) stages of the chronosequence. I posit that, in these later stages, the forces of viscosity or strain favour the selection of traits associated with ‘chemical warfare’, enabling the respective communities to better antagonize competing or predator neighbours, in addition to degrading locally available (complex) organic substrates.

In chapter 6, given the body of literature that highlights the increasing threats faced by salt marshes (resulting in global ecosystem losses), I focused on reconstructing the microbially-mediated N cycle. Here, I used a combination of metagenomics and quantitative PCR assays in order to provide an inventory of the genes and organisms involved in N transformations in the system. I posit that these data are critically important for the future monitoring and potential mitigation of the impacts on salt marsh soils. In addition, this chapter also provides a discussion on niche partitioning within the functionally redundant N-cycling genes.

Finally, in chapter 7, an overall synthesis is provided that addresses the principles and concepts obtained in the research chapters. For that, I return to the aforementioned ‘ecosystem ecology’ and ‘microbial ecology’ perspectives. Concerning the former, the improved understanding of the dynamism and genetic potentials of the microbial communities in the chronosequence has key implications for our appreciation of salt marsh ecosystem functioning (e.g. the dynamic cycling of C and N in the system). With respect to the latter, the integration of microbial communities into the themes of community assembly and ecological succession in soils will facilitate future theoretical developments.

This is of critical importance, as it represents a nexus point to connect across-system divergences into frameworks. Thus, it will improve our ability to understand and predict how different mechanisms and ecological processes operate in soil microbial communities.

Nederlandse Samenvatting (Dutch Summary)

Een lang bestaand probleem binnen de ecologie is het verwerven van inzicht in de mechanismen die de samenstelling en successie van leefgemeenschappen in een ecologisch gradiënt bepalen. Dit proefschrift borduurt voort op de pioniersstudies van Clements (1919) en Gleason (1927) en is gericht op het onderzoeken van factoren die de samenstelling en successie van de microbiële gemeenschap in de bodem sturen. Door gebruik te maken van een natuurlijke chronosequentie langs een kwelder op het eiland Schiermonnikoog in Nederland, heb ik mij ter doel gesteld om (i) een beter inzicht te krijgen hoe verschillende mechanismen en ecologische processen samenspelen tijdens de samenstelling en de successie van microbiële gemeenschappen langs de chronosequentie — ‘het ecosysteem ecologie perspectief’, en (ii) de chronosequentie te verkennen om ecologische principes en mechanismen in microbiële ecologie te vinden die als leidraad voor andere systemen kunnen dienen — ‘het microbiële ecologie perspectief’.

Dit proefschrift opent met een introductie die, naast een kort overzicht van de geschiedenis van bodemmicrobiologisch onderzoek, een evaluatie van de conceptuele synthese van Vellend bevat (Vellend, 2010). Deze synthese biedt een kader waarin de samenstelling en diversiteit van gemeenschappen onderzocht kunnen worden. Kort gezegd komt de relatieve invloed van vier verschillende processen aan bod, nl. verspreiding, selectie, diversificatie en drift. Hoe deze processen van invloed zijn op de successie van het studiesysteem wordt verder beschreven in de discussies van de latere (onderzoeks)hoofdstukken. Ter aanvulling geeft de introductie ook een gedetailleerde omschrijving van het studiesysteem en een beschrijving hoe dergelijke bodem chronosequenties effectief gebruikt kunnen worden als modellen voor temporele bodemecologie.

Vervolgens beschrijf ik in hoofdstuk 2 de distributie en dynamiek van de bacteriële gemeenschappen binnen het systeem. Hierin laat ik zien dat, ondanks de 10- tot 100-voudige verlaging in omvang (gebaseerd op de gemeten bacteriële 16S rRNA gen kopie-aantallen), de bacteriële gemeenschappen in de initiële bodem stadia een hogere α -diversiteit hadden dan de latere stadia. Ook laat ik aan de hand van schattingen, middels een overlappende netwerk analyse van populatie vernieuwing binnen een stadium en Operationeel Taxonomische Eenheden (OTEs), zien dat de rol van temporele niche opdelingen een belangrijk ecologisch mechanisme was bij het bevorderen van biodiversiteit in de initiële bodem stadia. Hierbij wordt beargumenteerd dat de hoge mate van dynamiek in het milieu, voornamelijk ten gevolge van de dagelijkse getijden, kan leiden tot fylogenetisch-expliciete temporele vernieuwing van de bacteriële gemeenschappen in de vroegste stadia van dit ecosysteem.

Ik vervolg mijn onderzoek in hoofdstuk 3 door het testen van een model dat de samenstelling van een gemeenschap beschrijft, waarbij de conceptuele synthese van Vellend als kader diende. Dit hoofdstuk bevat (i) een conceptueel model welke de processen, belangrijk voor de samenstelling van de gemeenschap (ofwel stochastische en deterministische), koppelt met de ecologische successie van microbiële gemeenschappen, en (ii) een empirische evaluatie van het model door gebruik te maken van data gepresenteerd in hoofdstuk 2. Kort samengevat werd de hoge vernieuwing van de bacteriële gemeenschappen in de initiële bodem stadia met name gecontroleerd door stochastische processen. Naarmate de

successie vorderde, nam de relatieve invloed van stochasticiteit geleidelijk af en nam die van deterministische selectie toe. Toenemende selectie van de bacteriële gemeenschappen in de intermediaire en late stadia van de successie was in overeenstemming met de toenemende natrium (Na) concentratie in de bodem van dit systeem (Na fluctueerde van ~1.8–2.4% in de initiële stadia tot ~13.8–14.4% in de latere stadia). Bovendien, door de analyse van ‘binnen stadium’ naar ‘tussen stadia’ uit te breiden heb ik aan kunnen tonen dat veranderingen in de concentratie van organisch materiaal in de bodem de belangrijkste voorspeller was van de relatieve invloed en het type determinisme. Concluderend verstrekken deze resultaten gezamenlijk de eerste bewijzen voor schaalafhankelijkheid in de mechanismen die de balans tussen stochastische en deterministische processen bepalen tijdens formatie van een gemeenschap.

In hoofdstuk 4 onderzoek ik, door gebruik te maken van een soortgelijke aanpak als in hoofdstuk 2, de samenstelling van schimmel gemeenschappen langs de chronosequentie. In dit hoofdstuk beschrijf ik hoe de schimmel gemeenschappen, langs de chronosequentie, gradueel overgingen van een initieel marien (zee) geassocieerde naar een meer terrestrisch (land) geassocieerde samenstelling. Ook wordt de ecofysiologie van schimmels in het systeem afgeleid uit patronen binnen de samenstelling van de gemeenschap, waarbij de nadruk wordt gelegd op de schimmelgedreven koolstof (C) dynamiek en C opslagprocessen. Ten slotte biedt hoofdstuk 4 ook een meta-analyse die de verschuivingen in de α - en β -diversiteiten tussen de bacteriële (hoofdstuk 2) en schimmel gemeenschappen (hoofdstuk 4) beschrijft en contrasteert.

In hoofdstuk 5 wordt de microbiële kolonisatie van de bodem vanuit een eigenschap-gebaseerd perspectief beschreven. Hiervoor heb ik metagenomische data gebruikt van de microbiële gemeenschappen in de bodem chronosequentie en keek hierbij naar verschuivingen in eigenschappen, op het niveau van het genetisch potentiaal van de gemeenschap. Aldus kon de complexiteit van de data gereduceerd worden tot slechts twee verschillende functionele klassen, die (beargumenteerd) worden verondersteld grote adaptieve waarde te verlenen aan de microbiële gemeenschappen in de contrasterende habitatten (ofwel de mariene vs. de terrestrische systemen) — de zogenaamde vecht-of-vluchtreactie. De vluchtreactie werd vertegenwoordigd door een *in silico* reconstructie van bacteriële chemotaxis en van paden voor flagellaire samenstelling. Deze eigenschappen bleken sterk de overhand te hebben in de gemeenschappen tijdens de vroegste bodemstadia, mogelijk als weerspiegeling van de hoge diffusiteit (connectiviteit) in deze habitat, veroorzaakt door de dagelijkse invloed van de getijden. In tegenstelling tot de vluchtreactie staat de vechtreactie — geïllustreerd door de relatieve prevalentie en complexiteit van antibiotische resistentie genen en genen die een rol spelen in de degradatie van complexe organische substraten — die in toenemende mate belangrijk werd richting de latere (terrestrische) stadia van de chronosequentie. Voor deze latere stadia opper ik dat door de druk van viscositeit en wrijving op eigenschappen wordt geselecteerd die geassocieerd zijn met ‘chemische oorlogsvoering’. Hierdoor kunnen alle leden binnen deze gemeenschappen, buiten het vermogen om lokaal beschikbare complexe organische substraten te degraderen, ook op actieve wijze competitie en rovers neutraliseren.

Geïnspireerd door de stijgende kwantiteit van literatuur welke de immer toenemende bedreigingen voor kwelders beschrijven (resultierend in wereldwijde ecosysteemver-

liezen), richt ik mij in hoofdstuk 6 op het reconstrueren van microbiel gereguleerde stikstof (N) cyclussen. Hier heb ik gebruik gemaakt van een combinatie van metagenomische data en kwantitatieve PCR om een inventaris op te maken van genen en organismen betrokken bij N transformaties in het systeem. Ik opper dat deze data van cruciaal belang zijn voor toekomstig toezicht en, in potentie, het mitigeren van verstoringen in kwelderbodems. Ook bevat dit hoofdstuk een discussie over niche opdelingen binnen de functioneel overbodige N-cyclus genen.

Tenslotte wordt in hoofdstuk 7 een algemene synthese gepresenteerd die de principes en concepten verkregen in de onderzoeksmatige hoofdstukken op een meta-niveau behandelt. Hiervoor keer ik terug naar de eerder benoemde perspectieven, nl. 'ecosysteem ecologie' en 'microbieel ecologie'. Met betrekking tot het eerste perspectief, stel ik dat een beter begrip van de dynamiek en het genetisch potentiaal van de microbiële gemeenschappen in de chronosequentie belangrijke gevolgen heeft voor onze evaluatie van het functioneren van het kwelderecosysteem (zoals bij de dynamische cyclus van C en N in het systeem). Met betrekking tot het laatstgenoemde perspectief zal de integratie van microbiële gemeenschappen binnen de thema's 'gemeenschapsamenstelling' en 'ecologische successie in bodems' de toekomstige theoretische ontwikkelingen vergemakkelijken. Dit is van groot belang, omdat dit onderzoek een kruispunt vertegenwoordigt van elkaar ontmoetende disciplines. Aldus leidt dit tot een toenemend vermogen om de invloed van verschillende mechanismen en ecologische processen op de microbiële gemeenschappen in de bodem te begrijpen en te voorspellen.