

Dornröschen aus dem Bodensee!

Was uns wiedererwachte Wasserflöhe über evolutionäre Prozesse verraten können

Jana Isanta-Navarro (Kopenhagen/Dänemark), Dominik Martin-Creuzburg (Bad Saarow)

Zusammenfassung

Die anthropogene Eutrophierung des Bodensees führte in den 1970er und 1980er Jahren zu einer starken Vermehrung von potenziell toxischen Cyanobakterien (Blaualgen). Zooplankter der Gattung *Daphnia*, die im pelagischen Nahrungsnetz von zentraler Bedeutung sind, haben sich an die hohe Abundanz an Cyanobakterien angepasst, sie sind resistenter geworden. Die anschließende Verringerung des Nährstoffeintrags zu Beginn des 21sten Jahrhunderts führte zu einem Rückgang der Cyanobakterien. Mit Hilfe von aus dem Sediment wieder zum Leben erweckten Daphnien zeigen wir, dass dies zum Verlust der Anpassung an Cyanobakterien führte. Die schlechte Futterqualität von Cyanobakterien wird häufig auf deren Toxizität reduziert, wobei Cyanobakterien für Zooplankter nicht zwingend toxisch sind. In jedem Fall führt der Konsum von Cyanobakterien aber zu einem Mangel an ernährungsphysiologisch wichtigen Sterolen. Wir zeigen, dass sich Daphnien im Bodensee an die sich im Zuge der Eutrophierungsgeschichte veränderte Verfügbarkeit von Sterolen angepasst haben. Unsere Ergebnisse veranschaulichen, wie sich Arten durch schnelle evolutionäre Prozesse an vom Menschen verursachte Umweltstörungen anpassen können. Diese Erkenntnisse könnten dabei helfen, das Risiko des Aussterbens und des Verlusts der biologischen Vielfalt als Reaktion auf anthropogene Einflüsse einzuschätzen.

Schlagwörter: Bodensee, Cyanobakterien, Eutrophierung, Evolution, *Daphnia*, Sterole, Sediment

DOI: 10.3243/kwe2024.04.001

Abstract

Sleeping Beauty from Lake Constance What water fleas reawakened from their slumber can tell us about evolutionary processes

The anthropogenic eutrophication of Lake Constance in the 1970s and 1980s resulted in a substantial increase in potentially toxic cyanobacteria (blue-green algae). Zooplankton of the genus *Daphnia*, which are vital to the aquatic food web, have adapted to the high abundance of cyanobacteria and have become more resistant. The subsequent reduction in nutrient discharge at the beginning of the 21st century led to a decline in cyanobacteria. Using *Daphnia* brought back to life from the sediment, this article demonstrates that this led to the loss of adaptation to cyanobacteria. The poor food quality of cyanobacteria is often reduced to their toxicity, although cyanobacteria are not necessarily toxic to zooplankters. In any case, the consumption of cyanobacteria leads to a lack of nutritionally important sterols. The authors show that *Daphnia* in Lake Constance have adapted to the changing availability of sterols over the course of eutrophication history. The results illustrate how species can adapt to human-induced environmental disruption through rapid evolutionary processes. These findings could help to assess the risk of extinction and loss of biodiversity in response to anthropogenic impacts.

Keywords: Lake Constance, cyanobacteria, eutrophication, evolution, *Daphnia*, sterols, sediment

1. Einführung – Der Bodensee, ein Modellsystem für schnelle evolutionäre Prozesse

Mit seinen 64 km Länge, 14 km Breite und etwa 254 m Tiefe ist der Bodensee Deutschlands größter See. Er bildet die Grenze zu Österreich und der Schweiz und versorgt etwa fünf Millionen Menschen mit Trinkwasser. Der Bodensee ist ein Voralpensee und als solcher natürlicherweise oligotroph. Im Zuge der Industrialisierung, Intensivierung der Landwirtschaft und der stetig wachsenden Bevölkerung stiegen die Nährstoffeinträge vieler Gewässer Mitte des 20. Jahrhunderts stark an [1, 2, 3]. Wie in vielen anderen Gewässern auch, führte dies im

Bodensee zur Eutrophierung, die Ende der 1970er und Beginn der 1980er Jahre ihren Höhepunkt fand (Abbildung 1). Die Phosphorkonzentrationen verzehnfachten sich von 7 µg/L in 1950 auf mehr als 80 µg/L in 1980 [4, 5]. Durch intensive Restaurierungsmaßnahmen, die zu einer Reduktion der Phosphorverfügbarkeit führten, gelang es, den Bodensee zurück in seinen natürlichen Zustand zu bringen. Heute werden im Bodensee wieder Phosphorkonzentrationen wie in den 1950er gemessen.

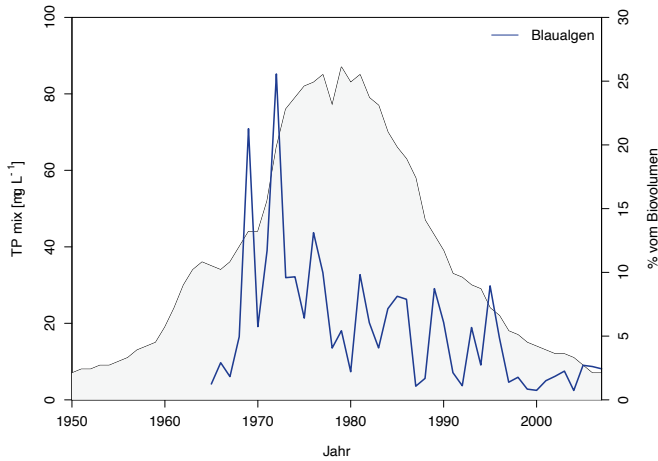


Abb. 1: Zeitliche Veränderung der Gesamtposphorkonzentration (TPmix) während der Vollzirkulation im Bodensee. Ebenfalls abgebildet ist die zeitliche Veränderung des relativen Anteils an Cyanobakterien am Gesamtphytoplankton (% des gesamten Biovolumens während der Vegetationsperiode) über die letzten Jahrzehnte. Verändert nach Isanta Navarro et al. (2019) [6].

Veränderungen in der Trophie des Bodensees, führten auch zu Veränderungen in der Phytoplanktongemeinschaft. Wie unter eutrophen Bedingungen häufig zu beobachten [7, 8], stieg der Anteil von Blaualgen (Cyanobakterien) auf bis zu 25 % des gesamten Phytoplankton-Biovolumens an (Abbildung 1). Mit dem Rückgang der Nährstoffeinträge ging auch der Anteil der Cyanobakterien im See wieder zurück. Heute machen Cyano-

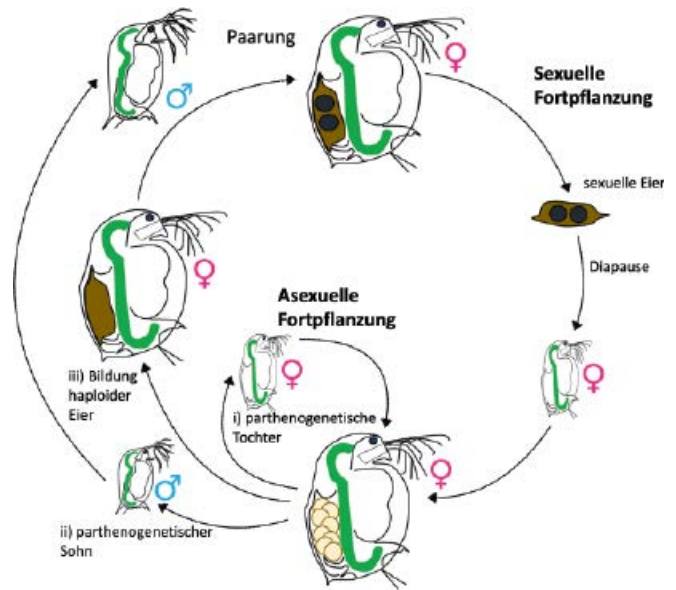


Abb. 2: Lebenszyklus von Daphnien. Weibliche Tiere können zwischen der asexuellen (parthenogenetischen) Reproduktion und sexueller Reproduktion wechseln. Verändert nach einer Vorlage von D. Vizoso.

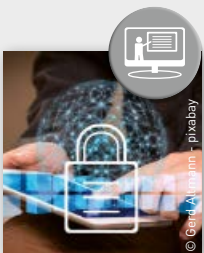
bakterien im Bodensee wieder weniger als 5 % des gesamten Phytoplankton-Biovolumens aus.

Verschiebungen hin zu einer von Cyanobakterien dominieren Phytoplanktongemeinschaft unter eutrophen Bedingungen können negative Konsequenzen für das Zooplankton haben. Phytoplanktonarten unterscheiden sich aufgrund verschiedener Faktoren in ihrer Nahrungsqualität für das Zooplankton. Hierbei spielen morphologische Eigenschaften, die Produktion von Toxinen, sowie das Nährstoffprofil eine Rolle. Unabhängig von ihrer Toxizität eignen sich Cyanobakterien nicht als Futter für Zooplankter, da sie weder langkettige, mehrfach-ungesättigte Fettsäuren (>C18 PUFA) noch Sterole enthalten [9, 10, 11]. Beide Lipidklassen sind unverzichtbare, strukturelle Bestandteile von Zellmembranen und dienen als Vorstufen für die Synthese anderer, physiologisch wichtiger Moleküle, wie zum Beispiel Ecdysterone, die bei Arthropoden wichtige Funktionen bei der Häutung übernehmen [12]. Arthropoden sind nicht dazu in der Lage, Sterole *de novo* zu synthetisieren und sind daher auf die Aufnahme von Sterolen aus der Nahrung angewiesen. Cholesterin ist das im Körper von Tieren am häufigsten vorkommende Sterol [13, 14, 15]. Daphnien, die als Bindeglied zwischen Primär- und Sekundärproduktion eine Schlüsselfunktion im pelagischen Nahrungsnetz von Seen einnehmen [16], gelten als nicht-selektive Filtrierer. Ein hoher Anteil an Cyanobakterien im Futter führt bei ihnen zu reduzierten Wachstums- und Reproduktionsraten, die sich allerdings durch Zugabe (Supplementierung) von Sterolen wieder deutlich erhöhen lassen – der Konsum von Cyanobakterien führt bei Daphnien also zu einer Sterollimitierung [17, 18]. Weil sie als Nahrungsquelle ungeeignet sind, führen hohe Anteile von Cyanobakterien in der Phytoplanktongemeinschaft zu einem hohen Selektionsdruck innerhalb des Zooplanktons [19, 20]. Daphnien, die mit einer cyanobakterienreichen Nahrung überleben, wachsen und sich vermehren können, haben somit einen Wettbewerbsvorteil.

Um Anpassungen von Daphnien an Cyanobakterien auch über vergangene Jahrzehnte hinweg noch nachvollziehen zu

Anzeige

Unser Expertentipp



Digitaler Dienstag
Digital und mobil für die Gewässerentwicklung unterwegs!
18. Juni 2024
Online
kostenfrei



Kurs
Grundlagen der Gewässerunterhaltung – Recht, Fachwissen, Finanzierung & Ökologie
15. – 19. April 2024
in Regensburg
990,00 €/825,00 €**



DWA-Themen
Grundwasserfauna Deutschlands – Ein Bestimmungswerk
März 2007
628 Seiten, A4
Print 63,50 €*
E-Book 55,00 €*
Kombi 80,00 €*
* Fördernde Mitglieder erhalten 20% Rabatt
** Mitgliederpreis

können, bedienen sich Wissenschaftler der „Resurrection Ecology“ Methode (wörtlich übersetzt Wiederauferstehungsökologie). Dabei werden Dauerstadien von Organismen aus dem Sediment entnommen und im Labor wieder „zum Leben erweckt“. Dies wird durch den Lebenszyklus von Daphnien möglich (Abbildung 2). Daphnien können zwischen asexueller (parthenogenetischer) und sexueller Fortpflanzung wechseln. Weibliche Daphnien können drei verschiedene Arten von Eiern produzieren. Wenn die Umweltbedingungen gut sind, also typischerweise von Frühjahr bis Herbst, reproduzieren sich Daphnien asexuell. Dabei produzieren die Weibchen i) diploide Eier, die sich zu weiblichem Nachwuchs entwickeln.

Wenn die Umweltbedingungen schlechter werden, die Futterverfügbarkeit abnimmt, die Tage kürzer werden und die Temperaturen sinken, wechseln die Daphnien zur sexuellen Fortpflanzung. Bei der sexuellen Fortpflanzung werden ii) diploide, asexuelle Eier produziert, die sich dann zu männlichem Nachwuchs entwickeln, oder es werden iii) bis zu zwei haploide Eier produziert, die zur Entwicklung befruchtet werden müssen und dann in eine schützende Hülle, das sogenannte Ephippium, eingeschlossen werden (Abbildung 2). Die befruchteten Eier im Ephippium, sogenannte Dauereier, werden dann zusammen mit dem Exoskelett bei der nächsten Häutung abgeschieden und schwimmen zunächst auf der Wasseroberfläche. Durch Strömung werden sie verteilt und sinken auf den Grund des Sees. Die Dauereier müssen eine Diapause einlegen, typischerweise im Winter, bevor dann im nächsten Frühjahr, wenn die Umweltbedingungen wieder besser werden, weiblicher Nachwuchs aus den Dauereiern schlüpft. Dieser Nachwuchs reproduziert sich wieder asexuell und kann so den See schnell erneut bevölkern. Damit aus den Dauereiern Nachwuchs schlüpft, benötigt es gewisse Umweltreize, wie zum Beispiel steigende Temperaturen oder längere Tage. Sinken Dauereier auf den Grund eines tiefen Sees, wie zum Beispiel dem Bodensee, erhalten sie diese Umweltreize nicht. Sie bleiben im Sediment liegen. Durch die Isolation von Dauereiern aus dem Sediment konnte Ende der 1990er Jahre bereits gezeigt werden, dass sich Daphnien innerhalb von nur wenigen Jahren an die Cyanobakterien im Bodensee angepasst hatten. Daphnien entwickelten eine Resistenz gegenüber Cyanobakterien, genauer gesagt verringerte sich der negative Effekt von Cyanobakterien auf ihre juvenile Wachstumsrate [19]. Diese Erkenntnis hat unser Verständnis von „schneller Evolution“ (englisch *rapid evolution*) maßgeblich geprägt. Bis vor einigen Jahrzehnten ist man davon ausgegangen, dass evolutionäre und ökologische Prozesse auf unterschiedlichen Zeitachsen ablaufen und sich deshalb gegenseitig nicht beeinflussen können [21]. Doch gerade im Anthropozän verändert sich die Umwelt mit einer nie dagewesenen Geschwindigkeit und Intensität. Schnelle Evolution findet in der Regel innerhalb von 100 Generationen statt [22]. Unabhängig von der Generationszeit spricht man von schnellen evolutionären Prozessen, wenn sowohl die ökologischen als auch die evolutionären Veränderungen auf der gleichen Zeitachse stattfinden [23]. Der Bodensee mit seiner ausgeprägten und gut dokumentierten Eutrophierungsgeschichte (Abbildung 1) ist in den letzten Jahrzehnten zu einem Modellsystem für derartige evolutionäre Studien geworden [19, 20, 24, 25, 26]. Wir stellen hier die Erkenntnisse zweier Studien vor, die schnelle evolutionäre Veränderungen in der Daphnienpopulation (*Daphnia galeata*) im Bodensee als Reaktion auf Cyanobakterien dokumentieren [20, 27]. Im Fokus standen da-

bei zwei Fragen: 1. Wie hat sich die Resistenz der Daphnien gegenüber Cyanobakterien verändert, als deren relativer Anteil im Phytoplankton des Bodensees wieder abnahm? 2. Ist die Anpassung der Daphnien an Cyanobakterien in einer erhöhten Toxinresistenz begründet oder spielt hierbei auch der Mangel an Sterolen eine Rolle?

2 Methoden

Um die evolutionäre Anpassung der Daphnien an Cyanobakterien im Bodensee nachvollziehen zu können, wurden im Frühjahr 2017 in der Friedrichshafener Bucht in einer Tiefe von 185 m (47°36'26,51"N 9°27'45,82"E) 21 Sedimentkerne genommen. Alle Experimente wurden mit *Daphnia galeata* durchgeführt, deren Dauereier aus dem Sediment isoliert und zum Schlupf gebracht wurden. Für weitere Methoden zu Sedimentkernen, Isolation, Schlupf und genetischer Bestimmung der Art siehe Isanta-Navarro et al. [20]. *D. galeata*, die in den späten 1950er Jahren mit dem Beginn der Eutrophierung in den See einwanderte, dominierte zeitweise das Zooplankton des Bodensees [25, 28]. Mit der anschließenden Oligotrophierung nahm die Abundanz von *D. galeata* im Bodensee wieder stetig ab – *D. galeata* ist heute aus dem Bodenseezooplankton wieder weitgehend verschwunden [29].

Es wurden Dauereier von 1945 bis 2010 isoliert und zum Schlupf gebracht. Die ältesten Daphnien schlüpften aus Sedimentschichten, die aus dem Jahr 1975 stammten. Um unseren Datensatz für die Analyse zu erweitern, haben wir die Daten von Hairston et al. [19] mit einbezogen. Auch damals, Ende der 1990er Jahre, schlüpften Daphnien nur aus Sedimentschichten, die jünger als 40 Jahre waren. Im ersten Experiment repräsentierten vier Genotypen von 1978–1980 und vier Genotypen von 1983 bis 1985 den Zeitraum der Eutrophierung (die 1980er), während drei Genotypen von 1999–2002, vier Genotypen von 2004 bis 2005 und zwei Genotypen von 2006–2008 den Zeitraum der Reoligotrophierung repräsentierten (die 2000er). Im zweiten Experiment wurden die Genotypen aus dem Zeitraum der Eutrophierung, basierend auf ihren unterschiedlichen Reaktionen, getrennt analysiert. Somit entstanden hier drei Gruppen an Genotypen (1978-1980, 1983-1985, und 2000er).

Schicksal der Anpassung: In Hairston et al. [19] wurde die klonale Resistenz gegenüber Cyanobakterien anhand von Wachstumsraten ermittelt, die auf zwei unterschiedlichen Futtersorten erzielt wurden. Die beiden Futtersorten sollten die „eutrophe“ und die „oligotrophe“ Situation im Bodensee repräsentieren. Das „eutrophe“ Futter bestand aus einer Mischung aus der toxischen Blaualge *Microcystis aeruginosa* (PCC 7806; 20 % des insgesamt bereitgestellten Kohlenstoffs) und der Grünalge *Acutodesmus obliquus* (SAG 276-3a; 80 % des Kohlenstoffs). Die eutrophe Futtersorte enthielt damit einen ähnlichen Anteil an Cyanobakterien, wie er auch im Bodensee maximal vorzufinden war (maximal 25 %, Abbildung 1). Das „oligotrophe“ Futter bestand zu 100 % aus *A. obliquus* (für weitere Details siehe Isanta-Navarro et al. [20]).

Das Experiment wurde mit Nachkommen aus dem dritten Gelege durchgeführt, die innerhalb von zwölf Stunden geboren wurden. Neugeborene Daphnien wurden einzeln in Gläser gegeben, die 80 ml gefiltertes (<0,2 µm) Seewasser und 2 mg C L⁻¹ der jeweiligen Futtersorte enthielten. Juvenile Wachstumsraten (Zunahme Trockengewicht pro Tag) und Po-

populationswachstumsraten (berücksichtigt Reproduktion und Mortalität) wurden ermittelt (für weite Details siehe Isanta-Navarro et al., [20]). Die durch die Exposition gegenüber Cyanobakterien verursachte Verringerung der somatischen Wachstumsraten (GRR) wurde nach Hairston et al. [19] anhand folgender Gleichung ermittelt:

$$GRR = \frac{(g_{\text{oligotroph}} - g_{\text{eutroph}})}{g_{\text{oligotroph}}} \quad (1)$$

Dabei sind $g_{\text{oligotroph}}$ und g_{eutroph} die juvenilen somatischen Wachstumsraten (g, pro Tag), die auf den jeweiligen Futtermischungen erzielt wurden. Juvenile somatische Wachstumsraten und die Verringerung der Wachstumsrate (GRR) wurden mithilfe von Einwege-ANOVAs analysiert, Populationswachstumsraten (r) mithilfe von Zweiwege-ANOVAs gefolgt von Tukey's HSD Post-hoc-Tests (SigmaPlot, Systat Software, Version 14.0.).

Rolle der Futterqualität: Für alle Genotypen wurden sterol-limitierte, somatische Wachstumskurven aufgenommen. Das Experiment wurde mit Nachkommen aus dem zweiten Gelege durchgeführt, die innerhalb von zwölf Stunden geboren wurden. Die Individuen wurden zufällig in Gläser verteilt (drei Individuen pro Glas), gefüllt mit 80 ml gefiltertem Seewasser ($<0,2 \mu\text{m}$). Als Futterquelle stand die Blaualge *Synechococcus elongatus* zur Verfügung (SAG 89,79; 100 % des insgesamt bereitgestellten Kohlenstoffs (2mg C L^{-1})). *S. elongatus* ist gut ingestierbar, nicht toxisch und der Konsum führt bekanntermaßen zu einer Sterollimitierung bei Daphnien [18, 30]. Durch die Zugabe von cholesterinhaltigen Liposomen (i.e. künstlich hergestellte Lipidvesikel) in die Hälterungsgläser wurden Sterolkonzentrationsgradienten etabliert (für weitere Details siehe Isanta-Navarro et al. [27]). Die juvenilen somatischen Wachstumsraten der verschiedenen *Daphnia*-Genotypen stiegen nichtlinear mit der Sterolkonzentration in der Nahrung an. Die somatischen Wachstumskurven der drei Gruppen (1978–1980, 1983–1985, 2000er) wurden mit Hilfe einer modifizierten Bertalanffy-Funktion entsprechend folgender Formel beschrieben:

$$g(s) = g_{\text{max}} \left(1 - 4^{-\frac{s}{H}}\right) \quad (2)$$

wobei s [$\mu\text{g mg C}^{-1}$], g_{max} [1 Tag^{-1}] und H [$\mu\text{g mg C}^{-1}$] die supplementierte Sterolkonzentration, die maximale somatische Wachstumsrate beziehungsweise den Schwellenwert bezeichnen, bei dem die maximale Wachstumsrate zu 75 % erreicht wurde. Die Daten wurden mit MATLAB analysiert, v.9.6.0.

3 Ergebnisse

Um die Resistenz gegenüber Cyanobakterien zu quantifizieren, haben wir die relative Verringerung der Wachstumsrate (GRR) auf dem guten Futter durch die Zugabe von 20 % *M. aeruginosa* ermittelt (Abbildung 3A). Unsere Daten (blaue Balken und Datenpunkte, Abbildung 3A) wurden mit zuvor ermittelten GRRs verglichen (graue Balken und Datenpunkte, Abbildung 3A), die die Entwicklung der Resistenz gegenüber Cyanobakterien zeigten [19]. Genotypen aus den 1980er Jahren zeigten eine deutlich geringere GRR (=höhere Resistenz) als Genotypen aus den 2000er Jahren (=geringere Resistenz; ANOVA, $F_{1,16} = 62,6$, $p < 0,001$; Abbildung 3A). Der Verlust der Resistenz in den 2000ern war auch im Populationswachstum zu erkennen

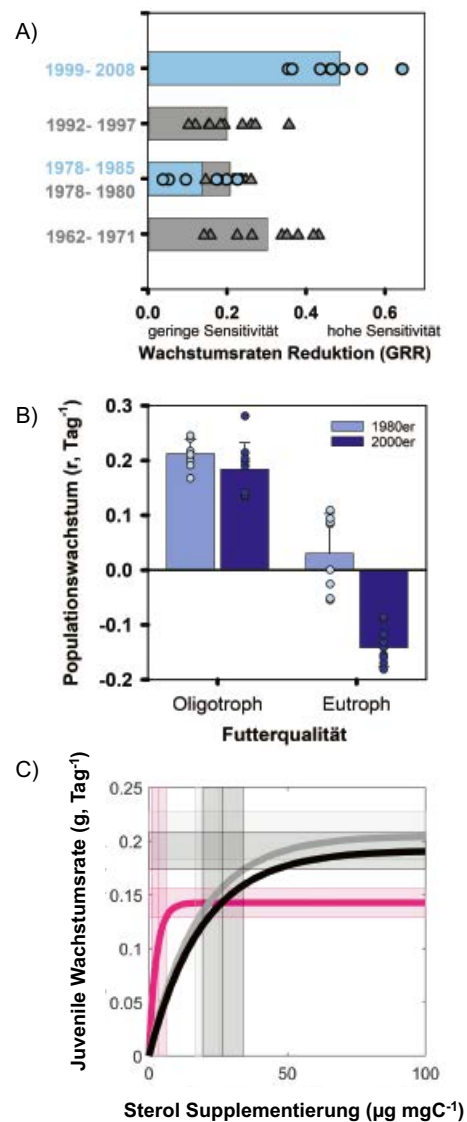


Abb. 3: A) Resistenz von *Daphnia*-Genotypen gegenüber toxischen Cyanobakterien. Einzelne Datenpunkte stellen die durchschnittliche ($n = 3$) Wachstumsratenreduktion (GRR) für einzelne Genotypen dar, Balken zeigen die durchschnittliche GRR aller Genotypen innerhalb eines einzelnen Zeitraums. Graue Daten von Hairston et al. [19] zeigen die schnelle Entwicklung der Resistenz gegenüber Cyanobakterien, blaue Daten den schnellen Verlust der Anpassung mit Beginn des 21sten Jahrhunderts. B) Per Capita Populationswachstumsraten (r) von Genotypen aus den 1980er Jahren (hellblaue Balken und Symbole; $n = 8$ Genotypen) und aus den 2000er Jahren (dunkelblaue Balken und Symbole; $n = 9$ Genotypen) auf „oligotrophen“ und „eutrophen“ (20 % Cyanobakterien) Futter. Balken stellen Mittelwerte und Standardabweichung dar, einzelne Datenpunkte zeigen die durchschnittliche Populationswachstumsrate eines Genotyps. C) Sterolabhängige, juvenile Wachstumsraten (g) von *Daphnia* aus verschiedenen Zeiträumen. Die Genotypen aus den 1980er Jahren (A und B) wurden aufgeteilt in pink (1978–1980) und grau (1983–1985). In schwarz alle Genotypen aus den 2000ern. Horizontale und vertikale Linien zeigen Schätzungen der Parameter g (maximale juvenile Wachstumsrate) und H (Sterolkonzentration bei der 75 % des maximalen Wachstums erreicht sind). Schattierte Bereiche zeigen die Konfidenzintervalle an. A) und B) verändert nach Isanta-Navarro et al. [20] und C) nach Isanta-Navarro et al. [17].

(Abbildung 3B). Auf der cyanobakterienhaltigen Nahrung war keiner der Genotypen aus den 2000er Jahren dazu in der Lage, sich zu fortzupflanzen, während fünf von acht Genotypen aus den 1980er Jahren drei aufeinanderfolgende Gelege mit lebensfähigen Nachkommen produzierten. Für Genotypen, die sich auf dem „eutrophen“ Futter nicht vermehren konnten, spiegeln die Populationswachstumsraten die *per capita* Sterblichkeitsraten wider. Die Populationswachstumsraten unterschieden sich zwischen Genotypen aus den 1980er und 2000ern bei eutrophem Futter deutlich ($p = <0,001$), nicht aber bei oligotrophem Futter ($p = 0,241$; Tukey's HSD nach zweifaktorieller ANOVA: Futter: $F_{1,33} = 233,8$, $p < 0,001$; Zeitzone: $F_{1,33} = 36,5$, $p < 0,001$; Futter \times Zeitzone: $F_{1,33} = 18,9$, $p < 0,001$).

Sterolabhängige Wachstumsraten, die durch Zugabe steigender Mengen an cholesterinhaltigen Liposomen zur ungiftigen Blaualge *S. elongatus* aufgenommen wurden, unterschieden sich zwischen den Daphnien-Genotypen, die aus den verschiedenen Zeiträumen stammten (Abbildung 3C). Die maximalen somatischen Wachstumsraten der Genotypen aus 1978-1980 (0,14 pro Tag) waren im Durchschnitt niedriger als die maximalen somatischen Wachstumsraten der Genotypen aus 1983-1985 (0,21 pro Tag; $p = 0,021$) und die der Genotypen aus den 2000ern (0,19 pro Tag; $p = 0,026$; Abbildung 3d). Der Sterolgehalt in der Nahrung, bei dem die maximale somatische Wachstumsrate zu 75 % erreicht wurden (hier definiert als Schwellenwert für sterollimitiertes somatisches Wachstum), war im Durchschnitt für Genotypen aus 1978-1980 deutlich niedriger ($3,7 \mu\text{g mg C}^{-1}$) als für Genotypen aus 1983-1985 ($25,4 \mu\text{g mg C}^{-1}$; $p = 0,022$) und aus den 2000ern ($26,7 \mu\text{g mg C}^{-1}$; $p = 0,004$; Abbildung 3C).

4 Fazit

Unsere Daten zeigen, dass die Resistenz gegenüber Cyanobakterien, die sich im Zuge der Eutrophierung herausgebildet hat, mit anschließender Oligotrophierung, d. h. nach Rückgang des Selektionsdrucks, verloren gegangen ist. Bemerkenswerterweise überlappen sich die Bereiche der GRRs nicht, die für Genotypen aus den 1980er und 2000er Jahren ermittelt wurden, was eher auf eine starke Selektion gegen die Resistenz als auf eine neutrale Drift nach Rückgang des Selektionsdrucks hindeutet. Ein Merkmalsverlust aufgrund neutraler Prozesse sollte viel langsamer erfolgen als durch „umgekehrte“ Selektion. Der Verlust der Resistenz gegenüber Cyanobakterien spiegelt sich in allen hier erfassten Fitnessparametern wider, was gegen ein Abwägen zwischen fitnessrelevanten Merkmalen hindeutet (juveniles Wachstum gegen Populationswachstum). Die hohe Sterblichkeit und Unfähigkeit, sich unter eutrophen Futterbedingungen zu vermehren, lassen darauf schließen, dass die Fähigkeit, mit Cyanobakterien als Nahrungsquelle umzugehen, in der Daphnien-Population mit der Re-Oligotrophierung des Bodensees vollständig verloren gegangen ist. Sowohl die Evolution als auch der Verlust der Resistenz gegenüber Cyanobakterien hat innerhalb weniger Jahre (< 7) stattgefunden.

Die hier vorgestellten sterollimitierten Wachstumskurven legen nahe, dass sich die Daphnien, bedingt durch Veränderungen in der Trophie, an eine veränderte Sterolverfügbarkeit in der Nahrung angepasst haben. Die Anpassung deutet auf einem *Gleaner-Opportunist trade-off* hin, wobei der niedrigere minimale Ressourcenbedarf des Gleaner-Phänotyps, der wäh-

rend der Hochphase der Eutrophierung im Bodensee vorkam (pinke Genotypen (1978–1980, Abbildung 3C), auf Kosten einer geringeren maximalen Wachstumsrate erreicht wurde. Der Opportunist-Phänotyp kam ab 1983 im Bodensee vor, er zeichnet sich dagegen durch einen höheren minimalen Ressourcenbedarf (graue und schwarze Genotypen, Abbildung 3C) und eine höhere maximale Wachstumsrate aus. Eine höhere Affinität gegenüber Sterolen zur Hochphase der Eutrophierung könnte in der durch die Cyanobakterien verursachte geringere Verfügbarkeit an Sterolen begründet sein.

Wir zeigen hier, dass die Anpassung der Daphnien an Cyanobakterien innerhalb weniger Jahre im Zuge der Reoligotrophierung des Bodensees verloren gegangen ist und dass diese Anpassung unabhängig von der Toxizität der Cyanobakterien ist. Stattdessen deuten unsere Daten darauf hin, dass die Anpassung der Daphnien an Cyanobakterien an die sich mit der Eutrophierung und anschließenden Re-Oligotrophierung verändernde Sterolverfügbarkeit gekoppelt ist.

5 Ausblick

Die hier vorgestellten Experimente verdeutlichen, wie schnell evolutionäre Prozesse (Entstehung und Verlust von Anpassungen, Wechsel zwischen dominanten Phänotypen) als Reaktion auf anthropogene Einflüsse ablaufen können. Hierbei ist es wichtig zu realisieren, dass vermutlich jede Umweltveränderung auch eine Veränderung des Selektionsdrucks mit sich bringt, dem Organismen ausgesetzt sind. Das Beispiel Re-Oligotrophierung aquatischer Ökosysteme zeigt, dass die anthropogenbedingte Anpassung von Daphnien an Cyanobakterien reversibel ist (reversed evolution) und mit dem Rückgang des Selektionsdrucks (Cyanobakterienabundanz) auch wieder aus der Population verschwindet. Wie auch in anderen Studien zeigt sich hier deutlich, wie eng ökologische und evolutionäre Prozesse miteinander verbunden sein können. Dieses Erkenntnis ist für ein besseres Verständnis anthropogener Einflüsse auf aquatische Ökosysteme und deren Resilienz von entscheidender Bedeutung und könnte auch für die Restaurierung von Seen und das Gewässermanagement von Bedeutung sein.

Dank

Dieser Artikel wurde durch die Deutsche Gesellschaft für Limnologie (DGL) im Rahmen des Schwoerbel-Benndorf-Nachwuchspreises initiiert. Er basiert auf zwei Studien, die in einem durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft (DFG) geförderten Projekt (298726046/GRK2272) zur Anpassung von Daphnien an sich verändernde Nährstoffbedingungen im Bodensee angefertigt wurden. Wir möchten uns bei allen Ko-Autoren der Studien bedanken: *Nelson Hairston Jr., Jannik Beninde, Axel Meyer, Markus Möst, Dietmar Straile, Alexander Wacker und Toni Klauschies.*

Literatur

- [1] Vitousek, P.M., Aber, J.D., Howarth, R.W., Likens, G.E., Matson, P.A., Schindler, D.W., Schlesinger, W.H. et al. 1997. *Human alterations of the global nitrogen cycle: Sources and consequences*. Ecological Applications. 7:737–50.
- [2] Smith, V.H., Tilman, G.D. & Nekola, J.C. 1999. *Eutrophication: impacts of excess nutrient inputs on freshwater, marine, and terrestrial ecosystems*. Environmental pollution. 100:179–96.

- [3] Jeppesen, E., Moss, B., Bennion, H., Carvalho, L., DeMeester, L., Feuchtmayr, H., Friberg, N. et al. 2010. *Interaction of climate change and eutrophication*. Climate change impacts on freshwater ecosystems. 119–51.
- [4] Güde, H., Rossknecht, H. & Wagner, G. 1998. *Anthropogenic impacts on the trophic state of Lake Constance during the 20 super (th) century*. Advances in limnology. Stuttgart. 85–108.
- [5] IGKB 2018. *Jahresbericht der Internationalen Gewässerschutzkommission für den Bodensee: Limnologischer Zustand des Bodensees Nr. 42 (2016-2017)*.
- [6] Isanta Navarro, J., Kowarik, C., Wessels, M., Straile, D. & Martin Creuzburg, D. 2019. *Resilience to changes in lake trophic state: Nutrient allocation into Daphnia resting eggs*. Ecol Evol. 9:12813–25.
- [7] Sommer, U., Adrian, R., De Senerpont Domis, L., Elser, J.J., Gaedke, U., Ibelings, B., Jeppesen, E. et al. 2012. *Beyond the Plankton Ecology Group (PEG) model: mechanisms driving plankton succession*. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. 43:429–48.
- [8] Sommer, U., Gliwicz, Z.M., Lampert, W. & Duncan, A. 1986. *The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters*. Arch. Hydrobiol. 106:433–71.
- [9] De Bernardi, R. de & Giussani, G. 1990. *Are blue-green algae a suitable food for zooplankton? An overview*. Hydrobiologia. 200:29–41.
- [10] von Elert, E., Martin-Creuzburg, D. & Le Coz, J.R. 2003. *Absence of sterols constrains carbon transfer between cyanobacteria and a freshwater herbivore (Daphnia galeata)*. Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences. 270:1209–14.
- [11] Wilson, A.E., Sarnelle, O. & Tillmanns, A.R. 2006. *Effects of cyanobacterial toxicity and morphology on the population growth of freshwater zooplankton: Meta-analyses of laboratory experiments*. Limnology and Oceanography. 51:1915–24.
- [12] Grieneisen, M.L. 1994. *Recent advances in our knowledge of ecdysteroid biosynthesis in insects and crustaceans*. Insect Biochemistry and Molecular Biology. 24:115–32.
- [13] Goad, L.J. & Withers, N. 1982. *Identification of 27-nor-(24R)-24-methylcholesta-5, 22-dien-3 β -ol and brassicasterol as the major sterols of the marine dinoflagellate Gymnodinium simplex*. Lipids. 17:853–8.
- [14] Martin-Creuzburg, D. & von Elert, E. 2009. *Good food versus bad food: the role of sterols and polyunsaturated fatty acids in determining growth and reproduction of Daphnia magna*. Aquatic Ecology. 43:943–50.
- [15] Martin-Creuzburg, D., Oexle, S. & Wacker, A. 2014. *Thresholds for sterol-limited growth of Daphnia magna: a comparative approach using 10 different sterols*. Journal of chemical ecology. 40:1039–50.
- [16] Ogorelec, Ž., Wunsch, C., Kunzmann, A.J., Octorina, P. & Isanta-Navarro, J. 2021. *Large daphniids are keystone species that link fish predation and phytoplankton in trophic cascades*. fal. 194:297–309.
- [17] Martin-Creuzburg, D. & von Elert, E. 2004. *Impact of 10 dietary sterols on growth and reproduction of Daphnia galeata*. Journal of chemical ecology. 30:483–500.
- [18] Martin-Creuzburg, D., Wacker, A. & von Elert, E. 2005. *Life history consequences of sterol availability in the aquatic keystone species Daphnia*. Oecologia. 144:362–72.
- [19] Hairston, N.G., Jr., Lampert, W., Cáceres, C.E., Holtmeier, C.L., Weider, L.J., Gaedke, U., Fischer, J.M. et al. 1999. *Lake ecosystems: rapid evolution revealed by dormant eggs*. Nature. 401:446.
- [20] Isanta-Navarro, J., Hairston Jr., N.G., Beninde, J., Meyer, A., Straile, D., Möst, M. & Martin-Creuzburg, D. 2021. *Reversed evolution of grazer resistance to cyanobacteria*. Nat Commun. 12:1945.
- [21] Hutchinson, G.E. 1965. *The ecological theater and the evolutionary play*. Yale University Press, London and New Haven.
- [22] Thompson, J.N. 1998. *Rapid evolution as an ecological process*. Trends in Ecology & Evolution. 13:329–
- [23] Hendry, A.P. 2017. *Eco-evolutionary dynamics*. Princeton University Press, Princeton. 397 pp.
- [24] Hairston, N.G., Jr. & De Meester, L. 2008. *Daphnia paleogenetics and environmental change: deconstructing the evolution of plasticity*. International review of hydrobiology. 93:578–92.
- [25] Brede, N., Sandrock, C., Straile, D., Spaak, P., Jankowski, T., Streit, B. & Schwenk, K. 2009. *The impact of human-made ecological changes on the genetic architecture of Daphnia species*. Proceedings of the National Academy of Sciences. 106:4758–63.
- [26] Spaak, P., Fox, J. & Hairston, N.G., Jr. 2012. *Modes and mechanisms of a Daphnia invasion*. Proc. R. Soc. B. 279:2936–44.
- [27] Isanta-Navarro, J., Klauschies, T., Wacker, A. & Martin-Creuzburg, D. 2022. *A sterol-mediated gleaner-opportunist trade-off underlies the evolution of grazer resistance to cyanobacteria*. Proc. R. Soc. B. 289:20220178.
- [28] Straile, D. & Geller, W. 1998. *Crustacean zooplankton in Lake Constance from 1920 to 1995: Response to eutrophication and re-oligotrophication*. Advances in Limnology. 53:255–74.
- [29] Straile, D. 2015. *Zooplankton biomass dynamics in oligotrophic versus eutrophic conditions: a test of the PEG model*. Freshwater Biology. 60:174–83.
- [30] Lukas, M. & Wacker, A. 2014. *Daphnia 's dilemma of adjusting carbon budgets when facing limitations by food quantity and the essential organic compound cholesterol*. Journal of Experimental Biology. jeb.094151.

Autorin und Autor

Ass. Prof. Dr. Jana Isanta-Navarro
Universität Kopenhagen
Fakultät für Biologie
Fachbereich für Gewässerbiologie
Universitetsparken 4
2100 Kopenhagen, Dänemark

E-Mail: jana.isanta-navarro@bio.ku.dk

Prof. Dr. Dominik Martin-Creuzburg
Brandenburg Technische Universität (BTU) Cottbus-Senftenberg
Fakultät für Umwelt und Naturwissenschaften
Fachgebiet Gewässerökologie
Forschungsstation Bad Saarow
Seestraße 45
15526 Bad Saarow

KW

Hochwasser-/Starkregenvorsorge KW Schwerpunkt November 2024

Sie haben Lösungen parat? Zeigen Sie sie der Fachöffentlichkeit – mit einer Anzeige in den KW Korrespondenz Wasserwirtschaft:
Buchungsschluss: 9.10. | Erscheinung: 31.10.

Mediadaten mit allen Terminen, Formaten und Preisen unter dwa.info/mediadaten.

Gern unterbreiten wir Ihnen ein unverbindliches Angebot: Monika Kramer · +49 2242 872-130 · anzeigen@dwa.de

