

Chaos in Einzel-Art-Systemen

Auswirkungen auf die Stabilität von Ökosystemen und die Erhaltung der biologischen Vielfalt in aquatischen Ökosystemen

Johannes Werner, Tobias Pietsch (Köln), Frank M. Hilker (Osnabrück), Hartmut Arndt (Köln)

Zusammenfassung

Die hohe Artenvielfalt in aquatischen Ökosystemen, insbesondere im Plankton, stellt Wissenschaftler seit langem vor ein Rätsel. Wie können so viele Arten mit nur wenigen limitierenden Ressourcen koexistieren? Einige Modelle und Experimente deuten darauf hin, dass nichtlineare Dynamiken, insbesondere chaotische Schwankungen, aquatische Ökosysteme in einem Ungleichgewichtszustand halten können. Dies könnte möglicherweise die Dominanz einzelner Arten verhindern und zur Koexistenz vieler Arten mit begrenzten Ressourcen beitragen. Allerdings sind die genauen Mechanismen und Voraussetzungen für nichtlineare Dynamiken noch weitgehend unklar. Hier zeigen wir, dass selbst Ein-Art-Systeme Merkmale nichtlinearer und chaotischer Dynamik aufweisen können. Unsere Ergebnisse basieren auf Chemostat-Experimenten mit unterschiedlichen Einzellern (heterotrophe Flagellaten aus der Gruppe der farblosen Goldalgen), bei denen alle externen Faktoren konstant gehalten wurden. Die farblosen Goldalgen, die in Gewässern zu den wichtigsten Bakterienkonsumenten gehören, wurden unter axenischen (bakterienfreien) Bedingungen gehalten, um Ein-Art-Bedingungen zu erzeugen. Mithilfe eines automatischen Zellregistrierungssystems wurde eine kontinuierliche und ungestörte Analyse des dynamischen Verhaltens in Chemostaten mit hoher zeitlicher Auflösung durchgeführt. Diese Entdeckung stellt die herkömmliche Annahme in Frage, dass solche komplexen Dynamiken hauptsächlich durch Wechselwirkungen zwischen verschiedenen Arten entstehen. Stattdessen zeigt sich, dass bereits die komplizierten Prozesse innerhalb einzelner Zellen einen erheblichen Einfluss auf die Populationsdynamik ausüben können. Dadurch werden bereits auf diesem Level potenzielle Voraussetzungen für die Koexistenz von Arten geschaffen. Die Untersuchung nichtlinearer Dynamiken ist von entscheidender Bedeutung, da sie nicht nur die Dominanz von einzelnen Arten verhindern, sondern global auch die Aussterbewahrscheinlichkeit verringern kann. Auch die Relevanz in natürlichen Systemen wird immer bedeutender, selbst bei der Abwasserbehandlung wurden chaotische Dynamiken bereits beobachtet. Diese Studie schließt eine Lücke im Verständnis des Auftretens nichtlinearer Dynamiken in Ökosystemen.

Schlagwörter: Gewässer, Biodiversität, Populationsdynamik, chaotische Dynamiken, ökologische Komplexität

DOI: 10.3243/kwe2025.04.001

Abstract

Chaos in the single-species system Impacts on ecosystem stability and the preservation of biodiversity in aquatic ecosystems

The high level of species diversity in aquatic ecosystems, especially in plankton, has long puzzled scientists. How can so many species coexist with just a few limiting resources? A few models and experiments indicate that non-linear dynamics, especially chaotic fluctuations, can keep aquatic ecosystems in a state of disequilibrium. This could possibly prevent individual species from becoming dominant and contribute to many species coexisting with limited resources. However, the exact mechanisms and conditions for non-linear dynamics are still largely unclear. In this article, we show that even single-species systems can exhibit features of non-linear and chaotic dynamics. Our findings are based on chemostat experiments with different unicellular organisms (heterotrophic flagellates from the group of colourless gold algae) in which all external factors were kept constant. Colourless gold algae, which are among the most important consumers of bacteria in water, were kept under axenic (bacteria-free) conditions to create single-species conditions. A continuous and undisturbed analysis of dynamic behaviour in chemostats with high temporal resolution was performed with the help of an automated cell registration system. This discovery challenges the conventional assumption that these complex dynamics are mainly caused by interactions between different species. Instead, it is clear that the complicated processes within individual cells can significantly influence population dynamics. This means that the potential conditions for species to coexist are created at this level. An analysis of non-linear dynamics is critically important because these dynamics may not only prevent individual species from gaining dominance but also reduce the probability of extinction globally. Their relevance within natural systems is also becoming more and more important, with chaotic dynamics already observed in wastewater treatment. This study closes a gap in our understanding of the occurrence of non-linear dynamics in ecosystems.

Keywords: Water body, biodiversity, population dynamics, chaotic dynamics, ecological complexity

Einleitung

Die hohe Biodiversität aquatischer Ökosysteme, insbesondere im Plankton, stellt Ökologen seit Jahrzehnten vor ein Para-

doxon. Selbst in gut durchmischten Gewässern mit begrenzten Ressourcen finden wir eine erstaunliche Artenvielfalt, die zu-

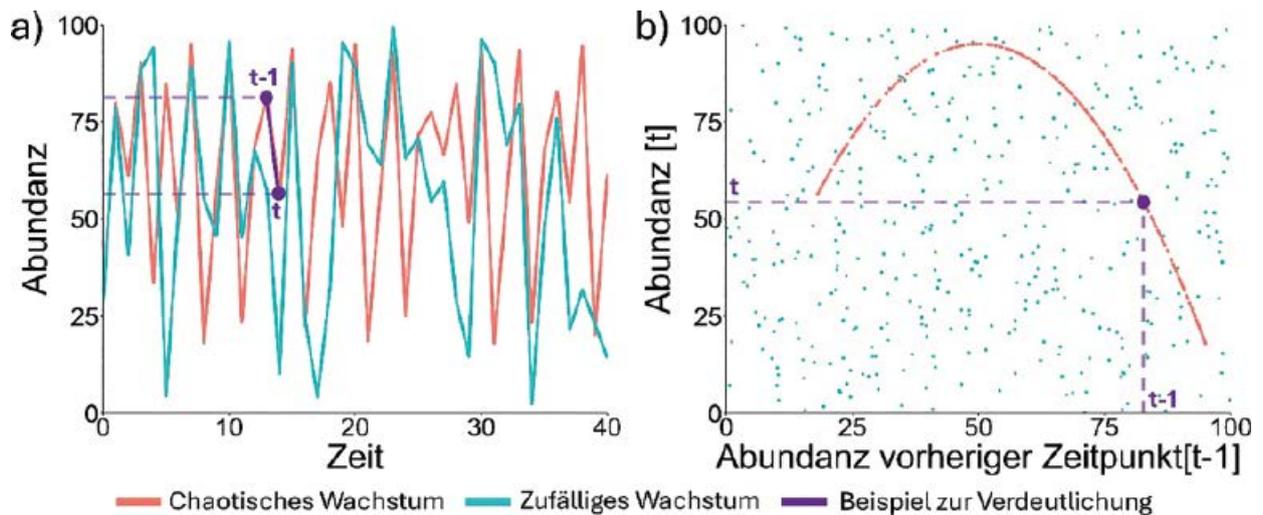


Abb. 1: Exemplarischer Vergleich von chaotischen und zufälligen Zeitreihen von Individuenabundanz. (a) Abundanz aufgetragen gegen die Zeit. (b) Abundanz aufgetragen gegen die Abundanz zu dem vorherigen Zeitpunkt. Zufällige Werte (blau) und chaotische Dynamiken (rot). In lila ist ein Beispiel zur Verdeutlichung aufgetragen. Die lila Linie in a) ist mit dem markierten Punkt in b) gleichzusetzen und zeigt die Ordnung innerhalb des Chaos. Die chaotische Wachstumskurve ist definiert durch das logistische Wachstum $(N(t+1) = r \cdot N(t) \cdot [1 - \frac{N(t)}{K}])$ mit Wachstumsrate $r = 3,8$ und Kapazität $K = 100$. Das zufällige Wachstum generiert für jeden Zeitwert einen zufälligen Wert zwischen 0 und 100. Beide Wachstumskurven starten mit dem Wert 30.

nächst dem Konkurrenzausschlussprinzip zu widersprechen scheint [1, 2]. Dieses Phänomen, erstmals als „Plankton-Paradoxon“ bezeichnet [1], hat zu intensiver Forschung über die Mechanismen geführt, die diese Diversität aufrechterhalten bzw. erzeugen. Zur Erklärung dieses Phänomens wurden verschiedene Hypothesen aufgestellt. Einerseits können externe Faktoren wie Umweltschwankungen das System aus dem Gleichgewicht bringen und so die Koexistenz mehrerer Arten ermöglichen [1–3]. Andererseits können auch interne, selbstorganisierte Dynamiken eine wichtige Rolle spielen [4, 5]. Ein besonders interessanter Aspekt dieser internen Dynamiken ist

das Auftreten von deterministischem Chaos. Chaotische Systeme zeichnen sich durch eine extreme Sensitivität gegenüber den Anfangsbedingungen aus, was zu unvorhersehbaren, aber dennoch deterministischen (durch mathematische Gleichungen beschreibbaren) Fluktuationen führt. In ökologischen Systemen kann Chaos einen stabilisierenden Effekt auf die Biodiversität haben, indem es verhindert, dass eine einzelne Art dauerhaft dominant wird.

Obwohl die Abundanzschwankungen in zufälligen und chaotischen Systemen auf den ersten Blick relativ identisch erscheinen (Abbildung 1a), zeigen rein zufällige Systeme keiner-

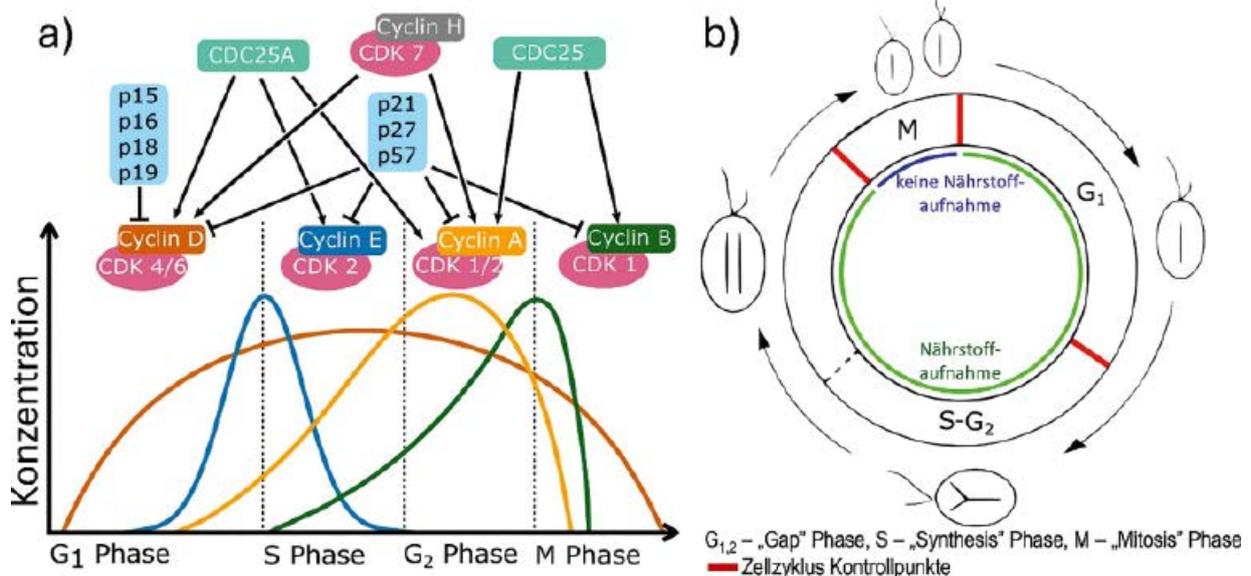


Abb. 2: Kontrollmechanismen und Ablauf des eukaryotischen Zellzyklus (a) Schematische Zusammenfassung des derzeitigen Verständnisses der Veränderungen der Expressionsniveaus von Eukaryoten-Cyclinen während des Zellzyklus. Cycline sind Proteine, die die Prozesse des Zellzyklus steuern. Cyclin-abhängige Enzyme (Kinasen; CDKs) stimulieren die Entwicklung des Zellzyklus und werden durch Cycline positiv und durch CDK-Inhibitoren negativ reguliert (p15, p16, p18, p19, p21, p27, p57). Alle Cyclin-Kurven zeigen ein nichtlineares Verhalten. (b) Schematische Darstellung des eukaryotischen Zellzyklus, aufgeteilt nach Zellzyklus-Kontrollpunkten [10] in drei unterschiedliche Phasen (modifiziert nach Werner et al. [14]).

lei Muster oder Struktur. Chaotische Dynamiken zeigen dagegen eine versteckte Ordnung durch deterministische Regeln, die dem System zugrunde liegen. Daher ist es möglich, durch mathematische Operationen und Methoden (wie zum Beispiel die sogenannte „time-delay reconstruction“, vgl. Abbildung 1b) diese Muster zu erkennen. Chaotische Dynamiken wurden bereits in verschiedenen natürlichen Systemen nachgewiesen, darunter auch in wasserwirtschaftlich relevanten Bereichen, wie nitrifizierenden Bakterien in Kläranlagen [6]. Eine aktuelle Studie von Rogers et al. [7] zeigt, dass Chaos in natürlichen Ökosystemen häufiger auftritt als bisher angenommen. In einer globalen Datenbank wurden in 30 % der untersuchten Fälle chaotische Dynamiken nachgewiesen. Diese Beobachtungen unterstreichen die Relevanz von Chaos für das Verständnis und Management aquatischer Ökosysteme.

Eine allgemeine Annahme in der Ökologie ist, dass nicht-lineare Dynamiken wie Chaos von Interaktionsprozessen zwischen Arten oder mit der Umwelt ausgehen [8, 9]. Wir vermuteten jedoch, dass auch die Dynamik einer Art in Abwesenheit äußerer Störungen unvorhersehbare Oszillationen, einschließlich chaotischer Oszillationen, aufweisen sollte. Betrachtet man zum Beispiel die wichtigsten Ereignisse eines typischen eukaryotischen Zellzyklus, so stellt man fest, dass dieser bereits durch ein komplexes Netzwerk biochemischer Prozesse reguliert wird (Abbildung 2) [10, 11]. Diese Auf- und Abregulierungen der Prozesse führen zu komplexen nichtlinearen Konzentrationsverläufen innerhalb der Organismen, wurden aber bisher nur selten im Zusammenhang mit dem dynamischen Verhalten von Zellen betrachtet [12]. Intrinsische Oszillationen schnell wachsender mikrobieller Organismen würden eine hohe Diversität ermöglichen, da maximale Abundanzen der Arten nicht gleichzeitig aufeinandertreffen und dadurch ein Auskonkurrieren unwahrscheinlicher wird [5], eine wichtige Voraussetzung für maximale Produktivität und Systemstabilität [13]. Dieses Wissen hätte grundlegende Konsequenzen für das Verständnis von Schlüsselprozessen, die die Koexistenz von Arten und die Aufrechterhaltung einer hohen Biodiversität in der Natur ermöglichen [4, 5, 13].

Methoden

Chemostat-Experimente

Chemostat-Experimente wurden mit zwei Flagellaten-Arten durchgeführt. Wir etablierten axenische Kulturen der Flagellaten *Poteroiochromonas malhamensis* (HFCC 75, Heterotrophic Flagellate Culture Collection Cologne) und *Chlorochromonas danica* (SAG 933-7, Culture Collection of Algae at the University of Göttingen) in sterilen einstufigen Chemostaten (185 ml) bei 20 °C in einem konstant klimatisierten Raum unter Schwachlicht nach Becks et al. [15] (Abbildung 3a). Alle Chemostate waren von einem Wasserbad umgeben, um zusätzlich auch geringe Temperaturschwankungen zu minimieren. *Chlorochromonas* wurden in WC-Minimalmedium [16] mit 1,5 g/l Glucose und *Poteroiochromonas* in 90 % WC und 10 % SAG (Glucose, Proteose-Pepton und Hefeextrakt in einer Konzentration von 1 g/l) gehalten. Der Durchfluss und die Probenahme erfolgten mit automatischen Spritzenpumpen (Cavro XLP 6000, TECAN). Die Probenahme für *Poteroiochromonas* erfolgte alle 12 Stunden mit einem computergesteuerten Probenahmeroboter (RSP 9000 Cavro, TECAN) in Dreifachproben

von je 1 ml, die direkt in Lugolscher Lösung fixiert wurden. Für *Chlorochromonas* wurde ein neu entwickeltes kontinuierliches Zellregistrierungssystem mittels nicht-invasiver Videomikroskopie verwendet, das alle 1,5 Stunden Proben in einem kleinen Kanal (μ -slides V 10.1, IBIDI GmbH) analysierte. Alle Chemostate wurden durch Sterilluftfiltern und UV-Bestrahlung der Pumpen steril gehalten. Die Chemostate wurden ständig auf Kontamination überprüft.

Datenanalyse

Das dynamische Verhalten der Zeitreihendaten aus den Chemostat-Experimenten wurde durch den größten entsprechenden Lyapunov-Exponenten (λ) charakterisiert, um die exponentiellen Trennungen von ursprünglich engen Trajektorien zu quantifizieren, und durch Phasenraumdiagramme, um Muster zeitlicher Veränderungen zu erkennen. Die Berechnungen wurden mit dem Paket tseriesChaos in R und dem Algorithmus von Kantz [17] durchgeführt. Zusätzlich wurde die Stabilität des Lyapunov-Exponenten gegen größere „embedding dimensions“ getestet. Sofern dieser stabil blieb, wurde ein Lyapunov-Exponent angegeben. Positive Werte des Lyapunov-Exponenten deuten auf chaosartige irreguläre Dynamiken hin, während negative Werte auf stabile Abundanzdynamiken hinweisen. Die Zeitreihe für das *Chlorochromonas*-Chemostatsystem erlaubte eine Aufteilung des Datensatzes in drei Teile. Je nach Methode und Versuchsaufbau sind chaotische Dynamiken schwer von Rauschen, Stochastik und Stichprobenfehlern zu unterscheiden, die zu Fehlinterpretationen führen können [18, 19]. Unsere Chemostate wurden jedoch unter streng kontrollierten konstanten Bedingungen betrieben. Daher argumentieren wir, dass die gemessene Dynamik deterministisch war und nur ein geringes Maß an Rauschen aufwies.

Mathematisches Modell

Ein kontinuierliches mathematisches Modell wurde entwickelt, um den Zellzyklus eukaryotischer Einzeller abzubilden, der in vier Stadien unterteilt wird. Die erste Phase beschreibt Zellen unmittelbar nach der Zellteilung (G_1 -Phase), die zweite Phase beschreibt Zellen, die sich in der Phase der DNA-Verdopplung befinden (S-Phase), die dritte Phase (G_2 -Phase) beschreibt Zellen, die sich auf die letzte Phase M vorbereiten, in dem die Mitose (Zellteilung) stattfindet. Da es zwischen der S- und der G_2 -Phase keinen Kontrollpunkt für den Zellzyklus gibt [10], wurden sie zusammengelegt (Abbildung 2b). Das Modell besteht somit aus vier gewöhnlichen Differentialgleichungen, die die Abundanz von G_1 -, G_2 - und M-Phase sowie die Nährstoffkonzentration N im Chemostat beschreiben:

$$\frac{dG_1}{dt} = -\beta_{G_1}(N)G_1 + 2zM - dG_1$$

$$\frac{dG_2}{dt} = \beta_{G_1}(N)G_1 - \beta_{G_2}(N)G_2 - dG_2$$

$$\frac{dM}{dt} = \beta_{G_2}(N)G_2 - zM - dM$$

$$\frac{dN}{dt} = -\mu_{G_1}(N)G_1 - \mu_{G_2}(N)G_2 - dN + dN_{in}$$

Das Modell umfasst sowohl biologische als auch physikalische Prozesse (siehe Tabelle 1 für die Erklärung der Parameter).

Parameter/Funktion	Bedeutung	Parameterwerte
N_{in}	Nährstoffeintrag (Masse/L)	20
d	Verdünnungs- /Durchflussrate (Tag ⁻¹)	0,3
z	Zellteilungsdauer (Tag ⁻¹)	90
β_{G_1} mitsamt $a_{G_1}, b_{G_1}, k_{G_1}$	Transferprozess der Zellen von G_1 zu G_2 (Tag ⁻¹)	$a_{G_1} = 12, b_{G_1} = 30, k_{G_1} = 2$
β_{G_2} mitsamt $a_{G_2}, b_{G_2}, k_{G_2}$	Transferprozess der Zellen von zu (Tag ⁻¹)	$a_{G_2} = 17, b_{G_2} = \text{variierend}, k_{G_2} = 2$
μ_{G_1} mitsamt m_{G_1}, c_{G_1}	Nährstoffaufnahme der Zellen in der G_1 -Phase (Masse/Zelle)	$m_{G_1} = 2, c_{G_1} = 1$
μ_{G_2} mitsamt m_{G_2}, c_{G_2}	Nährstoffaufnahme der Zellen in der G_2 -Phase (Masse/Zelle)	$m_{G_1} = 6, c_{G_1} = 1$

Tabelle 1: Parameter des mathematischen Modells. Diese Tabelle enthält die verschiedenen Parameter und Funktionen des Modells sowie Angaben zur Bedeutung und den Parameterwerten, die in Abbildung 4 verwendet wurden.

Der physikalische Teil besteht aus der Verdünnungsrate d und dem Nährstoffeintrag N_{in} . Der biologische Teil umfasst die Reifungs-/Transferprozesse von G_1 zu G_2 mit der Rate $\beta_{G_1}(N)$ und von G_2 zu M mit der Rate $\beta_{G_2}(N)$. Zellwachstum und Reifung finden statt, wenn die Nährstoffkonzentration ausreichend groß ist, aber sie werden mit zunehmender Nährstoffkonzentration auch gesättigt. Daher haben beide Reifungsraten als Sigmoidfunktion folgende Form:

$$\beta_i(N) = \frac{a_i N^{b_i}}{k_i + N^{b_i}} \quad a_i, k_i > 0, b_i > 1, i \in \{G_1, G_2\}$$

Die Reifungsprozesse sind eine grundlegende Voraussetzung für die Überführung einer Zelle in die nächste Phase des Zellzyklus. Die Nährstoffaufnahme folgt dabei einer Monod-Funktion mit folgender Form:

$$\mu_i(N) = \frac{m_i N}{c_i + N} \quad m_i, c_i > 0, i \in \{G_1, G_2\}$$

Nach Lemesle und Gouzé [20] unterscheidet sich die Funktion der Nährstoffaufnahme von der Reifungsrate, da davon ausgegangen wird, dass sich die für das Wachstum verbrauchte Energie von der durch den Substratverbrauch bereitgestellt

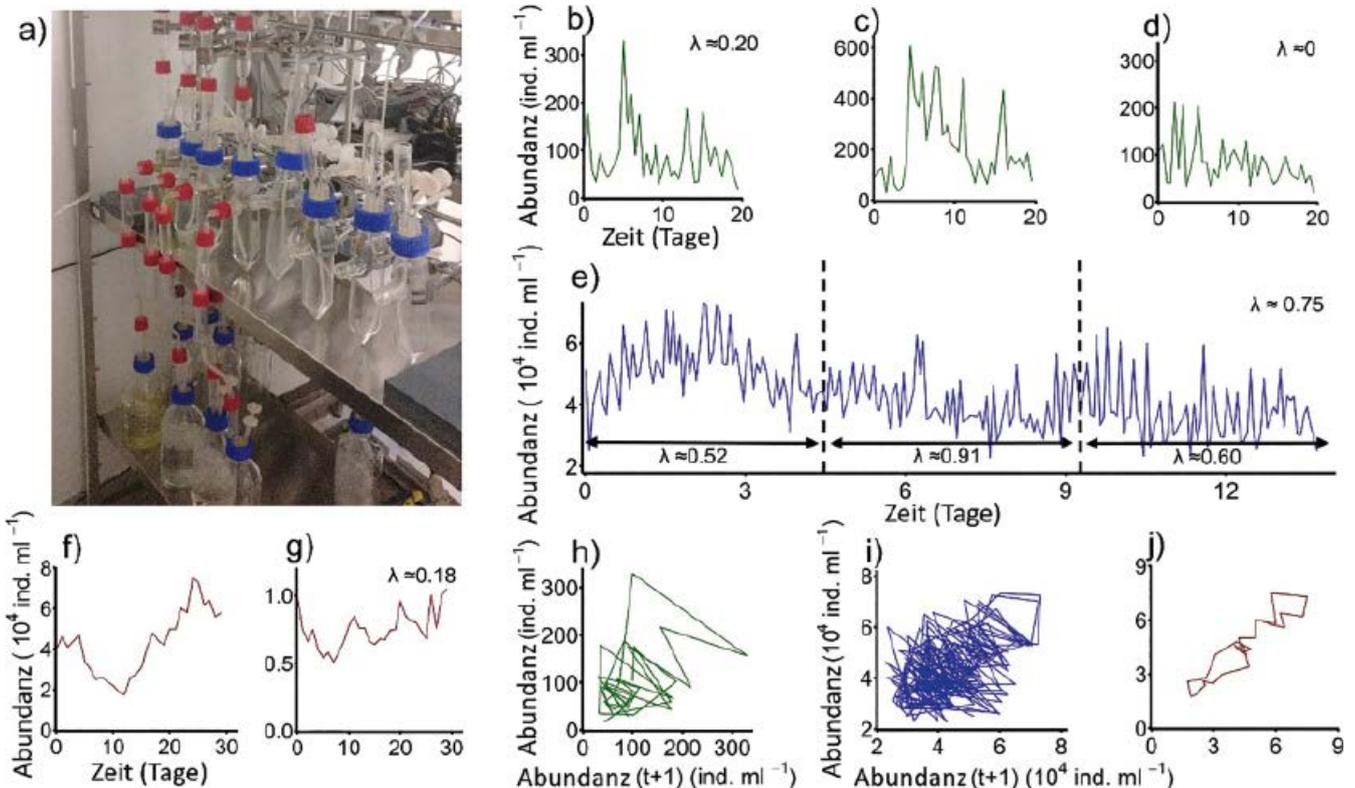


Abb. 3: Experimentelle Ergebnisse zu den Ein-Art-Dynamiken unter konstanten Umweltbedingungen. (a) Aufbau des Chemostatexperiments (gut kontrollierte Durchflusssysteme). (b) – (e) Abundanzdynamiken in bakterienfreien Chemostatsystemen mit den stramenopilen Flagellaten *P. malhamensis* [Verdünnungsraten: 0,2 d⁻¹ (b), 0,4 d⁻¹ (c) und 0,2 d⁻¹ (d)] und *C. danica* (Verdünnungsrate: 0,2 d⁻¹ (e)). (f) und (g) Literaturdaten [22] zur ungestörten Abundanzdynamik der planktischen Diatomeen *Synedra* sp. (f) und *F. crotonensis* (g). Die Lyapunov-Exponenten sind angegeben, wenn sie berechnet werden konnten. (h) – (j) Zeitverzögerungsrekonstruktionen der Datensätze in (b), (e) bzw. (f) (entsprechend farblich gekennzeichnet). Die Abundanz wird in Individuen (Ind.) pro ml angegeben (modifiziert nach Werner et al. [14]).

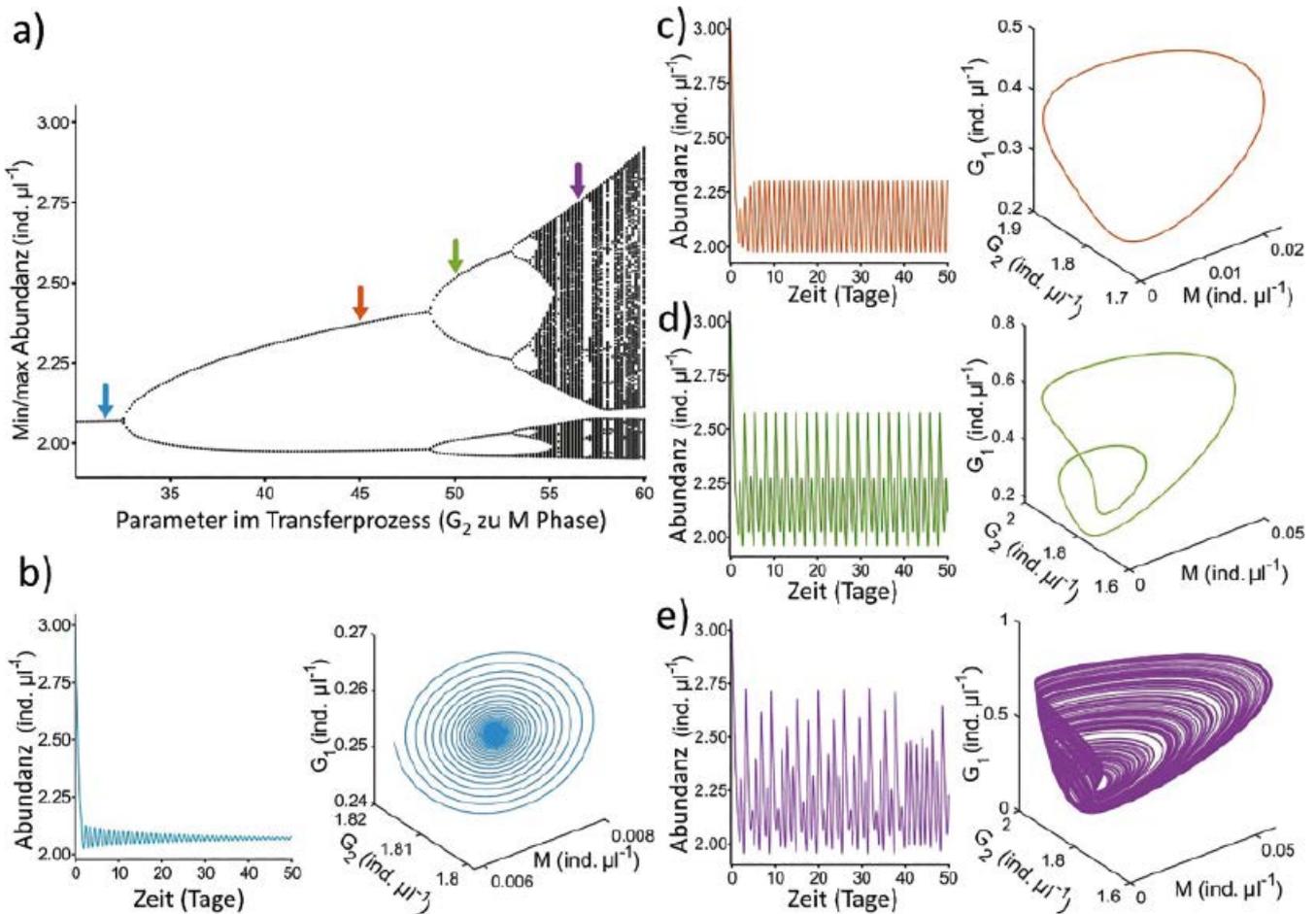


Abb. 4: Mathematische Simulationen des Ein-Arten-Chemostatmodells. (a) Bifurkationsdiagramm am Beispiel für die Abhängigkeit von der Wachstumsrate der Zellen in der G_2 -Phase. Die Pfeile verweisen auf die entsprechenden Diagramme in b–e. (b–e) Abundanz über die Zeit (links) und im Phasenraum (rechts), was zu (b) gedämpften Oszillationen, (c) stabilen Grenzzyklen (zwei Punkte), (d) stabilen Grenzzyklen (vier Punkte) und (e) chaotischer Dynamik führt. Die Abundanz ist in Individuen (Ind.) pro μl angegeben (modifiziert nach Werner et al. [14]). Die Parameterwerte zu dieser Abbildung sind in Tabelle 1 angegeben.

ten Energie unterscheidet. Dies bedeutet zum Beispiel, dass die Zellen einen Schwellenwert der Nährstoffkonzentration erreichen müssen, bevor sie Energie in das Wachstum investieren. Die Zellteilung ist der Prozess der Teilung einer reifen Zelle in zwei unreife Zellen. Es wird angenommen, dass dies mit einer konstanten Rate z geschieht. Aufgrund der Schwierigkeiten bei der Messung der Häufigkeiten in jedem Zellstadium war es nicht möglich, die Parameter durch Anpassung des Modells an experimentelle Daten zu schätzen. Daher haben wir das Modell als Grundsatzbeweis („prove of concept“) aufgestellt mit dem Ziel, qualitativ unterschiedliches dynamisches Verhalten zu erhalten, zu Beispiel stabile stationäre Zustände, regelmäßige Oszillationen und Chaos. Dennoch wurden die Werte für die Reifungsraten (Dauer der Phasen G_1 und G_2) und die Dauer der Mitosephase so gewählt, dass sie biologisch plausibel sind. Die Parameter ergaben eine von Boenigk [21] ermittelte durchschnittliche Dauer der M-Phase von 16 min ($z = 90 \text{ d}^{-1}$), ein Minimum von 3 Stunden für die G_1 -Phase und ein Minimum von 8 Stunden für die G_2 -Phase. Die Gesamtdauer von ca. 11 Stunden unter nicht limitierenden Nährstoffbedingungen stimmt mit den Werten aus unseren Beobachtungen im Chemostatssystem überein. Insgesamt lagen die Abundanzen im Modell im gleichen Bereich wie die experimentellen Daten. Die Modellrechnungen wurden mit MATLAB Version R2021b

(MathWorks, Inc.) durchgeführt. Eine detaillierte Beschreibung der Methoden findet sich im Anhang von Werner et al. [14].

Ergebnisse

Experimentelle Beobachtungen in Einzel-Art-Systemen

Die bakterienfreien Chemostat-Systeme (Abbildung 3a) wiesen deutliche Abundanzfluktuationen auf. Zwei Experimente (Abbildung 3b, e) ergaben positive Lyapunov-Exponenten, was auf eine chaotartige Dynamik hindeutet. Ein Experiment (Abbildung 3d) zeigte einen Lyapunov Exponenten nahe Null, was auf stabile Grenzzyklen hindeutet, und für ein Experiment (Abbildung 3c) konnte der Lyapunov-Exponent aus methodischen Gründen nicht bestimmt werden. Zwei Experimente wiesen die gleiche Durchflussrate auf (Abbildung 3b und d); die unterschiedlichen Lyapunov-Exponenten könnten auf vorübergehende Oszillationen, Multistabilität oder transiente Effekte der Anfangsbedingungen zurückzuführen sein. Die vergleichsweise langen Zeitreihen (im Vergleich zu anderen Studien in der Literatur), die für das *Chlorochromonas*-Chemostatssystem zur Verfügung standen, erlaubten eine Aufteilung der Daten, die zusätzlich zum Gesamtdatensatz immer noch positive Lyapunov-Exponenten ergab (Abbildung 3e). Dies zeigt, dass

selbst Teilungen unserer Zeitreihen Merkmale einer chaotischen Dynamik aufweisen. Zum Vergleich wurde eine Analyse von Literaturdaten durchgeführt. Dabei zeigte die Dynamik der planktischen Kieselalge *Fragilaria crotonensis* [22] (Abbildung 3g) oszillierende Abundanzen mit positiven Lyapunov-Exponenten und einer begrenzten, aber nicht konvergierenden Phasenraumrekonstruktion (Abbildung 3j), was auf eine chaotische Dynamik in diesen Ein-Arten-Systemen hinweist.

Mathematisches Modell des Zellzyklus

Bisher basierten alle Einzelartenmodelle mit chaotischer Dynamik auf einer zeitdiskreten Struktur oder externen Fluktuationen [23–25]. Da sich Chemostat-Populationen jedoch generationenübergreifend überlappen und kontinuierlich wachsen, sind zeitkontinuierliche Systeme besser geeignet, um ihre Populationsdynamik zu modellieren und zu erklären [19]. Zur Modellierung der Dynamik unserer Ein-Arten-Systeme wurde ein Differentialgleichungsmodell aufgestellt, das den Grundprinzipien des eukaryotischen Zellzyklus folgt. Es ist bekannt, dass dieser für alle Eukaryoten ähnlich ist und durch seine verschiedenen Phasen (G1, S, G2 und M) und durch Nährstoffe moduliert werden kann (Abbildung 2b) [10, 11, 25]. Obwohl der größte Teil der Zellzykluskontrolle in allen Eukaryoten konserviert ist [10, 11], nehmen heterotrophe Flagellaten im Gegensatz zu Hefe wie viele andere Zelltypen während der M-Phase keine Nährstoffe auf [21]. Basierend auf den Grundprinzipien der Zellbiologie haben wir ein einfaches zeitkontinuierliches mathematisches Modell entwickelt, um die gesamte Bandbreite der qualitativen Systemdynamik aufzudecken („proof of concept“). Mit einem Basissatz von Parameterwerten haben wir ein Bifurkationsdiagramm berechnet, das von der Wachstumsrate der G₂-Phase abhängt und einen Weg von der

Periodenverdopplung bis zum Chaos zeigt (Abbildung 4a). Ein ähnliches prinzipielles Verhalten für denselben Parametersatz würde sich ergeben, wenn die Verdünnungsrate als Bifurkationsparameter verwendet würde. Dieses einfache Modell zeigt alle Arten von dynamischem Verhalten, von gedämpften Oszillationen über stabile Grenzzyklen bis hin zu chaotischen Dynamiken, wenn ein einzelner Parameter des Zellzyklus verändert wird (Abbildungen 4b–e).

Diskussion

Unsere experimentellen Ergebnisse zeigen Merkmale einer deterministischen nichtlinearen Dynamik, einschließlich chaotischer Oszillationen. Das theoretische Modell zeigt, dass allgemein existierende Mechanismen nichtlinearer Interaktionen in Systemen mit nur einer Spezies als mögliche Erklärungen für die experimentellen Beobachtungen dienen können. Die Ergebnisse unserer Studie haben weitreichende Implikationen für das Verständnis der Biodiversität in aquatischen Ökosystemen. Das Auftreten von chaotischen Dynamiken in Einzellersystemen legt nahe, dass intrinsische Faktoren eine wichtige Rolle bei der Koexistenz von Genotypen innerhalb einer Art und damit bei der Förderung der Artenvielfalt spielen können.

In Mehrartensystemen könnten diese chaotischen Fluktuationen dazu beitragen, dass keine Art dauerhaft dominant wird, was die Koexistenz vieler Arten ermöglicht. Dies könnte erklären, warum wir selbst in scheinbar homogenen Umgebungen wie dem Epilimnion von Seen eine hohe Diversität finden [2–4, 26, 27].

Ähnliche Mechanismen könnten auch in anderen aquatischen Systemen wirksam sein, beispielsweise in Fischpopulationen. Studien haben gezeigt, dass auch Fischbestände chaotische Dynamiken aufweisen können [7]. Für das Management von Gewässern und Fischpopulationen bedeutet dies, dass kurzfristige Schwankungen in der Abundanz nicht notwendigerweise auf externe Störungen zurückzuführen sind, sondern Teil der natürlichen Systemdynamik sein können. Dies hat wichtige Konsequenzen für die Festlegung von Fangquoten und Schutzmaßnahmen, da traditionelle Gleichgewichtsmodelle die tatsächliche Dynamik möglicherweise nicht adäquat abbilden.

Das Verständnis chaotischer Dynamiken ist auch für den angewandten Bereich der Wasserwirtschaft von Bedeutung, insbesondere für Kläranlagen. In diesen komplexen mikrobiellen Ökosystemen wurden chaotische Fluktuationen von Bakterien- und Protozoenpopulationen beobachtet, die erhebliche Auswirkungen auf die Effizienz der Abwasserreinigung haben können [6]. Graham et al. haben gezeigt, dass bestimmte Prozesse bei der Nitrifizierung chaotisch ablaufen [6]. Diese Erkenntnis wirft ein neues Licht auf Prozesse, die lange Zeit als „unvorhersehbar“ galten [28, 29]. Ein besseres Verständnis dieser Prozesse könnte zu optimierten Betriebsstrategien führen. Beispielsweise könnten Kläranlagen so gestaltet und betrieben werden, dass sie die natürlichen chaotischen Dynamiken der mikrobiellen Gemeinschaften nutzen, um eine stabilere und effizientere Reinigungsleistung zu erzielen. Dies könnte durch angepasste Belüftungsstrategien, optimierte Nährstoffzugaben oder innovative Reaktordesigns erreicht werden. Die zunehmende Beachtung chaotischer Dynamiken wird in der ökologischen Forschung durch die Verfügbarkeit zeitlich und räumlich höher aufgelöster Daten unterstützt.

Anzeige

TIPPS ZUM THEMA



Seminar

Entwicklung kleiner Fließgewässer im Rahmen der Gewässerunterhaltung
10. September 2025
Sehmatal
395,00 € / 330,00 €**

WebSeminar

Ökologische Baubegleitung beim Gewässerumbau
1. Oktober 2025
Online
240,00 € / 200,00 €**

Themenband T2/2019

Bach- und Flussauen
Mai 2019
113 Seiten, A4
Print 135,50 €*
E-Book 117,50 €*
Kombi 170,50 €*

* Fördernde Mitglieder erhalten 20% Rabatt
** Mitgliederpreis

Für den Naturschutz unterstreichen unsere Ergebnisse, dass der Schutz der Biodiversität nicht nur die Erhaltung von Arten und Lebensräumen, sondern auch die Bewahrung der komplexen Interaktionen und Dynamiken erfordert, die diese Vielfalt ermöglichen [30]. Dies hat Konsequenzen für die Gestaltung von Schutzgebieten und Renaturierungsmaßnahmen, die darauf abzielen sollten, nicht nur statische Zustände zu konservieren, sondern auch die natürliche Variabilität und Dynamik der Systeme zuzulassen.

Dank

Diese Arbeit wurde von der Deutschen Forschungsgemeinschaft im Rahmen des Schwerpunktprogramms DynaTrait gefördert (Förderkennzeichen AR 288/21). Ein besonderer Dank gilt der Deutschen Gesellschaft für Limnologie (DGL), die die Präsentation dieser Forschungsarbeit durch die Verleihung des Schwoerbel-Benndorf-Nachwuchspreises unterstützt hat.

Literatur

[1] Hutchinson, G. E.: The paradox of the plankton, *The American Naturalist* 1961, 95, 137–145, <https://doi.org/10.1086/282171>

[2] Richerson, P., R. Armstrong, C. R. Goldman: Contemporaneous Dis-equilibrium, a New Hypothesis to Explain the “Paradox of the Plankton”, *Proceedings of the National Academy of Sciences* 1970, 67 (4), 1710–1714, <https://doi.org/10.1073/pnas.67.4.1710>

[3] Gaedeke, A., U. Sommer: The influence of the frequency of periodic disturbances on the maintenance of phytoplankton diversity, *Oecologia* 1986, 71, 25–28, <https://doi.org/10.1007/BF00377315>

[4] Guill, C., J. Hülsemann, T. Klauschies: Self-organised pattern formation increases local diversity in metacommunities, *Ecology Letters* 2021, 24, 2624–2634, <https://doi.org/10.1111/ele.13880>

[5] Huisman, J., F. J. Weissing: Biodiversity of plankton by species oscillations and chaos, *Nature* 1999, 402, 407–410, <https://doi.org/10.1038/46540>

[6] Graham DW, Knapp CW, Van Vleck ES, Bloor K, Lane TB, Graham CE: Experimental demonstration of chaotic instability in biological nitrification. *The ISME Journal* 2007, 1, 385–393, <https://doi.org/10.1038/ismej.2007.45>

[7] Rogers, T. L., B. J. Johnson, S. B. Munch: Chaos is not rare in natural ecosystems, *Nature Ecology & Evolution* 2022, 6, 1105–1111, <https://doi.org/10.1038/s41559-022-01787-y>

[8] Turchin, P.: *Complex Population Dynamics: A Theoretical Empirical Synthesis*, Princeton University Press, Princeton, 2003, <https://doi.org/10.1515/9781400847280>

[9] Barraquand, F., et al.: Moving forward in circles: Challenges and opportunities in modelling population cycles, *Ecology Letters* 2017, 20, 1074–1092, <https://doi.org/10.1111/ele.12789>

[10] Tyson, J. J., A. Csikasz-Nagy, B. Novak: The dynamics of cell cycle regulation, *BioEssays* 2002, 24, 1095–1109, <https://doi.org/10.1002/bies.10191>

[11] Morgan, D. O.: *The Cell Cycle – Principles of Control*, Oxford University Press, Oxford, 2007

[12] Massie, T. M., B. Blasius, G. Weithoff, U. Gaedke, G. F. Fussmann: Cycles, phase synchronization, and entrainment in single-species phytoplankton populations, *Proceedings of the National Academy of Sciences* 2010, 107, 4236–4241, <https://doi.org/10.1073/pnas.0908725107>

[13] Loreau, M., C. de Mazancourt: Biodiversity and ecosystem stability: A synthesis of underlying mechanisms, *Ecology Letters* 2013, 16, 106–115, <https://doi.org/10.1111/ele.12073>

[14] Werner, J., T. Pietsch, F. M. Hilker, H. Arndt: Intrinsic nonlinear dynamics drive single-species systems, *Proceedings of the National Academy of Sciences* 2022, 119, e2209601119, <https://doi.org/10.1073/pnas.2209601119>

[15] Becks, L., F. M. Hilker, H. Malchow, K. Jürgens, H. Arndt: Experimental demonstration of chaos in a microbial food web, *Nature* 2005, 435, 1226–1229, <https://doi.org/10.1038/nature03627>

[16] Guillard, R. R., C. J. Lorenzen: Yellow-green algae with chlorophyllide c, *Journal of Phycology* 1972, 8 (1), 1014, <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.1972.tb03995.x>

[17] Hegger, R., H. Kantz, T. Schreiber: Practical implementation of nonlinear time series methods: The TISEAN package, *Chaos: An Interdisciplinary Journal of Nonlinear Science* 1999, 9, 413–435, <https://doi.org/10.1063/1.166424>

[18] Rosenstein, M. T., J. J. Collins, C. J. DeLuca: A practical method for calculating largest Lyapunov exponents from small data sets, *Physica D: Nonlinear Phenomena* 1993, 65, 117–134, [https://doi.org/10.1016/0167-2789\(93\)90009-P](https://doi.org/10.1016/0167-2789(93)90009-P)

[19] Hastings, A., C. L. Hom, S. Ellner, P. Turchin, H. C. J. Godfray: Chaos in ecology: Is mother nature a strange attractor? *Annual Review of Ecology and Systematics* 1993, 24, 1–33, <https://doi.org/10.1146/annurev.es.24.110193.000245>

[20] Lemesle, V., J.L. Gouzé: A simple unforced oscillatory growth model in the chemostat, *Bulletin of Mathematical Biology* 2008, 70, 344–357, <https://doi.org/10.1007/s11538-007-9254-5>

[21] Boenigk, J.: Variability of ingestion rates with stage in cell cycle of a heterotrophic nanoflagellate (*Spumella* sp.) measured by an individual-based approach, *European Journal of Protistology* 2002, 38, 299–306, <https://doi.org/10.1078/0932-4739-00881>

[22] Grover, J. P.: Dynamics of competition in a variable environment: experiments with two diatom species, *Ecology* 1988, 69 (2), 408–417, <https://doi.org/10.2307/1940439>

[23] May, R. M.: Biological populations with nonoverlapping generations: Stable points, stable cycles, and chaos, *Science* 1974, 186, 645–647, <https://doi.org/10.1126/science.186.4164.645>

[24] Constantino, R. F., R. A. Deshamais, J. M. Cushing, B. Dennis: Chaotic dynamics in an insect population, *Science* 1997, 275, 389–391, <https://doi.org/10.1126/science.275.5298.389>

[25] Pascual, M., H. Caswell: From the cell cycle to population cycles in phytoplankton–nutrient interactions, *Ecology* 1997, 78, 897–912, [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1997\)078\[0897:FTCTP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1997)078[0897:FTCTP]2.0.CO;2)

[26] Benincà, E., et al.: Chaos in a long-term experiment with planktonic communities, *Nature* 2008, 451, 822–825, <https://doi.org/10.1038/nature06512>

[27] Cornacchia, L., J. Van De Koppel, D. Van Der Wal, G. Wharton, S. Puijalon, T. J. Bouma: Landscapes of facilitation: How self-organized patchiness of aquatic macrophytes promotes diversity in streams. *Ecology* 2018, 99, 832–847, <https://doi.org/10.1002/ecy.2177>

[28] Vitousek PM et al.: Human alteration of the global nitrogen cycle, Sources and consequences. *Ecological Applications* 1997, 7, 737–750, [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(1997\)007\[0737:HAOTG N\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(1997)007[0737:HAOTG N]2.0.CO;2)

[29] Wagner M, A. Loy, R. Nogueira, U. Purkhold, N. Lee, H. Daims: Microbial community composition and function in wastewater treatment plants, *Antonie van Leeuwenhoek*. 2002, 81, 665–680, <https://doi.org/10.1023/A:1020586312170>

[30] Loreau, M., et al.: Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges, *Science* 2001, 294, 804–808, <https://doi.org/10.1126/science.1064088>

Autoren

Johannes Werner^{*)}, Tobias Pietsch, Prof. Dr. Hartmut Arndt
 Universität zu Köln
 Biozentrum, Institut für Zoologie, Allgemeine Ökologie
 Zülpicher Straße 47b, 50674 Köln

^{*)} Korrespondenzautor; E-Mail: johannes.werner@uni-koeln.de

Prof. Dr. Frank M. Hilker
 Universität Osnabrück
 Institut für Mathematik/Institut für Umweltforschung
 Barbarastraße 12, 49076 Osnabrück

