

Dichtheid en voedsel
van algivoor protozoöplankton in het
Volkerak-Zoommeer, 1992

Pilotstudie

in opdracht van het RIZA



Dichtheid en voedsel
van algivoor protozoöplankton in het
Volkerak-Zoommeer, 1992

Pilotstudie

in opdracht van het Rijksinstituut
voor Integraal Zoetwaterbeheer en
Afvalwaterbehandeling (RIZA)

Opdracht nr. 12548

auteur	R. Bijkerk
datum	augustus 1995
rapportnr	95-13

Koeman en Bijkerk bv
postbus 14
9750 AA Haren Gn

Inhoudsopgave

Samenvatting	2
Aanbevelingen	2
Inleiding	3
Materiaal en methode	3
Resultaten	
Samenstelling en aantalsverloop	5
Begrazing van fytoplankton	5
Discussie	
Dichtheid, samenstelling en aantalsverloop	7
Begrazing van fytoplankton	8
Belang van begrazing door protozoöplankton	9
Conclusies	10
Literatuur	11
Foto's	13

Samenvatting

In het kader van een pilotstudie naar het vóórkomen in het Volkerak/Zoommeer van algenetend protozoöplankton met afmetingen tussen 10 en 60 μm , zijn lugolgefixeerde monsters onderzocht, verzameld in de periode januari-december 1992.

Het verloop van de dichtheid protozoöplankton correspondeerde met het verloop van het gehalte chlorofyl-a. Onder de ciliaten waren kleine oligotriche en prostomate/scuticociliate organismen het meest algemeen. De jaargemiddelde abundantie van ciliaten bedroeg 13.5 per ml op VZ 2. Alleen bij de grotere ciliaten ($> 35 \mu\text{m}$) kon opname van diatomeeën en groenwieren worden vastgesteld.

Flagellaten groter dan 12 μm waren het meest talrijk tijdens de voorjaarsbloei van diatomeeën; de hoogste waargenomen dichtheid bedroeg 188 per ml. Bij enkele flagellaten werd een opname van diatomeeën gevonden. Door een gebrekkige fixatie van de maartmonsters kon de voedselopname echter slecht worden bepaald. In de zomer werden flagellaten gevonden die predeerden op *Microcystis* en op kleine centrale diatomeeën. De aantallen in deze periode bedroegen 5-10 per ml.

Van amoeben werden juist in de zomerperiode de hoogste dichtheden gevonden. In juli werden per ml 92 schaalamoeben gevonden, waarvan 68% was vastgehecht op ketens van de diatomeeën *Skeletonema subsalsum* (59%) en *Stephanodiscus hantzschii* (9%), waarvan de cellen werden leeggezogen. De soort werd niet gevonden op ketens van *Aulacoseira ambigua* en *A. granulata*. In de periode augustus-oktober werd een naakte amoëbe aangetroffen (tot 41 per ml), die predeerde op *Microcystis aeruginosa*. Per amoëbe werden 4 tot 8 *Microcystis*-cellen gevonden.

In de discussie wordt ingegaan op de rol van protozoöplankton als begrazers van klein fytoplankton. Hierover zijn recent een aantal interessante artikelen gepubliceerd. Kwantitatieve studies naar de interactie tussen protozoöplankton en fytoplankton in natuurlijke systemen ontbreken nog. Er zijn echter aanwijzingen dat protozoöplankton een niet te verwaarlozen rol speelt bij de omzetting van primaire productie en de teruggang van dominante fytoplanktonsoorten.

Aanbevelingen

Lugolgefixeerde monsters lenen zich goed voor een aantalsbepaling van protozoöplankton. Voor een determinatie van de soorten en voor een identificatie van prooi-organismen in kleine protozoa, zijn levende monsters en voor ciliaten daarnaast protargolpreparaten echter onontbeerlijk.

In een onderzoek naar het vóórkomen van protozoöplankton moet de bemonsteringsfrequentie worden opgevoerd.

In een onderzoek naar ecologie en populatiedynamiek van protozoöplankton moeten analyses van fytoplankton (het voedsel) en metazoöplankton (de predatoren) worden meegenomen.

Inleiding

Nutriëntenaanbod en begrazing gelden als de belangrijkste sturende factoren voor de dynamiek van fytoplanktongemeenschappen. Beheersondersteunend onderzoek naar de begrazing van fytoplankton richt zich in het algemeen op watervlooien, copepoden en raderdieren. Bij de routinematige kwantificering van zoöplankton in de zoete rijkswateren bijvoorbeeld, wordt alleen de fractie groter dan 55 μm onderzocht.

Tijdens de analyses van fytoplanktonmonsters uit de rivier de Rijn en het Volkerak-Zoommeer is meerdere malen gebleken dat de kleine centrale diatomeeën *Stephanodiscus hantzschii*, *Cyclotella meneghiniana* en *Skeletonema potamos* opgegeten worden door organismen die maar weinig groter zijn dan hun prooi en veel kleiner dan 55 μm . Mogelijk speelt ook deze categorie organismen, het protozoöplankton, een rol bij de turnover van fytoplankton en het ontstaan van waargenomen stroomafwaartse verschuivingen in soortensamenstelling (Admiraal *et al.* 1994).

Het hier gerapporteerde onderzoek in opdracht van het RIZA¹ was een pilotstudie naar het belang van deze grazers in het Volkerakmeer en omvatte de volgende vier aspecten:

- (1) Een kwantificering van de aantallen micrograzers per ml, zo mogelijk gesplitst naar taxonomische groep;
- (2) Een kwantificering en identificatie van de opgenomen algen per grazer;
- (3) Een beschrijving en zo mogelijk identificatie van de grazers;
- (4) Het maken van een schatting van de graasdruk.

Materiaal en methode

De aanwezigheid en voedselkeuze van micrograzers in het Volkerakmeer is onderzocht door analyse van fytoplanktonmonsters verzameld in 1992 met een frequentie van eens per twee weken. Deze bemonstering werd uitgevoerd door de Rijkswaterstaat Meetdienst Zeeland, in het kader van het project VZM*EUTV. De monsters waren geconserveerd met lugol en werden in ons laboratorium bewaard in het donker bij 4 °C.

Van elk monster werd een subsample onderzocht van 1 ml (alleen van de monsters uit april werd 2 ml onderzocht, in verband met de lage aantallen organismen). Na voorzichtige homogenisatie van een monster werd 1 ml gepipetteerd in een sedimentatiekamer met een bodemoppervlak van 1.13 cm². Tussen pipettering en onderzoek werd een tijdsperiode van minstens vier uur in acht genomen voor sedimentatie van de organismen.

De monsters werden geanalyseerd met behulp van een omkeermicroscop in helder veld (Olympus IMT-2 met 10× WHK-ocularen, een LWCD 0.55 condensor, de objectieven Olympus SPlanApo 20×/0.70 en Zeiss PlanApo 63×/1.40 olie-immersie en een additionele vergrotingsmogelijkheid van 1.5×).

Bij een vergroting van 200× werden de aantallen micrograzers met een lichaamsgrootte tussen ca. 10 en 60 μm geteld. Opname van voedsel werd onderzocht bij een vergroting van 300 of 10×63. Micrograzers met algenprooi werden getekend met behulp van een tekentubus en gefotografeerd met een Olympus OM-4 Ti op Fujichrome Velvia 50 ASA diafilm. Dimensies werden bepaald met een oculair micrometer tot op 1 μm nauwkeurig.

¹ Dank is verschuldigd aan Dr. J.A. van der Velden voor zijn stimulerende belangstelling en commentaar op een eerder concept van deze rapportage.

Tabel 1. Overzicht aantallen per ml van protozoöplankton 10-60 µm in het Volkerakmeer VZ 2, 1992.

		08-Jan	03-Feb	02-Mar	30-Mar	13-Apr	27-Apr	12-May	25-May	10-Jun	23-Jun	13-Jul	05-Aug	24-Aug	07-Sep	21-Sep	07-Oct	20-Oct	17-Nov	15-Dec
CILIATEN																				
Oligotrichida	10-25 µm	1	14	2	8			1			2	15	23	17	4	8	9	3	1	12
	25-35 µm	2														1				3
	35-50 µm	1						1										1		
Prostomatida /	10-15 µm			2					1			9		22	7	8	5	2	3	8
Scuticociliatida	15-25 µm	3	4	2							3		12	14		1		1		
	25-45 µm															1				
Holotricha div.	45-60 µm										2									
Peritrichida	25-45 µm											3	4			1	4			1
RHIZOPODEN																				
Amoebe	8-12 µm	3						1	5			1		2		7	7	2		
Amoebe	20-30 µm								3		2			4	41	12	10		1	1
cf Diffugia	20 µm										1	92								
Rhizopoda non det			1									1					2	1	1	
FLAGELLATEN																				
Flagellaat-2	12-18 µm	13	6	40	188									2						14
Flagellaat-1	14-25 µm											5	5	8				1		
Gymnodinium	10-20 µm		2										7		2	2				
NON DET				2				2	1		7	5	2	1		6		1	1	
	20-30 µm								1		2	1		5	3					
Totaal ciliaten		7	18	6	8	4	0	2	1	0	7	27	39	53	11	20	18	7	4	24
Totaal rhizopoden		3	1	0	0	0	0	1	8	0	3	94	0	6	41	19	19	3	2	1
Totaal flagellaten		13	8	40	188	0	0	0	0	0	0	5	12	10	2	2	0	1	0	14
Totaal protozoöplankton		23	27	48	196	4	0	5	11	0	19	132	53	75	57	47	37	12	7	39
Chlorofyl-a in µg/l		1	4	20	33	4	0	1	15	9	11	37	23	41	?	47	28	8	8	3

Resultaten

Tabel 1 geeft een overzicht van de dichtheden van heterotrofe protisten met lichaams-grootte tussen ca. 10 en 60 μm , op het monsterpunt VZ 2, gelegen in het oostelijke Volkerak tegenover de monding van de Dintel. De gevonden organismen zijn zo goed mogelijk geklasseerd naar taxonomische groep en grootte. Elke klasse, bijvoorbeeld "Amoebe 20-30 μm ", kan echter bestaan uit meerdere soorten. Een aantal waarnemingen in tabel 1 zijn in een zwart vakje geplaatst. Onder deze waarnemingen bevonden zich individuen waarvan kon worden vastgesteld dat zij predeerden op fytoplankton. De onderste regel in deze tabel geeft de chlorofyl-a-gehalten die beschikbaar werden gesteld door het RIZA.

Samenstelling en aantalsverloop

In het algemeen kon onderscheid gemaakt worden tussen ciliaten (oligo-, holo- en peritriche), flagellaten (met één of twee flagellen) en rhizopoden (naakte amoeben en schaalamoeben), maar in een aantal gevallen niet. Door fixatie kunnen flagellen verloren gaan en organismen zonder stevige theca vervormen.

Kleine oligotriche ciliaten (10-25 μm), vermoedelijk behorend tot het geslacht *Strobilidium* en kleine holotriche ciliaten (10-25 μm) vormden een constant onderdeel van de protozoënfaua. De hoogste dichtheden bedroegen 23, respectievelijk 36 per ml, aan het begin van de nazomerperiode met relatief-hoge Chla-gehalten. In de zomer werden kleine aantallen peritriche ciliaten gevonden, *Vaginicola* sp. en *Vorticella*-achtige ciliaten vastzittend op kolonies van *Microcystis* en *Aphanizomenon klebahnii*. De jaar-gemiddelde dichtheid van ciliaten bedroeg 13.5 per ml.

Amoeben en flagellaten werden minder regelmatig door het jaar gevonden. De hoogste aantallen flagellaten traden op tijdens de fytoplanktonvoorjaarsbloei in maart; amoeben werden in deze periode niet aangetroffen. Opvallend waren de plotseling hoge dichtheden van een schaalamoebe, 92 per ml op 13 juli, mogelijk uit het geslacht *Diffugia* en van een naakte amoebe, 41 per ml op 7 september, mogelijk uit het geslacht *Vahlkampfia*. De amoeben met een afmeting tussen 20 en 30 μm (in gefixeerde toestand) die eerder in het jaar werden gevonden zagen er anders uit en behoorden mogelijk tot het geslacht *Acanthamoeba* of *Astramoeba*.

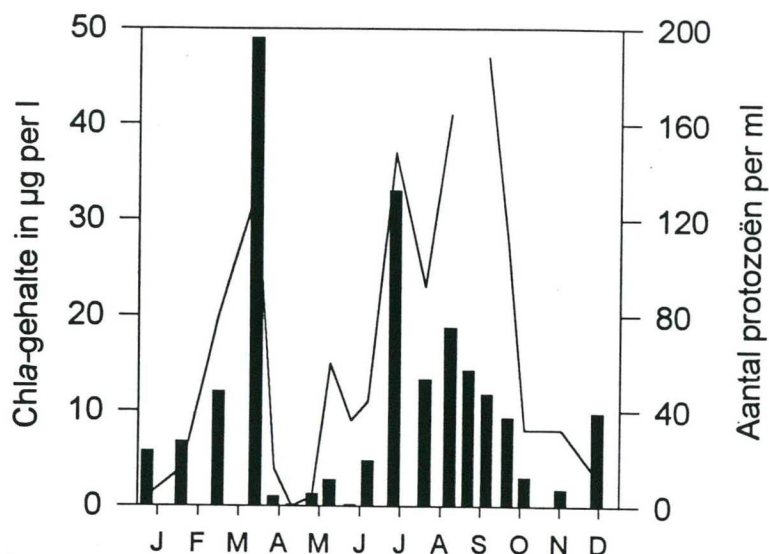
Het verloop van de dichtheid van het totale protozoöplankton uit de grootteklasse 10-60 μm correspondeerde met het tijdsverloop van het chlorofyl-a-gehalte (figuur 1). De hoogste dichtheden van protozoën traden op tijdens Chla-pieken waarbij veel kiezelwieren betrokken waren: *Stephanodiscus* eind maart, *Skeletonema* begin juli.

Begrazing van fytoplankton

Predatie van fytoplankton werd vastgesteld bij vertegenwoordigers van alledrie de groepen, ciliaten, flagellaten en amoeben. Bij de amoeben was een selectieve begrazing het meest duidelijk. De waarnemingen worden hieronder per groep besproken.

Oligotrichida

In de kleinere oligotriche ciliaten konden vrijwel nooit fytoplanktoncellen worden waargenomen. Alleen op 5 augustus werden in vier van 23 individuen cellen gezien die leken op *Microcystis*-cellen. Eén van de vier werd aangetroffen op een *Microcystis*-kolonie. In het algemeen waren deze organismen door de lugolkleuring slecht "doorzichtbaar". In het monster van 13 april werden vier grotere oligotrichen gevonden (40-50 μm), waarvan twee gevuld waren met algecellen. In één ervan konden de volgende taxa worden vastgesteld: van *Stephanodiscus hantzschii* drie cellen, van *Monoraphidium contortum* één cel en van *Oöcystis* sp. een kolonie van vier cellen (foto 1).



Figuur 1. Verloop van het chlorofylla-gehalte (lijn) en de totale dichtheid van protozoö-plankton 10-60 μm (staafjes), over de periode januari-december 1992, Volkerak, VZ 2.

Overige ciliaten

In de kleinere holotriche ciliaten uit de groep Prostomatida/Scuticociliatida konden geen algecellen ontdekt worden, evenmin in ciliaten uit de groep Peritrichida. Wel werden diatomeeën gezien in twee grotere ciliaten in het monster van 23 juni. Eén exemplaar bevatte twee pas gedeelde cellen van *Actinocyclus normanii*, die een groot deel van het protozoënlichaam opvulde (foto 2).

Amoeben

In de kleinste naakte amoeben uit de klasse 8-12 μm konden geen algecellen als insluit-sel gevonden worden. Wel werden deze organismen soms op algen aangetroffen en wel op de soorten *Skeletonema subsalsum* (twee waarnemingen), *Stephanodiscus hantzschii* (één waarneming) en *Scenedesmus armatus* (één waarneming).

Onder de grotere naakte amoeben werden veelvuldig individuen aangetroffen met algecellen in het endoplasma. Hierbij ging het steeds om cellen van *Microcystis*. Op 25 mei werden drie amoeben gelijkend op *Acanthamoeba* gevonden, waarvan één exemplaar met een kleine kolonie van ongeveer 32 *Microcystis*-cellen in het endoplasma. Van cf. *Vahlkampfia tachypodia*, die gevonden werd in augustus-oktober, bevatte het merendeel van de waargenomen individuen *Microcystis*-cellen (tabel 2, foto 3). Het aantal cellen per amoebe werd geschat op 4 tot 8. De meeste amoeben in deze groep werden vrijzwevend in het monster gevonden. Alleen in oktober werden enkele *Vahlkampfia*-achtige amoeben en een onbekende andere rhizopode aangetroffen op *Microcystis*-kolonies (foto 4).

De schaalamoebe, cf. *Diffugia*, die alleen in juli veel werd gevonden werd uitsluitend aangetroffen op ketens van de diatomeeën *Skeletonema subsalsum* (foto 5) en *Stephanodiscus hantzschii*, niet op de eveneens aanwezige ketens van *Aulacoseira* en evenmin op *Mougeotia*. Zes procent van alle ketens van *Skeletonema* was voorzien van schaal-amoeben, meestal één per keten, maar in twee gevallen twee. Per ml werden 55 gepredeerde *Skeletonema*-ketens en 8 gepredeerde *Stephanodiscus*-ketens gevonden. De abundantie van *Skeletonema* was op 13 juli een factor twee hoger dan van *Stephanodiscus*.

Tabel 2. Percentage amoeben met algeprooi, Volkerak VZ 2, 1992 (tussen haakjes is het aantal per ml aangegeven).

Groep	13 juli	24 aug	7 sept	21 sept	7 okt
"Vahlkampfia 20-30 μm "	(0)	50% (4)	100% (41)	83% (12)	56% (9)
"Diffflugia 20 μm "	68% (92)	(0)	(0)	(0)	(0)

Flagellaten

In maart tijdens de voorjaarsbloei van *Stephanodiscus hantzschii* en *Asterionella formosa* werden veel ongepigmenteerde flagellaten gevonden. Sommige bevatten vermoedelijk een kleine centrale diatomee (*Stephanodiscus*). Dit was niet goed vast te stellen. In beide monsters van maart leken de kiezelwandjes van diatomeeën gedeeltelijk opgelost. In juli en augustus werden flagellaten gevonden met *Stephanodiscus hantzschii* (twee waarnemingen van één cel per flagellaat) en *Microcystis aeruginosa* (foto 6). Foto 7 toont een flagellaat op het moment van opname van een viercellige *Microcystis*-kolonie. Op VZ 7 werden in juli 1993 eveneens flagellaten met *Microcystis* gevonden. In het monster van december 1992 werd een flagellaat gevonden met één grote kolonie van een groenwier, mogelijk *Coelastrum* (foto 8).

Discussie

Dichtheid, samenstelling en aantalsverloop

De in het Volkerakmeer gevonden dichtheid van ciliaten komt overeen met waarnemingen in andere pelagische systemen van een overeenkomstig trofieniveau. De jaargemiddelde dichtheid van deze organismen in meren neemt in het algemeen toe met de trofiegraad, uitgedrukt in het jaargemiddelde chlorofyl-*a*-gehalte. In eutrofe meren (jaargemiddeld Chl-*a*-gehalte 10-56 $\mu\text{g/l}$) ligt deze dichtheid tussen de 0,5 en 200 per ml (Beaver & Crisman 1982 en 1989, Porter et al. 1985, tabel 4 in Carlough & Meyer 1989). Het jaargemiddeld Chl-*a*-gehalte in het Volkerakmeer bedroeg in 1992 14,8 $\mu\text{g/l}$ op het punt VZ 2, waarmee dit meer aan de onderkant van de eutrofe range zou zitten, met een te verwachten jaargemiddelde ciliatendichtheid van ca. 10-70 per ml; in het Volkerak werden gemiddeld 13,5 per ml gevonden.

De ciliatenfauna in meren wordt qua dichtheid gedomineerd door kleine holotriche (Prostomatida en Scuticociliatida) en oligotriche (*Strobilidium*, *Halteria*) ciliaten uit de grootteklasse < 35 μm (Beaver & Crisman 1989, Müller 1989). Ook in het Volkerakmeer waren deze het meest talrijk. De jaargemiddelde dichtheid van deze groepen in het Meer van Konstanz (Chl-*a*-gehalte 4,8 $\mu\text{g/l}$) bedroeg in 1987 respectievelijk 2,3 en 1,6 per ml. Maximale dichtheden van de holotriche (120 per ml) werden tijdens de voorjaarsbloei bereikt en van oligotriche (40 per ml) vlak na (Müller 1989). Dergelijke dichtheden werden in het Volkerak niet gevonden. De maxima in het Meer van Konstanz hadden echter een kortstondige duur van slechts enkele dagen en kunnen in het Volkerak zijn gemist.

Gepubliceerde dichtheden van flagellaten in pelagische systemen liggen een factor 100 tot 1000 hoger dan van ciliaten (Porter et al. 1985, Fenchel 1986, Carlough & Meyer 1989), maar dit komt vooral door de talrijkheid van de kleine (< 10 μm) bacterivore bodoniden en choanoflagellaten en het feit dat sommige auteurs ook fototrofe flagellaten in deze groep opnemen, vanwege hun deels bacterivore levenswijze (Sanders & Porter 1988). De biomassa van grotere, heterotrofe flagellaten (≥ 15

μm) in meren kan op jaarbasis omstreeks even groot zijn als die van ciliaten (Arndt & Mathes 1991, Arndt *et al.* 1993). De bijdrage van protozoöplankton aan de totale zoöplanktonbiomassa (inclusief watervlooien, copepoden e.d.) is geschat op omstreeks 20% in meso-eutrofe meren tot 50 à 60% in hypertrofe meren (Mathes & Arndt 1994).

Omtrent de verspreiding van rhizopoden in oppervlaktewater zijn weinig kwantitatieve gegevens bekend. Evenals de hiervoor genoemde grotere heterotrofe flagellaten zijn deze organismen pas recent onderkend als een belangrijk onderdeel van de microbiële gemeenschap van open water (Arndt *et al.* 1993). In de noordelijke Atlantische Oceaan zijn van naakte amoeben dichtheden gevonden van 0.03-7.2 per ml, oplopend tot 1.2-147 per ml juist onder het wateroppervlak (Davis *et al.* 1978). Amoeben zijn "transiently abundant" in pelagische systemen (Porter *et al.* 1985) of "only occasionally of significance" (Mathes & Arndt 1994). In het Volkerak wordt dit geïllustreerd door de plotselinge hoge dichtheden van twee amoebe-soorten in juli en september. Dergelijke pieken, waarbij het aandeel van amoeben in de protozoënbioomassa opliep tot 50%, zijn ook in de Müggelsee waargenomen, maar niet elk jaar (Arndt *et al.* 1993). De kortstondige duur van deze pieken maakt het noodzakelijk om met een hoge frequentie te bemonsteren.

Begrazing van fytoplankton

Begrazing van bacteriën door ciliaten en flagellaten heeft in de afgelopen tien jaar zeer veel aandacht gehad (o.a. Sherr & Sherr 1987, Sanders *et al.* 1989, Patterson & Larsen 1991). Pratt en Cairns (1985) onderscheiden zes functionele groepen van protozoa. In uiteenlopende aquatische systemen omvat de groep bacterivoren de meeste soorten (gemiddeld 23-155) en is het aantal algivore soorten beperkt (gemiddeld 1-10). Hun indeling is gebaseerd op de overheersende levenswijze of voedselkeuze. Deze informatie ontleenden zij op de eerste plaats aan enkele oudere werken zoals Pascher (1914-1917), Kahl (1930-1935) en Sandon (1932). *Cryptomonas* is dus gerangschikt onder de fotosynthetische soorten (mixotrofe flagellaten zijn hier onder de protozoa gerangschikt), hoewel er waarnemingen zijn van de begrazing van chlamydomonaden door *Cryptomonas* in hypertrofe en dystrofe milieus (Pratt & Cairns 1985). Meerdere taxa staan gerangschikt onder de bacteriovoren, terwijl inmiddels bekend is dat zij in cultuur kunnen groeien op een dieet van algen.

Oligotriche ciliaten uit de genera *Halteria*, *Pelagohalteria*, *Meseres* en *Strobilidium* kunnen groeien op een dieet van diatomeeën, kleine cryptophyceën, groenwieren en dinoflagellaten of bezitten voedselvacuolen waar kleine algen (4-7 μm) in te onderscheiden zijn (Skogstad *et al.* 1987, Foissner *et al.* 1988, Petz & Foissner 1992). Hetzelfde geldt voor een aantal pelagische prostomate ciliaten, die voor hun lichaamsgrootte relatief grote voedseldeeltjes kunnen opnemen (Skogstad *et al.* 1987, Müller 1989). Voor zover op dit moment bekend, worden kleine chroococcale cyanobacteriën niet door ciliaten gegeten.

Bij enkele flagellaten is wel opname van cyanobacteriën geconstateerd; bijvoorbeeld bij *Ochromonas* sp. (opname van *Anacystis*; Daley *et al.* 1973) en bij *Poteroochromonas malhamensis* (opname van *Microcystis*, Sanders & Porter 1988). Bij de *Microcystis*-etende flagellaten uit het Volkerakmeer kon maar één flagel onderscheiden worden, zodat het hier om een andere soort lijkt te gaan. Uit eigen onderzoek in het Paterswoldse Meer (Groningen/Drente) is gebleken dat ook kleine filamenten van het blauwwier *Planktothrix agardhii* ten prooi kunnen vallen aan een nog niet geïdentificeerde amoeboïde flagellaat. Suttle *et al.* (1986) beschrijven de opname van *Oscillatoria* sp. door een overeenkomstige flagellaat.

Onder de amoeben zijn meerdere soorten gevonden die prederen op blauwwieren. Als prooi zijn de volgende blauwwieren vastgesteld: *Anabaena flos-aquae*, *A. inaequalis*, *Anacystis nidulans* en *Gloeocapsa alpicola* (Ho & Alexander 1974, Wright *et al.* 1981).

Belang van begrazing door protozoöplankton

Pas recent zijn waarnemingen gepubliceerd die er op wijzen dat kleine ciliaten, flagellaten $\geq 15 \mu\text{m}$ en af en toe ook amoeben in natuurlijke systemen belangrijke consumenten kunnen zijn van kleine fytoplanktonorganismen (Müller 1991, Arndt *et al.* 1993, Mathes & Arndt 1994, Salbrechter & Arndt 1994). Het artikel van Arndt en medewerkers (1993), waarin de langjarige dynamiek van herbivore meta- en protozoöplankton in de Müggelsee wordt beschreven, is bijzonder lezenswaardig. Eén van hun waarnemingen is dat in dit meer de voorjaarsgroei van fytoplankton in de meeste jaren al stagneert voordat een begrazing door metazoöplankton (cladoceren) van betekenis kan zijn. Fosfaatbeperking is één van de mogelijke oorzaken, begrazing door flagellaten en ciliaten een andere. Een voorjaarspiek van deze organismen treedt op tijdens of vlak na de voorjaarspiek van algen. De geschatte graasdruk ($0.4\text{--}1 \text{ mg C/l/d}$) kan in deze periode wedijveren met die van metazoöplankton in de voorzomer, hoewel er sprake lijkt te zijn van een belangrijke variatie tussen opvolgende jaren. De graasdruk van protozoöplankton werd berekend onder aanname van een graassnelheid gelijk aan 200% van de hoeveelheid lichaamsskoolstof per dag. Dit is waarschijnlijk een lage schatting, omdat de auteurs uit experimenten met flagellaten en ciliaten P/B-verhoudingen berekenden tussen 1 en 2.

De op *Skeletonema subsalsum* en *Microcystis* grazende amoeben werden gevonden in een periode met piekdichtheden van deze algen. Tijdens de *Skeletonema*-piek medio juli werden lange ketens gevonden van gemiddeld 14 cellen, waarvan 6% op het moment van bemonstering werd leeggezogen door amoeben. Begin augustus was de dichtheid van deze soort gedecimeerd en werden bovendien overwegend kleinere ketens gevonden van slechts 2 à 4 cellen. Een *Skeletonema*-cel met een biovolume van gemiddeld $161 \mu\text{m}^3$ bevat 13.3 pg C (berekend volgens Edler 1979). Het biovolume van de schaalamoebe bedroeg $1437 \mu\text{m}^3$, wat een hoeveelheid van 158.1 pg C zou impliceren, bij een conversiefactor van $0.11 \text{ pg C}/\mu\text{m}^3$ plasmavolume (Edler 1979). Onder aanname van een graassnelheid van 316.2 pg C per individu per dag (Arndt *et al.* 1993) en een populatiedichtheid van 90 schaalamoeben per ml, zouden per dag 2140 *Skeletonema*-cellen per ml opgegeten worden. De populatiedichtheid van *Skeletonema* bedroeg medio juli 17950 cellen per ml en was begin augustus afgenomen tot 1500. Een verschil van 16450 cellen per ml, wat neerkomt op een netto populatieafname van iets meer dan 1000 cellen per dag. Het is dus goed mogelijk dat deze schaalamoebe een belangrijke rol heeft gespeeld bij het verdwijnen van deze bloei.

Dichtheden van *Microcystis* namen vanaf september snel af op VZ 2, terwijl eind augustus-september amoeben en flagellaten gevonden werden die op deze alg graasden. De vraag is of deze afname het resultaat is van fysiologische veranderingen van de alg, in reactie op veranderingen in watertemperatuur of licht, of van begrazing door proto- en metazoöplankton. In de herfst werden veel oude kolonies gevonden, bestaande uit mucus met verspreid nog wat *Microcystis*-cellen en verder veel bacteriën. Dit wijst op begrazing binnen kolonies door kleine herbivoren. Mogelijk spelen protozoa een rol bij het "opruimen" van grote kolonies die voor cladoceren oneetbaar zijn. Dit zou leiden tot een kleinere hoeveelheid overwinterende *Microcystis*, wat de grootte van de aanvangs populatie aan het begin van het volgende groeiseizoen eveneens zou verminderen.

Een andere algesoort die geldt als minder goed eetbaar voor watervlooien is het kiezelwier *Asterionella formosa*. Alleen bepaalde copepoden, met name uit het geslacht *Cyclops* kunnen de kolonies van deze soort goed begrazen (Knisely & Geller 1986). Tijdens de voorjaarsbloei van *Asterionella formosa* in het Paterswoldse Meer op de grens van Groningen en Drente, maart-april 1994, werd *Asterionella* duidelijk gepredeerd door een amoeböide flagellaat. In de meeste gevallen werd een (deel)kolonie van drie cellen in één keer opgenomen. Incidenteel werd ook het kiezelwier *Fragilaria ulna* var. *acus* als prooi waargenomen. Deze flagellaat vertoonde een sterke gelijkenis met het organisme afgebeeld door Suttle *et al.* 1986. Ook deze flagellaat predeerde op *Fragilaria*.

Conclusies

Microzoöplankton (ciliaten, amoeben en flagellaten kleiner dan ca. 50 μm) zijn betrokken bij de begrazing van fytoplankton in het Volkerakmeer.

Als mechanismen van begrazing is fagocytose waargenomen bij ciliaten, flagellaten en amoeben en het aanprikken en leegzuigen van cellen bij een schaalamoebe.

Het verloop van dichtheid van het totaal aan ciliaten, flagellaten $\geq 15 \mu\text{m}$ en amoeben vertoonde een positief verband met het chlorofylla-gehalte. De hoogste dichtheden van protozoën werden gevonden tijdens chlorofyllpieken waarbij relatief veel diatomeeën betrokken waren.

Begrazing bleek niet soortspecifiek, maar in een enkel geval leek wel een voorkeur voor een bepaald type alg te bestaan, te weten de predatie door schaalamoeben van ketenvormende, relatief zwak verkiezelde diatomeeën als *Skeletonema subsalsum* en *Stephanodiscus hantzschii*. Deze schaalamoebe werd alleen in de monsters gevonden tijdens de piek in de dichtheid van *Skeletonema*.

Een berekening van de graasdruk van schaalamoeben op *Skeletonema*, op basis van de dichtheid van deze amoebe en een veronderstelde graassnelheid per individu, laat zien dat het verdwijnen van deze *Skeletonema*-piek voor een groot deel door deze amoebe zou kunnen zijn bewerkstelligd.

Literatuur

- Admiraal W, Breebaart L, Tubbing GMJ, Van Zanten B, De Ruijter van Steveninck ED & Bijkerk R (1994) Seasonal variation in composition and production of planktonic communities in the lower River Rhine. *Freshwater Biology* **32** : 519-531.
- Arndt H & Mathes (1991) Large heterotrophic flagellates form a significant part of protozooplankton biomass in lakes and rivers. *Ophelia* **33** : 225-234.
- Arndt H, Krockner M, Nixdorf B & Köhler A (1993) Long-term annual and seasonal changes of meta- and protozooplankton in Lake Müggelsee (Berlin): Effects of eutrophication, grazing activities, and the impact of predation. *Int Revue Ges Hydrobiol* **78** : 379-402.
- Beaver JR & Crisman TL (1982) The trophic response of ciliated protozoans in freshwater lakes. *Limnol Oceanogr* **27** : 246-253.
- Beaver JR & Crisman TL (1989) The role of ciliated protozoa in pelagic freshwater ecosystems. *Microb Ecol* **17** : 111-136.
- Carlough LA & Meyer JL (1989) Protozoans in two southeastern blackwater rivers and their importance to trophic transfer. *Limnol Oceanogr* **34** : 163-177.
- Daley RJ, Morris GP & Brown SR (1973) Phagotrophic ingestion of a blue-green alga by *Ochromonas*. *J Protozool* **20** : 58-61.
- Davis PG, Caron DA & Sieburth JM (1978) Oceanic amoebae from the North Atlantic: culture, distribution and taxonomy. *Trans Amer Microsc Soc* **97** : 73-88.
- Edler L (ed) (1979) Recommendations for marine biological studies in the Baltic Sea. Phytoplankton and chlorophyll. BMB WG 9 Publ.
- Fenchel T (1986) The ecology of heterotrophic microflagellates. *Adv Microbial Ecol* **9** : 57-97.
- Foissner W, Skogstad A & Pratt JR (1988) Morphology and infraciliature of *Trochiliopsis australis* n. sp. *Pelagohalteria viridis* (Fromentel, 1876) n. g., n. comb., and *Strobilidium lacustris* n. sp. (Protozoa, Ciliophora). *J Protozool* **35** : 489-497.
- Ho TSS & Alexander M (1974) The feeding of amebae on algae in culture. *J Phycol* **10** : 95-100.
- Knisely K & Geller W (1986) Selective feeding of four zooplankton species on natural lake phytoplankton. *Oecologia* **69** : 86-94.
- Mathes J & Arndt H (1994) Biomass and composition of protozooplankton in relation to lake trophic in north German lakes. In : Arndt H (ed) *Protozooplankton ecology - Methods and seasonal successions*. *Mar Microb Food Webs* **8** : 357-375.
- Müller H (1987) Enumeration and identification of pelagic freshwater ciliates : A comparison of methods. *EOS* **68** : 1783.
- Müller H (1989) The relative importance of different ciliate taxa in the pelagic food web of Lake Constance. *Microb Ecol* **18** : 261-273.
- Müller H (1991) *Pseudobalanion planctonicum* (Ciliophora, Prostomatida): ecological significance of an algivorous nanociliate in a deep mesoeutrophic lake. *J Plankton Res* **13** : 247-262.
- Patterson DJ & Larsen J (1991) (ed) *Biology of free-living heterotrophic flagellates*. *Syst Assoc Spec Vol* **45**. Clarendon Press, Oxford.
- Petz W & Foissner W (1992) Morphology and morphogenesis of *Strobilidium caudatum* (Fromentel), *Meseres corlissi* n. sp., *Halteria grandinella* (Müller), and *Strombidium rehwaldi* n. sp., and a proposed phylogenetic system for oligotrich ciliates (Protozoa, Ciliophora). *J Protozool* **39** : 159-176.
- Porter KG, Sherr EB, Sherr BF, Pace M & Sanders RW (1985) Protozoa in planktonic food webs. *J Protozool* **32** : 409-415.
- Pratt JR & Cairns Jr JC (1985) Functional groups in the protozoa: roles in differing ecosystems. *J Protozool* **32** : 415-423.

- Salbrechter M & Arndt H (1994) The annual cycle of protozooplankton in the alpine, mesotrophic Lake Mondsee (Austria). In : Arndt H (ed) Protozooplankton ecology - Methods and seasonal successions. *Mar Microb Food Webs* **8** : 217-234.
- Sanders RW & Porter KG (1988) Phagotrophic phytoflagellates. *Adv Microb Ecol* **10** : 167-192.
- Sanders RW, Porter KG, Bennett SJ & DeBiase AE (1989) Seasonal patterns of bacterivory by flagellates, ciliates, rotifers, and cladocerans in a freshwater planktonic community. *Limnol Oceanogr* **34** : 673-687.
- Sherr EB & Sherr BF (1987) High rates of consumption of bacteria by pelagic ciliates. *Nature* **325** : 710-711.
- Skogstad A, Granskog L & Klaveness D (1987) Growth of freshwater ciliates offered planktonic algae as food. *J Plankton Res* **9** : 503-512.
- Suttle CA, Chan AM, Taylor WD & Harrison PJ (1986) Grazing of planktonic diatoms by microflagellates. *J Plankton Res* **8** : 393-398.
- Wright SJL, Redhead K & Maudsley H (1981) *Acanthamoeba castellanii*, a predator of cyanobacteria. *J Gen Microbiol* **125** : 293-300.

Foto 1. Een oligotriche ciliaat, *Strobilidium* sp., met zichtbare prooialgen, *Stephanodiscus* (>) en *Oocystis* (<).

vergroting : 630 ×
fixatie : lugol
locatie : Volkerakmeer VZ 2
datum : 13 april 1992
fotonr : 4316



Foto 2. Een holotriche ciliaat met twee cellen van de diatomee *Actinocyclus normanii*.

vergroting : 630 ×
fixatie : lugol
locatie : Volkerakmeer VZ 2
datum : 23 juni 1992
fotonr : 4314

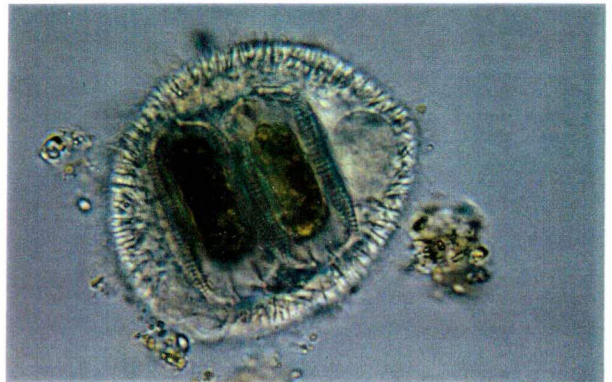


Foto 3. Een amoebe, cf. *Vahlkampfia*, met cellen van het blauwwier *Microcystis* in het endoplasma.

vergroting : 630 ×
fixatie : lugol
locatie : Volkerakmeer VZ 2
datum : 7 september 1992
fotonr : 4301



Foto 4. Een amoebe met pseudopodiën op een kolonie van *Microcystis*; in de amoebe een aantal *Microcystis*-cellen (<).

vergroting : 630 ×
fixatie : lugol
locatie : Volkerakmeer VZ 2
datum : 13 april 1992
fotonr : 4305

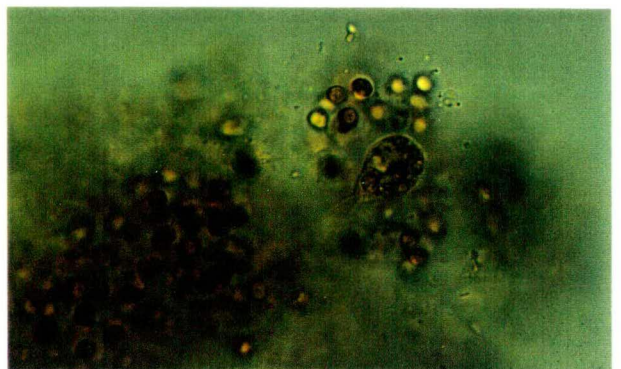


Foto 5. Een schaalmoebe, cf. *Diffugia* sp., bezig met het leegzuigen van een cel van het kiezelwier *Skeletonema subsalsum*; van de chloroplasten van de cel is al weinig meer te herkennen.

vergroting : 630 ×
fixatie : lugol
locatie : Volkerakmeer VZ 2
datum : 13 juli 1992
fotonr : 4309



Foto 6. Een flagellaat met een groepje *Microcystis*-cellen (>) als prooi; het kleinere flagellaatje rechts is *Rhodomonas minuta*.

vergroting : 630 ×
fixatie : lugol
locatie : Volkerakmeer VZ 2
datum : 24 augustus 1992
volgnr : 4319

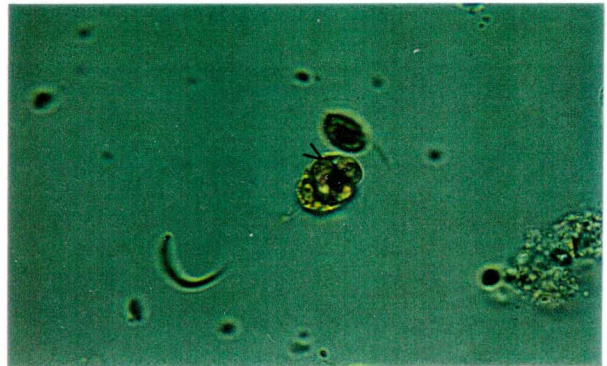


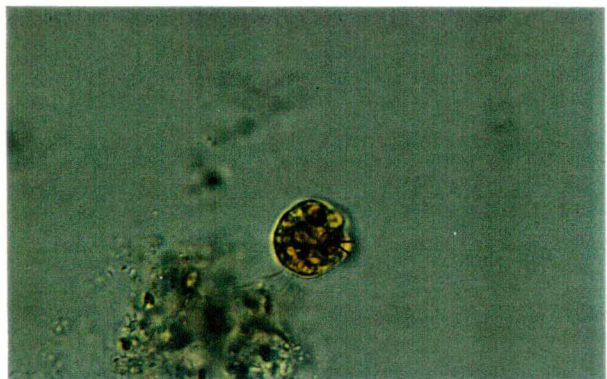
Foto 7. Een overeenkomstige flagellaat als op foto 6 tijdens fagocytose van een groepje *Microcystis*-cellen; het groepje is gedeeltelijk omgeven door een soort plasma-uitstulping van de flagellaat (<).

vergroting : 630 ×
fixatie : lugol
locatie : Volkerakmeer VZ 2
datum : 24 augustus 1992
volgnr : 4320



Foto 8. Een flagellaat met een kolonie van een groenwier, mogelijk *Coelastrum*, zie de pyrenoïden (>).

vergroting : 630 ×
fixatie : lugol
locatie : Volkerakmeer VZ 2
datum : 15 december 1992
volgnr : 4303





koeman en bijkerk bv

hydro-ecologisch onderzoek en advies

postbus 14, 9750 AA Haren

telefoon (050) 63 22 65

telefax (050) 63 52 05

Ir. C.P.M. Breukers,
Rijkswaterstaat RIZA
Postbus 17
8200 AA Lelystad

datum 12 september 1995

kenmerk 95/187

onderwerp Eindrapportage
protozoöplankton

Geachte mevrouw Breukers,

Hierbij stuur ik u twee exemplaren van de eindrapportage van een oriënterend onderzoek naar het voorkomen en het voedsel van algenetend protozoöplankton in het Volkerak. Het onderzoek werd verricht in opdracht van het RIZA in oktober 1993. Projectleider was Dr. J.A. van der Velden.

Protozoöplankton is een groep van kleine organismen (als bovengrens is 60 μm aangehouden) die zich voeden met bacteriën, detritus en/of algen. Het onderzoek richtte zich op de algenetende protozoën, die bij de routinematige tellingen van zoöplankton $> 55 \mu\text{m}$ buiten beschouwing worden gelaten.

Van deze algivore protozoën werden in het Volkerak (VZ 2, 1992) de hoogste dichtheden gevonden tijdens bloeien van kiezelwieren: De voorjaarsbloei in maart en de voorzomerbloei in juli. Protozoën grazen selectiever dan watervlooien en dragen bij aan de omzetting van bloeien van dominerende algesoorten. In het Volkerak was dit te zien aan de begrazing van het kiezelwier *Skeletonema* door een schaalamoeba.

Deze protozoën zijn mede verantwoordelijk voor het optreden van soortverschuivingen binnen het fytoplankton in de loop van een jaar. De invloed op het fytoplankton als geheel is nog niet goed gekwantificeerd. De biomassa van protozoöplankton bedraagt 20 tot 60% van de totale zoöplankton-biomassa in meso-eutrofe tot hypertrofe meren, waaruit kan worden afgeleid dat de productie in dezelfde orde van grootte zou kunnen liggen als die van groter zoöplankton.

Met vriendelijke groeten,


Ronald Bijkerk

