

DE ROL VAN BACTERIEN  
IN HET MARIENE MICROBIELE VOEDSELWEB

met nadruk op  
remineralisatie en nutriëntenopname

Martin Stam

Doctoraalscriptie  
Fac. der Biologie, UvA

Met dank aan:

BEGELEIDERS:  
Dhr. B. Kuipers  
Dhr. J. Vosjan  
NIOZ, Texel

EXAMINATOR:  
Dhr. R. Bak  
Vakgroep SEP, UvA

Groningen,  
maart 1995

## SAMENVATTING.

In deze doctoraalscriptie wordt een overzicht gegeven van recente bevindingen met betrekking tot het mariene voedselsysteem in de pelagische zone. De nieuwe ontwikkelingen betreffen voornamelijk het microbiele voedselweb waarin bacterien een cruciale rol spelen.

Het beeld dat bacterien (en slechts bacterien) verantwoordelijk zijn voor remineralisatie van nutriënten is achterhaald. Het is gebleken dat fagotrofe organismen verantwoordelijk zijn voor het grootste deel van de nutriënten uitstoot. Deze organismen grazen o.a. op de heterotrofe bacterien. Naast deze verschuiving is gebleken dat bacterien grote hoeveelheden nutriënten kunnen opnemen. Of dit een directe concurrentie voor het fytoplankton betekent en wat de gevolgen zijn voor de rest van het voedselsysteem is nog niet duidelijk. Verschillende theorien worden in dit stuk behandeld.

In zeer veel van de onderzoeken blijkt het gebrek aan kennis over samenstelling en ontstaan van het organisch substraat een belangrijke tekortkoming te zijn. De onduidelijke rol van aggregaatvorming in het trofische geheel is in dit verband ook van belang. Onderzoek naar de op microschaal aanwezige processen rond deze deeltjes en de erop of in levende organismen lijkt noodzakelijk.

Virussen en ultramicrobacterien spelen een significante rol in het voedselweb. De eerste informatie hieromtrent maakt duidelijk dat de koolstof- en energiestromen kwantitatief nog meer aan de micro'kant' van het systeem liggen dan tot nu toe werd gedacht.

Ten behoeve van het modelleren kan men organismen op verschillende wijzen en om verschillende redenen in groepen samen nemen. De bespreking van de verkregen resultaten wordt er soms onduidelijk door. Ter verduidelijking en ter inventarisatie is er een beschouwing van de verschillende ecologische groepen opgenomen.

## INHOUDSOPGAVE.

Samenvatting

Inhoudsopgave

1.	Inleiding	1
2.	Het belang en de structuur van het microbiele voedselweb	3
3.	Ecologische en systematische classificatie	6
4.	Het huidige beeld van de bacteriele voedselrelaties	12
5.	Het modelleren van voedselssystemen	20
	Referenties	21

## 1. INLEIDING.

In het begin van deze eeuw is er een belangrijke basis gelegd voor het onderzoek naar voedselrelaties in het pelagische mariene milieu. De belangrijkste reden voor het onderzoek was destijds de visserij. De vraag die leidde tot het vormen van de eerste modellen was: Op welke manier wordt primaire productie omgezet in voor de mens consumeerbare vis? In deze modellen speelde koolstof de belangrijkste rol en staat de fotsynthese als organisch materiaal producerend proces centraal. De uitkomst was een lineair model waarin een aantal stappen van voedselomzetting volgens de welbekende voedselpyramide onderscheiden werd. Dit zal verder 'het klassieke model' worden genoemd:

Primaire producenten (het fytoplankton) vormen, met behulp van licht, organisch materiaal uit CO<sub>2</sub>. Dit fytoplankton wordt begraasd door herbivoor zooplankton, ook wel secundaire producenten genoemd. Op deze manier wordt plantaardig materiaal omgezet in dierlijk materiaal. Dit dierlijk materiaal kan omgezet worden in verschillende stadia carnivoren. Men kan hier dan spreken van tertiaire productie. Hiertoe behoort ook de consumeerbare vis.

In deze beschrijving is er van een cyclus, die volgens de ecologie noodzakelijk wordt geacht, nog geen sprake. Om het systeem sluitend te maken dient organisch materiaal weer omgezet te worden in CO<sub>2</sub>. Dit gebeurt door middel van respiratie. Het vindt in (bijna) alle levende organismen in alle stadia van het systeem plaats. Het doel is het vrijmaken van energie voor de opbouw en reproductie van het organisme. Een tweede manier om het systeem te sluiten betreft niet de koolstof maar juist de overige elementen (bv. N, P, S en Si). In het fytoplankton zijn voor de groei, naast CO<sub>2</sub>, ook mineralen als ammonium en fosfaat, noodzakelijk. Het klassieke beeld is dat het fytoplankton deze anorganische nutriënten omzet in organisch materiaal en dat dit na een langere of kortere weg in het systeem te hebben afgelegd, door bacteriën 'geremineraliseerd' wordt. Oftewel, weer omgezet wordt in voor het fytoplankton bruikbare mineralen. Bacteriën en fytoplankton zijn dan als het ware 'source and sink' in dit model (Caron 1994). Dit model kan als volgt worden geïllustreerd (fig. 1): Nutriënten worden door planten en vervolgens door dieren omgezet in organisch materiaal, dat uiteindelijk door bacteriën geremineraliseerd wordt.

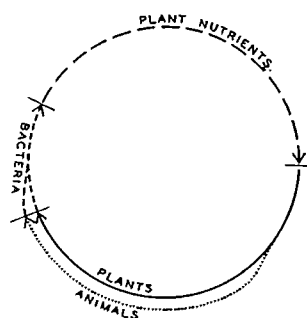


Fig 1

Een schematische voorstelling van de nutriëntencyclus in zee. (Sverdrup 1942)

Bacterien nemen in dit 'klassieke' model natuurlijk ook een deel van de respiratie voor hun rekening. Het op deze manieren gesloten systeem is geïllustreerd in figuur 2.

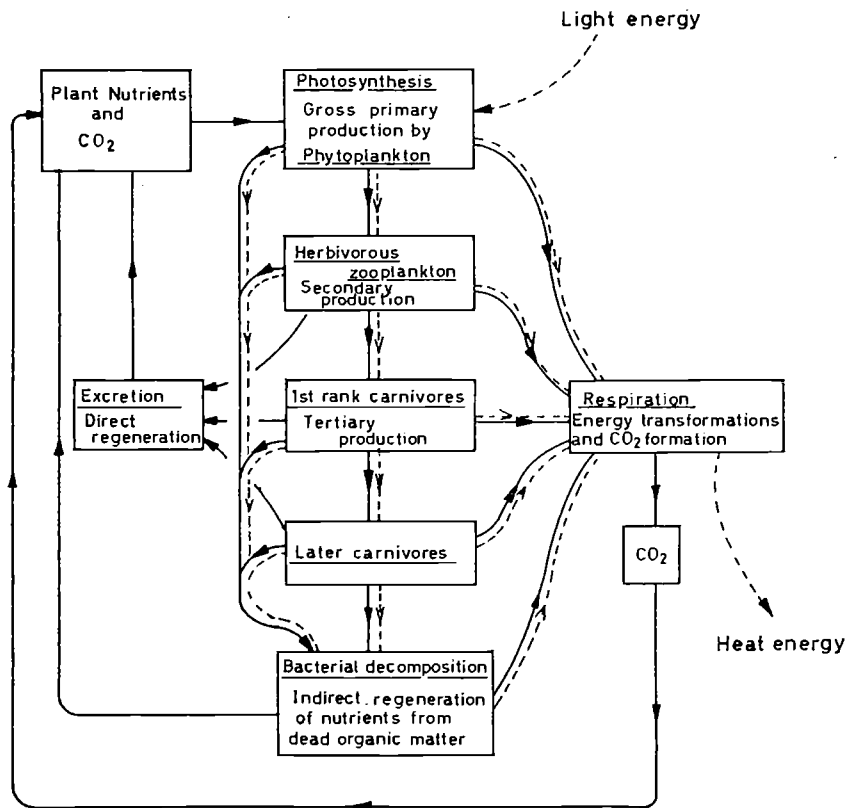


Fig 2

Illustratie van het klassieke model van de koolstofcyclus. (Tait 1968)

In het huidige beeld van de voedselrelaties in het pelagische milieu is dit klassieke beeld nog steeds terug te vinden hoewel er enkele ingrijpende wijzigingen hebben plaats gevonden. De rol van de microbiele wereld is tegenwoordig minstens zo belangrijk als de klassieke keten. De microbiele voedselrelaties zijn gemodelleerd als 'microbial loop' en slokken de laatste jaren de meeste aandacht op. Het microbiele voedselweb is gekoppeld aan het klassieke model.

'De opbrengst van nuttige informatie vanuit de ecologie ten behoeve van het visserijonderzoek is niet groot geweest', schrijft Pomeroy in 1974. De reden hiervoor lag in de, destijds nog, geringe kennis van de processen op microbieel nivo. Modellen van het 'microbiele voedselweb' hebben dan ook hun oorsprong in het onderzoek naar een mogelijke bijdrage van bacterien in de toevoer van energie naar hogere nivo's, oftewel: naar visproductie (Ducklow 1994).

In tegenstelling tot deze achtergrond blijkt de opgedane kennis momenteel van belang voor het begrijpen van processen als het warmer worden van de aarde, vervuiling van kustwateren of waterkwaliteit in meren en reservoirs (Berman & Stone 1994).

## 2. HET BELANG EN DE STRUCTUUR VAN HET MICROBIELE VOEDSELWEB.

In bijna alle artikelen die men tegenwoordig leest over het modelleren van het mariene ecosysteem wordt het artikel van Pomeroy (1974) geciteerd. In dit artikel geeft hij aan waarin het tot dan toe gebruikte model te beperkt is om de werkelijkheid goed te beschrijven.

Hij veronderstelt dat de keten van fytoplankton (diatomeen) via zooplankton (copepoden e.d.) naar vissen en walvissen 'in feite slechts een klein deel van de stroom van energie kan vertegenwoordigen'. Ten eerste stelt hij vast dat zeer klein plankton (<60  $\mu$ ) een grotere rol speelt in de fotosynthese dan het tot dan toe makkelijker en dus meest bestudeerde 'net-plankton' (>60  $\mu$ ). Tevens stelt hij vast dat deze microorganismen de belangrijkste energieconsumenten in de zee zijn. Een van de redenen hiervan is volgens Pomeroy de onderschatting van de hoeveelheid organisch materiaal dat door microorganismen omgezet wordt.

Samengevat betekent dit dat microorganismen zeer belangrijk zijn als primaire producenten maar ook als 'primaire consumenten'. De conclusie van Pomeroy is dat dit gevolgen moet hebben voor het overige deel van het voedselweb.

Twee redenen om aan te geven waarom microorganismen zo'n belangrijke plaats in het voedselsysteem in nemen: Ten eerste blijkt dat de biomassa van de microorganismen (< 60  $\mu$ ) ongeveer gelijk is aan die van het 'net-plankton'. Terwijl tegelijkertijd de energie en materiestromen in kleinere microorganismen groter zijn door hun hogere metabolische activiteit per massa eenheid.

Het artikel van Pomeroy is het startschot geweest voor veel onderzoek dat uiteindelijk geleid heeft tot een uitbreiding van het klassieke model. Een van de belangrijkste bijdragen aan de theorie vorming met betrekking tot het 'microbiele voedselweb' is beschreven in Azam e.a. (1983). Hierin tonen zij het belang van dit gedeelte van het voedselweb aan en komt men tevens tot een omschrijving van belangrijke voedselrelaties.

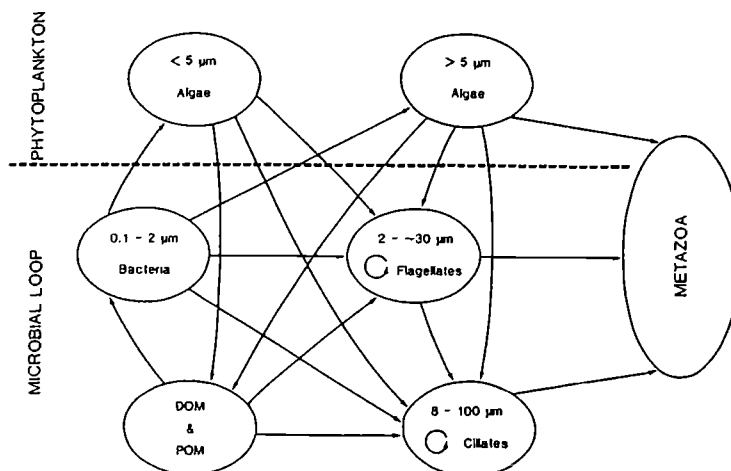


Fig 3

Trofische interacties in het microbiele voedselweb.  
(Sherr & Sherr 1988)

Voor het maken van een model van het microbiele voedselweb worden de organismen vaak onderverdeeld in phytoplankton, bacterien, heterotrofe (nano)flagellaten en ciliaten. Mogelijke voedselrelaties tussen deze groepen zijn weergegeven in figuur 3.

Een andere versie van dit model is zichtbaar in figuur 4. Hierin is duidelijk zichtbaar wat men tegenwoordig de 'microbial loop' noemt: Uit alle stadia van de klassiek voedselketen, maar voor het overgrote deel uit het fytoplankton, komt DOC vrij (of wordt vrij gemaakt). Dit wordt geconsumeerd door heterotrofe bacterien. Deze worden begraasd door heterotrofe flagellaten en ciliaten (protozoa) die op hun beurt begraasd worden door mezoplankton.

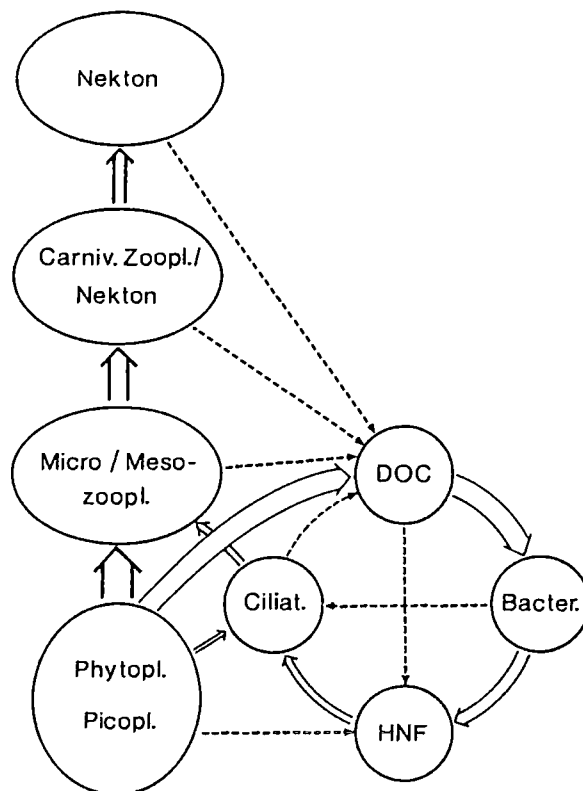


Fig 4

Schema waarin de klassieke voedselketen, de microbiele loop en hun verbanden zijn weergegeven. Het autotrofe pico(nano)plankton wordt tot het microbiele voedselweb gerekend. HNF = Heterotrofe nanoflagellaten. (Lenz 1992)

Het moge duidelijk zijn dat volgens het model van de 'microbial loop' bacterien nog steeds een belangrijke rol in de demineralisatie vervullen. Het welvaren van deze organismen is echter in de huidige modellen niet meer alleen afhankelijk van het beschikbare organisch materiaal, maar onder andere ook van begrazing door heterotrofe flagellaten.

Ter indicatie van het kwantitatieve belang van de microbial loop dient het artikel van Williams (1981) aan gehaald te

worden. Hij toont aan dat 'zeker de helft van de primaire productie de microheterotrofen in het plankton passeert voordat het gemineraliseerd wordt' en dat 'de secundaire productie op het microbiele nivo vergelijkbaar of groter kan zijn dan de die van het herbivore zooplankton'. Dat de grootste materiaal- en energieflexen op het microbiele nivo plaatsvinden is gezien de ontdekkingsgeschiedenis misschien een vreemde gedachte. Evolutionair gezien is het echter niet vreemd. Het microbiele voedselweb kan beschouwd worden als de oorspronkelijke en normale levensvorm in de pelagische zone en het klassieke voedselweb meer als een buitengewone eigenschap die afhankelijk is van primaire productie (Lenz 1992).

Uit het voorgaande blijkt dat de plaats van heterotrofe bacterien in modellen van het voedselsysteem in de loop der tijd veranderingen heeft ondergaan. Het belang van deze groep organismen is daarbij toegenomen. De belangrijkste rol was daarentegen door de jaren heen in essentie hetzelfde gebleven: remineralisatie van organische elementen. Dat is dan ook de reden dat de de wereld van mariene biologen de laatste jaren met enige verwondering kennis heeft genomen van het feit dat bacterien ook in staat zijn tot aanzienlijke opnamen van mineralen.

Voordat dit stuk zich verder focust op deze en andere veranderingen in de ecologische functie van heterotrofe bacterien, wil ik eerst ingaan op de verschillende indelingen van microorganismen in functionele groepen.



### 3. ECOLOGISCHE EN SYSTEMATISCHE CLASSIFICATIE.

In de ecologie deelt men organismen in in functionele groepen. Dit is noodzakelijk om een ecosysteem te beschrijven. De omschrijving van deze groepen is soms echter vaag. In de systematiek zijn groepen organismen eenduidig omschreven, maar om praktische redenen wordt lang niet altijd deze systematische indeling gebruikt.

Om te beginnen zijn in de microbiologie organismen niet praktisch per individu te onderscheiden. Dit levert tijdens experimenten problemen op met het indelen van de onderhavige organismen. De scheidingsmethoden die gebruikt worden selecteren meestal op een bepaalde eigenschappen van een groep organismen. Zo kan men microorganismen op grootte scheiden. Vervolgens zou men dan bijvoorbeeld kunnen bepalen of men met fototrofe of heterotrofe organismen te maken heeft. Men komt dan op grond van ecologische variabelen tot een onderverdeling van soorten. Deze indeling hoeft niet overeen hoeft te komen met de systematische indeling van de betreffende soorten.

Soms ook worden organismen op systematische gronden in ecologische klassen ingedeeld, terwijl onduidelijk is of ze in de ecologie ook daadwerkelijk verschillende rollen vervullen (bv. flagellaten vs. ciliaten). Voor de beschrijving van het ecosysteem is het dan beter om deze organismen samen in een groep te nemen.

Gezien het gevaar dat men het belang van een bepaalde (deel)groep in een ecosysteem over het hoofd ziet, kan het interessant zijn om vanuit de systematiek naar de mogelijke diversiteit van organismen te kijken in plaats van dat men opportunistisch orde proberen te scheppen in de ecologische brij van organismen. In de volgende inventarisatie van de microorganismen zal tevens geprobeerd worden de enigszins verwarrende indelingen, die in de literatuur door elkaar gebruikt worden, te verduidelijken.

#### Hoofdklassen

Ten eerste dient er dan duidelijkheid te bestaan over de indeling in hoofdklassen. Deze is gebaseerd op evolutionaire verwantschap. Tegenwoordig stelt men zich die als volgt voor: De indeling vindt plaats op grond van pro- of eukaryoot zijn en het voorkomen als macro- of microorganismen. Prokaryoten worden onderverdeeld in 'Bacteria' en 'Archaea' en vormen samen met de eukaryote 'Eukaria' de drie hoofdgroepen (fig. 5).

	Prokaryoot	Eukaryoot
Macroorganismen	Niet bekend	Eukarya: Dieren Planten
Microorganismen	Archaea Bacteria	Eukarya: Algae Fungi Protozoa

Fig 5

Indeling van organismen in hoofdgroepen. (Naar: Brock 1994)

Archaea omvat de vroegere archaebacterien, Bacteria omvat de overige prokaryoten. Eukarya omvat alle eukaryoten, op te verdelen in macroorganismen (planten en dieren) en microorganismen (protozoa, algaen en fungi) (Brock e.a. 1994). De protozoa, algaen en fungi noemt men meestal 'protisten'. In Schlegel (1990) en Poindexter (1971) bedoelt men met deze term echter alle microorganismen (inclusief bacterien en archaea), maar deze indeling is inmiddels achterhaald.

## Bacteria

De groep Bacteria is zeer divers. Men kan ze op verschillende gronden onderverdelen. De indeling in tabel 1 is gebaseerd op vorm. De meeste groepen in deze systematisch classificatie hebben echter geen ecologische betekenis. De termen aeroob en anaeroob kan men in bijna elke groep aantreffen en geven dus geen idee van de groepen dus op grond daarvan geen plaats in het ecosysteem. Andersom mag men aannemen dat het voorkomen in de waterkolom voornamelijk aerobe organismen betreft en in het sediment voornamelijk anaerobe. Dit wordt geïllustreerd door de gegevens over het voorkomen van bacterien (tabel 2) over te nemen in tabel 1.

De systematische groep 'cyanobacteria' komt als zodanig in het ecosysteem voor. Deze bestaat als enige uit aerobe fototrofe bacterien. Het zijn de enige niet-heterotrofe bacterien die in de fotische zone voorkomen.

De archaebacterien behoren nu dus niet meer tot de bacterien. De ecologische positie van de groep is, mede door zijn diversiteit, moeilijk te omschrijven. Het voorkomen van de Archaea betreft voornamelijk anoxische omgevingen terwijl hun plaats in enkele elementencycli essentieel is.

Wat betreft het kwantificeren van materie- en energiestromen in het pelagische ecosysteem is de betekenis van het begrip 'bacterie' door het afsplitsen van de Archaea niet veel veranderd. Het aandeel van de Archaea in deze fluxen is verwaarloosbaar.

De veel gebruikte term 'heterotrofe bacterien' onderscheidt in de praktijk de cyanobacterien van de rest van de Bacteria, aangezien de anaerobe fototrofe bacterien in de oxische fotische zone naar mijn weten niet voorkomen. De scheiding van pro- en eukaryote microorganismen zoals Wheeler & Kirchman (1986) die uitvoerde, scheidt feitelijk heterotrofe en cyanobacterien van de overige microorganismen.

## Algen

Binnen de protisten (Eukaria microorganismen) onderscheiden de algen zich, systematisch gezien, van de protozoa en fungi vooral op grond van het bezit van fotosynthese-pigmenten (Stanier e.a. 1986). Het mag duidelijk zijn dat dit ook ecologisch gezien een belangrijke eigenschap is.

Het begrip 'algen' wordt gemakkelijk als synoniem voor 'fytoplankton' gebruikt. Zolang het fytoplankton voor het grootste deel uit algen bestaat zal dat geen probleem

Tabel 1 Indeling van de bacteriën naar vorm (Schlegel 1990).  
 De onderstreepte soorten en groepen staan vermeld in tabel 2.  
 Getrokken lijn = vindplaats in pelagisch milieu, gestippelde  
 lijn = vindplaats in bentisch milieu.

1. **Cocci (spherical bacteria)**  
 A. Gram-positive cocci  
 Group 14. Gram-positive cocci  
**AEROBES**  
Mitrococcus, Staphylococcus, Streptococcus, Leuconastoc, Pediococcus  
**ANAEROBES**  
Peptococcus, Peptostreptococcus, Ruminococcus, Surcina  
 B. Gram-negative cocci  
 Group 10. Gram-negative cocci and coccobacilli  
**AEROBES**  
Nisseria, Moraxella, Achromobacter,  
Paracoccus, Lampyropedia  
**ANAEROBES**  
Vibrionella, Acidaminococcus, Megaspheera  
 2. **Rods (straight, cylindrical bacteria)**  
 A. Gram-positive bacteria  
 Group 16. Gram-positive, non-spore-forming rods  
**AEROBES**  
Lactobacillus, Listeria, Erysipelothrix,  
Corynebacterium  
 Group 17. Coryneform bacteria and actinomycetes  
**AEROBES**  
Corynebacterium, Arthrobacter, Brevibacterium, Citralomonas,  
Propionibacterium, Epibacterium  
**ANAEROBES**  
Bifidobacterium, Mycobacterium, Novcardia  
Actinomyces, Frankia, Actinoplanes, Dermatophilus, Micromonospora,  
Microbispora, Streptomyces, Streptosporangium  
 Group 15. Endospore-forming rods and cocci  
**AEROBES**  
Bacillus, Sporolactobacillus, Sporosarcina, Thermaetionomyces  
**ANAEROBES**  
Clostridium, Desulfotomaculum, Oxetillipira  
 B. Gram-negative bacteria  
 Group 7. Gram-negative aerobic rods and cocci  
**AEROBES**  
Pseudomonas, Xanthomonas, Zoogloea, Glucanobacter, Aerobacter  
Acrobacter, Azomonas, Beijerinckia, Dersia  
Rhizobium, Agrobacterium, Alcaligenes  
Brevetia, Legionella, Thiomargarita  
 Group 12. Gram-negative, aerobic, chemolithotrophic bacteria  
**AEROBES**  
Nitrobacter, Nitrosospira, Nitrosococcus, Nitrosospirillum, Nitrosomonas,  
Nitrosotalea  
Thiobacillus, Sulfobacillus, Thiobacterium, Thiovalium  
 Group 3. Streptobd bacteria  
**AEROBES**  
Sphaerotilus, Leptothrix, Streptothrix, Crenothrix  
 Group 8. Gram-negative, facultatively anaerobic rods  
**FACULTATIVE ANEROBES**  
Escherichia, Klebsiella, Enterobacter, Salmonella, Shigella, Proteus, Serratia,  
Erwinia  
Yersinia  
Vibrio, Aeromonas, Photobacterium  
 Group 9. Gram-negative anaerobic bacteria  
**STRICT ANAEROBES**  
Bacteroides, Fusobacterium, Leptotrichia  
 Group 13. Methanogens and other archaeobacteria  
**STRICT ANAEROBES**  
Methanobacterium, Methanothermobacter, Methanosarcina, Methanohalobium,  
Methanococcus  
**AEROBES**  
Halobacterium, Halococcus  
**ANAEROBES**  
Sulfobacillus, Thermoplasma  
Thermoproteus, Pyrodicticum, Desulfurococcus  
 3. **Curved rods and flexible cells**  
 Group 6. Gram-negative spirillar and curved bacteria  
**AEROBES**  
Spirillum, Aquaspirillum, Azospirillum, Oceanospirillum, Campylobacter  
Bdellovibrio, Mitocyclus, Pelosigma  
**ANAEROBES**  
Desulfotribrio, Succinivibrio, Butyrvibrio, Selenomonas

Group 5. Spirochaetes

**AEROBES AND ANAEROBES**

Spirochaeta, Cristispira, Tropomona, Barrella, Leptospira

4. Large special groups

Group 2. Gliding bacteria (always gram-negative)

Mycococcus, Archangium, Cyanothrix, Melanoglypha, Sigmatella,  
Polysphincta, Nannocystis, Chlamydomonas, Trachyglia, Sporocyclophaga,  
Flexibacter, Herpetosiphon, Suprapira  
Beggiatoa, Thiospira, Thioplaca, Achromatium, Lauvobryon, Vireosilla  
Simonsiella, Alysella

Group 4. Bacteria with appendices, prosthecae bacteria, and budding bacteria

Hyphomicrobium, Hyphomonas  
Caulobacter, Asterocaulis, Planctomyces  
Archaeomicrobium, Prosthecomicrobium, Metallogenium, Blastobacter, Scitberia,  
Gallionella, Nevskia

Group 18. Obligately parasitic bacteria: rickettsiae and chlamydiae

Rickettsia, Coxiella, Chlamydia

Group 19. Mycoplasma group (Mollicutes)

Mycoplasma, Achluoplasmia, Spiroplasmia

Group 1. Anaerobic, anoxygenic phototrophic bacteria

Rhodospirillum, Rhodospirillum rubrum, Rhodospirillum rubrum  
Chromatium, Thiospirillum, Thiospirillum, Thiopedia,  
Anaerobacter, Extrichlorospira, Lamprocystis, Thiodictyon  
Chlorobium, Prostheochloris, Pelodictyon, Chlorokerpetum  
Chloroflexus

Group 20. Aerobic, oxygenic phototrophic bacteria: Cyanobacteria

Synechococcus, Gloeocapsa, Gloeotheca, Gloeobacter  
Pleurocapsa, Dermocarpa, Myxocarpina  
Oscillatoria, Spirulina, Lyngbya, Phormidium, Plectonema  
Anabaena, Nostoc, Calothrix, Fischerella

Tabel 2 Kwantitatieve data voor specifieke groepen van prokaryoten in het mariene milieu (Austin 1988).

Tabel 3 Populaties van eukaryote microorganismen in het mariene milieu (Austin 1988).

Tabel 2

Taxonomic grouping	No. of cells	Source	Reference
Actinomycetes	1.48-23/cm <sup>3</sup>	Sediment, North Sea	Weyland (1969)
Actinomycetes	23/cm <sup>3</sup>	Sediment, Atlantic Ocean	Weyland (1969)
Actinomycetes	300-1270/cm <sup>3</sup>	Sediment of shallow sea, Japan	Okami and Okazaki (1978)
<i>Bdellovibrio</i> spp.	~200/l	Coastal water, Hawaii	Taylor <i>et al.</i> (1974)
<i>Beggiatoa</i> spp.	> 2 × 10 <sup>5</sup> /ml	Sediment	Lackey and Clendinning (1965)
Cocci, Gram-positive	60/100ml	Coastal water, Atlantic Ocean	Gunn <i>et al.</i> (1982)
Cocci, Gram-positive	20/100ml	Water of open ocean, Atlantic Ocean	Gunn <i>et al.</i> (1982)
Cyanobacteria	5 × 10 <sup>5</sup> -1.5 × 10 <sup>6</sup> /ml	Water, Pacific Ocean	Li <i>et al.</i> (1983)
Cyanobacteria	10 <sup>4</sup> -10 <sup>7</sup> /ml	Coastal water, Atlantic Ocean	Murphy and Haugen (1985)
Cyanobacteria	10 <sup>3</sup> -10 <sup>7</sup> /ml	Oceanic water, Atlantic Ocean	Murphy and Haugen (1985)
Cyanobacteria, small coccoid	10 <sup>4</sup> -10 <sup>6</sup> /ml	Water, Banda Sea (Indonesia)	Zevenboom (1986)
<i>Cytophaga</i> spp.	1-100/ml	Inshore water, Japan	Kadota (1959)
<i>Cytophaga</i> spp.	10 <sup>4</sup> -10 <sup>7</sup> /g	Inshore mud, Japan	Kadota (1959)
Halobacteria	7 × 10 <sup>6</sup> /ml	Surface water, Dead Sea	Kaplan and Friedmann (1970)
Halobacteria	7 × 10 <sup>5</sup> /ml	Water-100 m depth, Dead Sea	Kaplan and Friedmann (1970)
Halobacteria	2 × 10 <sup>4</sup> /ml	Water-200 m depth, Dead Sea	Kaplan and Friedmann (1970)
Luminous bacteria	1 × 10 <sup>3</sup> -6 × 10 <sup>3</sup> /l	Coastal water, California	Ruby and Nealson (1978)
Luminous bacteria	1 × 10 <sup>1</sup> -6.3 × 10 <sup>2</sup> /l	Water-160-320 m depth, Sargasso Sea	Orndorff and Colwell (1980)
Methanogens	17-9300/g dry wt	Coastal sediment-upper 5 cm, USA	Hines and Buck (1982)
Methanogens	78-39 000/g dry wt	Coastal sediment-13-18 cm depth, USA	Hines and Buck (1982)
Nitrifying bacteria	10 <sup>4</sup> -10 <sup>5</sup> /g	Sediment, Japan	Sugahara <i>et al.</i> (1974)
Nitrifying bacteria (oxidises ammonia)	0-36/100ml	Water, Japan	Ezura <i>et al.</i> (1974)
(Ammonia producers)	330-1100/ml	Water-0-10 m depth, Japan	Ezura <i>et al.</i> (1974)
(Ammonia producers)	330-540/ml	Water-20 m depth, Japan	Ezura <i>et al.</i> (1974)
Nitrogen-fixing bacteria	1-10g	Offshore sediment, Japan	Sugahara <i>et al.</i> (1974)
Phototrophs containing bacteriochlorophyll <i>a</i>	~10 <sup>3</sup> /g	Beach sand, Japan	Maeda and Taga (1973)
Phototrophs containing bacteriochlorophyll <i>a</i>	4.8 × 10 <sup>2</sup> -1.4 × 10 <sup>5</sup> /ml	Seawater, Japan	Maeda and Taga (1973)
<i>Spirochaeta</i> spp.	10 <sup>4</sup> -10 <sup>6</sup> /g wet wt	Salt marsh	Weber and Greenberg (1981)
Sulphate reducers	130-36 000/g dry wt	Coastal sediment-2-5 cm depth, USA	Hines and Buck (1982)
Sulphate reducers	0-860/g dry wt	Coastal sediment-13-18 cm depth, USA	Hines and Buck (1982)
Sulphate reducers	0/g dry wt	Coastal sediment->23 cm depth, USA	Hines and Buck (1982)
<i>Synechococcus</i> spp.	3 × 10 <sup>5</sup> /ml	Water (euphotic zone)	Waterbury and Stanier (1981)
<i>Synechococcus</i> spp.	2 × 10 <sup>5</sup> /ml	Water over coral reef	Moriarty <i>et al.</i> (1985)
<i>Thiobacillus</i> spp.	0-100/ml	Water, open sea	Tilton <i>et al.</i> (1967)
<i>Thiobacillus</i> spp.	10-100/ml	Water, open sea	Tuttle and Jannasch (1972)
Halophilic vibrios	90-6700/ml	Coastal water, Hong Kong	Chan <i>et al.</i> (1986)

Tabel 3

Type of micro-organism	No. of cells	Source	Reference
Amoebae	1.2-1.35 × 10 <sup>3</sup> /l 0-0.31/ml 0-22/ml	Neuston, North Atlantic Water, Sargasso Sea Marine snow, Sargasso Sea	Sieburth <i>et al.</i> (1976) Caron <i>et al.</i> (1982) Caron <i>et al.</i> (1982)
Ciliates	0/ml 0-23/ml	Water, Sargasso Sea Marine snow, Sargasso Sea	Caron <i>et al.</i> (1982) Caron <i>et al.</i> (1982)
Dinoflagellates	1.4-162/ml 10 <sup>3</sup> /l 10 <sup>4</sup> -10 <sup>6</sup> /l 10 <sup>7</sup> /l	Water, Limfjorden (Denmark) Water, North Pacific Water, Norwegian fjord Dinoflagellate bloom	Andersen and Sørensen (1986) Allen (1941) Hasle (1950) Seliger <i>et al.</i> (1970)
Flagellates	0.02-0.61/l 3-2400/l	Water, Sargasso Sea Marine snow, Sargasso Sea	Caron <i>et al.</i> (1982) Caron <i>et al.</i> (1982)
Phytoflagellates (haptophytes)	10 <sup>3</sup> /l 10 <sup>5</sup> /l	Water, temperate region Water, tropical region	Honjo and Okada (1974) Honjo and Okada (1974)
Silicoflagellates	10 <sup>3</sup> /l	Water, warm region	Travers and Travers (1968)
Euglena	2 × 10 <sup>2</sup> -2 × 10 <sup>4</sup> /l	Water, Norway	Thronsdon (1969)
Yeasts	10 <sup>6</sup> -10 <sup>8</sup> /l 10-8400/l 1-200/l	Neuston Water, Finland Water, Southern Ocean	Crow <i>et al.</i> (1975) Väättänen (1980) Fell (1974)

opleveren. Indien men namelijk het begrip 'fytoplankton' letterlijk als het 'plantaardig deel van het totale plankton' ziet sluit men met het begrip 'algen' slechts de wieren uit. In de oceanen is het aandeel wieren echter relatief klein, dit in tegenstelling tot de kustwateren (Pomeroy 1974). Ziet men het fytoplankton als het fotosynthetiserende deel van het plankton, dan bevat het algen, wieren en cyanobacterien.

## Protozoa

De sytematiek onderscheidt binnen de protozoa vier hoofdgroepen: Flagellaten (Mastigophora), ciliaten (Ciliophora), amoeben (Sarcodina) en Sporozoa (Brock e.a. 1994). De sporozoa komen voornamelijk als dierlijke parasiet voor en zijn niet van direct belang in het microbiele voedselweb.

De indeling van de overige drie groepen is gebaseerd op grond van de wijze van voortbeweging, hetgeen in de namen te herkennen is. De voortplantingswijze levert echter geen directe relatie op met de voedselrelaties van deze organismen. Bovendien dient men te beseffen dat de 'flagellaten' slechts een onderverdeling binnen de protozoa vertegenwoordigd. De meeste algen zijn namelijk ook flagellaten. De 'dinoflagellaten' maken deze indeling nog vager. Op basis van celstructuur kan men ze bij de protozoa indelen (Nisbet 1984, Stanier e.a. 1986). Ruwweg 40-60% van deze groep is echter fototroof (Taylor 1987), waardoor het indelen bij de algen van op z'n minst dit deel van de dinoflagellaten voor de hand ligt, hetgeen ook gebeurt (Brock e.a. 1994).

De indeling van de protozoa op basis van voortbewegingsmechanismen is met betrekking tot het dus voedselsysteem niet echt interessant. Ook de verschillende voedingswijzen (fagocytose, pinocytose, 'saprozoic feeding') geven de flagellaten, ciliaten en amoeben geen afzonderlijke plaats in het ecosysteem, aangezien ze niet karakteristiek voor een der groepen zijn (Hall 1965, Nisbet 1984).

De reden waarom flagellaten en ciliaten als verschillende ecologische groepen worden beschouwd (bv. Sherr & Sherr 1988, Lenz 1992) en waarom amoeben daarin niet genoemd worden, zou door experimenteel onderzoek verklaard moeten zijn. Anders zie ik geen reden om de groep 'protozoa' niet gewoon als ecologische eenheid te beschouwen.

Voor een indicatie van de aanwezigheid van protozoa in het mariene milieu, zie tabel 3.

## Fungi en virussen

De enige nog niet genoemde groep onder de protisten is de fungi. Over het aandeel van fungi in het mariene voedselweb is niet veel bekend. Waarschijnlijk wordt hun effect zeer klein geacht. Uit tabel 3 blijkt echter dat gistcellen in grote concentraties voor kunnen komen. Misschien dat hun activiteit voor die van bacterien wordt aangezien. Meer (literatuur) onderzoek naar het belang en de plaats van deze groep organismen in het ecosysteem lijkt op zijn plaats te zijn. De virussen zijn ecologisch gezien duidelijk in te delen al

hangt hun effect op de energiestromen natuurlijk voornamelijk af van welke 'gastheer' geïnfecteerd wordt. De aanwezigheid van virussen in marine ecosystemen varieert van  $<10^4$  tot  $>10^8$  per milliliter (Bratbak e.a. 1994). Het onderzoek naar de rol van virussen is momenteel groeiende.

#### 4. HET HUIDIGE BEELD VAN DE BACTERIELE VOEDSELRELATIES.

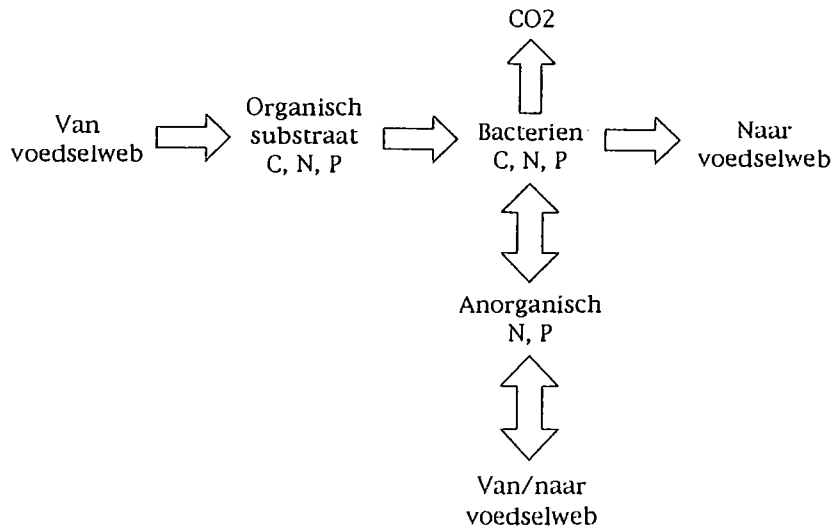
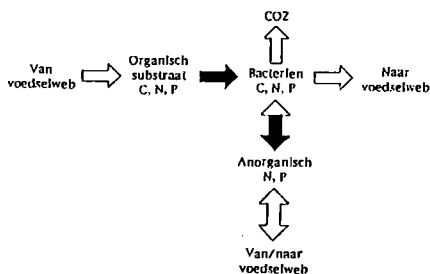


Fig 6

Schematische weergave van de trofische relaties tussen bacterien en de rest van het systeem. (Naar: Thingstad 1992)

Het model dat is weergegeven in fig 6 levert in de wirwar van trofische relaties een goede leidraad op voor het beschrijven van de verschillende aspecten die bacterien betreffen. In dit model zijn worden schematisch zes relaties aangegeven: Het ontstaan van organisch substraat, opname van organisch substraat door bacterien, respiratie, het direct trofische effect van bacterien voor de rest van het systeem (grazing), de opname en productie van anorganische nutriënten door bacterien en door de rest van het voedselweb (in feite voornamelijk fytoplankton). Van deze zes relaties zal alleen de respiratie niet worden behandeld.

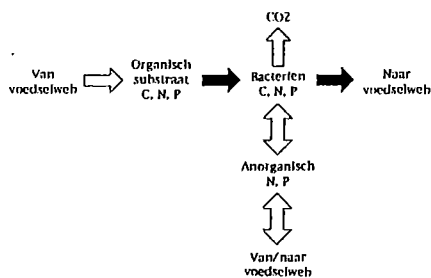


'Mineralisatie betekent in ecologisch perspectief dat minerale nutriënten voor een nieuwe ronde van primaire productie beschikbaar worden gemaakt' (Schut 1994). Het idee dat slechts heterotrofe bacterien hiervoor verantwoordelijk zijn is inmiddels veranderd. Het huidige beeld is dat 'heterotrofe unicellulaire organismen' voor mineralisatie verantwoordelijk zijn (Caron 1994). Deze groep organismen bevat de heterotrofe bacterien en fagotrofe

protisten.

Gude (1985) beschrijft proeven waarin bij aanwezigheid van bacteriën alleen, slechts een kleine mineralisatie (0-20%) van nutriënten plaatsvindt. Terwijl na toevoeging van op bacteriën (en algen) grazende zoöflagellaten de mineralisatie sterk vermeerderde (60-80%). De feitelijke mineralisatie zoals hierboven gedefinieerd, vindt dus via de flagellaten (protisten) plaats. Soortgelijke effecten zijn intussen vaker beschreven (o.a. Goldman & Caron 1985). Gude stelde bovendien dat 'de observaties suggereerden dat een netto regeneratie van nutriënten werd veroorzaakt door phagotrofe organismen terwijl nutriënten door bacteriën eerder vastgehouden dan vrijgelaten werden'.

Eigenlijk werd de hier beschreven opvatting, die de laatste jaren pas algemeen geaccepteerd wordt, in 1965 al zeer helder door Johannes beschreven: 'Regeneratie van opgelost organisch fosfaat van detritus geschiedt sneller en completer in aanwezigheid van bacteriën en ciliaten of kleurloze flagellaten dan in aanwezigheid van bacteriën alleen. Bacteriën zorgen voor een grotere consumptie van organisch materiaal terwijl ze door begrazing van protozoa in een verlengde staat van 'fysiologische jeugd' worden gehouden' (Johannes 1965).

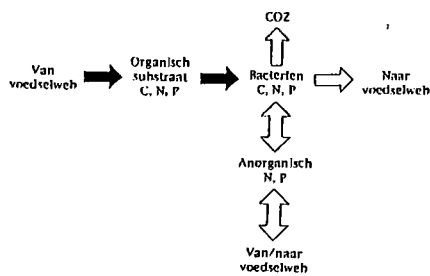


Het directe voedende effect van bacteriën voor de rest van het voedselweb betreft dus voornamelijk begrazing door fagotrofe protisten. De vraag die hierbij gesteld kan worden is of deze begrazing verantwoordelijk is voor de hoeveelheid bacterië in het systeem of dat nutriëntenlimitatie wat dat betreft de dienst uitmaakt. Pace & Cole (1994) vinden sterke correlaties tussen productiviteit en biomassa van bacteriën, hetgeen volgens hen duidt op regulatie door voedsel. Vergelijking van aanwezigheid van heterotrofe flagellaten en bacteriën duidt er echter op dat in sommige gevallen in eutrofe omgeving top-down regulatie (grazing) plaats kan vinden.

Ducklow (1992) veronderstelt dat oceanische ecosystemen zich, wat regulatie van bacteriële biomassa betreft, gedurende het jaar ontwikkelen. Van relatief sterke bottom-up (voedsel) regulatie in het voorjaar naar sterkere top-down regulatie in de zomer/herfst. Hij concludeert echter net als Pace & Cole dat in de meeste situaties bacteriën middels voedsel gelimiteerd zijn.

Hieraan kan nog toegevoegd worden dat fagotrofe protisten naast een rol in de regulatie van bacteriën ook een belangrijke rol spelen in de regulatie van fytoplankton. Het is zelfs aannemelijk dat 'herbivorie door protisten een grotere koolstofstroom vertegenwoordigt dan bacterivorie' (Sherr & Sherr 1994).



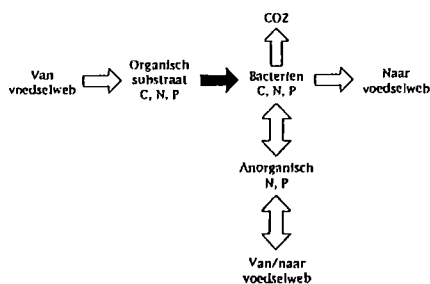


Het duidelijkste antwoord op de vraag wat al deze heterotrofe organismen als voedsel gebruiken, is op dit moment: 'Alles'. Wangersky (1977) filosofeert hierover (citaat uit Schut 1994): 'Als er organische componenten in de oceaan waren (...) die niet konden worden afgebroken door mariene bacteriën, dan zouden we intussen tot onze heupen in de stroop staan'.

Wat er aan organische componenten op welk moment in het ecosysteem aanwezig is is vaag. De meeste termen om deze componenten te beschrijven zijn zeer algemeen: POC (particulate organic carbon), DOC (dissolved organic carbon), DFAA (dissolved free amino acids) DCAA (dissolved combined amino acids; polypeptiden en proteïnen) en (niet organisch) DIN (dissolved inorganic nitrogen). Het enige, mij bekende, artikel dat enige helderheid verschaft op dit gebied, beschrijft slechts het karakter van DOM in een gebied in de Stille Oceaan (Benner e.a. 1992). Een algemeen onderzoek naar de aard en hoeveelheden van organisch materiaal in het pelagisch systeem is mij niet bekend.

Thingstad (1992) stelt dat er een gebrek aan experimentele kennis is over de manieren waarop bacterievoedend organisch materiaal geproduceerd wordt. Volgens hem is dit het belangrijkste obstakel voor vooruitgang op het gebied van modelleren van het microbiele ecosysteem.

Recentelijk zijn hierover geen baanbrekende artikelen verschenen. Tussen de regels door worden af en toe wat factoren vermeld. Algemene redenen als lysis van cellen en verspilling bij begrazing ('sloppy feeding') kunnen genoemd worden. Op het gebied van cellulose is recent een significante rol van virussen aangetoond. Dagelijks lyseert 10-20% van de bacteriele gemeenschap door toedoen van virussen. Ook op fytoplankton is een significant effect aangetoond (Suttle 1994, Hobbie 1994).



Een belangrijk gegeven in de relaties tussen organische nutriënten en bacteriën is de vorming van aggregaten. Dit zijn 'klonteringen' van organisch materiaal tot deeltjes waarin microorganismen een leefmilieu vinden. Er kunnen ook combinaties ontstaan tussen bijvoorbeeld algen en bacteriën. Azam e.a. (1993) publiceerden over de ecologische effecten van deze deeltjesvorming. De deeltjes zorgen voor een

ruimtelijke heterogeniteit in de verspreiding van organisch materiaal, geremineraliseerde nutriënten en de aanwezigheid van soorten microorganismen. Ze huisvesten circa drie maal zoveel bacteriën als het omringende water en bevatten hoge concentraties nutriënten. Bovendien kan het inwendige van de deeltjes anaeroob (Azam e.a. 1993) worden, hetgeen denitrificatie en sulfaatreductie mogelijk maakt. Dit laatste wordt niet voorspeld door modellen die van een random verspreiding van organisch materiaal en microorganismen uitgaan. Het is gebleken dat aan aggregaten 'bevestigde' en vrijlevende bacteriën geen identieke rRNA-typen delen, hetgeen duidt op weinig of geen interactie tussen de twee populaties (Turley 1994). Er is volgens Azam e.a. (1993) echter geen reden om in modellen de aggregaten strikt te scheiden van de opgeloste fase, aangezien DOM en POM een continuum van organisch materiaal veroorzaken.

Opvallend is dat voedselrijke mariene aggregaten vaak langzaam groeiende bacteriën bevatten. Bovendien blijkt dat de gemiddelde leeftijd van DOC in de orde van honderden tot duizende jaren ligt. Slechts 2-10% van de DOM wordt snel verbruikt terwijl de rest oud en onbruikbaar is. Dit laatste 'opgeslagen' DOM wordt later, en mogelijk op een andere plaats, gebruikt. Een belangrijke (onbeantwoorde) vraag is waarom er geen bacterie ontstaat is die deze langzaam omzettende DOM-pool snel verbruikt.

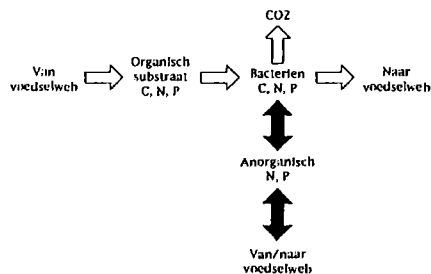
De grenzen tussen het bruikbare en onbruikbare deel van de DOM-pool zijn de laatste jaren vervaagd, zo melden Azam e.a. 1993, door aanwijzingen dat er actieve uitwisseling tussen de twee pools plaatsvindt. Zo blijkt bijvoorbeeld, dat peptides in zeewater binnen enkele uren of dagen moeilijk afbreekbaar worden, waarschijnlijk door condensatie met koolwaterstoffen. Als er een zelfde soort effect bestaat bij andere DOM-componenten dan zou opname van nieuw bruikbaar DOM door bacteriën een race tegen de tijd kunnen zijn. Daar tegenover bestaat de mogelijkheid dat onbruikbaar DOM in de loop der tijd weer bruikbaar wordt.

Bacteriën die zich rond fytoplankton verzamelen zouden het voordeel van hoge concentraties DOM hebben. Een vergelijkbaar effect zou kunnen bestaan in de bacterie-deeltje relatie. In deze microomgeving bestaat de mogelijkheid tot het creëren van hogere concentraties ectohydrolases, hetgeen snellere reacties zou kunnen veroorzaken dan wanneer deze in het omringende water zouden diffunderen. Deze extracellulaire enzymen spelen waarschijnlijk een hoofdrol in het omzetten van deeltjes en polymeren in direct opneembaar substraat (Turley 1994).

Het aspect dat het vrijkomen van fosfaat buiten de cel plaats vindt, in tegenstelling tot het intracellulaire proces van ammonificatie, zou grote consequenties kunnen hebben in situaties waarin er competitie is voor nutriënten (Thingstad 1992).

Voor het verduidelijken van de relaties tussen bacteriën en organisch materiaal is het van belang dat er onderzoek wordt gedaan naar de samenstelling, structuur en dynamiek van het organisch materiaal in de microomgeving van de bacterie. Nieuwe technieken geven hier tegenwoordig de mogelijkheid voor (Azam e.a. 1993, Hollibaugh 1994).

De tendens van verschuiving van de regulering van koolstoffenstromen van grote naar kleine organismen (klassieke --> microbiële cyclus) lijkt nog een vervolg te hebben. Enkele nieuwe voedselrelaties wijzen in die richting. De rol van virussen is al genoemd. De significante rol van virussen in de lysis van bacteriën en fytoplanktoncellen vermindert de productie van de laatsten, maar de vrijgekomen voedingsstoffen vergroten de koolstofstroom naar bacteriën en verder (Azam e.a. 1993). Berman en Stone (1994) spreken in dit verband van een miniloop: Bacteriën - fagen - DOM - bacteriën. Berman en Stone noemen nog een effect dat omzetting van koolstof zou kunnen vermeerderen. Namelijk het vermogen van heterotrofe flagellaten om te groeien op zware polysacchariden. Volgens Azam e.a. (1993) is er zelfs een competitie gaande tussen protozoa en bacteriën maar dan om klein POM, door bacteriën met behulp van ectohydrolases en door protozoa via inname. Als laatste moet de ontdekking van zeer kleine bacteriën worden genoemd. Er bestond onder onderzoekers overeenstemming over het feit dat bacteriën een 0,2 µm filter niet konden passeren. Er zijn in de <0,2 µm fractie echter zeer kleine cellen, ultramicrobacteriën, aan getroffen (Velimirov 1994). Onderzoek heeft uitgewezen dat de fractie die aan filtratie ontsnapt, 4-10% van het totale aantal bacteriën bevat. De bijdrage van deze organismen aan de secundaire productie is tot nog toe onduidelijk maar niet verwaarloosbaar.



Naast de verschuiving van de feitelijke mineralisatie van bacteriën naar fagotrofe protisten is er nog een 'nieuwe' ontwikkeling op dit gebied. Men kan er niet meer om heen dat bacteriën onder bepaalde omstandigheden grote hoeveelheden anorganische nutriënten opnemen. In de signalering van dit fenomeen was Johannes (1964) wederom zijn tijd ver vooruit en het is onduidelijk waarom het onderzoek op dit gebied de laatste jaren pas van de grond is gekomen.

Kirchman (1994) berekende, uit verzamelde data, dat van de totale opname van fosfaat en ammonium respectievelijk 60 en 30% (medianen) voor rekening van bacteriën zijn. De spreiding in de gevonden waarden is groot. Het is echter duidelijk dat in veel gevallen door bacteriën meer anorganisch fosfaat en ammonium opgenomen wordt dan door fytoplankton.

Het is tevens bekend dat heterotrofe bacteriën in staat zijn om nitraat en ureum te verbranden (o.a. Kirchman e.a. 1992). Een gering aantal studies heeft dit in bestaande aquatische systemen onderzocht. De data geven aan dat de opname van nitraat door heterotrofe bacteriën meestal laag is, hetgeen te verwachten valt gezien de hoge energetische kosten die nodig zijn voor het omzetten van nitraat in aminozuren.

Wat zijn nu de redenen waarom bacterien in het ene geval een mineraliserende rol vervullen en in het andere geval anorganische nutriënten opnemen? Ten eerste is dit afhankelijk van de stoichiometrische ratios van de elementen in de bacterien en het substraat dat ze gebruiken en de efficiëntie waarmee de bacterien het substraat gebruiken. Over de samenstelling (en groei) van bacterien is relatief veel bekend. De kennis van de chemische samenstelling van het substraat dat door de bacterien gebruikt wordt blijkt daarentegen te gering.

De concentraties van ammonium en fosfaat bepalen in grote mate hun lot. Bacterien blijken bij lage concentraties van deze nutriënten de concurrentie van het fytoplankton voor opname te winnen. Bij lage concentraties is het omgekeerde het geval. Het voordeel van bacterien bij lage concentraties wordt toegeschreven aan de hoge oppervlakte-inhoud ratio van de (kleine) bacterien. Fytoplankton heeft daarentegen hogere maximum opnamesnelheden en is dus in het voordeel bij hogere concentraties (Kirchman 1994).

Azam e.a. (1993) verwoordden het voorgaande als volgt: Bacterien zijn netto mineralisatoren in energie-rijke omgeving met lage C/N en C/P. Deze omgeving zou in hun optiek een microomgeving van een fytoplanktoncel of een partikel kunnen zijn. Bacterien in 'minimum medium', in dit geval bijvoorbeeld de bulk waterfase, zijn netto consumenten van nutriënten.

In dit beeld lijkt de waarneming dat 'ammonium kan vrijkomen terwijl het netto transport van ammonium de bacterien binnen gaat' (Caron 1994) niet zo vreemd. Het zou een indicatie kunnen zijn van het gebruik van verschillende fracties van het organisch materiaal door verschillende organismen. Als deze fracties verschillende C:N:P ratio's hebben, dan kan men verwachten dat sommige bacteriesoorten stikstof remineraliseren terwijl andere het opnemen (Caron 1994).

Hoewel de DOC en DON pools uit veel bestanddelen bestaan en op biochemisch nivo nog grotendeels onbekend zijn, veronderstelt Kirchman (1994) dat bacterien op dagelijkse schaal relatief weinig verschillende componenten gebruiken. DFAA en ammonium lijken een groot deel van de stikstof, die bacterien voor hun groei nodig hebben, voor hun rekening te nemen. Andere stikstofcomponenten lijken een minder belangrijke rol te spelen. De concentraties van dissolved combined amino acids (DCAA) zijn bijvoorbeeld veel hoger dan de DFAA concentraties, de directe bijdrage van DCAA aan de bacteriele productie is echter laag. Over welk type organische koolstof door bacterien gebruikt wordt is minder bekend, maar resultaten suggereren dat glucose een belangrijk bestanddeel is.

Kirchman (1994) lanceert een hypothese over hoe opname van DFAA, suikers en ammonium kunnen variëren over een transect van nutriënt-rijke estuaria naar oligotrofe open oceanen (fig. 7). Hij veronderstelt dat ammonium en suiker opname in de open oceaan relatief hoog zullen zijn en in nutriënt-rijke wateren laag. Terwijl het tegenovergestelde moet gelden voor DFAA opname. Kort gezegd gebeurt er het volgende: De hoeveelheid DFAA is vaak onvoldoende voor bacterien om op te groeien, vooral in (oligotroof) oceaanwater. Bacterien stappen dan over op ammonium (DIN), hetgeen een verhoogde DOC-opname vereist om de interne elementenratio's in de bacterie in balans te

houden.

Caron (1994) legt dit als volgt uit: Kirchman hypothetiseert dat de organische bestanddelen die door bacterien in zeer oligotrofe omstandigheden als substraat worden gebruikt, overwegend hoge C:N ratio's hebben. Dit is een gevolg van van nutriënten limitatie van het fytoplankton in oligotrofe omgeving, hetgeen leidt tot productie van organische componenten met hoge C:N ratio's. Het gebruik van stikstof-arme organische bestanddelen door bacterien zorgt ervoor dat deze organismen voor hun groei in grotere mate afhankelijk worden van anorganische stikstof. Daarentegen, van organisch materiaal dat door algen in eutrofische kustgebieden geproduceerd wordt, mag men verwachten dat de C:N ratio's relatief laag zijn. Dit organisch materiaal levert een groter percentage van de stikstof die de bacterien nodig hebben. Data met betrekking tot deze hypothese zijn summier, maar spreken haar niet tegen. Ter verwerving van data stelt Caron (1994) een vergelijkbaar scenario voor, waarbij een verticaal profiel in een gestratificeerde waterkolom wordt onderzocht. Licht-limitatie van het fytoplankton op grotere diepte kan hierbij eveneens voor productie van organisch materiaal met relatief hoge C:N en C:P zorgen.

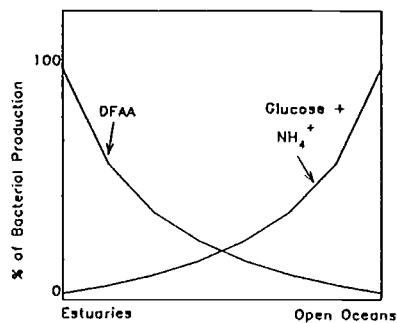


Fig 7

Een hypothese over de variatie in relatieve opname van DFAA ten opzichte van glucose en ammonium, weergegeven als een percentage van de totale bacteriele productie (Kirchman 1994).

De bacteriele productie berekend uit DIN opname door bacterien, is vaak hoger dan de werkelijke bacteriele productie. Een oplossing voor dit probleem kan zijn, dat bacterien DON uitstoten. Een andere mogelijkheid is dat 'excretie' van stikstof plaats vindt ten gevolge van lysis door virussen (Kirchman 1994).

Op een belangrijk punt verschillen de heren Kirchman en Caron van mening. Kirchman (1994) verwacht niet (in tegenstelling tot Caron (1994)) dat bacteriegroei in het algemeen gelimiteerd wordt door anorganische nutriënten. Zijn redenatie is als volgt: Begrazing op fytoplankton of mineralisatie van DOM recycled N en P, maar C gaat verloren via respiratie. Men mag dus verwachten dat de groeisnelheid van bacterien zeer sterk af hangt van de mate van CO<sub>2</sub>-fixatie door fytoplankton. Bacterien krijgen alle fosfaat en ammonium die ze nodig hebben indien deze nutriënten in lage concentraties voorkomen. Het is het fytoplankton dat tekort komt. Het gevolg is dat bacterien

niet meer anorganisch N of P gebruiken omdat ze gelimiteerd zijn door organische koolstof, hetgeen slechts door het fytoplankton wordt verstrekt.

Het verschil tussen de opvattingen van Caron en Kirchman hierover is, dat Caron (1994) ervan uitgaat dat nutriëntenlimitatie niet slechts resulteert in een vermindering van productie van organisch materiaal maar in productie van organisch materiaal met hoge C:N en C:P ratio's. Gebruik van dit materiaal door bacterien zou dan een intracellulair tekort aan stikstof en/of fosfor veroorzaken, waardoor de opname van anorganische nutriënten door bacterien gestimuleerd zal worden. Als de bacterien in staat zijn om het fytoplankton in een toestand van limitatie te houden, dan zal de productie van nutriënt-arme organische bestanddelen door het fytoplankton deze situatie in stand houden. Onder deze omstandigheden lijkt het plausibel dat concentraties labiele nutriënt-arme organische bestanddelen in het water kunnen toenemen en dat de groeisnelheden van bacterien door N en P gelimiteerd worden.

In het laatste geval is er sprake van competitie om nutriënten. Waargenomen spreiding in aanwezigheid van algen en bacterien worden volgen onderzoek van Currie (1990) echter niet voldoende verklaard binnen een model competitie. Een betere verklaring vindt men in een model waarin (in zoet water) 'P een directe invloed heeft op de aanwezigheid van zowel algen als bacterien en waarin algen en bacterien direct elkaars aanwezigheid beïnvloeden'. Currie stelde de hypothese dat in het geval er enigzins sprake is van een steady-state, de competitie voor P tussen algen en bacterien vervangen is door mutualisme.

De vraag of de groeisnelheid van bacterien gelimiteerd wordt door N of P kan beantwoord worden door vast te stellen of er significante hoeveelheden labiele nutriënt-arme organische bestanddelen bestaan in natuurlijk water, of door te bepalen of toevoegen van N of P de bacteriele groeisnelheden stimuleert. Helaas zijn beide onderwerpen om verschillende redenen moeilijk te onderzoeken. Technieken om deze problemen op te lossen moeten ontwikkeld worden, aangezien het wel of niet limiterend kunnen werken van N of P op de bacteriele groei in de natuur grote gevolgen kan hebben (Caron 1994). Of, hoe Kirchman (1994) dit onderwerp afsluit: 'Het is duidelijk dat heterotrofe bacterien veel inorganisch N en P gebruiken en we hebben alle redenen om te geloven dat het van invloed is op het fytoplankton en het systeem, maar we moeten nog laten zien hoe het gebeurt en het experimenteel bewijzen'.

## 5. HET MODELLEREN VAN VOEDSELSYSTEMEN.

Het modelleren van een voedselsysteem gaat verder dan het in woorden weergeven van de belangrijkste relaties, alhoewel dit voor het overzicht van de wetenschapper van belang is. De huidige modellen worden meestal vertaald in mathematische computermodellen. Met behulp van deze modellen kunnen er kwantitatieve voorspellingen worden gedaan. Het modelleren is uiteindelijk een wisselwerking tussen het verzamelen van data (voor het nauwkeurig berekenen van verondersteld effecten) en het verbeteren van de structuur van die modellen. Deze scriptie heeft zich voornamelijk gericht op die structuur en slechts in zeer beperkte mate op het kwantificeren ervan.

Mathematische modellen onderscheiden zich momenteel door de hoge mate waarin lichaams grootte van de verschillende organismen een rol speelt (Moloney & Field 1991). Elke groep wordt in een aantal grootte-klassen onderverdeeld. Dit lijkt goede resultaten op te leveren. Een van de redenen daarvoor is waarschijnlijk de mogelijkheid voor het modelleren van voedselrelaties tussen verschillende grootte-klassen van een ecologische groep (Christian 1994). Oftewel; grote flagellaten die kleine flagellaten eten.

In het verlengde hiervan ligt het dilemma van de juiste middenweg en het pleidooi voor 'disaggregatie' van bepaalde groepen (Pedros-Alio 1994): 'Als we te ver gaan met het bij elkaar trekken van organismen, verliezen we alle natuurlijke aspecten die uiteindelijk leiden tot evolutie van zowel organismen als gemeenschappen. Als we te weinig soorten bij elkaar nemen en dus zeer veel groepen overhouden, wordt de complexiteit te groot en zal analyse onmogelijk blijken'. Het samennemen van bijvoorbeeld alle heterotrofe bacteriën heeft op die manier zijn voordelen, er zijn echter ook genoeg redenen om ze in verschillende functionele groepen op te nemen (disaggregatie). De reden dat het samennemen van deze groep organismen tot nu toe goed heeft gewerkt ligt waarschijnlijk in het feit dat het meeste onderzoek in gematigde omstandigheden heeft plaats gevonden. Onderzoek onder extremere omstandigheden, bijvoorbeeld zeer zout of humeus, levert misschien andere resultaten op die zouden kunnen leiden tot het verbreden van het huidige paradigma (Velimirov 1994, Pedros-Alio 1994).

## REFERENTIES.

- Austin B (1988) *Marine microbiology*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 222
- Azam F, Fenchel T, Field JG, Gray JS, Meyer-Reil LA & Thingstad TF (1983) The ecological role of water-column microbes in the sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 10: 257-263
- Azam F, Smith DC, Steward GF, Hagström Å (1993) Bacteria-organic matter coupling and its significance for oceanic carbon recycling. *Microb Ecol* 28: 167-179
- Benner R, Pakulski JD, McCarthy M, Hedges JI, Hatcher PG (1992) Bulk chemical characteristics of dissolved organic matter in the ocean. *Science* 255: 1561-1564
- Berman T, Stone L (1994) Musings on the microbial loop: Twenty years after. *Microb Ecol* 28: 251-253
- Bratbak G, Thingstad F, Heldal M (1994) Viruses and the microbial loop. *Microb Ecol* 28: 209-221
- Brock TD, Madigan MT, Martinko JM, Parker J (1994) *Biological microorganisms*. Prentice-Hall Int., New Jersey, pp 909
- Caron DA (1994) Inorganic nutrients, bacteria, and the microbial loop. *Microb Ecol* 28: 295-298
- Christian RR (1994) Aggregation and disaggregation of microbial food webs. *Microb Ecol* 28: 327-329
- Currie DJ (1990) Large-scale variability and interactions among phytoplankton, bacterioplankton, and phosphorus. *Limnol Oceanogr* 35 (7): 1437-1455
- Ducklow HW (1992) Factors regulating bottom-up control of bacteria biomass in the open ocean plankton communities. *Arch. Hydrobiol. Beih.* 37: 207-217
- Ducklow HW (1994) Modeling the microbial food web. *Microb Ecol* 28: 303-319
- Goldman J, Caron DA (1985) Experimental studies on an omnivorous microflagellate: Implications for grazing and nutrient regeneration in the marine microbial food chain. *Deep-Sea Research* 32 (8): 899-915
- Güde H (1985) Influence of phagotrophic processes on the regeneration of nutrients in two-stage continuous culture systems. *Microb. Ecol.* 11: 193-204
- Hall RP (1965) *Protozoan nutrition*. Blaisdell Publ. Comp., New York, pp 90
- Hobbie JE (1994) The state of the microbes: A summary of a symposium honoring Lawrence Pomeroy. *Microb Ecol* 28: 113-116
- Hollybaugh JT (1994) Relationship between thymidine metabolism, bacterioplankton community metabolic capabilities, and sources of organic matter. *Microb Ecol* 28: 117-131
- Johannes RE (1965) Influence of marine protozoa on nutrient regeneration. *Limnol. Oceanogr.* 10: 434-442
- Kirchman DL (1994) The uptake of inorganic nutrients by heterotrophic bacteria. *Microb Ecol* 28: 255-271



- Kirchman DL, Moss J, Keil RG (1992) Nitrate uptake by heterotrophic bacteria: Does it change the f-ratio? *Arch Hydrobiol beih* 37: 129-138
- Lenz J (1992) Microbial loop, microbial food web and classical food chain: Their significance in pelagic marine ecosystems. *Arch Hydrobiol Beih* 37: 265-278
- Maloney CL, Field JG (1991) The size-based dynamics of plankton food webs. A simulation model of carbon and nitrogen flows. *J Plankton Res* 13: 1003-1038
- Nisbet B (1984) Nutrition and feeding in protozoa. Croom Helm, London, pp 280
- Pace ML, Cole JJ (1994) Comparative and experimental approaches to top-down and bottom-up regulation of bacteria. *Microb. Ecol.* 28: 181-193
- Pedrós-Alió C (1994) The problem of species aggregation in food webs. *Microb Ecol* 28: 201-203
- Poindexter JS (1971) Microbiology, an introduction to protists. The Macmillan Company, New York, pp 582
- Pomeroy LR (1974) The ocean's food web, a changing paradigm. *BioScience* 24:499-504
- Schlegel HG (1990) General microbiology. Cambridge University Press, Cambridge, pp 587
- Schut F (1994) Ecophysiology of a marine ultramicrobacterium. Proefschrift W&N, RUG, Groningen
- Sherr EB, Sherr BF (1988) Role of microbes in pelagic food webs: A revised concept. *Limnol. Oceanogr.* 33 (5): 1225-1227
- Sherr EB, Sherr BF (1994) Bacterivory en herbivory: key roles of phagotrophic protists in pelagic food webs. *Microb. Ecol.* 28: 223-235
- Stanier RY, Ingraham JL, Wheelis ML, Painter PR (1986) The microbial world. Prentice-Hall, New Jersey, pp 689
- Suttle CA (1994) The significance of viruses to mortality in aquatic microbial communities. *Microb Ecol* 28: 237-243
- Sverdrup HL, Johnson MW, Flemming RH (1942) The oceans. Prentice-Hall, New York.
- Tait RV (1968) Elements of marine ecology. An introductory course. Butterworth, London.
- Taylor FJR (ed) (1987) The biology of dinoflagellates. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp 785
- Thingstad TF (1992) Modelling the microbial food web structure in pelagic ecosystems. *Arch. Hydrobiol. Beih.* 37: 111-119
- Turley C (1994) Controls of the microbial loop: Nutrient limitations and enzyme production, location and control. 28: 287-289
- Velimirov B (1994) Carbon fluxes in the microbial loop: Comments. *Microb Ecol* 28: 205-207

- Wangersky PJ (1977) The role of particulate matter in the productivity of surface waters. *Helgol wiss Meeresunters* 30: 546-564
- Williams PJ (1981) Incorporation of microheterotrophic processes into the classical paradigm of the planktonic food web. *Kieler Meeresforsch., Sonderh.* 5: 1-28
- Wheeler PA, Kirchman DL (1986) Utilization of inorganic nitrogen by bacteria in marine systems. *Limnol Oceanogr* 31 (5): 998-1009