

PROTOZOEN ALS WESENTLICHE KOMPONENTE PELAGISCHER ÖKOSYSTEME VON SEEN

Hartmut ARNDT

1	Einleitung.....	111
2	Wichtige Komponenten des Protozooplanktons.....	112
	2.1 Ciliaten (Wimpertiere).....	112
	2.2 Heterotrophe Flagellaten	116
	2.2.1 Heterotrophe Nanoflagellaten	116
	2.2.2 Heterotrophe Mikroflagellaten	119
	2.3 Sarcodinen – Amöben und Sontentiere.....	120
3	Protozoen in ihrem pelagischen Lebensraum	122
4	Das mikrobielle Nahrungsgewebe	128
5	Einbindung der Protozoen in das mikrobielle Nahrungsgewebe.....	132
	5.1 Wechselbeziehungen der Protozoen mit Bakterien	132
	5.2 Wechselbeziehungen der Protozoen mit Algen.....	134
	5.3 Wechselbeziehungen zwischen den Protozoen.....	138
6	Verknüpfung zwischen mikrobiellen und makrobiellen Nahrungsgeweben	138
	6.1 Metazoen als Konsumenten der Komponenten des mikrobiellen Nahrungsgewebes	138
	6.2 Metazoen als Förderer des mikrobiellen Nahrungsgewebes	140
7	Schlußfolgerungen	143
8	Danksagung.....	144
9	Literatur.....	144

1 Einleitung

Der Beitrag ist gedacht als eine kurze Einführung in die Ökologie der pelagischen Protozoen sowie ihrer Rolle im Ökosystem See. Die Zitate sind spärlich gehalten und beziehen sich vor allem auf Überblicksarbeiten. Häufig werden Beispiele von unseren eigenen Untersuchungsergebnissen verwendet, nur weil mir diese Ergebnisse am vertrautesten sind, und es sich leichter darüber berichten läßt.

Seit den Anfängen der Mikroskopie, also seit etwa 300 Jahren bilden planktische Protozoen (im Freiwasser [Pelagial] passiv treibende tierische Einzeller) den Gegenstand von Untersuchungen. Die Protozoen waren immer wichtige traditionelle Untersuchungsobjekte der Zoologen und Zellbiologen. Als mit der Entwicklung der Wissenschaftsdisziplinen Ökologie und Limnologie in der Mitte dieses Jahrhunderts quantitative Betrachtungen von Ökosystemen immer mehr in den Vordergrund des Interesses rückten (für einen Überblick siehe NAUWERCK 1992), wurden Protozoen, die man zu diesem Zeitpunkt für eine untergeordnete Komponente in den meisten Ökosystemen hielt, zunehmend hinsichtlich der Analyse ihrer Ökologie vernachlässigt. Selbst die taxonomische Forschung an Protozoen drohte zu diesem Zeitpunkt an Interesse zu verlieren (vgl. FOISSNER 1982). Demgegenüber ist bei Untersuchungen der Fließgewässer das Interesse für Protozoengemeinschaften als Indikatoren der Wasserqualität vor allem bezüglich des Abbaus organischer Belastungen (Saprobität) seit der Jahrhundertwende konstant geblieben (für Überblicke siehe FOISSNER et al. 1991, 1992).

In fast allen Lehrbüchern der Limnologie mit Ausnahme der jüngsten Auflagen (z. B. SCHWOERBEL 1993) spielen Protozoen nur eine untergeordnete Rolle (z. B. WETZEL 1992). Das Verständnis des Stoffflusses in aquatischen Nahrungsgeweben hat jedoch in den letzten Jahren bedeutende Veränderungen erfahren. Ausgangspunkt waren wichtige Arbeiten aus dem marinen Bereich, bei denen festgestellt wurde, daß gelöste organische Substanz, die von Algen abgegeben bzw. von heterotrophen Organismen ausgeschieden wird, über Bakterien, die wiederum von Protozoen (mehrere trophische Niveaus) konsumiert

werden, schließlich bis an die höheren trophischen Niveaus (z. B. Planktonkrebse, Fische) weitergegeben wird. Es ist heute allgemein anerkannt, daß dieses sogenannte mikrobielle Nahrungsgewebe („microbial web“) in marinen Ökosystemen ganz wesentlich zur Übertragung eines großen Teils der Energie aus der Primär- und Mikrobensekundärproduktion an höhere Niveaus der Nahrungsgewebe beiträgt und zum anderen einen Hauptteil der anorganischen Nährstoffe (Stickstoff, Phosphat) für die Primärproduktion der Algen wiederum zur Verfügung stellt. Man geht heute davon aus, daß die durch das Recycling zur Verfügung gestellten Nährstoffe ein Vielfaches der Menge der externen Nährstoffeinträge betragen. Damit kommt der Berücksichtigung dieses Prozesses eine große Bedeutung für die Analyse der Eutrophierung der Gewässer und der Umweltverschmutzung zu.

In limnischen Ökosystemen gibt es zur Bedeutung des „microbial web“ noch recht wenige quantitative Untersuchungen. Dies ist zum einen auf die zunächst konservativen Untersuchungsansätze in der Limnologie zurückzuführen und zum anderen auf die in der Regel wesentlich kompliziertere Struktur des limnischen Protozoenplanktons. Dadurch ist eine große Vielfalt gleichzeitig anzuwendender Analysemethoden notwendig. So gibt es bis heute nur sehr wenige Untersuchungen aus dem limnischen Bereich, in denen alle Komponenten des Protozooplanktons (heterotrophe Nanoflagellaten < 15 µm, heterotrophe Mikroflagellaten > 15 µm, kleine Ciliaten < 20 µm, große Ciliaten, Testaceen, Heliozoen,

nackte Amöben) über einen längeren Zeitraum untersucht wurden. Lange Zeit wurde nur den größeren Ciliaten Aufmerksamkeit geschenkt. Häufig sind aber gerade sehr kleine Ciliaten und heterotrophe Flagellaten das bestimmende Element des Protozooplanktons. Man weiß heute, daß Bakterien teilweise mit dem Phytoplankton um Nährstoffe konkurrieren. Die Bedeutung der Protozoen liegt vor allem darin, daß sie die in den Bakterien gebundenen Nährstoffe als die wichtigsten Bakterienkonsumenten freisetzen. Damit haben die Protozoen im Wechselspiel mit den Bakterien eine große Bedeutung für die Nährstoffremobilisierung im Pelagial und damit für die Nährstoffversorgung (zusätzlich zum momentanen Eintrag in das jeweilige Gewässer) des Phytoplanktons. Nachfolgend wird zunächst kurz auf die wichtigsten Gruppen des Protozooplanktons (inkl. Kommentaren zur Lebensweise und Methodik ihrer quantitativen Erfassung) und ihren Lebensraum im Pelagial von Seen eingegangen und sodann ausführlicher die Stellung der Protozoen im pelagischen Nahrungsgewebe von Seen analysiert.

2 Wichtige Komponenten des Protozooplanktons

2.1 Ciliaten (Wimpertiere)

Ciliaten galten lange Zeit als die wichtigsten Vertreter des Protozooplanktons. Bezüglich der quantitativen und qualitativen Untersuchungen von planktischen Ciliaten gibt es

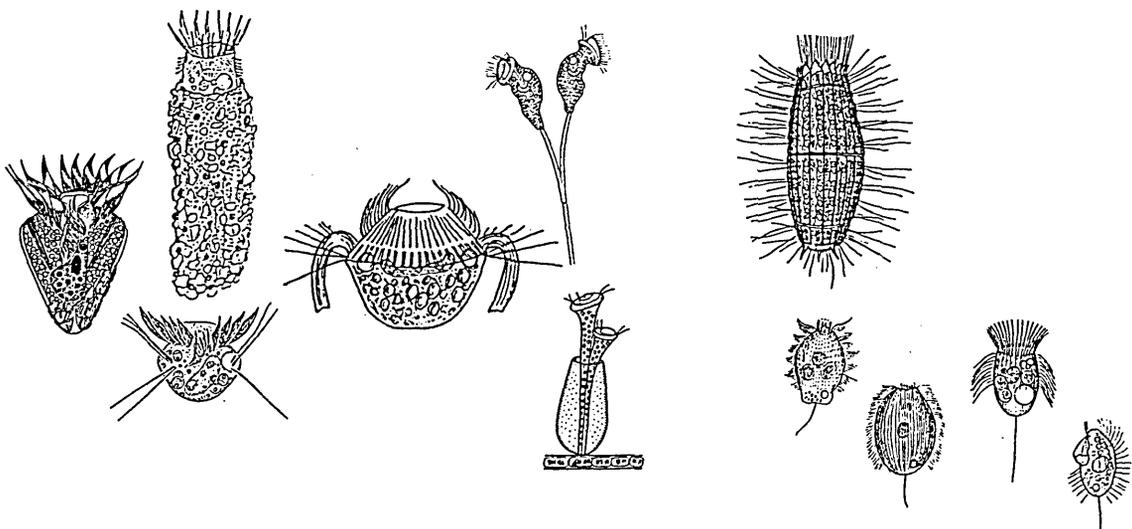


Abb. 1: Typische Vertreter des Ciliatenplanktons. Von links nach rechts: Oligotrichida, Haptorida, Peritrichia, Prostomatida und Scuticociliatida; nach verschiedenen Autoren.

bereits eine große Fülle von Literatur. Unter den österreichischen Seen sind der Piburger See (z. B. SCHLOTT-IDL 1978, 1984a; ZIMMERMANN 1989), der Mondsee (z. B. PSENNER & SOMMARUGA 1992; SALBRECHTER & ARNDT 1994), der Lunzer Untersee (z. B. RUTTNER 1937; SCHLOTT-IDL 1984b), Teiche des Waldviertels (SCHLOTT-IDL 1991) und der Neusiedler See (SCHÖNBERGER 1994) bisher am besten hinsichtlich des Ciliatenplanktons quantitativ untersucht worden.

Nachfolgend soll vor allem auf die Protozoen in der Wasserschicht oberhalb der Temperatursprungschicht (Epilimnion) eingegangen werden, da hier in der Regel in Zusammenhang mit der Algenproduktion die größte zumindest quantitative Bedeutung des Protozooplanktons liegt. Die quantitativ bedeutsamsten Vertreter des Ciliatenplanktons sind in der Regel oligotriche Ciliaten (Abb. 1, 34, 36, 43) und prostomatide Ciliaten der Gattungen *Urotricha* (Abb. 1, rechts; Abb. 33), *Pseudobalanion* (Abb. 1, 2. von unten rechts) und *Coleps* (Abb. 1, oben rechts; Abb. 35, 38). Ihre Nahrung besteht vorwiegend aus Algen (Abb. 33, 34). Ein nicht unbedeutender Teil der planktischen Protozoen besitzt symbiontische Algen (grüne Punkte in Abb. 35 und 37). Auch freischwimmende bzw. festsitzende Vertreter der peritrichen Ciliaten können im Plankton von Bedeutung sein (Abb. 1, Mitte), teilweise nutzen sie im Plankton schwebende Substrate wie Algenkolonien, Metazooplankter (Abb. 45) oder Detritus (Abb. 46) zur Anheftung. Neben Algen werden auch Bakterien von Ciliaten konsumiert wie zum Beispiel von den Scuticociliaten

der Gattung *Cyclidium* (Abb. 1, unten rechts). Abgestorbene Gewebe können konsumiert werden beispielsweise von der Gattung *Coleps* (Abb. 35). Aber auch räuberische Formen, die wiederum Ciliaten fressen sind bekannt (Abb. 44). In der theoretischen Ökologie werden die Untersuchungsergebnisse von GAUSE (1934) an der Beziehung zwischen dem Räuber *Didinium* und der Beute *Paramecium* (Abb. 2) als experimentelle Beweise für die Räuber-Beute-Modelle nach LOTTKA-VOLTERRA verwendet. Manchmal kann es schwer sein, eine Ciliaten-Art einem trophischen Niveau eindeutig zuzuordnen, denn einzelne Arten können sowohl Bakterien, Algen, heterotrophe Flagellaten als teilweise auch Ciliaten aufnehmen. Für *Coleps* ist daneben noch die Aufnahme von Metazoen (Histophagie) und der Besitz von symbiontischen Algen nachgewiesen worden.

Methodische Hinweise zur taxonomischen Bearbeitung der Ciliaten sind durch FOISSNER (1991) sehr übersichtlich zusammengestellt worden. Für die quantitativen Untersuchungen können zum einen Lebenduntersuchungen z. B. in den Kammern A-D der Abbildung 3 unter dem Mikroskop genutzt werden oder aber, was gerade für experimentelle Untersuchungen oder Zeitreihen unumgänglich ist, man arbeitet mit fixierten Proben. Ein Problem dabei ist, ein Fixierungsmittel zu finden, daß möglichst für einen sehr großen Teil der empfindlichen Ciliaten geeignet ist. Meist müssen darum taxonomische und quantitative Untersuchungen getrennt durchgeführt werden. Als relativ günstige allgemeine Fixierungsmittel, die auch hinsichtlich

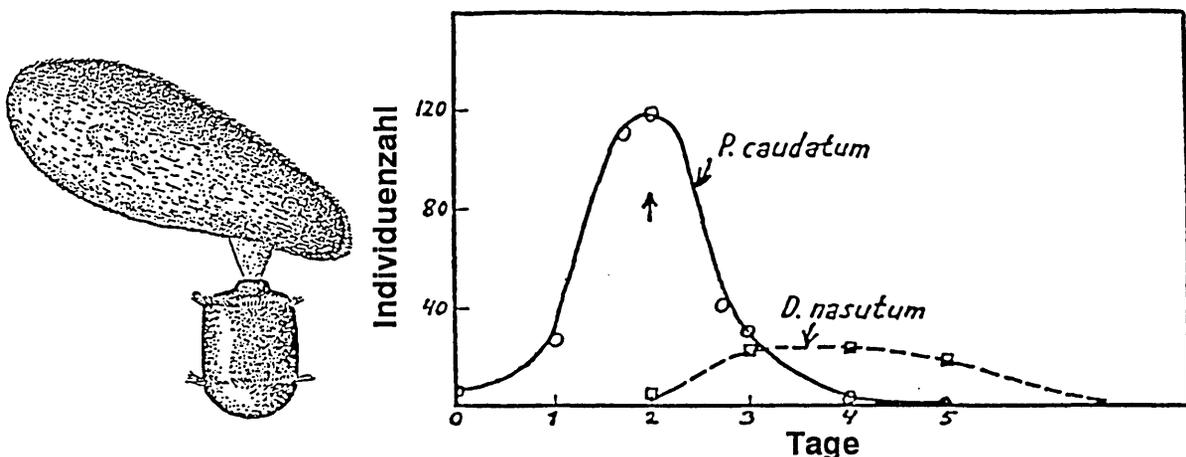


Abb. 2: Abundanzschwankungen von *Paramecium* (Beute) und *Didinium* (Räuber) in Laborkulturen. Nach GAUSE (1934).

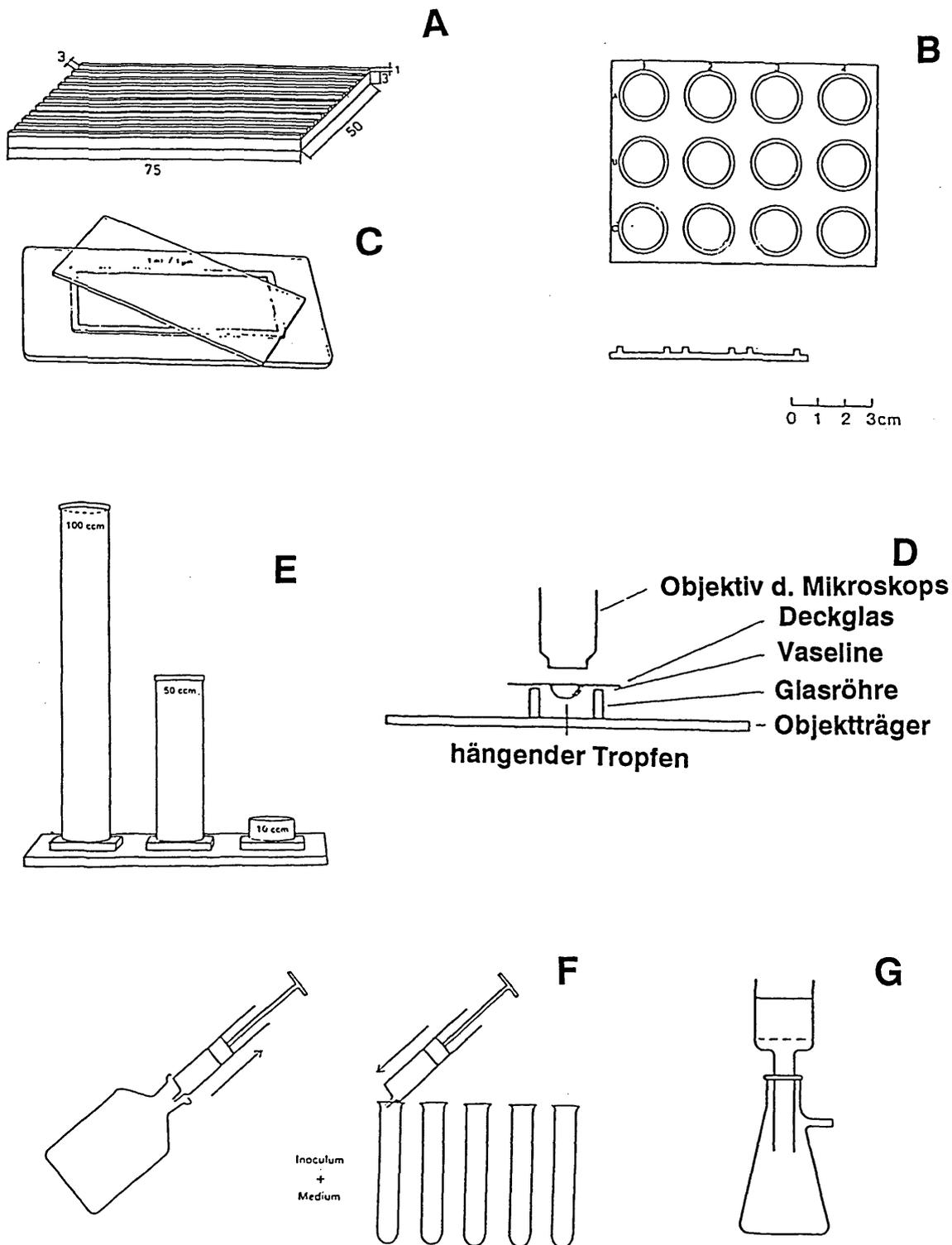


Abb. 3A-D: Zusammenstellung von verschiedenen Methoden zur quantitativen Untersuchung der Protozoen. A-D: Kammern für mikroskopische Untersuchungen von Lebendproben, Kammer A wird mit Deckglas verwendet. E: Sedimentationskammern nach Utermöhl für fixierte Proben. F: Kultivierung von kleinen Teilproben. G: Filtration fixierter Proben auf Membranfilter; siehe auch Text.

ihrer Abfallbeseitigung bei Routineproben vertretbar erscheinen, haben sich angesäuerte Lugolsche Lösung und teilweise Formaldehyd und Glutaraldehyd bewährt. Fixierte Ciliatenproben können in Utermöhlkammern (Abb. 3F) absedimentiert und im umgekehrten Mikroskop oder auch im normalen Lichtmikroskop analysiert werden. Inzwischen gibt es eine recht vielversprechende Methode, die sogenannte quantitative Protargol-Technik, mit der sowohl quantitative als in der Regel auch taxonomische Untersuchungen gleichzeitig durchgeführt werden können (z. B. Abb. 31). Prinzip der Methode ist, daß mit Bouin-Lösung fixierte Proben auf einen Membranfilter filtriert werden (Abb. 3G), in Agar eingebettet und mit Standardmethoden der Protargolfärbung weiterbehandelt werden. Eine Beschreibung einer verbesserten Version dieser Methode gibt SKIBBE (Europ. J. Protistol., in Druck). Alle Methoden stellen immer einen Kompromiß dar, der sich aus der Diversität des Ciliatenplanktons mit sehr unterschiedlich auf Fixierungen reagierenden Formen ergibt. Netzproben sind selbst unter Verwendung sehr kleiner Maschenweiten (z. B. 10 µm) in aller Regel ungeeignet für quantitative oder halb-quantitative Untersuchungen, da auch große Ciliaten mit wenigen Ausnahmen nur in geringen Prozentsätzen im Vergleich zur Vollprobe enthalten bleiben.

Obwohl Ciliaten zu den bereits lange auch quantitativ untersuchten Zooplanktonkomponenten gerechnet werden müssen, hat es in den letzten Jahren trotzdem eine Reihe wichtiger neuer Befunde gegeben. Dies betrifft zum Beispiel die Lebensweise von Ciliaten bei geringen Sauerstoffgehalten oder unter anoxischen Bedingungen (FINLAY 1990; FENCHEL & FINLAY 1991). Ciliaten können anoxische Wasserschichten teilweise in hohen Abundanzen besiedeln, häufig sind diese Arten obligatorisch anaerob. Sie besitzen keine Mitochondrien aber intrazelluläre Bakterien. In einer Reihe von anaeroben Ciliaten wurden Hydrogenosomen nachgewiesen, die die Funktion von Mitochondrien übernehmen, aber im Gegensatz zu diesen Wasserstoff zur Entgiftung von stark reduzierenden Substanzen abgeben. Daneben entsteht Kohlendioxid, Acetat und Energie, die neben der Entgiftung den Protozoen für ihren Metabolismus zugute kommt. Die Funktion der Hydrogenosomen ist eng an intrazelluläre Bakterien gekoppelt. Demgegenüber haben mikroaerophile Ciliaten teilweise recht komplizierte Mechanismen entwickelt, um Schichten mit bestimmten niedrigen Sauer-

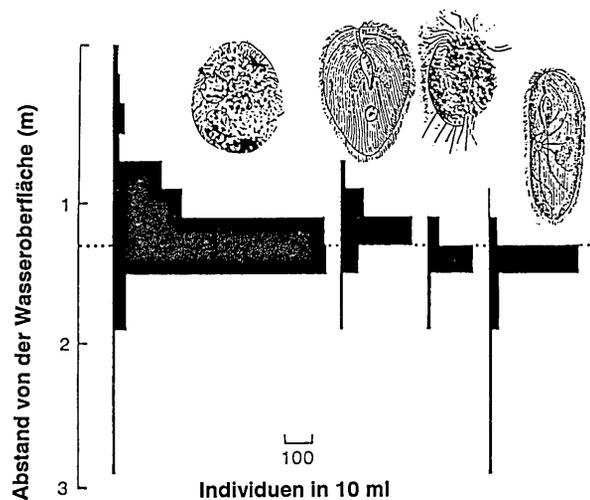


Abb. 4: Vertikale Verteilung und räumliche Separation von vier mikroaerophilen Ciliaten (*Acaryophrya*, *Disematostoma*, *Euplotes*, *Frontonia*) im Priest Pot (English Lake District). Punktstrich-Linie: oxisch-anoxische Grenzschicht; nach BERNINGER et al. (1986).

stoffkonzentrationen aufzufinden und zu besiedeln. Diese Schichten mit sehr niedrigen Sauerstoffkonzentrationen (meist < 0,5 mg O₂/l, z. B. im Metalimnion von meromiktischen Seen) sind u. a. durch hohe Konzentrationen von Bakterien, die als Nahrung dienen, und geringen Fraßdruck durch vielzellige Zooplankter (nachfolgend Metazooplankton genannt), die in diesen Schichten meist nicht mehr lebensfähig sind, attraktiv für Protozoen. Einige dieser Ciliaten können mit Hilfe von autotrophen sauerstoffproduzierenden Symbionten ihr eigenes Mikroklima schaffen. Ein Beispiel für die vertikale Mikroschichtung von Ciliaten in einem englischen Kleingewässer ist in Abbildung 4 dargestellt. Generell scheinen Symbiosen mit symbiontischen Algen, oder auch nur den Chloroplasten von ehemaligen Nahrungsalgen, eine wichtige Rolle für viele planktische Ciliaten vor allem oligotriche Ciliaten zu spielen. Dabei werden anorganische Substrate von den Ciliaten an die Symbionten geliefert, während die Ciliaten wahrscheinlich vor allem die produzierten Zucker für ihren Metabolismus nutzen (siehe auch STOECKER et al. 1987; FINLAY 1991). Eine weitere wichtige neue Erkenntnis der letzten Jahre betrifft den großen Anteil von sehr kleinen Ciliaten (< 20 µm, sogenannte Nanociliaten) an der

Ciliatenabundanz im Plankton. Dies wurde früher vor allem aus methodischen Gründen stark unterschätzt (BEAVER & CRISMAN 1989; MÜLLER et al. 1991a; ARNDT & NIXDORF 1991). Diese sogenannten Nanociliaten sind in vergangenen Jahren vielfach übersehen worden. Während die Gattung *Cyclidium* bakterivor ist, sind Vertreter der Gattungen *Urotricha* und *Pseudobalanion* vor allem durch Untersuchungen von MÜLLER (1991) als wichtige Herbivore beschrieben worden. Die herbivoren Nanociliaten sind nur wenig größer als ihre Beute (z. B. kleine Cryptomonaden), aber ihre spezifischen Wachstumsraten können sehr hoch sein. Im Mondsee treten Nanociliaten vor allem im Frühjahr in sehr hohen Abundanzen auf (SALBRECHTER & ARNDT 1994).

2.2 Heterotrophe Flagellaten

Die heterotrophen Flagellaten werden hinsichtlich ihrer Größe in Nanoflagellaten und Mikroflagellaten eingeteilt. Nanoflagellaten werden gewöhnlich Organismen im Größenbereich 2-20 μm bezeichnet. Nachfolgend wird in diesem Beitrag jedoch die Grenze zwischen Nano- und Mikroflagellaten mit 15 μm angesetzt. Die Begründung ergibt sich aus der Häufigkeitsverteilung der Größenklassen. Abbildung 5 zeigt das Jahresmittel der prozentualen

Größenverteilung der heterotrophen Flagellaten hinsichtlich ihrer Abundanz und Biomasse im Müggelsee (Berlin, Deutschland). Flagellaten mit einer Größe von 16 μm und größer sind im Vergleich zu kleineren Nanoflagellaten sehr selten und erfordern hinsichtlich ihrer adäquaten quantitativen Erfassung veränderte Methoden. Bisher wurden fast nur Nanoflagellaten untersucht, während die Kenntnisse über Mikroflagellaten noch sehr spärlich sind, obwohl deren Biomasse häufig weit über der der Nanoflagellaten liegen kann.

2.2.1 Heterotrophe Nanoflagellaten

Zu diesen Flagellaten gehören klassische Zooflagellaten, d. h. Vertreter von Flagellatengruppen, die keine autotrophen Organismen besitzen, wie Choanoflagellaten (Abb. 6, links; Abb. 32) und Kinetoplastiden (Abb. 6, zweite Gruppe von links) und dazu gehören vor allem auch unpigmentierte Vertreter von sogenannten Phytoflagellaten, wie farblose Chryomonaden (Abb. 6, zweite Gruppe von rechts) oder Vertreter der Gattung unsicherer systematischer Stellung, *Kathablepharis* (Abb. 6, rechts unten). Ein wichtiges Ergebnis der Untersuchungen der letzten Jahre ist die Erkenntnis, daß eine Reihe von autotrophen Algengattungen (z. B. *Dinobryon*; Abb. 6, rechts) vor allem der

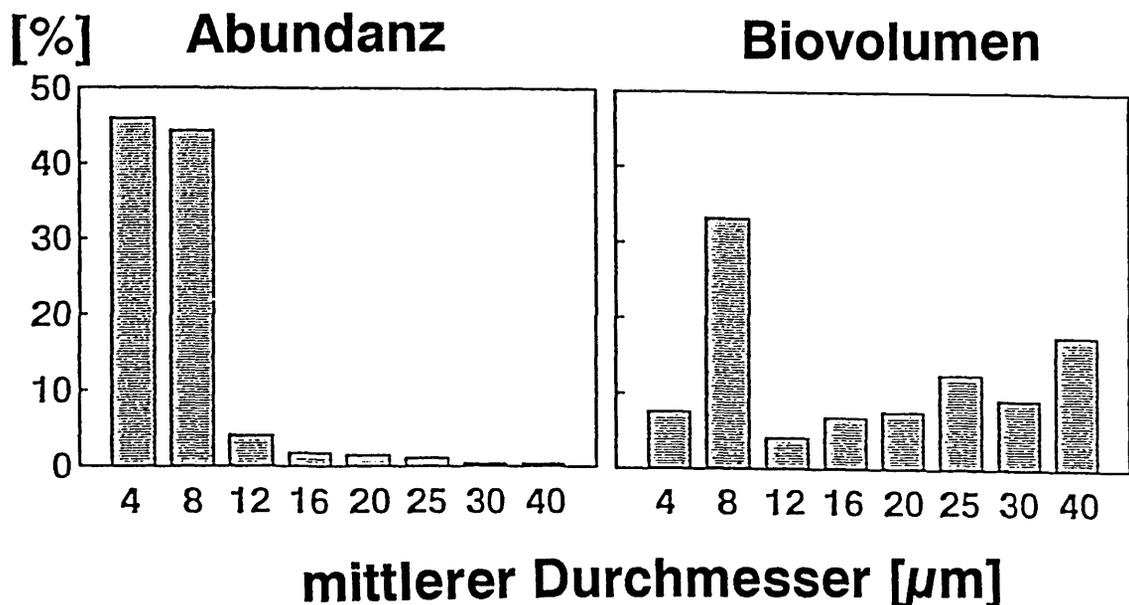


Abb. 5: Häufigkeitsverteilung der Größenklassen von heterotrophen Flagellaten im Müggelsee, Berlin. Jahresdurchschnitt, mehrere 1000 Messungen; Original.

Chrysomonaden und Dinoflagellaten über Phagotrophie (Aufnahme vor allem von Bakterien) einen Teil ihres Energiebedarfes decken können (BIRD & KALFF 1986; SANDERS & PORTER 1988). Wie groß allerdings dieser Teil im Vergleich zur Primärproduktion ist, wurde noch nicht vollständig geklärt, ist aber auf jeden Fall bei den einzelnen Arten sehr unterschiedlich (JONES 1994). Auch wenn nur ein kleiner Teil des Energiebedarfes über Phagotrophie gedeckt werden sollte, sind jedoch die teilweise in hohen Abundanz auftretenden mixotrophen Flagellaten für den Konsum von Bakterien im Plankton zu berücksichtigen.

Die quantitative Analytik der Abundanz und Biomasse der Nanoflagellaten steckt erst in den Anfängen. Obwohl schon früher bei Phytoplanktonzählungen farblose Flagellaten berücksichtigt wurden (z. B. RUTTNER 1937; ROHDE et al. 1958) sind diese erst mit der Einführung der Epifluoreszenzmikroskopie in den letzten 10 Jahren (CARON 1983) in größerem Umfang quantitativ beachtet worden. Das Prinzip der Epifluoreszenzmikroskopie besteht darin, daß ein definierter Teil einer fixierten Probe (z. B. Formaldehyd, kaltes Glutaraldehyd) mit einem Fluoreszenzfarbstoff, der an die DNS des Kernes beziehungsweise Plasmahaltstoffe bindet (z. B. DAPI, Primulin), gefärbt wird. Diese gefärbte Probe wird auf einen schwarzen Membranfilter (z. B. Porenweite 0.8 µm) filtriert und auf einem Objektträger in

fluoreszenzfreiem Immersions- oder Silikonöl eingebettet. Der Filter kann dann unter dem Epifluoreszenzmikroskop unter Verwendung von farbstoffspezifischen Filtersets betrachtet und quantitativ ausgewertet werden. Wichtig dabei ist, daß man autotrophe/mixotrophe und heterotrophe Formen mit Hilfe der Autofluoreszenz des Chlorophylls (vgl. Chlorophyll-Autofluoreszenz von fädigen Algen in Abb. 30) unterscheiden kann. Demnach müssen die Proben innerhalb weniger Stunden bearbeitet oder auf dem Objektträger bei -20 °C eingefroren werden, um ein Verblässen der Autofluoreszenz zu verhindern. Nach der derzeit üblichen Präparationstechnik lassen sich nur wenige Details der Flagellaten (Abb. 30) erkennen und nur geübte Spezialisten können die Flagellaten wenigstens den taxonomischen Hauptgruppen zuordnen. Eine Alternative ist die traditionelle Analyse von lebenden Proben in kleinen Kammern unter dem Mikroskop (Abb. 3A-D). Nachteil der Lebendzählung ist, daß sie sehr aufwendig ist und sofort nach der Beprobung erfolgen muß. Außerdem ist sie nur bei relativ hohen Flagellaten-Abundanz anwendbar. Mit der Lebendbeobachtung (Größe, Geißelform und -zahl, Bewegung) ist dann zumindest auch eine weitergehende Analyse der Taxonomie möglich, wobei aber meist aufwendigere elektronenmikroskopische Untersuchungen zusätzlich notwendig sind.

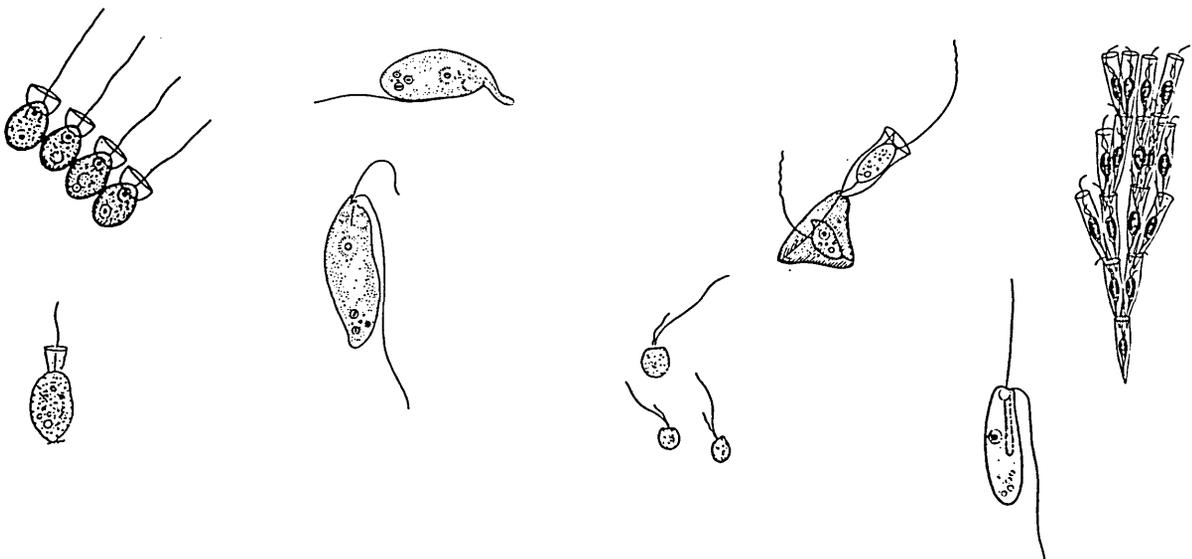


Abb. 6: Typische Vertreter von heterotrophen Nanoflagellaten. Von links nach rechts: Choanoflagellaten, Kinetoplastida, Chrysomonaden. *Kathablepharis*; rechts Kolonie von *Dinobryon* als häufigen Vertreter von mixotrophen Flagellaten; nach verschiedenen Autoren.

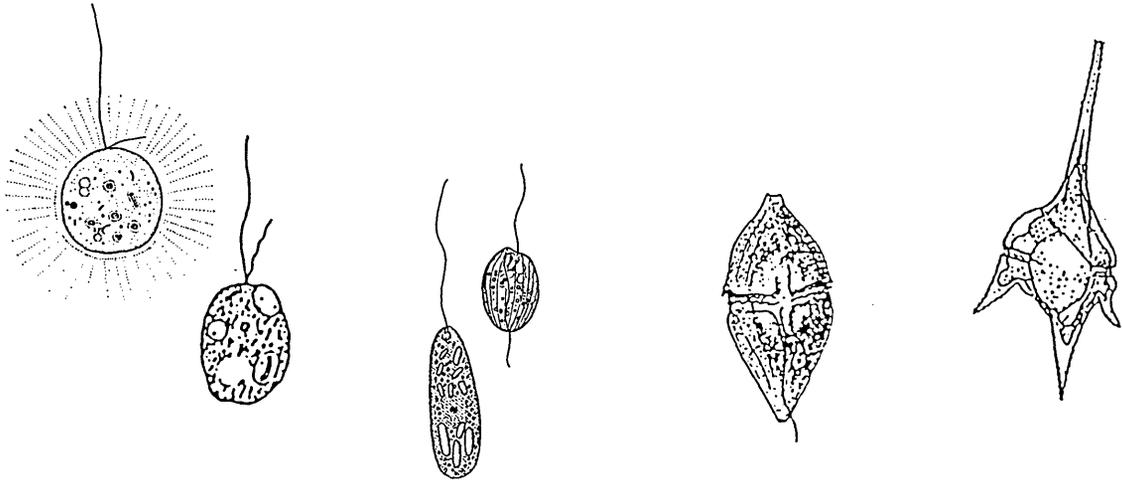


Abb. 7: Typische Vertreter der heterotrophen Mikroflagellaten. Chrysoomonaden, Euglenophyceen, Dinoflagellaten; rechts *Ceratiaceae* als typischen Vertreter mixotropher Mikroflagellaten; nach verschiedenen Autoren.

Einen Überblick über den aktuellen Stand der Flagellaten-taxonomie geben PATTERSON & LARSEN (1991). Obwohl es viele taxonomische Arbeiten über die heterotrophen Nanoflagellaten gibt, sind bisher nur wenige Daten zur quantitativen Analyse der Struktur des Flagellatenplanktons veröffentlicht worden. Alle Arbeiten auch in dem neuesten Übersichtsband von PATTERSON & LARSEN zur Biologie von heterotrophen Flagellaten, die sich auf die Rolle der Flagellaten im Ökosystemen beziehen, kommen ohne die pauschalisierenden Begriffe HNF (heterotrophe Nanoflagellaten) und HNANO (heterotrophes Nanoplankton) nicht aus. Quantitative Analysen der heterotrophen Nanoflagellaten liegen bisher aus dem Bodensee (SPRINGMANN 1993), dem flachen eutrophen Müggelsee (Berlin; ARNDT 1993c) und dem mesotrophen Mondsee (SALBRECHTER & ARNDT 1994) vor. Im mesotrophen alpinen Mondsee lagen zwar die Biomassen um 1/10 niedriger als im hoch eutrophen Müggelsee, die Anteile der einzelnen taxonomischen Gruppen waren aber erstaunlich ähnlich (Abb. 15). So betrug der Anteil der Chrysophyceen-gruppe im Jahresmittel im Müggelsee und Mondsee (Epilimnion) 69 und 63 %, der von *Kathablepharis* 16 und 25 %, der von Choanoflagellaten 13 und 10 % und der von Bodoniden 2 und 3 % der HNF-Biomasse. SPRINGMANN (1993) kommt für den Bodensee mit einer anderen Methode (Epifluoreszenzmikroskopie) unabhängig zu ganz ähnlichen Anteilen der verschiedenen Flagellatengruppen. Ein Fazit aus diesen Ergebnissen ist, daß ein wichtiger Teil der HNF an Partikel gebunden ist (fast alle Choan-

oflagellaten, alle Kinetoplastiden und ein großer Teil der Chrysophyceen). Im Frühsommer und Sommer dürften mehr als 50 % der HNF mit Partikeln assoziiert sein.

Obwohl farblose Flagellaten schon teilweise in den klassischen planktologischen Arbeiten berücksichtigt worden sind, wurden sie hinsichtlich ihrer Ernährung aber häufig als osmotroph eingeordnet und funktionell nicht deutlich vom Phytoplankton getrennt. Durch die Durchführung von Freßratenexperimenten mit fluoreszenzmarkierten Nahrungsorganismen ist es erst am Anfang der 80er Jahre, basierend auf den Untersuchungen von FENCHEL (z. B. FENCHEL 1986), gelungen, die Funktion der heterotrophen Nanoflagellaten als die Hauptkonsumenten des Picoplanktons zu charakterisieren. Außerdem zeigte sich u. a. bei unseren eigenen Untersuchungen, daß ein anderer wichtiger Teil der Biomasse, im Frühjahr bis 50 % der Biomasse, von heterotrophen Flagellaten der Gattung *Kathablepharis* gebildet wird. Diese Gattung ist dafür bekannt, daß sie Partikel im Nanobereich (2-10 µm) aufnimmt. Hinzu kommt sicher noch ein Teil der kleinen Chrysophyceen, die auch Partikel oberhalb von Bakteriengröße aufnehmen können. Das bedeutet, auch die Einordnung der HNF in das trophische Gefüge bedarf einer Revision in bezug auf die ausschließliche Betrachtung der Nanoflagellaten als bakterivore Komponente. Auch für marine bzw. ästuarine Gewässer ist kürzlich nachgewiesen worden, daß ein Teil der HNF nanophag ist, das heißt Nahrung im Größenbereich von Algen aufnimmt (SHERR et al. 1991).

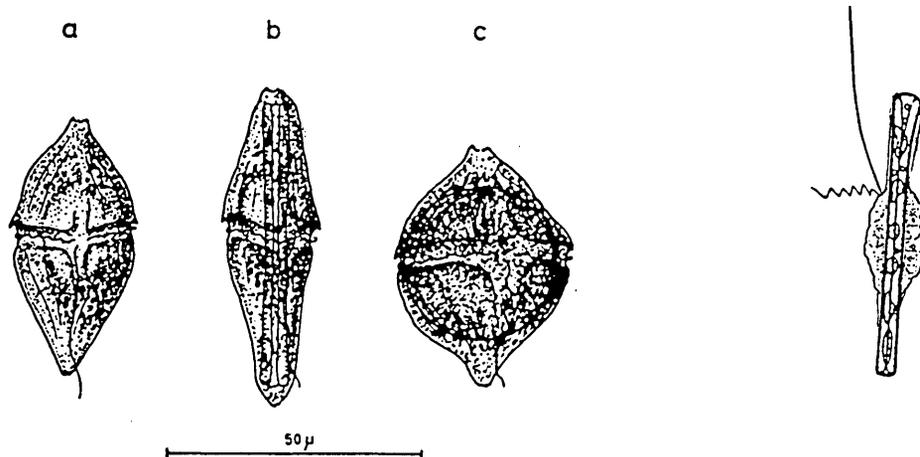


Abb. 8: Formveränderung von heterotrophen Mikroflagellaten nach der Aufnahme von Algen. Links *Gymnodinium helveticum* (a: Normaltyp; b: mit *Diatoma*; c: mit *Stephanodiscus*; aus NAUWERCK (1963); rechts *Spumella* (mit *Asterionella*); Original.

2.2.2 Heterotrophe Mikroflagellaten

Ursache für das Übersehen der großen Flagellaten in den letzten 20 Jahren dürfte vor allem die Tatsache sein, daß insbesondere Chrysophyceen, wenn sie groß sind (Organismen bis zu einer Größe von 45 μm Durchmesser haben wir beobachtet), sehr empfindlich gegenüber Fixierungen reagieren und außerdem auf Filtern häufig nicht von den inkorporierten Algen unterschieden werden können. Bei höheren Abundanzen bietet sich darum eine Lebendzählung an (siehe oben). Es gibt zwei wichtige taxonomische Gruppen unter den Mikroflagellaten, farblose Chrysophyceen (z. B. Vertreter der Gattungen *Spumella*, *Paraphysomonas*, Abb. 7, zweite und erste von links) und farblose Dinoflagellaten (z. B. *Gymnodinium helveticum*, Abb. 7, zweites von rechts, Abb. 31). Daneben treten vereinzelt auch farblose Euglenophyceen (Abb. 7, Mitte) auf. Mixotrophe Dinoflagellaten, die neben autotropher Lebensweise sich auch phagotroph ernähren, sind ebenfalls häufig (z. B. *Ceratium hirundinella*; Abb. 7, rechts). Diese mixotrophen Dinoflagellaten werden nachfolgend nicht unter den heterotrophen Mikroflagellaten berücksichtigt, da noch weitere Untersuchungen notwendig sind, um die Bedeutung von Phagotrophie unter den jeweiligen Bedingungen zu klären.

Bei der quantitativen Epifluoreszenzmikroskopie können effektiv meist nur ca. 50 heterotrophe Flagellaten pro Probe gezählt werden. Darunter fallen dann vielleicht 1

oder 2 Mikroflagellaten. Damit scheidet diese heute zu den Standardmethoden zu rechnende Analyse für Mikroflagellaten in der Regel aus. Während für Dinoflagellaten und Euglenophyceen die Analyse von fixierten Proben zum Beispiel mit der UTERMÖHL-Technik möglich ist, scheint bis jetzt die Analyse von großen Chrysophyceen auf die Verwendung von Lebendzählungen angewiesen zu sein (ARNDT & MATHES 1991).

Die Berücksichtigung der heterotrophen Mikroflagellaten, deren phagotrophe Ernährung schon lange bekannt ist (z. B. SKUJA 1948; NAUWERCK 1963), ist insofern wichtig, da in limnischen Gewässern bisher diese Organismen nur selten im Zusammenhang mit dem mikrobiellen Nahrungsgewebe betrachtet wurden. Die großen Flagellaten sind, im Gegensatz zu den sonst als bakterivor bzw. picophag eingestuften heterotrophen Flagellaten, vorwiegend nanophag und dürften wesentliche Konsumenten des Phytoplanktons sein. Abbildung 8 (siehe aufgenommene Diatomeen in Abb. 31) zeigt wie der Dinoflagellat *Gymnodinium helveticum* und eine große farblose Chrysomade ihre Form entsprechend der aufgenommenen Algenahrung verändern können. Dabei können die aufgenommenen Algen ebenso groß sein wie die Mikroflagellaten selbst. Erst in den letzten beiden Jahren wurden zumindest die farblosen Dinoflagellaten in Untersuchungen des mikrobiellen Nahrungsgewebes einbezogen (z. B. CARRICK et al. 1991; ARNDT & MATHES 1991; MATHES & ARNDT 1994). In marinen Gewässern hat die Bedeutung der Pha-

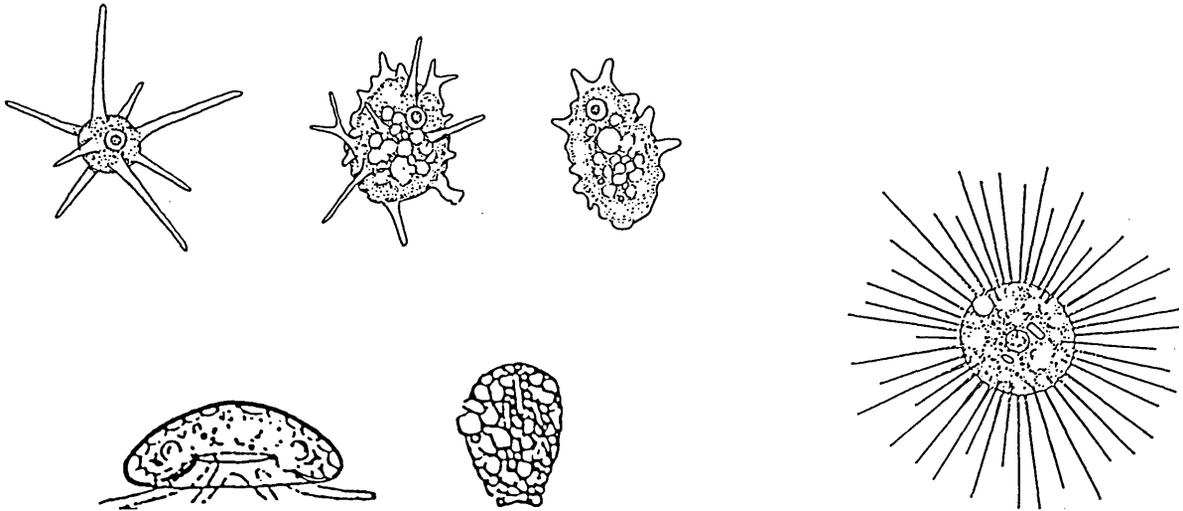


Abb. 9: Typische Vertreter der planktischen Sarcodinen. Oben links: Formveränderung eines Individuums einer nackten Amöbe bei Wechsel von schwebender zur kriechenden Form; unten Testaceen; rechts Heliozoon; nach verschiedenen Autoren.

gotrophie der farblosen Dinoflagellaten in den letzten Jahren bereits stärkere Beachtung gefunden (HANSEN 1991; SCHNEPF & ELBRÄCHTER 1992).

2.3 Sarcodinen – Amöben und Sontentiere

Die Sarcodinen gehören wie die großen heterotrophen Flagellaten zu den Protozoengruppen, die seit Jahrzehnten den Gegenstand von taxonomischen und einzelnen ökologischen Arbeiten gebildet haben, aber ihre Einbeziehung in das moderne Verständnis der planktischen mikrobiellen Nahrungsgewebe, vor allem der Süßgewässer, ist bisher nicht vorgenommen worden. Die wichtigsten Gruppen der planktischen Sarcodinen sind nackte Amöben (*Gymnamoebia*; Abb. 9, oben; Abb. 39) und beschaltete Amöben (*Testaceen*; Abb. 9, unten; Abb. 40) und Actinopoden (in Seen vor allem Heliozoen, Abb. 9, rechts; Abb. 41, 42). Im Berliner Müggelsee dominierten Amöben im Größenbereich von 5-20 μm und Heliozoen im Größenbereich von 10-30 μm (ARNDT 1993a). Sarcodinen in diesem Größenbereich sind bei quantitativen Untersuchungen mit wenigen Ausnahmen bisher kaum berücksichtigt worden (ROGERSON & LAYBOURN-PARRY 1992).

Die nur geringe Berücksichtigung von Sarcodinen bei quantitativen Planktonuntersuchungen hat vor allem me-

thodische Gründe, denn mit den derzeit üblichen Planktonuntersuchungen lassen sich nur einige Gruppen, wie Testaceen oder auch einige Heliozoen entsprechend quantitativ berücksichtigen. Am schwierigsten ist die quantitative Analyse der nackten Amöben. Die teilweise recht zeitaufwendigen Lebenduntersuchungen (Mikroskopkammern nach Typen in Abb. 3A-D, gefüllt mit definiertem Probenvolumen) erlauben zumindest eine Minimumabschätzung der Abundanz und Biomasse, denn einige sehr kleine oder zu sehr an Partikel gebundene Rhizopoden können übersehen werden. Eine zweite Methode ist die aus der Mikrobiologie entlehnte MPN (Most Probable Number)-Methode, bei der bis zu 50 sehr kleine Teilproben (z. B. 50 μl) in Parallelansätzen mit bestimmten Flüssigkultur- bzw. Agar-Kulturmedien für 2-4 Wochen kultiviert werden (Abb. 3G). Die Zahl der erfolgreichen Anzuchten wird auf die Gesamtprobe hochgerechnet. Diese Methode erlaubt ebenfalls nur Minimumabschätzungen, da die Medien in der Regel nicht allen Arten gleiche Entwicklungsmöglichkeiten geben.

Rhizopoden und Actinopoden weisen sehr kurzfristige Abundanzschwankungen auf. Diese sind zum Teil damit verbunden, daß alle Gruppen häufig den Kontakt zum Sediment suchen und dadurch nur periodisch im Plankton erscheinen. Durch Cystierung bzw. Encystierung können sie kurzfristig günstige Bedingungen (verbunden mit kurzen Generationszeiten) ausnutzen. Kennzeichnend für das Auftreten von Sarcodinen im Plankton sind starke kurz-

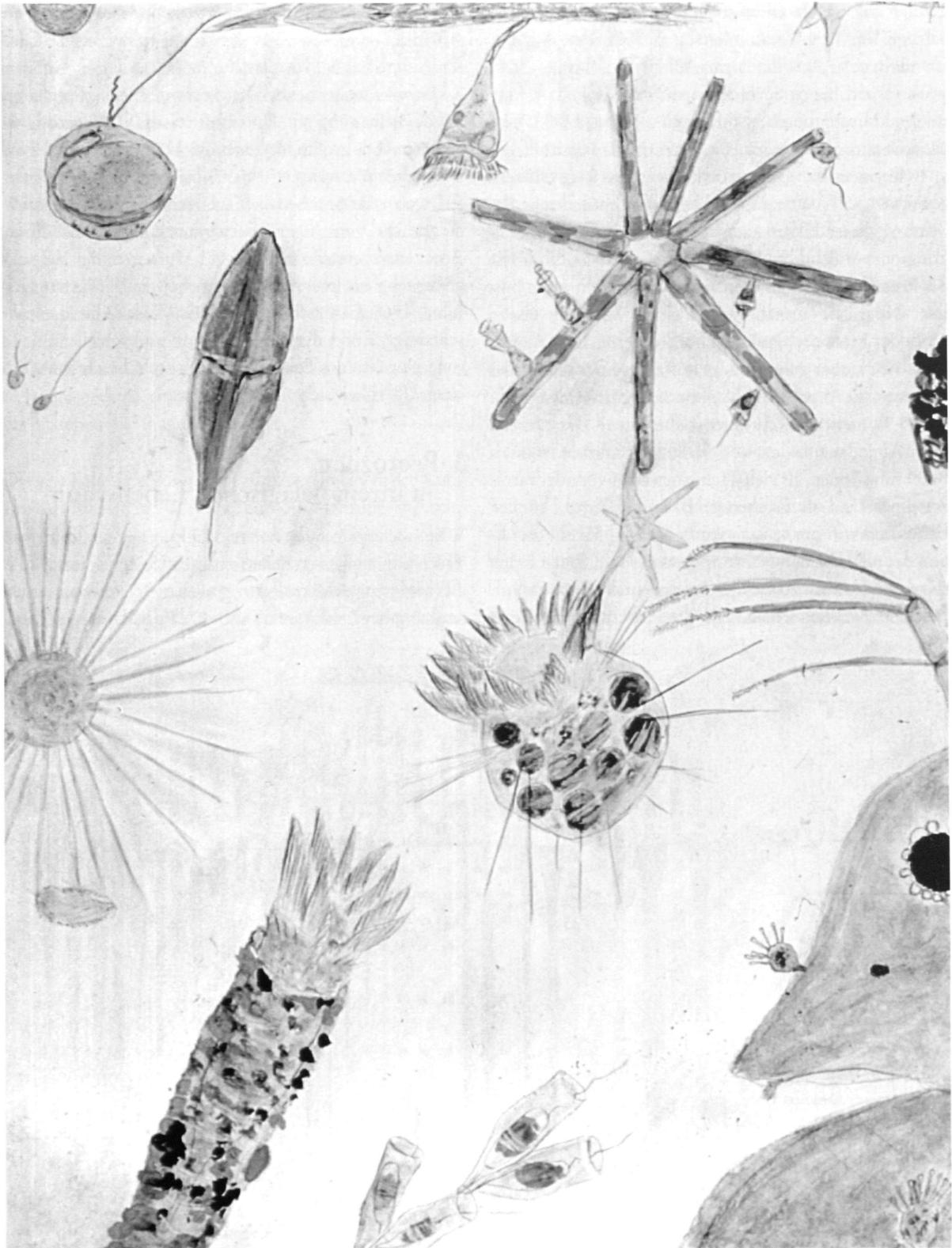


Abb. 10: Mikrohabitate des Protozooplanktons. Original.

zeitige aber auch jahreszeitliche und annuale Unterschiede. Im Müggelsee konnten bis zu 380 nackte Amöben im ml (in einer *Aphanizomenon*-Blüte sogar bis zu 12.000 pro ml) und bis zu 50 Heliozoen im ml jeweils in integrierten Mischproben gezählt werden (ARNDT 1993a). Im Mondsee konnten maximal 8 nackte Amöben und 2 Heliozoen in einem Milliliter registriert werden (SALBRECHTER & ARNDT 1994). Daraus wird schon die sporadische Bedeutung dieser bisher kaum berücksichtigten Planktonkomponente deutlich. Hinsichtlich der Gesamtbiomasse des Protozooplanktons, konnten zwar Sarcodinen im Berliner Müggelsee ausnahmsweise einen Wert von bis zu 50 % der Protozooplankton-Biomasse erreichen (ARNDT et al. 1993), aber generell liegt im Jahresdurchschnitt der prozentuale Anteil von planktischen Sarcodinen nicht über 5 %, meist noch darunter (siehe unten). Die kurzzeitigen Abundanzmaxima von Heliozoen müssen insofern Beachtung finden, als viele Heliozoen omnivor oder carnivor sind. Und als Räuber, z. B. von Ciliaten, können Heliozoen von nennenswerter Bedeutung für die Funktion des mikrobiellen Nahrungsgewebes sein. Dazu liegen aber bis jetzt noch zu wenige experimentelle Befunde vor. Beschaltete Amöben scheinen für das Plankton in der Regel

von untergeordneter Bedeutung zu sein. Nackte Amöben scheinen vor allem an Partikeln konzentriert zu sein. Dieser letztere Befund vor allem für die bakterivoren Amöben deutet wie bereits bei den heterotrophen Nanoflagellaten auf die Bedeutung von Umsatzprozessen an Makroaggregaten hin. Die größte Massentwicklung von Amöben im Müggelsee trat während einer Blüte von *Aphanizomenon* auf, wobei die Amöben die Blaualgen aufnahmen. Zusammenbrüche von Algenmassenentwicklungen, die durch Amöben verursacht worden sind, wurden in der Vergangenheit bereits mehrfach beschrieben (z. B. CANTER & LUND 1968; COOK et al. 1974). Das Wissen über die vielschichtige Rolle der Sarcodinen in mikrobiellen Nahrungsgeweben des Pelagials ist noch recht beschränkt (für einen Überblick siehe ARNDT 1993a).

3 Protozoen in ihrem pelagischen Lebensraum

Wenn auch der Lebensraum im Plankton aus der Sicht eines Tauchers homogen erscheinen mag, so bietet sich jedoch für die nur wenige Mikrometer großen Protozoen ein reich strukturierter Lebensraum (Abb. 10). Es bestehen vielfältige

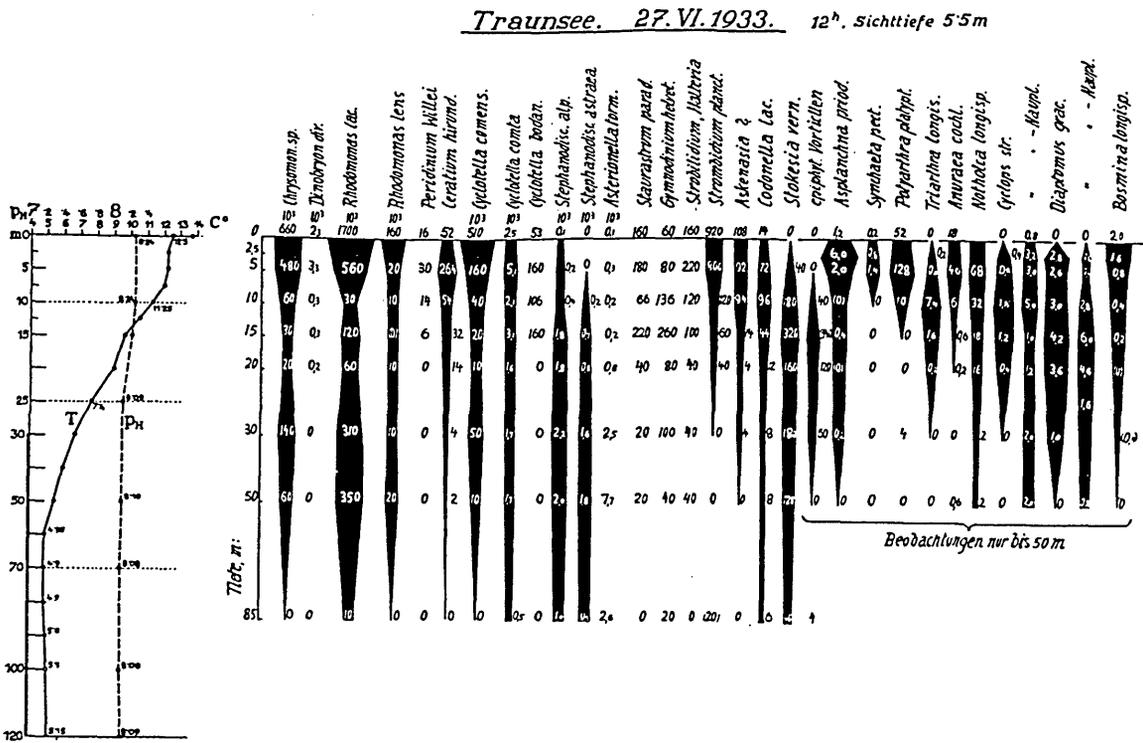


Abb. 11: Vertikale Verteilung der Planktonkomponenten während einer Untersuchung des Traunsees, Oberösterreich. Nach RUTTNER (1937).

Anheftungsmöglichkeiten für sonst nur aus dem Benthos bekannte Organismen. Ja selbst anoxische Bereiche kann man im sonst gut mit Sauerstoff versorgten Epilimnion im Zentrum von großen schwebenden Detritusflocken finden. Die Bedeutung dieser Detritusflocken, die auch „Lake Snow“ bezeichnet werden, ist erst kürzlich quantitativ für das Bodenseepelagial untersucht worden (GROSSART & SIMON 1993). Wir fanden auf Aggregaten des Mondsees und Müggelsees bis zu 500fache Anreicherungen von Flagellaten, Ciliaten und Amöben (ARNDT 1993a). Die Mikrohabitate können von sehr unterschiedlichen Arten teilweise gleichzeitig besiedelt werden. Einen weiteren interessanten Lebensraum kann die oberflächliche Wasserschicht bilden, auf der sich Cysten niederlassen, an die Organismen beispielsweise mit Gasvakuolen (z. B. einige Blaualgen) aufsteigen und selbst wieder Substrate für Bakterien und Protozoen bilden.

Die vertikale Verteilung von Protozoen in einem See kann von Art zu Art in Abhängigkeit vom Nahrungsangebot, dem Lichtangebot (z. B. bei Arten mit Symbionten) oder z. B. dem Sauerstoffgehalt sehr unterschiedlich sein. Wie bereits erwähnt können sich einzelne mikroaerophile Ciliaten vertikal einschichten, wie dies im Beispiel der Arbeit

von BERNINGER et al. (1986) in Abbildung 4 gezeigt wurde, wo nur wenige Zentimeter in der Vertikalen den Populationschwerpunkt der vier verschiedenen Arten trennen. Typisch für das Plankton der meisten geschichteten Seen während der Sommerstagnation ist die höchste Abundanz und Biomasse der Protozoen im Epilimnion zu finden. Abbildung 11 zeigt Untersuchungsergebnisse von RUTNER, einem der drei Gründer der Internationalen Vereinigung für Limnologie, im Traunsee (Oberösterreich) stellvertretend für Untersuchungen, die die Protozoen auch schon in einer Zeit berücksichtigten, als das mikrobielle Nahrungsgewebe noch nicht „modern“ war. Links ist die Temperatur- und pH-Wertverteilung dargestellt, rechts ist die Verteilung von Algen, heterotrophen Flagellaten (*Gymnodinium helveticum*), Ciliaten (von Strobilidien bis zu epiphytischen Vorticellen) und Metazoen mit einem Maximum im Epilimnion abzulesen.

Während für Algen und Metazoen unterschiedliche horizontale Verteilungen bekannt sind, ist dies für Protozoen bisher kaum untersucht worden. Die Ergebnisse aus der Diplomarbeit von Monika SALBRECHTER in Abbildung 12 machen deutlich, wie heterogen die Verteilung von einem

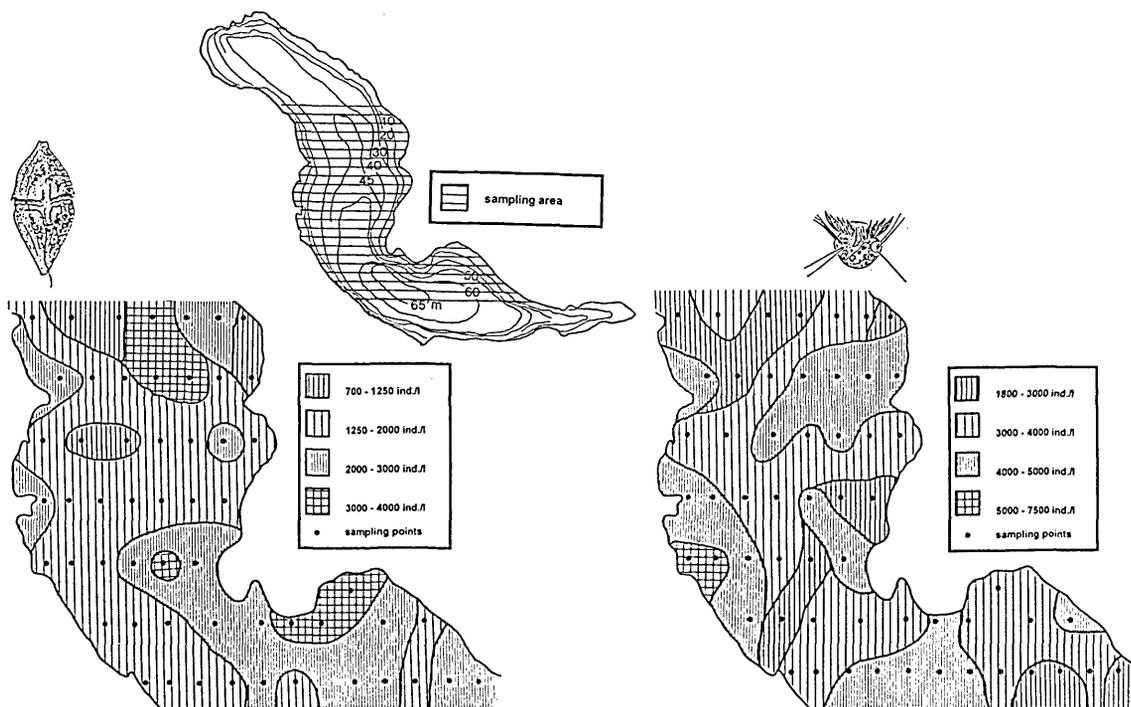


Abb. 12: Horizontale Verteilung eines heterotrophen Flagellaten (*Gymnodinium helveticum*) und Ciliaten (*Halteria* sp.) im Mondsee, 21.5.1993; 3 m Tiefenhorizont; SALBRECHTER, unveröff.

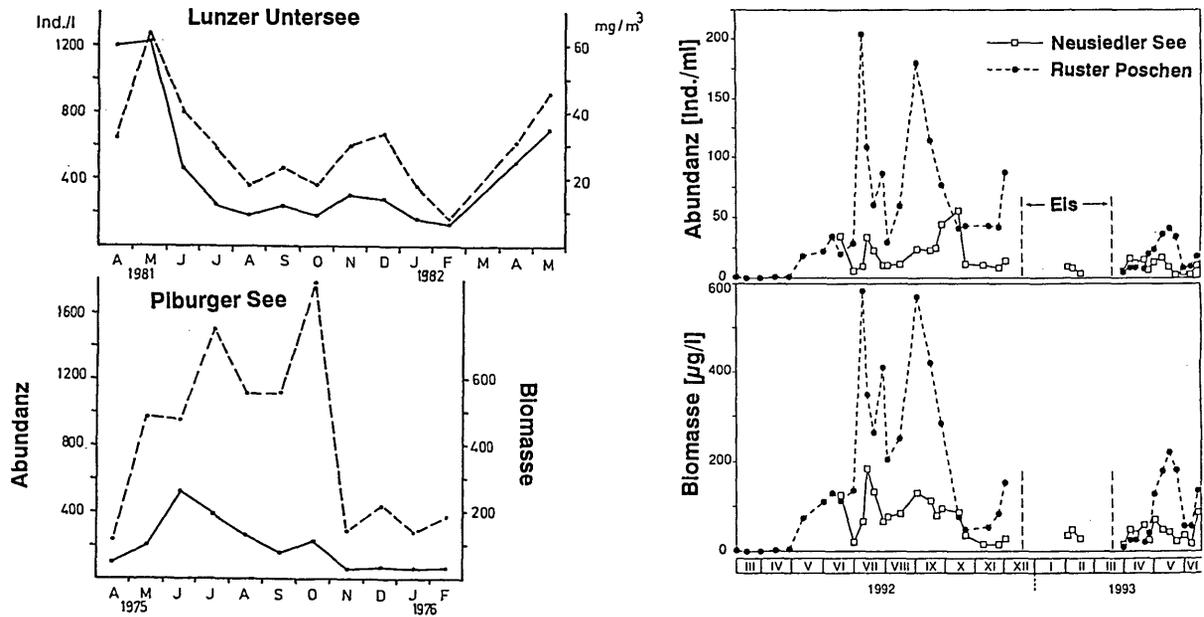


Abb. 13: Saisonale Veränderungen der Abundanz und Biomasse (im linken Abbildungsteil gestrichelt) von planktischen Ciliaten von drei Seen in Österreich. Lunzer Untersee und Piburger See nach SCHLOTT-IDL (1984), Neusiedler See und Schilfsee Ruster Poschen nach SCHÖNBERGER (1994).

Flagellaten und einem Ciliaten in der Oberflächenschicht des Mondsees sein kann. Heute werden häufig immer noch Probenahmen in Seen an einer Standardstation durchgeführt, horizontale Verteilungsunterschiede können jedoch die Genauigkeit solcher Abundanzschätzungen erheblich beeinflussen (Abb. 12). Ein Ausweg ist die Analyse von horizontalen oder/und vertikalen Mischproben (BOTTRELL et al. 1976)

Hinsichtlich der jahreszeitlichen Dynamik liegen zu den Veränderungen der Ciliatenabundanz und -biomasse bisher die meisten Untersuchungen vor. Abbildung 13 faßt die Untersuchungsbefunde der drei österreichischen Seen Piburger See, Lunzer Untersee, Neusiedler See und einem seiner Schilfseen (Ruster Poschen) von SCHLOTT-IDL (1984b) und SCHÖNBERGER (1994) zusammen. Die Ergebnisse bezüglich der Zusammensetzung des gesamten Protozooplanktons im Mondsee sind in Abbildung 14 dargestellt. Typisch für die saisonale Sukzession des Protozooplanktons ist ein Protozoenmaximum während der Algenfrühjahrsblüte, teilweise gefolgt von einem Fröhsommerminimum (vor allem bei Auftreten eines Metazooplanktonmaximums), wechselnde Biomassen im Sommer und geringe Biomassen im Winter (MÜLLER et al. 1991b; LAYBOURN-PARRY et al. 1990). Bei den fünf dargestellten

Biomassekurven (Abb. 13) trifft dieses Muster nur für Mondsee, Lunzer See und Ruster Poschen zu. Die Abweichungen im Piburger See sind durch das anoxische Hypolimnion und dem damit verbundenen Auftreten sehr großer Ciliaten während des Sommers zu erklären, im Neusiedler See mögen sie auf die besonderen Bedingungen durch die starken windinduzierten Turbulenzen des Wasserkörpers in dem Flachsee zurückzuführen sein.

Ein Vergleich der Zusammensetzung des Protozooplanktons in zwei sehr unterschiedlichen Seen wie dem flachen hypereutrophen Müggelsee in Berlin und dem mesotrophen Mondsee im Salzkammergut ist in den Abbildungen 15-17 dargestellt. Hier ist auch ein Vergleich für die relative Bedeutung der oben angeführten einzelnen Protozoengruppen gegeben. Die absolute Biomasse des Protozooplanktons ist im Müggelsee etwa 10mal höher als im Mondsee. Die prozentuale Zusammensetzung ist jedoch in beiden so unterschiedlichen Seen relativ ähnlich. Eine Ausnahme bilden die Sarcodinen. Während in dem Flachsee nackte Amöben eine große Bedeutung hatten, spielten im Mondsee nur Heliozoen eine nennenswerte Rolle. Unter heterotrophen Nanoflagellaten waren vor allem Chrysoomonaden und *Kathablepharis* und teilweise Choanoflagellaten von Bedeutung. Farblose Dinoflagellaten und große

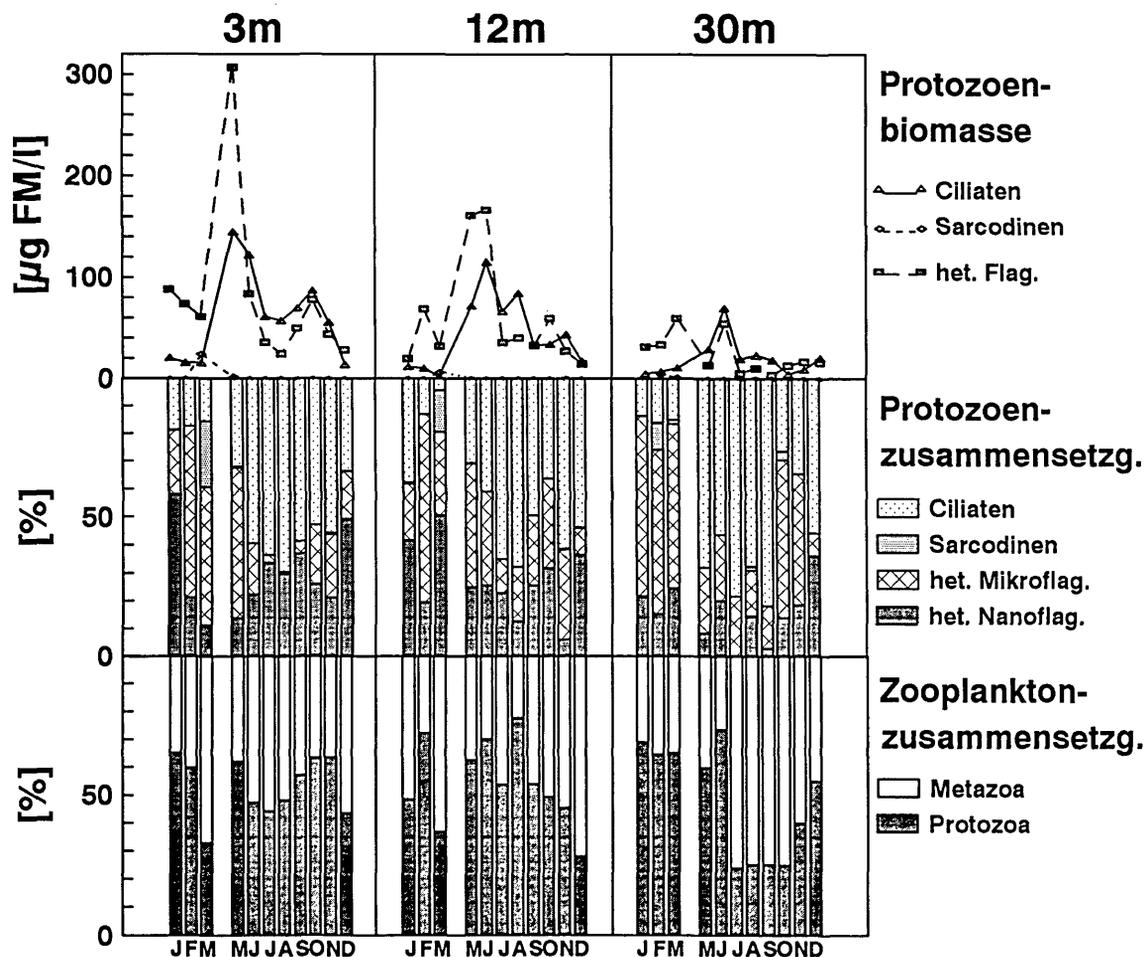


Abb. 14: Saisonale Veränderungen der Protozoenbiomasse, der Protozoenzusammensetzung und des Anteiles der Protozoenbiomasse am Zooplankton des Mondsees, Oberösterreich, im Jahre 1992. Nach SALBRECHTER & ARNDT (1994).

Chrysomonaden bildeten den Hauptteil der heterotrophen Mikroflagellaten. Die Ciliatenbiomasse wird vor allem von oligotrichen Ciliaten gebildet. Bemerkenswert ist der hohe Anteil von den relativ großen haptoriden Ciliaten (z. B. *Askenasia*, *Monodinium*, *Lacrymaria*) im Mondsee, der sich außerdem durch einen relativ geringen Anteil der Protozoenräuber unter den Metazoen auszeichnet. Die Zusammensetzung des gesamten Protozooplanktons ist in beiden Seen recht ähnlich. Abbildung 17 zeigt, daß bis zu 50 % des gesamten Zooplanktons aus Protozoen bestehen können. Selbst im Müggelsee, der große Biomassen von Daphnien aufweist, bilden die Protozoen noch etwa 20 % der Biomasse. Man muß dazu noch berücksichtigen, daß die Protozoen eine mehrfach höhere Umsatzrate wie die

koexistierenden Metazoen (Rädertiere, Crustaceen) haben.

In einer vergleichenden Analyse von 19 Mecklenburgischen Seen unterschiedlicher Trophie zeigte sich, daß die Protozoenbiomasse eng mit der Trophie und der Phytoplanktonbiomasse korreliert ist (Abb. 18; MATHES & ARNDT 1994). In allen Seen machten Mikroflagellaten nach den Ciliaten den Hauptteil des Protozooplanktons aus. Die generelle Zusammensetzung scheint sich im mesotrophen bis polytrophen Bereich nur wenig zu ändern, wohingegen die Biomasse deutlich die veränderten Trophiebedingungen widerspiegelt. Für die planktische peritriche Ciliatenart *Epi-stylis rotans* konnte die Zunahme der Abundanz im Verlaufe

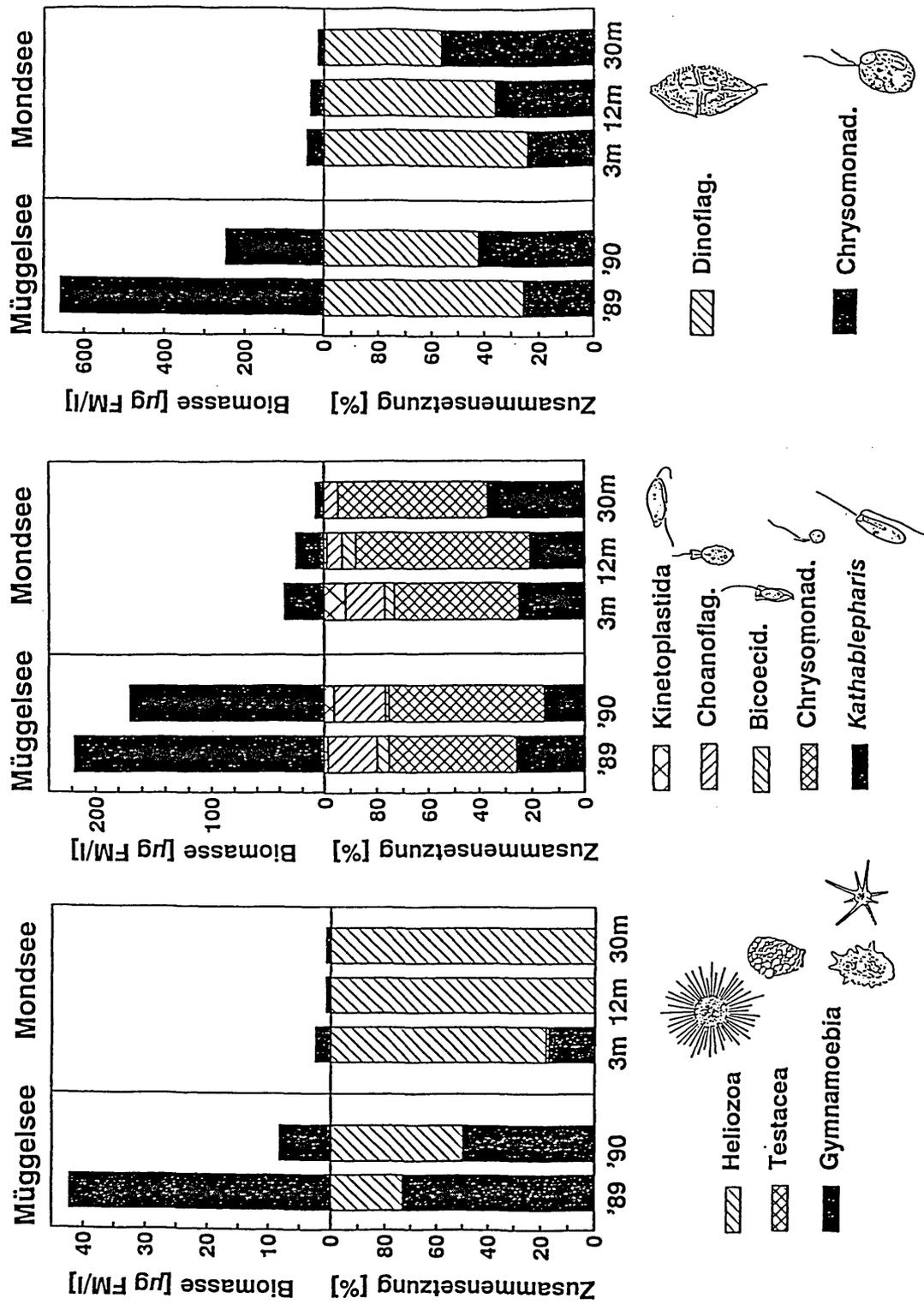


Abb. 15: Vergleich der Jahresmittelwerte der Biomasse von Sarcodinen, heterotrophen Nanoflagellaten und heterotrophen Mikroflagellaten des flachen hypertrophen Müggelsees (Berlin) und des alpinen, mesotrophen Mondsees (Oberösterreich).

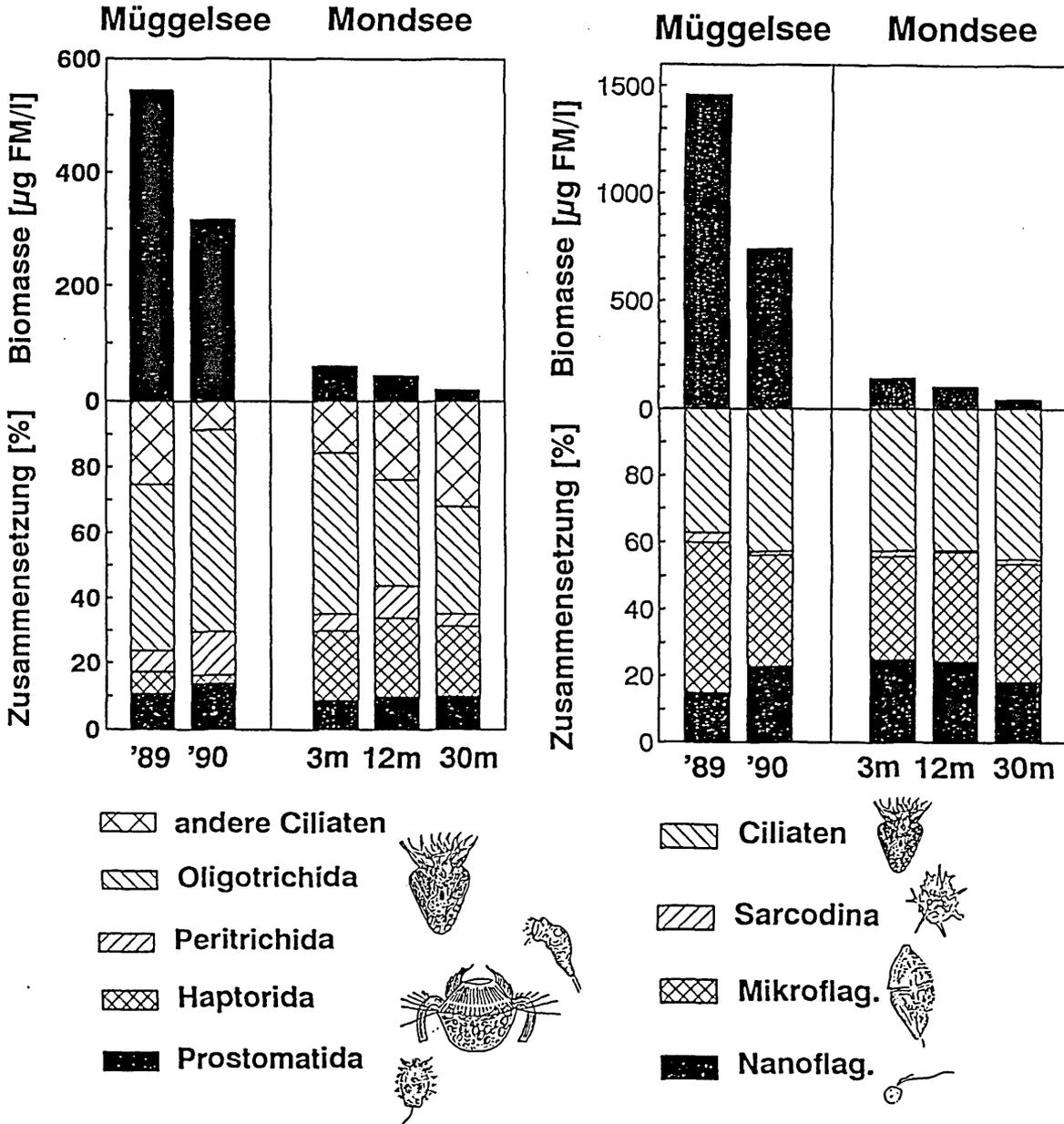


Abb. 16: Vergleich der Jahresmittelwerte der Biomasse der Ciliaten und des gesamten Protozooplanktons des flachen hypertrophen Müggelsees (Berlin) und des alpinen, mesotrophen Mondsees (Oberösterreich).

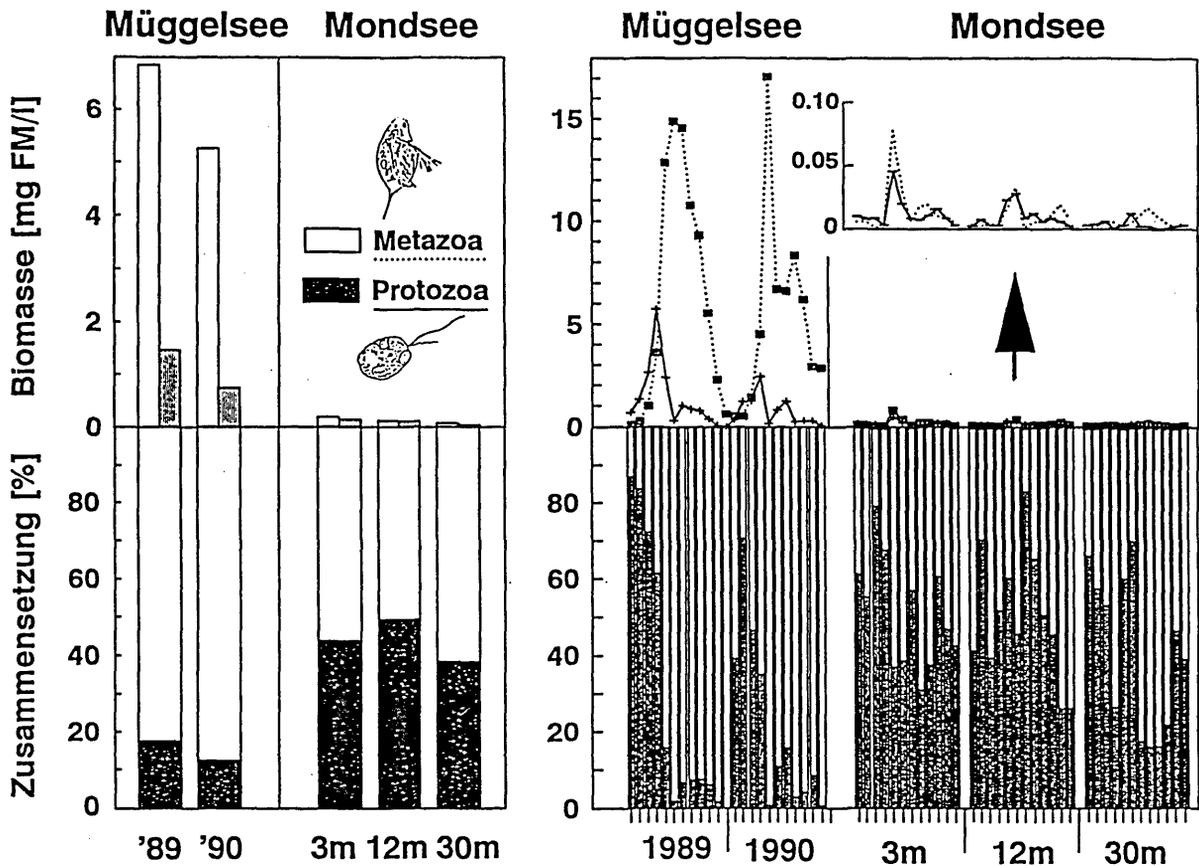


Abb 17: Vergleich der Jahresmittelwerte der Biomasse von Protozoen und Metazoen des flachen hypertrophen Müggelsees (Berlin) und des alpinen, mesotrophen Mondsees (Oberösterreich).

der Eutrophierung über eine Zeitspanne von 80 Jahren für den Müggelsee dokumentiert werden (Abb. 19; ARNDT et al. 1993). In der eutrophen Phase nach der Jahrhundertwende bis zur hypertrophen Phase in den 80er Jahren nahm die mittlere jährliche Abundanz entsprechend der Zunahme des Schwebstoffgehaltes etwa um das 10fache zu. Es wird auch die große annuelle Fluktuation dieser Art deutlich, was auf die Bedeutung von Langzeituntersuchungen gerade auch bei den Protozoen hinweist.

4 Das mikrobielle Nahrungsgewebe

Bis in die 70er Jahre wurden die Interaktionen im Pelagial, von einigen Ausnahmen abgesehen, vor allem als Nahrungsketten betrachtet (Abb. 20) und noch heute gibt es

Hypothesen, die auf dieser Grundlage basieren. Ein Beispiel dafür ist die Theorie der trophischen Kaskade (CARPENTER et al. 1985). Bakterien wurden in Nahrungsketten fast ausschließlich als Destruenten betrachtet, die Nährstoffe für die Primärproduzenten zur Verfügung stellen. Protozoen sind wenigstens bis in die 70er Jahre quantitativ nur selten beachtet worden. Heute werden dafür häufig methodische Gründe angeführt, aber bereits in vielen älteren planktologischen Arbeiten wurden farblose Flagellaten oder Ciliaten auch quantitativ berücksichtigt (vgl. oben angeführtes Beispiel von RUTTNER). Grund für die geringe Berücksichtigung der Protozoen war sicher vor allem der fehlende Zusammenhang, in den die Protozoen hinsichtlich des Stoffhaushaltes im Pelagial gebracht werden konnten. Denn vor allem bezüglich der Analyse von Bakterien

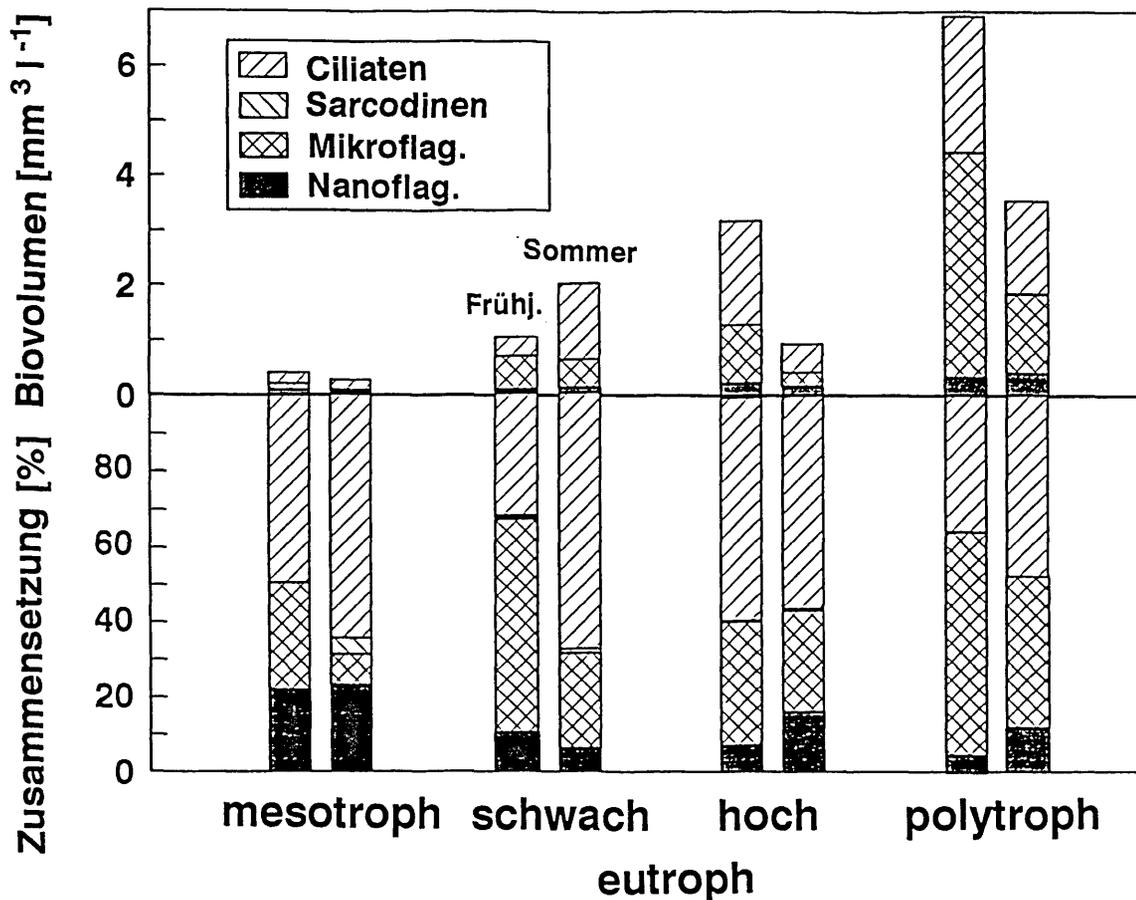


Abb. 18: Veränderungen des Biovolumens und der verschiedenen Protozooplanktongruppen in Abhängigkeit von der Trophie Norddeutscher Seen. Die Daten sind für jeweils Frühjahrs- und Sommerproben von insgesamt 19 Seen in vier unterschiedlichen Trophieklassen zusammengefaßt (nach MATHES & ARNDT 1994).

und deren Aktivität brachte die Anwendung der Epifluoreszenzmikroskopie in den 70er Jahren völlig neue Möglichkeiten. Doch noch bevor diese Methode breite Anwendung fand, hatten russische Wissenschaftler mit einfacheren Methoden die Bedeutung der Interaktionen von Algen, Bakterien, Protozoen und Metazoen bereits erkannt (z. B. SOROKIN & PAVELJEVA 1972). In Abbildung 21 ist das Energieflußschema von SOROKIN und PAVELJEVA dem neuen Konzept der 80er Jahre, dem sogenannten „microbial loop“, gegenübergestellt. Wichtig an diesem von AZAM et al. (1983) begründeten Konzept war vor allem die stimulierende Wirkung, die es auf weitere Erforschungen der Rolle der Mikroorganismen (inklusive Protozoen) im Pelagial hatte. Es wurden zwar die älteren Ergebnisse limnologischer Arbeiten außer Acht gelassen,

aber einige sehr wichtige neue experimentelle Befunde wurden zu einem neuen Konzept zusammengefaßt. Dies waren die neuen Befunde aus der Epifluoreszenzmikroskopie: (1) Die Bakterienzahl und -biomasse liegt um ein Vielfaches höher als früher mit den Plattenzählverfahren bestimmt worden war. (2) Neben den heterotrophen Bakterien können picoautotrophe Organismen (heute weiß man, daß es sowohl Pro- als auch Eukaryonten sind) einen sehr wesentlichen Teil des Phytoplanktons in verschiedensten Gewässertypen ausmachen. (3) Heterotrophes Nanoplankton konnte als wesentlicher Bakterienkonsument mit Filtrationstechniken auch bei sehr geringen Konzentrationen erfaßt werden. Ein weiterer wesentlicher Punkt, der vor allem auch den Begriff „loop“ förderte, waren die experimentellen Befunde, die zeigten, daß ein erheblicher

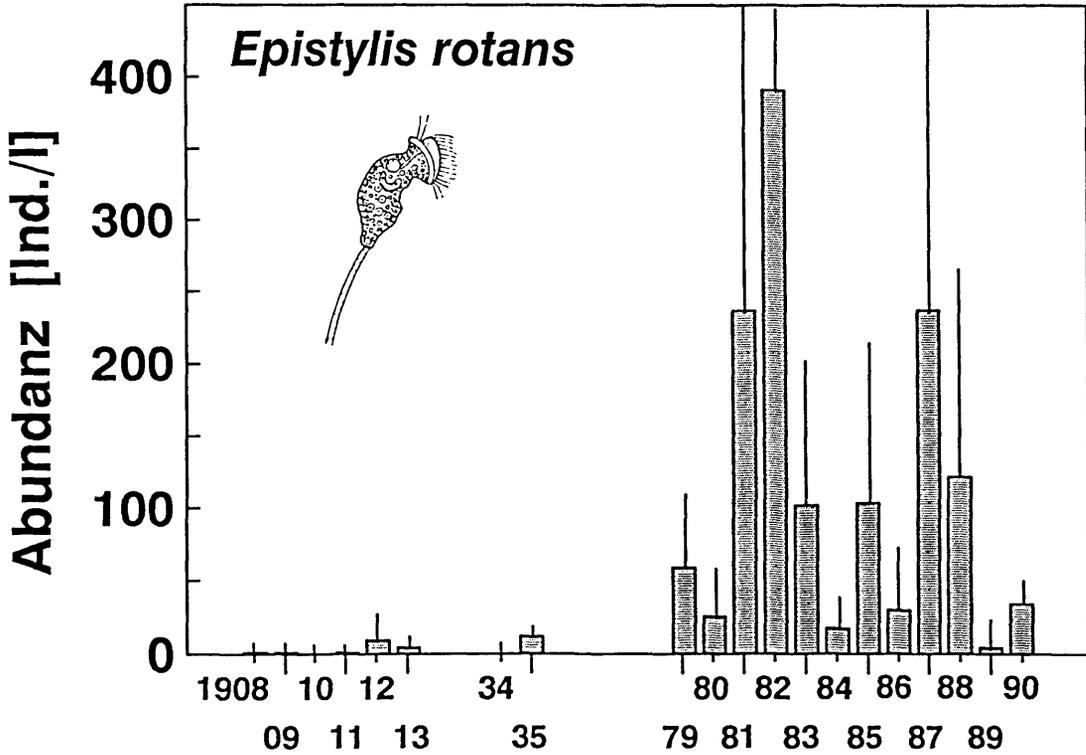


Abb. 19: Langzeitveränderung in der Abundanz des planktischen peritrichen Ciliaten *Epistylis rotans* im Müggelsee (Berlin) im Verlaufe langfristiger Eutrophierung. Die Säulen entsprechen den Jahresmittelwerten mit Standardabweichungen; nach ARNDT et al. (1993).

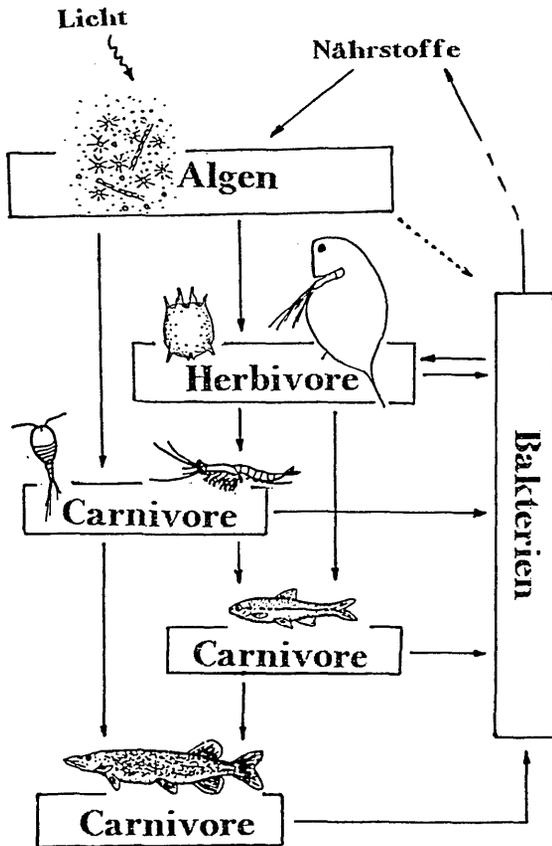


Abb. 20: Schematische Darstellung der Auffassung von Stoffflüssen im Pelagial während der 70er Jahre. Original.

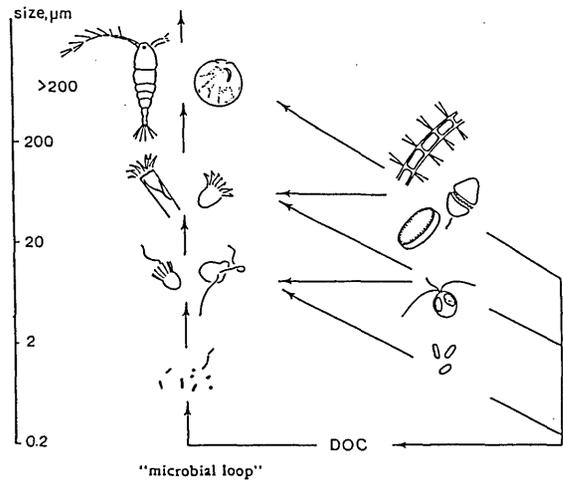
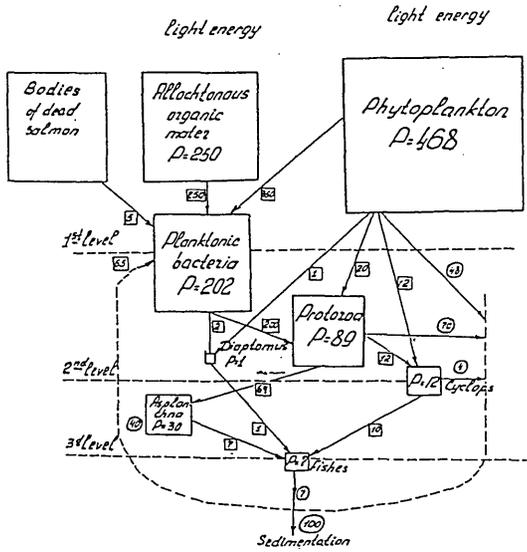


Abb. 21: Stofffluß über das mikrobielle Nahrungsgewebe im Dalnec See in Kamschatka (links) und vereinfachtes Schema des marinen „microbial loop“ (rechts). Näheres siehe Text; nach SOROKIN & PAVELJEVA (1972) bzw. FENCHEL (1987).

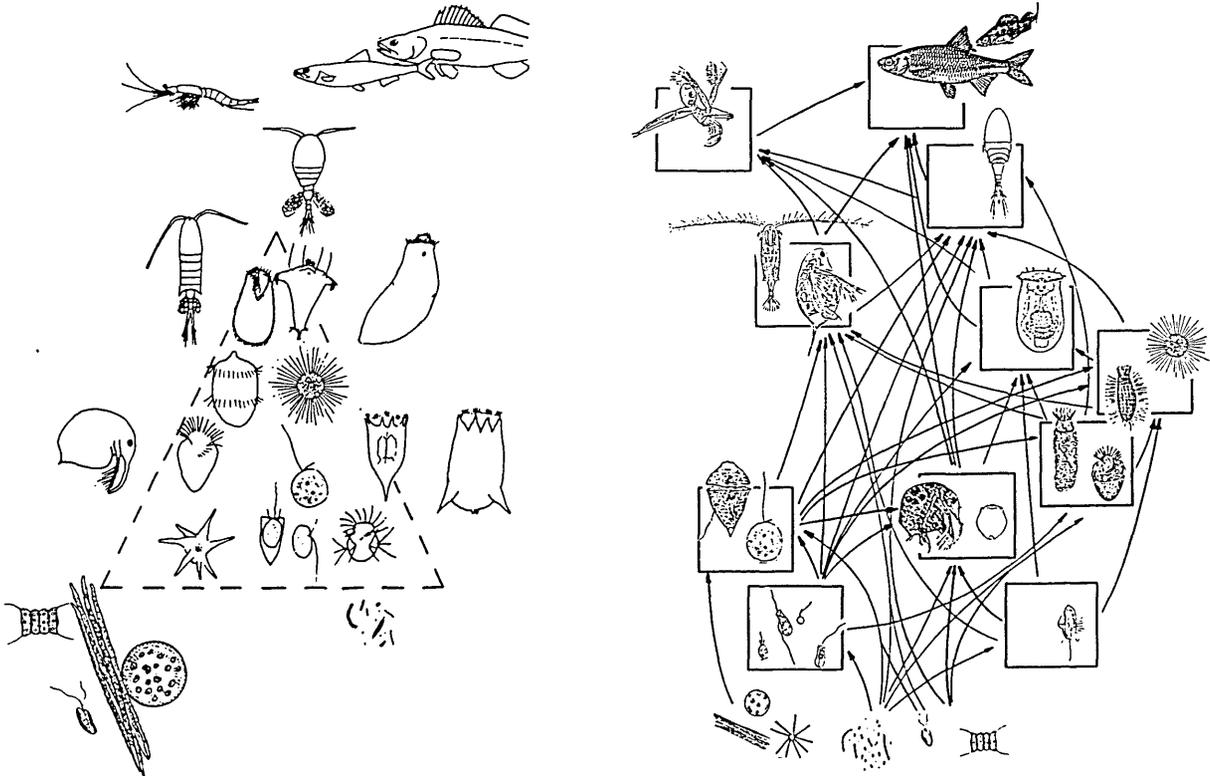


Abb. 22: Schemata der Einordnung des Protozooplanktons in die trophischen Niveaus (links) und in die trophischen Interaktionen (rechts) der traditionellen Planktonkomponenten. Man beachte die Vielfältigkeit der Wechselwirkungen im Vergleich zu „Loop“-Konzept (nach ARNDT 1993b).

Teil (AZAM und Mitarbeiter gingen von einem hohen Anteil von 25 % aus) der Primärproduktion nicht als partikuläre organische Substanz, sondern als gelöste organische Substanz in das Nahrungsgewebe eingebracht wird. Dieses DOC ist nach heutigen Kenntnissen nur von Bakterien effektiv nutzbar, und die Bakterien stellen so in Form ihrer Biomasseproduktion einen Teil der Algenexudation den höheren trophischen Niveaus zur Verfügung. Für das marine Plankton nimmt man bisher an, daß kleine Protozoen als Bakterienkonsumenten die essentiellen Zwischenglieder im Nahrungsgewebe sind, die das Picoplankton den Vertretern des sogenannten klassischen Nahrungsgewebes, wie Copepoden und andere Metazoen, verfügbar machen (SHERR & SHERR 1991). Das Konzept des „microbial loop“ ist mehrfach auch auf limnische und estuarine Gewässer übertragen worden (z. B. PORTER et al. 1988; WEISSE et al. 1990). Unter den Protozoen wurden vor allem zwei funktionelle und taxonomische Gruppen in das Konzept einbezogen, heterotrophe Nanoflagellaten und Ciliaten. Von Ciliaten wußte man aus den traditionellen Untersuchungen, daß sie vor allem als Konsumenten von kleinen Algen und auch Nanoflagellaten in Frage kommen, für heterotrophe Nanoflagellaten ergaben Untersuchungen mit fluoreszenzmarkierten Nahrungspartikeln ihre große potentielle Bedeutung als Bakterienkonsumenten. In den letzten Jahren sind häufig Ergebnisse von einzelnen Gewässern bzw. kurzfristigen Untersuchungen frühzeitig für verallgemeinernde Schlußfolgerungen verwendet worden (PORTER et al. 1988).

Das Konzept des „microbial loop“ wird aber heute zunehmend in Frage gestellt, dazu sollen auch die nachfolgenden Ausführungen beitragen. Wie im ersten Teil dieses Beitrages gezeigt wurde, widerspricht die taxonomische und funktionelle Diversität des Protozooplankton vor allem auch im limnischen Bereich den Grundüberlegungen des „Loop“-Konzeptes. Die Komplexität der vorhandenen trophischen Interaktionen zwischen den Protozoen ist denen von Metazoen-Nahrungsgeweben vergleichbar und wahrscheinlich noch wesentlich komplexer. Das heißt, die Protozoengemeinschaften besitzen eine große Potenz der Autoregulation über Räuber-Beute-Beziehungen, Konkurrenzbeziehungen etc., so daß eine Beschreibung ihrer Funktion als Überträger von Energie von den Bakterien zu den Metazoen als wesentlich zu simplifiziert erscheint. Die Abbildung 22 (links) soll deutlich machen, daß Protozoen durchaus auf gleichem oder sogar höherem trophischen

Niveau stehen können wie koexistierende Metazoen bzw. in einem Nahrungsgewebe trophische Interaktion zwischen den Protozoen denen zwischen den Metazoen vergleichbar sind (Abb. 22, rechts). Noch heute ist es notwendig die relative Bedeutung der Protozoen gegenüber den Metazoen als Teile der traditionellen Nahrungskette Algen-Zooplankton-Fische zu betonen, denn im Gegensatz zu den marinen Systemen konnten bisher für die limnischen Systeme die hervorstechenden Phänomene wie der jahreszeitlichen Sukzession der Planktonorganismen auch ohne die besondere Berücksichtigung der Protozoen (mit Ausnahme des Bakterienkonsums) erklärt werden (SOMMER 1989). Unterstützt wurde dies durch die Tatsache, daß überall dort, wo – auch mit modernen Methoden – das Protozooplankton untersucht wurde, nur einzelne Gruppen des Protozooplanktons (häufig wurden nur Ciliaten untersucht) in Relation zum Metazooplankton gesetzt wurden und damit wesentlich unterschätzt wurden. Bis heute gibt es nur sehr wenige Untersuchungen, in denen die wichtigsten Protozoengruppen vergleichend berücksichtigt wurden (z. B. GELLER et al. 1991; CARRICK et al. 1991; Abb. 14-18).

5 Einbindung der Protozoen in das mikrobielle Nahrungsgewebe

5.1 Wechselbeziehungen der Protozoen mit Bakterien

Prinzipiell werden Protozoen als die wichtigsten Konsumenten der pelagischen Bakterienproduktion in den meisten Gewässern angesehen. Dabei kommt den heterotrophen Nanoflagellaten die größte Bedeutung zumindest für das mit Sauerstoff versorgte Epilimnion zu (BERNINGER et al. 1991). Es muß aber berücksichtigt werden, daß nicht alle heterotrophen Nanoflagellaten pauschal als bakterivor eingordnet werden können. Im Jahresmittel können etwa 20-30 % der HNF-Biomasse aus Formen bestehen, die eher Algen als Bakterien aufnehmen, wie z. B. *Kathablepharis*. Vergleichende Untersuchungen am Müggelsee bezüglich des Fraßdruckes der bakterivoren Protozoen (vorwiegend HNF) konnten zeigen, daß die Konsumtionsleistung der Protozoen in der Größenordnung der Bakterienproduktion liegen

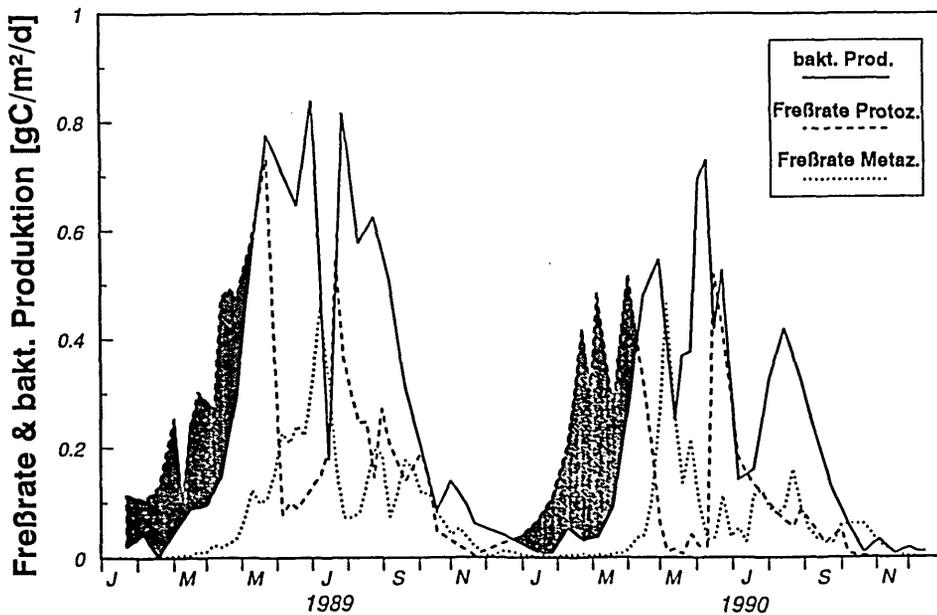
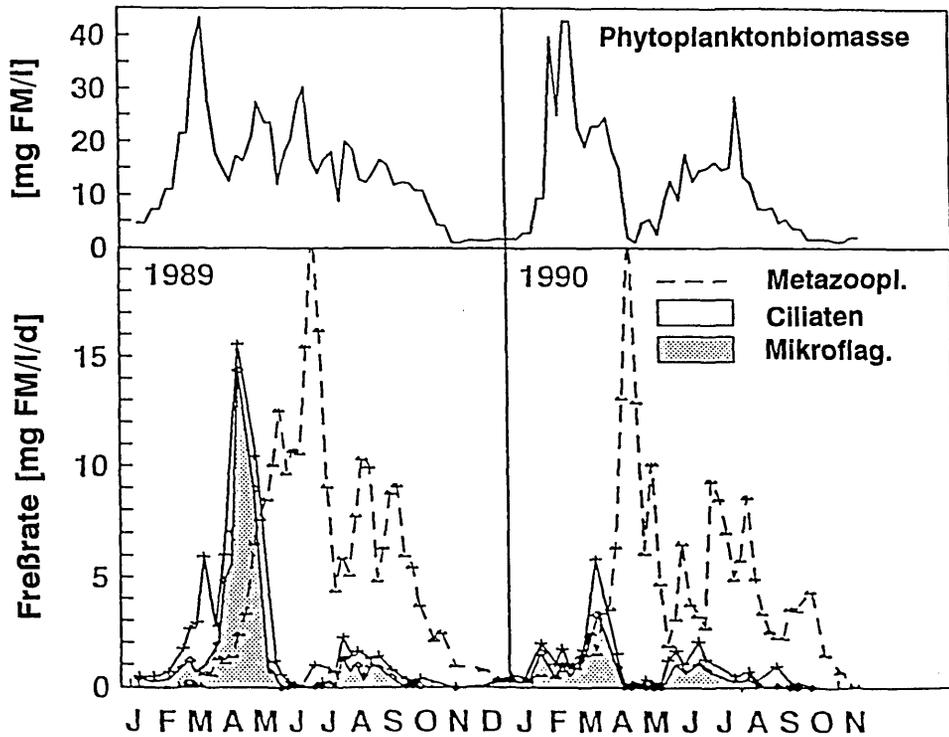


Abb. 23: Nahrungsbeziehungen im Müggelsee, Berlin. Oben: Vergleich der saisonalen Veränderungen der Phytoplanktonbiomasse und der Abschätzungen der Freßrate nanophager (vorwiegend herbivorer) Protozoen und Metazoen (nach ARNDT et al. 1993). Unten: Vergleich der Abschätzungen der Bakterienproduktion und den Freßraten picophager (vorwiegend bakterivorer) Protozoen und Metazoen (nach NIXDORF & ARNDT 1993).

kann. Jedoch nur zu bestimmten Zeiten des Jahres, vor allem im Frühjahr können die Protozoen als alleinige Konsumenten der Bakterienproduktion gewirkt haben (Abb. 23, unten; NIXDORF & ARNDT 1993). Wenigstens über die Monate Juni und Juli sind nicht Protozoen, sondern mit großer Wahrscheinlichkeit vor allem Daphnien für den Konsum der Bakterienproduktion verantwortlich. Ein weiterer aber geringer Teil der Bakterienproduktion mag von mixotrophen Flagellaten konsumiert (SANDERS et al. 1989) bzw. von Viren dezimiert worden sein (THINGSTAD et al. 1993). Insgesamt blieb die Bakterienbiomasse im Jahresverlauf relativ konstant. Ein ähnliches Abwechseln der Top-down-Kontrolle (von oben nach unten in der Nahrungspyramide) insbesondere von Protozoen und Metazoen wurde auch für den Bodensee beobachtet (GÜDE 1989). Das Grazing der Daphnien im Müggelsee hat sehr wahrscheinlich nicht nur einen direkten Effekt auf die Bakterienaufnahme, sondern dürfte über die gleichzeitige Reduktion der Algen und anderer Substratquellen vor allem während des

Klarwasserstadiums (Juni) die Bakterien auch indirekt negativ beeinflussen. Das Abwechseln des Fraßdruckes auf die Bakterien von Metazoen einerseits und Protozoen andererseits spielt durch die unterschiedliche Nahrungsselektivität der Grazer eine wesentliche Rolle für die Interaktionen zwischen Grazern und Bakterien. Abbildung 24 zeigt, daß im Ergebnis von Freilandexperimenten, bei denen die Struktur des Metazooplanktons verändert wurde (Kontrolle ohne Metazoen; nur mit Copepoden; nur mit Daphnien), ein Wechsel des Fraßdruckes von bakterivoren Protozoen zu Metazoen einen deutlichen Wechsel in der morphologischen Struktur der Bakterien verursachen kann (JÜRGENS et al. 1994). Der Anteil an langen Bakterienstäbchen und -fäden und Bakterienkolonien nahm deutlich zu, wenn Protozoen den Fraßdruck dominierten. Es ist noch nicht vollständig geklärt, ob es sich bei solchen morphologischen Veränderungen um Wechsel in der Artenzusammensetzung oder in der Morphologie handelt, wahrscheinlich sind beide Erklärungen zutreffend (z. B. TURLEY et al. 1986; MACEK et al. 1994). Genaue Analysen dazu werden erst mit Hilfe molekularbiologischer Methoden möglich werden. Man weiß aber, daß morphologische Veränderungen zu sehr kleinen (0.2 µm) bzw. zu sehr großen Formen einen Fraßschutz der Bakteriengemeinschaft vor Protozoen darstellen (GÜDE 1989).

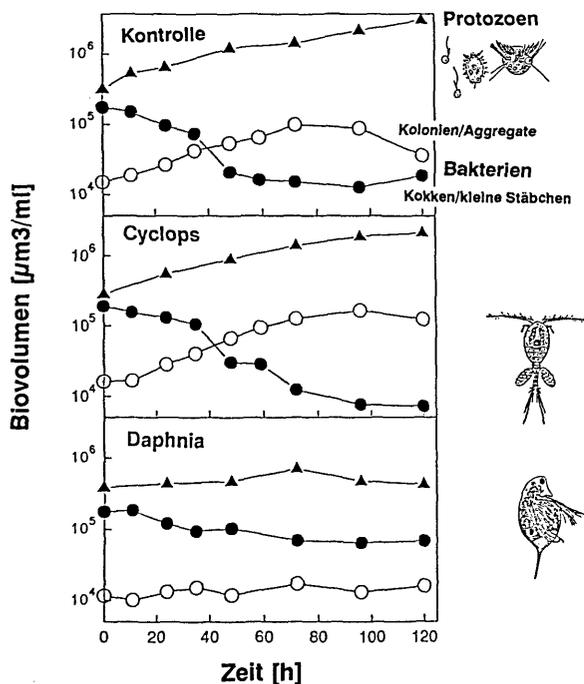


Abb. 24: Zeitliche Veränderungen der Biomassen von Protozoen (Dreiecke) und Bakterien in Form von Kolonien oder Aggregaten (leere Kreise) und in Form von Kokken und kleinen Stäbchen (dunkle Kreise) in Kontrollsäcken mit Biotopwasser (1 m³) ohne Metazooplankton, in Säcken mit Cyclopidenbesatz und in Säcken mit Daphnienbesatz (nach JÜRGENS et al. 1994).

5.2 Wechselbeziehungen der Protozoen mit Algen

Fast alle Veränderungen im Verständnis des Stoffhaushaltes des Pelagials von Binnengewässern, die sich durch die Untersuchungen am mikrobiellen Nahrungsgewebe ergeben haben, beziehen sich auf die Rolle des Picoplanktons (GÜDE 1989). Aber, wie bei der Besprechung der verschiedenen Protozoengruppen bereits angedeutet wurde, müssen nicht nur bakterivore Protozoen als wichtiges Glied im mikrobiellen Nahrungsgewebe eine veränderte Wertung bezüglich ihrer Bedeutung im mikrobiellen Nahrungsgewebe erfahren, sondern die Rolle der herbivoren Komponenten des Protozooplanktons hat ebenfalls eine veränderte Wertung verdient. Das traditionell berücksichtigte Protozooplankton von Routineuntersuchungen in Seen hat sich bis jetzt fast immer auf Ciliaten beschränkt. Und

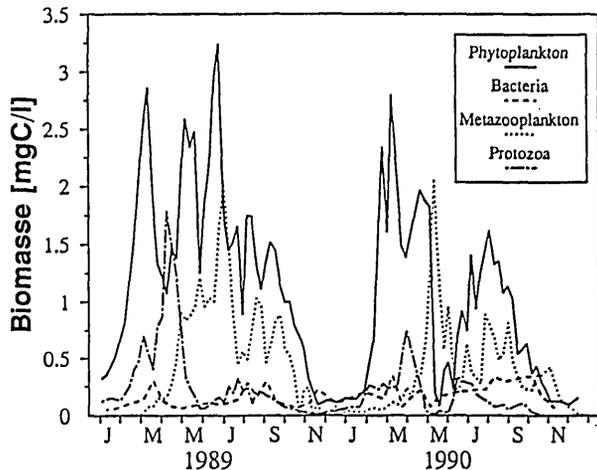
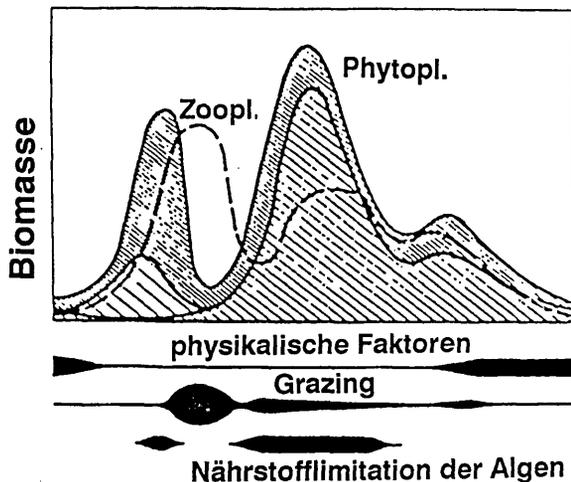


Abb. 25: Links: Schema der jahreszeitlichen Veränderungen in der Biomasse von Phytoplankton und Zooplankton und den das Phytoplankton regulierenden Faktoren (nach SOMMER et al. 1986). Rechts: Saisonale Veränderungen der Biomasse der Planktonkomponenten im Müggelsee (nach NIXDORF & ARNDT 1993).

auch bei den Ciliaten sind zumindest früher Nanociliaten häufig unberücksichtigt geblieben. Vor allem im Frühjahrsplankton sind diese Nanociliaten in den meisten Gewässern sicher vorwiegend herbivor. Eine zweite zusätzliche (im Vergleich zu Vorstellungen vor 10 Jahren) nanophage Komponente, sind heterotrophe Nanoflagellaten der Gattung *Kathablepharis*, die im Frühjahr einen bedeutenden Teil der HNF-Biomasse ausmachen können. Die dritte und wohl die wichtigste zusätzliche Komponente sind die heterotrophen Mikroflagellaten. Diese Flagellaten müssen ausnahmslos als überwiegend nanophag eingeordnet werden. Zwar können nach unseren eigenen Untersuchungen mit Hilfe von fluoreszenzmarkierter Tracernahrung die großen Flagellaten sowohl Bakterien als auch autotrophes Picoplankton aufnehmen, die nanophage Ernährung scheint jedoch deutlich zu überwiegen. Auch aus energetischen Gründen dürften Mikroflagellaten nicht in der Lage sein, über Picoplankton ihren Energiebedarf zu decken (FENCHEL 1986). Fast alle Arten von Algen wurden in Nahrungsvakuolen von großen farblosen Chrysophyceen und Dinoflagellaten registriert. Die Umsatzraten der Mikroflagellaten dürften gleich oder höher als für die koexistierenden Ciliaten liegen (CARRICK et al. 1992). Eine Abschätzung für den Müggelsee ergab, daß herbivore Mikroflagellaten und Ciliaten zusammen durchaus eine ebenso große Algenkonsumtion im Frühjahr erreichen können wie Metazoen im Sommer (Abb. 23 oben; ARNDT

et al. 1993). Die Fraßraten der Protozoen lagen in der gleichen Größenordnung wie die Primärproduktion, und bei einer genauen Analyse der Algenbiomasse findet man auch eine diesbezügliche Reaktion durch gleichlaufende Minima. Daß Protozoen kein Klarwasserstadium verursachen ist sicher nicht verwunderlich, denn im Frühjahr sind die Algen gut mit Nährstoffen versorgt, zudem werden die Nährstoffe schnell wieder an die Algen zurückgeführt. Außerdem dürfte die Aufnahme der Protozoen deutlich selektiver sein als zum Beispiel die der Daphnien. Es läßt sich in Anbetracht des möglichen hohen Fraßdruckes folgern, daß auch die Algen eine Anpassung zeigen sollten. Dazu ist jedoch die detaillierte Kenntnis der Nahrungsauswahl notwendig. Hierüber weiß man aber noch sehr wenig.

Die generelle Bedeutung der zusätzlichen nanophagen Komponenten des Planktons vor allem im Frühjahr legt nahe, die Beschreibung der Sukzession der Planktongemeinschaften in Seen im PEG-Modell (SOMMER et al. 1986) in Frage zu stellen. Gemäß dem Modell kann die erste Frühjahrsblüte der Algen relativ unlimitiert wachsen und wird erst von den am Ende der Frühjahrsblüte zahlreichen Zooplanktern (gemeint sind vorwiegend Metazoen) nennenswert konsumiert. Abbildung 25 zeigt eine Gegenüberstellung der Daten von 1989 und 1990 für die verschiedenen Planktonkomponenten aus dem Müggel-

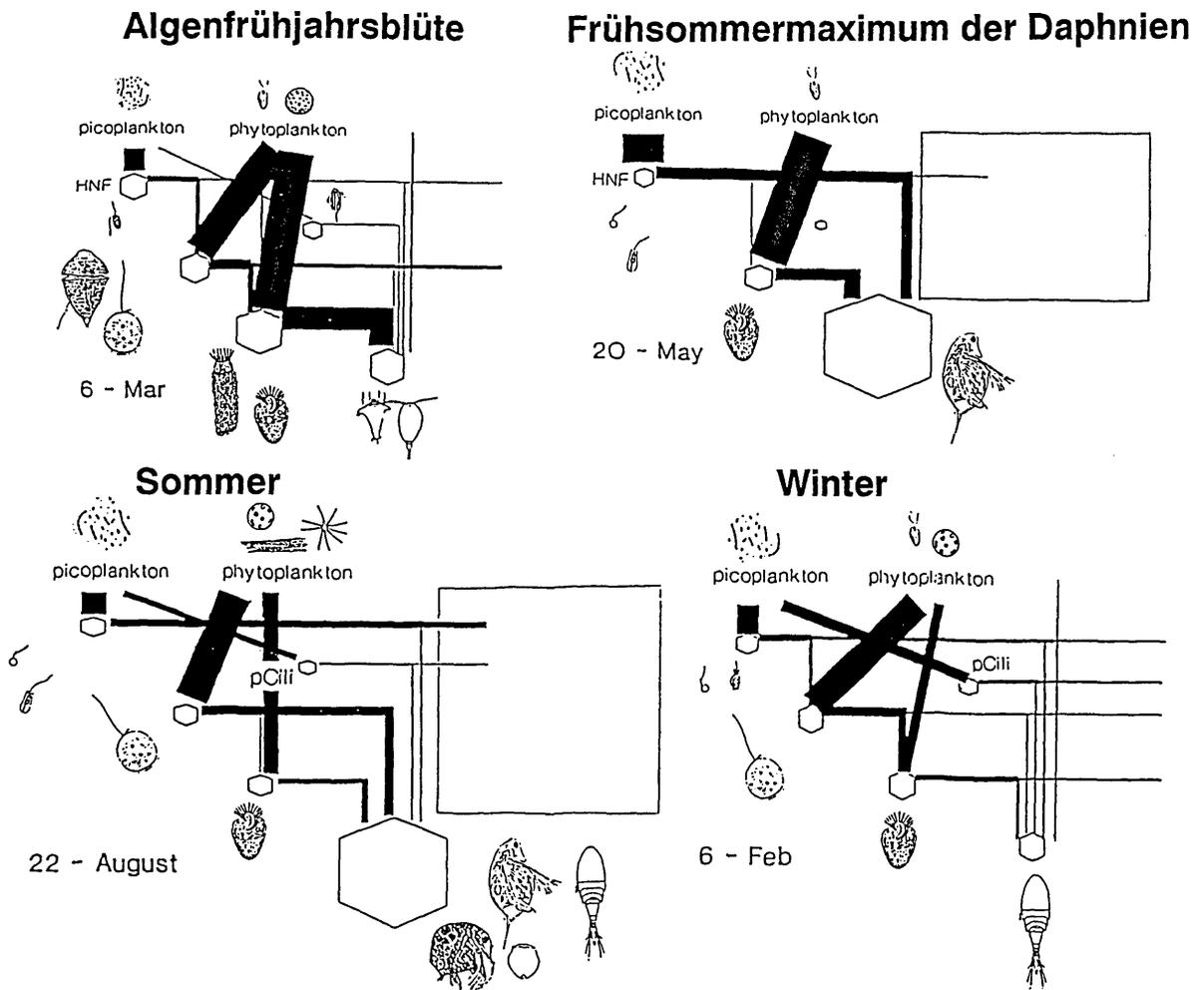


Abb. 26: Abschätzung des Kohlenstoffflusses über das mikrobielle Nahrungsgewebe im Berliner Müggelsee. Basis sind Fraktionierungsexperimente mit der „presence/absence“-Methode unter in situ Bedingungen; pCili = picophage Ciliaten; nach ARNDT (1990).

see (NIXDORF & ARNDT 1993) mit dem PEG-Modell. In beiden Jahren waren Protozoen die Hauptkonsumenten der zeitigen Frühjahrsblüte, 1990 trat ein Klarwasserstadium auf, welches in starkem Maße mit dem Fraßdruck der Metazoen in Verbindung stand. Die hohe Trophie des Müggelsees mag diese Befunde etwas spezifisch erscheinen lassen, aber auch im Bodensee, dem Standard-See des PEG-Modells, wurde von WEISSE et al. (1990) berichtet, daß ca. 50 % der Gesamtprimärproduktion über das mikrobielle Nahrungsgewebe kanalisiert werden. Bei diesen Abschätzungen wurden Mikroflagellaten noch nicht berücksichtigt, aber auch sie sind im Bodensee vor allem im Frühjahr

von Bedeutung (KÜMMERLIN & BÜRGI 1989) und müßten hinsichtlich ihrer Freßaktivität noch zusätzliche Berücksichtigung finden. Die Analyse des Vergleichs von Proto- und Metazooplanktonbiomassen im Frühjahr in sehr verschiedenen norddeutschen Seen (Abb. 18) zeigte, daß der Anteil des sich vorwiegend aus herbivoren Komponenten zusammensetzenden Protozoo-planktons 20-65 % des Gesamtzooplankton beträgt. Bei deutlich höheren Umsatzraten der Protozoen ist damit in einem großen Spektrum verschiedener Seen damit zu rechnen, daß herbivore Protozoen einen wesentlichen Anteil am Konsum der ersten Frühjahrsblüte haben.

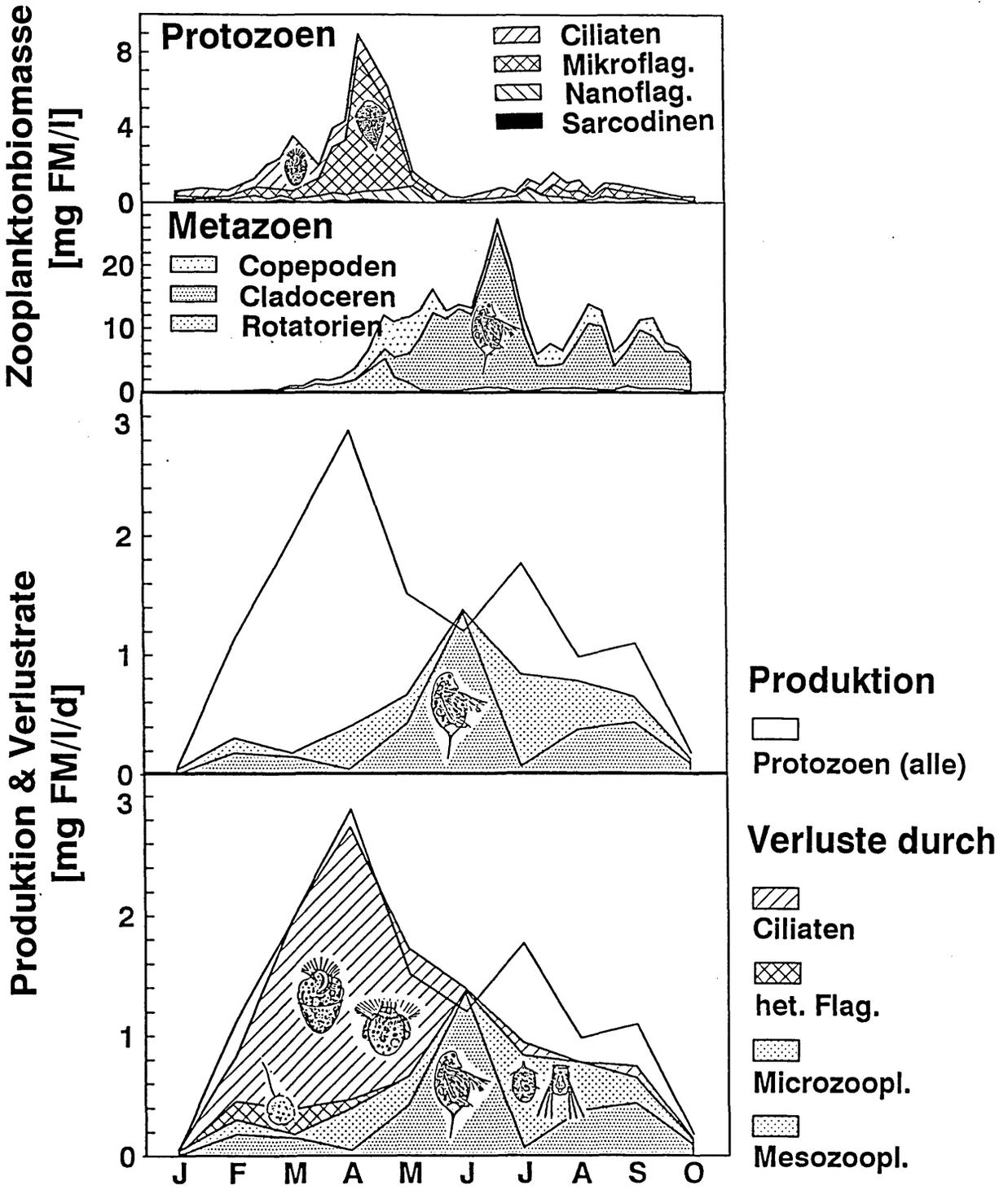


Abb. 27: Oben: Saisonale Veränderungen der Biomasse der wichtigen Gruppen der Protozoen und Metazoen im Müggelsee. Unten: Gegenüberstellung der Produktion des Protozooplanktons mit den Verlusten durch Gegenwart von Ciliaten, Mikroflagellaten, bzw. Mikro- und Mesozooplankton (>100 µm) im Müggelsee, Berlin (ARNDT in Vorb.).

5.3 Wechselbeziehungen zwischen den Protozoen

Freilanduntersuchungen zu Protozoen-Protozoen-Interaktionen gibt es bis heute nur wenig. WEISSE (1991) konnte mit Hilfe der Verdünnungsmethode für heterotrophe Nanoflagellaten des Bodensees zeigen, daß Ciliaten und während des Frühsommers die Metazoen die Hauptkonsumenten der Flagellaten sind. Im Müggelsee haben wir bezüglich der Interaktionen im Protozooplankton Experimente mit sehr verschiedenen Planktonfraktionen in einem Größenbereich von 5-100 µm durchgeführt. Mit der „presence/absence“-Methode wurde versucht, die wesentlichen Stoffflüsse innerhalb der Planktongemeinschaft grob zu quantifizieren (Abb. 26; ARNDT 1990). In Abbildung 27 werden die Verluste der Produktion der Protozoen jeweils in der Abwesenheit von Räubern den Verlusten, die durch die Präsenz der jeweiligen Räuber entstehen, gegenübergestellt. Wenn auch diese Fraktionierungsexperimente nur grobe Aussagen bezüglich des Stoffflusses zulassen, so wird jedoch deutlich, daß im Winter und während der Frühjahrsblüte die HNF-Produktion fast vollständig von nanophagen Ciliaten und vor allem von Mikroflagellaten konsumiert wird (Abb. 26). Ciliaten fungieren möglicherweise als die Hauptkonsumenten der Mikroflagellaten (vor allem Chrysophyceen). Es scheint, daß heterotrophe Mikroflagellaten wesentlich zu den Verlusten der Nanoflagellaten beitragen. Bei detaillierteren Untersuchungen traten sogar durch Präsenz großer Nanoflagellaten (z. B. *Kathablepharis*) Verluste der kleinen Nanoflagellaten auf. Dies zeigt, wie eng die Aktivität der Komponenten des mikrobiellen Nahrungsgewebes miteinander verknüpft sein kann. Bei nennenswerten Abundanzen von Metazoen im Frühsommer erlangen Protozoeninteraktionen eine völlig untergeordnete Bedeutung. Ähnlich wie bei den Wechselwirkungen zum Phytoplankton und zu den Bakterien kann die Winter-Frühjahrs-Phase mit einer Dominanz der Protozoenregulation durch Protozoen mit der sommerlichen Phase der Dominanz der Regulation durch Metazoen abwechseln. Möglicherweise laufen in anderen Gewässern ähnliche Stoffflüsse ab, denn die Struktur des Zooplanktons in verschiedenen norddeutschen Gewässern ist durchaus vergleichbar (Abb. 18). Zu diesem Problemkreis sind detailliertere Experimente z. B. unter Einsatz von Tracernahrung notwendig.

6 Verknüpfung zwischen mikrobiellen und makrobiellen Nahrungsgeweben

6.1 Metazoen als Konsumenten der Komponenten des mikrobiellen Nahrungsgewebes

In den vorangegangenen Abschnitten wurde bereits mehrfach auf die Bedeutung der Metazoen als Konsumenten der Protozoen hingewiesen. Im „Loop“-Konzept, obwohl damals noch kaum untersucht, wurde davon ausgegangen, daß Metazoen vor allem die größeren Protozoen, die Ciliaten als Nahrung nutzen. Im marinen Bereich schien dies bei der großen Bedeutung der Copepoden plausibel, inzwischen haben detaillierte Untersuchungen diese Annahme des marinen „Loop“-Konzeptes auch bestätigt (STOECKER & CAPUZZO 1990). In Süßgewässern dominieren allerdings häufig Mikrofiltrierer unter den Metazoen. Diese Mikrofiltrierer können ein breites Spektrum von Nahrungsorganismen konsumieren, darunter fast alle Komponenten des mikrobiellen Nahrungsgewebes (für Übersichten siehe SANDERS & WICKHAM 1993; ARNDT 1993b; JÜRGENS 1994). In Abbildung 28 ist die relative Filtrierrate von verschiedenen Typen der Metazoen hinsichtlich der Aufnahme der verschiedenen Komponenten des mikrobiellen Nahrungsgewebes (ein Cocktail aus kultivierten Organismen als Modellnahrung) vergleichend dargestellt. Man muß zwischen Mikrofiltrierern, wie den meisten Cladoceren und vielen Rotatorien, und Greifern, wie Cyclopoiden, unterscheiden. Mikrofiltrierer nehmen größere Bakterien, heterotrophe Nano- und Mikroflagellaten (im Beispiel: *Spumella*, *Bodo*, *Paraphysomonas*) sowie kleine Ciliaten (*Cyclidium*, 20 µm) mit ähnlicher Effizienz auf wie die Algen (im Beispiel Einzelzellen von *Scenedesmus*), mit denen die Metazoen kultiviert wurden. Große Ciliaten (im Beispiel: *Colpoda*) werden im Vergleich zu den kleineren Protozoen nur in geringem Maße konsumiert, obwohl bekannt ist, daß bei deren Vorhandensein auch sehr große Formen (> 150 µm) z. B. von Daphnien aufgenommen werden können (TEZUKA 1974; PORTER et al. 1979). Demgegenüber zeigten die Greifer ein entgegengesetztes Aufnahmeverhalten, sie konsumierten mit großer Präferenz die Ciliaten und nahmen heterotrophe Flagellaten nur in geringem Maße auf. Die Struktur des Metazooplanktons dürfte damit einen ganz

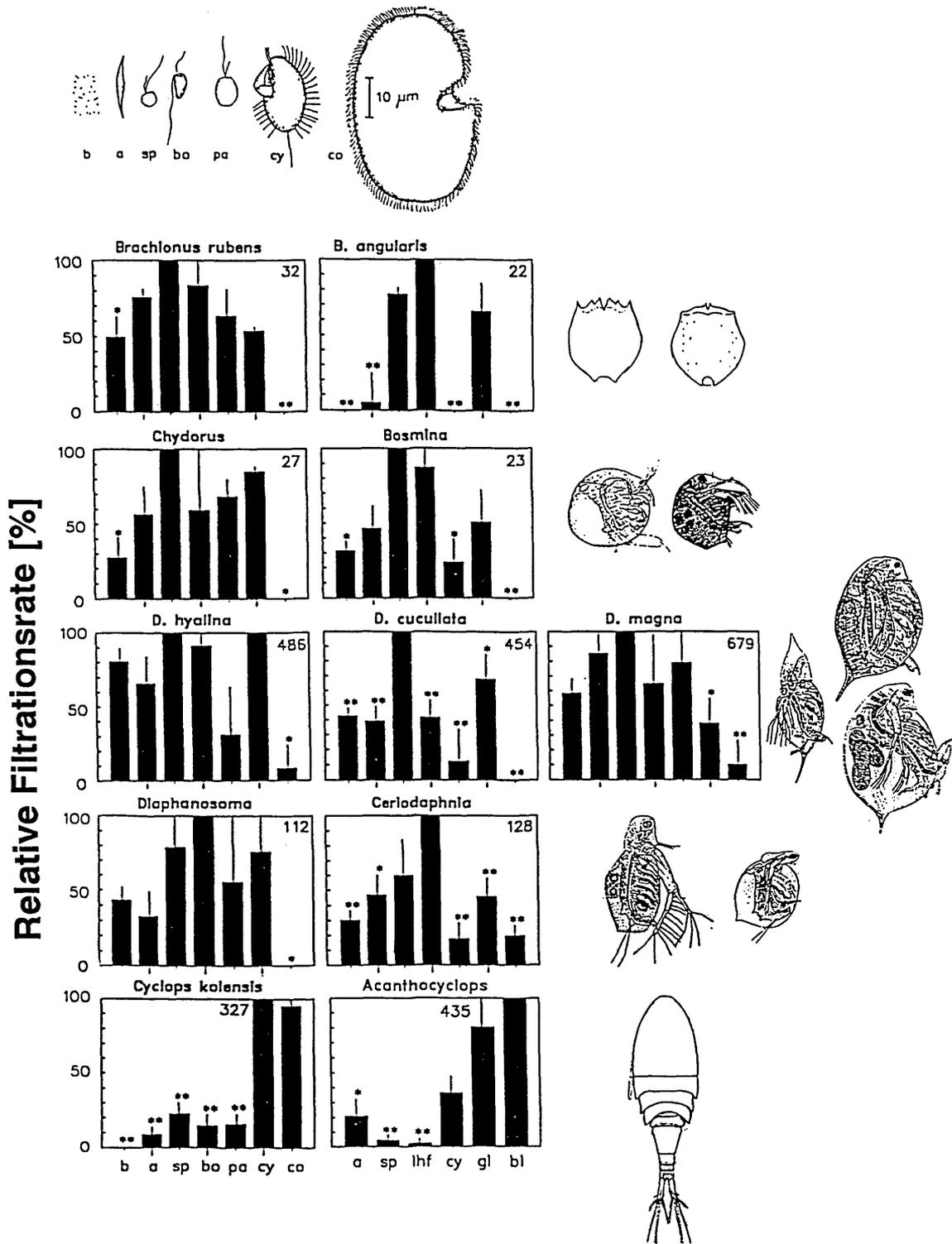


Abb. 28: Relative Filtrierate verschiedener Zooplankter bezüglich einem Nahrungscocktail bestehend aus Bakterien, *Scenedesmus*, den heterotrophen Flagellaten der Gattungen *Spumella*, *Bodo* und *Paraphysomonas*, und den Ciliaten *Cyclidium* und *Colpoda*. Dünne Linien bezeichnen Standardabweichungen, die Zahl jeweils rechts oben in den Graphiken bezeichnet die maximale Filtrierate in $\mu\text{l}/\text{ind}/\text{h}$; nach ARNDT, JÜRGENS & ZIMMERMANN (in Vorb.).

wesentlichen Einfluß auf die Zusammensetzung und damit die Funktion des mikrobiellen Nahrungsgewebes haben. Eine experimentelle Bestätigung dieser Hypothese ist in Abbildung 24 veranschaulicht. Die Unterschiede in der Metazooplanktongemeinschaft, vermittelt über unterschiedliche Fraßdrücke auf die Protozoen, lassen sich bis auf das Niveau der Bakterien dokumentieren. In der Wirkung der verschiedenen Mikrofiltrierer können durchaus Unterschiede in der Beeinflussung des mikrobiellen Nahrungsgewebes auftreten. So können effektive, relativ unselektive Filtrierer wie die Daphnien das gesamte mikrobielle Nahrungsgewebe unterdrücken (GÜDE 1989; JÜRGENS 1994). Weniger effektive Filtrierer (wie einige Rädertiere) hingegen können selbst bei sehr hohen Abundanzen den Bestand an Protozoen nicht nennenswert reduzieren, da die Konsumtion bezüglich kleiner und schnell wachsender Protozoen deren Produktion nicht erreicht. Man muß aber bei Verallgemeinerungen gerade bei Rädertieren sehr vorsichtig sein, denn einige Rädertiere haben sich als Spezialisten für den Konsum von Protozoen erwiesen. Man kann davon ausgehen, daß die Berücksichtigung der Protozoen als Nahrung für die Metazoen deren verfügbare Nahrungsgrundlage etwa um 1/10 erhöht. Somit sind zwar die Metazoen als Räuber für die Protozoen wichtig, Protozoen scheinen zumindest im Sommer aber nur von untergeordneter Bedeutung als Nahrung für die Metazoen zu sein. Hier gibt es aber wichtige Ausnahmen. So scheinen Cyclopiden und einige Rotatorien des Winter- und Frühjahrsplanktons speziell an die Aufnahme von Protozoen angepaßt zu sein. Der starke Fraßdruck, den Metazoen auf die Protozoen im Freiland ausüben können, erklärt eine Reihe von Anpassungen der Protozoen wie Gehäuse bei Ciliaten, Kontraktionen (z. B. Peritriche), Anheftung an große Partikel (z. B. Peritriche), springende Bewegungen (z. B. einige Oligotriche) u. a. Bei besonders hohem Fraßdruck durch Daphnien, konnte im Müggelsee die Dominanz von kleinen Chrysoomonaden registriert werden, deren Generationszeit nur 2-4 Stunden betrug, so daß sie durch hohe Wachstumsraten in der Lage waren, dem Fraßdruck zu widerstehen. Die Frage, inwieweit nanophage Protozoen und Metazoen miteinander um Nahrungsressourcen konkurrieren, kann mit dem heute zur Verfügung stehenden Datenmaterial noch nicht entschieden werden, denn fast in jedem Falle dürften die Metazoen auch als Räuber ihrer möglichen Konkurrenten fungieren.

6.2 Metazoen als Förderer des mikrobiellen Nahrungsgewebes

Untersuchungen in den letzten Jahren bezüglich der Abgabe von gelösten organischen Substanzen (DOC) durch Algen ergaben, daß nur etwa 10 % der Primärproduktion im Mittel an das Umgebungswasser exudiert wird (JUMARS et al. 1989). Das ist deutlich weniger als im ursprünglichen „Loop“-Konzept (25 %) angenommen wurde (AZAM et al. 1983). In dem hypothetischen Schema in Abbildung 29 wurde angenommen, daß vor allem im Frühsommer und Sommer der Hauptteil der Primärproduktion durch Metazoen konsumiert wird, daß schon beim Freßvorgang durch unsauberes Fressen („sloppy feeding“) der Metazoen ein wichtiger Teil des Algenmaterials (bis 20 %) zerstört wird (LAMPERT 1978) und, daß außerdem durch Exkretion des Algenmaterials nach der Darmpassage ein Teil der aufgenommenen Algen dem Nahrungsgewebe im Pelagial wieder zurückgeführt wird. Danach würde dem mikrobiellen Nahrungsgewebe über die Metazoen deutlich mehr organisches Material zur Verfügung gestellt werden, als dies direkt über die Algen durch Exudation erfolgt. Inzwischen haben Untersuchungen an Daphnien (GÜDE 1988), Copepoden (PEDUZZI & HERNDL 1992) und Rotatorien (ARNDT et al. 1992) experimentelle Belege für diese Hypothese erbracht. Man muß demnach heute davon ausgehen, daß „herbivore“ Metazoen nicht nur als Grazer der Protozoen sondern auch als wichtige Förderer des mikrobiellen Nahrungsgewebes wirken können. Es wäre deshalb berechtigt, nicht nur einen „Loop“ zu konstruieren, der organische Substanz von den Algen zu den Komponenten des mikrobiellen Nahrungsgewebes transferiert, sondern auch von den Metazoen zum mikrobiellen Nahrungsgewebe, also in entgegengesetzter Richtung des Stoffflusses (Abb. 21, 29). Diese Befunde belegen die unmittelbare Verknüpfung von Detritus- und Weidenahrungskette“ in pelagischen Ökosystemen.

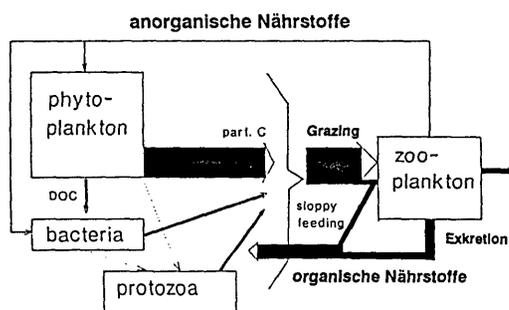


Abb. 29: Hypothetisches Schema der Substratversorgung des mikrobiellen Nahrungsgewebes mit Betonung auf Feedback-Effekte des Metazoengrazings. Nach ARNDT (1993b).

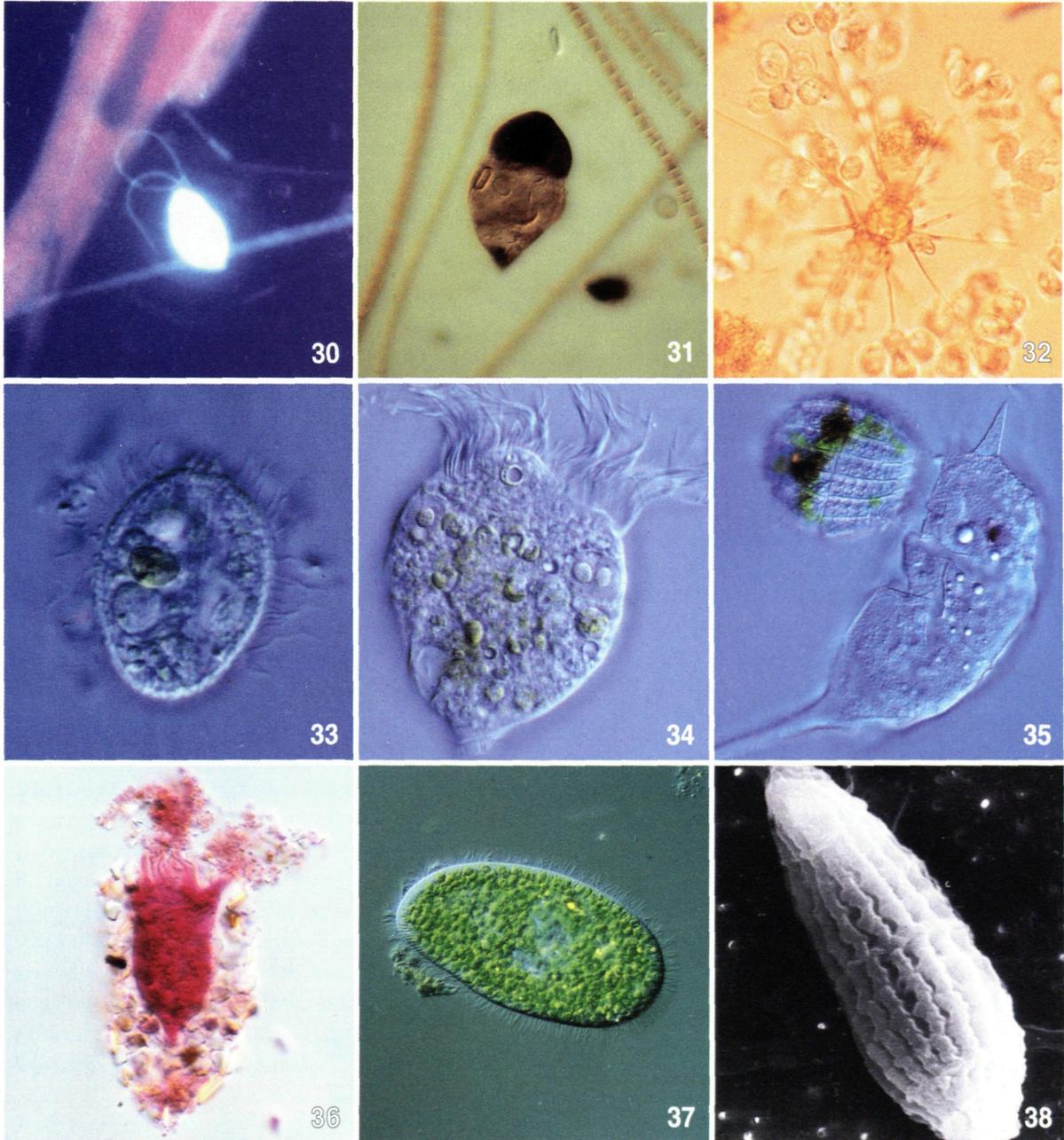


Abb. 30-38. Protozooplankton. 30: Heterotropher Nanoflagellat (nach DAPI-Färbung auf schwarzem Membranfilter, Epifluoreszenzmikroskopie; Foto: K. JÜRGENS). 31: Heterotropher Mikroflagellat (Dinoflagellat *Gymnodinium helveticum*, auf Membranfilter nach der quantitativen Protargolfärbung nach SKIBBE, Foto: G. PFISTER). 32: Heterotropher Nanoflagellat in Kolonien (Choanoflagellat *Codonosiga*, lebend, Foto: J. MATHES). 33: Kleiner prostomer Ciliat *Urotricha furcata* (Lugolfixierung, DIC, Foto: M. SCHÖNBERGER). 34: Oligotricher Ciliat *Strobilidium caudatum* (Lugolfixierung, DIC, Foto: M. SCHÖNBERGER). 35: Prostomer Ciliat *Coleps spetai* (grün: symbiontische Algen; braun: Nahrungsalgen; weidet an totem Rädertier *Keratella cochlearis*; DIC, Foto: M. SCHÖNBERGER). 36: Oligotricher Ciliat *Tintinnopsis cylindrata* (Methylgrünpyronin-Färbung des Tieres in der Hülle; Foto: M. SCHÖNBERGER). 37: *Paramecium bursarium* als Beispiel für Ciliat mit vielen symbiontischen Algen (Lebendfotografie, Foto: F. NEIDL). 38: Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme von *Coleps*.

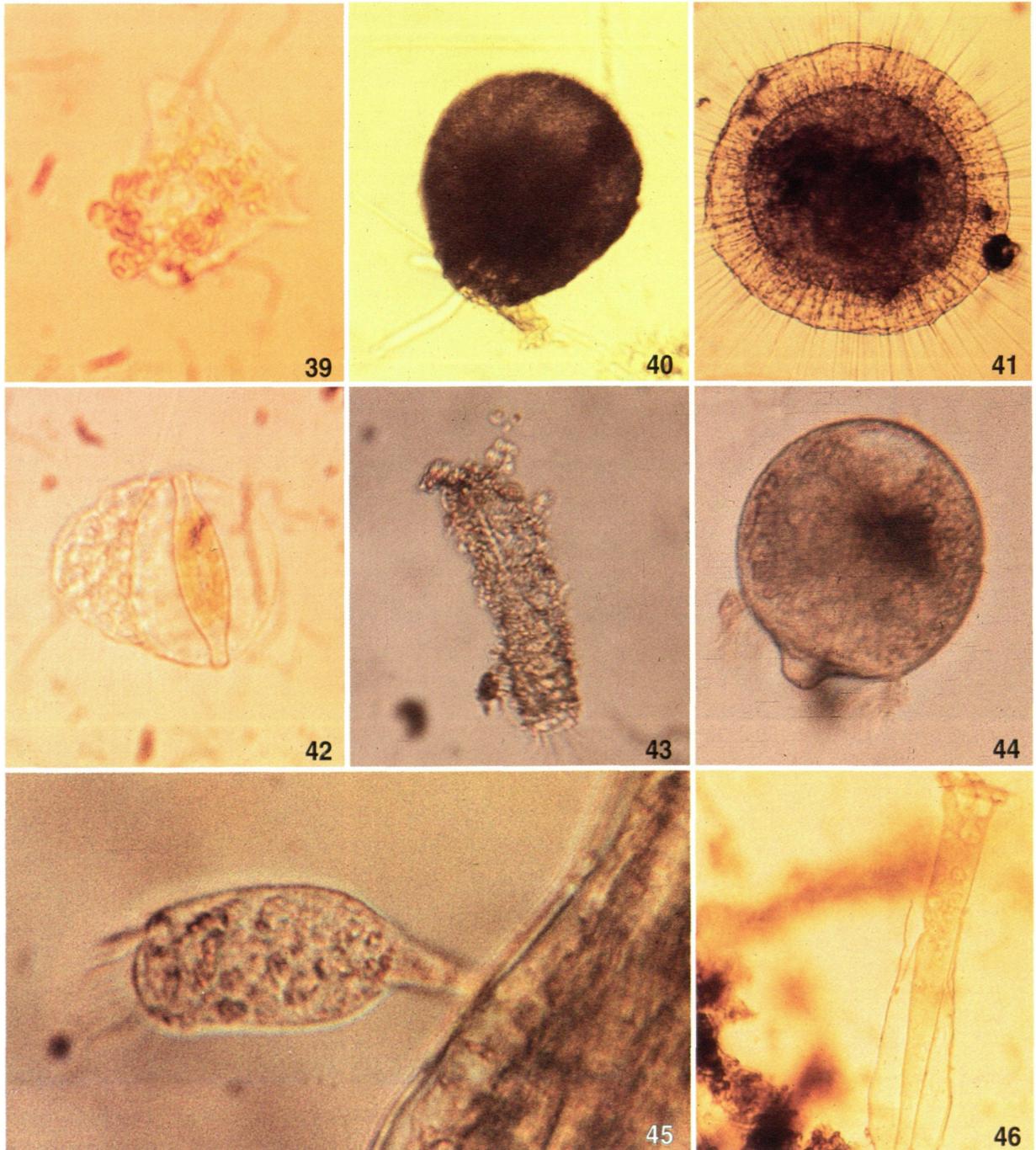


Abb. 39-46. Protozooplankton. 39: Nackte Amöbe aus einer Planktonprobe mit aufgenommenen Algen der Gattung *Synura* (Foto: J. MATHES). 40: Beschaltete Amöbe *Diffugia* aus einer Planktonprobe mit sichtbaren Pseudopodien (Foto: J. MATHES). 41: Heliozoon *Actinosphaerium eichborni* aus einer Planktonprobe (Foto: J. MATHES). 42: Heliozoon *Actinophrys* mit einer Diatomee (*Navicula*) in der Nahrungsvakuole (Foto: J. MATHES). 43: *Tintinnidium* lebend in seiner Hülse (Foto: J. MATHES). 44: Haptorider Ciliat *Monodinium* (Foto: J. MATHES). 45: Peritricher Ciliat (*Epistylis*) auf dem Panzer eines planktischen Copepoden (Foto: J. MATHES). 46: Peritricher Ciliat (*Vaginicola*) auf einer Detritusflocke im Plankton (Foto: J. MATHES).

7 Schlußfolgerungen

Der Anteil der Protozoen an der Zooplanktonbiomasse kann zwischen 2 und 98 % schwanken und variiert mit der Jahreszeit und der Trophie des Gewässers. Im Jahresmittel muß man davon ausgehen, daß ca. 15-50 % der Zooplanktonbiomasse durch Protozoen gebildet werden, wobei man die erheblich höheren Umsatzraten der Protozoen gegenüber den Metazoen zusätzlich berücksichtigen muß (für einen Überblick zu produktionsbiologischen Daten der Protozoen siehe FOISSNER et al. 1992). Die Bedeutung von heterotrophen Mikroflagellaten, die im Durchschnitt etwa ein Drittel der Protozoenbiomasse ausmachen, sowie von Rhizopoden und Actinopoden ist bisher deutlich unterschätzt worden. Ein Teil der heterotrophen Nanoflagellaten (bis 50 % der Biomasse) scheint in verschiedenen Gewässern nicht vorwiegend picophag sondern nanophag zu sein. Während die Bedeutung von picophagen Organismen, d. h. Konsumenten von Bakterien und autotrophen Picoplankton, unter den Protozooplankton bereits seit einigen Jahren bekannt ist, wurde die Bedeutung von nanophagen Organismen, d. h. Konsumenten des Nanoplanktons (etwa mit einer Größe von 2-20 µm), bisher unterschätzt. Im Frühjahrsplankton von Seen der gemäßigten Breiten sowie in Gewässern mit geringem Metazooplanktonanteil können Interaktionen und Energietransfer zwischen den Protozoen eine wichtige Rolle spielen. Bei einer Dominanz effektiver Filtrierer des Metazooplanktons (z. B. Daphnien) kann die Bedeutung der Protozoen im Plankton allerdings stark reduziert werden. Sowohl zwischen Protozoen und anderen Komponenten des mikrobiellen Nahrungsgewebes als auch zwischen Metazoen und Protozoen bestehen in Abhängigkeit von der artlichen Zusammensetzung der Gemeinschaften vielfältige Wechselbeziehungen (Abb. 22, rechts).

Nach heutigem Wissen kann das „Loop“-Konzept die trophischen Wechselbeziehungen im mikrobiellen Nahrungsgewebe nicht mehr hinreichend beschreiben. Eine gewisse Kritik am „Loop“-Konzept wurde bereits verschiedentlich vorgenommen (z. B. SHERR & SHERR 1988), aber die Betrachtung der Protozoen als Träger des Stoffflusses in einer Nahrungskette wurde meist nicht aufgegeben (SHERR & SHERR 1991). Ein Grundgedanke des „Loop“-Konzeptes, daß energiereiche Produkte der DOC-Exudation über die Bakterien und Protozoen an Metazoen übertragen werden, scheint für einige Perioden

im Jahr (Frühjahr) zuzutreffen. Zu anderen Zeiten des Jahres kann jedoch die Substratversorgung der Bakterien über die Fressaktivität nanophager und microphager Metazoen von ebensolcher Bedeutung sein. Eine künstliche Trennung zwischen Weide- und Detritusnahrungs-„Kette“ erscheint für das Verständnis der Funktion des mikrobiellen Nahrungsgewebes nicht länger sinnvoll. Eine effektive Energieübertragung der Algenexudation bzw. des autotrophen Picoplanktons wäre vor allem dann gegeben, wenn sehr wenige trophische Stufen zwischen Picoplankton und Metazooplankton liegen. Viele Metazoen des Süßwassers können Picoplankton direkt aufnehmen, andererseits folgen häufig viele trophische Niveaus der Protozoen aufeinander.

Das Verfolgen der Gedankengänge des „Loop“-Konzeptes dürfte die Ursache dafür sein, daß die Bedeutung der Protozoen als Konsumenten des Phytoplanktons bisher meist unterschätzt wurde. Viele Protozoen sind in der Lage, Nahrungspartikel in der Größe der eigenen Körpergröße aufzunehmen. Vor allem solche Protozoen ohne effektive Filtrationsorganellen sind bei seltener Chance des Kontaktes mit geeigneten Nahrungsorganismen darauf angewiesen, große Partikel aufzunehmen. Bei großen heterotrophen Flagellaten scheint dies sogar die Regel zu sein. Das „Loop“-Konzept hat aber eine sehr wichtige Funktion beim Aufwerfen neuer Fragestellungen bezüglich der Rolle von Protozoen im Pelagial gehabt. Nahrungsketten dürften für die Beschreibung der Funktion pelagischer Ökosysteme ebenso auf lange Sicht nicht erfolversprechend sein. Auch hier gibt es Ausnahmen. So läßt sich das Nahrungsgewebe bei Daphnien-Dominanz gut mit aufeinanderfolgenden Top-down-Effekten beschreiben. Aber wie bereits erwähnt wurde, sind solche Perioden meist nur von begrenzter Zeitdauer und dürften nur ausnahmsweise für den gesamten Jahresverlauf charakteristisch sein. Häufig werden in theoretischen Überlegungen hinsichtlich der Analyse von trophischen Niveaus die Protozoen außer Acht gelassen. Es muß jedoch bedacht werden, daß beispielsweise ein räuberischer Ciliat auf dem gleichen trophischen Niveau wie ein Fisch angesiedelt werden kann, selbst die Bedeutung hinsichtlich Biomasse und Stofffluß kann vergleichbar sein. Eine Diskussion, ob in Abhängigkeit von der Trophie vier oder fünf trophische Niveaus möglich sind, wobei das vierte und fünfte Niveau planktivore und piscivore Fische darstellen (z. B. PERSSON et al. 1992), scheint mit dem Hintergrund der komplexen

Vernetzung mikrobieller und makrobieller Nahrungsgewebe und deren Bedeutung für den Stoffumsatz wenig sinnvoll. Diese Auffassungen werden künftig sicher dem gewachsenen Verständnis der Verknüpfung der sehr verschiedenen Komponenten pelagischer Nahrungsgewebe weichen müssen. Glücklicherweise mehren sich kritische Stimmen (z. B. DEMELO et al. 1992) hinsichtlich der Theorie der „trophischen Kaskade“ (CARPENTER et al. 1985), d. h., daß Räuber die Abundanz ihrer Beute, die wiederum die Abundanz ihrer Beute bestimmen (u.s.w.). Es wurde zwar versucht, auch Protozoen in diese Hypothese aufzunehmen, aber mit wenig Erfolg (PACE 1993), dies würde nur gelingen, wenn man die Protozoen als ein trophisches Niveau betrachtet. Wichtig wäre es, in Zukunft zu einer Verknüpfung der verschiedenen Konzepte zu kommen. Denn die meisten Konzepte treffen für bestimmte Teile der Planktongemeinschaft oder Zeiträume zu. Um die Vielschichtigkeit der mikrobiellen und makrobiellen Interaktionen in ihrem gesamten Umfang nicht aus dem Blickfeld zu verlieren, wäre es angebracht, die Protozoen in die traditionellen Vorstellungen als gleichberechtigte Komponenten einzubeziehen. Dabei sollten einzelne Komponenten nicht überbetont werden, um den Blick für neue Erkenntnisse nicht zu verstellen.

Es wird in Zukunft nach den relativ groben Analysen der taxonomischen Struktur des Mikroplanktons wieder verstärkt notwendig sein, die Spezifika der einzelnen Arten, wie es für die Metazoen selbstverständlich ist, mehr zu berücksichtigen. Die Ciliaten-Atlanten von FOISSNER et al. (1991, 1992) bilden für die Wimpertiere schon eine wesentliche Basis. Künftig werden sicher stärker ausgereifte molekularbiologische Verfahren, die Verwendung neuer mikroskopischer Techniken (z. B. Confovale Laser-Scanning-Mikroskopie) und andere Mikro-Methoden diese mehr taxonomisch-ökologisch orientierten Untersuchungen vereinfachen. Sie sind für ein umfassendes Verständnis der bisher mehr prozeßorientierten Untersuchungen eine wesentliche Ergänzung. Obwohl auch hier vor allem noch mehr produktionsbiologische Untersuchungen an Protozooplanktern notwendig sind, um deren relative Bedeutung für den Stoffhaushalt noch besser zu charakterisieren. Insbesondere die Bakterien-Protozoen-Interaktionen werden sicher mit molekularbiologischen Methoden künftig eine wesentlich größere Aufklärung erfahren. Für eine detailliertere Analyse der Funktion der Protozoen im Pelagial erscheint es in Zukunft auch wichtig, die an Partikel

gebundene Protozoenaktivität besser zu analysieren, und auch die Wechselwirkungen zwischen Protozoengemeinschaften unterschiedlicher vertikaler Schichten (z. B. Epilimnion, Hypolimnion, Benthos) genauer zu untersuchen.

8 Danksagung

Frau Dr. Erna AESCHT vom Biologiezentrum des Oberösterreichischen Landesmuseum sei an dieser Stelle für die Kooperation bei der Erstellung dieses Beitrages zum Geleit für die Ausstellung „Die Urtiere – eine verborgene Welt“ herzlich gedankt. Frau Margit SCHÖNBERGER (Illmitz), Frau Monika SALBRECHTER (Mondsee), Herrn Jürgen MATHES (Schwerin), Herrn Klaus JÜRGENS (Plön), Herrn Gerald PFISTER (Mondsee), Herrn Dr. Franz NEIDL (Mondsee) und Herrn Prof. Dr. Arnold NAUWERCK (Mondsee) bin ich für die zur Verfügungstellung von Abbildungen sowie vielen hilfreichen Diskussionen und Anregungen zu besonderem Dank verpflichtet.

9 Literatur

- ARNDT H. (1990) Das pelagische „microbial web“ in einem eutrophen Flachsee: Jahreszeitliche Unterschiede in der Wechselwirkung zwischen Proto- und Metazooplankton. Deutsche Gesellschaft für Limnologie, Erweiterte Zusammenfassungen der Jahrestagung 1990, 112-116.
- ARNDT H. (1993a) A critical review of the importance of rhizopods (naked and testate amoebae) and actinopods (heliozoa) in lake plankton. *Mar. Microb. Food Webs*, in Druck.
- ARNDT H. (1993b) Rotifers as predators on components of the microbial web (bacteria, heterotrophic flagellates, ciliates) – a review. *Hydrobiologia* 255/256, 231-246.
- ARNDT H. (1993c) Seasonal changes in the composition of heterotrophic flagellates in a shallow eutrophic lake. Abstract, Workshop of the Plankton Ecology Group on „Protozooplankton Ecology – Methods & Seasonal Successions“, Mondsee/Austria, 13-18 April 1993.
- ARNDT H. & MATHES J. (1991) Large heterotrophic flagellates form a significant part of protozooplankton biomass in lakes and rivers. *Ophelia* 33, 225-234.
- ARNDT H & NIXDORF B. (1991) Spring clear-water phase in an eutrophic lake: Control by herbivorous zooplankton enhanced by grazing on components of the microbial web. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24, 879-883.

- ARNDT H., GÜDE H., MACEK M. & ROTHHAUPT K. O. (1992) Chemostats used to model the microbial food web: evidence for the feedback effect of herbivorous metazoans. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* **37**, 187-194.
- ARNDT H., KROCKER 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.
- AZAM F., FENCHEL T., FIELD J. G., GRAY J. S., MEYER-REIL L.-A. & THINGSTAD F. (1983) The ecological role of water-column microbes in the sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **10**, 257-263.
- BEAVER J. R. & CRISMAN T. L. (1989) The role of ciliated protozoa in pelagic freshwater ecosystems. *Microb. Ecol.* **17**, 111-136.
- BERNINGER U.-G., FINLAY B. J. & CANTER H. M. (1986) The spatial distribution and ecology of zoochlorellae-bearing ciliates in a productive pond. *J. Protozool.* **33**, 557-563.
- BERNINGER U.-G., FINLAY B. J. & KUUPPO-LEINIKKI P. (1991) Protozoan control of bacterial abundances in freshwater. *Limnol. Oceanogr.* **36**, 139-147.
- BIRD D. F. & KALFF J. (1986) Bacterial grazing by planktonic lake algae. *Science* **231**, 493-495.
- BOTTRELL H., DUNCAN H. A., GLIWICZ Z. M., GRYGIEREK E., HERZIG A., HILLBRICHT-ILKOWSKA A., KURASAWA H., LARSSON P. & WEGLENSKA T. (1976) A review of some problems in zooplankton production studies. *Norw. J. Zool.* **24**, 419-456.
- CANTER H. M. & LUND J. W. G. (1968) The importance of Protozoa in controlling the abundance of planktonic algae in lakes. *Proc. Linn. Soc. Lond.* **179**, 203-219.
- CARON D. A. (1983) Technique for enumeration of heterotrophic and phototrophic nanoplankton, using epifluorescence microscopy, and comparison with other procedures. *Appl. Environ. Microbiol.* **46**, 491-498.
- CARPENTER S. R., KITCHELL J. F. & HODGSON J. R. (1985) Cascading trophic interactions and lake productivity. *BioScience* **35**, 634-639.
- CARRICK H. J., FAHNENSTIEL G. L., STOERMER E. F. & WETZEL R. G. (1991) The importance of zooplankton-protozoan trophic couplings in Lake Michigan. *Limnol. Oceanogr.* **36**, 1335-1345.
- CARRICK H. J., FAHNENSTIEL G. L. & TAYLOR W. D. (1992) Growth and production of planktonic protozoa in Lake Michigan: In situ versus in vitro comparisons and importance to food web dynamics. *Limnol. Oceanogr.* **37**, 1221-1235.
- COOK W. L., AHEARN D. G., REINHARDT D. J. & REIBER R. J. (1974) Blooms of an algalivorous amoeba associated with *Anabaena* in a freshwater lake. *Water, Air, Soil Pollution* **3**, 71-80.
- DEMELO R., FRANCE R. & MCQUEEN D. J. (1992) Biomanipulation: Hit or myth? *Limnol. Oceanogr.* **37**, 192-207.
- FENCHEL T. (1986) The ecology of heterotrophic flagellates. In MARSHALL K. C. (Ed.): *Advances in Microbial Ecology*. Plenum Press, New York, 57-97.
- FENCHEL T. & FINLAY B. J. (1991) The biology of free-living anaerobic ciliates. *Europ. J. Protistol.* **26**, 201-215.
- FINLAY B. J. (1990) Physiological ecology of free-living Protozoa. In MARSHALL K. C. (Ed.): *Advances in Microbial Ecology*. Plenum Publishing Corporation, New York, 1-35.
- FOISSNER W. (1982) Ciliaten als Leitformen der Wasserqualität – aktuelle Probleme aus taxonomischer Sicht. *Decheniana-Beihefte* **26**, 105-110.
- FOISSNER W. (1991) Basic light and scanning electron microscopic methods for taxonomic studies of ciliated protozoa. *Europ. J. Protistol.* **27**, 313-330.
- FOISSNER W. (1994) Progress in taxonomy of planktonic freshwater ciliates. *Mar. Microb. Food Webs*, in Druck.
- FOISSNER W., BLATTERER H., BERGER H. & KOHMANN F. (1991) Taxonomische und ökologische Revision der Ciliaten des Saprobiensystem – Band I: Cytrophorida, Oligotrichida, Hypotrichia, Colpodea. *Informationsberichte des Bayer. Landesamtes für Wasserwirtschaft, Heft 1/91*, 478 pp.
- FOISSNER W., BERGER H. & KOHMANN F. (1992) Taxonomische und ökologische Revision der Ciliaten des Saprobiensystems – Band II. Peritrichia, Heterotrichida, Odontostomatida. *Informationsberichte des Bayer. Landesamtes für Wasserwirtschaft, Heft 5/92*, 502 pp.
- GAUSE G. F. (1934) *The Struggle for Existence*. Williams & Wilkins Company Baltimore.
- GELLER W., BERBEROVIC R., GAEDKE U., MÜLLER H., PAULI H.-R., TILZER M. M. & WEISSE T. (1991) Relations among the components of autotrophic and heterotrophic plankton during the seasonal cycle (1987) in Lake Constance. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **24**, 831-836.
- GROSSART H.-P. & SIMON M. (1993) Limnetic macroscopic organic aggregates (lake snow): Occurrence, characteristics, and microbial dynamics in Lake Constance. *Limnol. Oceanogr.* **38**, 532-564.
- GÜDE H. (1988) Direct and indirect influences of crustacean zooplankton on bacterioplankton of Lake Constance. *Hydrobiologia* **159**, 63-73.
- GÜDE H. (1989) The role of grazing on bacteria in plankton succession. In SOMMER U. (Ed.): *Plankton Ecology: Succession in Plankton Communities*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 337-364.
- HANSEN P. J. (1991) Quantitative importance and trophic role of heterotrophic dinoflagellates in a coastal pelagial food web. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **73**, 253-261.
- JONES R. I. (1994) Mixotrophy in planktonic protists as a spectrum of nutritional strategies. *Mar. Microb. Food Webs*, in Druck.
- JÜRGENS K. (1994) Impact of *Daphnia* on planktonic microbial food webs – a review. *Mar. Microb. Food Webs*, in Druck.
- JÜRGENS K., ARNDT H. & ROTHHAUPT K. O. (1994) Zooplankton mediated changes of bacterial community structure. *Microb. Ecol.*, in Druck.
- JUMARS P. A., PENRY D. L., BAROSS J. A., PERRY M. J. & FROST B. W. (1989) Closing the microbial loop: dissolved carbon pathway to heterotrophic bacteria from incomplete ingestion, digestion and absorption in animals. *Deep-Sea Res.* **36**, 483-495.
- KÜMMERLIN R. & BÜRGI H.-R. (1989) Die langjährige Entwicklung des Phytoplanktons im Bodensee (1961-1986). *Ber. Int. Gewässerschutzkomm. Bodensee* **39**, 1-175.
- LAMPERT W. (1978) Release of dissolved organic carbon by grazing zooplankton. *Limnol. Oceanogr.* **23**, 831-834.

- LAYBOURN-PARRY J., OLVER J., ROGERSON A. & DUVERGE P. L. (1990) The temporal and spatial patterns of protozooplankton abundance in a eutrophic temperate lake. *Hydrobiologia* 203, 99-110.
- MACEK M., HARTMAN P. & SKOPOVA I. (1994) Participation of a specific substrate degrading strain in the mixed bacteria culture as the result of ciliate grazing. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, eingereicht.
- MATHES J. & ARNDT H. (1994) Biomass and composition of protozooplankton in relation to lake trophy in north German lakes. *Mar. Microb. Food Webs*, in Druck.
- MÜLLER H. (1991) *Pseudobalanion planctonicum* (Ciliophora, Prostomatida): ecological significance of an algivorous nanociliate in a deep mesoeutrophic lake. *J. Plankt. Res.* 13, 247-262.
- MÜLLER H., GELLER W. & SCHÖNE A. (1991a) Pelagic ciliates in Lake Constance: comparison of epilimnion and hypolimnion. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24, 846-849.
- MÜLLER H., SCHÖNE A., PINTO-COELHO R. M., SCHWEIZER A. & WEISSE T. (1991b) Seasonal succession of ciliates in Lake Constance. *Microb. Ecol.* 21, 119-138.
- NAUWERCK A. (1963) Die Beziehungen zwischen Zooplankton und Phytoplankton im See Erken. *Symb. Bot. Upsal.* 17, 1-163.
- NAUWERCK A. (1992) Limnologie als Seenkunde – gestern, heute und morgen. *Veröffentlichungen der Kommission für Humanökologie. Verlag der Österreichischen Akademie der Wissenschaften, Wien*, 55-88.
- NIXDORF B. & ARNDT H. (1993) Seasonal changes in the plankton dynamics of a eutrophic lake including the microbial food web. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 78, 403-410.
- PACE M. L. (1993) Heterotrophic microbial processes. In CARPENTER S. R. & KITCHELL J. F. (Eds.): *Cascading Trophic Interactions*. Cambridge University Press, Cambridge, England.
- PATTERSON D. J. & LARSEN J. (1991) *The Biology of Free-living Heterotrophic Flagellates*. Systematics Association, Clarendon Press, Oxford.
- PEDUZZI P. & HERND G. J. (1992) Zooplankton activity fuelling the microbial loop: Differential growth response of bacteria from oligo- and eutrophic waters. *Limnol. Oceanogr.* 37, 1087-1092.
- PERSSON L., DIEHL S., JOHANSSON L., ANDERSSON G. & HAMRIN S. F. (1992) Trophic interactions in temperate lake ecosystems: a test of food chain theory. *Am. Nat.* 140, 59-84.
- PORTER K. G., PACE M. L. & BATTEY J. F. (1979) Ciliate protozoans as links in freshwater planktonic food chains. *Nature* 277, 563-565.
- PORTER K. G., PAERL H., HODSON R., PACE M., PRISCU J., RIEMANN B., SCAVIA D. & STOCKNER J. (1988) Microbial interactions in lake food webs. In CARPENTER S. R. (Ed.): *Complex Interactions in Lake Communities*. Springer-Verlag, New York, 209-227.
- PSENNER R. & SOMMARUGA R. (1992) Are rapid changes in bacterial biomass caused by shifts from top-down to bottom-up control? *Limnol. Oceanogr.* 37, 1092-1100.
- ROGERSON A. & LAYBOURN-PARRY J. (1992) The abundance of marine naked amoebae in the water column of the Clyde estuary. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 34, 187-196.
- ROHDE W. R., VOLLENWEIDER A. & NAUWERCK A. (1958) The primary production and standing crop of phytoplankton. In BUZZATI-TRAVERSO A. A. (Ed.): *Perspectives in Marine Biology*. University of California Press, Berkeley and Los Angeles, 299-322.
- RUTTNER F. (1937) *Limnologische Studien an einigen Seen der Ostalpen*. *Arch. Hydrobiol.* 32, 167-319.
- SALBRECHTER M. & ARNDT H. (1994) The annual cycle of protozooplankton in the mesotrophic, alpine Lake Mondsee (Austria). *Mar. Microb. Food Webs*, in Druck.
- SANDERS R. W. & PORTER K. G. (1988) Phagotrophic phytoflagellates. In MARSHALL K. C. (Ed.): *Advances in Microbial Ecology*, Vol. 10. Plenum Publ. Corp., New York, 167-192.
- SANDERS R. W., PORTER K. G., BENNETT S. J. & DEBIASE A. E. (1989) Seasonal patterns of bacterivory by flagellates, ciliates, rotifers, and cladocerans in a freshwater planktonic community. *Limnol. Oceanogr.* 34, 673-687.
- SANDERS R. W. & WICKHAM S. A. (1993) Planktonic protozoa and metazoa: predation, food quality and population control. *Mar. Microb. Food Webs*, in Druck.
- SCHLOTT-IDL K. (1978) *Populationsdynamik pelagischer Protozoen des Piburger Sees (Tirol, Österreich)*. Diss. Abt. Limnol. Univ. Innsbruck 14, 1-82.
- SCHLOTT-IDL K. (1984a) Qualitative und quantitative Untersuchungen der pelagischen Ciliaten des Piburger Sees (Tirol, Österreich). *Limnologica* 15, 43-54.
- SCHLOTT-IDL K. (1984b) Die räumliche und zeitliche Verteilung der pelagischen Ciliaten im Lunzer Untersee (1981/82). *Arch. Hydrobiol.* 101, 179-187.
- SCHLOTT-IDL K. (1991) Development of zooplankton in fishponds of the Waldviertel (Lower Austria). *J. Appl. Ichthyol.* 7, 223-229.
- SCHNEPF E. & ELBRÄCHTER M. (1992) Nutritional strategies in dinoflagellates. A review with emphasis on cell biological aspects. *Europ. J. Protistol.* 28, 3-24.
- SCHÖNBERGER M. (1994) The planktonic ciliated protozoa of Neusiedler See (Austria/Hungary) – a comparison between the turbid open lake and a reedless brown-water pond. *Mar. Microb. Food Webs* 8, in Druck.
- SCHWOERBEL J. (1993) *Einführung in die Limnologie*. Gustav Fischer, Stuttgart.
- SHERR E. B. & SHERR B. F. (1988) Role of microbes in pelagic food webs: A revised concept. *Limnol. Oceanogr.* 33, 1225-1227.
- SHERR E. B. & SHERR B. F. (1991) Planktonic microbes: tiny cells at the base of the ocean's food webs. *Tree* 6, 50-54.
- SHERR E. B., SHERR B. F. & MCDANIEL J. (1991) Clearance rates of < 6µm fluorescently labeled algae (FLA) by estuarine protozoa: potential grazing impact of flagellates and ciliates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 69, 81-92.
- SKUJA H. (1948) *Taxonomie des Phytoplanktons einiger Seen in Uppland, Schweden*. *Symb. Bot. Upsal.* 9, 1-399.
- SOMMER U. (1989) *Plankton Ecology*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- SOMMER U., GLIWICZ Z. M., LAMPERT W. & DUNCAN W. A. (1986) The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters. *Arch. Hydrobiol.* 106, 433-471.
- SOROKIN Y. I. & PAVELJEVA E. B. (1972) On the quantitative characteristics of the pelagic ecosystems of Dalnee Lake (Kamchatka) *Hydrobiologia* 40, 519-552.

- SPRINGMANN D. B. (1993) Seasonal succession of heterotrophic nanoflagellates in Lake Constance. Abstract, Workshop of the Plankton Ecology Group on „Protozooplankton ecology – Methods & Seasonal Successions“.
- STOECKER D. K. & CAPUZZO J. M. (1990) Predation on Protozoa: its importance to zooplankton. *J. Plankt. Res.* 12, 891-908.
- STOECKER D. K., MICHAELS A. E. & DAVIS L. H. (1987) Large proportion of marine planktonic ciliates found to contain functional chloroplasts. *Nature* 326, 790-792.
- TEZUKA Y. (1974) An experimental study on the food chain among bacteria, *Paramecium* and *Daphnia*. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 59, 31-37.
- THINGSTAD T., HELDAL F. M., BRATBAK G. & DUNDAS I. (1993) Are viruses important partners in pelagic food webs? *Tree* 8, 209-213.
- TURLEY C. M., NEWELL R. C. & ROBINS D. B. (1986) Survival strategies of two small marine ciliates and their role in regulating bacterial community structure under experimental conditions. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 33, 59-70.
- WEISSE T. (1991) The annual cycle of heterotrophic freshwater nanoflagellates: role of bottom-up versus top-down control. *J. Plankt. Res.* 13, 167-185.
- WEISSE T., MÜLLER H., PINTO-COELHO R. M., SCHWEIZER A., SPRINGMANN D. & BALDRINGER G. (1990) Response of the microbial loop to the phytoplankton spring bloom in a large prealpine lake. *Limnol. Oceanogr.* 35, 781-794.
- ZIMMERMANN H. (1989) Spätwinter- bis Frühsommersituation von Phyto- und Zooplankton im Piburger See (Tirol, Österreich). Dipl.-Arb. Abt. Limnol. Univ. Innsbruck, 237 pp.

Anschrift des Verfassers

Dr. Hartmut ARNDT
 Institut für Limnologie
 Österreichische Akademie der Wissenschaften
 A-5310 Mondsee, Austria.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Kataloge des OÖ. Landesmuseums](#)

Jahr/Year: 1994

Band/Volume: [Urtiere_1994](#)

Autor(en)/Author(s): Arndt Hartmut

Artikel/Article: [Protozoen als wesentliche Komponente pelagischer Ökosysteme von Seen. 111-147](#)