©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

Laufener Seminarbeitr. 3/97, S. 77-88 • Bayer.Akad.Natursch.Landschaftspfl. - Laufen/Salzach 1997

Spielen Protozoen bei der Manipulation pelagischer Nahrungsnetze eine Rolle?

Hartmut ARNDT

1. Einleitung

Die zunehmende Eutrophierung der Binnengewässer durch anthropogen bedingte Nährstoffeinträge hat bereits in den 60er Jahren zu einer drastischen Verschlechterung der Sauerstoffverhältnisse in den Tiefenregionen vieler europäischer Seen geführt. Seit dieser Zeit wird mit verschiedensten wasserwirtschaftlichen Maßnahmen versucht, der weiteren Eutrophierung Einhalt zu gebieten. Die Reduktion der externen Nährstoffbelastungen ist eine unabdingbare Voraussetzung für eine nachhaltige Gewässersanierung. Damit im Zusammenhang wurde nach zusätzlichen seeinternen Maßnahmen gesucht, welche die Sanierungsmaßnahmen unterstützen können (z.B. KLAPPER 1992). Ein Ziel dieser seeinternen Maßnahmen sollte eine Veränderung der Struktur der Biozönose sein. Dabei sollte die Bioproduktion als Quelle für starke Sedimentationsraten und einen hohen Sauerstoffverbrauch in Sedimentnähe reduziert werden. Bei der Suche nach solchen Verfahren waren die neuen Erkenntnisse der limnologischen Grundlagenforschung bezüglich der Struktur und Funktion pelagischer Nahrungsgewebe von großer Wichtigkeit. So konnte in den 60er Jahren die enge Beziehung zwischen der Struktur der Fischbiozönose und der Planktongemeinschaft nachgewiesen werden (HRBÁCEK et al. 1961, BROOKS & DODSON 1965). Diese Erkenntnisse wurden in den nachfolgenden Jahren erstmalig für die Sanierung von Gewässern unter dem Namen "Biomanipulation" oder "Nahrungsketten-Manipulation" eingesetzt (vgl. SHAPIRO et al. 1975, BENNDORF et al. 1984), deren Ziel es war, die Fischbiozönose so zu steuern, daß zooplanktonfressende Fische reduziert werden, um somit effektiven Algenfiltrierern (z.B. große Daphnien) eine gute Entwicklungschance zu geben. Herbivores Zooplankton wiederum kann Algen in so starkem Maße reduzieren, daß die Algenproduktion deutlich niedriger ausfällt, als dies bei dem vorhandenen Nährstoffangebot möglich wäre. Damit wird die Sedimentation und der Sauerstoffverbrauch im Tiefenwasser reduziert. Inzwischen weiß man, daß solche Effekte nur von kurzer Dauer sind, wenn sie nicht einhergehen mit einer drastischen Reduktion der Nährstoffbelastung (vgl. BENNDORF & MIERSCH 1991 und Beiträge in diesem Band).

Mit wenigen Ausnahmen (z.B. GÜDE 1989, ARNDT & NIXDORF 1991, KÖTHE & BENNDORF 1994) wurden die Protisten des Pelagials bisher kaum im Zusammenhang mit der Nahrungsketten-Manipulation berücksichtigt. Ein wichtiger Grund dafür ist, daß sich die Nahrungskettenuntersuchungen bisher vor allem an den klassischen Komponenten des Pelagials (Phytoplankton, Zooplankton, Fische) orientierten. In den letzten Jahren wurden die Protisten als eine sowohl hinsichtlich ihrer Biomasse als auch der erreichten Umsatzraten wesentliche Komponente des Planktons erkannt (AZAM et al. 1983, GÜDE 1989, WEISSE et al. 1990). Allerdings werden bis heute nur bei wenigen Untersuchungen alle wesentlichen Komponenten der heterotrophen Protisten in gleicher Weise berücksichtigt (vgl. ARNDT 1994). Deshalb ist die Bedeutung, die heterotrophe Protisten bei der Manipulation der pelagischen Nahrungskette im Hinblick auf eine Reduktion der Algenbiomasse haben können, noch immer unklar.

Franz Ruttner hat in seinen klassischen limnologischen Studien die Protozoen stets, soweit es zu damaliger Zeit möglich war, berücksichtigt (z.B. RUTTNER 1937). Ziel des vorliegenden Beitrages zum Franz-Ruttner-Symposium zu Fragen der Biomanipulation soll es sein, die mögliche Bedeutung, die den Protisten im Zusammenhang mit der Nahrungskettenmanipulation zukommen kann, näher zu betrachten.

2. Heterotrophe Protisten als wesentlicher Bestandteil pelagischer Nahrungsgewebe

Das Verständnis des Stoffflusses limnischer Ökosysteme hat in den letzten Jahren bedeutende Veränderungen erfahren. Dabei steht insbesondere die Rolle der heterotrophen Protisten (Protozoen) in einem neuen Licht. Man muß heute davon ausgehen, daß ein großer Teil der gelösten organischen Substanz, die von Algen oder heterotrophen Organismen ausgeschieden wird, über Bakterien, die wiederum von Protozoen (mehrere trophische Niveaus) konsumiert werden, bis an die höheren trophischen Niveaus der Metazoen (z.B. Planktoncrustaceen, Fische) weitergegeben wird. Quantitative Untersuchungen der letzten Jahre haben gezeigt, daß der Kohlenstofffluß über diesen zusätzlichen Weg, das sogenannte mikrobielle Nahrungsgewebe, durchaus einen ganz erheblichen Teil der bei der Primär- und Mikrobensekundärproduktion chemisch gebundenen Energie an höhere trophische

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

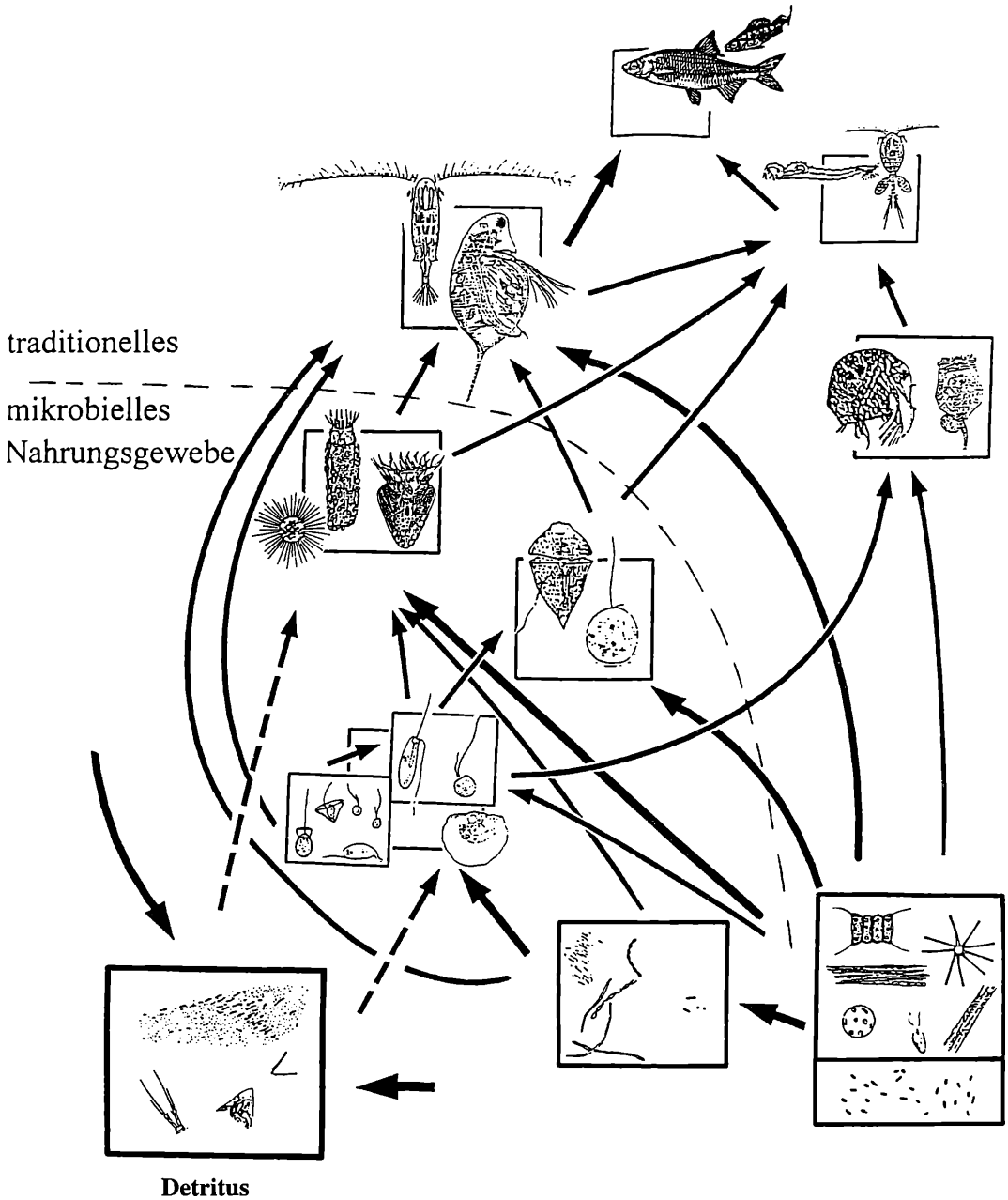

Abbildung 1

Schematische Darstellung der Verbindung von traditionellem und mikrobiellem Nahrungsgewebe

Niveaus überträgt (vgl. Abb. 1). Eine wichtige Ursache dafür, daß die Protisten im Pelagial lange unterschätzt wurden, lag vor allem in methodischen Problemen begründet. Die meisten Protozoen sind mit Planktonnetzen nicht quantitativ zu erfassen. Die Fixierung ist bei vielen Formen nur bedingt möglich. Eine Reihe von Protozoengruppen erfordert spezifische Fixierungstechniken, bei einigen ist noch gar keine Fixierung im Routinebetrieb möglich. Problematisch ist die Abschätzung der Biovolumina, die durch eine Fixierung wesentlich beeinflußt werden kann (in der Regel tritt eine Schrumpfung ein). Problemgruppen sind bis heute große farblose Chrysomonaden und Rhizopoden. Einen Ausweg stellen Lebendzählungen dar, aber auch diese sind ökonomisch nur bei hohen Individuenkonzentrationen durchführbar. Die Berücksichtigung der Heterogenität der Protozoen hinsichtlich ihrer Größe und taxonomischen Zusammensetzung ist eine unabdingbare Voraussetzung für eine adequate Einschätzung der Bedeutung der Protozoen in einem Gewässer. Abbildung 2 soll eine Vorstellung von den potentiell wichtigen Gruppen des Protozooplanktons vermitteln. Unter den Ciliaten, als klassischer Planktonkomponente, wurden lange die sehr kleinen Formen (<20µm, Nanociliaten) unterschätzt. Sie können nach neueren Untersuchungen einen erheblichen Anteil an der Ciliatenabundanz

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

Abbildung 2

Formenvielfalt typischer heterotropher Protisten im Pelagial von Seen (von oben nach unten: Ciliaten (rechts Nanociliaten); heterotrophe Nanoflagellaten; heterotrophe Mikroflagellaten; nackte Amöben, Heliozoon, beschalte Amöben; nach verschiedenen Autoren)

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

ausmachen (BEAVER & CRISMAN 1989, MÜLLER et al. 1991). Die heterotrophen Nanoflagellaten hat man meist nur in fixierten Proben bearbeitet, wobei das Biovolumen in der Regel durch fixierungsbedingte Schrumpfungen unterschätzt, aber die Abundanz durch Berücksichtigung von Schwärmern und anderen heterotrophen Nanoplanktern (z.B. Amöben, Hefen etc.) möglicherweise überschätzt wurde. Mikroflagellaten hat man häufig, soweit es die Dinoflagellaten betrifft, dem Phytoplankton zugerechnet, bzw. die fixierungsempfindlichen großen farblosen Chrysomonaden gar nicht berücksichtigt (ARNDT & MATHES 1991). Auch die Amöben und Heliozoen, die man eigentlich nicht im Pelagial erwartet, können zumindest sporadisch von Bedeutung sein (ARNDT 1993). Das bedeutet, daß die Biomasse der Protozoen in ihrem Anteil am gesamten Zooplankton wesentlich höher ist, als man noch vor wenigen Jahren glaubte. Am Beispiel des hocheutrophen Müggelsees (Berlin) wird deutlich, daß heterotrophe Protisten im Frühjahr bis zu 90% des gesamten Zooplanktonbiovolumens ausmachen können, während sie in Zeiten einer Daphnien-Massenentwicklung nur sehr geringe Anteile besitzen (2-10%; Jahresmittel 20%; vgl. Abb. 3). Die relativ hohen Biomassen der Protozoen ergeben sich vor allem aus dem bisher kaum berücksichtigten Anteil von großen heterotrophen Flagellaten, die bei Routinezählungen weitgehend vernachlässigt wurden. Selbst Amöben und Heliozoen waren zu bestimmten Zeiten von nennenswerter Bedeutung. Allgemein muß man davon ausgehen, daß sich die Protozooplanktonbiomasse im Jahresmittel zu etwa je einem Drittel aus Ciliaten, Nanoflagellaten und Mikroflagellaten zusammensetzt. In den bisher untersuchten Gewässern lag der Anteil der heterotrophen Protisten an der gesamten Zooplanktonbiomasse im Mittel bei 18-48% (MATHES & ARNDT 1995). Berücksichtigt man die gegenüber den Metazoen mehrfach höheren Umsatzraten der Protozoen so muß ihnen etwa die Hälfte des Stoffumsatzes, der durch das Zooplankton geleistet wird, zugeschrieben werden. Dies steht im deutlichen Gegensatz zu der Tatsache, daß Protisten bei der Manipulation von Nahrungsketten bisher kaum Beachtung fanden. Hinzu kommt, daß es in allen Protistengruppen mixotrophe Vertreter (Abb. 2 z.B. *Ceratium, Dinobryon, Halteria*) gibt, die zu be-

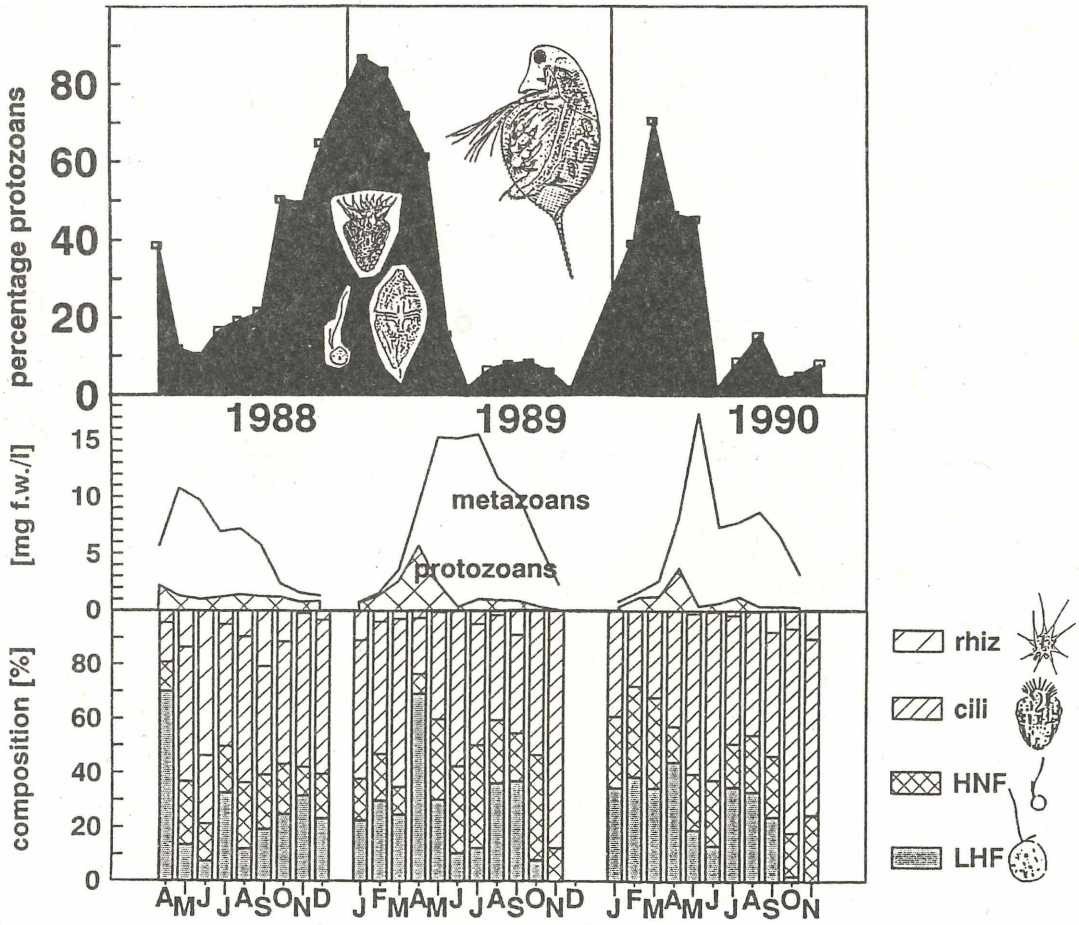

Abbildung 3

Saisonale Veränderungen im Anteil der Protozoen am Biovolumen des gesamten Zooplanktons sowie der Anteil der verschiedenen Gruppen an der Protozooplanktonbiomasse im Berliner Müggelsee (rhiz=Amöben und Heliozoen, cili=Ciliaten, HNF=heterotrophe Nanoflagellaten, LHF=heterotrophe Mikroflagellaten; nach ARNDT et al. 1993, Int. Revue ges. Hydrobiol. 78: 379-402)

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

stimmten Zeiten einen großen Anteil an der phagotrophen Ernährung der Planktonprotisten haben können. Der Beitrag der mixotrophen Protisten kann stark von Art zu Art unter den jeweiligen Umweltbedingungen schwanken und ist zur Zeit noch schwer in seiner generellen Bedeutung abschätzbar (vgl. JONES 1994).

3. Heterotrophe Protisten selbst als wichtige Algenvertilger?

Nachdem in den 80er Jahren die bis dahin praktisch gar nicht berücksichtigten heterotrophen Nanoflagellaten in ihrer großen Bedeutung für die Konsumtion der Bakterien erkannt worden waren, geriet zunächst der Algenkonsum der Protisten in den Hintergrund des Forschungsinteresses. Und dies, obwohl ein wesentlicher Teil der planktischen Ciliaten als vorwiegend herbivor einzustufen ist. Inzwischen wissen wir, daß die heterotrophen Mikroflagellaten, die bis Ende der 80er Jahre praktisch keine Beachtung fanden, zusätzlich eine ganz wesentliche, vorwiegend algivore Komponente der Seen darstellen (NAUWERCK 1963, SUTTLE et al. 1986, ARNDT & MATHES 1991).

Das Spektrum der potentiellen Nahrungspartikel des Protozooplanktons ist sehr breit (vgl. Abb. 4). Im allgemeinen muß davon ausgegangen werden, daß die heterotrophen Protisten des Pelagials von Viren bis hin zu großen Protisten (selbst der Konsum von Metazoen sowie Histophagie ist bekannt) ein sehr breites Spektrum von Nahrungspartikeln konsumieren können. Auch gelöste organische Substanz (DOC) und Detritus kommen als Nahrung in Frage. Viele planktische Ciliaten können mit ihren adoralen Membranellen Filterströme erzeugen, mit denen sie effektiv unterschiedlichste suspendierte Nahrungspartikel aus dem Plankton aufnehmen können. Davon ausgehend mag man nun denken, daß die durch planktische Protisten aufnehmbare Partikelgröße deutlich niedriger als die von Metazoen (Planktoncrustaceen, Rotatorien) liegt. Dies trifft für eine Reihe kleinerer Ciliaten und Flagellaten zwar zu (FENCHEL 1987), es gibt aber gerade unter den planktischen Protozoen Spezialisten, die Partikel aufnehmen können, die größer sind als sie selbst. Dieses Phänomen tritt gar nicht selten auf. Viele große heterotrophe Flagellaten, wie Dinoflagellaten und Chrysomonaden, scheinen den wesentlichen Teil ihres Energiebedarfs über die Aufnahme größerer Algen (>20µm) zu decken. Dabei können sie ihre Körperform den aufgenommenen Algen anpassen (vgl. Abb. 5). Heterotrophe thecate Dinoflagellaten (z.B. *Diplopsalis*) können über pseudopodienähnliche Plasmafortsätze die Nahrung außerhalb der Theca aufnehmen. Häufig erkennt man an einer Alge nur an der ungewöhnlichen Bewegung, daß sie von der Membran einer großen farblosen Chrysomonade überzogen ist und bereits verdaut wird. Es gibt auch Ciliaten (z.B. *Nassula*, *Pseudomicrothorax*), die durch einen spezifisch ausgestatteten Cytopharynx lange Algen- bzw. Cyanobacterienfäden durch spezielle Strukturen des Zellmundes aufnehmen können (z.B. BRABAND et al. 1983, HAUSMANN & PECK 1979).

Einige kleine Amöben sind dafür bekannt, daß sie in wenigen Tagen durch hohe Freß- und Teilungsraten Massenentwicklungen von Cyanobakterien vernichten können (CANTER & LUND 1968, COOK et al. 1974). Dabei können auch einige Amöben ganze Algenfäden aufnehmen bzw. einzelne Algenzellen lysieren. Während die Beispiele bezüglich der Ciliaten und Amöben eher Spezialfälle zu sein scheinen, ist die Freßaktivität der großen he-

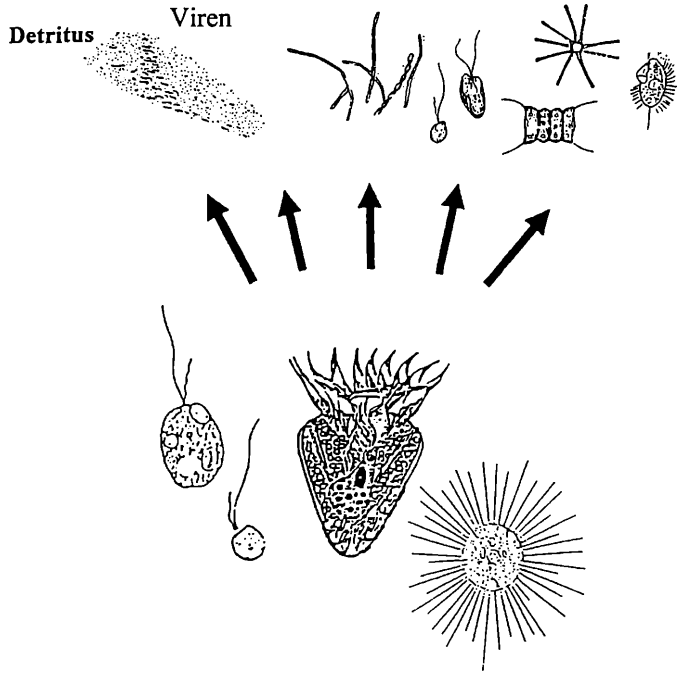

Abbildung 4
Heterogene Nahrungsbasis der Protozoen

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

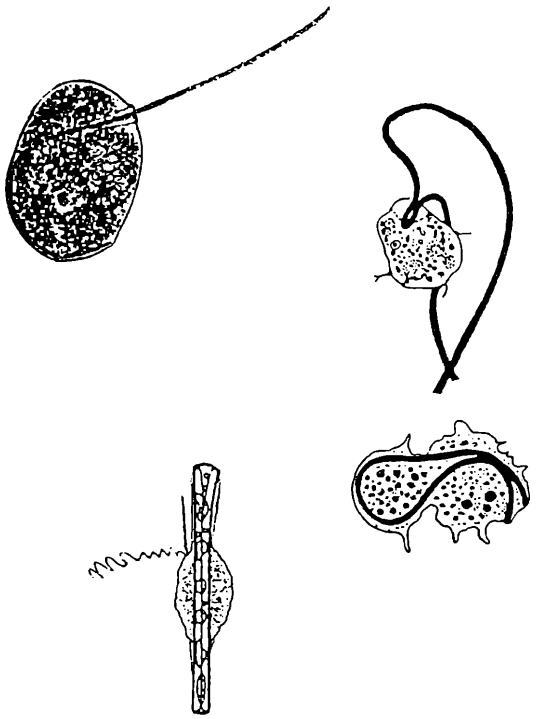

Abbildung 5

Aufnahme großer Nahrungspartikel durch Protisten: *Nassula* (Ciliat) mit *Oscillatoria*-Faden (nach BRABAND et al. 1993), Amöben bei der Aufnahme fädiger Algen (nach CANTER 1967), große Chrysomonade nach Aufnahme einer pennaten Kieselalge

terotrophen Flagellaten von genereller Bedeutung in den meisten Seen (s.u.).

Sucht man nun nach "Klarwasserstadien", d.h. ausgeprägte Minima in der Algenbiomasse, wie sie durch die effektiv filtrierenden Daphnien verursacht werden können (vgl. UHLMANN 1954, LAMPERT 1988), so wird man wahrscheinlich nur selten fündig werden. Im Müggelsee haben wir deutliche Minima in der Phytoplanktondichte in Zusammenhang mit starkem Fraßdruck durch Ciliaten und große heterotrophe Flagellaten beobachten können (vgl. Abb. 6). Daß solche starken Reduktionen des Phytoplanktons durch Protozoenfraß selten vorkommen, erklären wir uns zur Zeit mit der Tatsache, daß (1.) im Gegensatz zu den Protisten die Daphnien recht unselektiv (vorwiegend in Abhängigkeit von der Partikelgröße) das Wasser durchfiltrieren und damit gleichzeitig viele Konkurrenten (z.B. Rädertiere und Protisten) ausschalten. (2.) könnte eine Erklärung darin liegen, daß die Protisten sehr schnell die nicht benötigten Nährstoffe wieder unmittelbar in der Nähe des Phytoplanktons ausscheiden, während die Daphnien zumindest einen Teil der Nährstoffe mit in das Tiefenwasser nehmen bzw. es im Körper speichern. Dies sind erste Arbeitshypothesen.

Ein wichtiger Grund für die effizientere Unterdrückung der Algen durch Daphnien dürfte u. a. auch darin begründet sein, daß durch die gleichzeitige Reduktion der Komponenten des mikrobiellen Nahrungsgewebes auch das schnelle mikrobielle Nährstoffrecycling unterdrückt wird. Wenn jedoch Daphnien nicht dominieren, sind in der Regel die Protisten von großer Bedeutung. Sie können dabei sowohl als Konsumenten oder auch - über das Nährstoffrecycling von vor allem in Bakterien gebundenen Nährstoffen - fördernd auf das Phytoplankton wirken.

Es gab auch Versuche, die Herbivorie der Protisten selbst für die Reduktion der Algenbiomasse einzusetzen. Diese Ansätze bezogen sich insbesondere auf die Reduktion von fädigen Cyanobakterien, die von Metazoen nur schlecht genutzt werden können. Versuche im Labor und in Mesokosmosexperimenten wurden mit einer Ciliatenart (*Nassula*) und mit Amöben durchgeführt (COOK et al. 1974, BRABAND et al. 1983). Die Umsetzung in Freilandexperimenten scheiterte bisher aber an der Nahrungsspezialisierung der Protisten und an Schwierigkeiten mit der Etablierung stabiler Massenkulturen der Protisten.

4. Protozoen als Teil der trophischen Kaskade

In Abbildung 1 ist die Vielzahl der vorhandenen Wechselwirkungen zwischen Metazoen und Protozoen angedeutet. Die Wirkung der Nahrungsketten-Manipulation im Hinblick auf eine Reduzierung der Phytoplanktonbiomasse beruht auf dem Prinzip der trophischen Kaskade (CARPENTER et al. 1985). Danach reduzieren piscivore Fische an der Spitze der Kaskade den Bestand an zooplanktonfressenden Fischen, die dadurch nur einen geringen Fraßdruck auf die großen Daphnien ausüben. Diese reduzieren ihrerseits durch hohe Abundanzen und Filtrierraten das Phytoplankton. In dieses Konzept wurden die Protisten bisher nur als eine trophische Gruppe, die wie das Phytoplankton durch starken Fraßdruck des Zooplanktons reduziert wird, aufgenommen (PACE 1993). Tatsächlich zeigen Freilandbefunde, daß immer dann, wenn Daphnien hohe Abundanzen erreichen, die Protisten nur eine geringe Bedeutung haben (vgl. Abb. 3). Daphnien werden in diesem Zusammenhang auch als sogenannte "keystone species" bezeichnet, die durch ihre unselektive effektive Partikelfiltration die unteren trophischen Niveaus maßgeblich steuern können (vgl. PORTER et al. 1988, JÜRGENS 1994). Ganz anders liegen jedoch die Verhältnisse, wenn das Metazooplankton von Copepoden, Rädertieren oder kleinen Cladoceren dominiert wird. In diesen Fällen erreichen Protisten in der Regel große Anteile am Stoffumsatz des Zooplanktons. Ein wesentlicher Mangel der meisten bisherigen Betrachtungen zur Struktur der Nahrungsgewebe war, daß Protisten als Vertreter nur eines trophischen Niveaus (meist Bacterivore) berücksichtigt wurden. Wie im vorangegangenen Abschnitt bereits angemerkt, ist jedoch das Nahrungsspektrum der Protisten sehr breit. Innerhalb einer Protozoengemeinschaft kann es effektive Bakterienkonsumenten (kleine heterotrophe Flagellaten wie Choanoflagellaten oder Chrysomonaden) ge-

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

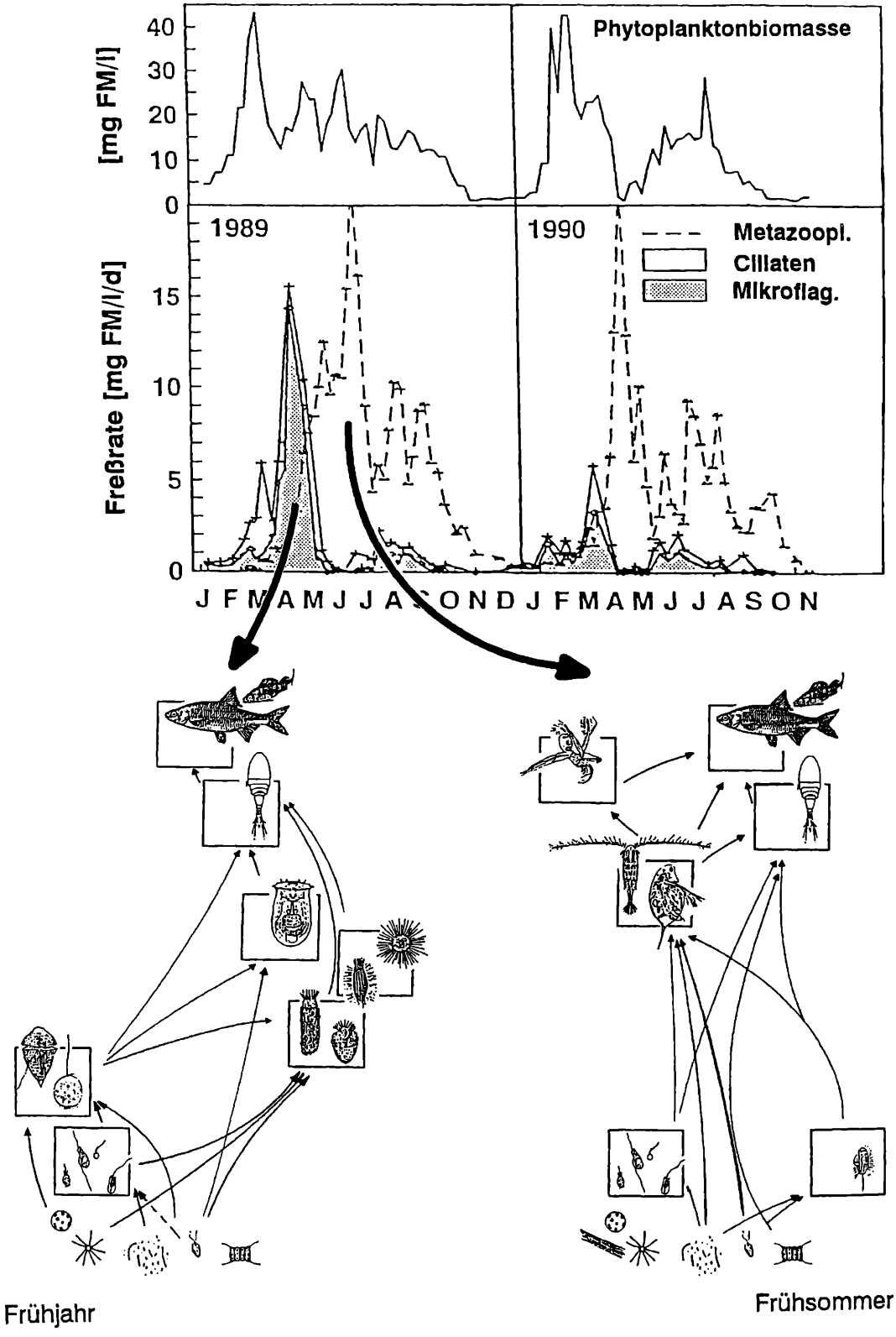

Abbildung 6

Saisonale Veränderungen der Phytoplanktonbiomasse und der abgeschätzten Freßrate von Metazoen (gestrichelte Linie) **und Protozoen des Müggelsees** (weiß: Ciliaten; punktiert: große heterotrophe Flagellaten; nach ARNDT et al. 1993).

Darunter: **Schematische Darstellung der unterschiedlichen Stoffflüsse im Pelagial während des Frühjahrs und während des Frühsommers**

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

ben, die von großen heterotrophen Flagellaten (z.B. große Chrysomonaden) konsumiert werden. Diese wiederum können z.B. von oligotrichen Ciliaten reguliert werden. Wenn die Ciliaten nicht von Copepoden kontrolliert werden, könnten als viertes trophisches Niveau noch räuberische Ciliaten von Bedeutung sein. Die Stoffflüsse, die über ein derartiges von Protozoen dominiertes Nahrungsgewebe fließen, können z.B. im Frühjahr in einigen Seen den Hauptenergietransfer darstellen (vgl. Abb. 6). Durch die Omnivorie der meisten pelagischen Protisten ist allerdings die Zuordnung der Protozoen zu einzelnen trophischen Niveaus erschwert. Ein Grund dafür, daß stabile Nahrungsketten-Manipulationen nur schwer zu erreichen sind, dürfte u.a. auch in der Aktivität der Protisten begründet sein. Bei schwankenden Abundanzen der Daphnien können Perioden mit verringertem Fraßdruck kurzfistig durch die Protisten aufgrund ihrer sehr hohen Wachstumsraten (Verdopplungszeit im Rahmen von Stunden) genutzt werden. Dabei können Nährstoffdefizite der Algen ausgeglichen werden (ROTHHAUPT 1992).

Das Konzept der trophischen Kaskade geht davon aus, daß sich Veränderungen in der Aktivität der höheren trophischen Niveaus bis auf die unteren Niveaus auswirken (Top-down-Kontrolle). Dies stand im Gegesatz zu der bis in die 70er Jahre vorherrschenden Meinung, daß eine Regulation der trophischen Niveaus vor allem über die Nahrung (bottom-up) erfolgt. Leider gibt es von den meisten Experimenten zur Nahrungsketten-Manipulation keine Daten über die langfristige Wirkung auf die verschiedenen Protozoengruppen. Deshalb möchte ich am Beispiel der langjährigen Untersuchungen am Berliner Müggelsee versuchen, die komplizierte Verzahnung von Top-down- als auch Bottom-up-Effekten zu erläutern. Für den Müggelsee existieren wenigsten für eine Protozoenart (den peritrichen Ciliaten *Epistylis rotans*) langfristige Datenreihen (Abb. 7). Die Registrierungen des Berliner Wasserwerkes in Friedrichshagen belegen, daß von der Jahrhundertwende bis in die 80er Jahre eine Erhöhung des Sestongehaltes (vorwiegend Algen und Cyanobacterien sowie Detritus) um das 7-10fache sattgefunden hat (vgl. BEHRENDT et al. 1990). Auch der Fischbestand ist - abgeschätzt anhand der fischereilichen Erträge - gestiegen, allerdings nur um das 4-5fache. Der mit dem gestiegenen Nahrungsangebot gleichfalls angestiegene Fraßdruck auf die Cladoceren, dürfte die Ursache dafür sein, daß die Cladoceren heute nur etwa doppelt so hohe Abundanzen wie vor 100 Jahren erreichen. Auch die Copepoden sind nur wenig mehr in ihren Abundanzen angestiegen. Für die weniger stark von den planktivoren Fischen selektierten Rotatorien konnten dagegen 6-8fache Abundanzzuwächse registriert werden. Für die planktischen koloniebildenden Glockentierchen der Gattung *Epistylis* kommen die meisten Rädertiere nicht als Räuber in Frage. Die potentiellen Räuber unter den Crustaceen waren - ähnlich wie für die Rädertiere - aber nur um das Doppelte angestiegen gegenüber der 7-10fachen Erhöhung der Nahrungsressourcen. Dies dürfte die im Mittel mehr als 10fach angestiegenen Abundanzen des peritrichen Ciliaten erklären. Dieses Beispiel soll verdeutlichen, wie vielschichtig die Wirkung von Veränderungen in der Struktur des Nahrungsgewebes auf die Protozoen sein können.

Hinzu kommt ein weiteres wichtiges Problem, nämlich das der möglichen Feedback-Effekte, die Metazoenfraß auf die Protisten ausüben kann. Über den partiellen Konsum und die partielle Verdauung der Nahrung durch die Metazoen steht theoretisch ein großer Teil der nicht verwerteten Nahrung den Komponenten des mikrobiellen Nahrungsgewebes zur Verfügung (JUMARS et al. 1989). Einige große Algen werden infolge der Zerstörung durch die Metazoen überhaupt erst für die Mikroben (incl. Protozoen) verfügbar. Wir haben in Laborexperimenten nachweisen können, daß solche Effekte tatsächlich eine wesentliche Rolle bei der Förderung von heterotrophen Flagellaten durch Rädertiere spielen können (ARNDT et al. 1992). Daneben sind auch indirekte Effekte denkbar, die zu einer Förderung der Protozoen durch Metazoen führen können. So dürften z.B. cyclopoide Copepoden in einem gewissen Grade auch als Förderer wenigstens der kleinen Protozoen wirken, indem sie große omnivore (incl. carnivore) Protisten reduzieren und dadurch den Fraßdruck auf die kleinen produktiven Formen reduzieren. Letztere können dann hohe Populationswachstumsraten erreichen (vgl. Schema in Abb. 8).

Die Protozoen sind eine viel zu heterogene Gruppe als daß man mit den derzeitigen Kenntnissen ihre Einbeziehung in das Konzept der trophischen Kaskade wagen könnte. Es spricht im Gegenteil vieles dafür, daß sie - ausgenommen einer ganzjährigen Dominanz von Daphnien - eine Pufferfunktion im Nahrungsgewebe innehaben. Wenn Metazoen durch niedrige Temperaturen oder starken Fraßdruck nur geringe Abundanzen erreichen, können Protisten die Funktion der Metazoen fast vollständig übernehmen.

5. Zusammenfassung

Heterotrophe Protisten sind ein wesentliches Element des Zooplanktons von Seen. Erst durch die adequate Berücksichtigung aller wichtigen Protozooplanktongruppen konnte in den letzten Jahren ihre große Bedeutung gegenüber dem "klassischen" Zooplankton erkannt werden. Ciliaten, heterotrophe Nanoflagellaten und auch heterotrophe Mikroflagellaten stellen den Hauptteil des Protozooplanktons, das im Mittel etwa 15-50% der gesamten Zooplanktonbiomasse ausmacht und einen wesentlichen Teil von dessen Stoffwechselaktivität leistet. Protisten können im Frühjahr vor der Crustaceenentwicklung selbst die wichtigsten Konsumenten des Phytoplanktons sein. Auch sie können einen wesentlichen Teil der Primärproduktion konsumieren; sie sind aber nicht in der Lage, "Klarwassersta-

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

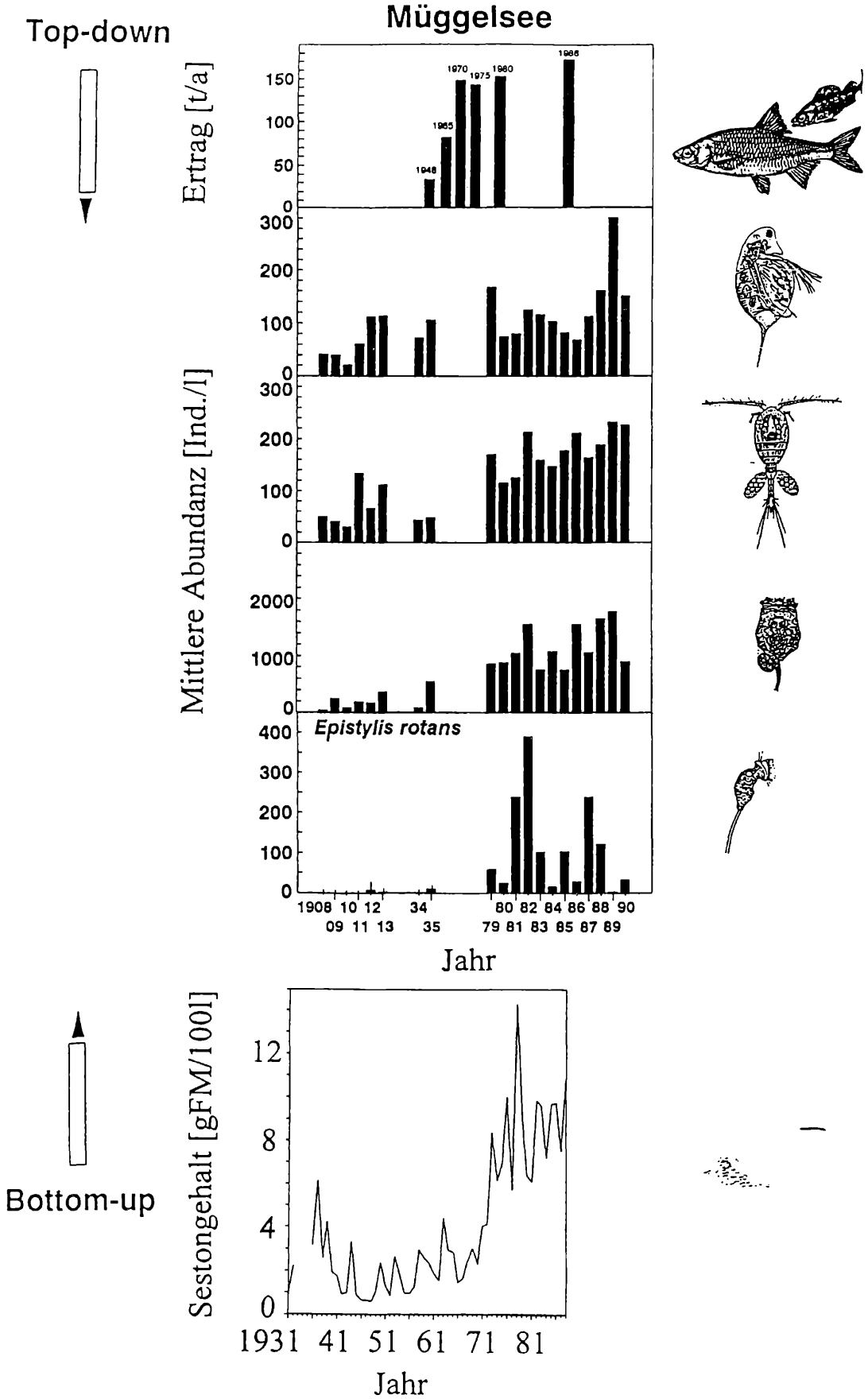

Abbildung 7

Langzeitveränderungen der Planktongemeinschaft im Müggelsee (von oben nach unten: Fischertrag; Cladoceren; Copepoden; Rotatorien; peritricher Ciliat *Epistylis*; Sestongehalt; nach BEHRENDT et al. 1990 und ARNDT et al. 1993)

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

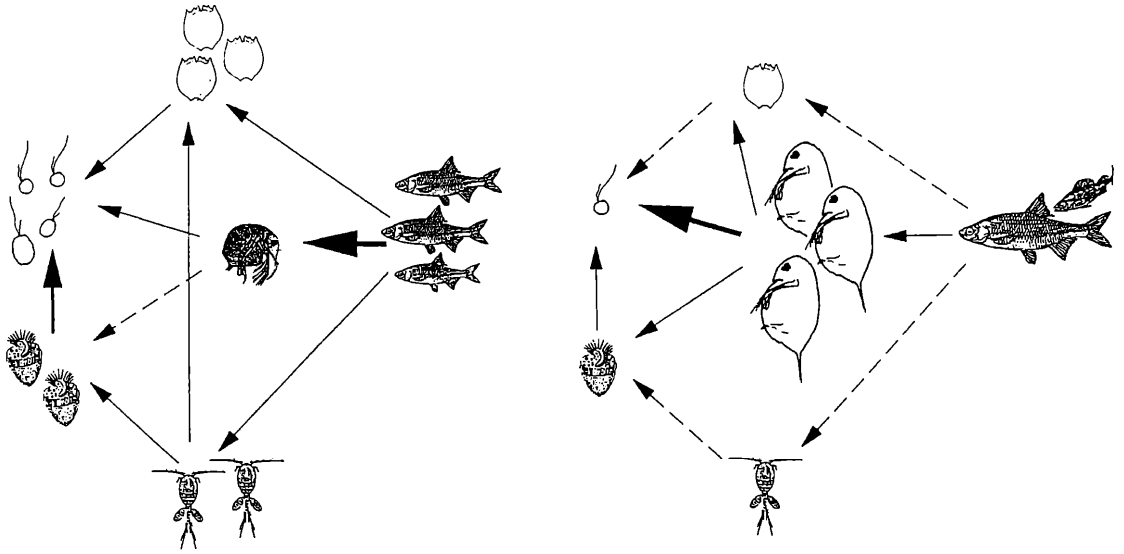

Abbildung 8

Schematische Darstellung der Auswirkungen der Biomanipulation auf die Protisten bei ganzjährig hohen Abundanzen von Daphnien (rechts) **und bei einer heterogenen Struktur des Metazooplanktons** (links)

dien" wie die Daphnien zu erzeugen. Es gibt einige wenige Berichte darüber, daß auch Protozoen Algenblüten innerhalb weniger Tage vollständig dezimiert haben. Es ist aber bisher nicht gelungen, derartige Situationen im Freiland systematisch zu fördern. Die Einbeziehung der Protozoen in das Konzept der trophischen Kaskade erfordert - entgegen den bisherigen Überlegungen die Berücksichtigung der Protozoen als Vertreter von wenigstens 3 oder 4 verschiedenen trophischen Niveaus. Nur wenn die Abundanzen des herbivoren Crustaceenplanktons - insbesondere der Daphnien - über eine Manipulation der Nahrungskette so gesteuert werden können, daß ganzjährig ein hoher Fraßdruck auf das gesamte Mikroplankton besteht, können die Komponenten des mikrobiellen Nahrungsgewebes (incl. der Protozoen) unterdrückt werden. Bei einer Abweichung von einer ausgeprägten Dominanz der Daphnien spielen Protozoen in der Regel eine wesentliche Rolle im Stofffluß des Pelagials. Protozoen können dabei nicht nur als Konsumenten sondern auch - über ein intensives Nährstoffrecycling - als Förderer des Phytoplanktons wirken.

Summary

Biomanipulation of pelagic food webs has mainly been focused on metazoans. Only recently has the adequate consideration of all major components of protozooplankton shown that heterotrophic protists are an essential component of the zooplankton of lakes. These major components are ciliates (including nanociliates), heterotrophic nanoflagellates (mainly chrysomonads, katablepharids, choanoflagellates) and the only recently considered heterotrophic microflagellates (>15µm; mainly dinoflagellates and chrysomonads). These groups each comprise about one third of protistan biomass. In addition, naked amoebae and/or heliozoans can sometimes be of importance. As a result, we have to consider that heterotrophic protists make up about 15-50% of annual mean biomass of total zooplankton. Metabolic rates of protists are generally several times higher than that of metazoans. Therefore, protists should be responsible for at least one half of zooplankton metabolism. The food spectrum of protists covers particles and substances in the size range from 0,2µm to >200µm including DOC, viruses, bacteria, algae, other protozoans and even metazoans. Protists generally act on 3-4 different trophic levels. This is in contrast to the fact that protists are often considered as only one trophic level in trophic cascades. During winter and spring, large heterotrophic flagellates and ciliates dominate the zooplankton and are responsible for a pronounced - formerly underestimated - grazing pressure on phytoplankton in many temperate lakes. Clear-water phases as a result of intensive grazing by protists have only seldom been reported.

There are some reports in literature on the ability of ciliates and naked amoebae to cause significant declines of algal blooms. Such abilities seem to be exceptions and have not yet been used in terms of biomanipulation. When effective filter-feeders such as daphnids exert an intensive grazing pressure on all components of the nano- and picoplankton, protists are of reduced importance. Under such conditions clear-water phases may occur, which are generally the aim of food web manipulations. If community structure of zooplankton deviates from the dominance by large daphnids, heterotrophic protists are generally of high significance. Protists may not only act as intensive grazers of phytoplankton, but recycle a significant portion of nutrients bound by

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

phytoplankton and bacteria. Thus, protists may also support phytoplankton growth. These contradictory functions of protists may be one important reason for the often reported instabilities in the effects of biomanipulations. A short term release from predation by metazoans can allow high population growth rates of protists. In summary, protists are probably - with a few exceptions - not a useful tool to reduce the phytoplankton biomass. Protozoans have to be considered as important components of pelagic communities acting on different trophic levels which can only be supressed under very high abundances of large herbivorous/omnivorous crustacean zooplankton.

6. Literatur

ARNDT, H. (1993):
A critical review of the importance of rhizopods (naked and testate amoebae) and actinopods (heliozoa) in lake plankton. - Mar. Microb. Food Webs **7:** 3-29.

—— (1994):
Protozoen als wesentliche Komponente pelagischer Ökosysteme von Seen. - Kataloge des OÖ. Landesmuseums N.F. **71:** 111-147.

ARNDT, H.; M. KROCKER, B. NIXDORF & A. KÖHLER (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.

ARNDT, H. & J. MATHES (1991):
Large heterotrophic flagellates form a significant part of protozooplankton biomass in lakes and rivers. - Ophelia **33:** 225-234.

ARNDT, H. & B. NIXDORF (1991):
Spring clear-water phase in a eutrophic lake: Control by herbivorous zooplankton enhanced by grazing on components of the microbial web. Verh. Internat. Verein. Limnol. **24:** 879-883.

ARNDT, H.; H. GÜDE, M. MACEK & K.O. ROTHHAUPT (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.

AZAM, F.; T. FENCHEL, J.G. FIELD, J.S. GRAY, L.-A. MEYER-REIL & F. THINGSTAD (1983):
The ecological role of water-column microbes in the sea. - Mar. Ecol. Prog. Ser. **10:** 257-263.

BEAVER, J. R. & T.L. CRISMAN (1989):
The role of ciliated protozoa in pelagic freshwater ecosystems. - Microb. Ecol. **17:** 111-136.

BEHRENDT, H.; E. DRIESCHER & G. SCHELLENBERGER (1990):
Lake Müggelsee - the use of lake water and its consequences. - GeoJournal **22:** 175-183.

BENNDORF, J. & U. MIERSCH (1991):
Phosphorus loading and efficiency of biomanipulation. - Verh. Internat. Verein. Limnol.**24:** 2482-2488.

BENNDORF, J.; H. KNESCHKE, K. KOSSATZ & E. PENZ (1984):
Manipulation of the pelagic food web by stocking with predacious fishes. - Int. Revue ges. Hydrobiol. **69:** 407-428.

BRABAND, A.; B.A. FAAFENG, T. KÄLLQVIST & J.P. NILSSEN (1983):
Biological control of undesirable cyanobacteria in culturally eutrophic lakes. - Oecologia **60:** 1-5.

BROOKS, J.L. & S.I. DODSON (1965):
Predation, body size, and composition of plankton. Science **150:** 28-35.

CANTER, H.M. & J.W.G. LUND (1968):
The importance of Protozoa in controlling the abundance of planktonic algae in lakes. - Proc. Linn. Soc. Lond. **179:** 203-219.

CARPENTER, S.R.; J.F. KITCHELL & J.R. HODGSON (1985):
Cascading trophic interactions and lake productivity. BioScience **35:** 634-639.

COOK, W.L.; D.G. AHEARN, D.J. REINHARDT & R.J. REIBER (1974):
Blooms of an algophorous amoeba associated with *Anabaena* in a fresh water lake. - Water, Air, and Soil Pollution **3:** 71-80.

FENCHEL, T. (1987):
Ecology of Protozoa: The Biology of Free-living Phagotrophic Protists, 1 edn. - Science Tech Publishers/Springer Verlag, Madison, Wisconsin/Berlin, Heidelberg, New York, London, Paris, Tokyo.

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, pp. 337-364.

HAUSMANN, K. & R.K. PECK (1979):
The mode of function of the pharyngeal basket of the ciliate *Pseudomicrothorax dubius*. - Differentiation **14:** 147-158.

HRBÁCEK, J.; M. DVORAKOVA, V. KORÍNEK & L. PROCHÁZÓVA (1961):
Demonstration of the effect of the fish stock on the species composition of zooplankton and the intensity of metabolism of the whole plankton association. - Verh. Internat. Verein. Limnol. **14:** 192-195.

JONES, R.I. (1994):
Mixotrophy in planktonic protists as a spectrum of nutritional strategies. - Mar. Microb. Food Webs **8:** 87-96.

JÜRGENS, K. (1994):
Impact of *Daphnia* on planktonic microbial food webs - a review. - Mar. Microb. Food Webs **8:** 295-324.

©Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (ANL)

JUMARS, P.A.; D.L. PENRY, J.A. BAROSS, M.J. PERRY & B.W. FROST (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.

KLAPPER, H. (1992):
Eutrophierung und Gewässerschutz. Gustav Fischer Verlag, Jena.

KÖTHE, A. & J. BENNDORF (1994):
Top-down impact of *Daphnia galeata* on pelagic heterotrophic flagellates in a whole-lake biomanipulation experiment. - Mar. Microb. Food Webs **8:** 325-335.

LAMPERT, W. (1988):
The relationship between zooplankton biomass and grazing: A review. - Limnologica **19:** 11-20.

MATHES, J. & H. ARNDT (1995):
Annual cycle of protozooplankton (ciliates, flagellates and sarcodines) in relation to phyto- and metazooplankton in Lake Neumühler See (Mecklenburg, Germany). - Arch. Hydrobiol. **134:** 337-358.

MÜLLER, H.; A. SCHÖNE, R.M. PINTO-COELHO, A. SCHWEIZER & T. WEISSE (1991):
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.

PACE, M.L. (1993):
Heterotrophic microbial processes. In: Carpenter, S. R. & Kitchell & J. F. (eds.) The Trophic Cascade in Lakes. - Cambridge University Press, Cambridge, England, pp. 252-277.

PORTER, K.G.; H. PAERL, R. HODSON, M. PACE, J. PRISCU, B. RIEMANN, D. SCAVIA & J. STOCKNER (1988):
Microbial interactions in lake food webs. In: Carpenter, S. R. (ed.) Complex Interactions in Lake Communities. - Springer-Verlag, New York, pp. 209-227.

ROTHHAUPT, K.O. (1992):
Stimulation of phosphorus-limited phytoplankton by bacterivorous flagellates in laboratory experiments. Limnol. Oceanogr. **37:** 750-759.

RUTTNER, F. (1937):
Limnologische Studien an einigen Seen der Ostalpen. - Arch. Hydrobiol. **32:** 167-319.

SHAPIRO, J.; V. LAMARRA & M. LYNCH (1975):
Biomanipulation: An ecosystem approach to lake restoration. In: Brezonik, P. L. & Fox & J. L. (eds.) Water Management Through Biological Control, Report No. ENV-07-75-1. - University of Florida, Gainesville, pp. 85-96.

SUTTLE, C.A.; A.M. CHAN, W.D. TAYLOR & P.J. HARRISON (1986):
Grazing of planktonic diatoms by microflagellates. - J. Plankt. Res. **8:** 393-398.

UHLMANN, D. (1954):
Zur Kenntnis der natürlichen Nahrung von *Daphnia magna* und *Daphnia pulex*. - Z. f. Fischerei **3:** 449-478.

WEISSE, T.; H. MÜLLER, R.M. PINTO-COELHO, A. SCHWEIZER, D. SPRINGMANN & G. BALDRINGER (1990):
Response of the microbial loop to the phytoplankton spring bloom in a large prealpine lake. - Limnol. Oceanogr. **35:** 781-794.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. Hartmut Arndt
Universität Köln
Zoologisches Institut (Ökologie)
Weyertal 119
D-50923 Köln

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Laufener Spezialbeiträge und Laufener Seminarbeiträge (LSB)

Jahr/Year: 1997

Band/Volume: 3_1997

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

Artikel/Article: Spielen Protozoen bei der Manipulation pelagischer Nahrungsnetze eine Rolle? 77-88