
Het bodemvoedselweb in het Markermeer?

rol van zwavelbacteriën – wormen - brasem



Piet Verdonschot, Ruurd Noordhuis, Joey Volwater, Joep de Leeuw, Marielle van Riel

Zoetwaterecosystemen, Wageningen Environmental Research

November 2020

Auteurs

Piet Verdonschot (*correspondentie: piet.verdonschot@wur.nl*)

Opdrachtgever

Rijkswaterstaat

Projectgroep**Wijze van citeren**

Verdonschot P.F.M. (2020). Titel. Notitie Zoetwaterecosystemen, Wageningen Environmental Research, Wageningen UR, Wageningen. xx pp.

© 2020 Zoetwaterecosystemen, Wageningen Environmental Research

- Overname, vereenvoudiging of openbaarmaking van deze uitgave is toegestaan mits met duidelijke bronvermelding.
- Overname, vereenvoudiging of openbaarmaking is niet toegestaan voor commerciële doeleinden en/of geldelijk gewin.
- Overname, vereenvoudiging of openbaarmaking is niet toegestaan voor die gedeelten van deze uitgave waarvan duidelijk is dat de auteursrechten liggen bij derden en/of zijn voorbehouden.

Wageningen Environmental Research aanvaardt geen aansprakelijkheid voor eventuele schade voortvloeiend uit het gebruik van de resultaten van dit onderzoek of de toepassing van de adviezen.

Inhoud

Inhoud	1
1 Inleiding	2
2 Materiaal en methoden	3
2.1 Literatuur en data	3
3 Resultaten	3
3.1 Biologie van zwavelbacteriën	3
3.1.1 Algemeen	3
3.1.2 Metabolische processen	5
3.1.3 Habitat	6
3.1.4 Voedsel	7
3.1.5 Biologische interacties	7
3.1.6 Bioturbatie	8
3.1.7 Bodemchemische effecten van draadvormende zwavelbacteriën	8
3.1.8 Coexistentie	9
3.2 Verspreiding van zwavelbacteriën	10
3.2.1 Verspreiding in zoetwatermeren	10
3.2.2 Verspreiding in Nederland	11
4 Dichtheid van Oligochaeta in meren	13
5 Rol van brasem	14
5.1 Voedsel van brasem	14
5.2 Bodemomwoeling door brasem	15
6 Potentieel functioneren van het benthisch voedselweb	15
7 Referenties	17

1 Inleiding

De Werkgemeenschap Levend Markermeer heeft de laatste jaren uitgebreid aandacht besteed aan de productiviteit van het Markermeer. Er is vanuit verschillende perspectieven naar het functioneren van het Markermeer gekeken. De discussies hebben geleid tot verscheidene hypothesen in hoeverre en waarom het meer ecologisch minder functioneert en welke kennis en informatie nodig is om richting te kunnen geven aan eventuele maatregelen.

Tijdens deze discussies zijn de onderdelen vis, macrofauna en draadvormende zwavelbacteriën (o.a. *Thioploca*) ook aan de orde gesteld. Echter de interactie tussen deze drie benthische componenten en het functioneren van het meer behoeft nog de nodige aandacht. Studies in andere zoetwatermeren met de bodembewonende draadvormende zwavelbacteriën hebben laten zien dat deze bacteriën, netwerken van stugge draden vormen, vooral op het grensvlak tussen zuurstofloze en zuurstofrijkere bodemlagen, dat sommige taxa verticaal mee kunnen bewegen met een bewegende zuurstofgradiënt in de bodem en dat ze gevoelig zijn voor bodemverstoring door graven en opwoelen.

Tijdens de macrofaunabemonstering in 2016 (WEnR), de mosselkarteringen van 2016 en 2019 (RWS) en bemonstering van zwavelbacteriën in 2019 (Deltares / UvA) zijn veel gegevens verzameld over de verspreiding zwavelbacteriën. Wanneer echter alle data beschikbaar zijn, kan onderzocht worden of er een correlatief verband bestaat de verspreiding van zwavelbacteriën en macrofauna. Bij een eerste onderzoek van vismagen (Witteveen+Bos m.m.v. WMR) kon geen consumptie van zwavelbacteriën worden vastgesteld. Aan de aard van de relatie tussen zwavelbacteriën en macrofauna (zowel bioturbatie als consumptie) en bodemwoelende vis is echter nog geen aandacht besteed.

De bodembewonende macrofauna van het Markermeer bestaat vooral uit Annelida (wormen); met name veel Oligochaeta en de polychaet *Hypania*. Deze wormen graven in de bovenste laag van de bodem, ze bioturberen, en zouden de zwavelbacteriën dieper de bodem in kunnen dwingen omdat ze de bovenste bodemlaag van zuurstof voorzien met hun activiteit. Opvallend is echter dat de dichtheid aan wormen in 2016 een factor 10 lager was dan de dichtheid in veel bodems van andere meren. Daarnaast eten wormen onder andere bacteriën maar het is de vraag of ze ook zouden leven van de stugge lange zwavelbacterie draden.

Brasems zijn bodemwoelende vissen die weer leven van de macrofauna (met name wormen) in de bodem. Ook brasems zouden daardoor invloed kunnen uitoefenen op de positie en mogelijke dichtheid van zwavelbacteriën. De brasemstand is echter sterk teruggelopen in het Markermeer. In hoeverre dit een gevolg is van visserijdruk, of ook van de lage voedselbeschikbaarheid en de zwavelbacteriën draden is nog onduidelijk.

Een mogelijkheid is dat het voedselweb van het Markermeer uit twee parallelle delen bestaat met weinig samenhang. Een pelagisch voedselweb waarin algen een grote rol spelen en waar de algen en de zwevende deeltjes een cyclus doormaken, en een meer benthisch voedselweb waarin de bodembewonende macrofauna, de zwavelbacteriën en mogelijk de bodemwoelende vissen een rol spelen. Hoe gescheiden, dan wel interactief, deze twee deelvoedselwebben zijn is ook nog onduidelijk. En het is ook onduidelijk of en hoe het benthische deelvoedselweb in elkaar steekt.

Een subgroep binnen de Werkgemeenschap heeft daarom aangegeven een uitgebreidere discussie te willen voorbereiden om de rol van het bodemecosysteem in het functioneren van het gehele meer aan de orde te stellen. Daarvoor is het belangrijk om de bestaande kennis over de ecologie van zwavelbacteriën, de bodembewonende macrofauna, de brasem en de interacties tussen bodemfauna - zwavelbacteriën - brasem, in het Markermeer in beeld te brengen als basis voor een discussie in een grotere groep deskundigen met verschillende expertise.

2 Materiaal en methoden

2.1 Literatuur en data

Om de bestaande kennis te verzamelen, ordenen en bundelen is een beperkt literatuuronderzoek uitgevoerd met als onderwerpen:

1. De ecologie van draadvormende zwavelbacteriën met als doel het vergelijken van omstandigheden en dichtheden van zwavelbacteriën in het Markermeer met andere meer en minder verstoorde meersystemen, en inzicht te krijgen in de verticale verspreiding van zwavelbacteriën in relatie tot bioturbatie (zie 2) en bodemomwoeling (zie 3).
2. De dichtheid en ecologie van de bodembewonende Annelida van het Markermeer; met als doel het vergelijken van de omstandigheden en dichtheden van Annelida in het Markermeer met andere meer en minder verstoorde meersystemen en inzicht te krijgen in de verticale omwerking (bioturbatie) in relatie tot het voorkomen van draadvormende zwavelbacteriën (zie 1).
3. De omstandigheden, dichtheid, gedrag en voedsel生态学 van de brasem (incl. bodemomwoeling) met als doel de invloed van bodemomwoeling door brasem (m.n. voedsel zoeken) in het Markermeer in relatie tot het voorkomen van draadvormende zwavelbacteriën (zie 1).
4. De mogelijke interacties tussen bodemfauna (incl. voedsel en bioturbatie), zwavelbacteriën (groei-omstandigheden) en brasem (incl. voedsel en bodemomwoeling); met als doel inzicht te krijgen in de invloed van draadvormende zwavelbacteriën op Annelida (en eventueel brasem), en van Annelida (bioturbatie) en brasem (bodemomwoeling) op draadvormende zwavelbacteriën.

Daarbij gaat het om een snelle screening van literatuur en eenvoudig beschikbare data die licht kunnen werpen op de onderlinge samenhang van deze drie organismengroepen.

3 Resultaten

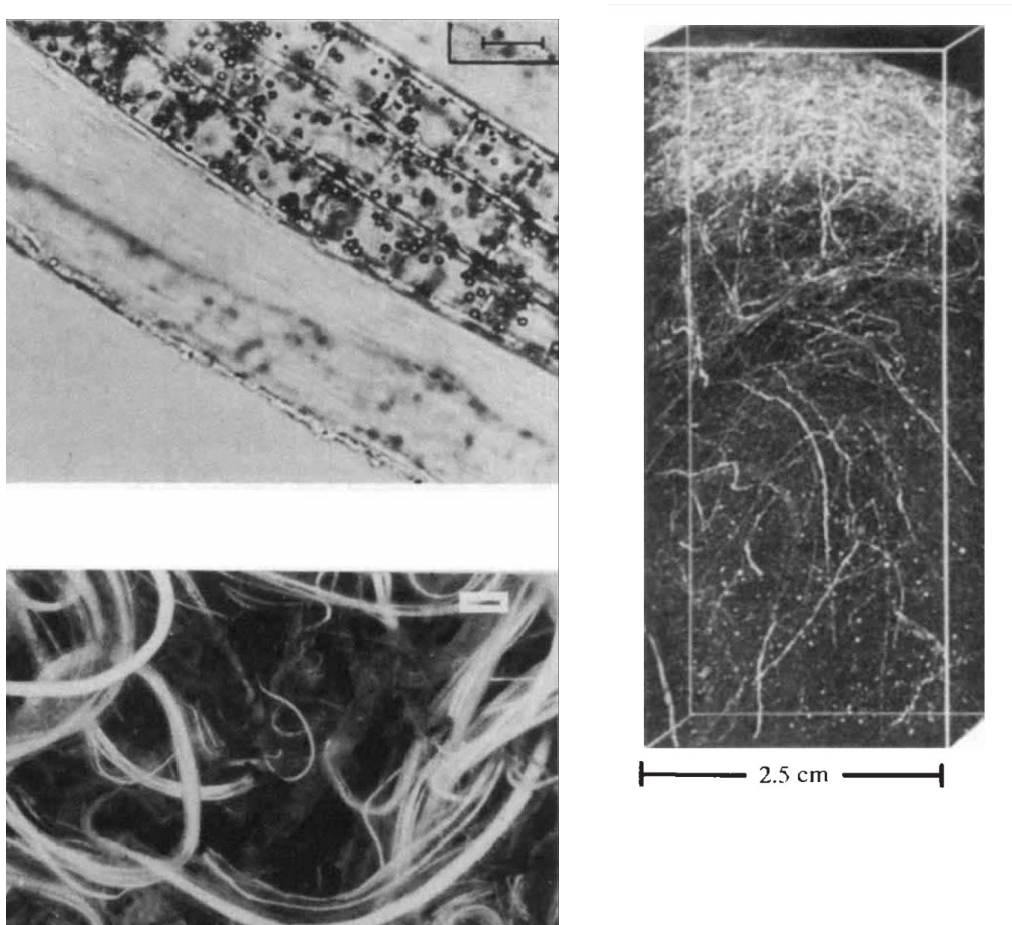
3.1 Biologie van zwavelbacteriën

3.1.1 Algemeen

Zwaveloxiderende bacteriën (familie Leucotrichaecae) behoren tot de grootste bacteriën en kunnen uitgestrekte matten vormen maar er zijn ook eencellige soorten. Zwaveloxiderende bacteriën leven in zoete, brakke en zoute wateren in of op het substraat, op het exoskelet van dieren (b.v. *Niphargus*) boven, op en onder de grenslaag tussen zuurstofhoudend en zuurstofloos bodemlagen (Jones et al. 1987, Schutte et al. 2018). De eerste beschrijving van dit taxon betrof *Thioploca ingraca* (Wislouch 1912). De familie Leucotrichaecae (voorheen de families Thiotrichaceae en Beggiatoaceae) bevat filament- tot rozetvormende, zuurstofafhankelijke, (micro-)zuurstofminnende, neutrofiele, sulfide-oxiderende of volledig heterotrofe bacteriën die de fysiologisch variëren van obligate chemolithoautotrofen tot obligaat heterotrofen die onafhankelijk zijn van zwaveloxidatie (Gray & Head 1999, Teske & Nelson 2006, Salman 2014). Zwaveloxiderende bacteriën oxideren anorganische vormen van gereduceerde zwavel, voornamelijk sulfide (H_2S en HS^-) en elementaire zwavel (S) door de reductie van de zuurstof (O_2) of nitraat (NO_3^-) al dan niet in aanwezigheid van organisch materiaal (DOC). Belangrijke genera van deze draadvormende zwavelbacteriën zijn de genera *Thioploca*, *Thiothrix*, *Thiovulum* en *Beggiatoa*.

De soorten van het geslacht *Thioploca* vormen bundels van tot wel honderd filamenten (ieder 10-40 μm in diameter) die zijn ingesloten in een uit polysacchariden bestaande draadvormige schede (Maier 1989, Huettel et al. 1996) van 5-15 cm lengte en 0.5-1 mm in diameter (Schultz et al. 1996) (Figuur 3.1). Deze filamenten (trichomen) kunnen zich onafhankelijk van de bundel in de schede bewegen en kunnen zich tot 0.5-3 cm uitstrekken in de waterlaag boven het sediment (Otte et al. 1999) en reiken 5-13 cm in het substraat (Schultz et al. 1996, Zopfi et al. 2008). Vertegenwoordigers van het geslacht *Thioploca* zijn meer gevoelig voor verstoring en al dan niet bewegelijk (Huettel et al. 1996, Dermott & Legner 2002). De laatste auteurs noemen een verticale migratie als chemotactische reactie op nitraat-, sulfide- en zuurstofconcentraties van 10 cm/dag. Met dit gedrag koppelt *Thioploca* de stikstof-, zwavel- en

koolstofcyclus (Jørgensen & Gallardo 1999). De omhulde filamenten kunnen dichte witte matten vormen op het oppervlak en in de bovenste laag van het sediment (Sweerts et al. 1990). Omdat *Thioploca* horizontale en verticale draden vormt is het waarschijnlijk dat dergelijke matten het substraat stabiliseren en vastleggen (Schultz et al. 1996).



Figuur 3.1: *Thioploca* filamenten in detail en habitus (foto rechts) (Uit: Fossing et al. 1995).

De soorten van het geslacht *Beggiatoa* vormen bundels van enkele filamenten (tot max. 122 μm dikte per filament) zonder schede (Maier & Murray 1965) die samen draden van 3-60 cm dik kunnen vormen en 'matten' tot 3-4 m diameter (Jannasch et al. 1989). *Beggiatoa* vormt witte, gelige en roze webachtige filamenteuze 'matten' op het oppervlak van anoxische sedimenten en rond kokers van bijvoorbeeld kokerwormen (*Riftia* sp.; Jannasch et al. 1989, Nelson et al. 1989). Draadvormende zwaveloxiderende *Beggiatoa* bacteriën zijn beweeglijk (2-6 $\mu\text{m/s}$) en reageren op de zuurstofconcentratie. Schultz et al. (1996) nemen aan dat *Beggiatoa* vooral op het grensvlak zuurstofrijk-zuurstofloos leven. De filamenten bestaan voor 12.5-16.7% uit celwand en cytoplasma en voor het overige uit vacuole (Jannasch et al. 1989).

Er zijn indicaties dat de draadvormende zwavelbacteriën in zoete wateren in zuurstofrijkere bodems leven en daar matten vormen terwijl ze in zoute wateren juist in de zuurstofloze bovenlaag leven (Nelson et al. 1986). De dichtheid van de matten hangt samen met de afstand tussen de zuurstofloze zwavelhoudende laag en de zuurstofhoudende laag, is de afstand groter dan zijn de matten ijler (Dunker et al. 2011). Reikt de zuurstofloosheid tot aan het oppervlak van de waterbodem dan worden de matten op het bodemoppervlak gevormd (Nolte & Lagendijk 2016). Door hun beweeglijkheid volgen de matten als het ware de grenslaag tussen zuurstofhoudend en zuurstofloos en door hun aanwezigheid houden ze deze laag ook grotendeels zuurstofloos (circa 90%; Moller et al. 1985, Nelson et al. 1986).

Op de oxisch-anoxische grenslaag zetten de draadvormende zwavelbacteriën voor hun energiehuishouding zwavelhoudende verbindingen om in elementaire zwavel (opgeslagen in de celwand) of sulfaat waarbij ze meestal zuurstof (Bernard & Fenchel 1995) en anders nitraat (Schutte et al. 2018), wat in hoge

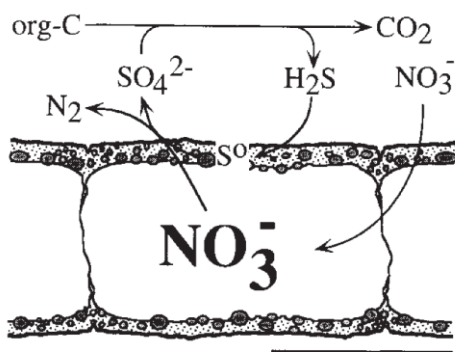
concentraties in vacuolen die >80% van het celvolume in beslag nemen voorkomt (Fossing et al. 1995), of fosfor (Brock & Schulz-Vogt 2011, Bailey et al. 2013) als elektronenacceptor gebruiken. Door het opslaan van stikstof in concentraties tot >20.000 keer de concentratie in de waterlaag (Fossing et al. 1995) kan het de-eutrofiëringseffect groot zijn. Noffke et al. (2016) rapporteerden bij een 51% bedekking met draden een 25-30% lagere uitstoot van opgelost anorganisch stikstof (DIN).

3.1.2 Metabolische processen

Draadvormende zwavelbacteriën zijn nitraatfixeerders en hun metabolische processen nitraatfixeerders zijn voornamelijk beschreven voor *Thioploca spp.* in een marine omgeving. De specifieke metabolische processen, waarbij nitraatreductie wordt gekoppeld aan koolstofoxidatie via de zwavelcyclus, zijn hoogstwaarschijnlijk in marine en zoetwater vergelijkbaar. De verschillen in biogeochemische karakteristieken tussen zoet- en zoutwatersystemen zullen echter sterke invloed hebben op het ecologisch effect van de chemische omzettingen door zwavelbacteriën in de benthische laag. De effecten van het metabolisme van vertegenwoordigers uit het genus *Thioploca* in marine systemen wordt hierna uitgewerkt voor zoete wateren.

Thioploca is een mixotrofische sulfide oxiderende bacterie, die zijn energie haalt uit een combinatie van zuurstof en nitraat uit het water, en sulfide uit de bodem (Nemoto et al. 2011). De soort neemt nitraat op uit het water, slaat dit op in de vacuole en gebruikt het om sulfide te oxideren waarbij het nitraat reduceert en ammonium vrijkomt (Maier 1980, Fossing et al. 1995, Nemoto et al. 2011, Dermott en Legner 20xx,). In een *Thioploca* cel bevinden zich zwavelglobulen, ingebed in het cytoplasma en een grote vloeibare vacuole waarin nitraat geconcentreerd tot 200 mM opgeslagen kan worden (Figuur 3.2). Nitraatreductie en koolstofoxidatie worden aan elkaar gekoppeld via de zwavelcyclus. Waterstofsulfide wordt geproduceerd door sulfaatreducerende bacteriën bij het oxideren van organische koolstofverbindingen (organisch materiaal). *Thioploca* oxideert waterstofsulfide (H_2S) door gebruik te maken van in de vacuole opgeslagen nitraat en gelijktijdig elementair zwavel op te slaan in het cytoplasma.

Maier and Gallardo (1984) vonden dat *Thioploca* acetaat, aminozuren, glucose, glycine en bicarbonaat in zijn cellen opneemt, maar niet methanol of methaan. In tegenstelling tot andere zwavelbacteriën, slaat *Thioploca* geen fosfaat op (Høgslund et al. 2009). Fosfaatopslag is dus geen algemene eigenschap voor de groep van nitraat accumulerende zwavelbacteriën. Dit is een tweetraps proces: stap 1: $2NO_3 + 5HS + 7H \rightarrow N_2 + 5S + 6H_2O$, gevolgd door stap 2: de oxidatie van zwavel elementen tot sulfaat: $6NO_3 + 5S + 2H_2O \rightarrow 3N_2 + 5SO_4 + 4H$



Figuur 3.2: Schematisch overzicht van het metabolisme van *Thioploca* (Fossing et al. 1995).

De ammonium- en sulfideproductie snelheden worden niet beïnvloed als extra sulfide wordt toegevoegd. Dit indiceert dat sulfide eerst geoxideerd wordt tot elementair zwavel en pas in een tweede, onafhankelijke stap het opgeslagen elementaire zwavel geoxideerd wordt tot sulfaat. Ook neemt de productie van ammonium niet toe als extra sulfide wordt aangeboden. Dit bevestigt dat oxidatie van sulfide en vervolgens onafhankelijk van zwavel optreedt. *Thioploca* is een facultatieve chemolithoautothroof die, indien zwavel of sulfide aanwezig is als energiebron, CO_2 kan fixeren en acetaat kan assimileren (Otte et al. 1999).

Beggiatoa spp. kunnen verticale chemische gradiënten (O_2 , H_2S , pH, en NO_3) beïnvloeden. *Beggiatoa* filamenten die extra NO_3 in een groeimedium toegediend kregen, vormden dikkere matten (>8 mm versus 0.4 mm) en bewogen hun filamenten dieper in de anaerobe zone van het substraat. De dikkere matten vormden een ruimtelijke scheiding tussen O_2 en sulfide, maar niet tussen sulfide en NO_3 . Dit betekent dat

in deze situatie NO₃ fungeerde als electronenacceptor. Denitrificatie door zwavelbacteriën, zoals *Thioploca*, kunnen een rol spelen bij stikstoffixatie en assimilatie van ammonium en nitraat. Via denitrificatie, kunnen draadvormende zwavelbacteriematten in zoete wateren een sleutelrol spelen in de benthische zuurstof, zwavel en stikstof cycli (Sweerts et al. 1990).

3.1.3 Habitat

Kolonies van draadvormende zwavelbacteriën bestaan uit verschillende soorten en fenotypen die op kleine ruimtelijke schaal (binnen 10 m²) naast elkaar voorkomen (Nemoto et al. 2011). Ze vormen heterogene mozaïeken en kunnen zich door een heel meer in de bovenste centimeters van de bodem, in de grenszone van aerobe en anaerobe bodem verspreiden. Zo leeft *Thioploca* op de grenslaag tussen de zuurstofhoudende toplaag waarin nitraat doordringt en de zuurstofloze laag daaronder waarin zich waterstofsulfide bevindt. Vaak is dit een modderige bovenlaag met een lage concentratie waterstofsulfide (Larkin & Strohl 1983). Om beide processen uit te kunnen voeren, verplaatst de bacterie zich actief in zijn centimeters lange filamenten tussen deze twee lagen en slaat nitraat op in zijn grote vacuole en of transporteert nitraat via deze filamenten naar het sediment (Zopfi et al. 2008). De grootste biomassa *Thioploca*-filamenten zit in de bovenste bodemlaag, op het grensvlak tussen aerobe en anaerobe bodem; in de zone -2-+2 cm (Nemoto et al. 2011)) of in de zone -4- -7 cm onder een 3 cm dikke lichtbruine laag sediment (Høgslund et al 2010).

Vrij-levende bacteriën kunnen veel efficiënter met organisch materiaal omgaan dan draadvormende. Draadvormende hebben vaak een oxisch-anoxische zwavelhoudende bodem nodig. Als die aanwezig is hebben de draadvormende zwavelbacteriën een competitief voordeel. Zwavelbacteriën worden daarom ook wel gradiëntorganismen genoemd, waarbij een horizontale oriëntatie in de reductiezone wordt verondersteld, in combinatie met een verticale oriëntatie in de oxiderende zone van het sediment. Hierdoor kunnen de bacteriën gemakkelijker H₂S vanuit de bodem naar een hogere zone transporteren, waar zuurstof aanwezig is voor hun aerobe metabolisme (Larkin & Strohl 1983). De horizontale en verticale distributie van *Thioploca* (m.n. *T. ingrica*) is afhankelijk van een niche waar nitraat en sulfide fysiek zijn gescheiden, waarbij *T. ingrica* gebruik kan maken van de schede, de dubbele opslagcapaciteit en een beperkte beweeglijkheid. *Thioploca* bezit, in tegenstelling tot *Beggiatoa*, een schede waarin elektronendonor en -acceptor zijn verbonden. Hierdoor kunnen de draadvormende zwavelbacteriën, zoals *Thioploca*, elektronenacceptoren en -donoren opslaan en transporteren en dat beïnvloedt de verspreiding in habitats waarin nitraat en zwavel aanwezig zijn (Høgslund et al. 2010). De afstand tussen een gereduceerde bodemlaag met vrij sulfide (H₂S) en een geoxideerde laag met nitraat is bij voorkeur ongeveer 1 cm voor deze groep (Høgslund et al. 2010). Høgslund et al. (2010) mat nitraat in *Thioploca* matten tot 13 cm diepte in hetzelfde substraat. Dit duidt erop dat *Thioploca* niet of minder beweegt tussen nitraat en sulfide bevattende bodemlagen en het nitraat opneemt langs de gangen die tot 18 cm diepte kunnen reiken van bioturbierende wormen. Nielsen et al. (2004) toonden met microelectrode metingen de aanwezigheid van nitraat circa 2 mm rondom gangen van de polychaet *H. diversicolor* aan. Een hoge dichtheid van de polychaet *H. diversicolor* zorgt voor een intermediair verstoord milieu (Kristensen 2001) waarin rondom de gangenstelsels nitraat en zuurstof aan het sediment worden toegevoegd in een verder sulfiderijke (zuurstofloze) bodem. In een dergelijk heterogeen driedimensionaal systeem is een gecontroleerde maar een gerichte beweging vereist van de draadvormige zwavelbacteriën. Bodemlagen mogen echter niet te vaak worden verstoord omdat dan de vorming van nieuwe schedes te veel energie kost. Door verstoring kan de nitraatbron namelijk (tijdelijk) wegvallen of juist beschikbaar komen. Het in de schede opgeslagen zwavel draagt wel bij aan de beschikbaarheid van energie voor beweging (niet voor groei).

De vrijlevende (niet-schede vormende) draadvormende zwavelbacteriën, zoals *Beggiatoa*, daarentegen vormen een verticaal gestratificeerd dradenstelsel bestaande uit zelfstandige filamenten (trichomen) tussen geoxideerd sediment (met elektronenacceptoren) nabij het bodemoppervlak en het dieper gelegen gereduceerd (met elektronendonoren) sediment. Hierbij is een willekeurig dradenstelsel voldoende effectief om de chemische gradiënten te volgen (Preisler et al. 2007). Mogelijk verklaart dit verschil in strategie het verschil in de verspreiding van beide groepen zwavelbacteriën waarbij de schede een voorwaarde is om te kunnen gedijen als nitraat als oxidatiemiddel aanwezig is vermengd in bodem waar sulfide is geaccumuleerd (Mussmann et al. 2003) terwijl de andere groep ook kan gedijen in een meer stabiele gestratificeerde bodem.

Het specifieke metabolisme geeft draadvormende zwavelbacteriën het voordeel dat ze zich kunnen handhaven onder condities waarbij andere organismen dat niet kunnen. Na een langere periode van minder

zuurstofrijke condities in de benthische zone kan een toename van zwavelbacteriën matten optreden (*Thioploca*: Escribano et al. 2003). Het lijkt erop dat de verspreiding van *Thioploca* meer een gevolg is van een trial en error kolonisatie en het zich uit kunnen breiden op plekken waar andere bacteriesoorten inmiddels verdwenen zijn dan dat de soort zich actief op bepaalde plekken vestigt. Er is geen correlatie gevonden tussen het voorkomen van *Thioploca* en sediment karakteristieken (Nemoto et al. 2011). Hoewel het genus *Thioploca* geen specifieke eisen aan textuur lijkt te stellen, lijkt de aanwezigheid van nitraat en sulfide niet de enige bepalende factor voor de verspreiding te zijn. Op veel plekken waar nitraat en sulfide voldoende beschikbaar is, zijn geen vertegenwoordigers van het genus *Thioploca* aangetroffen (Høgslund et al. 2010). Daarnaast lijkt *Thioploca* te profiteren van zeer fijne zachte sedimenten (Johannsson et al. 2007) en lijkt gevoelig te zijn voor veranderingen in zuurstof- en zwavelconcentraties, en daardoor gevoelig voor milieuveranderingen. De 65% afname van *Thioploca* kolonies in Lake Erie en Lake Constance wordt toegeschreven aan veranderingen in zwavel- en zuurstofconcentraties als gevolg van vervuiling (Larkin & Strohl 1983). In het Grevelingenmeer lijken seizoenale fysisch-chemische veranderingen zoals lagere sulfide concentraties of een lagere koolstofinput echter geen invloed te hebben op de voorkomende denitrificerende bacteriën. Competitie voor nitraat- en nitrietbronnen tussen verschillende groepen naast elkaar voorkomende sulfide en stikstof omzettende bacteriën was waarschijnlijk bepalender voor het dispersiepatroon in het Grevelingenmeer. Het is zeer waarschijnlijk dat verschillende typen bacteriën die koolstof-, stikstof- en zwavelcycli aan elkaar koppelen in hun metabolische activiteiten een hecht netwerk vormen en door elkaar voorkomen (Lipsewers et al. 2016).

Thioploca ingrica is net als mariene *Thioploca spp.* mixotroof met aerob metabolisme (Otte et al. 1999) terwijl onder anaerobe omstandigheden de bacterie meer dan 81 dagen in leven kan blijven. Net als mariene soorten, nemen zoetwater *Thioploca spp.* zowel onder aerobe and anaerobe omstandigheden CO₂ op, mits nitraat beschikbaar is (Høgslund et al. 2009).

3.1.4 Voedsel

Mariene vertegenwoordigers uit het genus *Thioploca* zijn indirect afhankelijk van een hoge fytoplanktonproductie (Jørgensen & Gallardo 1999) en daarom is de *Thioploca* biomassa laag in de winter en van het voorjaar tot in de vroege herfst wanneer afstervende alge bezinken en de zuurstofconcentratie in de bodemwaterlaag is (Gallardo et al. 1995).

Mogelijk zijn *Thioploca* populaties in zoetwatermeren van dezelfde koolstofbron afhankelijk, bezinkend plankton (organisch materiaal: Dermott & Legner 2002). Als dit organisch materiaal niet door het benthos wordt gebruikt dan wordt het door bacteriële hydrolyse, fermentatie, afgifte van gereduceerde stoffen (ethanol, waterstof) en ademhaling verbruikt. De oxidatie van koolstof wordt gecompenseerd door reductie van zuurstof, nitraten, sulfaten en oxiden van mangaan en ijzer (Thamdrup & Canfield 1996). In dit complex voedselweb kan *Thioploca* sulfiden gebruiken als bron van energie en nitraten als elektronenacceptor, en kan ook organische stoffen met een laag molecuulgewicht of carbonaatgehalte assimileren (Dermott & Legner 2002).

3.1.5 Biologische interacties

Organismen die leven in de hydrothermische ventilatieopeningen in de diepzee zijn grotendeels, zo niet volledig, afhankelijk van de productie van organische koolstof door litho-autotrofe bacteriën. Het geothermisch gegenereerd waterstofsulfide en het vrije zuurstof van het omringende zeewater fungeren daar als elektronendonor in de permanent donkere omgeving. Hier verzorgen vrijlevende en in dichte matten levende bacteriën (zoals symbiotische en vrijlevende zwavel- en methaanoxiderende bacteriën, extreem thermofiele anaërobe lithoautotrofen (methanogenen) en zwavelreducerende heterotrofen) als voedsel voor filterende en grazende dieren (Nelson et al. 1989, Ferdelman et al. 1997). In andere woorden, zwavelbacteriematten kunnen worden gepredeerd door invertebraten.

Fenchel & Bernard (1995) en Bernard & Fenchel (1995) toonden aan dat mariene zwavelbacteriën door anaerobe ciliaten worden geconsumeerd. De intergetijdse slak *Haliotis cracherodii* voedt zich met mariene draadvormende zwavelbacterien (Stein 1984). Dit voedingsgedrag komt ook bij andere intergetijdse slakken voor (Trager & DeNiro1990). Ook van vijf soorten garnalen is waargenomen dat ze zich voeden met draadvormende zwavelbacteriën (Gebruk et al. 2000). Er zijn maar weinig invertebraten die leven van bacteriën kleiner dan 7 µm. De meeste draadvormende zwavelbacteriën zijn groter dan 7 µm en zouden kunnen worden gepredeerd, maar daar is weinig over bekend in zoete wateren (Kiyashko, Narita, & Wada, 2001). Op basis van stabiele isotopen vermoeden Kiyashko et al. (2001) dat larven van chironomiden, met name vertegenwoordigers van het geslacht *Stictochironomus*, zich onder andere (facultatief) met

zwaveloxiderende bacteriën voeden of er een symbiose mee aangaan. Ook Bunn & Boon (1993) vermelden een vergelijkbare hypothese. Kiyashko et al. (2001) gingen nog een stap verder en uiten het vermoeden dat larven van chironomiden een sleutelrol spelen in de koppeling van methaanproducerende microben en hogere trofische niveaus in veel zoetwatersystemen. Van larven van chironomiden is bekend dat ze de verspreiding van methanotrofe bacteriën in de bodem beïnvloeden (Kajan & Frenzel 1999). Dermott & Legner (2002) opperden dat detritivore vlokreeften (*Diporeia*) zich voeden met bezonken plankton (vnl. diatomeeën: Gardner et al. 1990, Johnson & Wiederholm 1992) en bodembewonende zwavelbacteriën (Marzolf 1965, Sly & Christie 1992, Goedkoop & Johnson 1994), inclusief de filamenten van *Thioploca*. Morita et al. (1981) rapporteerden hetzelfde voedingsgedrag van een mariene, bioturbierende vlokreeft (*Ampelisca araucana*). Naast vlokreeften grazen pissebedden ook op draadvormende schimmels en bacteriën (Graca et al. 1993).

Omdat vlokreeften in zoete wateren een belangrijke voedselbron vormen voor onder andere vissen, zoals spiering en witvis (Flint 1986, McDonald et al. 1990), zou deze voedingswijze erop duiden dat energie wel naar pelagische niveaus wordt doorgegeven.

In mariene systemen in Peru en Chili is *Thioploca* spp. aangetroffen in monddelen en darmkanalen van garnalen en andere zeedieren uit hetzelfde gebied. Dit duidt op trofische interacties tussen *Thioploca* spp. en de voorkomende fauna (Larkin & Strohl 1983). Het is echter moeilijk om trofische relaties met draadvormende zwavelbacteriën te bepalen, omdat de bacteriën zowel chemoautotroof, als heterotroof en facultatief mixotroof kunnen zijn. Hierdoor hebben ze geen karakteristieke isotopensignatuur, maar reflecteren ze vaak die van hun omgeving. Op basis van vetzurenanalyse hebben Yamanaka et al. (2013) aangetoond dat de draadvormige filamenten van *Thioploca* spp. opgenomen worden door *Corbicula japonica*. Waarschijnlijk neemt het schelpdier de filamenten op door middel van 'pedal feeding', i.e. het actief opnemen van partikels door met de voet in het sediment te woelen.

Draden van het genus *Thiothrix* komen voor aan het exoskelet van de vlokreeft *Niphargus*. Deze grondwaterbewoner brengt het grootste deel van zijn tijd door in zuurstofrijk water maar passeert regelmatig het sulfide-zuurstof grensvlak (Dattagupta et al. 2009).

3.1.6 Bioturbatie

Een essentieel onderdeel van de activiteit van *Thioploca* het nitraatrijke sediment is de chemotactische beweging (Dermott & Legner 2002). Deze beweging werd in het Ontariomeer ernstig verstoord door bioturbierende vlokreeften (Amphipoda) met dichtheden tot 16,000 individuen/m² (Dermott 2001). Hierdoor konden geen bacteriematten meer worden gevormd in de zuurstofrijke toplaag. Dermott & Legner (2002) lieten ook experimenteel in een aquarium met een dichtheid van 1500 vlokreeften/m² zien dat de biomassa van *Thioploca* in 30 dagen met 36% afnam tegenover 7% in de controle. Het is hierbij nog wel de vraag of de draadvormende bacteriën en de vlokreeften wel hetzelfde organisch materiaal consumeren. In ieder geval verschillen de habitats van beide taxa omdat de draadvormende zwavelbacteriën een zuurstofloze, sulfide houdende en tegelijk een nitraatrijke bodem nodig hebben terwijl de lokreeften een zuurstofrijke waterlaag behoeven. In het Lake Ontario nam *Thioploca* spp. met het verdwijnen van de vlokreeften het sediment over. De overige benthische fauna bestond daarna (rond 2002) uit wormen (Oligochaeta), ostracoden (*Candona*) en in beperkte dichtheid erwtenmosselen (Sphaeriidae: Dermott & Legner 2002).

Er bestaat een vermoeden dat een bepaalde mate van verstoring van het substraat gewenst is om het voorkomen van zwavelbacteriën mogelijk te maken. Te frequente verandering van plek zou weer een grote investering van de bacteriën vragen. *Thioploca ingrica* lijkt daarom afhankelijk te zijn van de intensiteit en het type bioturbatie op de plaats die de bacterie gekoloniseerd heeft (Høgslund et al. 2010).

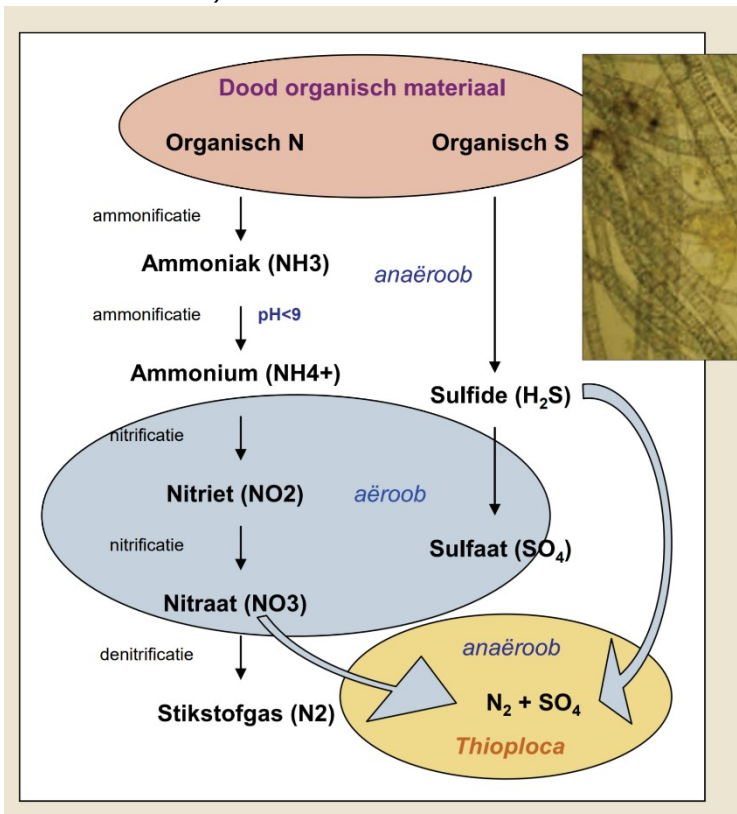
3.1.7 Bodemchemische effecten van draadvormende zwavelbacteriën

De belangrijkste omzettingen van organisch stikstof en zwavel in zoetwatermeren zijn schematisch weergegeven in figuur 3.3. Nitraat accumulerende zwavel bacteriën, zoals *Thioploca* spp., kunnen bijdragen aan een toename van ammoniumconcentraties in de benthische zone en aan de vorming van een zone met verminderde zuurstofconcentraties (Sayama et al. 2005). In combinatie met een aanhoudende hoge zuurgraad (pH≥9) en hoge temperaturen kan dit leiden tot een onvolledige omzetting van ammonium en tenslotte een ophoping van ammoniak in het water tot lethale concentraties. Deze condities doen zich in het Markermeer echter weinig voor.

Moeraszones en ondiepe gedeelten in het Markermeer lopen echter nog steeds potentieel een risico op toxische ammoniumophoping. Van den Berg et al. (2014) mat in een experimenteel moeras in het

Markermeer een stijging van ammonium concentraties in het bodemvocht gedurende de zomerperiode tot concentraties >1000 $\mu\text{mol/l}$. Dit zijn waarden die voor veel waterplanten toxisch zijn. Ammonium in klei werd omgezet naar nitraat in de plas-dras situatie, maar in slib bleef ammonium ook in plas-dras situaties hoog.

Sulfide-arme bodemoppervlakten zijn essentieel in mariene systemen voor de overleving van benthische fauna en benthische nitraatreductie is belangrijk om eutrofiëring in stikstof-gelimiteerde kustwateren te kunnen controleren (Sayama et al. 2005). In zoetwatersystemen is stikstof minder vaak de limiterende factor voor de ontwikkeling van algen en planten dan in mariene systemen (Hecky & Kilham 1988). Hier is, naast lichtbeschikbaarheid, fosfor het nutriënt is dat het vaakst limiterend is (Schindler 1977, Loeb & Verdonschot 2009).



Figuur 3.3: Mogelijke omzettingen van organisch stikstof en zwavel in het Markermeer (Noordhuis 2010).

3.1.8 Coexistentie

Een hoge biomassa aan zwavelbacteriën gaat samen met zones waar sulfaatreductie kan optreden en waar lage hoeveelheden geoxideerde metalen aanwezig zijn (reactieve metalen remmen de sulfaatreductie Jørgensen & Nelson 2004) zodat sulfide wordt geproduceerd. De soort *Thioploca ingrica* komt dan ook niet voor in geoxideerde en vaak ook geresusondeerde, -bio-irrigeerde of -bioturbeerde sedimenten. bioirrigation and bioturbation. De diepteverspreiing van deze soort is waarschijnlijk gerelateerd aan de mate en diepte van wormenbioturbatie (aanvoer nitraat en zuurstof (Høgslund et al 2010)). Dat geldt echter lang niet voor alle draadvormende zwavelbacteriën.

In het algemeen, hebben zuurstofarme onderwaterbodems een belangrijk effect op biochemische adaptaties van de organismen die in deze systemen leven. In de kustgebieden van Chili bijvoorbeeld komen polychaeten samen voor met wijd verspreide *Thioploca spp.* en gebruiken ze de zwavelbacteriematten als schuilplek voor juveniele stadia (González & Quiñones 2000).

Voldoende grote populaties van de polychaet *Nereis diversicolor* kunnen een matig dynamische niche creëren met gemiddelde fysische substraat verstoreng (Kristensen 2001), waardoor stikstof en zuurstof in sedimentlagen kunnen komen waar zwavelconcentraties laag zijn. Zonder gradiënten die chemotaxis mogelijk maken in zo'n heterogeen driedimensionale systeem, is een hoge mate van gecontroleerde en gerichte beweging noodzakelijk. De schede waarbinnen de filamenten zich kunnen verplaatsen, die

bronnen van electronendonoren verbindt met electronenacceptoren lost dit probleem deels op. De schede zou een vereiste kunnen zijn om als nitraat accumulierende sulfideoxidator goed gebruik te kunnen maken van een driedimensionaal wormgangensysteem (Høgslund et al. 2010). Daarom is het hoogstwaarschijnlijk dat een aantal vertegenwoordigers van de draadvormende zwavelbacteriën juist samen met biotuberende taxa voorkomen.

3.2 Verspreiding van zwavelbacteriën

3.2.1 Verspreiding in zoetwatermeren

Draadvormende zwavelbacteriën komen vooral in marine systemen voor, slechts een beperkte aantal taxa komt in brak water of zoetwater voor. Høgslund et al (2010) trof *Thioploca ingrica* populaties vooral aan in riviermondingen op plekken met veel bioturbatie en plekken met zwavel en wormgangen waarin nitraat en zuurstof aanwezig is. Een heterogeen milieu maakt het *Thioploca spp.* waarschijnlijk gemakkelijker om toegang tot zowel electronendonoren als -receptoren te hebben.

Al sinds het begin van de vorige zijn er waarnemingen van het geus *Thioploca* in zoetwatermeren. Er zijn waarnemingen van het voorkomen in het Bodenmeer (D: Maier & Preissner 1979, Kojima et al. 2003), Lake Erie, Cayuga, Champlain, Superior (USA: Dermott & Legner 2002, Dermott et al. 2012), Lake Ogawara, Lake Okotanpe, Lake Biwa (mesotroof) (JP: Nemoto et al. 2011), de rivier Neva, het Baikalmeer (RU: Nishino et al. 1998), het Grevelingenmeer (NL: Lengkeek et al. 2010) en van de genera *Thioploca* en *Beggiatoa* in het Markermeer (NL: Nishino et al. 1997, Noordhuis 2010, Roskam 2019). Naast het voorkomen in allerlei andere habitats zoals de golf van Mexico, warmwaterbronnen in Florida, brakke wateren (Høgslund et al. 2010).

Een deel van de grote meren waarin *Thioploca spp.* gevonden worden, betreft ecologisch aangetaste meren met artificiële, geconstrueerde kustzones en zacht sediment, waar dynamische fysische processen zoals windwerking en golfbeweging een grote invloed hebben op de benthische zone. In de diepere delen van deze meren zijn zuurstofconcentraties vaak laag. In deze meren betreft het een divers, benthisch gedomineerd productief systeem wat veranderd is in een systeem waarin pelagische primaire productie domineert. De oeverzone en ondiepe delen van deze meren zijn fysisch en chemisch dynamische geworden met een grote impact van driehoeksmosselen (Dermott et al. 2005). De soortenrijkdom en abundanties van macrofauna zijn er laag, vaak met een dominantie van slechts enkele soorten, waaronder vaak driehoeksmosselen (Dermott & Legner 2002, Johansson et al. 2007) en vooral oligochaeten en chironomiden die de hoofdgroepen in de modderige delen van deze meren vormen. Amphipoden, kokerjuffers (Trichoptera) en slakken (Gastropoda) komen in zones met meer structuur en waterplanten. Ook in mariene systemen, zoals de Coastal Central Shelf in Chili, worden de draadvormende zwavelbacteriën vergezelt door enkele dominante soorten en een lage soortendichtheid (Carrasco et al. 1999). In de Great Lakes ontwikkelde *Thioploca spp.* dichte matten op plekken waar de voorheen abundante, bodemwoelende amphipode *Diporeia spp.* verdwenen was en de mosselen *Dreissena polymorpha* en *D. bugensis* de oeverzones gekoloniseerd hadden. Oligochaeten en chironomiden waren hier nog wel aanwezig. Een experimenteel onderzoek (Dermott et al. 2005) toont echter aan dat de aanwezigheid van *Thioploca* geen effect op de overleving van *Diporeia* zou hebben gehad.

Ook Johansson et al. (2007) namen waar dat op plekken waar zwavelbacteriematten zich ontwikkelden de benthische fauna afnam in dichtheid en soortenrijkdom. De benthische fauna op plekken met zwavelbacteriematten bestond voornamelijk nog uit oligochaeten.

In Lake Biwa ging de ontwikkeling van *Thioploca spp.* in de profundale zone van het meer gepaard met een enorme aanwas van ondergedoken waterplanten elders in het meer. Waarschijnlijk zijn beide processen een gevolg van milieuveranderingen (Inoue 2019).

Een onvolledige of verstoorde omzetting van ammonium in nitraat en nitriet resulteert in een ophoping van ammonium in het water. Bij een hogere pH bij de bodem kan dit teveel aan ammonium omgezet worden in het voor veel bodemorganismen giftige ammoniak. Samen met een lagere zuurstofconcentratie en de vorming van waterstofsulfide kan dit het bodemleven aantasten.

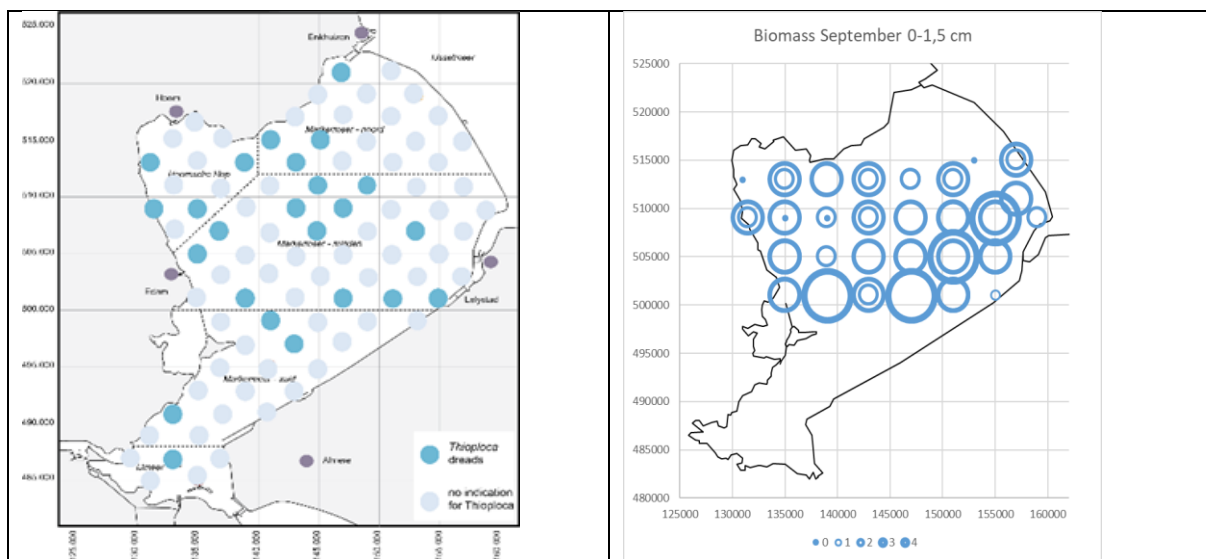
Er zijn indicaties dat bij *Thioploca spp.* in zoete wateren, in tegenstelling tot mariene systemen, geen dominerende sulfaatreductoren op de schedes te vinden zijn. Misschien zijn sulfaat reductoren minder dominant in de bacteriële gemeenschappen waarmee *Thioploca spp.* in zoetwater geassocieerd wordt, vanwege een lager sulfaat aanbod (Nemoto et al. 2011). Ook hebben *Thioploca spp.* in zoetwater een

kleinere filament diameter variërend van 2 tot 4.5 μm (Wisłouch 1912) en soms ontbreekt de grote vacuole (Høgslund et al. 2010). Het is nog onduidelijk hoe *Thioploca spp.* in zoetwater omgaat met de lage sulfide beschikbaarheid door de lage sulfaatreductie snelheid in zoete wateren. Zoetwatersoorten zouden hierin anders kunnen functioneren dan mariene soorten of een aanpassing kunnen hebben, bijvoorbeeld in de vorm van symbiotische bacteriële sulfaat reductoren. Zo worden bijvoorbeeld fotosynthetische bacteriën van het phylum *Chloroflexi* in de omhulsels van *Thioploca* waargenomen (Nemoto et al. 2011). Mariene *Thioploca* zijn zeer efficiënte nitraat verwerkers. Zoetwatersoorten zullen waarschijnlijk minder nitraat accumuleren vanwege de verschillen in de structuur en grootte van hun vacuolen (Dermott & Legner 1984, Maier 1989).

3.2.2 Verspreiding in Nederland

Beggiatoa kwam in 1889 "overall" in de Amsterdamse grachten voor (ongep. handschrift Alex Klein, aangehaald in Wibaut-Isebree Moens 1916). In de jaren 1930, kort na de afsluiting van de Zuiderzee, werden in de diepere delen van het nieuwe IJsselmeer *Beggiatoa* en *Thiotrix* gemeld (ref?).

In maart 2008 zijn in het IJsselmeer en Markermeer bij het verzamelen van mosselen witte draden waargenomen die later zijn geïdentificeerd als *Thioploca ingraca* (bij de Vaate & Jansen 2008). De in december 2015 op circa 30 locaties rond de Marker Wadden waargenomen wormen zouden mogelijk boven het sediment uitstekende en bewegende bundels van *Thioploca* kunnen zijn geweest (Roskam 2019). In oktober 2016 is op 88 locaties macrofauna bemonsterd waarbij bacteriedraden apart zijn verzameld en geconserveerd. In een later stadium wordt op basis van DNA bepaald om welke soort(en) het gaat. Het accent van de verspreiding lag op basis van de visuele waarnemingen in 2016 op het centrale en westelijke deel van het Markermeer, terwijl bijvoorbeeld in het gebied langs de Houtribdijk nauwelijks/geen draden zijn aangetroffen (Figuur 3.1 links). In het najaar van 2019 is de abundantie bepaald van draadvormige zwavelbacteriën in de toplaag van het sediment op een selectie van locaties van hetzelfde grid als bemonsterd in 2016 (Figuur 3.1 rechts).



Figuur 3.1: Verspreiding van draadvormige zwavelbacteriën in gridmonsters van de bodemfaunakartering 2016 (links) en de abundantie van draadvormige zwavelbacteriën in de toplaag van het sediment op een selectie locaties van hetzelfde grid in het najaar van 2019 (rechts).

In juni 2019 zijn op de 30 locaties uit 2015 rond Marker Wadden de genera *Thioploca* en *Beggiatoa* geïdentificeerd. In september en november 2019 zijn 29 locaties uit het eerder genoemde grid bemonsterd op draadvormige zwavelbacteriën (Noordhuis 2019, Kaulh 2020). Hierbij zijn op alle locaties de taxa *Beggiatoa* (enkelvoudige draden) en/of *Thioploca* draden (bundels met schedes) aangetroffen (Figuur 3.2), die later met DNA zijn bevestigd (Theirylnck et al. 2019). De biomassa's bleken het hoogst in het midden van het Markermeer, met versgewichten van enkele honderden grammen per m^2 . De draden zijn aangetroffen in de bovenste 3 cm van het sediment, op de locaties met de hoogste dichtheden soms tot 5 cm. Herhaalde bemonstering van 5 locaties bevestigde dit beeld en de versgewichten bedroegen tot ongeveer 400 g/m^2 (Noordhuis in prep.). Aansluitende laboratoriumexperimenten lieten zien dat de aanwezigheid van *Thioploca* de opwerveling van sediment kan beperken. In een aansluitend onderzoek

naar de aanwezigheid van zwavelbacteriën in vismagen (brasem, blankvoorn, pos en zwartbekgrondel) is geen *Thioploca* aangetroffen (Van der Haas 2020), ook niet met behulp van DNA analyse (Van Himbeek & Van Bochove 2019). Tijdens bemonsteringen van bodemfauna in wateren op en tussen de compartimenten van Marker Wadden zijn in 2019 en 2020 eveneens draadvormige bacteriën gevonden.



Figuur 3.2: Verspreiding en dichtheidsverdeling van *Beggiatoa* (links) en *Thioploca* (rechts) in de bovenste laag van het sediment (0-1,5 cm). 1 = <10 draden per dekglasje, 2 = 10-50 draden, 3 = >50 draden. Van ongeveer twee derde van de locaties zijn twee steekbuismonsters bekeken (dubbele ringen).

De analyses van de monsters uit september en november 2019 leiden tot de volgende conclusies (Noordhuis 2019):

- Draadvormige zwavelbacteriën (*Beggiatoa* en *Thioploca*) zijn gevonden op alle 29 locaties bemonsterd in september, verspreid over het hele Markermeer, en op alle 10 locaties bemonsterd in november.
- *Thioploca* bundels zijn gevonden op 25 van de 29 locaties (86%) in september, en op 8 van de 10 locaties in november, met de hoogste dichtheden in het (zuiden en oosten van het) centrum van het meer.
- Het waren verreweg de meest talrijke draadvormige structuren in de bodem, *Thioploca* was het enige genus met onderlinge samenhang (vlechtwerken / matten).
- De bulk van de draden komt voor in de bovenste 3 cm van het sediment, bij hoge dichtheid tot 5 cm.

- De gemiddelde biomassa was hoog, met een gemiddeld versgewicht van 172 g/m² over alle locaties in september, en gemiddeld nog hogere waarden in november. In het concentratiegebied kwamen waarden rond 700 g/m² relatief veel voor.
- Resultaten van opwervingsproeven geven een negatieve relatie weer tussen de dichtheid van de bacteriedraden en de mate van opwerveling van het sediment (uitstel van eerste reactie op toenemende schuifspanning, uiteindelijk meer abrupte toename).
- De bacteriën kwamen samen voor met levende algen (kolonies blauwalgen, diatomeeën, *Pediastrum*, *Scenedesmus*, etc.) en bodemfauna (nematoden, ostracoden, ciliaten etc.), en er zijn op basis van zuurstofverbruik en -productie geen aanwijzingen voor negatieve effecten op de activiteit van de overige benthische flora en fauna.
- Het gebied met de grootste biomassa ligt buiten het belangrijkste mosselgebied.
- Het gebied met de grootste biomassa heeft een enigszins afwijkende chemie, met vooral relatief hoge concentraties opgelost fosfor in de waterkolom, maar ook enigszins verhoogde concentraties van zwavel, calcium en silicium.
- Er is overeenkomst tussen de abundantieverdeling van *Thioploca* en de genoemde chemische parameters enerzijds en de ruimtelijke verdeling van activiteiten zoals graafwerkzaamheden in het kader van de aanleg van Marker Wadden en de dijkverbetering langs de Noord Hollandse kust anderzijds.

In de Grevelingen vormt het genus *Beggiatoa* in de zomer soms uitgestrekte matten op de bodem van diepere, gestratificeerde delen van het Grevelingenmeer, waarbij zuurstoftekort voorkomt en sterfte onder de bodemfauna plaatsvindt (Lengkeek et al. 2007, 2010; Nolte & Lagendijk 2016). Hierbij wordt vermeld dat bij een bedekking van >10% geen ander bentisch leven voorkwam (Lengkeek et al. 2010).

4 Dichtheid van Oligochaeta in meren

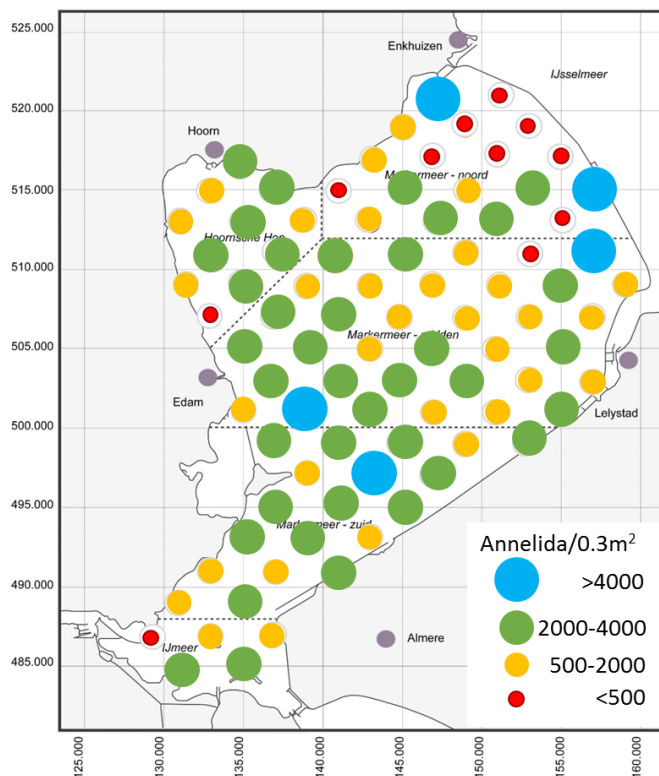
Oligochaeta en met name Tubificidae komen in wisselende abundanties in bodems van meren voor (zie voorbeelden in Tabel 4.1). De dichtheden zijn sterk afhankelijk van het voedselaanbod, de diepte, de zuurstofhuishouding en competitie/predatie (Howmiller 1977). Afwezigheid van predatie en voldoende zuurstof en organisch materiaal dragen sterk bij aan hogere aantallen.

Tabel 4.1: Voorbeelden van gemiddelde dichtheden van Oligochaeta in meren over de wereld.

Locatie	Oligochaeta dichtheid (individue/m ²)	Referentie
Lake Erie	23,000	Robbins et al. 1989
	21,713	
Lake Vortsjarv (1973-1996)	262±29	Kangur et al. 1998
Lake Sowa	402-31,659	Yasuda & Okino 1987
Lake Banyoles	1,303	Rieradevall & Real 1994
Altona Fishery Harbor	800,000	Caspers 1980
Topçam Dam-Lake	45-4,853	Yildiz & Balik 2006
Lake Kizaki	10,424 ± 5,346	Hirabayashi et al. 2014
26 Wisconsin lakes	11-27,000	Howmiller 1977
Lake Peipsi	1,175 ± 58	Haberman et al. 200

De verdeling van aantallen Oligochaeta in het Markermeer varieert voornamelijk van 1600 en 13300 individuen per m² en lag in 2016 gemiddeld rond de 6,000 individuen per m². Die aantallen liggen in de range die aangetroffen zijn in het mesotrofe meer Lake Kizaki (Japan) en het productieve doorstroomde (meer organisch materiaal en betere zuurstofhuishouding) Topçam Dam-Lake reservoir (Turkije). Lake Banyoles (Spanje) kan maanden anoxisch zijn waardoor de aantallen Oligochaeta laag zijn. Het langzaam eutrofer wordende Lake Vortsjarv (Estland) bevat ook lage aantallen mede door de aanwezigheid van hoge aantallen chironomiden. Ook Lake Peipsi bevat lage aantallen Oligochaeta naast veel chironomiden (Tabel 4.1).

Aantallen Oligochaeta kunnen dus moeilijk tussen meren onderling worden vergeleken als niet alle abiotisch en biotisch omstandigheden bekend zijn.



Figuur 4.1: De dichtheid van Annelida (combinatie van Hirudinea, Platyhelminthes en Oligochaeta) op de in 2016 bemonsterde 88 locaties.

5 Rol van brasem

5.1 Voedsel van brasem

Jonge brasem (< 25 cm) voedt zich voornamelijk met dierlijk plankton terwijl bodemfauna het belangrijkste voedsel voor grotere brasem is. Met hun uitstulpende bek en sterke zuigkracht woelen ze in de bodem om zo het aanwezige voedsel eruit te filteren (filter feeding). De voornaamste bodemorganismen in het dieet van brasem zijn muggenlarven, larven van andere insecten, (plat)wormen en kreeftachtigen (Kakareo 2002, Witteveen+Bos 2020, Backiel & Zawisza 1986). Daarnaast kunnen ook slakken en driehoeksmosselen een deel van het dieet uitmaken (Van Emmerik 2008). Volwassen brasem is echter in zijn voedselvoorziening niet geheel afhankelijk van het bodemleven. In gebieden waar relatief weinig bodemorganismen aanwezig zijn, maar wel een hoge abundantie van zoöplankton en lage dichtheden gespecialiseerde planktivore vis, kan hun dieet voor een groot deel uit zoöplankton (o.a. cladocerans, ostracods en copepods) bestaan (Biro et al. 1991, van Densen 1984, Lammens et al. 1986, Löffler 1982). De beschikbaarheid van bodemorganismen kan door de seizoenen veranderen waardoor er seizoensvariatie in het dieet van brasem zit (Biro et al. 1991). Daarnaast wordt bij brasems vaak een groot aandeel detritus en mineralen in magen aangetroffen (van Emmerik 2008, Backiel & Zawisza 1986, Specziar et al. 1997). Wanneer brasem zich met zoöplankton voedt, concurreert deze vaak met jonge (pelagische) vis zoals bijvoorbeeld spiering. Bij lage dichtheden aan zoöplankton zijn jonge (pelagische) vissen efficiënter en is brasem afhankelijk van het aanbod aan bodemfauna (muggenlarven). Voor het aanbod muggenlarven in productieve systemen moet brasem concurreren met o.a. kolblei en pos (en aal) waarbij grote brasems deze voedselbron het meest efficiënt kunnen bemachtigen en daardoor een dominante positie innemen in het voedselweb (Lammens et al. 1986, van Emmerik 2008, Witteveen+Bos, 2020).

Er is geen aanwijzing dat draadvormende zwavelbacteriën gegeten worden door brasem noch door andere bodemfauna-etende vissen. Ook op basis van DNA analyses van de maaginhoud van verzamelde brasems uit het Markermeer in 2019 is de aanwezigheid van zwavelbacteriën niet aangetoond (Witteveen+Bos 2020). Ondanks dat brasems geen kieskeurige eters blijken te zijn worden zwavelbacteriën niet in het

dieet van brasem aangetroffen, in tegenstelling tot detritus, dat wel een behoorlijk aandeel van de maaginhoud kan beslaan (van Emmerik 2008). Een verklaring hiervoor zou kunnen zijn dat de aanwezigheid van zwavelbacteriën samen zou kunnen gaan met een lage dichtheid aan bodemfauna waardoor het voor brasem niet aantrekkelijk is hier te foerageren.

5.2 Bodemomwoeling door brasem

Of de achteruitgang van brasem in het Markermeer (gedeeltelijk) verklaard kan worden door de aanwezigheid van draadvormende zwavelbacteriën in het Markermeer of dat een laag brasemstand juist een toename van zwavelbacteriën kan veroorzaken is onbekend. Het brasembestand is voornamelijk in de laatste twintig jaar achteruit gegaan (Tien et al. 2020), maar het is onbekend of de aanwezigheid van draadvormende zwavelbacteriën hieraan heeft bijgedragen. Vanuit een bottom-up redentatie zou brasem door middel van hun foerageergedrag ook een negatief effect kunnen hebben op de ontwikkeling van draadvormende zwavelbacteriën. Doordat brasem de bodem omwoelt tijdens het bemachtigen van hun voedsel, zou een groot brasembestand er mogelijk voor kunnen zorgen dat draadvormende zwavelbacteriën niet de kans krijgt matten (draden) te ontwikkelen. Meermaals zijn in vergelijkbare zoetwatersystemen bottom-up effecten van brasem waargenomen, waarbij brasem een belangrijke rol in het ecosysteem neemt (Tatrai et al. 1990, Williams et al. 2002). Een duidelijke relatie tussen (foerageer) activiteit van brasems en doorzicht van het water is waargenomen tijdens een zenderstudie in een ondiep meer in Denemarken (Hansen et al. 2019). In een ondiep noord Italiaans meer zijn na de intrede van brasem de nutriënt- en fytoplanktonconcentraties toegenomen en is het doorzicht van het water aanzienlijk verminderd, met als gevolg een vermindering in waterplanten (Volta et al. 2013). Al in de jaren negentig werd door Breukelaar et al. (1994) een positief lineair verband gevonden tussen de biomassa benthivore vis, brasem, en de concentratie van sediment in de waterkolom van proefvijvers. Verschillende studies laten zien dat brasem door middel van een bottom-up effect het functioneren van een zoetwatersysteem kan beïnvloeden. Of brasem hetzelfde effect kan hebben op de aanwezigheid van draadvormende zwavelbacteriën is echter nog onduidelijk. Om hierover uitspraken te kunnen doen is aanvullend onderzoek naar de relatie tussen draadvormende zwavelbacteriën en brasem benodigd.

6 Potentieel functioneren van het bentisch voedselweb

De aanwezigheid en abundantie van tubificide wormen is sterk gecorreleerd met hoge fosfor en koolstof belasting (Probst 1987), met een hoge sedimentatie en grote koolstofflux (Robbins et al. 1989) Daarnaast zijn tubificiden indicatoren van eutrofe en saprobe omstandigheden (Milbrink 1983, Särkkä 1994). Hun gemiddelde aantallen lagen tussen 2000 en 2013 tussen de 283 – 1900, in 2014 op 4692 en in 2015 op 2038 per m². In 2016, een veel intensievere campagne kwam het gemiddelde uit op rond 6000 individuen per m². Toch ontstaat hieruit het beeld dat over de laatste 20 jaar de aantallen tubificiden zijn toegenomen.

Dreissena mosselen hebben een grote invloed op de toevoer van organisch materiaal van de litorale zone naar het meer en op de productie van fytoplankton (Conroy et al. 2005). Met hun grote filtercapaciteit consumeren ze een belangrijk deel van de organische of koolstofstroom (seston inname) en verlagen daarmee de voedselvoorziening van wormen en andere invertebrate verzamelaars en filtreerders met als gevolg een daling van het aantal (Lozano et al. 2001, Nalepa et al. 1998, 2003, 2007). Tegelijk versnellen de mosselen de mineralisatie waardoor andere algen weer kunnen ontwikkelen. Hun aantallen lagen de laatste 20 jaren gemiddeld redelijk constant tussen 458-1113 individuen per m².

In het algemeen benadelen filtreerders (bijvoorbeeld unioniden, filterende chironomiden en eendagsvliegen (*Ephemera vulgata*) in ondiepe zoete wateren de bewoners van zachte (slib)bodems, zoals tubificiden en chironomide verzamelaars (Nalepa et al. 1991, Schloesser & Nalepa 1994). Wanneer opwerveling van slib echter frequent optreedt wordt het habitat ongeschikt voor filtreerders en krijgen de verzamelaars de overhand (Soster et al. 2011). Deze interacties kunnen ook over afstand spelen, bijvoorbeeld tussen een ondiepere oeverzone en een diepere meerbodem waarbij de Dreissena's op harde substraten en de macrofyten enerzijds de wormen anderzijds beïnvloeden. Het verdwijnen van oesters in Chesapeake Bay (oesters filtreerden al het water uit de baai in de zomer binnen 3-6 dagen (Newell 1988))

leidde tot een verschuiving van de primaire productie van de bodem naar de waterkolom en naar microbiële voedselwebben. Het belangrijkste gevolg was dominantie van bodembewonende verzamelaars (wormen e.d.), eutrofiëring en hypoxie van de weke modderbodems (Soster et al. 2011).

Bodemwoelende kreeftachtigen hebben grote invloed op de stabiliteit van de bovenste bodemlaag. Hun activiteit kan de ontwikkeling van draadvormende zwavel bacteriën beperken, zoals Dermott et al. (2005) lieten zien voor de activiteit van *Diporeia spp.* De aantallen kreeftachtigen fluctueerden tussen 2000-2015 rond de 284-1406 individuen per m².

Het brasembestand is voornamelijk in de laatste twintig jaar achteruit gegaan (Tien et al. 2020). Deze achteruitgang betekent een vermindering van de bodemomwoeling, mits geen andere bodemwoelende vissoorten deze rol hebben overgenomen.

Veranderingen in aanwezigheid en dichtheid van draadvormende zwavelbacteriën in het Markermeer zijn onbekend omdat er onvoldoende gekwantificeerde gegevens beschikbaar zijn.

Er kunnen verschillende alternatieve interacties tussen draadvormende zwavelbacteriën, macroinvertebraten en bodemvissen worden geponereerd voor het Markermeer. We nemen hierbij aan dat de draadvormende zwavelbacteriën kunnen worden geconsumeerd door macroinvertebraten en vissen, draadvormende zwavelbacteriën in de bodem van het Markermeer een geschikt habitat vinden (sulfide bevattend sediment van mariene oorsprong) en omdat er verschillende soorten draadvormende zwavelbacteriën aanwezig zijn kunnen individuele soorten ook meer of minder abundant worden afhankelijk van de bodemomstandigheden. Mogelijke interacties zijn:

De lage aantallen en verlaagde bioturbatie activiteit door kreeftachtigen, wormen en vissen over de laatste 20 jaren heeft de draadvormende zwavelbacteriën de gelegenheid geboden zich uit te breiden. Deze uitbreiding maakt van de draadvormende zwavelbacteriën een steeds belangrijkere 'sink' van nutriënten en koolstof waardoor de energiestromen vanuit het benthisch systeem naar het pelagische verder gereduceerd is (zie ook Dermott et al. 2002). Hierbij consumeert de aanwezige fauna weinig van de bacteriematten en is de benthisch-pelagisch koppeling verzwakt.

In de optie dat de draadvormende zwavelbacteriën niet kunnen worden geconsumeerd door macroinvertebraten en vissen zou een toename in dichtheid de 'sink' werking door de draadvormende zwavelbacteriën extra zijn versterkt.

De verminderde toevoer van organisch materiaal vanuit de waterkolom naar de bodem (afname algenproductie in het pelaal) heeft het benthisch systeem verarmt waardoor er minder bodemactiviteit in de bovenste (zuurstofhoudende) bodemlaag plaats vindt. Deze verlaagde activiteit heeft geleid tot een geringere zuurstofindringing in de bodem waardoor de draadvormende zwavelbacteriën naar boven zijn opgeschoven of andere soorten zijn gaan domineren. De draadvormende zwavelbacteriën leggen daarmee de bovenste bodem/sliblaag beter vast en verminderen de resuspensie. Hierdoor komen er minder nutriënten terug in de waterkolom en wordt de productie verder verlaagd.

7 Referenties

- Backiel, T. & Zawisza, J. (1968). Synopsis of Biological data on the Bream *Abramis brama* (L.). FAO Fisheries synopsis No. 36.
- Bailey, J. V., Corsetti, F. A., Greene, S. E., Crosby, C. H., Liu, P., & Orphan, V. J. (2013). Filamentous sulfur bacteria preserved in modern and ancient phosphatic sediments: implications for the role of oxygen and bacteria in phosphogenesis. *Geobiology*, 11(5), 397-405.
- Bernard, C., & Fenchel, T. (1995). Mats of colourless sulphur bacteria. II. Structure, composition of biota and successional patterns. *Marine Ecology Progress Series*, 128, 171-179.
- Bij de Vaate, A. & E.A. Jansen 2008. Onderzoek naar de groei en voorplanting van driehoeks- en quaggamosselen in het IJsselmeergebied: resultaten van onderzoek uitgevoerd in 2008. Waterfauna Hydrobiologisch Adviesbureau, Lelystad, rapportnummer 2008/08.
- Biró, P., Sadek, S. E., & Paulovits, G. (1991). The food of bream (*Abramis brama* L.) in two basins of Lake Balaton of different trophic status. *Hydrobiologia*, 209(1), 51-58.
- Breukelaar, A. W., Lammens, E. H., Breteler, J. G. K., & Tatrai, I. (1994). Effects of benthivorous bream (*Abramis brama*) and carp (*Cyprinus carpio*) on sediment resuspension and concentrations of nutrients and chlorophyll a. *Freshwater biology*, 32(1), 113-121.
- Brock, J., & Schulz-Vogt, H. N. (2011). Sulfide induces phosphate release from polyphosphate in cultures of a marine *Beggiatoa* strain. *The ISME journal*, 5(3), 497-506.
- Bunn, S. E. & Boon P. I. (1993). What sources of organic carbon drive food webs in billabongs? A study based on stable isotope analysis. *Oecologia* 96:85-94
- Caspers, H. (1980). The relationship of saprobial conditions to massive populations of tubificids. In *Aquatic oligochaete biology* (pp. 503-505). Springer, Boston, MA.
- Dattagupta, S., Schaperdoth, I., Montanari, A., Mariani, S., Kita, N., Valley, J. W., & Macalady, J. L. (2009). A novel symbiosis between chemoautotrophic bacteria and a freshwater cave amphipod. *The ISME Journal*, 3(8), 935-943.
- Dermott, R. (2001). Sudden disappearance of the amphipod *Diporeia* from eastern Lake Ontario, 1993-1995. *Journal of Great Lakes Research*, 27(4), 423-433.
- Dermott, R., & Legner, M. (2002). Dense mat-forming bacterium *Thioploca ingraca* (Beggiatoaceae) in eastern Lake Ontario: implications to the benthic food web. *Journal of Great Lakes Research*, 28(4), 688-697.
- Dermott, R., M. Munawar, S. Carou, R. Bonnell & H. Niblock (2005) Is sediment or pseudofaeces toxicity responsible for the decline of the amphipod *Diporeia hoyi* in Lakes Erie and Ontario? *Aquatic Ecosystem Health & Management*, 8(1): 11-20. DOI: 10.1080/14634980590927373
- Dermott, R., Martchenko, D., & Johnson, M. (2012). Changes in the benthic community of the Bay of Quinte, Lake Ontario, over a 40 year period. *Aquatic Ecosystem Health & Management*, 15(4), 410-420.
- Dunker, R., Røy, H., Kamp, A. & Jørgensen, B. B. (2011). Motility patterns of filamentous sulfur bacteria, *Beggiatoa* spp. *FEMS microbiology ecology*, 77(1), 176-185.
- Escribano R., M. Fernández & A. Aranís (2003) Physical-chemical processes and patterns of diversity of the Chilean eastern boundary pelagic and benthic marine ecosystems: an overview. *Gayana* 67(2):190-205.
- Fenchel, T., & Bernard, C. (1995). Mats of colourless sulphur bacteria. I. Major microbial processes. *Marine Ecology Progress Series*, 128, 161-170.
- Ferdelman, T. G., Lee, C., Pantoja, S., Harder, J., Bebout, B. M., & Fossing, H. (1997). Sulfate reduction and methanogenesis in a *Thioploca*-dominated sediment off the coast of Chile. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 61(15), 3065-3079.
- Flint, R.W. (1986). Hypothesized carbon flow through the deepwater Lake Ontario food web. *J. Great Lakes Res.* 12: 344-354.
- Fossing, H., Gallardo, V. A., Jørgensen, B. B., Hüttel, M., Nielsen, L. P., Schulz, H., ... & Küver, J. (1995). Concentration and transport of nitrate by the mat-forming sulphur bacterium *Thioploca*. *Nature*, 374(6524), 713-715.
- Gardner, W. S., Quigley, M. A., Fahnenstiel, G. L., Scavia, D., & Frez, W. A. (1990). *Pontoporeia hoyi*—a direct trophic link between spring diatoms and fish in Lake Michigan. In *Large lakes* (pp. 632-644). Springer, Berlin, Heidelberg.

- Gebruk, A. V., Southward, E. C., Kennedy, H., & Southward, A. J. (2000). Food sources, behaviour, and distribution of hydrothermal vent shrimps at the Mid-Atlantic Ridge. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 80(3), 485-499.
- Goedkoop, W., & Johnson, R. K. (1994). Exploitation of sediment bacterial carbon by juveniles of the amphipod *Monoporeia affinis*. *Freshwater Biology*, 32(3), 553-563.
- González R.R. & R.A. Quiñones (2000). Pyruvate oxidoreductases involved in glycolytic anaerobic metabolism of polychaetes from the continental shelf off central-south Chile. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 51(4):507-19.
- Graça, M. A. S., Maltby, L., & Calow, P. (1993). Importance of fungi in the diet of *Gammarus pulex* and *Asellus aquaticus* I: feeding strategies. *Oecologia*, 93(1), 139-144.
- Gray, N. D., & Head, I. M. (1999). New insights on old bacteria: diversity and function of morphologically conspicuous sulfur bacteria in aquatic systems. In *Molecular Ecology of Aquatic Communities* (pp. 97-112). Springer, Dordrecht.
- Haberman, J., Jaani, A., Kangur, A., Kangur, K., Laugaste, R., Milius, A., ... & Pihu, E. (2000, March). Lake Peipsi and its ecosystem. In *Proceedings of the Estonian Academy of Sciences, Biology Ecology* (Vol. 49, No. 1, pp. 3-18).
- Hansen, J. H., Brodersen, J., Baktoft, H., & Skov, C. (2019). Relationship between bream (*Abramis brama*) activity and water turbidity in a shallow lake under different season conditions. *Journal of Limnology*, 78(2).
- Hecky R. E. & P. Kilham (1988) Nutrient limitation of phytoplankton in fresh-water and marine environments - a review of recent-evidence on the effects of enrichment. *Limnology and Oceanography* 33: 796-822.
- Hirabayashi, K., Oga, K., & Yamamoto, M. (2014). Bathymetric distribution of aquatic Oligochaeta in Lake Kizaki, Central Japan. *Zoosymposia*, 9(1), 36-43.
- Høgslund, S., Nielsen, J. L., & Nielsen, L. P. (2010). Distribution, ecology and molecular identification of *Thioploca* from Danish brackish water sediments. *FEMS microbiology ecology*, 73(1), 110-120.
- Høgslund, S., Revsbech, N. P., Kuenen, J. G., Jørgensen, B. B., Gallardo, V. A., Van De Vossenberg, J., ... & Nielsen, L. P. (2009). Physiology and behaviour of marine *Thioploca*. *The ISME journal*, 3(6), 647-657.
- Howmiller, R. P. (1977). On the abundance of Tubificidae (Annelida: Oligochaeta) in the profundal benthos of some Wisconsin lakes. *American Midland Naturalist*, 211-216.
- Huettel, M., Forster, S., Kloser, S., & Fossing, H. (1996). Vertical migration in the sediment-dwelling sulfur bacteria *Thioploca* spp. in overcoming diffusion limitations. *Applied and Environmental Microbiology*, 62(6), 1863-1872.
- Inoue E., T. Kobayashi & M. Nishino (2019) Chironomid Fauna (Diptera: Chironomidae) of Lake Biwa, with Emphasis on the Changes in Recent Decades. *Lake Biwa: Interactions Between Nature and People 2019*:191.
- Jannasch, H. W., Nelson, D. C., and Wirsén, C. O. (1989) Massive natural occurrence of unusually large bacteria (*Beggiatoa* sp.) at a hydrothermal deep-sea vent site. *Nature* 342: 834-836.
- Johannsson, O. E., Charlton, M., Chow-Fraser, P., Dermott, R. M., Howell, E. T., Makarewicz, J. C., Millard, E. S., Mills, E. L. and Richardson, V. (2007). "Productivity and limnology". In *The state of Lake Ontario in 2003*. Great Lakes Fishery Commission, Special Publication 07-01, Edited by: Morrison, B. J. and LaPan, S. R. 11-34. Michigan: Ann Arbor.
- Johnson, R. K., & Wiederholm, T. (1992). Pelagic-benthic coupling-The importance of diatom interannual variability for population oscillations of *Monoporeia affinis*. *Limnology and Oceanography*, 37(8), 1596-1607.
- Jones, W. J., D. P. Nagle, Jr., and W. B. Whitman. 1987. Methanogens and the diversity of Archaeobacteria. *Microbiol. Rev.* 51:135-177.
- Jørgensen B. B. & Gallardo V. A. (1999). *Thioploca* spp.: filamentous sulfur bacteria with nitrate vacuoles. *FEMS Microbiol Ecol* 28: 301-313.
- Jørgensen B. B. & Nelson D. C. (2004). Sulfide oxidation in marine sediments: geochemistry meets microbiology. In: Amend JP, Edwards K, Lyons TW (eds). *Sulfur Biogeochemistry—Past and Present* vol. 379. Special paper GSA, pp 63-81.
- Jørgensen, B. B., & Gallardo, V. A. (1999). *Thioploca* spp.: filamentous sulfur bacteria with nitrate vacuoles. *FEMS Microbiology Ecology*, 28(4), 301-313.
- Kajan, R., & Frenzel, P. (1999). The effect of chironomid larvae on production, oxidation and fluxes of methane in a flooded rice soil. *FEMS Microbiology Ecology*, 28(2), 121-129.

- Kakareko, T. (2002). The importance of benthic fauna in the diet of small common bream *Abramis brama* (L.), roach *Rutilus rutilus* (L.), pikeperch *Sander lucioperca* (L.) and ruffe *Gymnocephalus cernuus* (L.) in the Włocławek Reservoir. *Fisheries & Aquatic Life*, 10(2), 221-231.
- Kamp, A., Stief, P., & Schulz-Vogt, H. N. (2006) Anaerobic sulfide oxidation with nitrate by a freshwater *Beggiatoa* enrichment culture. *Applied and environmental microbiology*, 72(7), 4755-4760. DOI: 10.1128/AEM.00163-06
- Kangur, K. Ü. L. L., Timm, H., Timm, T., & Timm, V. (1998). Long-term changes in the macrozoobenthos of Lake Vörtsjärv. *Limnologia*, 28(1), 75-83.
- Kauhl L. 2020. Filamentous sulphur bacteria in Lake Markermeer. Spatial and temporal influences on primary production and resuspension. Stageverslag Hogeschool Zeeland, Vlissingen / Deltares, Utrecht.
- Kiyashko, S. I., Narita, T., & Wada, E. (2001). Contribution of methanotrophs to freshwater macroinvertebrates: evidence from stable isotope ratios. *Aquatic Microbial Ecology*, 24(2), 203-207.
- Kojima, H., Teske, A., & Fukui, M. (2003). Morphological and phylogenetic characterizations of freshwater *Thioploca* species from Lake Biwa, Japan, and Lake Constance, Germany. *Applied and Environmental Microbiology*, 69(1), 390-398.
- Kristensen, E. (1981). Direct measurement of ventilation and oxygen uptake in three species of tubicolous polychaetes (*Nereis* spp.). *Journal of comparative physiology*, 145(1), 45-50.
- Lammens, E. (1986). Interactions between fishes and the structure of fish communities in Dutch shallow, eutrophic lakes (Doctoral dissertation, Lammens).
- Larkin J.M. & W.R. Strohl (1983) *Beggiatoa*, *Thiothrix*, and *Thioploca*. *Annu. Rev. Microbiol.* 37:341–67
- Lipsewers, Y. A., Hopmans, E. C., Meysman, F. J., Sinninghe Damsté, J. S., & Villanueva, L. (2016). Abundance and diversity of denitrifying and anammox bacteria in seasonally hypoxic and sulfidic sediments of the saline lake Grevelingen. *Frontiers in microbiology*, 7, 1661.
- Loeb, R. & P.F.M. Verdonschot (2008) Complexiteit van nutriëntenlimitaties in oppervlaktewateren. Wageningen, Wettelijke Onderzoekstaken Natuur & Milieu, WOT-werkdocument 128. 69 blz.; 10 fig.; 1 tab.; 154 ref.
- Löffler H. (1982). Zur Ökologie der Brachsen (*Abramis brama* (L.)) im Bodensee. Dissertation. Der Fakultät für Biologie der Eberhardt-Karls-Universität Tübingen.
- Maier S. & V.A. Gallardo (1984). Nutritional characteristics of two marine *Thioplocas* determined by autoradiography. *Arch Microbiol* 139: 218–220.
- Maier S. (1989). Genus III. *Thioploca*. In *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology*. vol. 3: 2101-2106. Williams and Wilkins Co., Baltimore.
- Maier, S. 1980. Growth of *Thioploca ingrica* in a mixed culture system. *Ohio J. Sci.* 80:30–32.
- Maier, S., & Murray, R. G. E. (1965). The fine structure of *Thioploca ingrica* and a comparison with *Beggiatoa*. *Canadian Journal of Microbiology*, 11(4), 645-655.
- Maier, S., & Preissner, W. C. (1979). Occurrence of *Thioploca* in Lake Constance and Lower Saxony, Germany. *Microbial ecology*, 5(2), 117-119.
- Marzolf, G. R. (1965). Substrate relations of the burrowing amphipod *Pontoporeia affinis* in Lake Michigan. *Ecology*, 46(5), 579-592.
- McDonald, M.E., Crowder, L.B., and Brandt, S.B. (1990). Changes in Mysis and *Pontoporeia* populations in southeastern Lake Michigan: a response to shifts in the fish community. *Limnol. Oceanogr.* 35: 220–227.
- Møller, M. M., Nielsen, L. P., & Jørgensen, B. B. (1985). Oxygen responses and mat formation by *Beggiatoa* spp. *Applied and Environmental Microbiology*, 50(2), 373-382.
- Morita, R. Y., Iturriaga, R., & Gallardo, V. A. (1981). *Thioploca*: Methylophile and significance in the food chain. Oregon State University, Sea Grant College Program. *Kieler Meeresforsch., Sonderh.* 5:384–389.
- Mußmann, M., Schulz, H. N., Strotmann, B., Kjær, T., Nielsen, L. P., Rosselló-Mora, R. A., ... & Jørgensen, B. B. (2003). Phylogeny and distribution of nitrate-storing *Beggiatoa* spp. in coastal marine sediments. *Environmental Microbiology*, 5(6), 523-533.
- Nelson, D. C., Jørgensen, B. B., & Revsbech, N. P. (1986). Growth pattern and yield of a chemoautotrophic *Beggiatoa* sp. in oxygen-sulfide microgradients. *Applied and Environmental Microbiology*, 52(2), 225-233.
- Nelson, D. C., Wirsén, C. O., & Jannasch, H. W. (1989). Characterization of large, autotrophic *Beggiatoa* spp. abundant at hydrothermal vents of the Guaymas Basin. *Applied and Environmental Microbiology*, 55(11), 2909-2917.

- Nemoto, F., Kojima, H., & Fukui, M. (2011) Diversity of freshwater Thioploca species and their specific association with filamentous bacteria of the phylum Chloroflexi. *Microbial ecology*, 62(4): 753.
- Nielsen, O. I., Gribsholt, B., Kristensen, E., & Revsbech, N. P. (2004). Microscale distribution of oxygen and nitrate in sediment inhabited by *Nereis diversicolor*: spatial patterns and estimated reaction rates. *Aquatic Microbial Ecology*, 34(1), 23-32.
- Nishino, M., Fukui, M., & Nakajima, T. (1998). Dense mats of Thioploca, gliding filamentous sulfur-oxidizing bacteria in Lake Biwa, central Japan. *Water Research*, 32(3), 953-957.
- Noffke, A., Sommer, S., Dale, A. W., Hall, P. O. J., & Pfannkuche, O. (2016). Benthic nutrient fluxes in the Eastern Gotland Basin (Baltic Sea) with particular focus on microbial mat ecosystems. *Journal of Marine Systems*, 158, 1-12.
- Nolte, A.J. en O.G. Lagendijk, (2016). Grevelingenmeer van stagnant naar beperkt getij: synthesesedocument Beschikbare kennis en resterende kennisvragen met betrekking tot het effect van introductie beperkte getijslag op het natuurlijk systeem van Grevelingenmeer en Voordelta; Deltares rapport 1230426, december 2016.
- Noordhuis R. 2019. Survey zwavelbacteriën Markermeer 2019. Deltares Notitie 11204657-002, Utrecht.
- Otte, S., Kuenen, J. G., Nielsen, L. P., Paerl, H. W., Zopfi, J., Schulz, H. N., ... & Jørgensen, B. B. (1999). Nitrogen, carbon, and sulfur metabolism in natural Thioploca samples. *Applied and Environmental Microbiology*, 65(7), 3148-3157.
- Preisler, A., De Beer, D., Lichtschlag, A., Lavik, G., Boetius, A., & Jørgensen, B. B. (2007). Biological and chemical sulfide oxidation in a Beggiatoa inhabited marine sediment. *The ISME journal*, 1(4), 341-353.
- Rieradevall, M., & Real, M. (1994). On the distribution patterns and population dynamics of sublittoral and profundal oligochaeta fauna from Lake Banyoles (Catalonia, NE Spain). *Hydrobiologia*, 278(1-3), 139-149.
- Robbins, J. A., Keilty, T., White, D. S., & Edgington, D. N. (1989). Relationships among tubificid abundances, sediment composition, and accumulation rates in Lake Erie. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 46(2), 223-231.
- Roskam G. 2019. Monitoring slibbodem Marker Wadden – 2019. Deltares Notitie 11203758-011, Utrecht.
- Salman, A. T. V. (2014). 6 The Family Beggiatoaceae. *Strain*, 35, 110.
- Sayama, M., N. Risgaard-Petersen, L.P. Nielsen, H. Fossing & P. Bondo Christensen (2005) Impact of Bacterial NO₃ Transport on Sediment Biogeochemistry. *Applied and Environmental Microbiology* 71 (11): 7575-7577
- Schindler D. W. (1977) Evolution of phosphorus limitation in lakes. *Science* 195: 260-262.
- Schulz, H. N., Jørgensen, B. B., Fossing, H. A., & Ramsing, N. B. (1996). Community structure of filamentous, sheath-building sulfur bacteria, Thioploca spp., off the coast of Chile. *Applied and Environmental Microbiology*, 62(6), 1855-1862.
- Schutte, C. A., Teske, A., MacGregor, B. J., Salman-Carvalho, V., Lavik, G., Hach, P., & de Beer, D. (2018). Filamentous giant Beggiatoaceae from the Guaymas Basin are capable of both denitrification and dissimilatory nitrate reduction to ammonium. *Applied and environmental microbiology*, 84(15).
- Sly, P. G., & Christie, W. J. (1992). Factors influencing densities and distributions of *Pontoporeia hoyi* in Lake Ontario. *Hydrobiologia*, 235(1), 321-352.
- Specziár, A., Tölg, L., & Bíró, P. (1997). Feeding strategy and growth of cyprinids in the littoral zone of Lake Balaton. *Journal of Fish Biology*, 51(6), 1109-1124.
- Stein, J. L. (1984). Subtidal gastropods consume sulfur-oxidizing bacteria: evidence from coastal hydrothermal vents. *Science*, 223(4637), 696-698.
- Sweerts J-P, R.H., D. De Beer, L.P. Nielsen, H. Verdouw, J.C. Van den Heuvel, Y. Cohen & T.E. Cappenberg (1990) Denitrification by sulphur oxidizing Beggiatoa spp. mats on freshwater sediments. *Nature*, 344: 762-763.
- Tátrai, I., Tóth, G., Ponyi, J. E., Zlinskzy, J., & Istvánovics, V. (1990). Bottom-up effects of bream (*Abramis brama* L.) in Lake Balaton. *Hydrobiologia*, 200(1), 167-175.
- Teske, A., & Nelson, D. C. (2006). The genera beggiatoa and thioploca. *Prokaryotes*, 6, 784-810.
- Thamdrup, B. O., & Canfield, D. E. (1996). Pathways of carbon oxidation in continental margin sediments off central Chile. *Limnology and oceanography*, 41(8), 1629-1650.
- Theirlynck T., J.A. Vonk, G. Muyzer & H. van de Geest 2019. Where two worlds meet: marine sediments in a dammed freshwater lake. Poster presentatie UvA, Amsterdam.
- Tien, N., Mosqueira Sanchez I., Brunel T., van der Hammen T., Molla Gazi K., van Donk S., Foekema E., de Bruijn P., de Leeuw J.J., 2020. Bestandsoverzicht van snoekbaars, baars, blankvoorn en brasem

- en de evaluatie van potentiële oogstregels voor snoekbaars en baars in het IJssel-/Markermeer. Wageningen Marine Research rapport C041/20.
- Trager, G. C., & DeNiro, M. J. (1990). Chemoautotrophic sulfur bacteria as a food source for mollusks at intertidal hydrothermal vents: evidence from stable isotopes. *The Veliger*, 33(4), 359-362.
- Van den Berg, L.J.L., M.C. van Riel en L. Bakker (2014) MarkerMeerMoeras: Nieuwe Kansen voor Natura 2000. CWE, Rijkswaterstaat rapport 2014.01
- van Densen W.L.T. (1984). Rapport Werkgroep Evaluatie Beheersmethoden. Snoek, Snoekbaars en brasem . Biologie, Populatieontwikkeling en Beheer. RIVO / S&B / OVB.
- Van der Haas I. 2020. Analyse maaginhouden ten behoeve van helder-troebel plan KIMA. Witteveen + Bos, rapport 117775/20-002.328, Deventer
- Van Emmerik, W.A.M., 2008. Kennisdocument brasem, *Abramis brama* (Linnaeus, 1758). Kennisdocument 23. Sportvisserij Nederland, Bilthoven.
- Van Himbeek, R., van Bochove, K. 2019. DNA analyse maaginhoud vissen. Datura Molecular Solutions, Wageningen.
- Van Riel M.C., J.A. Vonk, R. Noordhuis, & P.F.M. Verdonschot (2019) Novel ecosystems in urbanized areas under multiple stressors: Using ecological history to detect and understand ecological processes of an engineered ecosystem (lake Markermeer). *Freshwater ecosystems*, Wageningen Environmental Research
- Volta, P., Jeppesen, E., Leoni, B., Campi, B., Sala, P., Garibaldi, L., ... & Winfield, I. J. (2013). Recent invasion by a non-native cyprinid (common bream *Abramis brama*) is followed by major changes in the ecological quality of a shallow lake in southern Europe. *Biological invasions*, 15(9), 2065-2079.
- Wibaut – Isebree Moens N.L. 1916. Bijdrage tot de kennis omtrent de vervuiling van water in en om Amsterdam.
- Williams, A. E., Moss, B., & Eaton, J. (2002). Fish induced macrophyte loss in shallow lakes: top-down and bottom-up processes in mesocosm experiments. *Freshwater biology*, 47(11), 2216-2232.
- Wislouch, S. M. (1912). *Thioploca ingraca* nov. spec. *Ber. Deut. Botan. Ges.* 30, 470-474.
- Yamanaka T, Mizota C, Maki Y, Matsumasa M. (2013) Assimilation of terrigenous organic matter via bacterial biomass as a food source for a brackish clam, *Corbicula japonica* (Mollusca: Bivalva). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 126:87-92.
- Yasuda, K., & Okino, T. (1987). Distribution and seasonal changes of aquatic Oligochaeta in Lake Suwa. *Japanese Journal of Limnology (Rikusuigaku Zasshi)*, 48(1), 1-8.
- Yildiz, S., & Balik, S. (2006). The Oligochaeta (Annelida) Fauna of Topçam Dam-Lake (Aydın, Turkey). *Turkish Journal of Zoology*, 30(1), 83-89.
- Zopfi, Jakob, Michael E. Böttcher, and Bo Barker Jørgensen. "Biogeochemistry of sulfur and iron in *Thioploca*-colonized surface sediments in the upwelling area off central Chile." *Geochimica et Cosmochimica Acta* 72.3 (2008): 827-843.