Het bodemvoedselweb in het Markermeer

Over de rol van zwavelbacteriën – wormen - brasem



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

Zoetwaterecosystemen, Wageningen Environmental Research

November 2020

WAGENINGEN
UNIVERSITY & RESEARCH

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

Opdrachtgever
Rijkswaterstaat WVL

Projectgroep

Wijze van citeren
Verdonschot P.F.M., Noordhuis, R. Volwater J.J.J., de Leeuw J.J. & van Riel M.C. (2021). Het bodemvoedselweb in het Markermeer? Over de rol van zwavelbacteriën – wormen - brasem. Notitie Zoetwaterecosystemen, Wageningen Environmental Research, Wageningen UR, Wageningen. 28 pp.

Trefwoorden

Beeldmateriaal

DOI: 10.18174/581220

Dit project is uitgevoerd in opdracht van Rijkswaterstaat WVL

© 2021 Zoetwaterecosystemen, Wageningen Environmental Research

- Overname, verveelvoudiging of openbaarmaking van deze uitgave is toegestaan mits met duidelijke bronvermelding.
- Overname, verveelvoudiging of openbaarmaking is niet toegestaan voor commerciële doeleinden en/of geldelijk gewin.
- Overname, verveelvoudiging 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

Samenvatting 2

1 Inleiding 3

2 Materiaal en methoden 4
2.1 Literatuur en data 4

3 Resultaten 4
3.1 Biologie van zwavelbacteriën 4
3.1.1 Algemeen 4
3.1.2 De belangrijkste genera 4
3.1.3 Metabolische processen 5
3.1.4 Bodemchemische effecten van draadvormende zwavelbacteriën 7
3.1.5 Habitat 8
3.1.6 Beweegelijkheid **Error! Bookmark not defined.**
3.1.7 Voedsel 10
3.1.8 Biologische interacties 10
3.1.9 Effecten van bodemomwoeling (bioturbatie) op Thioploca 11
3.1.10 Co-existentie 11
3.2 Verspreiding van zwavelbacteriën 12
3.2.1 Verspreiding en co-existentie in zoetwatermeren 12
3.2.2 Verspreiding in Nederland 13

4 Dichtheid van Oligochaeta in meren 15

5 Rol van brasem 16
5.1 Voedsel van brasem 16
5.2 Bodemomwoeling door brasem 17

6 Discussie enconclusie 17
6.1 Potentieel functioneren van het benthisch voedselweb 17
6.2 Conclusie/hypothese 19
6.3 Aanbevelingen voor verder onderzoek 19

7 Referenties 21

Samenvatting

Deze literatuurstudie was niet allesomvattend. Daarvoor is er te veel literatuur beschikbaar om in korte tijd door te nemen. Wel is een beter beeld verkregen van de rol en onderlinge interacties van draadvormende zwavelbacteriën, wormen en vissen in het benthische deel van zoetwatermeren, in het bijzonder het Markermeer.

Draadvormende, meercellige, kleurloze zwavelbacteriën vormen kolonies die in het sediment leven en zich manifesteren als uitgebreide matten en die de zuurstofloze zwavelhoudende dieper gelegen bodemlaag verbinden met de bovenliggende zuurstofhoudende laag. Elke cel van deze bacterie bevat een grote vloeistofvacuole die wordt gebruikt als opslag voor nitraat en zwavel. Het nitraat wordt gebruikt als een elektronenacceptor voor sulfide-oxidatie waarbij energie beschikbaar komt om organisch materiaal om te zetten in groei. De draadvormende zwavelbacterie is lang en sommige soorten vormen een schede waarbinnen de bacteriën tot diep in het sediment kunnen glijden en zich daarmee verplaatsen tussen de zuurstofhoudende (aerobe en nitraatbevattende) en de zuurstofloze (anaerobe en zwavelrijke) bodemlaag. In en op deze schede kunnen ook andere (zwavel)bacteriën voorkomen.

Door hun omvang en biomassa kunnen deze draadvormende zwavelbacteriën een belangrijke rol spelen in de biogeochemie van een meerbodem en koppelen ze de stikstof, zwavel- en koolstofkringlopen aan elkaar. Hun biomassa lijkt positief gerelateerd aan hoge sedimentatiesnelheden van organisch materiaal en zuurstofgebrek (op basis van oceanisch onderzoek).

Er bestaat een vermoeden dat een bepaalde mate van verstoring van het substraat gewenst is om de aanwezigheid van zwavelbacteriën mogelijk te maken. Te frequente verandering van een plek zou weer een grote investering van de bacteriën vragen.

Draadvormende zwavelbacteriën (*Beggiatoa* en *Thioploca*) komen verspreid over het Markermeer voor in de bovenste centimeters van het sediment.

De wormendichtheid in het Markermeer is niet hoog voor een jarenlang met organisch effluent belast meer en de chironomidendichtheid is erg laag. Veel andere benthische soorten ontbreken in de Markermeerbodem. Het lijkt erop dat benthos en vissen draadvormende bacteriën wel kunnen consumeren.

Of de achteruitgang van brasem, een bodemwoeler die eerder het substraat regelmatig in het Markermeer verstoorde, (gedeeltelijk) verklaard kan worden door de aanwezigheid van draadvormende zwavelbacteriën in het Markermeer of dat een lage brasemstand juist een toename van zwavelbacteriën heeft veroorzaakt is onbekend.

Concluderend heeft de verminderde toevoer van organisch materiaal vanuit de waterkolom naar de bodem (afname algenproductie in het pelagiaal) de voedselkwaliteit voor het benthisch systeem verarmd waardoor er minder bodemactiviteit door benthos in de bovenste (zuurstofhoudende) bodemlaag plaats vindt. De afname in benthos heeft ook geleid tot een vermindering van het bodemvisbestand door verminderde voedselbeschikbaarheid. Deze verlaagde activiteit van benthos en bodemvis heeft geleid tot een geringere zuurstofindringing in de bodem waardoor de draadvormende zwavelbacteriën naar boven zijn opgeschoven of in deze bovenste laag zijn gaan domineren. Deze uitbreiding c.q. situatie maakt van de draadvormende zwavelbacteriën een steeds belangrijkere 'sink' van nutriënten en koolstof waardoor de energiestromen vanuit het benthisch systeem naar het pelagische zijn verminderd en de benthisch-pelagische koppeling is verzwakt. De draadvormende zwavelbacteriën leggen ook de bovenste bodem/sliblaag beter vast en verminderen de resuspensie. Hierdoor komen er nog minder nutriënten terug in de waterkolom en wordt de productie verder verlaagd en wordt de benthisch-pelagische koppeling verder verzwakt. Indien de aanwezige fauna weinig van de bacteriematten consumeert wordt is de benthisch-pelagisch koppeling nog verder 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 hebben versterkt.

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 hypotheses in hoeverre en waarom het meer ecologisch minder goed functioneert met effecten voor de hogere trofische niveaus (roofvis en vogels) 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 de bemonstering van zwavelbacteriën in 2019 (Deltares/UvA) zijn veel gegevens verzameld over de verspreiding van zwavelbacteriën. Wanneer alle data beschikbaar zijn, kan onderzocht worden of er een correlatief verband bestaat tussen 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 polychaeet *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 zwavelbacteriedraden.

Brasems zijn bodemwoelende vissen die voor hun voedsel grotendeels afhankelijk zijn van de aanwezige macrofauna (met name wormen) in de bodem. Door zowel hun foerageergedrag als prooikeuze zouden brasems daardoor ook invloed kunnen uitoefenen op de positie en mogelijke dichtheid van zwavelbacteriën. De brasemstand is in de laatste 20 jaar echter sterk teruggelopen in o.a. het Markermeer. In hoeverre dit een gevolg is van visserijdruk, of ook van een vermindering in de voedselbeschikbaarheid en/of de zwavelbacteriedraden 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 om 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 voedselecologie van de brasem (incl. bodemomwoeling) met als doel de invloed van bodemomwoeling door brasem (foerageergedrag) in het Markermeer in relatie tot de aanwezigheid 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 organismegroepen.

3 Resultaten

3.1 Biologie van zwavelbacteriën

3.1.1 Algemeen

Zwaveloxiderende bacteriën (familie Leucotrichaecae) behoren tot de grootste meercellige (soms >1000 cellen) 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 zuurstofhoudende en zuurstofloze bodemlagen (Jones et al. 1987, Schutte et al. 2018). De eerste beschrijving van dit taxon betrof *Thioploca ingrica* (Wislouch 1912).

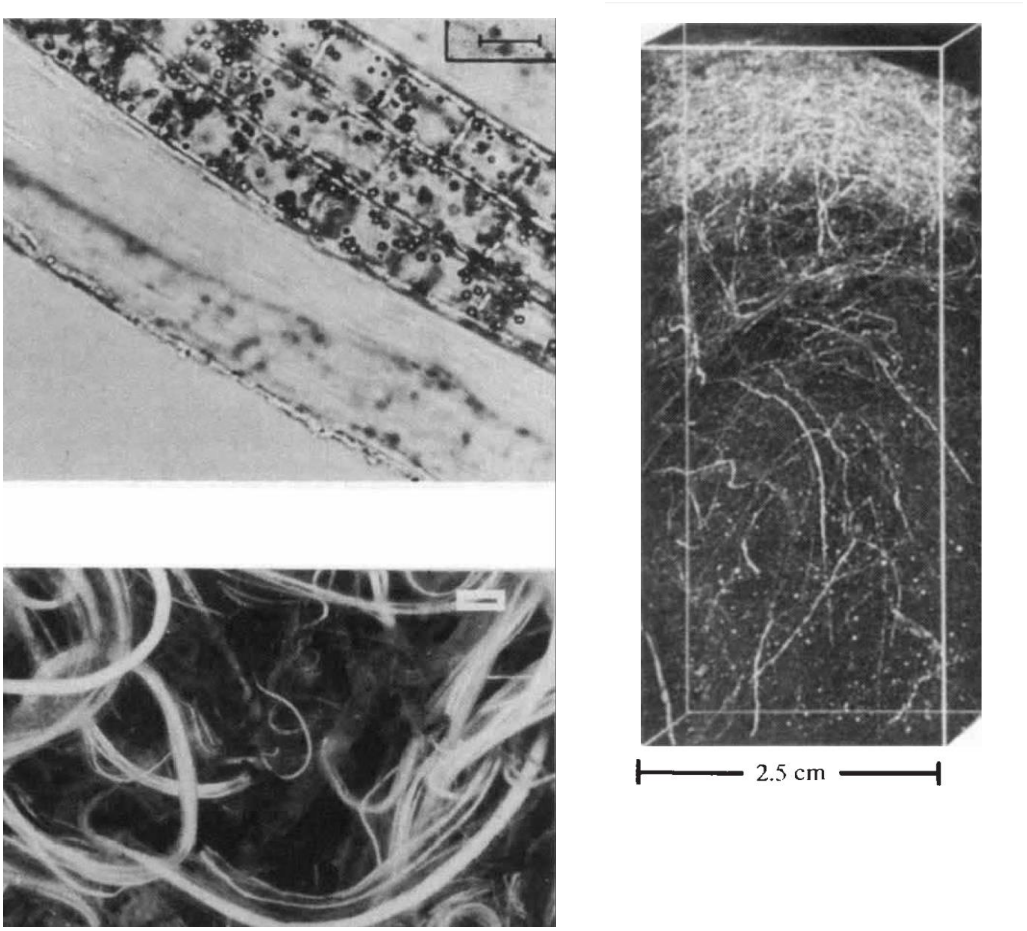
De familie Leucotrichaecae (voorheen de families Thiotrichaceae en Beggiatoaceae) bevat filament- tot rozetvormende, zuurstofafhankelijke, (micro-)zuurstofminnende, neutrofiele, sulfide-oxiderende of volledig heterotrofe bacteriën die fysiologisch variëren van obligate chemolithoautotrofen tot obligaat 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).

3.1.2 De belangrijkste genera

Belangrijke genera van deze draadvormende zwavelbacteriën zijn de genera *Thiothrix*, *Thiovulum Thioploca,* en *Beggiatoa.* Voor het Markermeer zijn de twee laatste genera het meest relevant

De soorten van het geslacht *Thioploca* vormen bundels van tot wel honderd filamenten (ieder 10-40 µm [0.01-0.04 mm] in diameter) die zijn ingesloten in een uit polysachariden bestaande draadvormige schede (Maier 1989, Huettel et al. 1996) van 5-15 cm lengte en 0.5-1 mm in diameter (Schulz et al. 1996)(Figuur 3.1). 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 (Schulz et al.

1996). De filamenten (trichomen of individuele filamentvormige bacteriën) kunnen zich onafhankelijk van elkaar in de schede (het omhulsel) bewegen, 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 (Schulz et al. 1996, Zopfi et al. 2008). De filamenten kunnen in de schede bewegen tussen het oxisch en anoxisch gebied en kunnen zo beide metabolische processen, reductie en oxidatie, ruimtelijk gescheiden laten plaatsvinden (Fukui et al. 1999). Dermott & Legner (2002) omschrijven deze verticale migratie van tot wel 10 cm/dag als chemotactische reactie op nitraat-, sulfide- en zuurstofconcentraties. Met dit gedrag koppelt *Thioploca* de stikstof-, zwavel- en koolstofcyclus (Jørgensen & Gallardo 1999). Aan de buiten- en binnenzijde van de schede kunnen ook andere soorten bacteriën voorkomen (Nemoto et al. 2011). Vertegenwoordigers van het geslacht *Thioploca* zijn meer gevoelig voor verstoring en al dan niet bewegelijk (Huettel et al. 1996, Dermott & Legner 2002).



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

De soorten van het geslacht *Beggiatoa* vormen bundels bestaande uit enkele filamentvormige bacteriën (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 beweeglijker dan *Thioploca* (2-6 µm/s [17-52 cm/dag]) en reageren op de zuurstofconcentratie. Schulz 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 (waarin sulfide wordt opgeslagen) en voor het overige uit vacuole met nitraatopslag (Jannasch et al. 1989, Jørgensen & Gallardo 1999).

3.1.3 Metabolische processen

Draadvormende zwavelbacteriën zijn nitraatfixeerders en hun metabolische processen zijn voornamelijk beschreven voor *Thioploca* soorten in een mariene omgeving. De specifieke metabolische processen, waarbij nitraatreductie wordt gekoppeld aan koolstofoxidatie via de zwavelcyclus, zijn hoogstwaarschijnlijk in mariene en zoete wateren vergelijkbaar.

De effecten van het metabolisme van vertegenwoordigers uit het genus *Thioploca* in mariene systemen is hierna uitgewerkt voor zoete wateren. *Thioploca* is een mixotrofische (een organisme dat haar energie zowel uit anorganische als organische stoffen kan halen), 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 onder zuurstofrijke omstandigheden nitraat op uit het water en slaat dit op in een grote vloeibare vacuole waarin nitraat geconcentreerd tot 200 mM opgeslagen kan worden (Figuur 3.2). Daarnaast bevinden zich in een *Thioploca* cel globulen waarin zwavel (S^0) wordt opgeslagen. De globulen zijn ingebed in het cytoplasma.

Sulfaat dient als zwavelbron voor de biosynthese van organische zwavelverbindingen door micro-organismen, zoals zwavelbacteriën, met behulp van het proces dat bekend staat als assimilatieve sulfaatreductie. In organisch materiaal is zwavel meestal aanwezig in de vorm van sulfide (S^{2-}) (bijvoorbeeld in aminozuren). Tijdens de afbraak van het organisch materiaal onder zuurstofrijke (aerobe) omstandigheden wordt het organisch gebonden sulfide eerst geoxideerd (zuurstof is elektronenacceptor) en afgegeven als sulfaat (SO_4^{2-}). Elementaire zwavel kan ook als tussenproduct worden gevormd en kan door zwavelreducerende heterotrofen worden gereduceerd tot sulfide.

In formule: $H_2S+2O_2 => SO_4^{2-} + 2H^+$

$2HS^-+O_2 => 2S^0+2OH^-$ (bij zuurstofarme omstandigheden <0.1mg/l) => SO_4^{2-}

Onder zuurstofrijke omstandigheden kan waterstofsulfide ook spontaan (chemisch) worden geoxideerd door zuurstof of nitraat als deze stoffen bij voldoende hoge concentraties interageren. Bij lagere concentraties zuurstof (of nitraat) wordt sulfide meestal geoxideerd tot sulfaat door de kleurloze zwavelbacteriën (Kelly 1982). Bij dit proces wordt het merendeel van de elektronen uit het sulfide gebruikt om respectievelijk water of moleculaire stikstof te vormen. Sommige elektronen kunnen ook weer worden gebruikt om CO_2 te reduceren, wat resulteert in gerecyclede organische bestanddelen. Dit betreft een complementaire werking van de twee soorten de zwavel- en sulfaatreducerende bacteriën. Beide houden samen het grootste deel van de mondiale zwavelcyclus in stand.

Bij denitrificatie (nitraat omzetting in stikstofgas) door zwavelbacteriën, zoals *Thioploca*, wordt omgezet in stikstofgas (N_2).

In formule: $2NO_3^-+2H^+ => N_2+H_2O+2.5O_2$ (denitrificatie)

Via denitrificatie, kunnen draadvormende zwavelbacteriematten in zoete wateren een sleutelrol spelen in de benthische zuurstof-, zwavel- en stikstofcycli (Sweerts et al. 1990). Nitraatreductie en koolstofoxidatie worden aan elkaar gekoppeld via de zwavelcyclus. Dit is een tweetraps proces waarbij eerst nitraatreductie en daarna de zwaveloxidatie tot sulfaat optreedt.

In formule: $2NO_3^-+5HS^-+7H^+ => N_2+5S+6H_2O =>$

$6NO_3^-+5S+2H_2O => 3N_2+5SO_4^{2-}+4H^+$ (zwaveloxidatie)

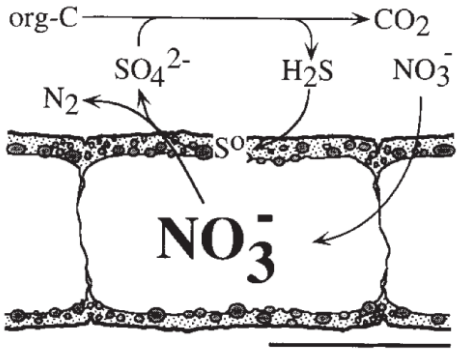
Onder zuurstofloze (anaerobe) omstandigheden wordt bij het oxideren van organische koolstofverbindingen (organisch materiaal) het sulfide vrijgemaakt als waterstofsulfide (H_2S). *Thioploca* oxideert waterstofsulfide door gebruik te maken van het in de vacuole opgeslagen nitraat (elektronenacceptor) en elementair zwavel in de globulen, waarbij het nitraat reduceert en ammonium vrijkomt (dissimilatieve nitraatreductie: Maier 1980, Keunen 1989, Fossing et al. 1995, Nemoto et al. 2011, Dermott & Legner 2002).

In formule: $NO_3^-+HS^-+H^++H_2O => NH_4^+ + SO_4^2$ (sulfide-oxidatie) =>

$6H^++4HS^-+NO_3^- => 4S^0+ NH_4^++3H_2O$ (dissimilatieve nitraatreductie)

Een andere belangrijke bron van waterstofsulfide is dissimilatieve sulfaatreductie waarbij sulfaat wordt gebruikt als elektronenacceptor voor de oxidatie van organische verbindingen of moleculaire waterstof.

De draadvormige zwavelbacteriën gebruiken mogelijk bodems met grove sedimenten waar zuurstofloze laag veel sulfide wordt geproduceerd wat naar boven diffundeert en in de zuurstofarme zone door de bacteriën wordt gebruikt (Preisler et al. 2007). Een sterke gradiënt in het sulfide lijkt sturend voor de draden. Te hoge concentraties laat ze naar boven en te lage naar beneden bewegen. De beweging in de, vaak smalle, zone tussen het bodemoppervlak en de diepere lagen langs een steile sulfidegradiënt zou draadvormige zwavelbacteriën (naar onderzoek aan *Beggiatoa*) in staat stellen om voldoende vaak het bodemoppervlak te bereiken om de vacuole met nitraat te herladen. Bijgevolg zorgt de negatieve tactiele reactie op sulfide ervoor dat ze kunnen blijven bestaan en gedijen in zuurstofloze sedimenten. De speciale ecologische niche wordt dus niet verklaard door substraat, thermodynamica of kinetiek, maar door gedrag in relatie tot de voor grote interne opslag van nitraat (Preisler et al. 2007).



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

Maier & Gallardo (1984) vonden dat *Thioploca* acetaat, aminozuren, glucose, glycine en bicarbonaat in zijn cellen opneemt, maar geen methanol of methaan. De snelheid waarmee ammonium (NH_4^+) of waterstofsulfide (H_2S) wordt geproduceerd zijn onafhankelijk van de hoeveelheid aanwezig sulfide bleek uit toedieningsexperimenten. Deze waarneming geeft aan dat sulfide eerst geoxideerd wordt tot elementair zwavel en pas in een onafhankelijke tweede stap wordt het opgeslagen elementaire zwavel geoxideerd tot sulfaat. Ook neemt de productie van ammonium niet toe als extra sulfide wordt aangeboden. Dit bevestigt dat oxidatie van sulfide onafhankelijk van zwavel optreedt. *Thioploca* is een facultatieve chemolithoautotroof (een organisme dat met behulp van de uit anorganische verbindingen door redoxreactie verkregen energie, de zogenaamde chemosynthese, gebruikt voor het maken van organische verbindingen met kooldioxide en bij deze stofwisseling anorganische verbindingen als elektronendonor gebruikt. Het facultatieve duidt erop dat de energie ook uit organische verbindingen verkregen kan worden.) die, indien zwavel of sulfide aanwezig is als energiebron, CO_2 kan fixeren en acetaat kan assimileren (Otte et al. 1999). *Thioploca ingrica* is net als mariene *Thioploca* spp. mixotroof met aeroob 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 als anaerobe omstandigheden CO_2 op, mits nitraat beschikbaar is (Høgslund et al. 2009).

Beggiatoa soorten kunnen verticale chemische gradiënten in 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 NO_3 fungeerde als elektronenacceptor.

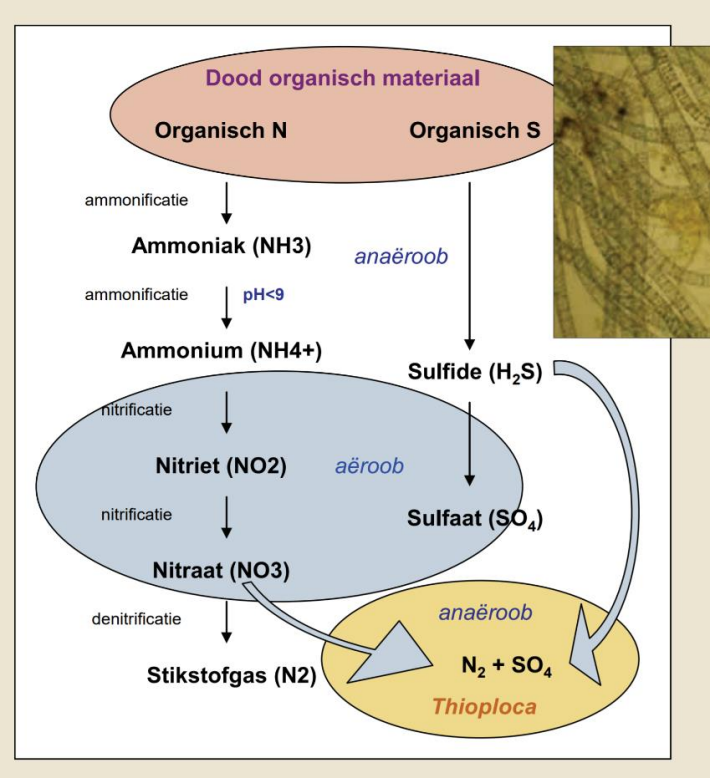
3.1.4 Bodemchemische effecten van draadvormende zwavelbacteriën

De chemische omzettingen door zwavelbacteriën in de benthische laag kunnen grote ecologische effecten hebben. De belangrijkste omzettingen van organisch stikstof en zwavel in zoetwatermeren zijn schematisch weergegeven in figuur 3.3. Nitraat accumulerende zwavelbacteriën, zoals *Thioploca* soorten, 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 tot een ophoping van ammoniak in het water tot lethale concentraties voor fauna. Deze condities doen zich in het Markermeer echter weinig voor.

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), dat 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). Ook fosfaat wordt opgeslagen maar dit is geen algemene eigenschap voor de groep van nitraat accumulerende zwavelbacteriën. In tegenstelling tot andere zwavelbacteriën zoals *Beggiatoa*, slaat *Thioploca* geen fosfaat op (Høgslund et al. 2009).

Moeraszones en ondiepe gedeelten in het Markermeer lopen echter nog steeds potentieel een risico op toxische ammoniumophoping. Van den Berg et al. (2014) maten in een experimenteel moeras in het Markermeer een stijging van ammoniumconcentraties in het bodemvocht gedurende de zomerperiode tot concentraties >1000 µmol/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 dat het vaakst limiterend is (Schindler 1977, Loeb & Verdonschot 2009).



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

3.1.5 Habitat

Substraat

Kolonies van draadvormende zwavelbacteriën bestaan uit verschillende soorten en fenotypen die op kleine ruimtelijke schaal (binnen 10 m^2) 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. De grootste biomassa *Thioploca*-filamenten bevindt zich dan ook 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). Vaak is dit een modderige bovenlaag met een lage concentratie waterstofsulfide (Larkin & Strohl 1983). De afstand tussen een gereduceerde bodemlaag met vrij sulfide (H_2S) en een geoxideerde laag met nitraat is bij voorkeur ongeveer 1 cm voor deze groep (Høgslund et al. 2010).

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 bewegelijkheid 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).

Vrijlevende 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 H_2S vanuit de bodem naar een hogere zone transporteren, waar zuurstof aanwezig is voor hun aerobe metabolisme (Larkin & Strohl 1983). Zo leeft *Thioploca* op de grenslaag tussen de zuurstofhoudende toplaag waarin nitraat doordringt en de zuurstofloze laag daaronder waarin zich waterstofsulfide bevindt. Om beide processen uit te kunnen voeren verplaatst de bacterie zich actief in zijn centimeters lange schede 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 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* vormt, in tegenstelling tot *Beggiotoa*, een schede waarin elektronendonor en -acceptor worden verbonden doordat de filamenten makkelijker op en neer kunnen bewegen. 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).

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).

Chemische omgeving

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 leiden tot het optreden van matten (*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. Hoewel er geen directe correlatie is gevonden tussen de aanwezigheid van *Thioploca* en sedimentkarakteristieken (Nemoto et al. 2011) en 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 zijn, zijn i.t.t. Nemoto et al. (2011) 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 het genus 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 seizoensmatige fysisch-chemische veranderingen zoals lagere sulfideconcentraties 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).

3.1.6 Beweeglijkheid

Høgslund et al. (2010) maten nitraat in *Thioploca* matten tot 13 cm diepte in het substraat, terwijl de zuurstofloze zone zich op 4-7 cm bevond. Dit duidt erop dat *Thioploca* niet of minder beweegt in bodems met een grotere afstand tussen nitraat en sulfide, maar dan gebruik maakt van wormengangen en het nitraat opneemt langs de gangen van bioturberende wormen die tot 18 cm diepte kunnen reiken. Nielsen et al. (2004) toonden met microelectrode metingen de aanwezigheid aan van nitraat circa 2 mm rondom gangen van de polychaeet *Hediste diversicolor*. Een hoge dichtheid van de polychaeet *H. diversicolor* zorgt voor een intermediair verstoord milieu in zoute waterbodems (Kristensen 2001) waarin rondom de gangenstelsels nitraat en zuurstof aan het sediment worden toegevoegd (vorming van microniches) in een verder sulfiderijke (zuurstofloze) bodem. In een dergelijk heterogeen driedimensionaal systeem is een gecontroleerde maar gerichte beweging vereist van de draadvormende 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. Deze *Beggiatoa* filamenten zijn meer beweeglijk dan die van *Thioploca*. 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 (*Thioploca* met lange filamenten) 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 (*Beggiatoa* met veel kortere filamenten) ook kan gedijen in een meer stabiele gestratificeerde bodem door de bewegelijkheid.

3.1.7 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 hoger van het voorjaar tot in de vroege herfst wanneer afstervende algen bezinken en de zuurstofconcentratie in de waterbodem laag is (Gallardo et al. 1995). Dat in 2019 en 2020 indicaties zijn gevonden van toenemende dichtheden in de loop van de (late) herfst zou verbonden kunnen zijn aan het omgekeerde fytoplanktonseizoen van het Markermeer (mond. med. R. Noordhuis).

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 complexe voedselweb kan *Thioploca* sulfiden gebruiken als bron van energie en nitraten als elektronenacceptor, en kan deze bacterie ook organische stoffen met een laag molecuulgewicht of carbonaatgehalte assimileren (Dermott & Legner 2002).

3.1.8 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 de vrije zuurstof van het omringende zeewater fungeren daar als elektronendonor in de permanent donkere omgeving. Hier dienen vrijlevende en in dichte matten levende bacteriën (zoals symbiotische en vrijlevende zwavel- en methaanoxiderende bacteriën, extreem thermofiele anaerobe litho-autotrofen (methanogenen) en zwavelreducerende heterotrofen) als voedsel voor filterende en grazende dieren (Nelson et al. 1989, Ferdelman et al. 1997). Met 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 intergetijde slak *Haliotis cracherodii* voedt zich met mariene draadvormende zwavelbacteriën (Stein 1984). Dit voedingsgedrag komt ook bij andere intergetijde slakken voor (Trager & DeNiro 1990). 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 et al. 2001). Op basis van stabiele isotopen vermoeden Kiyashko et al. (2001) dat larven van chironomiden en oligochaeten zich onder andere (facultatief) met zwaveloxiderende bacteriën voeden met uitzondering van het geslacht *Stictochironomus*,o die juist gebruk maken van en dode algen en methanotrofe bacterieen. Bunn & Boon (1993) vermelden een vergelijkbare hypothese. Kiyashko et al. (2001) gingen nog een stap verder en uitten 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, bioturberende vlokreeft (*Ampelisca araucana*). Naast vlokreeften grazen ook pissebedden 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 baars (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 zijn *Thioploca* soorten aangetroffen in monddelen en darmkanalen van garnalen en andere zeedieren uit hetzelfde gebied. Dit duidt op trofische interacties tussen *Thioploca* 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* soorten 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.

3.1.9 Effecten van bodemomwoeling (bioturbatie) op Thioploca

Een essentieel onderdeel van de activiteit van *Thioploca* in het nitraatrijke sediment is de chemotactische beweging (Dermott & Legner 2002). Deze beweging werd in het Ontariomeer ernstig verstoord door bioturberende vlokreeften (Amphipoda) met dichtheden tot 16.000 individuen/m^2 (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/m^2 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 naast een, mogelijk slechts zeer tijdelijk) zuurstofhoudende en nitraatrijke water bodem ook een zuurstofloze, sulfidehoudende bodem nodig hebben, terwijl de vlokreeften juist een zuurstofrijke waterlaag behoeven. In het Ontariomeer namen *Thioploca* soorten 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).

Omgekeerd bestaat een vermoeden dat een bepaalde mate van verstoring van het substraat gewenst is, waardoor andere soorten verdwijnen, om het voorkomen van zwavelbacteriën mogelijk te maken. Te frequente verandering van een plek zou echter 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). 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 geresuspendeerde, -bio-irrigeerde of -bioturbeerde sedimenten. De diepteverspreiding van *Thioploca ingrica* is daarom 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.

3.1.10 Co-existentie

In het algemeen hebben organismen die in zuurstofarme onderwaterbodems leven adaptaties om daar te kunnen overleven. In de kustgebieden van Chili bijvoorbeeld komen polychaeten samen voor met wijdverspreide *Thioploca* soorten en gebruiken ze de zwavelbacteriematten als schuilplek voor juveniele stadia (González & Quiñones 2000), terwijl de zwavelbacterie gebruikt maakt van de zuurstofbevattende zones rondom de wormengangen (zie 3.1.6 Beweeglijkheid).

Voldoende grote populaties van de polychaeet *Hediste diversicolor* kunnen een matig dynamische niche creëren met gemiddelde fysische substraat verstoring (Kristensen 2001), waardoor stikstof en zuurstof in sedimentlagen kunnen komen waar zwavelconcentraties laag zijn. Zonder gradiënten die chemotaxis (beweging van een organisme langs een chemische gradiënt) mogelijk maken in zo'n heterogeen driedimensionaal systeem, is een hoge mate van gecontroleerde en gerichte beweging van zwavelbacteriën 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 accumulerende sulfideoxidator goed gebruik te kunnen maken van een driedimensionaal wormengangensysteem (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 en co-existentie in zoetwatermeren

Draadvormende zwavelbacteriën komen vooral in mariene systemen voor, slechts een beperkt aantal taxa komt in brak water of zoetwater voor. Høgslund et al (2010) troffen *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* soorten waarschijnlijk gemakkelijker om toegang tot zowel elektronendonoren als -receptoren te hebben. De vraag is in hoeverre dat in het Markermeer het geval is?

Al sinds het begin van de vorige eeuw zijn er waarnemingen van het genus *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).

Veel van de grote meren waarin *Thioploca* soorten gevonden worden, betreft ecologisch aangetaste meren met artificiële, gereconstrueerde 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 dat veranderd is in een systeem waarin pelagische primaire productie domineert. De oeverzone en ondiepe delen van deze meren zijn fysisch en chemisch dynamisch geworden, bijvoorbeeld door een grote invloed 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. Alle bovengenoemde kenmerken zijn ook in het Markermeer terug te vinden. Amfipoden, kokerjuffers (Trichoptera) en slakken (Gastropoda) komen voor in zones met meer structuur en waterplanten. Ook in mariene systemen, zoals de Coastal Central Shelf in Chili, worden de draadvormende zwavelbacteriën vergezeld door enkele dominante soorten en een lage soortendichtheid (Carrasco et al. 1999). In de Great Lakes ontwikkelde *Thioploca* dichte matten op plekken waar de voorheen abundante, bodemwoelende amfipode *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 Johannsson 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* soorten in de profundale zone van het meer gepaard met een enorme aanwas van ondergedoken waterplanten elders in het meer en dus productie van organisch materiaal wat naar de profundale zone werd getransporteerd. Waarschijnlijk zijn beide processen een gevolg van milieuveranderingen, vooral de aanvoer van nutriënten en organische belasting (Inoue et al. 2019).

Een onvolledige of verstoorde omzetting, bij hoge organische belasting, 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* in zoete wateren, in tegenstelling tot in mariene systemen, geen dominerende sulfaatreductoren (eveneens zwavelbacteriën) op de schedes te vinden zijn. Misschien zijn sulfaatreductoren minder dominant in de bacteriële gemeenschappen waarmee *Thioploca* in zoetwater geassocieerd wordt, vanwege een lager sulfaat aanbod (Nemoto et al. 2011), zoals ook in het Markermeer het geval is. Ook hebben *Thioploca* soorten in zoetwater een kleinere filamentdiameter variërend van 2 tot 4.5 µm (Wislouch 1912) en soms ontbreekt de grote vacuole (Høgslund et al. 2010). Het is nog onduidelijk hoe *Thioploca* in zoetwater omgaat met de lage beschikbaarheid van sulfide door de lage sulfaatreductiesnelheid in zoete wateren. Zoetwatersoorten zouden hierin anders kunnen functioneren dan mariene soorten of een aanpassing kunnen hebben, bijvoorbeeld in de vorm van symbiotische bacteriële

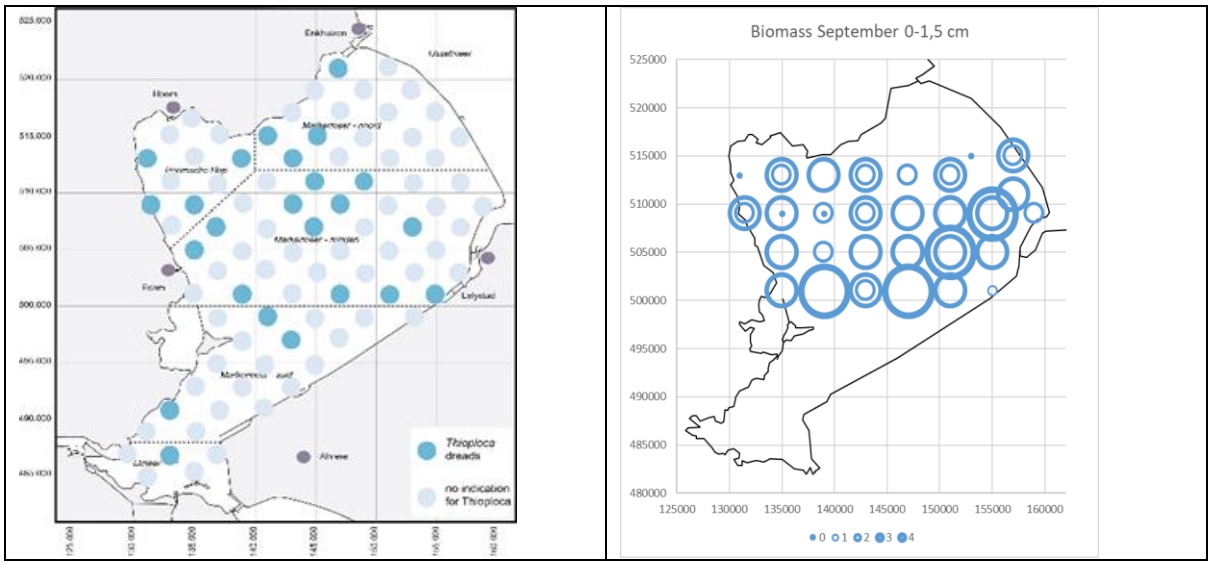
sulfaatreductoren. Zo worden bijvoorbeeld fotosynthetische bacteriën van het phylum *Chloroflexi* in de omhulsels van *Thioploca* waargenomen (Nemoto et al. 2011). Of voldoende licht de bodem van het Markermeer bereikt voor dit taxon is zeer de vraag.

Mariene *Thioploca* zijn zeer efficiënte nitraatverwerkers. Zoetwatersoorten zullen waarschijnlijk minder nitraat accumuleren vanwege de verschillen in de structuur en grootte van hun vacuolen (Dermott & Legner 2002, Maier 1989).

3.2.2 Verspreiding in Nederland

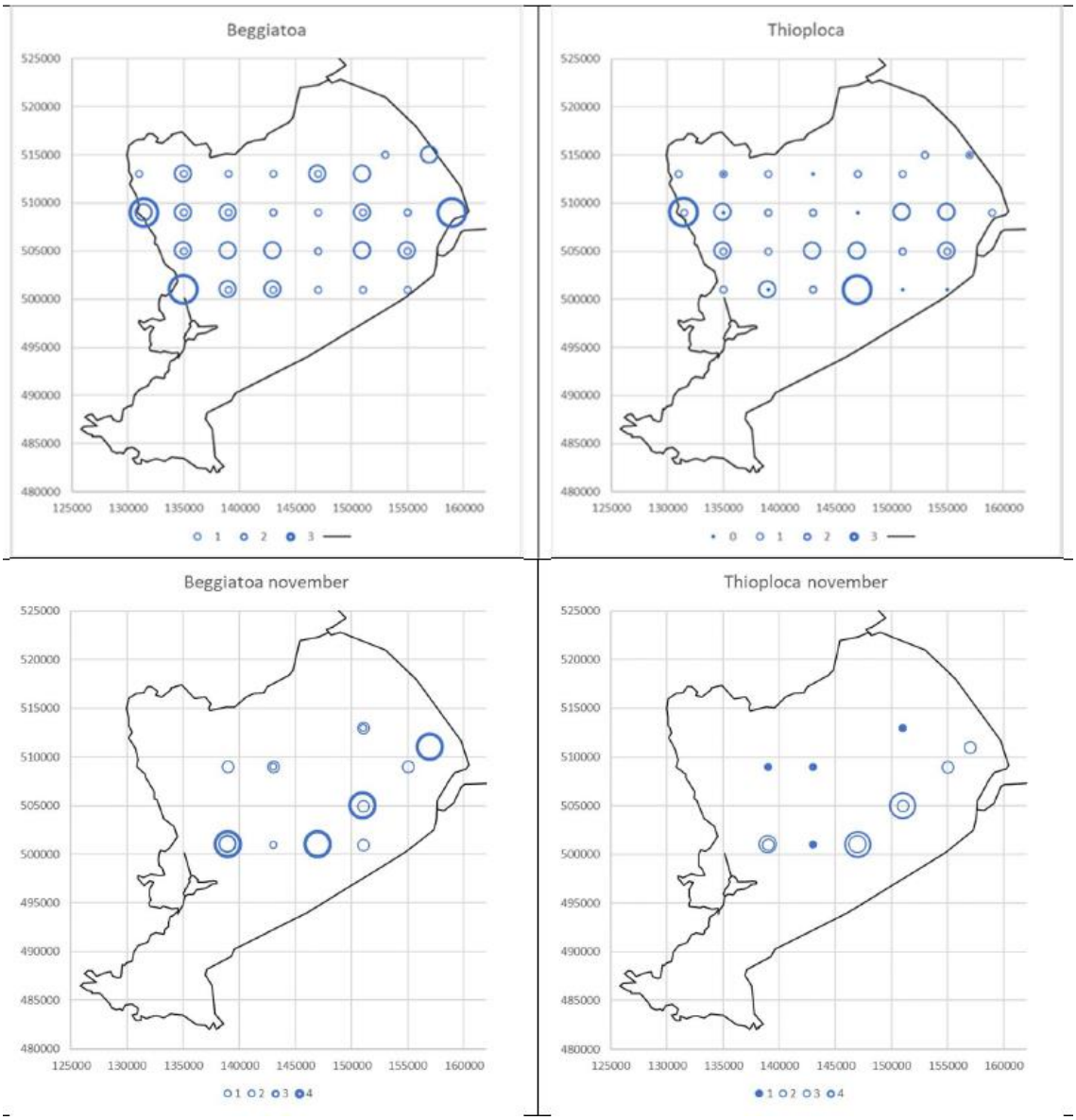
Beggiatoa kwam in 1889 "overal" in de Amsterdamse grachten voor (ongep. handschrift Alex Klein, aangehaald in Wibaut-Isebree Moens 1916). In de jaren 1930, kort na de afsluiting van de Zuiderzee, werden in de diepere delen van het nieuwe IJsselmeer *Beggiatoa* en *Thiotrix* gemeld (Baas Becking 1936).

In maart 2008 zijn in het IJsselmeer en Markermeer bij het verzamelen van mosselen witte draden waargenomen die later zijn geïdentificeerd als *Thioploca ingrica* (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 draadvormende 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 draadvormende zwavelbacteriën in gridmonsters van de bodemfaunakartering 2016 (links) en de abundantie van draadvormende 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 in 2016 onderzochte grid bemonsterd op draadvormende zwavelbacteriën (Noordhuis 2019, Kauhl 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 (Theirlynck 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 Himbeeck & Van Bochove 2019). Tijdens bemonsteringen van bodemfauna in wateren op en tussen de compartimenten van Marker Wadden zijn in 2019 en 2020 eveneens draadvormende 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 dekglaasje, 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):

- Draadvormende 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 draadvormende 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/m^2 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 opwervelingsproeven 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 zuurstofproductie en decompositie 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 (sulfaat), 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. Mogelijk beïnvloeden de graafwerkzaamheden de verspreiding van *Thioploca*.

In het Grevelingenmeer vormt het genus *Beggiatoa* in de zomer soms uitgestrekte matten op de bodem van diepere, gestratificeerde delen, waar ook 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 benthisch leven voorkwam (Lengkeek et al. 2010).

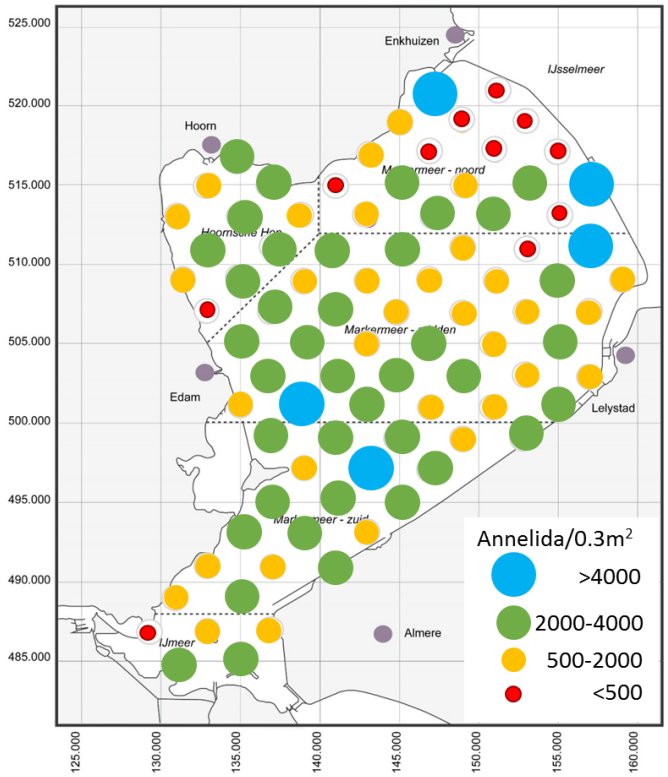
4 Dichtheid van Oligochaeta in meren

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 (individuen/m²)**	**Referentie**
Lake Erie	6600-55300	Robbins et al. 1989
Lake Vörtsjärv (1973-1996)	262±29	Kangur et al. 1998
Lake Sowa	402-31659	Yasuda & Okino 1987
Lake Banyoles	1303	Rieradevall & Real 1994
Altona Fishery Harbor	800000	Caspers 1980
Topçam Dam-Lake	45-4853	Yildiz & Balik 2006
Lake Kizaki	10,424 ± 5346	Hirabayashi et al. 2014
26 Wisconsin lakes	11-27000	Howmiller 1977
Lake Peipsi	1175 ± 58	Haberman et al. 2000

De verdeling van aantallen Oligochaeta in het Markermeer varieert voornamelijk van 1600 en 13300 individuen per m^2 en lag in 2016 gemiddeld rond de 6,000 individuen per m^2. 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 Vörtsjärv (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 abiotische en biotische omstandigheden bekend zijn.



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

5 Rol van brasem

5.1 Voedsel van brasem

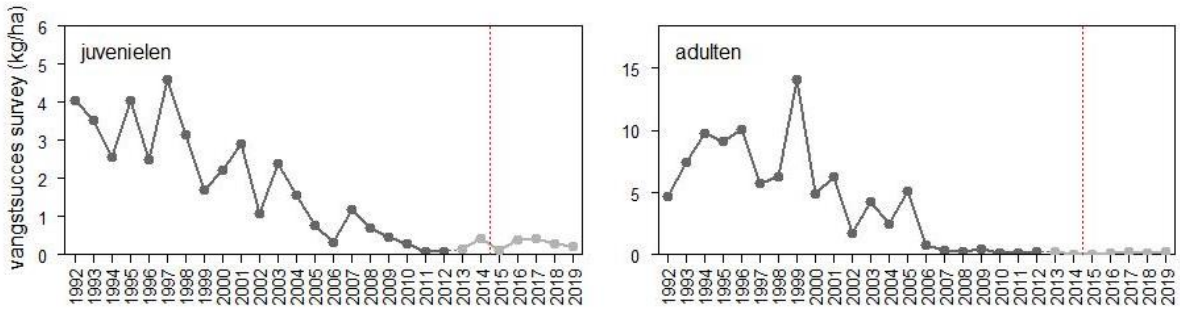
Jonge brasem (< 25 cm) voedt zich voornamelijk met dierlijk plankton terwijl bodemfauna het belangrijkste voedsel voor grotere brasem is. Met hun uitstulpende bek en sterke zuigkracht woelen ze in de bodem om zo het aanwezige voedsel eruit te filteren (filter feeding). De voornaamste bodemorganismen in het dieet van brasem zijn muggenlarven, larven van andere insecten, (plat)wormen en kreeftachtigen (Kakareo 2002, 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. Cladocera, Ostracoda en Copepoda) 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 1986, van Emmerik 2008).

Er is geen aanwijzing dat draadvormende zwavelbacteriën gegeten worden door brasem of 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. Hoewel brasems geen kieskeurige eters blijken te zijn worden zwavelbacteriën niet in het dieet van brasem aangetroffen

(Witteveen+Bos m.m.v. WMR), 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 lage brasemstand juist een toename van zwavelbacteriën kan hebben veroorzaakt is onbekend. Het brasembestand is voornamelijk in de laatste twintig jaar achteruitgegaan (Tien et al. 202, Fig. 5.1), maar het is onbekend of de aanwezigheid van draadvormende zwavelbacteriën hieraan heeft bijgedragen. Vanuit een bottom-up redenatie zou brasem door middel van zijn 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 krijgen 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 foerageeractiviteit 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. Het wegvangen van brasem kan zwavelbacteriën een kans hebben gegeven om te gaan domineren. Mogelijk is dit verder versterkt door een afname in zware stormen. Om hierover uitspraken te kunnen doen is aanvullend onderzoek naar de relatie tussen draadvormende zwavelbacteriën en brasem benodigd.



Figuur 5.1*: Vangstsucces voor brasem in de openwatersurvey in het IJssel-/Markermeer, het betreft de gemiddelde biomassa-dichtheid (kilogram per hectare) voor beide meren. Link voor het juveniele bestand en rechts voor het adulte (paai) bestand (uit Tien e.a., al. 2020).*

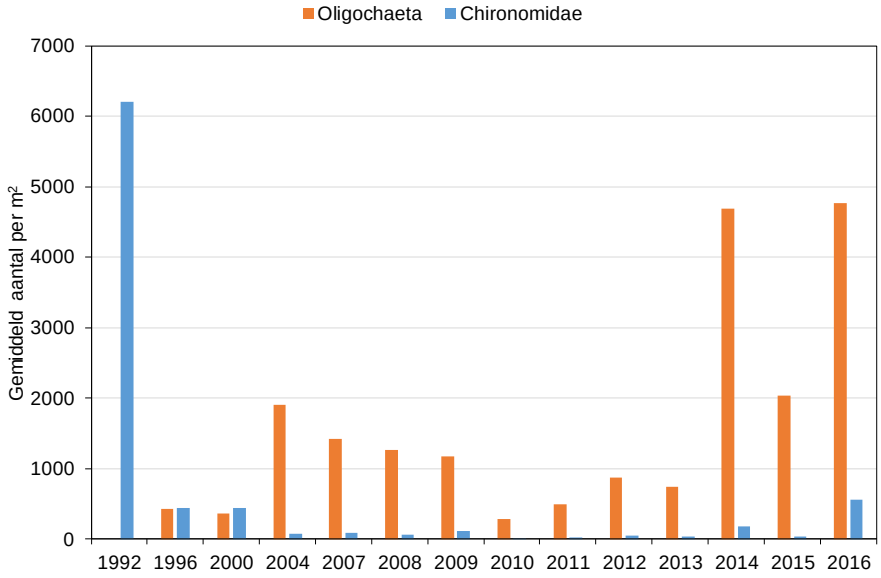
6 Discussie en conclusie

6.1 Potentieel functioneren van het benthisch voedselweb

De aanwezigheid en abundantie van tubificide wormen is sterk gecorreleerd met hoge fosfor- en koolstofbelasting (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 in het Markermeer lagen tussen 2000 en 2013 tussen de 283 – 1900, in

2014 op 4692 en in 2015 op 2038 per m^2 (Figuur 6.1). In 2016, een veel intensievere campagne kwam het gemiddelde uit op rond 4800 individuen per m^2. Hieruit ontstaat het beeld dat over de laatste 20 jaar de aantallen tubificiden zijn toegenomen terwijl dergelijke aantallen niet hoog zijn t.o.v. geëutrofieerde en saprobere meren. Of het beeld een gevolg is van een daadwerkelijke toename of van een monstername artefact is moeilijk te zeggen.

De aanwezigheid van chironomiden daarentegen is sterk afgenomen sinds begin negentiger jaren (Figuur 6.1). De verhouding tussen Oligochaeta en Chironomidae (exclusief predatoren) geeft een indicatie van de waterkwaliteit (Wiederholm 1980). Deze ratio weerspiegelt de toename van enkele tolerante oligochaeten, zoals *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Potamothrix hammoniensis* en *Tubifex tubifex* in verhouding tot de sediment gebonden chironomiden onder eutrofiëring en saprobiëring van meren. De grote dominantie van oligochaeten indiceert de slechtere zuurstofcondities (in het voordeel van de zwavelbacteriën) en mogelijk een beperkt aanbod van voedsel op de bodem van het Markermeer. Belangrijk is te weten hoe de trend zich de komende jaren in relatie tot de waterplantenontwikkeling ontwikkelt.



Figuur 6.1*: Verloop in gemiddeld aantal oligochaeten en bodembewonende chironomiden in monsters van het Markermeer. Let op het aantal monsters verschilt sterk tussen de jaren wat het beeld kan vertekenen.*

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 m^2.

In het algemeen benadelen filtreerders (bijvoorbeeld unioniden, filtrerende chironomiden en eendagsvliegen (*Ephermera vulgata*)) in ondiepe zoete wateren de bewoners van zachte (slib)bodems, zoals tubificide 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 enerzijds de macrofyten en anderzijds de wormen 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 (verlaagde zuurstofomstandigheden) 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 zwavelbacteriën 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 m^2. In het Markermeer leidt de huidige stand van bodemwoelende kreeftachtigen niet tot voldoende verstoring om de zwavelbacteriën terug te dringen.

Het brasembestand is in het Markermeer voornamelijk in de laatste twintig jaar achteruitgegaan (Tien et al. 2020). Deze achteruitgang betekent een vermindering van de t.o.v. de kreeftachtigen ook intensere bodemomwoeling, tenzij andere bodemwoelende vissoorten deze rol zouden hebben overgenomen. Dit laatste lijkt niet het geval te zijn aangezien van andere (grote) bodemwoelende soorten, zoals de karper en de kolblei, het bestand een zeer beperkte omvang heeft in vergelijking met het brasembestand (Tien et al. 2019, Volwater et al. 2020).

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 geponeerd voor het Markermeer. We nemen hierbij aan dat de draadvormende zwavelbacteriën kunnen worden geconsumeerd door macroinvertebraten en vissen (zie § 3.1.8), 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.

6.2 Conclusies en hypothese

De verminderde toevoer van organisch materiaal vanuit de waterkolom naar de bodem (afname algenproductie in het pelagiaal) heeft de voedselkwaliteit voor het benthisch systeem verarmd, waardoor er minder bodemactiviteit door benthos in de bovenste (zuurstofhoudende) bodemlaag plaats vindt. De afname in benthos als voedsel voor bodemvis, heeft ook geleid tot een vermindering van het bodemvisbestand. Mogelijk heeft afvissen hier in een rol in gespeeld, maar feit blijft dat het verarmde benthos de draagkracht voor vis verlaagd. De verlaagde benthos- en bodemvisactiviteit heeft geleid tot een geringere zuurstofindringing in de bodem, waardoor de draadvormende zwavelbacteriën naar boven zijn opgeschoven of in deze bovenste laag zijn gaan domineren. Deze uitbreiding c.q. situatie maakt van de draadvormende zwavelbacteriën, en mogelijk andere bacteriën waar momenteel nader onderzoek nar plats vindt, een steeds belangrijkere 'sink' van nutriënten en koolstof waardoor de energiestromen vanuit het benthisch systeem naar het pelagische zijn verminderd en de benthisch-pelagische koppeling is verzwakt De draadvormende zwavelbacteriën leggen ook de bovenste bodemsliblaag beter vast en verminderen de resuspensie. Hierdoor komen er nog minder nutriënten terug in de waterkolom en wordt de productie verder verlaagd en wordt de benthisch-pelagische koppeling verder verzwakt. Indien de aanwezige fauna weinig van de bacteriematten consumeert wordt is de benthisch-pelagisch koppeling nog verder 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 hebben versterkt.

6.3 Aanbevelingen voor verder onderzoek

Deze literatuurstudie was niet uitputtend maar heeft verkend wat er globaal bekend is over draadvormende zwavelbacteriën, vooral in zoetwatersystemen. Daarnaast is gekeken naar de situatie van de bodemleven beïnvloedende organismengroepen en biochemie in en op de bodem van het Markermeer. De conclusies zijn voorlopig en hypothetisch omdat gekwantificeerde kennis op een aantal processen ontbreekt.
Om de kennis van het benthisch systeem te versterken, de inzichten in de benthisch-pelagische koppeling te vergroten en de ingrepen die nodig zijn om het gehele Markermeer ecosysteem te verbeteren voor onder andere de draagkracht voor de hogere trofische niveaus worden de volgende onderzoeken aanbevolen:

- Inzicht vergroten in de aanwezige soorten, de dichtheidsverhoudingen, de verspreiding en niche van de zwavelbacteriën.

- Inzicht vergroten in de voedselkwaliteit van het aanwezige en het aangevoerde organisch materiaal boven, op en in de bodem van het meer.
- (Veld-)experimenteel onderzoeken hoe de zwavelbacteriën en eventueel andere bacteriën het benthos beïnvloeden en omgekeerd met het accent op de effecten van vraat en bioturbatie.
- (Veld-)experimenteel onderzoeken wat de effecten zijn van de huidige toevoer van organisch materiaal (het alg-bacterie-slib complex) op de bodembewonende fauna.
- Experimenteel testen of aanvoer van 'vers' organisch materiaal (met moerasuitspoelingssignatuur) leidt tot versterking van de bodembewonende fauna en daarmee de bioturbatie en de zuurstofindringing.
- Veldonderzoek naar de interactie tussen benthosetende vis en benthos aard en biomassa.
- Onderzoeken hoe groot de aanvoer van kwalitatief geschikt organisch materiaal moet worden om een gezond Markermeerecosysteem te bereiken.
- Indien de rol van organisch materiaal zo groot is zoals we verwachten en ontwerpen van oplossingen om de stroom organisch materiaal te realiseren.

Daarnaast zijn er ook een aantal vragen meer of minder zijdelings naar voren gekomen:

- Onderzoek naar de autonome processen in de Markermeerbodem, vooral de mogelijke stabilisering van de bodem en de trend in de hoeveelheid 'fluffy' slib.
- Onderzoek naar de effecten van wind en vooral stormen op de Markermeerbodem.
- Onderzoek naar de hydrologie en waterbalans van het Markermeer en de trends in de afgelopen decennia t.o.v. de ecologische veranderingen.
- Onderzoek naar de rol van microverontreinigingen in het benthisch systeem.
- Onderzoek naar de rol van de visserij, vooral de brasemvisserij en de trends in de afgelopen decennia t.o.v. de ecologische veranderingen.
- Onderzoek naar vraat van de draadvormige zwavelbacteriën door benthos en bodemvis.
- Verkennen van koppelingen en tegenkoppelingen tussen waterplanten in vooral ondiepe zones en de weersomstandigheden i de afgelopen jaren. Waarom breiden de waterplanten zich uit, waarom is de diversiteit aan waterplanten zeer beperkt en wat zijn de toekomstverwachtingen.

7 Referenties

Baas Becking, G.M. (1936). The Zuiderzee, its past, present and future. In: M.J. Sirks (ed.) Proceedings 6e Int. Botanisch Congres Amsterdam, 2-7 sept 1935, Vol. I, Report of the activities, pp. 108-124. Brill, Leiden.

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. & Jansen, E. A. (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.

Carrasco, F. D., Gallardo, V. A., & Baltazar, M. (1999). The structure of the benthic macrofauna collected across a transect at the central Chile shelf and relationships with giant sulfur bacteria Thioploca spp. mats. Cahiers de biologie marine, 40(2), 195-202.

Caspers, H. (1980). The relationship of saprobial conditions to massive populations of tubificids. In Aquatic oligochaete biology. Hydrobiologia 503-505. Springer, Boston, MA.

Conroy, J. D., Edwards, W. J., Pontius, R. A., Kane, D. D., Zhang, H., Shea, J. F., Richy J. N. & Culver, D. A. (2005). Soluble nitrogen and phosphorus excretion of exotic freshwater mussels (Dreissena spp.): potential impacts for nutrient remineralisation in western Lake Erie. Freshwater Biology, 50(7), 1146-1162.

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 ingrica (Beggiatoaceae) in eastern Lake Ontario: implications to the benthic food web. Journal of Great Lakes Research, 28(4), 688-697.

Dermott, R., Munawar, M., Carou, S., Bonnell, R. & Niblock, H. (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., Fernández, M. & Aranís, A. (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., Canfield, D. E., Forster, S., Glud, R. N., Gundersen, J. K., Küver, J., Ramsing, N. B., Teske, A., Thamdrup B. & O. Ulloa (1995). Concentration and transport of nitrate by the mat-forming sulphur bacterium *Thioploca*. Nature, 374(6524), 713-715.

Fukui, M., Teske, A., Aßmus, B., Muyzer, G., & Widdel, F. (1999). Physiology, phylogenetic relationships, and ecology of filamentous sulfate-reducing bacteria (genus *Desulfonema*). Archives of microbiology, 172(4), 193-203.

Gallardo, V. A., Carrasco, F. D., Roa, R. U. B. E. N., & Cañete, J. I. (1995). Ecological patterns in the benthic macrobiota across the continental shelf off central Chile. Ophelia, 40(3), 167-188.

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: Springer, Berlin, Heidelberg. 632-644.

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. & Quiñones, R.A. (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., Meamets, H. & Pihu, E. (2000). Lake Peipsi and its ecosystem. In Proceedings of the Estonian Academy of Sciences, Biology Ecology 49(1), 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. & Kilham P. (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., Revsbech, N. P., Kuenen, J. G., Jørgensen, B. B., Gallardo, V. A., Van De Vossenberg, J., Nielsen, L. P., Holmkvist L. Arning, E. T. & Nielsen, L. P. (2009). Physiology and behaviour of marine *Thioploca*. The ISME journal, 3(6), 647-657.

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.

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., Kobayashi, T. & Nishino, M. (2019). Chironomid Fauna (Diptera: Chironomidae) of Lake Biwa, with Emphasis on the Changes in Recent Decades. Lake Biwa: Interactions Between Nature and People 2019, 1-191.

Jannasch, H. W., Nelson, D. C., and Wirsen, 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. Michigan, Ann Arbor, 11–34.

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., Nagle, Jr., D. P. & Whitman, W. B. (1987). Methanogens and the diversity of Archaebacteria. 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, 63–81.

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 Võrtsjärv. Limnologica, 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.

Kelly, D. P. (1982). Biochemistry of the chemolithotrophic oxidation of inorganic sulphur, Phi/os. Trans. R. Soc. Lond. B 298:499-528.

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. (2001). Impact of polychaetes (Nereis spp. and Arenicola marina) on carbon biogeochemistry in coastal marine sedimentsPresented during the ACS Division of Geochemistry symposium 'Biogeochemical Consequences of Dynamic Interactions Between Benthic Fauna, Microbes and Aquatic Sediments', San Diego, April 2001. Geochemical Transactions, 2(12), 92-103.

Kuenen, J. G. (1989). Comparative ecophysiology of the nonphototrophic sulfide-oxidizing bacteria. In: Y. Cohen, E. Rosenberg (Eds.), Microbial Mats, ASM Press (1989), pp. 349-365.

Lammens, E. (1986). Interactions between fishes and the structure of fish communities in Dutch shallow, eutrophic lakes (Doctoral dissertation, Lammens).

Lammens, E. H. R. R., Geursen, J., & McGillavry, P. J. (1986). Diet shifts, feeding efficiency and coexistence of bream (Abramis brama), roach (Rutilus rutilus) and white bream (Blicca bjoerkna) in hypertrophic lakes. Lammens, EHRR: Interactions between fishes and the structure of fish communities in Dutch shallow, eutrophic lakes. Doctoral thesis, University of Wageningen, 50-64.

Larkin J.M. & Strohl, W. R. (1983). *Beggiatoa*, *Thiothrix*, and *Thioploca*. Annu. Rev. Microbiol. 37, 341–67.

Lengkeek, W., Bouma, S., & Waardenburg, H. W. (2007). Het effect van zuurstofdeficiëntie op het bodemleven in het Grevelingenmeer. Een blik onder water. Culemborg, Bureau Waardenburg.

Lengkeek, W., Bouma, S., & van den Boogaard, B. (2010). De verspreiding van witte bacteriematten en schade aan het bodemleven in het Grevelingenmeer. Onderzoek naar de effecten van zuurstofloosheid. Rapport, 10-187.

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. & Verdonschot, P.F.M. (2008) Complexiteit van nutriëntenlimitaties in oppervlaktewateren. Wageningen, Wettelijke Onderzoekstaken Natuur & Milieu, WOt-werkdocument 128, 1-69.

Löffler H. (1982). Zur Ökolgie de Brachsen (*Abramis brama* (L.)) im Bodensee. Dissertation. Der Fakultät für Biologie der Eberhardt-Karls-Universität Tübingen.

Lozano, S. J., Scharold, J. V., & Nalepa, T. F. (2001). Recent declines in benthic macroinvertebrate densities in Lake Ontario. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 58(3), 518-529.

Maier, S. & Gallardo, V. A. (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.
Milbrink, G. (1983). An improved environmental index based on the relative abundance of oligochaete species. Hydrobiologia, 102(2), 89-97.
Moller, 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*: Methylotroph 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.
Nalepa, T. F., Gardner, W. S., & Malczyk, J. M. (1991). Phosphorus cycling by mussels (Unionidae: Bivalvia) in Lake St. Clair. Hydrobiologia, 219(1), 239-250.
Nalepa, T. F., Hartson, D. J., Fanslow, D. L., Lang, G. A., & Lozano, S. J. (1998). Declines in benthic macroinvertebrate populations in southern Lake Michigan, 1980-1993. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 55(11), 2402-2413.
Nalepa, T. F., Fanslow, D. L., Lansing, M. B., & Lang, G. A. (2003). Trends in the benthic macroinvertebrate community of Saginaw Bay, Lake Huron, 1987 to 1996: responses to phosphorus abatement and the zebra mussel, Dreissena polymorpha. Journal of Great Lakes Research, 29(1), 14-33.
Nalepa, T. F., Fanslow, D. L., Pothoven, S. A., Foley III, A. J., & Lang, G. A. (2007). Long-term trends in benthic macroinvertebrate populations in Lake Huron over the past four decades. Journal of Great Lakes Research, 33(2), 421-436.
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., Wirsen, 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. & Lagendijk, O. G. (2016). Grevelingenmeer van stagnant naar beperkt getij: synthesedocument 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. (2010). Ecosysteem IJsselmeergebied: nog altijd in ontwikkeling. Trends en ontwikkelingen in water en natuur van het Natte Hart van Nederland. Rijkswaterstaat Waterdienst, Lelystad.
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., Teske, A., Strotmann, B. & Jørgensen, B. B. (1999). Nitrogen, carbon, and sulfur metabolism in natural *Thioploca* samples. Applied and Environmental Microbiology, 65(7), 3148-3157.

VICTOR A. GALLARDO,6 AND BO B. JØRGENSEN

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.

Probst, L. (1987). Sublittoral and profundal Oligochaeta fauna of the lake Constance (Bodensee-Obersee). In Aquatic Oligochaeta. Hydrobiologia, 277-282. Springer, Dordrecht.

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.

Särkkä, J. (1994). Lacustrine, profundal meiobenthic oligochaetes as indicators of trophy and organic loading. In Aquatic Oligochaete Biology V (pp. 231-241). Springer, Dordrecht.

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., De Beer, D., Nielsen, L. P., Verdouw, H., Van den Heuvel, J. C., Cohen, Y., & Cappenberg, T. E. (1990). Denitrification by sulphur oxidizing Beggiatoa spp. mats on freshwater sediments. Nature, 344(6268), 762-763.

Tátrai, I., Tóth, G., Ponyi, J. E., Zlinskzky, 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. S. H., Griffioen, A. B., van Keeken, O. A., van Rijssel, J. C., & de Leeuw, J. J. (2019). Vismonitoring Zoete Rijkswateren en Overgangswateren t/m 2017. Deel 1: Toestand en trends (No. C084/18A). Wageningen Marine Research.

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., van Riel, M.C. & Bakker, L. (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. (202)0. 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 Himbeeck, R. & van Bochove, K. (2019). DNA analyse maaginhoud vissen. Datura Molecular Solutions, Wageningen.

Van Riel M. C., Vonk, J.A., Noordhuis, R. & Verdonschot, P.F.M. (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.

Volwater, J., Tien, N., & van Rijssel, J. C. (2020). Evaluatie staandwant survey IJssel-en Markermeer 2014-2019 (No. C039/20). Wageningen Marine Research.

Wibaut – Isebree Moens, N.L. (1916). Bijdrage tot de kennis omtrent de vervuiling van water in en om Amsterdam.

Wiederholm, T. (1980). Use of benthos in lake monitoring. Journal (Water Pollution Control Federation), 537-547.

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 ingrica 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, J., Böttcher, M. E. & Jørgensen, B. B. (2008). "Biogeochemistry of sulfur and iron in *Thioploca*-colonized surface sediments in the upwelling area off central Chile." Geochimica et Cosmochimica Acta 72.3, 827-843.