

KRZYSZTOF WIACKOWSKI

Zakład Hydrobiologii, Instytut Nauk o Środowisku,

Uniwersytet Jagielloński

Gronostajowa 3, 30-387 Kraków

e-mail: [wiacko@eko.uj.edu.pl](mailto:wiacko@eko.uj.edu.pl)

## ZNACZENIE PIERWOTNIAKÓW W EKOSYSTEMACH WODNYCH

### WPROWADZENIE

Celem artykułu jest przybliżenie ekologicznej roli wolnożyjących pierwotniaków, a w szczególności form fagotroficznych, czyli korzystających z pokarmu w postaci cząstek. Przedstawiono ich miejsce w sieciach troficznych oraz relacje z innymi składnikami ekosystemów wodnych. Pierwotniaki występują powszechnie we wszystkich środowiskach wodnych. Znajdujemy je zarówno w toni, jako element planktonu, na wszelkich zanurzonych powierzchniach, a także w przestrzeniach interstycjalnych w głębi osadów dennych. W przeszłości badania ekologiczne pierwotniaków koncentrowały się na środowiskach bentosowych, ponieważ przy mikroskopowej obserwacji osadów dennych nie sposób nie zauważyć orzęsków, wiciowców i ameb, występujących tam często w bardzo dużych zagęszczeniach. Szczególnie wysokie liczebności notowane są w miejscach najbogatszych w rozkładającą się materię organiczną, dlatego już dawno zwrócono uwagę na związek

tych organizmów z procesami rozkładu i mineralizacji. Z tych samych względów, fagotroficzne pierwotniaki są istotnym elementem w biologicznych technologiach oczyszczania ścieków (CURDS i współaut. 1968, CURDS 1992). Używa się je także jako wskaźniki organicznego zanieczyszczenia wód (SLADEČEK 1973, FOISSNER i BERGER 1996). Stosunkowo niedawno okazało się jednak, że w wodach oligotroficznych ich rola jest co najmniej tak samo ważna, jak w środowiskach organicznie zanieczyszczonych. Odkrycia z przełomu lat 1970-80 wskazujące na fundamentalne znaczenie mikroorganizmów w toni oceanów, zapoczątkowały okres szczególnego zainteresowania pierwotniakami. Opublikowana wówczas koncepcja „pętli mikroorganizmalnej” (AZAM i współaut. 1983) stała się silnym impulsem stymulującym badania nad funkcją pierwotniaków we wszelkich typach ekosystemów wodnych.

### KONSEKWENCJE MAŁYCH ROZMIARÓW

Większość pierwotniaków to organizmy znacznie mniejsze od najdrobniejszych bezkręgowców. Ich specyficzna rola w ekosystemach wiąże się w dużym stopniu z drobnymi rozmiarami, z których wynika szereg ważnych właściwości ekologicznych. Należy do nich wysokie tempo metabolizmu oraz potencjalnie szybkie tempo wzrostu populacji (CARON i współaut. 1990). Wysoki poziom metabolizmu oznacza, że nawet przy małej biomasy pierwotniaki mogą mieć znaczący udział w przepływie energii i obiegu pierwiastków w ekosystemie. Wynika z tego także szybkie tempo mineralizacji substancji

biogennych (CARON i GOLDMAN 1990). Potencjalnie wysokie tempo wzrostu populacji pozwala reagować szybkimi zmianami liczebności nawet na krótkotrwałe zmiany warunków środowiskowych, zwłaszcza na zmiany w ilościach dostępnego pokarmu. Dzięki temu pierwotniaki skutecznie eksploatują zasoby pojawiające się efemerycznie i wyprzedzają w tym względzie organizmy większe, wolniej rozmnażające się. W konsekwencji, duże zmiany liczebności i składu gatunkowego w czasie, jak i w przestrzeni, to charakterystyczne cechy pierwotniaków we wszystkich środowiskach.

Z drobnymi rozmiarami wiąże się łatwość transportu i kolonizowania odległych środowisk. Choć tę cechę przypisuje się na ogół wszystkim mikroorganizmom, problem kosmopolitycznego rozprzestrzenienia pierwotniaków oraz możliwość istnienia wśród nich endemitów, budzi ostatnio duże kontrowersje (FINLAY i FENCHEL 1999, FOISSNER 1999). Wiele danych przemawia za kosmopolityzmem wolnożyjących pierwotniaków. Na przykład, orzęski związane ze środowiskiem lodu morskiego reprezentowane są przez te same gatunki zarówno w Arktyce, jak i Antarktyce (AGATHA i współaut. 1993). Dwadzieścia jeden typowo morskich gatunków, w tym rodzaj *Tracheloraphis*, znaleziono daleko od morza, w słonawych zbiornikach oazowych na Pustyni Arabskiej (AL-RASHEID 1996). Spośród 85 gatunków orzęsków, zidentyfikowanych w kraterowym jeziorze w Australii, wszystkie (z wyjątkiem jednego znanego z tropikalnej Afryki) znajdowano wcześniej w północnej Europie (FINLAY i współaut. 1999, ESTEBAN i współaut. 2000). Łatwość rozprzestrzeniania oraz zdolność do encystacji sprawiają, że o występowaniu konkretnych gatunków w danym miejscu i czasie decydują przypuszczalnie lokalne warunki mikrosiedliskowe, a nie względy geograficzne. Według zwolenników tego poglądu, pierwotniaki znajdujące w konkretnym miejscu i czasie to tylko mała część gatunków, które w sprzyjających warunkach mogą się tam ujawnić, zwiększając liczebność lub wychodząc z cyst przetrwalnikowych (FENCHEL i współaut. 1997, FINLAY i ESTEBAN 1998). Ważnego argumentu na poparcie tej tezy dostarczyły ostatnio złotowiciowce z rodzaju *Paraphysomonas*. Ich charakterystyczne, krzemionkowe łuski pozwalają zidentyfikować gatunek w ciągu kilku miesięcy od śmierci organizmu. FINLAY i CLARKE (1999) rozpoznali łuski należące do 32 różnych gatunków, badając pojedynczą próbkę osadu dennego, odpowiadającą 0,1 cm<sup>2</sup> powierzchni dna małego, eutroficznego zbiornika. Oznacza

to, że co najmniej 78% wszystkich, znanych wcześniej z całej kuli ziemskiej, gatunków *Paraphysomonas* żyło w badanym zbiorniku, w ciągu kilku miesięcy poprzedzających pobranie próbki.

Rozmiary organizmu określają do pewnego stopnia jego miejsce w sieci troficznej (HANSEN i współaut. 1994). Od nich zależy bowiem wielkość organizmów wykorzystywanych jako pokarm oraz to, przez jakie drapieżniki dany organizm sam jest zjadany. Bardzo małe rozmiary licznych pierwotniaków pozwalają korzystać im z najdrobniejszych cząstek pokarmowych, które z powodu swojej wielkości są często zupełnie niedostępne, albo trudniej dostępne dla organizmów większych. Dlatego fagotroficzne Protista, a szczególnie te najmniejsze, są najważniejszymi konsumentami bakterii we wszelkich typach środowisk. Należy jednak pamiętać, że chociaż pierwotniaki generalnie zaliczamy do mikroorganizmów, to są one ogromnie zróżnicowane pod względem rozmiarów. Najmniejsze gatunki wiciowców mają zaledwie kilka  $\mu\text{m}$ , największe spośród orzęsków są prawie tysiąc razy większe, a niektóre morskie Sarcodina osiągają nawet kilka cm. Z samego zróżnicowania rozmiarów wynika zatem, że różne kategorie pierwotniaków zajmować będą różne poziomy w sieciach troficznych. W rzeczywistości, możliwe są kompletne ekosystemy, o wielopoziomowej strukturze troficznej, składające się wyłącznie z przedstawicieli Procaryota i Protista. Tak zresztą wyglądały ekosystemy na Ziemi przez długi czas zanim nie pojawiły się organizmy wielokomórkowe. Sztucznie tworzone, laboratoryjne „mikroekosystemy” (ang. microcosm), w których pierwotniaki bywają jedynymi konsumentami i drapieżnikami, są interesującym narzędziem dla przeprowadzania eksperymentów na poziomie ekosystemów (np. LUCKINBILL 1979, KAWABATA i współaut. 1995, LAWLER 1993, BALČIŪNAS i LAWLER. 1995, MORIN 1999).

#### KONCEPCJA „PĘTLI MIKROORGANIZMALNEJ”

Ilościowe badania planktonu morskiego mają już ponad 100-letnią historię. Ich celem było przede wszystkim określenie produktywności środowiska i prognozowanie połowów. W przeszłości badania te koncentrowały się na okrzemkach i widłonogach, postrzeganych jako najważniejsze elementy w pelagicznym łańcuchu troficznym. Ponieważ dostępne dane wskazywały na znikome liczebności mikroorganizmów w toni wodnej, ani bakterie, ani hetero-

troficzne pierwotniaki nie były uwzględniane w rutynowych badaniach planktonu.

Lata 70. przyniosły nagromadzenie danych stojących w sprzeczności z obrazem prostego łańcucha troficznego: fitoplankton-zooplankton-ryby. Pomiary respiracji prób wody oceanicznej, frakcjonowanych według wielkości cząstek, wykazały, że największa część całkowitej respiracji przypada na organizmy o rozmiarach nie większych niż kilka  $\mu\text{m}$ . Zastosowanie

metody bezpośredniego liczenia bakterii, wybarwionych fluorescencyjnie na filtrach membranowych, dało wyniki o 2–3 rzędy wielkości wyższe od uzyskiwanych wcześniej metodą posiewów. Okazało się, że 1 ml wody morskiej zawiera przeciętnie około miliona heterotroficznych bakterii, a ich produkcja osiąga znaczące wartości w zestawieniu z produkcją fitoplanktonu (COLE i współaut. 1988). Pikoplankton, umowna kategoria organizmów o rozmiarach 0.2–2  $\mu\text{m}$  (głównie bakterie), okazał się jednym z najważniejszych składników planktonu. Zastosowanie mikroskopu fluorescencyjnego zwróciło także uwagę na ilościowe znaczenie mierzących zaledwie kilka  $\mu\text{m}$  heterotroficznych wiciowców, które pozostawały praktycznie niezauważane przy tradycyjnej metodzie badania planktonu. Organizmy te występują w toni wodnej powszechnie, w przeciętnych zagęszczeniach rzędu tysiąca osobników w 1 ml (SIEBURTH i współaut. 1978, FENCHEL 1982). W ten sposób wyłonił się zupełnie nowy obraz morskiego pelagialu, w którym znaczna część całkowitej produkcji pierwotnej przepływa przez mikroorganizmy (POMEROY 1974, WILLIAMS 1980, CONOVER 1982).

Idea ta znalazła syntetyczny wyraz w koncepcji „pętli mikroorganizmalnej” (AZAM i współautorzy 1983). Według niej, duża część produkcji pierwotnej fitoplanktonu trafia do wody jako rozpuszczona materia organiczna, z której bezpośrednio korzystają tylko bakterie heterotroficzne. Część tej materii, w postaci komórek bakteryjnych, staje się dostępna dla organizmów fagotroficznych. Jednak rozmiary indywidualnych bakterii oraz stosunkowo niskie zagęszczenia w otwartych wodach, praktycznie uniemożliwiają korzystanie z nich filtrującym bezkręgowcom. Widłonogi, które stanowią około 80% biomasy morskiego planktonu (VERIT i SMETACEK 1996), na ogół nie potrafią chwycić najdrobniejszych organizmów. Małe widłonogi chwytają efektywnie cząstki większe niż 4–5  $\mu\text{m}$ , a duże, większe niż 10  $\mu\text{m}$  (PAFENHÖFER 1998). Orzęski w wodach oligotroficznych również re-

prezentowane są przez gatunki, które korzystają z cząstek dużo większych niż bakterie. Gatunki bakteriożerne wymagają wyższych zagęszczeń bakterii (FENCHEL 1980). Najbardziej efektywnymi bakteriożercami w wodach oligotroficznych okazały się drobne heterotroficzne wiciowce (FENCHEL 1982, 1988; SANDERS 1991). W rezultacie, produkcja bakteryjna w toni oceanicznej konsumowana jest głównie przez najmniejsze wiciowce, które stają się pokarmem większych pierwotniaków, z reguły innych wiciowców i orzęsków. Dopiero formy reprezentujące kolejne ogniwa łańcucha troficznego mają rozmiary w zakresie optymalnym dla widłonogów (patrz np. CALBET i LANDRY 1999). W ten sposób, za pośrednictwem pętli utworzonej przez mikroorganizmy, część „straconej” produkcji pierwotnej ma szansę powrócić do „klasycznego” łańcucha troficznego. Ilość ogniw pośrednich powoduje jednak, że większość bakteryjnej produkcji ulega rozproszeniu wzdłuż mikroorganizmalnego łańcucha troficznego, a zatem jego główna rola polegałaby raczej na regeneracji mineralnych biogenów (DUCKLOW i współaut. 1986).

Za główne źródło węgla dla bakterii heterotroficznych w toni wodnej uważano początkowo rozpuszczone substancje organiczne wydzielane przez fitoplankton. Dużo rozpuszczonych substancji dostaje się do wody z komórek uszkodzonych przez zooplankton — zjawisko określane jako „niechlujne jedzenie” (ang. sloppy feeding). Obecnie wydaje się, że najważniejszym źródłem „rozpuszczonego” węgla organicznego jest aktywność glonożerców i substancje dyfundujące z odchodów zooplanktonu (JUMARS i współaut. 1989, STROM i współaut. 1997). Zwrócono także uwagę na prawdopodobnie niedoceniane znaczenie reakcji fotochemicznych, zachodzących pod wpływem promieni UV. Łatwo przyswajalne monomery, uwalniane tą drogą z substancji humusowych, mogą okazać się ważnym źródłem zasilającym „pętlę mikroorganizmalną” (COLE 1999).

#### PIERWOTNIAKI JAKO KONSUMENCI FITOPLANKTONU

Koncepcja „pętli mikroorganizmalnej” zdobyła sobie ogromną popularność, ale sam termin może wprowadzać w błąd przez sprowadzanie roli pierwotniaków do „łącznika” między rozpuszczoną materią organiczną i bakteriami a zooplanktonem. Pelagiczne pierwotniaki są bowiem także bardzo ważną kategorią bezpośrednich konsumentów produkcji pierwotnej

(SHERR i SHERR 1994). Stosunkowo późnym odkryciem było stwierdzenie, że istotnym składnikiem fitoplanktonu są organizmy o rozmiarach zbliżonych do bakterii, czyli tzw. pikofitoplankton (JOHNSON i SIEBURTH 1979, FOGG 1986, STOCKNER 1988). W niektórych sytuacjach kategoria ta zapewnia większą część całkowitej produkcji pierwotnej w toni wodnej (por.

dalej). Organizmy te można odróżnić od bakterii heterotroficznych dzięki charakterystycznej fluorescencji chlorofilu, a w odkryciu niektórych z nich pomogła metoda cytometrii przepływowej (CHISHOLM i współaut. 1988). W przeważającej większości są to sinice, *Synechococcus* i *Prochlorococcus*, oraz najmniejsze fotosyntetyzujące wiciowce. Podobnie jak heterotroficzne bakterie, także pikofitoplankton z powodu swoich rozmiarów nie jest bezpośrednio dostępny dla większości bezkręgowców. Konsumowany jest przede wszystkim przez najdrobniejsze fagotroficzne pierwotniaki (PUTLAND 2000, SANDERS i współaut. 2000).

Wśród planktonowych pierwotniaków są także konsumenci glonów zaliczanych do kategorii nanoplanktonu (2–20  $\mu\text{m}$ ) i mikroplanktonu (20–200  $\mu\text{m}$ ). Pierwotniaki okazują się czasem najważniejszymi konsumentami wiosennych zakwitów fitoplanktonowych, zwłaszcza zanim zooplankton nie osiągnie znaczących liczebności (WEISSE i współaut. 1990, ARNDT i NIXDORF 1991). Niektóre heterotroficzne bruzdnice są głównym czynnikiem kontrolującym zakwity innych (toksycznych) bruzdnic (NAKAMURA i współaut. 1996, MATSUYAMA i współaut. 1999). Liczne gatunki orzęsków i bruzdnic potrafią połykać organizmy, które dorównują im samym rozmiarami. Niektóre bruzdnice posługują się szczególnymi organellami, jak rurko-

wate pseudopodium, „pedunculum”, służące do wysysania ofiary lub szeroko rozpościerane pseudopodium, „pallium”, przy pomocy którego okrywają i trawią ofiarę (JACOBSON i ANDERSON 1986, HANSEN i CALADO 1999). Pozwala to atakować organizmy wielokrotnie większe od siebie, np. wielkie kolonie okrzemek, duże orzęski, a nawet organizmy reprezentujące wyższe poziomy troficzne, jak jaja, czy stadia larwalne widłonogów, których dorosłe formy żywią się tymi samymi bruzdnicami (JEONG 1999). Jest charakterystyczne, że mechanizmy te opisano dopiero w ostatnim okresie, mimo że posługujące się nimi gatunki znane są taksonomom od dawna (JACOBSON 1999).

Poszczególne gatunki pierwotniaków wykazują różny stopień specjalizacji pokarmowej, np. bruzdnice atakujące ofiary o dużych rozmiarach radzą sobie znacznie gorzej z organizmami mniejszymi (JEONG 1999). Są dane wskazujące na to, że rozmiary nie są jedynym kryterium wyboru. Przypuszczalnie dużą rolę odgrywa tu informacja chemiczna oraz zachowanie potencjalnych ofiar (STOECKER 1988; VERITI 1988, 1991). Dodatkową komplikacją w ustaleniu zależności troficznych w planktonie jest popularne wśród Protista zjawisko mikсотrofii, które w wielu przypadkach zupełnie uniemożliwia przypisanie tradycyjnej funkcji troficznej, tj. odróżnienie auto- i heterotrofów.

#### MIKSOTROFICZNE PROTISTA W PLANKTONIE

Liczne pierwotniaki posiadają fotosyntetyzujące endosymbionty (TAYLOR 1982, CARON i SWANBERG 1990). U niektórych gatunków obecność symbiontów jest stała, u innych występuje tylko okresowo (BERNINGER i współaut. 1986). Wśród planktonowych orzęsków i bruzdnic popularnym zjawiskiem jest także „pseudosymbioza” polegająca na przywłaszczaniu sobie cudzych chromatoforów (STOECKER i współaut. 1988, STOECKER i SILVER 1990). Chromatofory połączonych ofiar nie są trawione i pozostają aktywne w cytoplazmie przez kilka dni, dostarczając „gospodarzowi” produkty fotosyntezy. Zarówno fotosynteza prawdziwych endosymbiontów, jak i „kleptochromatoforów”, może mieć istotny udział w budżecie energetycznym pierwotniaka, czyniąc z niego, w mniejszym lub większym stopniu, organizm autotroficzny (JONES 1994). Produkcja fotosyntetyczna niektórych orzęsków dorównuje produkcji glonów o tych samych rozmiarach. Mikсотroficzne pierwotniaki mogą mieć istotny udział w całkowitej produkcji pierwotnej planktonu (np. HECKY i

KING 1981). Ekstremalnym przykładem jest popularny morski orzęsek, *Mesodinium rubrum* (*Myrionecta rubra*), który, jak się wydawało, zatracił zdolność do fagocytozy, uzależniając się całkowicie od silnie zmodyfikowanych kryptofitowych endosymbiontów (LINDHOLM 1985, LINDHOLM i współaut. 1988). Ostatnio wykazano, że *Mesodinium rubrum* okresowo odnawia swoje „endosymbionty” połykając w tym celu z otoczenia kryptofity (GUSTAFSON i współaut. 2000); jednak, z ekologicznego punktu widzenia, należy traktować go raczej jako element fitoplanktonu. *M. rubrum* często osiąga wysokie zagęszczenia, wywołując w przybrzeżnych wodach czerwone (nietoksyczne) zakwity (LINDHOLM 1978, CRAWFORD 1989).

Zjawisko mikсотrofii nie ogranicza się do form pierwotnie heterotroficznych. Jest równie popularne wśród pierwotniaków samożywnych (glonów). Liczne barwne wiciowce, reprezentujące rozmaite grupy taksonomiczne, niezależnie od fotosyntezy, korzystają z pokarmu w postaci cząstek (BIRD i KALFF 1986, SANDERS

1991, JONES 1994). Tak zwana fagotrofia glonów ma istotne znaczenie ilościowe w systemach pelagicznych, a miksotroficzne wiciowce konsumują czasem więcej bakterii niż formy heterotroficzne (SANDERS i współaut. 1989). Interesujących odkryć dostarczają w tym względzie bruzdnice (STOECKER 1999), jeden z najważniejszych składników morskiego i słodkowodnego planktonu. Mniej więcej połowa wszystkich znanych gatunków to formy fotosyntetyzujące, tradycyjnie zaliczane do fitoplanktonu. Większość z nich okazała się organizmami fagotroficznymi, przy czym dotyczy to w równym stopniu gatunków „nagich”, jak i tych posiadających „pancerze” (JACOBSON i ANDERSON 1996).

Popularność różnych form miksotrofii wśród planktonowych Protista sugeruje, że musi ona przynosić ważne i różnorodne korzyści. Dla pierwotnie heterotroficznych organizmów, możliwość uzupełniania budżetu energetyczne-

go produktami fotosyntezy może mieć krytyczne znaczenie w warunkach niskiego zagęszczenia cząstek pokarmowych. Podobnie, możliwość połykania bakterii, które dzięki swoim rozmiarom potrafią skuteczniej wiązać silnie rozcieńczone substancje, ma z pewnością wielkie znaczenie dla glonów w wodach oligotroficznych (NYGAARD i TOBIESEN 1993). Wynika stąd, że miksotrofia powinna być strategią szczególnie przydatną w wodach oligotroficznych. Miksotrofy występują jednak licznie w środowiskach o różnej trofii (BERNINGER i współaut. 1986, SANDERS 1991, SANDERS i współaut. 2000). Niewykluczone, że elastyczność fizjologiczna, jaką zapewnia miksotrofia daje im przewagę w zmiennych i nieprzewidywalnych warunkach (JONES 1994). Próby włączenia miksotrofów do modeli opisujących funkcjonowanie systemów pelagicznych są wciąż bardzo nieliczne (patrz np. STICKNEY i współaut. 2000).

#### MIKROORGANIZMALNE SIECI TROFICZNE

Z przedstawionych wyżej przykładów wynika, że w rzeczywistości fagotroficzne pierwotniaki nie tworzą odrębnego łańcucha troficznego w planktonie, ale raczej skomplikowaną sieć, której elementy powiązane są zarówno między sobą, jak i z elementami „klasycznego” łańcucha troficznego, licznymi zależnościami (SHERR i SHERR 1988, ARNDT 1993). Sam termin „pętla mikroorganizmalna” używany jest umownie w odniesieniu do mikroorganizmalnych składników planktonu. Względny udział „pętli mikroorganizmalnej” i „klasycznego” łańcucha troficznego w przepływie energii przez morskie systemy pelagiczne zależy w dużym stopniu od dostępności substancji biogennych, ograniczających produkcję pierwotną.

W żyznych środowiskach (np. w rejonach upwellingów i frontów) znaczny udział w produkcji fitoplanktonu mają organizmy o większych rozmiarach (okrzemki i bruzdnice), bezpośrednio spasane przez zooplankton (widłonogi). Wysoka produktywność takich systemów wynika zatem z dużej podaży substancji biogennych oraz krótkich łańcuchów troficzných, zapewniających wydajny przepływ energii od producentów pierwotnych do wyższych poziomów troficzných. Okazuje się jednak, że nawet w strefach żyznych słynących z obfitych połowów, tzw. mikrozooplankton (pierwotniaki) ma istotny udział w konsumpcji produkcji pierwotnej (PUTLAND 2000, SANDERS i współaut. 2000). W warunkach oligotroficznych produkcja pierwot-

na jest mniejsza i fitoplankton składa się z organizmów o mniejszych rozmiarach. Mniejsze komórki, mając korzystniejszą proporcję powierzchni do objętości, wiążą wydajniej rozcieńczone substancje. W rezultacie, ilościowe znaczenie „pętli mikroorganizmalnej” rośnie w środowiskach mniej żyznych. Otwarte wody oceaniczne w antycyklonalnych systemach zwrotnikowych to obszary, które słyną z niskiej produktywności. Produkcja pierwotna jest tam zapewniona nieomal w 100% przez pikofitoplankton i prawie w całości ulega rozproszeniu w obrębie mikroorganizmalnej sieci troficznnej (KARL 1999). Okrzemki i widłonogi nabierają istotnego znaczenia tylko epizodycznie, kiedy w wyniku lokalnych zaburzeń pogody do prześwietlonej warstwy powierzchniowej dociera porcja wody z warstw głębszych, bogatszych w substancje biogenne. Oligotroficzny subtropikalny ocean to świat zdominowany przez mikroorganizmy, w którym głównymi producentami są sinice (cyanobakterie), a heterotroficzne i miksotroficzne pierwotniaki pełnią rolę najważniejszych konsumentów i drapieżników. Warto pamiętać, że obszary te zajmują dużą część powierzchni oceanów na kuli ziemskiej. W środowiskach sezonowych, ilościowe znaczenie „pętli mikroorganizmalnej” rośnie po zakończeniu wiosennych zakwitów fitoplanktonu. W ciągu lata heterotroficzne pierwotniaki stają się istotnym składnikiem diety zooplanktonu (KIØRBOE 1998).

## PIERWOTNIAKI JAKO POKARM ZOOPLANKTONU

Odkrycie ilościowego znaczenia heterotroficznego pierwotniaków w toni wodnej zwróciło uwagę na ich potencjalne znaczenie w diecie organizmów zooplanktonowych. Liczne badania terenowe i eksperymentalne potwierdzają, że pierwotniaki są ważnym i wciąż niedostatecznie docenianym pokarmem morskiego i słodkowodnego zooplanktonu. Zarówno widłonogi, wioślarki, jak i wrotki konsumują pierwotniaki i są w stanie kontrolować ich liczebności w warunkach naturalnych (patrz art. przeglądowe: STOECKER i CAPUZZO 1990, SANDERS i WICKHAM 1993, ARNDT 1993, JÜRGENS 1994, JACK i GILBERT 1997). Także larwy ryb polują na pierwotniaki (np. FUKAMI i współaut. 1999).

Najwięcej danych eksperymentalnych dotyczy widłonogów z podrzędu Calanoida, uważanych tradycyjnie za roślinożerców żywiących się fitoplanktonem, a w morzach przede wszystkim okrzemkami. Ten pogląd jest coraz częściej kwestionowany. Analiza zawartości przewodów pokarmowych morskich Calanoida wskazuje na ich wyraźną preferencję dla bruzdnic i orzęsków, w porównaniu z okrzemkami (KLEPPEL i współaut. 1991). Również płodność widłonogów karmionych orzęskami lub pokarmem mieszanym (KLEPPEL 1993) okazuje się większa, niż wtedy kiedy pokarmem są okrzemki (zobacz też MIRALTO i współaut. 1999). Wiadomo, że hete-

rotroficzne pierwotniaki (np. wiciowce i orzęski) zawierają więcej wielonienasyconych kwasów tłuszczowych i steroli niż okrzemki i inne glony. Brak tych substancji w pokarmie okazuje się ważnym czynnikiem ograniczającym rozwój zooplanktonu (BRETELER i MÜLLER-NAVARRA 1997, MÜLLER-NAVARRA i współaut. 2000). BRETELER i współaut. (1999) nie byli w stanie utrzymać hodowli widłonogów karmionych popularną zielenicą *Dunaliella* sp. Glon ten zawiera wszystkie podstawowe aminokwasy, ale wykazuje deficyt wielonienasyconych kwasów tłuszczowych. W przeciwieństwie do widłonogów, heterotroficzna bruzdnica *Oxyrrhis marina* dobrze rośnie na *Dunaliella* sp., gdyż produkuje własne kwasy tłuszczowe. Karmione tak wyhodowaną bruzdnicą dwa gatunki widłonogów rozwijały się normalnie, realizując pełny cykl życiowy. Zatem heterotroficzne pierwotniaki wzbogacają biomasę glonów w składniki niezbędne dla zooplanktonu (BRETELER i współaut. 1999). Ponieważ także bakterie i sinice wykazują deficyt wielonienasyconych kwasów tłuszczowych, wydaje się, że fagotroficzne pierwotniaki spełniają ważną funkcję troficzną w planktonie, mimo niewątpliwych strat wynikających z obecności dodatkowych poziomów troficznych (ZHUKOVA i KHARLAMENKO 1999).

## PIERWOTNIAKI W PLANKTONIE JEZIOR

Pelagial jezior stwarza podobne warunki dla mikroorganizmów jak toni morska. Badania prowadzone w jeziorach, mimo różnic taksonomicznych, wskazują na bardzo zbliżoną funkcję mikroorganizmalnych sieci troficznych. Jeziora, w odróżnieniu od mórz, są oprzecieżnie znacznie bardziej zasobne w substancje biogenne. Skala zróżnicowania jest przy tym ogromna: od przejrzystych jezior oligotroficznych, aż do zbiorników skrajnie przeżyźnionych, w których obfitość fitoplanktonu może ograniczać przeźroczystość wody nawet do kilku cm. Porównywanie dużej liczby jezior zwykle ukazuje wyraźną korelację między liczebnością lub biomasa pierwotniaków a koncentracją chlorofilu (BEAVER i CRISMANN 1982, 1989; PACE 1986; MATHES i ARNDT 1994). W konkretnym środowisku zagęszczenie orzęsków i wiciowców może być jednak silnie uwarunkowane liczebnością i składem taksonomicznym zooplanktonu (WIACKOWSKI i współaut. 1994, MÜLLER-SOLGER i współaut. 1997). Szczególną rolę przypisuje się

w tym względzie dużym gatunkom wioślarek z rodzaju *Daphnia* (JÜRGENS 1994, MARCHESSAULT i MAZUMDER 1997).

Pelagial jezior skrajnie oligotroficznych przypomina otwarte wody oceaniczne. Zagęszczenie fitoplanktonu jest bardzo niskie i dominuje w nim pikofitoplankton. Głównymi konsumentami pikoplanktonu są najdrobniejsze heterotroficzne i miksotroficzne wiciowce. Orzęski reprezentowane są przez gatunki żywiące się głównie nanoplanktonem. Tak jak w oligotroficznych wodach morskich, znaczna część produkcji pierwotnej przepływa przez „mikroorganizmalną sieć troficzną”. W miarę wzrostu żywności rośnie biomasa fitoplanktonu, a jego skład zmienia się na korzyść gatunków o większych rozmiarach. W zooplanktonie rośnie znaczenie dużych, wydajnych filtratorów z rodzaju *Daphnia*. W odróżnieniu od widłonogów, te duże wioślarki korzystają z cząstek o szerokim zakresie rozmiarów, obejmującym praktycznie wszystkie elementy „pętli mikroorganiz-

malnej” — od bakterii do dużych orzęsków. W rezultacie gęste populacje dużych *Daphnia* nie tylko skutecznie kontrolują fitoplankton, ale także redukują ilościowe znaczenie pierwotniaków (PORTER 1996, SOMMER 1993).

W jeziorach eutroficznym duże wioślarki są często eliminowane przez ryby lub w wyniku mechanicznego zakłócania procesu filtracji — przez gęste populacje kolonijnych sinic (GLIWICZ 1990). Drobne wioślarki, widłonogi (*Cyclopoida*) oraz wrotki nie są w stanie kontrolować zakwitów sinicowych. Nagromadzona wielka biomasa fitoplanktonu stymuluje rozwój bakte-

rii, a w konsekwencji także fagotroficznych wiciowców i bakteriożernych orzęsków. W przeciwieństwie do dużych *Daphnia*, wpływ drobnych skorupiaków i wrotków na pierwotniaki jest selektywny i prowadzi raczej do przebudowy ich struktury gatunkowej niż istotnej redukcji liczebności. W rezultacie, także w najżyźniejszych jeziorach, większa część całkowitej produkcji pierwotnej przepływa przez „mikroorganizmalną sieć troficzną”, chociaż przyczyna jest tu odmienna niż w wodach oligotroficznych (WEISSE i STOCKNER 1993, PORTER 1996).

#### CZĄSTKI DETRYTUSU W TONI WODNEJ

Charakterystyczną cechą toni wodnej jest obecność agregatów składających się z komórek glonów, martwych cząstek i substancji śluzowych różnego pochodzenia. W środowisku morskim duży udział w ich powstawaniu mają porzucone śluzowe „domki” osłonnic. Tego rodzaju cząstki, określane potocznie jako „śnieg morski”, mają rozmiary od kilku  $\mu\text{m}$  do kilkudziesięciu cm. Odgrywają istotną rolę w transporcie materii organicznej z powierzchni do głębokich warstw, będąc przy tym miejscem szczególnie wysokiej aktywności metabolicznej. Cząstki organiczne, które dodatkowo adsorbują na swojej powierzchni substancje silnie rozcieńczone w toni wodnej, to bardzo atrakcyjne siedlisko dla różnych mikroorganizmów. Bakterie osiągają tam zagęszczenia o kilka rzędów wielkości wyższe niż w otaczającej wodzie (CARON i współaut. 1982). Glony korzystają z większej dostępności mineralnych substancji biogennych. Obfitość pokarmu w postaci bakterii i glonów przyciąga licznych konsumentów, wśród których dominują korzenionózki, wiciowce i orzęski (SILVER i współaut. 1984). Obecność w otwartych wodach, często wiele kilometrów ponad dnem,

form pływających i osiadłych, sugeruje, że cząstki detrytusowe posiadają swoiste mikrobiocenozy. Intensywne, lokalne obiegi biogenów tworzą z takich cząstek wysokoproduktywne „oazy” unoszące się w skrajnie ubogim otoczeniu (GOLDMAN 1984). Obfitość pokarmu na cząstkach przyciąga organizmy planktonowe (SHANKS i WALTERS 1996), a większe agregaty są nawet specyficznym siedliskiem dla niektórych bezkręgowców (KJØRBOE 2000). Powstające wokół cząstek gradienty stężeń substancji organicznych i mineralnych różnicują przestrzennie toni wodną w małej skali (SILVER i współaut. 1978), umożliwiając rozwój organizmów o bardzo różnych wymaganiach ekologicznych, w pozornie jednorodnym środowisku (RASSOULZADEGAN 1993). Cząstki podobne do „śniegu morskiego”, kolonizowane przez bakterie i pierwotniaki, są od niedawna także przedmiotem badań w jeziorach (GROSSART i SIMON 1993, GROSSART i współaut. 1998) i rzekach (ZIMMERMANN 1997, ZIMMERMANN-TIMM i współaut. 1998). GROSSART i SIMON (1998) zwrócili uwagę na podobieństwo „śniegu jeziornego” do kłaczków osadu czynnego.

#### OSADY DENNE

Zagęszczenie pierwotniaków w osadach dennych jest na ogół o rzędy wielkości wyższe niż w toni wodnej (np. FINLAY i współaut. 1988, BALDOCK i SLEIGH 1988). Przyczyną jest wysoka koncentracja potencjalnego pokarmu, głównie bakterii, oraz nieporównanie większy stopień strukturalnego zróżnicowania środowiska. Pierwotniaki bentosu zamieszkują labirynt mikroskopijnych przestrzeni wśród cząstek organicznych i mineralnych. Tam gdzie dociera światło, w powierzchniowej warstwie osadów, rozwijają się organizmy fototroficzne, różne kategorie barwnych wiciowców, okrzemki oraz si-

nice, korzystające z obfitości mineralnych nutrientów. Organizmy nitkowate są także ważnym elementem kształtującym środowisko fizyczne pierwotniaków (PICKEN 1937). Glony i sinice są istotnym źródłem tlenu w powierzchniowej warstwie osadów, a dla wielu pierwotniaków także podstawowym źródłem pokarmu. Liczne bentosowe orzęski to formy glonożerne, a niektóre gatunki specjalizują się w połykaniu nitkowatych sinic.

Cechą charakterystyczną osadów dennych są bardzo ostro zaznaczone gradienty chemiczne, związane z szybkim zanikiem tlenu pod

powierzchnią osadu. Znajduje to odbicie w rozmieszczeniu pionowym poszczególnych gatunków pierwotniaków (FINLAY 1980). Ten aspekt został najlepiej zbadany w środowisku piaszczystych osadów morskich, znanym z zaskakującej różnorodności orzęsków (FAURÉ-FREMIET 1950, FENCHEL 1969, HARTWIG 1980). Wśród pierwotniaków są liczne gatunki mikroaerofilne, które występują w największych zagęszczeniach na granicy zasięgu tlenu, gdzie mają dostęp do szczególnej obfitości bakterii. Granica między środowiskiem tlenowym i beztlenowym jest bowiem strefą, wokół której skupiona jest najwyższa aktywność różnych fizjologicznych grup bakterii (FENCHEL 1968). Niektóre gatunki orzęsków specjalizują się w zjadaniu bakterii siarkowych, tworzących charakterystyczne ma-

ty w wąskiej strefie przenikania się tlenu i siarkowodoru (FAURÉ-FREMIET 1951). Środowisko, w którym dominują procesy utleniania  $H_2S$  (tzw. sulfuretum) posiada specyficzne i bogate zespoły pierwotniaków. Głębsze warstwy osadów to królestwo pierwotniaków beztlenowych (por. dalej).

W porównaniu do planktonu, informacje o zależnościach troficznych między pierwotniakami a bezkręgowcami w bentosie są wciąż stosunkowo nieliczne. Orzęski i wiciowce są z pewnością ważnym pokarmem dla licznych gatunków tzw. meiofauny, szczególnie niektórych widłonogów, wrotków i drapieżnych skąposzczetów (SCHÖNBORN 1984, McCORMICK i CAIRNS 1991, BOTT i BORCHARDT 1999).

#### PIERWOTNIAKI A ROZKŁAD DETRYTUSU

Wśród fagotroficznych pierwotniaków zamieszkujących organiczne osady z reguły dominują gatunki bakteriożerne. Ich udział w procesach rozkładu materii organicznej był przedmiotem licznych eksperymentów. Wyniki wskazują, że w obecności bakteriożernych pierwotniaków rozkład przebiega wyraźnie szybciej niż w obecności samych tylko bakterii (np. FENCHEL 1977). Ponieważ liczebność bakterii w obecności bakteriożerców wyraźnie spada, eksploatowane bakterie muszą być bardziej aktywne. Efekt pierwotniaków wiązany jest najczęściej z regenerowaniem mineralnych biogenów, głównie azotu i fosforu (CARON i GOLDMAN 1990). Organiczne osady w wodach przybrzeżnych to głównie szczątki roślinne, składające się przede wszystkim ze strukturalnych polimerów, jak celuloza i ligniny. Substancje te są źródłem węgla i energii, ale fosfor i azot, niezbędne do produkcji nowej biomasy, bakterie muszą wiązać z otoczenia. Konsumując bakterie, pierwotniaki wydzielają z powrotem część azotu i fosforu, które w przeciwnym razie pozostałyby zablokowane w bakteryjnej biomacie (STOUT 1980). SHERR i współaut. (1982) wykazali, że wpływ pierwotniaków na tempo rozkładu detrytusu zależy od jego rodzaju, a zwłaszcza od zawartości azotu i fosforu. Sztuczne dostarczanie bio-

genów przyspiesza tempo rozkładu, ale na ogół w mniejszym stopniu niż sama obecność pierwotniaków. Wyższa aktywność bakterii w obecności bakteriożerców może mieć także inne przyczyny. Niektóre substancje organiczne wydzielane przez pierwotniaki mają, być może, znaczenie substancji wzrostowych. Aktywność ruchowa pierwotniaków przełamuje ograniczenia dyfuzyjne przez mieszanie wody w bezpośrednim sąsiedztwie kolonii bakteryjnych i w ten sposób prawdopodobnie zwiększa dostępność ograniczających pierwiastków (FENCHEL 1977). Rzeczywiście GLUD i FENCHEL (1999) wykazali ostatnio, że ruchy membranelli filtrujących orzęsków mają istotne znaczenie dla transportu rozpuszczonych substancji w środowisku interstycjalnym. SALA i GÜDE (1999) zwrócili uwagę, że przyspieszenie rozkładu detrytusu w obecności pierwotniaków może także wynikać z selektywnego wyżerania bakterii. Wiciowce i bakteriożerne orzęski eliminując głównie drobne rozproszone bakterie, przesuwają równowagę na korzyść bardziej morfologicznie zróżnicowanej grupy bakterii przytwierdzonych do powierzchni cząstek. Właśnie do tej kategorii należy większość bakterii, które są odpowiedzialne za hydrolizę strukturalnych polimerów.

#### ŚRODOWISKO BEZTLENOWE

Wysoka aktywność mikroorganizmów w organicznych osadach powoduje zużywanie tlenu. W rezultacie, w głębi osadów zawsze panują warunki beztlenowe. Rzeczywisty zasięg tlenu zależy od ilości substancji organicznych, ziarnistości osadów, intensywności mieszania wody

nad osadami oraz obecności organizmów fotosyntetyzujących. W środowiskach żyznych tlen występuje zwykle tylko w kilkumilimetrowej, powierzchniowej warstwie osadu, a większość procesów rozkładu realizowana jest przez beztlenowce.



Wśród orzęsków i wiciowców występuje szereg gatunków beztlenowych. O beztlenowych wiciowcach wciąż wiemy bardzo mało. Niektóre z nich są być może relikdami z okresu wczesnej ewolucji Eukaryota, kiedy w atmosferze nie było tlenu (PATTERSON i współaut. 1999). Większość znanych obecnie beztlenowych pierwotniaków opanowała to środowisko wtórnie. Ich metabolizm energetyczny bazuje na fermentacji i fosforylacji substratowej (FENCHEL i FINLAY 1991). Oznacza to niższą wydajność energetyczną w porównaniu do gatunków tlenowych i odpowiednio niższe tempo wzrostu. Beztlenowe pierwotniaki nie muszą się jednak obawiać konkurencji ze strony form tlenowych. W środowiskach permanentnie pozbawionych tlenu są jedynymi konsumentami i drapieżnikami. Konsekwencją niskiej wydajności energetycznej w świecie beztlenowym są krótsze łańcuchy troficzne, które przypuszczalnie nie przekraczają trzech poziomów: bakterie–bakteriożerne pierwotniaki–drapieżne pierwotniaki (FENCHEL i FINLAY 1995).

#### SYMBIOZA BEZTLENOWCÓW Z BAKTERIAMI

Zarówno w środowisku morskim, jak i słodkowodnym, większość beztlenowych pierwotniaków (orzęsków, wiciowców i ameb) posiada endosymbiotyczne bakterie metanogenne (STUM i współaut. 1986). Badając maty bakterii siarkowych na dnie Zatoki Santa Barbara (California), BERNHARD i współaut. (2000) stwierdzili, że wiciowce z symbiontami stanowiły tam ponad 80% biomasy wszystkich wiciowców, a spośród 15 gatunków orzęsków, bakteryjne symbionty występowały aż u 13. U niektórych gatunków stwierdzono jednoczesną obecność ekto- i endosymbiontów. Na stanowiskach bogatszych w tlen i z mniejszą zawartością H<sub>2</sub>S liczebność i biomasa pierwotniaków były o rząd wielkości mniejsze. Także proporcja gatunków posiadających bakteryjne symbionty była znacznie niższa niż w rejonie sulfuretum (BERNHARD i współaut. 2000). Najwyraźniej w środowisku beztlenowym symbioza pierwotniaków z bakteriami musi być bardzo korzystna.

Symbionty metanogenne wiążą wodór powstający w wyniku fermentacji w komórce gospodarza. Utrzymywanie niskiego ciśnienia parcjalnego H<sub>2</sub> pozwala na pełniejsze utlenienie substratu i tym samym większą wydajność energetyczną fermentacji. Powstaje więcej octanów kosztem produktów mniej utlenionych, jak np. kwas mlekowy, propionowy czy masłowy. Metanogeny eliminujące H<sub>2</sub> przynoszą zatem gospodarzom wymierne korzyści. Eksperymentalne usunięcie endosymbiontów z orzęsków

Niewiele wiadomo na temat udziału pierwotniaków w beztlenowym rozkładzie materii organicznej. Ostatnio BIAGINI i współaut. (1998) wykazali doświadczalnie, że podobnie jak w warunkach tlenowych, także w beztlenowych, tempo rozkładu detrytusów jest wyższe w obecności pierwotniaków. Wprowadzenie beztlenowego orzęska *Metopus paleoformis* spowodowało zmniejszenie liczebności bakterii, ale jednocześnie bardzo istotny wzrost produkcji CH<sub>4</sub> i H<sub>2</sub>S. Stwierdzono przy tym, że metanogenne symbionty orzęska (por. niżej) nie miały wpływu na obserwowany wzrost produkcji metanu. Większa aktywność bakterii nie była tu wynikiem regeneracji substancji biogennej, jak w środowisku tlenowym. Wydaje się, że w tym wypadku wydzielane przez orzęski kwasy tłuszczowe (octowy i propionowy) miały stymulujące działanie na kluczowe etapy przemian, od wielkich cząsteczek do metanu.

*Plagiopyla frontata* i *Metopus contortus* spowodowało obniżenie wydajności i tempa ich wzrostu o około 30% (FENCHEL i FINLAY 1991). Korzyści układu są obustronne. Metanogeny w cytoplazmie pierwotniaków mają nie tylko zapewniony dostęp H<sub>2</sub>, CO<sub>2</sub> oraz octanów, ale także unikają silnej konkurencji ze strony bakterii redukujących siarczany. Te ostatnie tworzą także układy symbiotyczne z beztlenowymi pierwotniakami, chociaż do tej pory obserwowano je wyłącznie jako ektosymbionty. Znany jest także przykład symbiozy orzęska *Strombidium purpureum* z bezsiarkowymi bakteriami fotosyntetyzującymi (FENCHEL i BERNARD 1993). Układy symbiotyczne między fagotroficznym pierwotniakiem a pojedynczym wiążącym H<sub>2</sub> prokariotem pozwalają na kompletną mineralizację materii organicznej do CO<sub>2</sub> oraz CH<sub>4</sub> lub H<sub>2</sub>S (zależnie od rodzaju symbionta). W warunkach beztlenowych, bez udziału pierwotniaka, wymaga to zintegrowanej współpracy wielu różnych kategorii bakterii (FENCHEL i FINLAY 1995).

Środowiska beztlenowe nie ograniczają się do osadów dennych ale mogą także obejmować znaczną część toni wodnej. Dzieje się tak w przeżyźnionych jeziorach, gdzie latem tlen często zanika całkowicie w hypolimnionie. W zbiornikach meromiktycznych (permanentnie uwarstwionych) głębsze, odizolowane warstwy są stale pozbawione tlenu. Dotyczy to także częściowo izolowanych środowisk morskich, jak niektóre fiordy, jeziora nadmorskie czy za-

mknięte morza, w których uwarstwienie jest wynikiem gradientu zasolenia. Ekstremalnym przykładem jest Morze Czarne, ale tlen zanika także w głębiach Bałtyku. Świat organizmów

beztlenowych jest szczególnie interesujący dla protozoologów ale pozostaje wciąż tylko w niewielkim stopniu poznany (FENCHEL i współaut. 1990, 1995; GUHL i współaut. 1994).

## THE ROLE OF PROTOZOANS IN AQUATIC ECOSYSTEMS

### Summary

This article reviews current ideas on the ecological role of free-living phagotrophic protists and their relationships with other components of aquatic ecosystems. Since the largest populations of protozoans are observed in habitats rich in decaying organic matter, their main function has, for a long time, been associated with decomposition and mineralization. Protozoans have also been used as bioindicators of organic pollution. However, it is now believed that these, the smallest consumers, are even more important in oligotrophic pelagic systems, where the dominant primary producers are too small for metazoan grazers. Most of the

primary production in the open oceans is consumed directly by phagotrophic protists and dissipates within microbial food webs, where diverse protists occupy several trophic levels. Various forms of mixotrophy, which is particularly common among protists, often makes it impossible to attribute traditional trophic functions and contribute to the complexity of microbial food webs. Protozoans are of particular significance in anoxic habitats where they are the only consumers and predators. Most anaerobic protozoans harbour symbiotic bacteria and archaea. The nature and significance of these symbioses is still poorly understood.

### LITERATURA

- AGATHA S., SPINDLER M., WILBERT N., 1993. *Ciliated protozoa (Ciliophora) from the Arctic Sea ice*. Acta Protozool. 32, 261–268.
- AL-RASHEID K. A. S., 1996. *Records of free-living ciliates in Saudi Arabia. II. Freshwater benthic ciliates of Al-Hassa Oasis, Eastern Region*. Arab Gulf J. Scient. Res. 15, 187–205.
- ARNDT H., 1993. *Rotifers as predators on components of the microbial web (bacteria, heterotrophic flagellates, ciliates) — a review*. Hydrobiologia 255/256, 231–246.
- ARNDT H., NIXDORF B., 1991. *Spring clear-water phase in a eutrophic lake: control by herbivorous zooplankton enhanced by grazing on components of the microbial web*. Verh. Internat. Verein. Limnol. 24, 879–883.
- AZAM F., FENCHEL T., FIELD J. G., GRAY J. S., MEYER-REIL L. A., THINDSTAD F., 1983. *The ecological role of water-column microbes in the sea*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 10, 257–263.
- BALCÚNAS D., LAWLER S. P., 1995. *Effects of basal resources, predation, and alternative prey in microcosm food chains*. Ecology 76, 1327–1336.
- BLADOCK B. M., SLEIGH M. A., 1988. *The ecology of benthic protozoa in rivers: seasonal variation in numerical abundance in fine sediments*. Arch. Hydrobiol. 111, 409–421.
- BEAVER J. R., CRISMAN T. L., 1982. *The trophic response of ciliated protozoans in freshwater lakes*. Limnol. Oceanogr. 27, 246–253.
- BEAVER J. R., CRISMAN T. L., 1989. *The role of ciliated protozoa in pelagic freshwater ecosystems*. Microb. Ecol. 17, 111–136.
- BERNHARD J. M., BUCK K. R., FARMER M. A., BOWSER S. S., 2000. *The Santa Barbara Basin is a symbiosis oasis*. Nature 403, 77–80.
- BERNINGER U.-G., FINLAY B. J., CANTER H. M., 1986. *The spatial distribution and ecology of zoochlorellae-bearing ciliates in a productive pond*. J. Protozool. 33, 557–563.
- BIAGINI G. A., FINLAY B. J., LLOYD D., 1998. *Protozoan stimulation of anaerobic microbial activity: enhancement of the rate of terminal decomposition of organic matter*. FEMS Microbiology Ecology 27, 1–8.
- BIRD D. F., KALFF J., 1986. *Bacterial grazing by planktonic lake algae*. Science 231, 493–495.
- BOTT T. L., BORCHARDT M. A., 1999. *Grazing of protozoa, bacteria, and diatoms by meiofauna in lotic epibenthic communities*. J. North Amer. Benth. Soc. 18, 499–513.
- BRETELER W. C. M. K., SCHOOT N., BAAS M., SCHOUTEN S., KRAAY G. W., 1999. *Trophic upgrading of food quality by protozoans enhancing copepod growth: role of essential lipids*. Marine Biology 135, 191–198.
- BRETT M. T., MÜLLER-NAVARRA D. C., 1997. *The role of highly unsaturated fatty acids in aquatic food web processes*. Freshwater Biology 38, 483–499.
- CALBET A., LANDRY M. R., 1999. *Mesozooplankton influences on the microbial food web: Direct and indirect trophic interactions in the oligotrophic open ocean*. Limnol. Oceanogr. 44, 1370–1380.
- CARON, D. A., GOLDMAN, J. C., 1990 *Protozoan nutrient regeneration*. [W:] *Ecology of Marine Protozoa*. CAPRIULO, G. M. (Red.), Oxford University Press, New York, str. 283–306.
- CARON D. A., SWANBERG N. R., 1990. *The ecology of planktonic sarcodines*. Reviews in Aquatic Sciences 3, 147–180.
- CARON D. A., DAVIS P. G., MADIN L. P., SIEBURTH J. M., 1982. *Heterotrophic bacteria and bacterivorous protozoa in oceanic macroaggregates*. Science 218, 795–797.
- CARON D. A., GOLDMAN J. C., FENCHEL T., 1990. *Protozoan respiration and metabolism*. [W:] *Ecology of Marine Protozoa*, CAPRIULO G. M. (Red.), Oxford University Press, New York, 307–322.
- CHISHOLM S. W., OLSON R. J., ZETTLER E. R. 1988. *A novel free-living prochlorophyte abundant in the oceanic euphotic zone*. Nature 334, 340–343.
- COLE J. J., 1999. *Aquatic microbiology for ecosystem scientists: New and recycled paradigms in ecological microbiology*. Ecosystems 2, 215–225.
- COLE J. J., FINDLAY S., PACE M. L., 1988. *Bacterial production in fresh and saltwater ecosystems: a cross-system overview*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 43, 1–10.
- CONOVER R. J., 1982. *Interrelations between microzooplankton and other plankton organisms*. Ann. Inst. Océanogr., Paris 58, 31–46.
- CRAWFORD D. W., 1989. *Mesodinium rubrum: the phytoplankton that wasn't*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 58, 161–174.
- CURDS, C. R., 1992. *Protozoa in water industry*. Cambridge University Press,
- CURDS C. R., COCKBURN A., VANDYKE J. M., 1968. *An experimental study of the role of the ciliated protozoa in the activated-sludge process*. Wat. Pollut. Control 67, 312–329.

- DUCKLOW H. W., PURDIE D. A., WILLIAMS P. J. LeB, DAVIS J. M., 1986. *Bacterioplankton: a sink for carbon in a coastal marine plankton community*. Science 232, 865–867.
- ESTEBAN G. F., FINLAY B. J., OLMO J. L., TYLER P. A., 2000. *Ciliated protozoa from a volcanic crater-lake in Victoria, Australia*. Journal of Natural History 34, 159–189.
- FAURÉ-FREMIET E., 1950. *Ecologie des ciliés psammophiles littoraux*. Bull. Biol. France Belg. 84, 35–75.
- FAURÉ-FREMIET E., 1951. *Associations infusoriennes à Beggiatoa*. Hydrobiologia 3, 65–71.
- FENCHEL T., 1968. *The ecology of marine microbenthos. II. The food of marine benthic ciliates*. Ophelia 5, 73–121.
- FENCHEL T., 1969. *The ecology of marine microbenthos. IV. Structure and function of the benthic ecosystem*. Ophelia 5, 73–121.
- FENCHEL T., 1977. *The significance of bacterivorous protozoa in the microbial community of detrital particles*. [W:] Aquatic Microbial Communities, CAIRNS, J. Jr. (Red.), Garland Publishing, Inc., New York, str. 529–544.
- FENCHEL T., 1980. *Suspension feeding in ciliated protozoa: feeding rates and their ecological significance*. Microbial Ecology 6, 13–25.
- FENCHEL T., 1982. *Ecology of heterotrophic microflagellates. IV. Quantitative occurrence and importance as bacterial consumers*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 9, 35–42.
- FENCHEL T., 1988. *Marine plankton food chains*. Annu. Rev. Ecol. Syst. 19, 19–38.
- FENCHEL T., FINLAY B. J., 1991. *The biology of free-living anaerobic ciliates*. Eur. J. Protistol. 26, 201–215.
- FENCHEL T., BERNARD C., 1993. *A purple protist*. Nature 362, 300.
- FENCHEL T., FINLAY B. J., 1995. *The evolution of anoxic worlds*. Oxford University Press.
- FENCHEL T., KRISTENSEN L. D., RASMUSSEN L., 1990. *Water column anoxia: vertical zonation of planktonic protozoa*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 62, 1–10.
- FENCHEL T., BERNARD C., ESTEBAN G., FINLAY B. J., HANSEN P. J., IVERSEN N., 1995. *Microbial diversity and activity in a Danish fjord with anoxic deep water*. Ophelia 43, 45–100.
- FENCHEL T., ESTEBAN G. F., FINLAY B. J., 1997. *Local versus global diversity of microorganisms: cryptic diversity of ciliated protozoa*. Oikos 80, 220–225.
- FINLAY B. J., 1980. *Temporal and vertical distribution of ciliophoran communities in the benthos of a small eutrophic loch with particular reference to the redox profile*. Freshwater Biology 10, 15–34.
- FINLAY B. J., ESTEBAN G. F., 1998. *Planktonic ciliate species diversity as an integral component of ecosystem function in a freshwater pond*. Protist 149, 155–165.
- FINLAY B. J., CLARKE K. J., 1999. *Apparent global ubiquity of species in the protist genus Paraphysomonas*. Protist 150, 419–430.
- FINLAY B. J., FENCHEL T., 1999. *Divergent perspectives on protist species richness*. Protist 150, 229–233.
- FINLAY B. J., CLARKE K. J., COWLING A. J., HINDLE R. M., ROGERSON A., BERNINGER U. G., 1988. *On the abundance and distribution of Protozoa and their food in a productive freshwater pond*. Europ. J. Protistol. 23, 205–217.
- FINLAY B. J., ESTEBAN G. F., OLMO J. L., TYLER P. A., 1999. *Global distribution of free-living microbial species*. Ecology 22, 138–144.
- FOGG G. E., 1986. *Picoplankton*. Proc. IV ISME 96–100.
- FOISSNER W., 1999. *Protist diversity: Estimates of the near-imponderable*. Protist 150, 363–368.
- FOISSNER W., BERGER H., 1996. *A user-friendly guide to the ciliates (Protozoa, Ciliophora) commonly used by hydrobiologists as bioindicators in rivers, lakes, and waste waters, with notes on their ecology*. Freshwater Biology 35, 375–482.
- FUKAMI K., WATANABE A., FUJITA S., YAMAOKA K., NISHIJIMA T., 1999. *Predation on naked protozoan microzooplankton by fish larvae*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 185, 285–291.
- GLIWICZ Z. M., 1990. *Why do cladocerans fail to control algal blooms?* Hydrobiologia 200/201, 83–97.
- GLUD R. N., FENCHEL T., 1999. *The importance of ciliates for interstitial solute transport in benthic communities*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 186, 87–93.
- GOLDMAN J. C., 1984. *The conceptual role for microaggregates in pelagic waters*. Bull. Mar. Sci. 35, 462–476.
- GROSSART H. P., SIMON M., 1993. *Limnetic macroscopic organic aggregates (lake snow) — occurrence, characteristics, and microbial dynamics in Lake Constance*. Limnol. Oceanogr. 38, 532–546.
- GROSSART H. P., SIMON M., 1998. *Bacterial colonization and microbial decomposition of limnetic organic aggregates (lake snow)*. Aquat. Microb. Ecol. 15, 127–140.
- GROSSART H. P., BERMAN T., SIMON M., POHLMAN K., 1998. *Occurrence and microbial dynamics of macroscopic organic aggregates (lake snow) in lake Kinneret, Israel, in fall*. Aquat. Microb. Ecol. 14, 59–67.
- GUHL B. E., FINLAY B. J., SCHINK B., 1994. *Seasonal development of hypolimnetic ciliate communities in a eutrophic pond*. FEMS Microbiol. Ecol. 14, 293–305.
- GUSTAFSON D. E. Jr., STOECCKER D. K., JOHNSON M. D., VAN HEUKELEM W. F., SNEIDER K., 2000. *Cryptophyte algae are robbed of their organelles by the marine ciliate Mesodinium rubrum*. Nature 405, 1049–1052.
- HANSEN B., BJORNSEN P. K., HANSEN P. J., 1994. *The size ratio between planktonic predators and their prey*. Limnol. Oceanogr. 39, 395–403.
- HANSEN P. J., CALADO A. J., 1999. *Phagotrophic mechanisms and prey selection in free-living dinoflagellates*. J. Eukaryot. Microbiol. 46, 382–389.
- HARTWIG E., 1980. *A bibliography of the interstitial ciliates (Protozoa): 1926–1979*. Arch. Protistenk. 123, 422–438.
- HECKY R. E., KLING H. J., 1981. *The phytoplankton and protozooplankton of the euphotic zone of Lake Tanganyika: species composition, biomass, chlorophyll content, and spatio-temporal distribution*. Limnol. Oceanogr. 26, 548–564.
- JACK J. D., GILBERT J. J., 1997. *Effects of metazoan predators on ciliates in freshwater plankton communities*. J. Eukaryot. Microbiol. 44, 194–199.
- JACOBSON D. M., 1999. *A brief history of dinoflagellate feeding research*. J. Eukaryot. Microbiol. 46, 376–381.
- JACOBSON D. M., ANDERSON D. M., 1986. *Thecate heterotrophic dinoflagellates: feeding behavior and mechanisms*. J. Phycol. 22, 249–258.
- JACOBSON D. M., ANDERSON D. M., 1996. *Widespread phagocytosis of ciliates and other protists by marine mixotrophic and heterotrophic thecate dinoflagellates*. J. Phycol. 32, 279–285.
- JEONG H. J., 1999. *The ecological roles of heterotrophic dinoflagellates in marine planktonic community*. J. Eukaryot. Microbiol. 46, 390–396.
- JOHNSON P. W., SIEBURTH J. M., 1979. *Chroococcoid cyanobacteria in the sea: A ubiquitous and diverse phototrophic biomass*. Limnol. Oceanogr. 24, 982–935.
- JÜRGENS K., 1994. *Impact of Daphnia on planktonic microbial food webs — a review*. Mar. Microb. Food Webs 8, 295–324.
- JONES R. I., 1994. *Mixotrophy in planktonic protists as a spectrum of nutritional strategies*. Mar. Microb. Food Webs 8, 87–96.
- JUMARS P. A., PENRY D. L., BAROSS J. A., PERRY M. J., FROST B. W., 1989. *Closing the microbial loop: dissolved carbon pathway to heterotrophic bacteria from incomplete ingestion, digestion and absorption in animals*. Deep-Sea Research 36, 483–495.

- KARL D. M., 1999. *A sea of change: biogeochemical variability in the North Pacific subtropical gyre*. *Ecosystems* 2, 181–214.
- KAWABATA Z., MATSUI K., OKAZAKI K., NASU M., NAKANO N., SUGAI T., 1995. *Synthesis of a species-defined microcosm with protozoa*. *J. Protozool.* 5, 23–26.
- KJØRBOE T., 1998. *Population regulation and role of mesozooplankton in shaping food webs*. *Hydrobiologia* 363, 13–27.
- KJØRBOE T., 2000. *Colonization of marine snow aggregates by invertebrate zooplankton: Abundance, scaling, and possible role*. *Limnol. Oceanogr.* 45, 479–484.
- KLEPPEL G. S., 1993. *On the diets of calanoid copepods*. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 99, 183–195.
- KLEPPEL G. S., HOLLIDAY D. V., PIEPER R. E., 1991. *Trophic interactions between copepods and microplankton: a question about the role of diatoms*. *Limnol. Oceanogr.* 36, 172–178.
- LAWLER S. P., 1993. *Direct and indirect effects in microcosm communities of protists*. *Oecologia* 93, 184–190.
- LINDHOLM T., 1978. *Autumnal mass development of the „red water” ciliate Mesodinium rubrum in the land archipelago*. *Memo. Soc. Fauna Flora Fenn.* 54, 1–5.
- LINDHOLM T., 1985. *Mesodinium rubrum — a unique photosynthetic ciliate*. *Adv. Aquat. Microbiol.* 3, 1–48.
- LINDHOLM T., LINDROOS P., MØRK A. C., 1988. *Ultrastructure of the photosynthetic ciliate Mesodinium rubrum*. *BioSystems* 21, 141–149.
- LUCKINBILL L. S., 1979. *Regulation, stability, and diversity in a model experimental microcosm*. *Ecology* 60, 1098–1102.
- MARCHESSAULT P., MAZUMDER A., 1997. *Grazer and nutrient impacts on epilimnetic ciliate communities*. *Limnol. Oceanogr.* 42, 893–900.
- MATHES J., ARNDT H., 1994. *Biomass and composition of protozooplankton in relation to lake trophy in north German lakes*. *Mar. Microb. Food. Webs* 8, 357–375.
- MATSUYAMA Y., MIYAMOTO M., KOTANI Y., 1999. *Grazing impacts of the heterotrophic dinoflagellate Polykrikos kofoidii on a bloom of Gymnodinium catenatum*. *Aquat. Microb. Ecol.* 17, 91–98.
- MCCORMICK P. V., CAIRNS J. C., 1991. *Effects of micrometazoa on the protistan assemblage of a littoral food web*. *Freshwater Biology* 26, 111–119.
- MIRALTO A., BARONE G., ROMANO G., POULET S. A., IANORA A., RUSSO G. L., BUTTINO I., MAZZARELLA G., LAABIR M., CABRINI M., GIACOBBE M. G., 1999. *The insidious effect of diatoms on copepod reproduction*. *Nature* 402, 173–176.
- MORIN P., 1999. *Productivity, intraguild predation, and population dynamics in experimental food webs*. *Ecology* 80, 752–760.
- MÜLLER-NAVARRA D. C., BRETT M. T., LISTON A. M., GOLDMAN C. R., 2000. *A highly unsaturated fatty acid predicts carbon transfer between primary producers and consumers*. *Nature* 403, 74–77.
- MÜLLER-SOLGER A., BRETT M. T., LUECKE C., ELSER J. J., GOLDMAN C. R., 1997. *The effects of planktivorous fish (golden shiners) on the ciliate community of a mesotrophic lake*. *J. Plankton Res.* 19, 1815–1828.
- NAKAMURA Y., SUZUKI S., HIROMI J., 1996. *Development and collapse of a Gymnodinium mikimotoi red tide in the Seto Inland Sea*. *Aquat. Microb. Ecol.* 10, 131–137.
- NYGAARD K., TOBIESEN A., 1993. *Bacterivory in algae: a survival strategy during nutrient limitation*. *Limnol. Oceanogr.* 38, 273–279.
- PACE M. L., 1986. *An empirical analysis of zooplankton community size structure across lake trophic gradients*. *Limnol. Oceanogr.* 31, 45–55.
- PAFENHÖFER G. A., 1998. *Heterotrophic protozoa and small metazoa: feeding rates and prey-consumer interactions*. *J. Plankton Res.* 20, 121–133.
- PATTERSON D. J., SIMPSON A. G. B., WEERAKOON N., 1999. *Free-living flagellates from anoxic habitats and the assembly of the eukaryotic cell*. *Biol. Bull.* 196, 381–383.
- PICKEN L. E. R., 1937. *The structure of some protozoan communities*. *J. Ecol.* 25, 268–384.
- POMEROY L. R., 1974. *The ocean's food web, a changing paradigm*. *BioScience* 24, 499–504.
- PORTER K. G., 1996. *Integrating the microbial loop and the classic food chain into a realistic planktonic food web*. [W:] *Food webs: integration of patterns and dynamics*, POLIS G. A. WINEMILLER K. O. (Red.) Chapman and Hall, New York, str. 51–59.
- PUTLAND J. N., 2000. *Microzooplankton herbivory and bacterivory in Newfoundland coastal waters during spring, summer and winter*. *J. Plankton Res.* 22, 253–277.
- RASSOULZADEGAN, F. 1993 *Protozoan patterns in the Azam-Ammerman's bacteria-phytoplankton mutualism*. [W:] *Trends in Microbial Ecology*, GUERRERO, R., PERDRÓS-ALÍO (red.), Spanish Society for Microbiology, str. 435–439.
- SALA M. M., GÜDE H., 1999. *Role of protozoans on the microbial ectoenzymatic activity during the degradation of macrophytes*. *Aquat. Microb. Ecol.* 20, 75–82.
- SANDERS R. W., 1991. *Mixotrophic protists in marine and freshwater ecosystem*. *J. Protozool.* 38, 76–81.
- SANDERS R. W., WICKHAM S. A., 1993. *Planctonic protozoa and metazoa: predation, food quality and population control*. *Mar. Microb. Food Webs.* 7, 197–223.
- SANDERS R. W., PORTER K., BENNETT S., DeBIASE A. E., 1989. *Seasonal patterns of bacterivory by Flagellates, Ciliates and Cladocerans in freshwater planktonic community*. *Limnol. Oceanogr.* 34, 673–687.
- SANDERS R. W., BERNINGER U. G., LIM E. L., KEMP P. F., CARON D. A., 2000. *Heterotrophic and mixotrophic nanoplankton predation on picoplankton in the Sargasso Sea and on Georges Bank*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 192, 103–118.
- SCHÖNBORN W., 1984. *The annual energy transfer from the communities of Ciliata to the population of Chaetogaster diastrophus Gruithuisen in the River Saale*. *Limnologica (Berlin)* 16, 15–23.
- SHANKS A., WALTERS K., 1996. *Feeding by a heterotrophic dinoflagellate (Noctiluca scintillans) in marine snow*. *Limnol. Oceanogr.* 41, 177–181.
- SHERR B. F., SHERR E. B., BERMAN T., 1982. *Decomposition of organic detritus: a selective role for microflagellate Protozoa*. *Limnol. Oceanogr.* 27, 765–769.
- SHERR E. B., SHERR B. F., 1988. *Role of microbes in pelagic food webs: a revised concept*. *Limnol. Oceanogr.* 33, 1225–1227.
- SHERR E. B., SHERR B. F., 1994. *Bacterivory and herbivory: Key roles of phagotrophic protists in pelagic food webs*. *Microb. Ecol.* 28, 223–235.
- SIEBURTH J. M., SMETACEK V., LENZ J., 1978. *Pelagic ecosystem structure: Heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions*. *Limnol. Oceanogr.* 23, 1256–1263.
- SILVER M. W., GOWING M. M., BROWNLEE D. C., CORLISS J. O., 1984. *Ciliated protozoa associated with oceanic sinking detritus*. *Nature* 309, 246–248.
- SILVER M. W., SHANKS A. L., TRENT J. T., 1978. *Marine snow: microhabitat and source of small-scale patchiness in pelagic populations*. *Science* 201, 371–373.
- SLADECĚK V., 1973. *System of water quality from the biological point of view*. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 7, 1–218.
- SOMMER U., 1993. *The scientific basis of eutrophication management: reconciling basic physiology and empirical biomass models*. *Mem. Ist. ital. Idrobiol.* 52, 89–111.

- STICKNEY H. L., HOOD R. R., STOECKER D. K., 2000. *The impact of mixotrophy on planktonic marine ecosystems*. *Ecological Modelling* 125, 203–230.
- STOCKNER J. G., 1988. *Phototrophic picoplankton: an overview from marine and freshwater ecosystems*. *Limnol. Oceanogr.* 33, 765–775.
- STOECKER D. K., 1988. *Are marine planktonic ciliates suspension-feeders?* *J. Protozool.* 35, 252–255.
- STOECKER D. K., 1999. *Mixotrophy among dinoflagellates*. *J. Eukaryot. Microbiol.* 46, 397–401.
- STOECKER D. K., CAPUZZO J. M., 1990. *Predation on protozoa: its importance to zooplankton*. *J. Plankton Res.* 12, 891–908.
- STOECKER D. K., SILVER M. W., 1990. *Replacement and aging of chloroplasts in Strombidium capitatum (Ciliophora, Oligotrichida)*. *Mar. Biol.* 107, 491–502.
- STOECKER D. K., SILVER M. W., MICHAELS A. E., DAVIS L. H., 1988. *Obligate mixotrophy in Laboea strobila, a ciliate which retains chloroplasts*. *Mar. Biol.* 99, 415–423.
- STOUT J. D., 1980. *The role of protozoa in nutrient cycling and energy flow*. *Adv. Microb. Ecol.* 4, 1–50.
- STROM S. L., BENNER R., ZIEGLER S., DAGG M. J., 1997. *Planktonic grazers are a potentially important source of marine dissolved organic carbon*. *Limnol. Oceanogr.* 42, 1364–1374.
- STUM C. K., ZWART K. B., VON GRUGGEN J. A., VOGELS G. D., 1986. *Methanogenic bacteria as endosymbionts of anaerobic protozoa*. *Proc. IV ISME*, 169–175.
- TAYLOR F. J. R., 1982. *Symbioses in marine microplankton*. *Ann. Inst. Oceanogr.*, Paris 58 (S), 51–90.
- VERITI P. G., 1988. *Chemosensory behaviour in marine planktonic ciliates*. *Bull. Mar. Sci.* 43, 772–782.
- VERITI P. G., 1991. *Feeding in planktonic protozoans: evidence for non-random acquisition of prey*. *J. Protozool.* 38, 69–76.
- VERITI P. G., SMETACEK V., 1996. *Organism life cycles, predation, and the structure of marine pelagic ecosystems*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 130, 277–293.
- WEISSE T., STOCKNER J. G., 1993. *Eutrophication: the role of microbial food webs*. *Mem. Ist. ital. Idrobiol.* 52, 133–150.
- WEISSE T., MÜLLER H., PINTO-COELHO R. M., SCHWEIZER A., SPRINGMANN A. D., BALDRINGER G., 1990. *Response of the microbial loop to the phytoplankton spring bloom in a large prealpine lake*. *Limnol. Oceanogr.* 35, 781–794.
- WIACKOWSKI K., BRETT M. T., GOLDMAN C. R., 1994. *Differential effects of zooplankton species on ciliate community structure*. *Limnol. Oceanogr.* 39, 486–492.
- WILLIAMS, P. J. LeB. (1980). *Incorporation of microheterotrophic processes into the classical paradigm of the planktonic food web*. [W:] *Lower Organisms and their Role in the Food Web*. REINHEIMER, G. (red.), Proceedings of the 15th European Marine Biology Symposium. Kommission Verlag Walter G. Muhlau, Kiel, 5, 1–28.
- ZHUKOVA N. V., KHARLAMENKO V. I., 1999. *Sources of essential fatty acids in the marine microbial loop*. *Aquat. Microb. Ecol.* 17, 153–157.
- ZIMMERMANN H., 1997. *The microbial community on aggregates in the Elbe Estuary, Germany*. *Aquat. Microb. Ecol.* 13, 37–46.
- ZIMMERMANN-TIMM H., HOLST H., MÜLLER S., 1998. *Seasonal dynamics of aggregates and their typical biocenosis in the Elbe Estuary*. *Estuaries* 21, 613–621.