

University of Groningen

## Size-dependent restrictions on competition for nutrients by marine phytoplankton

Stolte, W

**IMPORTANT NOTE: You are advised to consult the publisher's version (publisher's PDF) if you wish to cite from it. Please check the document version below.**

*Document Version*

Publisher's PDF, also known as Version of record

*Publication date:*

1996

[Link to publication in University of Groningen/UMCG research database](#)

*Citation for published version (APA):*

Stolte, W. (1996). *Size-dependent restrictions on competition for nutrients by marine phytoplankton*. s.n.

### Copyright

Other than for strictly personal use, it is not permitted to download or to forward/distribute the text or part of it without the consent of the author(s) and/or copyright holder(s), unless the work is under an open content license (like Creative Commons).

The publication may also be distributed here under the terms of Article 25fa of the Dutch Copyright Act, indicated by the "Taverne" license. More information can be found on the University of Groningen website: <https://www.rug.nl/library/open-access/self-archiving-pure/taverne-amendment>.

### Take-down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

*Downloaded from the University of Groningen/UMCG research database (Pure): <http://www.rug.nl/research/portal>. For technical reasons the number of authors shown on this cover page is limited to 10 maximum.*

Door de groei van de wereldbevolking en de onevenredig snel stijgende energie-behoefte is de CO<sub>2</sub>-concentratie in de atmosfeer gedurende deze eeuw snel gestegen. Om die reden wordt er onderzoek gedaan naar processen die de stijging van de koolzuurgas-concentratie in de atmosfeer potentieel kunnen tegengaan. Fotosynthese door groene planten en algen is zo'n proces, want met licht als energiebron wordt koolstof uit CO<sub>2</sub> omgezet tot plantaardige biomassa.

In het mariene milieu wordt het belangrijkste deel van de fotosynthese uitgevoerd door microscopisch kleine ééncellige algen, fytoplankton genaamd. Een langdurige verwijdering van koolstof uit de atmosfeer kan plaatsvinden na sedimentatie van fytoplanktonmateriaal en begraving hiervan in de zeebodem. De mate waarin dit optreedt is afhankelijk van vele factoren, zoals menging van de waterkolom, het bodemtype en vooral ook de grootte van het fytoplankton. De kleinste algensoorten zijn ongeveer 1 micrometer (1/1000 millimeter), terwijl de grootste enkele tienden van millimeters kunnen zijn. Door klontering en kolonievorming kunnen nog grotere deeltjes ontstaan. De deeltjesgrootte is van belang omdat ten eerste de zinksnelheid van grote deeltjes hoger is dan van kleine, en ten tweede omdat de celgrootte van het fytoplankton bepalend is voor de structuur van het voedselweb. Kleine algen worden voornamelijk gegeten door kleine grazers (microzoöplankton), die een voedselweb in stand houden waarin relatief weinig energie wordt doorgegeven naar hogere trofische niveaus en nutriënten snel vrijkomen voor hergebruik door fytoplankton. Grotere algen worden vaak gegeten door het wat grotere mesozöplankton, dat uitwerpselen vormt die relatief snel bezinken. Algemeen kan worden gesteld dat van de CO<sub>2</sub> die wordt gebonden door grote algen een groter deel langdurig uit de atmosfeer zal verdwijnen dan van de CO<sub>2</sub> die wordt ingebouwd in kleine algen.

In laboratoriumexperimenten kan de fotosynthese door planten en fytoplankton worden verhoogd door een hogere CO<sub>2</sub>-concentratie aan te bieden. Blijkbaar heeft de verhoogde CO<sub>2</sub>-concentratie in de atmosfeer echter geen aanleiding gegeven tot een versnelde verwijdering van CO<sub>2</sub>, aangezien de concentratie hiervan nog steeds bijna exponentieel stijgt. Waarschijnlijk is dit te wijten aan het feit dat in zee voedingsstoffen of nutriënten, in het bijzonder stikstof, vaak beperkend zijn voor de groei van fytoplankton. Omdat door menselijk handelen in de laatste tientallen jaren de biologische beschikbaarheid van stikstof ongeveer is verdubbeld, is de vraag gerezen wat de invloed is van het stikstofregime op de grootte-afhankelijke competitie om stikstof bij algen. Uit onderzoek in zoetwatersystemen, waar fosfaat vaak limiterend is voor algengroei, is gebleken dat grotere soorten dominant worden naarmate fluctuaties in fosfaatconcentraties groter zijn. De verklaring hiervoor is dat kleine algen niet genoeg fosfaat kunnen opslaan om tijdens een fosfaatarme periode snel genoeg te kunnen groeien. Omdat in het mariene milieu de stikstofhoudende nutriënten ammonium en nitraat vaak de groei van fytoplankton bepalen, heeft het onderzoek in dit proefschrift zich op de invloed van deze twee nutriënten geconcentreerd.

Algemeen wor  
geproduceerd per aa  
grootte, hoewel deze  
fotosynthese kunnen  
goed overeenkomt m  
van de cel (hoofdstuk  
omgeving via het opp  
de maximale snelheid  
oppervlak) gedeeld  
nutriëntinhoud). Ver  
zwakker is wanneer  
Ook is berekend dat  
(het opslagvolume g  
onder een stikstoflim  
kunnenCompeteren  
blijkt dat dit mechan  
maar het geldt niet  
verschillende soort b  
onder fluctuerende on  
De nitraat-opnames  
kunnen in korte tijd  
fluctuerende nitraat  
het zo dat opslag va  
hulp van een reken  
afhankelijke nutriën  
belangrijke factor is

Wanneer amm  
voor ammonium. De  
algen bezitten een re  
voldoende toevoer  
aanwezig is wordt ni  
*borealis*, een veel vo  
de (ammonium-gelin  
groeisnelheid was  
potentiële ammonium  
af te hangen van de  
glutamine en glutam  
gerelateerd aan de  
bruikbaarheid van de

stijgende energie-  
el gestegen. Om die  
n de koolzuurgas-  
loor groene planten  
it CO<sub>2</sub> omgezet tot

ese uitgevoerd door  
lurige verwijdering  
lanktonmateriaal en  
hankelijk van vele  
k de grootte van het  
/1000 millimeter),  
oor klontering en  
s van belang omdat  
en tweede omdat de  
voedselweb. Kleine  
lankton), die een  
gegeven naar hogere  
oplankton. Grotere  
nitwerpelen vormt  
die wordt gebonden  
en dan van de CO<sub>2</sub>

toplankton worden  
eefte de verhoogde  
tot een versnelde  
exponentieel stijgt.  
nutriënten, in het  
dat door menselijk  
stikstof ongeveer is  
ne op de grootte-  
ersystemen, waar  
dominant worden  
voor is dat kleine  
de snel genoeg te  
en ammonium en  
roefschrift zich op

Algemeen wordt verondersteld dat de *specifieke* groeisnelheid (aantal cellen geproduceerd per aantal aanwezige cellen per tijdseenheid) van een alg afneemt met de grootte, hoewel deze relatie bij fytoplankton minder sterk is dan bij organismen die geen fotosynthese kunnen uitvoeren. Uit dit proefschrift blijkt dat de sterkte van deze relatie zeer goed overeenkomt met de berekende verhouding tussen de oppervlakte en de nutriëntinhoud van de cel (hoofdstuk 3). Dit is te verklaren omdat alle nutriënten worden opgenomen uit de omgeving via het oppervlak van de cel. De *specifieke* groeisnelheid wordt dan bepaald door de maximale snelheid waarmee een nutriënt opgenomen kan worden (evenredig met het oppervlak) gedeeld door de hoeveelheid die nodig is om een nieuwe cel te maken (de nutriëntinhoud). Verder wordt afgeleid dat de celgrootte-afhankelijkheid van de groeisnelheid zwakker is wanneer de stikstofconcentratie te laag is om met maximale snelheid te groeien. Ook is berekend dat het *specifieke* volume dat beschikbaar is voor de opslag van nutriënten (het opslagvolume gedeeld door de nutriëntinhoud van de cel), toeneemt met de celgrootte onder een stikstoflimitatie. Op grond hiervan kan worden verwacht dat grotere algen beter kunnen competieren om nutriënten onder fluctuerende omstandigheden. Uit dit proefschrift blijkt dat dit mechanisme toepasbaar is wanneer nitraat wordt aangeboden als stikstofbron maar het geldt niet voor ammonium. De ammonium-opnamesnelheid van algen van verschillende soort blijkt niet afhankelijk van de celgrootte en competitie om ammonium onder fluctuerende omstandigheden leidt niet tot een selectie voor een bepaalde grootteklasse. De nitraat-opnamesnelheid blijkt wel gerelateerd te zijn aan de celgrootte. Grote cellen kunnen in korte tijd meer nitraat opnemen dan kleine. In een competitie-experiment bij fluctuerende nitraatconcentraties werden grote soorten dominant (hoofdstuk 2). Blijkbaar is het zo dat opslag van ammonium bij fluctuerende omstandigheden geen rol speelt. Met de hulp van een rekenmodel (hoofdstuk 8) is aangetoond dat de reeds genoemde grootte-afhankelijke nutriëntinhoud en het daarvan afgeleide opslagvolume voor nutriënten een belangrijke factor is bij de verklaring van de experimentele resultaten (hoofdstuk 2 en 3).

Wanneer ammonium en nitraat tegelijk beschikbaar zijn hebben algen een voorkeur voor ammonium. De inbouw daarvan kost minder energie dan de inbouw van nitraat. Vele algen bezitten een reguleringsmechanisme waarbij de opname van nitraat geremd wordt bij voldoende toevoer van ammonium. Wanneer ammonium niet meer in voldoende mate aanwezig is wordt nitraat wel opgenomen. De opname van nitraat door de kiezelalg *Lauderia borealis*, een veel voorkomende soort voor de Nederlandse kust, bleek afhankelijk te zijn van de (ammonium-gelimiteerde) groeisnelheid (hoofdstuk 4). Bij ongeveer de halve maximale groeisnelheid was de potentiële nitraatopnamesnelheid maximaal en ook hoger dan de potentiële ammonium-opnamesnelheid. Ook bleek bij deze soort de aminozuursamenstelling af te hangen van de mate van ammonium-limitatie. De verhouding tussen twee aminozuren, glutamine en glutamaat, die in het veld gebruikt wordt om stikstoflimitatie aan te tonen bleek gerelateerd aan de groeisnelheid behalve bij zeer lage groeisnelheid. Dit beïnvloedt de bruikbaarheid van deze methode in natuurlijke populaties.

Tijdens een vaartocht naar het noorden van de Noordzee is de grootte-afhankelijke opname van nitraat en ammonium gemeten als functie van de stikstoflimitatie in en bij een bloei van de kalkvormende alg *Emiliana huxleyi*. Over een groot gebied in de bloei was het fytoplankton stikstof-gelimiteerd. Grotere algen groeiden hier sneller dan kleine en het aandeel van nitraat in de groei van de grotere soorten was groter dan in de kleinere, vergelijkbaar met de laboratoriumexperimenten. In het meest noordelijke gebied was de nitraatconcentratie in het zeewater vrij hoog, maar de gemeten nitraatopname door de algen was laag. Omdat de concentratie van opgelost ijzer in dat gebied extreem laag was is er ook onderzocht of de beschikbaarheid van dit metaal, dat nodig is voor het enzym nitraatreductase, maar niet voor de opname van nitraat, beperkend was voor het nitraatgebruik. Hoewel de potentiële snelheid van dit enzym hoger was dan de gemeten opname van nitraat, trad een verhoging op van de enzymactiviteit bij toevoeging van extra ijzer, wat kan duiden op een tekort aan ijzer in de natuurlijke populatie. De invloed hiervan op de grootteverdeling van het fytoplankton is echter nog niet duidelijk. Wanneer de ijzerconcentratie zo laag is dat nitraat niet meer gebruikt kan worden voor de groei, zullen vooral soorten die minder goed om ammonium kunnen competieren dit als een nadeel ervaren. Bij een minder lage beschikbaarheid en bij fluctuerende nitraatconcentraties zouden grote algen in het voordeel kunnen zijn, omdat opslag van nitraat niet wordt gehinderd door een tekort aan ijzer. Nitraat kan dan snel worden opgenomen in de cel, waarna het niet meer beschikbaar is voor andere algen. Kleinere algen, die niet of nauwelijks in staat zijn tot opslag van nitraat, kunnen nitraat niet sneller opnemen dan ze kunnen verwerken met het enzym nitraatreductase.

Fytoplankton is een verzamelnaam voor een grote en diverse groep van organismen (in het zoute water zijn zeker een tiental klassen en duizenden soorten beschreven) en taxonomische verschillen kunnen verschillen in celgrootte overschaduwen. In deze studie is echter geprobeerd aan te geven dat de grootte van een fytoplanktoncel beperkingen oplegt aan het streven zo snel mogelijk te groeien, in het bijzonder onder fluctuerende omstandigheden. Kleine algen kunnen nu eenmaal niet veel nutriënten opslaan, maar grotere algen kunnen niet zo snel groeien. Op deze manier kunnen de resultaten uit dit proefschrift worden gebruikt om groei en de grootteverdeling van fytoplankton in grote wiskundige modellen, die de koolstofstromen in zee beschrijven, nauwkeuriger te voorspellen.

960 24833