

University of Groningen

Growth limitation in intertidal bivalves of the Dutch Wadden Sea

Kamermans, Pauline

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:

1992

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

Citation for published version (APA):

Kamermans, P. (1992). *Growth limitation in intertidal bivalves of the Dutch Wadden Sea*. 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.

Samenvatting

De zachte bodem van de getijplaten en geulen van de Waddenzee wordt bewoond door een groot aantal dieren. Een aanzienlijk deel van de dieren die groter zijn dan 1 mm, behoren tot de tweekleppige schelpdieren. Deze schelpdieren vormen een belangrijke schakel in voedselketens. Zij eten eencellige algen en worden gegeten door vissen (bijvoorbeeld schol), vogels (bijvoorbeeld eidereenden, scholeksters en kanoetstrandlopers), krabben, garnalen en mensen.

In het kader van een studie naar voedselketen- en productie-processen in kustgebieden, bepaalt Beukema van het Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee te Texel (NIOZ) sinds 1968 ieder jaar de groei van de schelpdieren op een getijplaat bij Den Helder (het Balgzand, Fig. 1). Dit onderzoek heeft uitgewezen dat de groei van de schelpdieren van jaar tot jaar sterke fluctuaties vertoont. Blijkbaar groeien de schelpdieren niet ieder jaar even goed. Daarnaast meet Cadée sinds 1968 de hoeveelheid en productie van eencellige algen, het belangrijkste voedsel van de schelpdieren. Dit gebeurt in het water van het Marsdiep, de voornaamste toevoer tot de westelijke Waddenzee (Fig. 1). Tot 1982 verichtte hij eveneens metingen aan bodemalgen op een getijplaat dicht bij het instituut. In de periode van 1968 tot 1982 werd een sterke toename in hoeveelheid en productie van de algen waargenomen. Daarna trad een stabilisatie op. De toename wordt in verband gebracht met het voedselrijker worden van het kustwater als gevolg van een verhoogde aanvoer van fosfaat en nitraat (eutrofiëring).

Er zijn aanwijzingen dat de fluctuaties in groei van schelpdieren in belangrijke mate veroorzaakt worden door het voedselaanbod. Goede groei van nonnetjes (één van de meest algemeen voorkomende schelpdiersoorten) werd in de tachtiger jaren beduidend vaker waargenomen dan in de zeventiger jaren. Dit zou verband kunnen houden met de toegenomen hoeveelheid algen. Behalve de hoeveelheid voedsel kan ook het **type** eencellige algen van belang zijn voor de groei. De groei van nonnetjes bleek verband te houden met de aanwezigheid van hoge concentraties diatomeeën (kiezelwieren) in het groeiseizoen, maar niet met de aanwezigheid van hoge concentraties flagellaten (algen met een zweepstaart). Dit zou kunnen betekenen dat, in bepaalde jaren, de diatomeeën concentraties te laag waren voor goede groei van nonnetjes.

Wanneer er te weinig voedsel is kan voedselconcurrentie optreden. De vijf meest voorkomende soorten tweekleppige schelpdieren kunnen verdeeld worden in twee groepen op grond van hun voedselopname-organen (Fig. 2). De mossel (*Mytilus edulis*), de kokkel (*Cerastoderma edule*) en de strandgaper (*Mya arenaria*) behoren tot de *suspension feeders*, die hun voedsel uit het water halen. Het nonnetje (*Macoma balthica*) en de platte slijkschelp (*Scrobicularia plana*) behoren tot de *deposit feeders*, die zijn aangepast om hun voedsel van de bodem te verzamelen. Concurrentie om voedsel wordt verwacht tussen individuen

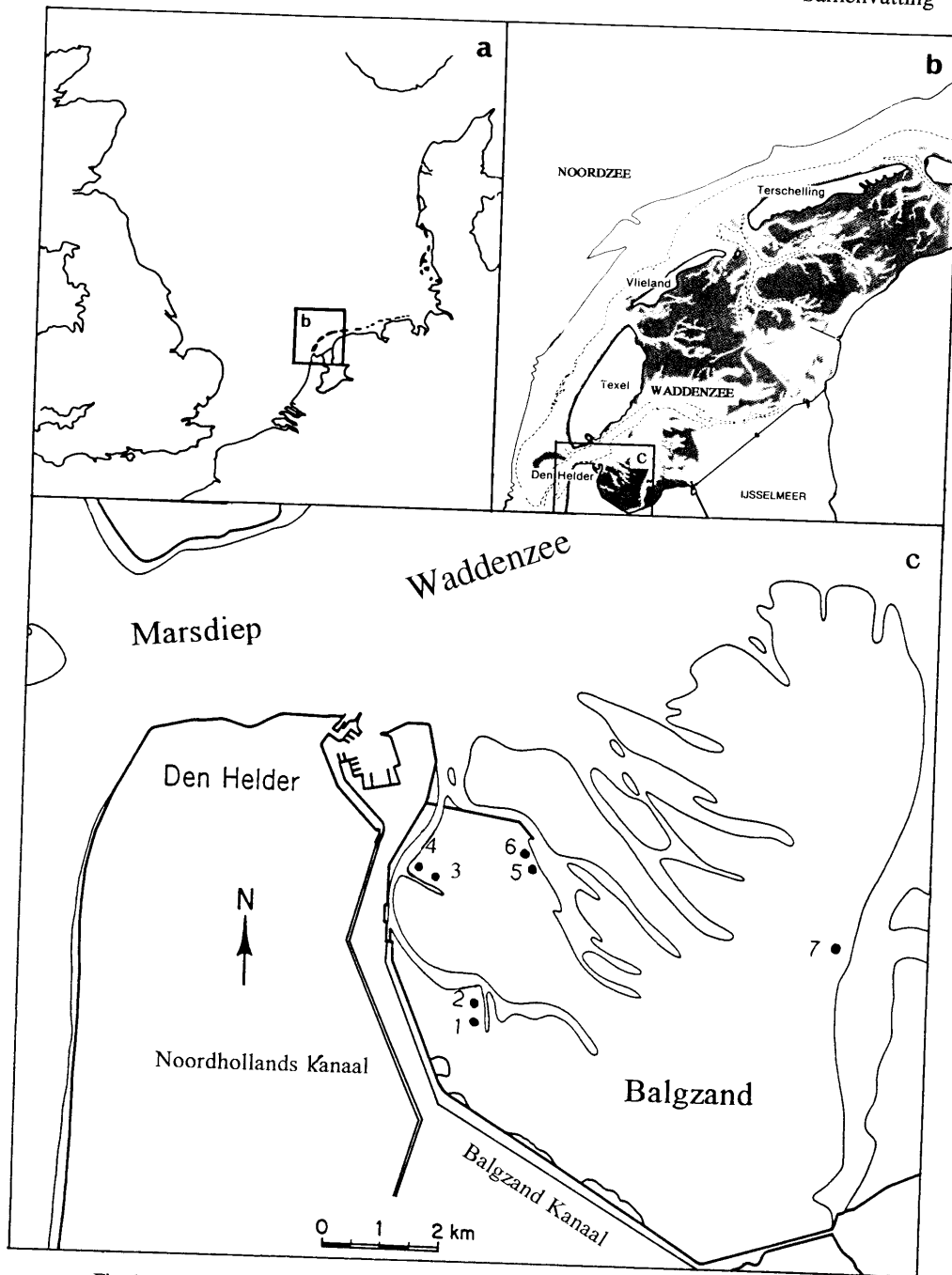


Fig. 1. Plaats van de monsterstations in de Waddenzee.

Samenvatting
bi
ni
ve
zo
te
wo
Jan
nor

De
aanwi
verkre
observ
Hoo
werde
werd d

binnen één groep (de *suspension feeders* enerzijds en de *deposit feeders* anderzijds), maar niet tussen individuen van de twee verschillende groepen, omdat het voedsel op twee verschillende plaatsen wordt verzameld, namelijk het water en de bodem. Eerder onderzoek heeft echter laten zien dat *deposit feeders* ook in staat zijn om voedsel uit het water te verzamelen. Daarom kan voedselconcurrentie tussen de twee groepen niet zonder meer worden uitgesloten. De jaarlijkse groeimetingen geven ook een aanwijzing in die richting. Jaren met grote aantallen kokkels (*suspension feeders*) laten een slechte groei zien van nonnetjes (*deposit feeders*).

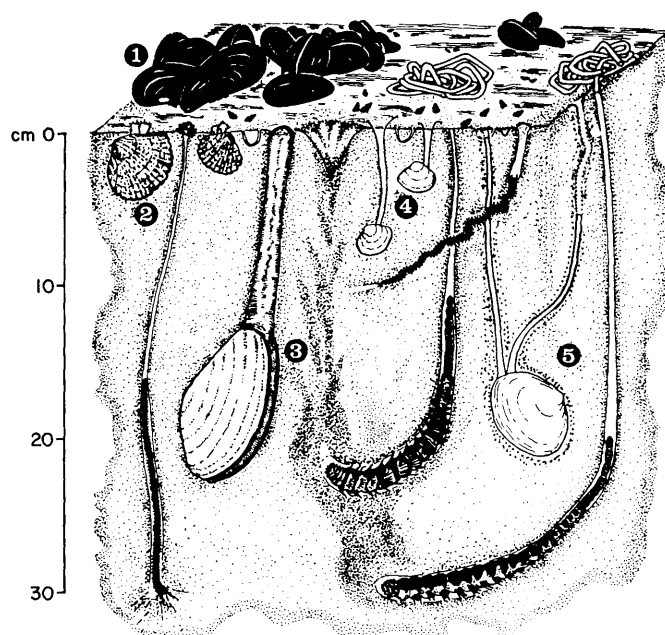


Fig. 2. De vijf meest voorkomende soorten tweekleppige schelpdieren in de Waddenzee: (1) mossel, (2) kokkel, (3) strandgaper, (4) nonnetje, (5) platte slijkschelp.

De studie die behandeld wordt in dit proefschrift had tot doel te onderzoeken of de aanwijzingen over de oorzaken van de groeibeperking van schelpdieren in de Waddenzee, verkregen uit de lange termijn onderzoeken, bevestigd kunnen worden met directe observaties.

Hoofdstuk 2 beschrijft een experiment in goten met stromend Waddenzee water. Bakken werden gevuld met zand en verschillende aantallen kokkels en nonnetjes. Na zeven weken werd de groei van de schelpdieren bepaald. Op grond van de aanwijzingen werd verwacht

dat concurrentie zowel **binnen** de beide soorten als **tussen** de soorten op zou treden. In bakken met veel nonnetjes, groeiden de nonnetjes minder. Dit is een indicatie van concurrentie tussen individuen van deze soort. De groei van de kokkels bleef echter gelijk bij verschillende aantallen. Dit wijst op het ontbreken van concurrentie tussen kokkels onderling. De groei van nonnetjes werd niet beïnvloed door het aantal kokkels en omgekeerd werd de groei van kokkels niet beïnvloed door het aantal nonnetjes. Concurrentie tussen de soorten trad dus niet op.

De resultaten van dit experiment waren verrassend omdat ze wijzen op het ontbreken van concurrentie bij kokkels onderling en tussen kokkels en nonnetjes. In het experiment was de verhouding tussen consumenten (in kleine bakken) en voedselaanbod (in water van goten) waarschijnlijk zo gunstig voor de kokkels, dat er geen schaarste optrad voor deze *suspension feeders*. Bij hoge aantallen nonnetjes per bak was wel sprake van schaarste voor de nonnetjes. Dit geeft aan dat de nonnetjes afhankelijk waren van voedsel op de bodem. Deze voedselbron kon in de directe omgeving uitgeput raken.

Hoofdstuk 3 beschrijft experimenten met *suspension feeders* op grotere schaal. Deze werden uitgevoerd in een goot en in de Waddenzee (Fig. 1). Het effect van de aanwezigheid van mosselen op voedselaanbod en groei van kokkels werd onderzocht. Kokkels geplaatst in een mosselbank in een goot met stromend Waddenzee water lieten na zeven weken minder groei zien dan kokkels direct buiten de mosselbank. In de Waddenzee bevatten het water en de magen van de kokkels minder voedsel en vertoonden de kokkels een slechtere groei in de nabijheid van mosselbanken dan verder ervandaan. Behalve het effect van de mosselbanken werd ook een lokatie-effect geconstateerd. Plaatsen die verder van de hoofdgeul verwijderd waren, toonden een lagere voedselconcentratie in het water. De magen van de kokkels waren minder gevuld en ook bleven de kokkels kleiner. Het voedselaanbod was op die plaatsen waarschijnlijk verminderd door de langere weg die het water moest afleggen, wat verlies door consumptie van andere organismen en uitzakking van de algen naar de bodem tot gevolg zou kunnen hebben.

Om te bepalen of voedselconcurrentie tussen *deposit feeders* en *suspension feeders* mogelijk was, werd eveneens onderzoek uitgevoerd in de Waddenzee (Fig. 1 en Hoofdstuk 4). Gegevens werden verzameld over twee voorwaarden voor voedselconcurrentie; het gebruik van dezelfde voedselbron (de bodem of het water) en voedselopname op hetzelfde tijdstip (seizoen en getijcyclus). De maaginhouden van de vijf bovengenoemde soorten schelpdieren (twee *deposit feeders* en drie *suspension feeders*) werden leeggezogen en de eencellige algen in de magen werden onder de microscoop geteld (Fig. 3). De verhouding bodemalgen en wateralgen gaf informatie over de herkomst van het voedsel in de maag. De hoeveelheid algen in de maag gaf informatie over het tijdstip van voedselopname. Het bleek dat alle vijf soorten schelpdieren voornamelijk algen uit het water verzamelden. Bovendien verzamelden beide groepen het voedsel voornamelijk in het voorjaar. Voedselconcurrentie tussen *deposit* en *suspension feeders* was dus mogelijk.

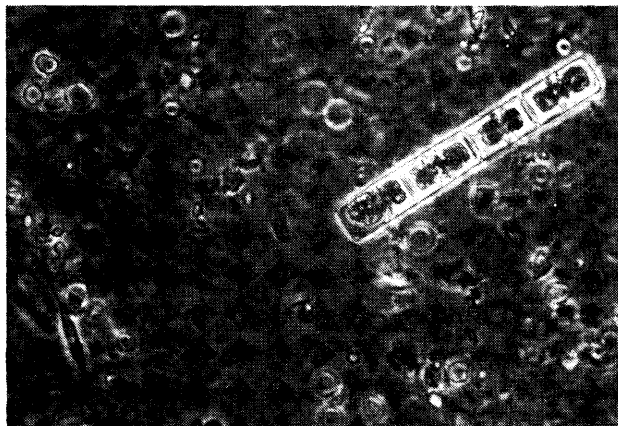


Fig. 3. Diatomeeën in de maag van een kokkel.

In de goten verzamelden de nonnetjes waarschijnlijk voornamelijk voedsel van de bodem (Hoofdstuk 2). In de Waddenzee daarentegen, bevatten de maaginhouden van *deposit feeders* (waaronder nonnetjes) voornamelijk algen uit het water (Hoofdstuk 4). Deze tegenstrijdige resultaten wijzen op een essentieel verschil in omstandigheden tussen de goten en de Waddenzee.

De voedselopname-organen (siphonen) van *deposit feeders* bewegen over de bodem om voedsel te verzamelen. Vissen, krabben en garnalen eten die boven de bodem uitstekende delen. Hierdoor worden de siphonen korter en wordt hun activiteit verstoord. Er is gesuggereerd dat dit verlies kan worden voorkomen door over te schakelen naar voedselopname uit het water (*suspension feeding*). Om voedsel uit het water te verzamelen is het uitsluitend nodig dat het topje van de siphon contact maakt met het water. De siphon hoeft dan niet boven de bodem uit te steken en te bewegen. Deze overschakeling zou de eerdere observaties dat *deposit feeders* in het veld vooral voedsel uit het water opnemen verklaren. In de goten waren dieren die siphonen eten niet aanwezig. Om die reden werd *suspension feeding* bij nonnetjes daar niet verwacht. De resultaten verzameld in de Waddenzee suggereren wèl een overschakeling voor de *deposit feeders* naar *suspension feeding*.

In Hoofdstuk 5 worden experimenten beschreven die zijn opgezet om een eventuele overschakeling van *deposit feeding* naar *suspension feeding* te bestuderen bij nonnetjes. Garnalen werden gebruikt als siphonen-eters. Gedragsobservaties en analyse van de maaginhoud wezen niet op een overschakeling naar *suspension feeding*. De *deposit feeding* activiteit werd echter wel onderdrukt. Kortere siphonen hadden tot gevolg dat het gebied op de bodem dat afgegraasd kon worden kleiner werd en dat de activiteit van de siphonen

verminderde. Ook groeiden de nonnetjes minder in de aanwezigheid van garnalen. Dit was waarschijnlijk het gevolg van het kleinere bodemoppervlak dat benut kon worden om voedsel te verzamelen, de verminderde activiteit van de siphonen en de extra energie die gebruikt werd om de siphonen weer aan te laten groeien.

De aanwijzing voor voedselconcurrentie uit de jaarlijkse groeimetingen van nonnetjes was, dat jaren met veel kokkels slechte groei van nonnetjes lieten zien. De resultaten van de experimenten beschreven in Hoofdstuk 5 geven aan dat een alternatieve verklaring mogelijk is. De jaren met veel kokkels zijn speciaal jaren na een zachte winter. In die jaren zijn ook veel garnalen aanwezig tijdens het groeiseizoen van de nonnetjes. Veel garnalen betekent meer verkorting van de siphonen en verstoring van het voedselopnamegedrag van nonnetjes en dus een slechtere groei. Deze alternatieve verklaring toont aan dat directe observaties essentieel zijn als aanvulling op conclusies die op getrokken zijn op grond van correlaties.

De resultaten van Hoofdstuk 4 wijzen op *suspension feeding* bij *deposit feeders*, maar een overschakeling naar *suspension feeding* kon in de experimenten van Hoofdstuk 5 niet worden vastgesteld. De verklaring moet blijkbaar niet worden gezocht in een overschakeling. *Deposit feeders* nemen waarschijnlijk veel water op terwijl ze voedsel van de bodem verzamelen. Dit is te vergelijken met een stofzuiger, die behalve stof ook veel lucht opneemt. Het hangt dan af van de relatieve hoeveelheden voedsel in het water en op de bodem of de maaginhoud een grotere overeenkomst vertoont met het voedselaanbod op de bodem of met die in het water. Zo zal de maaginhoud van *deposit feeders* grotere overeenkomst vertonen met het water als er veel algen in het water aanwezig zijn. Voor de nonnetjes was in de goot-experimenten (Hoofdstuk 2) het voedsel op de bodem kennelijk belangrijker, terwijl bij de observaties in de Waddenzee (Hoofdstuk 4) het voedsel in het water belangrijker bleek.

Schelpdieren worden vaak gebruikt om de concentratie van vervuilende stoffen in het milieu te meten. In zo'n geval is informatie over de herkomst van het voedsel in de maag essentieel. Uit bovenstaande resultaten blijkt dat gegevens over de bouw en het voedselopnamegedrag niet voldoende zijn om uitspraken te doen over de voedselbron van een schelpdier. De hoeveelheid voedsel in de directe omgeving van het dier (op de bodem en in het water) bepaalt voor een belangrijk deel wat er uiteindelijk in de maag terecht komt.

De jaarlijkse verschillen in groei van de nonnetjes zou onder meer kunnen worden verklaard door te veronderstellen dat diatomeeën een hogere voedingswaarde voor nonnetjes zouden hebben dan flagellaten. Deze veronderstelling werd in het laboratorium onderzocht (Hoofdstuk 6). De meest algemene flagellatensoort (*Phaeocystis* sp.) komt voor in kolonievorm en als losse cellen. De losse cellen werden gebruikt in een groei-experiment. Groepen nonnetjes kregen vier weken uitsluitend één soort voedsel te eten: één van de diatomeeën *Cylindrotheca clostrerium* of *Chaetoceros socialis*, of de flagellaat *Phaeocystis*. De groei was vergelijkbaar voor de drie verschillende diëten. Dit wijst op een

goede voedingswaarde van de flagellaat als losse cel. In de vorm van kolonies werd *Phaeocystis* echter direct na opname door de siphonen weer uitgespuugd. Kolonies lijken dus niet geschikt als voedsel voor nonnetjes. Bij een hoge concentratie *Phaeocystis* in de Waddenzee is de kolonievorm massaal aanwezig. Waarschijnlijk werd om die reden bij de jaarlijkse groeimetingen geen verband gevonden tussen de groei van nonnetjes en de aantallen flagellaten.

De belangrijkste conclusies van dit proefschrift zijn dat grootschalige groeibeperking van schelpdieren in de Waddenzee voornamelijk worden veroorzaakt door de volgende factoren:

- (1) gebrek aan geschikt voedsel (bijvoorbeeld diatomeeën)
- (2) voedselconcurrentie met andere schelpdieren (binnen één soort; tussen soorten die hetzelfde voedselopnamegedrag vertonen; en tussen *deposit* en *suspension feeders*)
- (3) verkorting van de siphonen en verstoring van het voedselopnamegedrag van *deposit feeders* (door bijvoorbeeld garnalen).