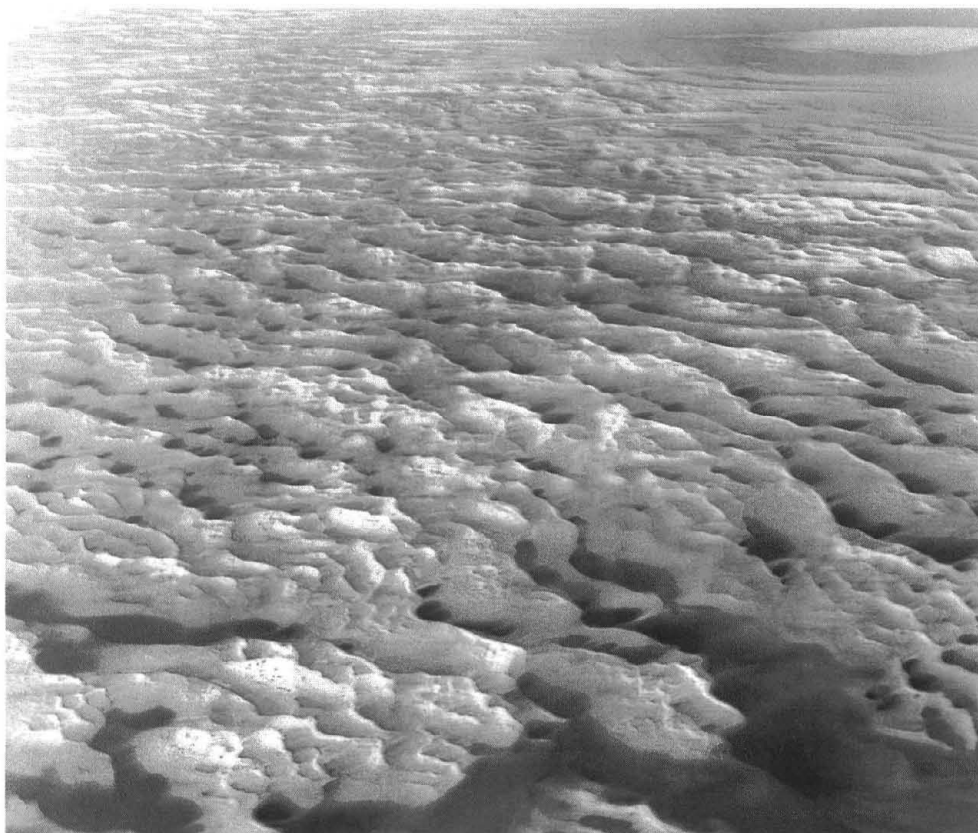


Tom Moens,
Peter Herman &
Tom Ysebaert

Estuaria zijn halfopen systemen met een toevoer van zowel zoet als zee-water. Beide brengen belangrijke hoeveelheden organisch materiaal binnen. Dat kunnen levende wezens zijn, bijv. zoetwateralgen of plankton dat met de getijstroom uit de zee het estuarium wordt ingespoeld, maar ook afgestorven resten van planten en dieren en niet te vergeten organisch materiaal uit huishoudelijk afvalwater. Daarnaast wordt ook in het estuarium zelf organisch materiaal gevormd door de groei van algen en (schorren-)planten.



Eten en gegeten worden in

Wanneer dit organisch materiaal wordt opgenomen door 'consumenten', dan zorgen deze voor een omvorming van organisch materiaal tot levende 'biomassa' en afvalproducten. Deze talrijke transformaties resulteren in een grote waaier aan potentiële voedselbronnen. Meest bekende consumenten zijn ongetwijfeld de vogels die met vele duizenden neerstrijken in estuaria om er energie op te doen voor de trek, om de winter door te komen, of om er zich voort te planten. Onder die opvallende dieren, die aan of nabij de top van de voedselpiramide staan, bevindt zich een web - of eigenlijk verschillende webben - van minder zichtbare organismen die elk hun stukje van de organische koek opeisen. In dit artikel wordt ingegaan op een aantal van deze minder zichtbare voedselwebben.

Bronnen van energie

Naast autochtone (d.i. in het estuarium zelf optredende) productie van organisch materiaal, is er in het Schelde-estuarium ook en vooral een sterke import van allochtoon (elders gevormd) materiaal vanuit zee en rivier(en). Het rivierwater

dat het Schelde-estuarium binnenkomt verblijft daar gemiddeld 50 tot 75 dagen (Heip, 1989). Bijgevolg kan het meegevoerde organische materiaal volop geconsumeerd worden. Ook het zeewater dat met elk hoogtij het estuarium binnendringt bevat organisch materiaal: in hoofdzaak plankton. De overgang naar een onstabiel en dynamisch estuarium milieu blijkt dodelijk voor veel zoö- en fytoplankton, dat afsterft en als detritus bezinkt (Muylaert et al., dit nummer).

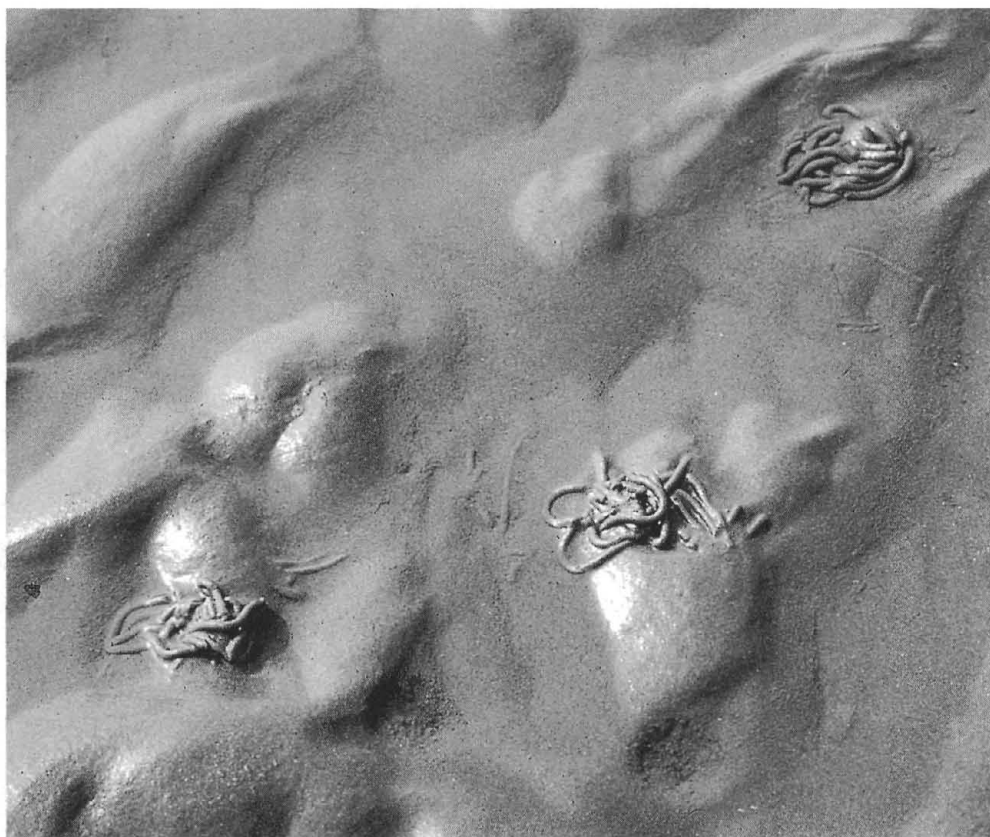
Voedselwebben die hoofdzakelijk teren op (autochtone) primaire productie noemen we autotroof; systemen die vooral (allochtoon) detritus gebruiken, zijn heterotroof.

Het Schelde-estuarium: een heterotroof systeem met autotrofe kantjes

Het Schelde-estuarium is een sterk heterotroof systeem. Dit betekent concreet dat een belangrijk deel van het totale metabolisme in het estuarium gebruik maakt van koolstofbronnen die van elders worden aangevoerd (Muylaert et al., dit nummer).

Stroomopwaarts, in het zoete en licht brakke deel van het estuarium, overheeft de heterotrofe strategie ruimschoots. Dit systeem wordt in z'n meest extreme vorm geïllustreerd in de maximum turbiditeitszone, waar zoet en zee-water 'botsen'. Door een combinatie van fysische, chemische en biologische factoren worden hier organische vlokken gevormd, die een belangrijke voedselbron zijn voor veel organismen in de waterkolom. Die vlokken zorgen tegelijk voor een verminderde lichtindringing in het water, waardoor het fytoplankton minder goed kan groeien.

Heterotrofe bacteriën vormen de motor van de meeste afbraakprocessen van detritus in het hele estuarium (Van Damme et al., dit nummer). De lage zuurstofconcentraties als gevolg van deze bacteriële activiteit in het organisch vervuilde zoete (en in afnemende mate ook het brakke) deel van het estuarium, zijn ongunstig voor veel organismen, zoals roeipootkreeftjes en aasgarnalen, die zich met fytoplankton en vlokken voeden, en op hun beurt op het menu staan van visen. Met andere woorden, hoewel het



Links: Benthische en pelagische voedselwebben staan niet los van elkaar. Hier grote zandribbels op één van de platen (foto: RWS).

Rechts: Slik met zandhoopjes van de Wadpier (*Arenicola marina*) (foto: RIKZ).

Organische partikels en aggregaten van geschikte grootte en samenstelling kunnen ook rechtstreeks door planktonische organismen worden opgegeten. Naast roeipootkreeftjes zijn het in het licht brakke deel van het estuarium vooral aasgarnalen die zich met vlokken voeden (Fockedeij & Mees, 1999). Deze dieren leven in de nabijheid van de bodem en kunnen als alleseters beschouwd worden. Aasgarnalen zijn dan weer een begeerde prooi voor vissen (b.v. grondels, zeebaarzen, kabeljauwachtigen) en garnalen. Veel bacteriën en bacteriëvoor microzoöplankton hechten zich vast aan de vlokken, en worden zo mee opgegeten en verteerd door het zoöplankton. Bacteriën hebben dan meestal al verteringsenzymen losgelaten op het organisch materiaal van de vlokken, en het zo al enigszins 'voorverteerd'. Hun aanwezigheid betekent dan ook een extra voedselaanrijking.

het Schelde-estuarium

organisch materiaal de energiebasis voor het leven in het estuarium is, betekent meer energie aan de basis niet automatisch meer levensvormen die deze energie kunnen benutten.

In sedimenten van estuaria dringt zuurstof altijd maar in beperkte mate door. Stroomopwaarts in het estuarium zijn de bodems vaak nagenoeg anaëroob, en de fauna is er verarmd. Toch zijn er organismen die zich in deze omstandigheden kunnen handhaven, en er bij gebrek aan concurrenten voor voedsel en ruimte uitzonderlijk goed gedijen. Borstelwormen (*Oligochaeta*) bijv. bereiken in de intergetijdenzones tussen Rupel- en Dendermondig plaatselijk dichtheden van enkele miljoenen individuen per vierkante meter (Seys et al., 1999). Het gaat hier wel om een oligochaetengemeenschap die soortenarm is: organische vervuiling veroorzaakt een afname in diversiteit, maar een toename van de totale dichtheden van levende organismen. Van deze enorme dichtheden weten dan weer een aantal typische eendesoornten te profiteren, zoals de Wintertaling (*Anas crecca*) (Ysebaert et al., dit nummer).

Pelagische voedselwebben: van vlokken tot vis

Bacteriën zijn dus de belangrijkste afbrekers van organisch materiaal in de Schelde. Maar ze zijn te klein (veelal < 1 µm) om rechtstreeks als voedselbron voor de 'topconsumenten', vissen en vogels, te kunnen fungeren. Kleine gesel- en werveldiertjes zijn de belangrijkste predatoren van bacteriën in de waterkolom. Deze organismen vormen het microzoöplankton, dat op zijn beurt een begeerde voedselbron is voor iets grotere diertjes (100 µm tot enkele mm). Dit zijn in het zoute en brakke deel van het Schelde-estuarium vooral roeipootkreeftjes, in het zoete deel vooral de kleinere raderdiertjes. Deze diertjes 'filteren' het microzoöplankton en andere kleine partikels uit het water, en worden op hun beurt gegeten door hogere consumenten, in het bijzonder vissen (bijv. haringachtigen). Die vissen zijn dan weer een voedselbron voor de mens en voor vogels, zoals Aalscholver, futen, sternen. De grote troebelheid en de vaak hoge stroomsnelheden zorgen er echter voor dat deze visetende vogels slechts in kleine aantallen voorkomen.

Benthische voedselwebben

Het benthos omvat alle organismen die in, op of geassocieerd met de bodem leven. Het voedsel in de bodem kan ruwweg van tweeërlei oorsprong zijn. Enerzijds is er organisch materiaal dat uit de waterkolom neerslaat. Anderzijds wordt in de intergetijdenzones ook veel organisch materiaal geproduceerd. Het microfytobenthos (de microscopisch kleine één-cellige alges die op en in de bodem groeien) vormt een zeer rijke bron van vers koolstof aan het oppervlak van getijdenplaten. Door het hoge aanbod van relatief rijk voedsel 'van bovenaf', en door de afwezigheid van zuurstof dieper dan enkele millimeters tot centimeters in de bodem, concentreert een groot deel van het bodemleven zich in een dun laagje aan het sedimentoppervlak. Hier worden microalgen en bacteriën in duizendmaal hogere dichtheden aangetroffen dan in de waterkolom, en ook de organismen die zich met deze microflora en -fauna voeden, zitten vaak dicht opeengepakt. Hoewel er een heel divers scala van diergroe-

pen in Scheldebodems aanwezig is, zijn er een paar die echt heel abundant zijn, en daardoor ook mogelijk een belangrijke rol spelen in de koolstofstromen in de Schelde.

Behalve in de zuurstofloze sedimenten van de zoetwaterzone zijn nematoden of rondwormen vrijwel steeds veruit de talrijkste meercelligen. Volwassen nematoden zijn gemiddeld ca 1 mm lang, en per vierkante meter bodem in het Schelde-estuarium tref je er al gauw een paar miljoen aan! Veel nematoden voeden zich met microalgen en/of bacteriën. Anderen vangen geseldiertjes en ciliaten, die vooral in meer zandige bodems erg talrijk aanwezig kunnen zijn (Moens & Vincx, 1997). Behalve aan andere nematoden, vallen rondwormen ook ten prooi aan platwormen, sommige macrofauna, garnalen en zelfs platvissen.

Naast nematoden zijn vooral een aantal macroscopisch zichtbare dieren (macrofauna) belangrijke consumenten van organisch materiaal in Scheldebodems. Borstelwormen, weekdieren en vlokreeftjes zijn ook weer veel talrijker en diverser aanwezig in het brakke en zoute deel van het estuarium dan meer stroomopwaarts (Ysebaert & Herman, dit nummer). Een aantal van deze dieren voedt zich bij voorkeur met microalgen (o.a. het Slijkgarnaaltje (*Corophium volutator*) en het Wadslakje (*Hydrobia ulvae*)); andere zijn alleseters of predatoren van kleinere fauna (sommige borstelwormen, zoals de Zeeduizendpoot (*Nereis diversicolor*) en de Zandzager (*Nephtys hombergii*)). Veel soorten hebben evenwel een weinig selectieve manier om aan voedsel te geraken: zij nemen sediment op met alles wat daarin aanwezig is, en verteren daarvan slechts de best bruikbare componenten (waaronder bacteriën, microalgen, vers detritus, nematoden en roeipootkreeftjes). In het jargon noemt men dit 'deposit-feeding'. Omdat sediment altijd voor het overgrote deel uit anorganisch en dus onbruikbaar materiaal bestaat, is dit een weinig efficiënte manier van voeden, tenzij er veel sediment wordt opgenomen. Deze dieren pompen dan ook voortdurend sediment door hun lichaam, waarbij de verblijftijd van elke 'hap' in de darm kort is (ca een uur). Omdat ze zoveel sediment 'herwerken', spelen ze een belangrijke rol bij de energiestroom in de bodem. Sommige borstelwormen bijv. boren gangen tot vele

centimeters diep, verzamelen sediment aan het oppervlak, en scheiden het weer uit helemaal onderin hun gang. Omdat ze niet alles verteren wat ze opnemen, betekent dit een belangrijk transport van voedsel naar diepere sedimentlagen. Maar het omgekeerde gebeurt ook. Zo kennen we allemaal de bekende "tandpastahoopjes" van de Wadpier (*Arenicola marina*), maar ook de Draadworm (*Heteromastus filiformis*) en verschillende Oligochaeta-soorten eten met de kop naar beneden in het sediment.

In tegenstelling tot bijv. nematoden is de macrofauna groot genoeg om gedetecteerd te worden door predatoren, zoals steltlopers, die zich in hoofdzaak met deze macrofauna voeden. Vaak zitten hier echte specialisten bij, die slechts op één of enkele macrofaunasoorten foerageren.

Bentho-pelagische koppeling

De benthische en pelagische voedselwebben staan niet helemaal los van elkaar. Planktonische organismen die afsterven komen vaak op de bodem terecht, waar ze weer als voedsel kunnen dienen. Op de grens tussen waterkolom en bodem zijn dieren actief die beide systemen koppelen: de filtervoeders onder de macrofauna. Dit zijn veelal tweekleppigen, zoals de Kokkel (*Cerastoderma edule*). Deze dieren zitten aan het oppervlak van de bodem, maar halen hun voedsel uit het water dat over hen heen stroomt. Ze filteren er partikels van geschikte grootte en samenstelling uit, in hoofdzaak fytoplankton. Maar er zijn natuurlijk ook massa's ongeschikte partikels, die mee 'gekeurd' worden. Het afval wordt als faecesproppen op of in de bodem gede-

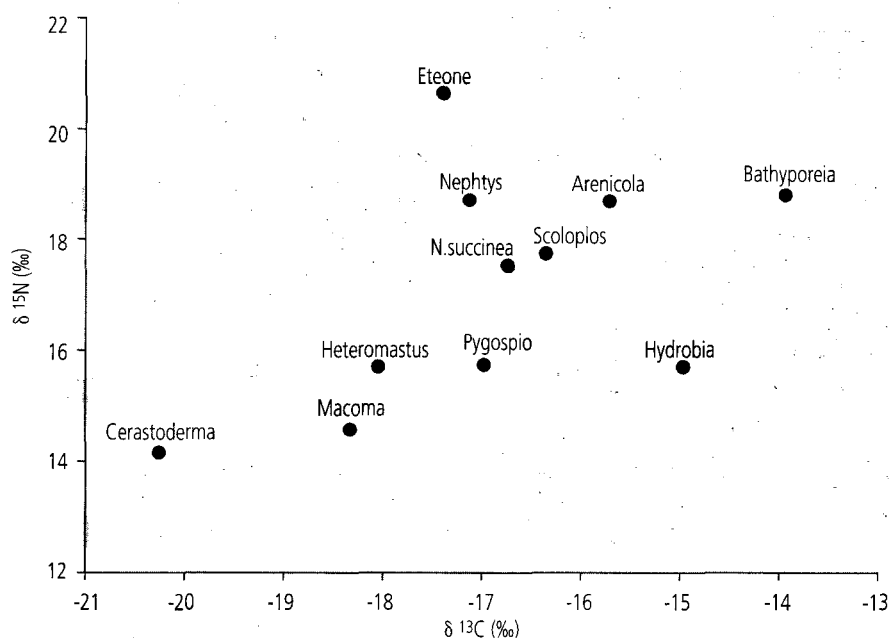


Fig. 1. De stabiele isotopenratio's van koolstof en stikstof voor een aantal macrobenthische soorten op een zandige monsterplaats op de Molenplaat in de Westerschelde (station 4 - overgenomen uit Herman et al., 2000). De ratio's worden weergegeven als relatieve afwijkingen van een standaard. Negatieve afwijkingen duiden aan dat het monster relatief weinig van het zware isotoop (^{13}C , ^{15}N) bevat, positieve afwijkingen het omgekeerde. Planktonische algen hadden in deze

studie een $\delta^{13}\text{C}$ van ongeveer -21‰, benthische algen van ongeveer -15‰. Tussen de Kokkel (*Cerastoderma*) en het Wadslakje (*Hydrobia*) is er een heel scala van organismen die zich in wisselende verhoudingen met benthische en pelagische algen voeden. De $\delta^{15}\text{N}$ van de voedselbronnen is ongeveer gelijk. Verschillen tussen de soorten zijn vooral een weergave van hun positie in het voedselweb, omdat een predator een $\delta^{15}\text{N}$ heeft die ongeveer 3‰ hoger is dan die van zijn prooi.

poneerd, en kan weer als energiebron dienen voor andere organismen. Net als 'deposit-feeders' verwerken filtervoeders enorme hoeveelheden materiaal om zelf voldoende energie binnen te krijgen. Zodoende koppelen ze waterkolom en bodem aan elkaar. Het hyperbenthos (nabij de bovenste bodemlaag) speelt een belangrijke rol in de koppeling tussen het voedselweb in de bodem en dat in de waterkolom.

Maar er gaat ook energie in de omgekeerde richting: denken we maar aan platvissen die prederen op bodemfauna wanneer ze met opkomend tij de ondiepe plaatcomplexen en schorkreken opzwemen. Bovendien zorgen de enorme concentratie en activiteit van organismen aan het sedimentoppervlak voor een systeem waarin voortdurend voedingszouten geconsumeerd en weer vrijgesteld worden, ook naar de waterkolom toe, waar ze weer als essentieel element voor primaire productie van fytoplankton gebruikt kunnen worden.

Het ontrafelen van voedselwebben

Omdat er zoveel verschillende koolstofbronnen in het estuarium aanwezig zijn, en verschillende voedselwebben naast elkaar kunnen bestaan of zelfs gedeeltelijk overlappen (met organismen die bijv. tegelijk detritus en fytoplankton of microfyto-benthos eten, zoals het Nonnetje (*Macoma balthica*)), is het allesbehalve evident om voedselwebben en energiestromen te reconstrueren. Vooral in sedimenten, waar de grootste diversiteiten en densiteiten van organismen voorkomen, is dit moeilijk. Maar daar kan de scheikunde ons helpen. In de natuur komen veel elementen immers in meer dan één vorm voor: zo vinden we van koolstof naast het meest frequente isotoop met massagetal 12 ook een isotoop met massagetal 13. Beide zijn stabiele isotopen, d.w.z. dat ze geen radioactief verval kennen. Analooq vinden we stikstofisotopen met massagetallen 14 en 15. Verschillende metabolische processen gebruiken het zwaardere en lichtere isotoop niet op dezelfde manier. Zo ook gaan niet alle fotosynthetiserende organismen ^{13}C en ^{12}C in dezelfde verhouding inbouwen. Microfyto-benthos krijgt typisch een wat andere $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ -verhouding dan fytoplankton, en beide verschillen ook nog eens van veel landplanten (waarbinnen dan nog eens verschillen optreden). Bijgevolg kunnen nogal wat bronnen van organisch materiaal onder-

scheiden worden aan de hand van hun stabiele-isotopenverhoudingen. En omdat de stabiele-isotopenverhoudingen van een consument vooral bepaald worden door die van z'n voedsel (waarbij doorgaans bij iedere stap omhoog op de voedselpiramide een lichte 'verzwaring' optreedt, omdat de zwaardere isotopen iets meer worden vastgehouden dan de lichtere - bij koolstof is dit verschil klein, maar bij stikstof is het zo groot dat het wordt gebruikt om de plaats van een soort in het voedselweb te karakteriseren), kan je die verhoudingen gaan gebruiken om schakels in voedselwebben op te sporen.

Nog een stap verder is dat je zelf gaat ingrijpen in de stabiele-isotopenverhoudingen van specifieke bronnen van organisch materiaal. Wanneer je bijv. microalgjes laat groeien in een omgeving waar vooral $^{13}\text{CO}_2$ voorkomt i.p.v. $^{12}\text{CO}_2$, zullen ze isotopisch zwaarder worden, en hun consumenten ook. Dit soort experimenten wordt sinds 1997 uitgevoerd op geselecteerde intergetijdenstations in het brakke deel van het estuarium. De eerste resultaten tonen uitstekend het grote belang van microfyto-benthos als voedsel voor o.a. nematoden en 'deposit-feeding' macrofauna aan, en van fytoplankton voor filtervoeders (fig. 1) (Middelburg et al., 2000; Herman et al., 2000).

Literatuur

- Fockedeij, N. & J. Mees, 1999.** Feeding of the hyperbenthic mysid *Neomysis integer* in the maximum turbidity zone of the Elbe, Westerschelde and Gironde estuaries. *Journal of Marine Systems* 22: 207-228.
- Heip, C., 1989.** Biota and abiotic environment in the Westerschelde Estuary. *Hydrobiological Bulletin* 22: 31-34.
- Herman, P.M.J., J.J. Middelburg, J. Widdows, C.H. Lucas & C.H.R. Heip, 2000.** Stable isotopes as trophic tracers: combining field sampling and manipulative labelling of food resources for macrobenthos. *Marine Ecology Progress Series* 204: 79-92.
- Middelburg, J.J., C. Barranguet, H.T.S. Boschker, P.M.J. Herman, T. Moens & C.H.R. Heip, 2000.** The fate of intertidal microphyto-benthos carbon. An in situ ^{13}C labelling study. *Limnology and Oceanography* 45: 1124-1134.
- Moens, T. & M. Vincx, 1997.** Observations on the feeding ecology of estuarine nematodes. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 77: 211-227.
- Seys, J., M. Vincx & P. Meire, 1999.** Spatial distribution of oligochaetes (*Clitellata*) in the tidal freshwater and brackish parts of the Scheldt estuary (Belgium). *Hydrobiologia* 406: 119-132

Summary

Food webs in the Scheldt estuary

Like other estuaries, the Scheldt estuary is characterized by a diversity of organic matter inputs. These inputs can be classified as 'autochthonous', i.e. produced in situ (e.g. phytoplankton and microphyto-benthos), or 'allochthonous', i.e. transported into the estuary via river and seawater inflow. Together, these organic matter sources form an enormous energy pool, that is utilized by huge numbers of living organisms. The Scheldt is a largely heterotrophic estuary, implying that allochthonous sources fuel the majority of the metabolic processes taking place within the system. This is most pronounced in the upstream reaches of the estuary, and is strikingly illustrated in the maximum turbidity zone. All this allochthonous carbon fuels a decomposer food web where bacteria, their protistan grazers, and rotifera and copepods feeding on protists form the link between detritus and the higher trophic levels like shrimps, fish and birds. The high bacterial activity results in oxygen depletion, which in turn causes a relatively species-poor food web.

Downstream, the relative importance of autochthonous carbon increases, and an autotrophic, grazer food web develops in addition to the decomposer food web. In the water column, phytoplankton is grazed by copepods, which in turn are food for fish and shrimps. In the benthos, a large variety of algal grazers and detritus feeders exist, forming the basis of complex, interlinked food webs. In spite of the high concentrations of available carbon and nutrients, much of the consumed sources are constantly being recycled within and between different trophic levels. Unraveling these food webs is often a complex task requiring sophisticated methods such as stable isotope tracer techniques.

Dr. T.W.G. Moens
Vakgroep Biologie, Universiteit Gent
Sectie Mariene Biologie
K.L. Ledeganckstraat 35
B-9000 Gent
email: tom.moens@rug.ac.be

Dr. P.M.J. Herman
Nederlands Instituut voor Oecologisch Onderzoek (NIOO)
Centrum voor Estuariene en Mariene Oecologie (CEMO)
Korringaweg 7
NL-4400 AC Yerseke

Dr. T. Ysebaert
Instituut voor Natuurbehoud
Kliniekstraat 25
B-1070 Brussel
Nu: NIOO-CEMO, Yerseke
email: ysebaert@cemo.nioo.knaw.nl