

# Bodemdieren langsheen estuariene gradiënten

Langs de lengte-as van het estuarium is de overgang van zoet naar zout water (longitudinale gradiënt) bepalend voor het bodemleven; dwars op de lengte-as is dit de rijk geschakeerde overgang van land naar water (verticale gradiënt). Langs beide gradiënten, met de daarbij horende kenmerkende fysische en chemische processen, worden met name de grotere bodemdieren (het macrobenthos) besproken. Andere bodembewoners, zoals het meiobenthos, microphytobenthos en microzoöbenthos volgen in aparte kaderteksten.

## Longitudinale gradiënt

### ZOUTGEHALTE

Zoutgehalte heeft een ingrijpende invloed op de samenstelling van de bodemdiergemeenschappen. Minstens twee facetten zijn daarbij van belang. Er bestaan geen soorten bodemdieren die van volledig zoet tot volledig zout kunnen voorkomen. Alle soorten zijn door hun fysiologie beperkt tot een bepaalde range van zoutgehalte, maar die voorkeur is bij sommige soorten veel nauwer dan bij andere (fig. 1A). Vele estuariene soorten hebben een zeer brede tolerantie voor zoutgehalte (bijv. Nonnetje (*Macoma balthica*)), maar ze blijven ervan afhankelijk. Het tweede facet is dat het zoutgehalte van het water boven een bodemdier voortdurend verandert onder invloed van getij, wind en rivierafvoer. De verschillende 'zones' van zoutgehalte verschuiven over meerdere tientallen kilometers. Ook is variatie in zoutgehalte niet overal in het estuarium even groot, met name in de oligohaliene tot mesohaliene zone. Bovendien lijkt de variatie daar ook vaker kritische grenzen in de fysiologie van de organismen te overschrijden. Typisch vinden we daarom in estuaria een minimum in het aantal soorten rond het oligohaliene-mesohaliene gebied (Ysebaert et al., dit nummer). Daarnaast is de temperale variabiliteit in bodemdiergemeenschappen het grootst waar ook de omgevingsvariabiliteit het grootst is. In de meso-/oligohaliene overgangszone, waar

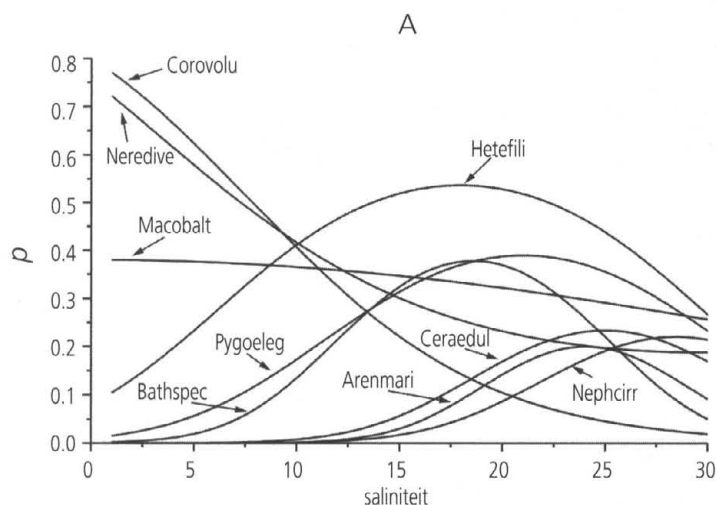
het zoutgehalte grote, seizoensale schommelingen vertoont, vertoont de bodemdiergemeenschap grote variaties qua soortensamentelling, aantallen en biomassa's en schijnt niet verder te evolueren dan een 'pioniersgemeenschap', gekenmerkt door opportunistische/tolerante soorten, zoals Zeeduizendpoot (*Nereis diversicolor*), Slijkgarnaaltje (*Corophium volutator*) en Oligochaeta (Ysebaert, 2000). Daarentegen wordt in de mariene zone, met een veel stabielere zoutgehalte, de macrobenthosgemeenschap gekenmerkt door grotere, langer levende soorten, zoals Kokkel (*Cerastoderma edule*) en Wadpier (*Arenicola marina*).

### TROEBELHEID

Met de overgang in zoutgehalte hangt een aantal andere fysische en chemische overgangen samen. Die zorgen ervoor dat getijdenestuaria, zoals de Schelde, rond de overgang van zoet naar brak een zogenaamd troebelheidsmaximum vertonen (Van Damme et al., dit nummer). Troebelheid op zichzelf is voor een aantal soorten bodemdieren, met name de soorten die hun voedsel uit het water filteren (de zogenaamde filteraars, bijv. de Kokkel), een direct probleem. Als het voedsel moet worden uitgefilterd tussen teveel slibdeeltjes, dan wordt het onmogelijk dit nog op een energie-efficiënte wijze uit te voeren.

### PRIMAIRE PRODUCTIE

De troebelheid van het water heeft grote invloed op de fotosynthese van het fytoplankton, omdat het slib licht invangt waardoor al op een diepte van enkele tientallen centimeters geen licht meer voorhanden is voor groei van de algen. Bovendien heeft ook het zoutgehalte rechtstreeks invloed op de algen (Muylaert et al., dit nummer). Bij de overgang van zoet naar brak water sterven de zoetwateralgen af en worden ze vervangen door brak- of zoutwateralgen. Omdat die laatste echter niet snel kunnen groeien in de troebele zone van de overgang, vinden we een minimum in algenbiomassa in deze zone. Verder stroomafwaarts worden de groeiomstandigheden voor de algen beter, en zien we een vermeerdering van hun productie en van hun biomassa. Vele soorten bodemdieren zijn direct (door filtratie, bijv. de Kokkel en de Strandgaper (*Mya arenaria*)) of indirect (door afzetting van de algen op de bodem) afhankelijk van het fytoplankton voor hun voedselvoorziening. In de polyhaliene zone is de gemiddelde biomassa inderdaad opmerkelijk hoger dan in de meso-/oligohaliene zone (fig. 2), in hoofdzaak door de hoge biomassa's aan Kokkels in de polyhaliene zone (Herman et al., 1999). De gemiddelde densiteit daarentegen vertoont niet deze gradiënt.



## Tom Ysebaert & Peter Herman

Bij laagwater droogvallend slik: bij uitsteking een leefplek voor bodemdieren en vogels (foto: E. Van den Bergh).

dengebied van het Schelde-estuarium worden vaak dichtheden (Oligochaeta) waargenomen die vele malen hoger zijn dan van het macrobenthos in de poly- en mesohaliene zone (fig. 2 (Seys et al., 1999b)). De biomassa aan Oligochaeta in de Zeeschelde volgt een gelijkaardig patroon als de dichtheid.

### 'Verticale' gradiënt

#### HOOGTELIKKING

De tweede belangrijke gradiënt in een getijde-estuarium is de overgang van land naar water. Als direct gevolg van de wisselende waterstand is er een zone in het estuarium die regelmatig droog komt te liggen: de getijdenzone of intertidale zone. De werking van de getijden brengt echter ook sterke stromingen op gang, die op ingewikkelde wijze de geomorfologie van het estuarium vormen. Subtidaal, dus permanent onder water, ontstaan er geulen in typische patronen van eb- en vloedscharen, met daartussen ondiepten. Intertidaal, dus bij eb droogvallend, vormen zich tussen de geulscharen de platen en langs de randen van het estuarium de slikken en de met hogere planten begroeide schorren.

Hoewel deze habitatten, die samen de verticale gradiënt vormen in het estuarium,

#### ZUURSTOFHUISHOUDING

In de Schelde valt de overgangszone van zoet naar brak ook samen met de overgang van gereduceerde (zuurstofarme) naar geoxideerde (zuurstofrijke) omstandigheden (Van Damme & Meire, dit nummer). De slechte waterkwaliteit en met name de zeer lage zuurstofgehalten in de Zeeschelde stroomopwaarts vanaf Antwerpen maken dat, op enkele uitzonderingen na (kleine aantallen larvale tweevleugelige insecten: Ceratopogonidae en Chironomidae), enkel Oligochaeta kunnen overleven (Ysebaert et al., dit nummer).

Al de hierboven beschreven processen bepalen samen de longitudinale gradiënt in het estuarium. Deze is op de schaal van het estuarium de belangrijkste factor die het bodemleven bepaalt. Het effect van zoutgehalte wordt in alle estuaria waargenomen, en meestal ook het effect van het troebelheidsmaximum (primaire productie). In de Zeeschelde komt daar het effect van de zuurstofconcentraties en de sterke gradiënten in organische belasting van het water bovenop. De laagste dichtheden en biomassa's worden dan ook in de oligohaliene deelgebieden van de Zeeschelde aangetroffen (fig. 2). In het zoetwatergetij-

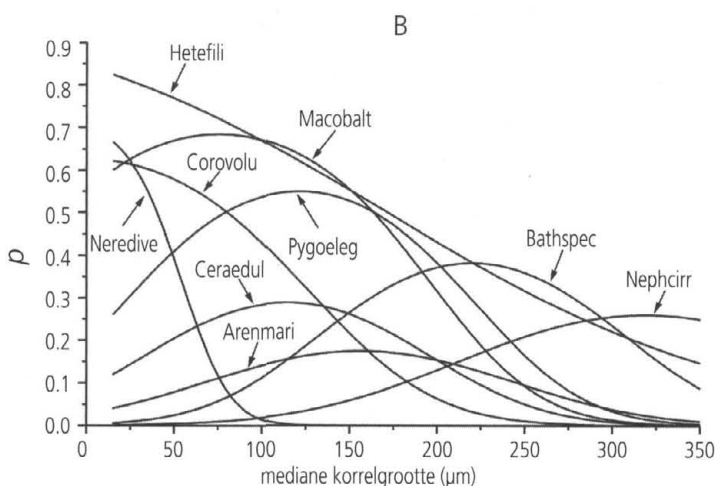


Fig. 1. De kans van voorkomen (op basis van een responsmodel) voor verschillende macrobenthossoorten in functie van de saliniteit (A) en de mediane korrelgrootte (B) in het Schelde-estuarium. Corovol = *Corophium volutator*, Neredive = *Nereis diversicolor*, Macobalt = *Macoma balthica*, Bathspec = *Bathyporeia* sp., Pygoeleg = *Pygospio elegans*, Arenmari = *Arenicola marina*, Ceraedul = *Heterostoma edule*, Hetefili = *Heteromastus filiformis*, Nephcirr = *Nephtys cirrosa* (naar Ysebaert & Meire, 1999; Ysebaert 2000).

A: Soorten zoals *C. volutator* en *N. diversicolor* hebben de hoogste kans van voorkomen in de meso/oligohaliene (brakke) zone, terwijl soorten zoals *C. edule* en *N. cirrosa* een optimum vertonen in de polyhaliene zone van het estuarium. *M. balthica* vertoont daarentegen geen duidelijke differentiatie in de kans van voorkomen in functie van saliniteit.

B: Soorten zoals *N. cirrosa* en *Bathyporeia* sp. hebben de hoogste kans van voorkomen in meer zandige sedimenten, *N. diversicolor* en *C. volutator* daarentegen juist in zeer slibrijke sedimenten. Soorten zoals *A. marina*, *P. elegans* en *C. edule* vertonen een (intermediair) optimum in fijnzandige sedimenten.

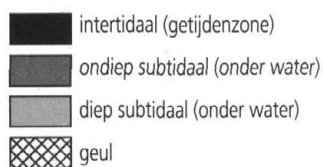
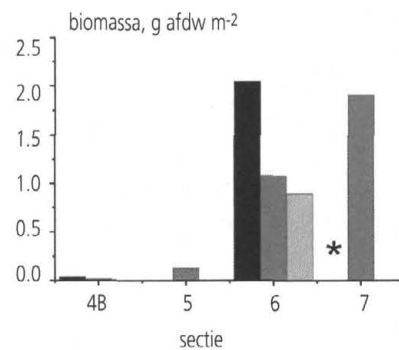
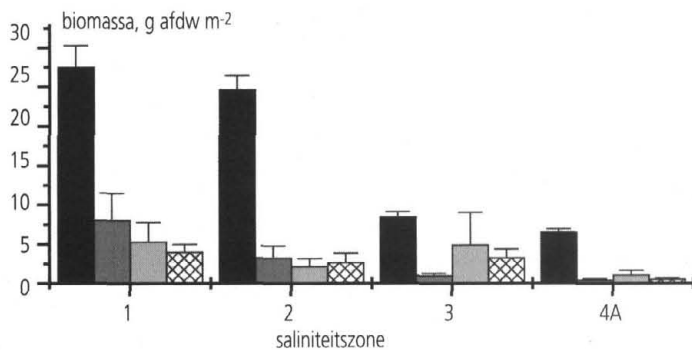
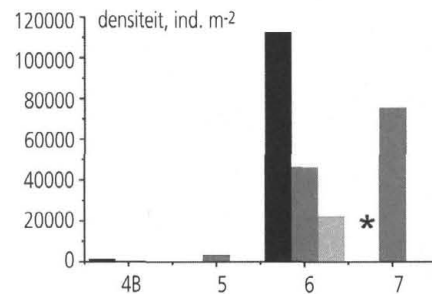
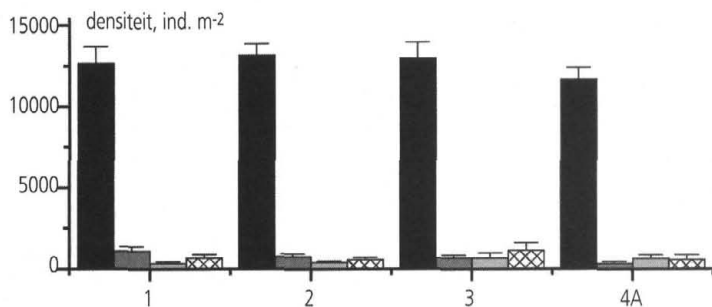


Fig. 2. Links: Gemiddelde densiteit en biomassa van het macrobenthos voor de verschillende diepte-zones in de poly- en mesohaliene zone van het

gemakkelijk kunnen worden onderscheiden op basis van hun hoogteligging, is hoogte lang niet het enige kenmerk waarin ze verschillen.

#### STROOMSNELHEID EN SEDIMENT-SAMENSTELLING

waarin ze verschillen.

gedeelte van het zand niet in suspensie gaan maar beginnen te rollen. Er ontstaan ribbels op de bodem, die tot op een zekere diepte voortdurend in beweging is. Waar de bodem aan zeer sterke stromingen onderhevig is, kunnen die ribbels uitgroeien tot een soort duinen die een meter

Fig. 2. Links: Gemiddelde densiteit en biomassa van het macrobenthos voor de verschillende diepte-zones in de poly- en mesohaliene zone van het

#### STROOMSNELHEID EN SEDIMENT-SAMENSTELLING

stromende water een hoge snelheid heeft (gemakkelijk meer dan  $1 \text{ m.s}^{-1}$  in de geulen) dan is dus boven de bodem een overgangszone waarin de horizontale snelheid van het water sterk toeneemt. Als gevolg van die verschillen in snelheid wordt er op de bodem een schuifspanning uitgeoefend. Die bodemschuifspanning is verantwoordelijk voor dat sediment van de bodem wordt weggespoeld (erosie of resuspensie). Zij verhindert ook dat deeltjes die te traag zakken zich op de bodem afzetten (sedimentatie). De kritische bodemschuifspanning waarbij een deeltje zich kan afzetten, of waarbij het wordt weggespoeld, is verschillend voor fijne en grove deeltjes. Waar het water snel stroomt zal het sediment dus bestaan uit grof zand, terwijl het slibbig zal zijn op plaatsen met lage stroomsnelheden.

diepte voortdurend in beweging is. Waar de bodem aan zeer sterke stromingen onderhevig is, kunnen die ribbels uitgroeien tot een soort duinen die een meter

Bij dit alles dient opgemerkt te worden dat stroomsnelheden in getijdengebieden nooit constant zijn. Het getij stuurt het water eerst de ene, dan de andere kant op. Er zijn dus tijdens een getijcyclus twee momenten van kentering, waar het water 'stilstaat'. Tussen die kenteringen piekt de stroomsnelheid naar de maximale eb- of vloedstroom. De sterkte van de maximale eb- en vloedstroom hoeft niet gelijk te zijn. Voor de processen van erosie en depositie is met name de maximale stroomsnelheid van belang.

In grote lijnen kan men stellen dat de maximale stroomsnelheid in de verschillende zones van het estuarium afneemt met de gemiddelde diepte. In de geulen, waarin de grote massa van het water langskomt bij elke getijdecyclus, is de (maximale) stroomsnelheid gewoonlijk hoog. Daardoor is het sediment gewoonlijk zeer onstabiel en bestaat het enkel uit zand. Bodemdieren die niet goed kunnen zwemmen kunnen worden uitgespoeld en daarna niet meer terugkomen. Vaak tref-

Rechts: Gemiddelde densiteit en biomassa van Oligochaeta voor de verschillende dieptezones in de deelgebieden van de Zeeschelde (1000 m fractie). (\* = niet bemonsterd).

#### Secties:

4b = meso-/oligohalien (grens-Antwerpen);  
5 = oligohalien (Antwerpen-Rupel);  
6 = zoetwatergetijdengebied (Rupel-Dendermonde);  
7 = zoetwatergetijdengebied (Dendermonde-Gent) (naar Seys et al., 1999a).

Bovendien is er een verschil tussen zandbodems, waarin de deeltjes niet aan elkaar kitten, en slibbodems, waarin dat wel het geval is. Als een zandbodem onderhevig is aan sterke stroming, zal een

fen we in geulen, op enkele harde substraten na, helemaal geen bodemdieren aan (fig. 2), enkel typisch zeer mobiele soorten, zoals kreeftachtigen (bijv. het Kniksprietkreeftje (*Bathyporeia*)).

In het ondiepe subtidaal zijn de omstandigheden iets minder extreem, maar ook hier is de, meestal zandige, bodem onderhevig aan sterke stromingen. Hier komen snel gravende wormen voor, zoals bijv. zandzagers (*Nephtys cirrosa*). Deze soorten vertonen dan ook een voorkeur voor zandige sedimenten (fig. 1B).

Gemiddeld genomen vermindert de maximale stroomsnelheid wanneer men naar de nog hoger gelegen gebieden (platen, slikken en schorren) toegaat, al zijn hier vaak grote verschillen op een relatief kleine schaal te vinden. In het intertidaal zijn de sedimenten dan ook gemiddeld fijner. Op de slikken, die een zekere beschutting genieten vanaf de landkant, worden over het algemeen lagere stroomsnelheden gevonden dan op de platen. De slikken van de Schelde zijn daardoor slibbiger dan de platen. Naast een andere soortensamenstelling, zijn de aantallen en de biomassa's aan bodemdieren in de intertidale zone vele malen hoger dan in de subtidale zone (fig. 2). Op de meer (fijn)zandige intergetijdengebieden zijn typische soorten de Wadpier en de zandkokerworm (*Pygospio elegans*), terwijl in de meer slibrijke sedimenten Draadworm (*Heteromastus filiformis*), Zeeduizendpoot en Oligochaeta het meest frequent worden waargenomen (fig. 1B). In zeer zachte slibbodems kunnen organismen die een gang graven of in een koker wonen niet overleven, omdat het zachte slib dit fysisch niet toelaat.

Fig. 3. Verspreiding van de filteraars (vooral Kokkels en Strandgapers) op de Molenplaat in de Westerschelde vergeleken met de bodemschuifspanning. De grijs tinten duiden de intensiteit van de piekbodemschuifspanning over een getijdencyclus aan, de isolijnen geven de biomassa (gram asvrijdrooggewicht per m<sup>2</sup>) van de filteraars. Die zijn vooral geconcentreerd in gebieden van lage bodemschuifspanning (overgenomen uit Herman et al., 1999). De schuifspanning is een gevolg van verschillen in stroomsnelheid nabij de bodem.

#### KLEINSCHALIGE VARIATIE BINNEN GEBIEDEN

Op de platen worden grote verschillen gevonden in samenstelling en stabiliteit van de bodem, vaak over relatief korte afstanden. Dit heeft een duidelijke weer-slag op het voorkomen van bodemdieren. Dit kan worden geïllustreerd voor de Molenplaat, een plaat van ongeveer 1,5 km<sup>2</sup> ter hoogte van Hansweert (fig. 3). De 'koppen' van de plaat (N.O. en Z.W.) zijn onderhevig aan sterke getijstromingen. Hier 'botst' de getijstrooming als het ware op de plaat. Het sediment bestaat er alleen uit zand, dat voorkomt in de vorm van megaribbels. Centraal op de plaat zijn de krachten van de getijstrooming veel minder. Hier zijn slibpercentages die tot 60-80 % kunnen oplopen. De bodem is er vrijwel geheel vlak en in de zomer begroeid met een zogenaamde 'biofilm' van bodemalgen. Tussen dit centrale deel en de koppen van de plaat komen overgangszones voor waarin het sediment wijzigt overeenkomstig de fysische factoren. Met behulp van een waterstromingsmodel is de schuifspanning op de bodem berekend. De relatie met het voorkomen van filteraars is uitgezet in figuur 3.

#### BENTHISCHE PRIMAIRE PRODUCTIE

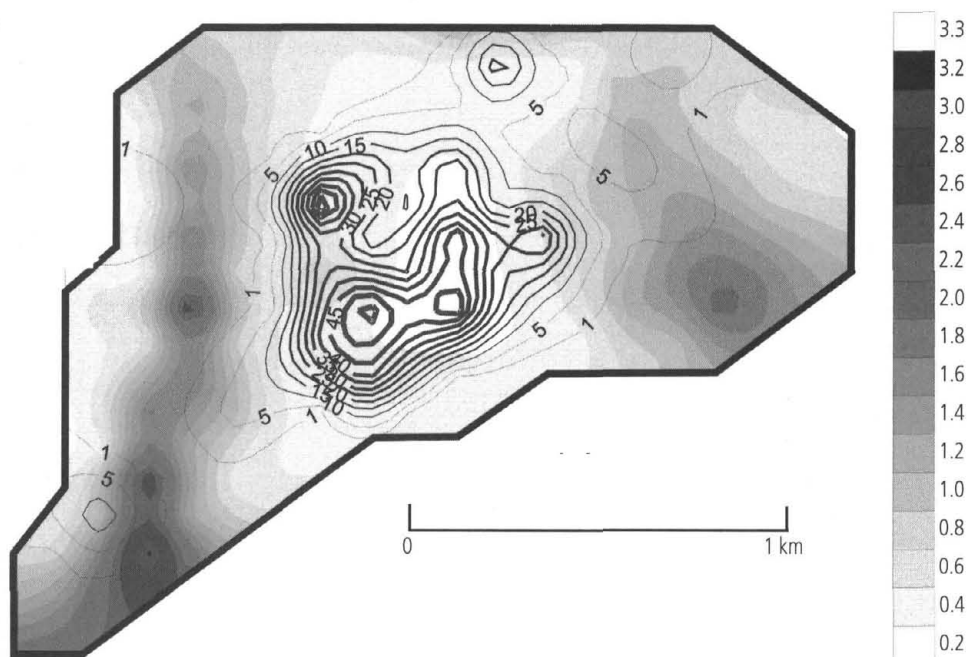
Platen en slikken worden bij elke vloed overspoeld, maar bovenin duurt die overspoeling korter, waardoor het sediment langer aan de lucht is blootgesteld en langer licht ontvangt. Het microfyto-benthos

(Sabbe & Kromkamp, dit nummer) heeft hier dus meer mogelijkheden om zich te ontwikkelen, al kunnen bij zeer langdurige blootstelling weer negatieve effecten (uitdroging, extreme temperaturen) optreden. Omdat microfyto-benthos een belangrijke voedselbron vormt voor bodemdieren (vooral voor oppervlakte-sedimenteters zoals het Wadslakje (*Hydrobia ulvae*), het Nonnetje en het Slijkgar-naaltje), is de ontwikkeling en primaire productie door microfyto-benthos een factor die mee de verspreiding van de bodemdieren beïnvloedt (Moens et al., dit nummer).

#### VOEDSEL EN ROVERS

Minder lange overspoeling is nadelig voor dieren die afhankelijk zijn van voedsel uit het water. Tegenover dat nadeel staat het voordeel dat ze (vooral in juveniele stadia) minder lang worden blootgesteld aan krabben, garnalen en vissen die zich met bodemdieren voeden. Die rovers zijn gewoonlijk belangrijker in aantal en activiteit dan de vogels waaraan ze bij eb ten prooi kunnen vallen. Nochtans zijn ook vogels prominent aanwezig in estuaria, en langsheen de volledige gradiënt van het estuarium profiteren verschillende soorten watervogels van dit wisselend aanbod aan bodemdieren (Ysebaert et al., dit nummer).

Ten gevolge van al die biologische processen beïnvloedt hoogteligging ook onrechtstreeks de verspreiding van de bodemdieren.



## Literatuur

**Bouma, H. & P.M.J. Herman, 1998.** De invloed van fysische omgevingsfactoren op de vestiging, handhaving en groei van bodemdieren. Inzichten voor inrichting- en beheermaatregelen op basis van veld- en literatuuronderzoek, Rapport aan Rijkswaterstaat.

**Herman, P.M.J., J.J. Middelburg, J. Van De Koppel & C.H.R. Heip, 1999.** Ecology of estuarine macrobenthos. Adv. Ecol. Res. 29: 195-240.

**Seys, J., M. Vincx & P. Meire, 1999a.** Macrobenthos van de Zeeschelde, met bijzondere aandacht voor het voorkomen en de rol van Oligochaeta. Rapport Instituut voor Natuurbehoud 99.14, Brussel.

**Seys, J., M. Vincx & P. Meire, 1999b.** Spatial distribution of oligochaetes (Clitellata) in the tidal freshwater and brackish parts of the Schelde estuary (Belgium). Hydrobiologia 406: 119-132.

**Ysebaert, T., 2000.** Macrobenthos and waterbirds in the estuarine environment: spatio-temporal patterns at different scales. Communications of the Institute of Nature Conservations 16. Brussel, Belgium.

**Ysebaert, T. & P. Meire, 1999.** Macrobenthos of the Schelde estuary: predicting macrobenthic species responses in the estuarine environment: a statistical analysis of the Schelde estuary macrobenthos within the ECOFLAT project. Report Institute of Nature Conservation 99/19.

## Summary

### Benthic life in estuaries

Benthic life in estuaries has to deal with an environment that changes along different spatial and temporal scales. Along the longitudinal axis of the estuary, salinity, together with concomitant factors such as turbidity and primary production, will determine the occurrence of different macrobenthic communities. Along the cross-section of an estuary, it are the geomorphological entities (channel, undep subtidal, sandflats, mudflats) which will structure benthic life. Currents, sediment composition and benthic primary production all determine the occurrence of the macrobenthos, even at the small spatial scale. In this paper we give a short impression of how these factors are influencing macrobenthic life in the Schelde estuary.

Dr. T. Ysebaert

Instituut voor Natuurbehoud  
Kliniekstraat 25, B-1070 Brussel  
nu: Nederlands Instituut voor Oecologisch Onderzoek,  
Centrum voor Estuariene en Mariene Oecologie  
(NIOO-CEMO), Yerseke  
email: ysebaert@cemo.nioo.knaw.nl

Dr. P.M.J. Herman

Nederlands Instituut voor Oecologisch Onderzoek,  
Centrum voor Estuariene en Mariene Oecologie  
(NIOO-CEMO)  
Postbus 140  
NL-4400 AC Yerseke  
email: herman@cemo.nioo.knaw.nl

# De verborgen plantentuin op de

## Koen Sabbe & Jacco Kromkamp

Op het eerste gezicht lijken slikken en stranden, op een enkele pol Slijkgras of Zeekraal na, vegetatieloze vlakten, maar dit is slechts schijn. In de bovenste mm's van het sediment leven immers ontelbare fotosynthetische ééncelligen (of microfytobenthos). Hierdoor blijken estuaria belangrijke gebieden voor primaire productie te zijn, vergelijkbaar met de productie van een loofbos! In onze gematigde streken bestaat deze voor het blote oog verborgen plantentuin (MacIntyre et al., 1996) vooral uit diatomeeën (kiezelwieren), maar ook Cyanobacteriën (blauwwieren), Chlorophyta (groenwieren), dinoflagellaten (pantser-wieren) en Euglena's (oogdierjes) kunnen tijdelijk of lokaal talrijk zijn.

Veel diatomeeënsoorten, maar ook Euglena's, kruipen overdag bij laagwater uit de bovenste sedimentlagen omhoog om maximaal van het zonlicht te kunnen profiteren, en vormen dan met het blote oog zichtbare bruine of groene matten aan het sedimentoppervlak. Na eb trekken ze zich opnieuw terug in het sediment om aan opwerveling of begrazing door macrobenthos te ontsnappen (Sabbe & Vyverman, 1991). Als microfytobenthos onder constante condities in het lab wordt gebracht, blijft het deze "verticale migratie" een aantal dagen vertonen. Als eb valt tijdens de nacht komen ze niet naar boven. Dit wijst erop dat de migratie wordt gestuurd door twee afzonderlijke biologische klokken.

De matten vormen zich niet overal – de matvormende organismen behoren immers tot het epipelon, de vrijlevende fractie van het microfytobenthos. Populaties van deze organismen ontwikkelen zich slechts optimaal op relatief beschutte plaatsen, waar het sediment door slibaccumulatie meer fijnkorrelig is. Diatomeeën bewegen zich voort door de afscheiding van een soort slijm dat voornamelijk uit verschillende suikers bestaat. Daarnaast scheiden de algen in het licht diverse suikers uit. Deze suikers kitten de sedimentpartikels aan elkaar, zodat het microfytobenthos ook een belangrijke sediment-stabiliserende werking heeft. Dit is een mooi voorbeeld waarbij de ecologie van enkele soorten algen de morfologie van een geheel ecosysteem kan beïnvloeden.



**Navicula orthoneoides** Hustedt is een typische diatomee van zandstranden aan de monding van het Schelde estuarium.

### Zandbewoners

Op de meer blootgestelde locaties, waar tij en wind vrij spel hebben, bezinkt weinig slib en zijn de sedimenten zandiger. De gemeenschappen worden er vooral gedomineerd door organismen die aan zandkorrels vastgehecht zijn, het epipsammon. Andere soorten zijn min of meer beweeglijk en kunnen zich over het zandkorreloppervlak bewegen. Alhoewel epipsammische diatomeeën vaak heel wat talrijker zijn dan epipelische organismen (soms meer dan 10 miljoen cellen per gram sediment drooggewicht!), is hun bijdrage tot de totale biomassa en productie van intergetijdegebieden eerder beperkt, gezien hun kleine afmetingen en het feit dat ze vaak samen met hun substraat in diepere en dus donkere sedimentlagen vertoeven, zodat ze niet optimaal kunnen fotosynthetiseren.

### Klein maar productief!

De primaire productie van het microfytobenthos kan erg hoog zijn en is voor eenzelfde oppervlakte in bepaalde gevallen zelfs hoger dan de productie van het fytoplankton (Underwood & Kromkamp, 1999). Zo varieert de jaarlijkse primaire productie van fytoplankton in estuaria