

Vrijlevende mariene nematoden, ongekende bewoners van het zandstrand ecosysteem

Tom Gheskiere*, Steven Degraer & Magda Vincx

ABSTRACT:

Notwithstanding their high abundance and diversity in a variety of marine habitats, the nematofauna of sandy beaches is quite unknown. Most research on sandy beach nematodes deals with the nematodes as a single taxon within the meiofauna. This paper summarizes some general characteristics of meiofauna and free-living marine nematodes on sandy beaches (morphology, taxonomy, ecology, feeding strategy). Some details of the nematofauna from the beach of De Panne (Westhoek reserve) are given at the end.

• Inleiding

In tegenstelling tot rotskusten lijken zandstranden eerder biologische woestijnen die niet of nauwelijks leven bevatten. Niets is echter minder waar, zandstranden kunnen immers een zeer diverse infauna (benthos) herbergen. Het benthisch habitat van de zandstranden wordt hoofdzakelijk gekarakteriseerd door de gradiënt van het terrestrische naar het mariene milieu (supralittoraal, littoraal, sublittoraal) waarbij de vloedmerklijn de scherpe overgang vormt tussen beide systemen.

De benthische fauna wordt traditioneel opgesplitst in twee grote componenten: (1) *infauna* (*d*wz in de bodem) en *epi-en hyperfauna* (*d*wz op de bodem en in de onderste laag van de waterkolom). De infauna kan verder worden ingedeeld volgens grootteklasse, megafauna (cm-niveau), macrofauna (mm-niveau) en meiofauna (μ m-niveau). De term 'meiobenthos' werd in 1942 door MARE ingevoerd als: "*een verzameling van mobiele of hapto-sessiele benthische invertebraten te onderscheiden van het macrobenthos op basis van hun zeer kleine lichaamsgrootte*". Tegenwoordig wordt meiobenthos of meiofauna omschreven als 'alle meercellige organismen die door een 1-mm zeef vallen en weerhouden worden op een 38- μ m zeef'. Het is een uiterst diverse bodemcomponent (23 van de 34 phyla in het dierenrijk hebben vertegenwoordigers in deze component) van zowel zoete als mariene habitats. Tevens kan er een onderscheid gemaakt worden tussen permanente meiofauna (organismen die hun ganse leven in deze grootteklasse blijven) en temporele meiofauna (organismen die slechts een beperkte periode van hun levenscyclus in de meiofauna fractie aanwezig zijn), tot deze laatste behoren bijvoorbeeld larven van Bivalvia en Chironomida en postlarven van Gastropoda. Een typisch kenmerk van zandstrandmeiofauna is een voorkomen in plekken (E. patchy distribution). Deze wordt veroorzaakt door verschillende gradiënten (biotisch en abiotisch) op microschaal (Blome *et al.* 1999).

Benthische micro-algen bijvoorbeeld vormen een primaire voedselbron voor veel meiofaunataxa en wanneer voedsel verspreid voorkomt op het strand zal de meiofauna dit ook doen (COULL 1988). Ook het voorkomen van biogene structuren (*bijv.* kokers van Polychaeta) dragen bij tot het creëren van habitatheterogeniteit op microschaal en derhalve de 'patchiness'. Tot de permanente meiofauna van zandstranden behoren als voornaamste groepen: Nematoda (ringwormen), Harpacticoide Copepoda (roeipootkreeftjes), Turbellaria (platwormen), Ostracoda (mosselkreeftjes) en kleine interstitiële Polychaeta (borstelwormen). Sporadisch tot zeldzaam voorkomende groepen zijn onder andere: Kinorhyncha, Tardigrada, Halacaroida, Gastrotricha, Oligochaeta, Rotifera, Hydrozoa en Gnathostomulida (MCINTYRE 1969). Meiofaunadensiteiten op zandstranden kunnen oplopen tot 5000 ind/10cm² waarbij vrijlevende nematoden vrijwel steeds domineren (80-100%), meestal gevolgd door Harpacticoide Copepoda en Turbellaria. Op grofzandige en goed beluchte zandstranden kunnen soms Harpacticoide Copepoda domineren. Turbellaria domineren soms vaak in bepaalde, aan het getij gerelateerde, zones zoals de vloedmerklijn of net onder de MLWS. Hoogste densiteiten en diversiteiten van meiofauna wordt meestal waargenomen in de bovenste centimeters (0-5 cm) van de bodem. Echter, afhankelijk van de granulometrie van het zand, de percolatie en de luchtvoorziening in de bodem, kunnen bepaalde meiofauna taxa, maar hoofdzakelijk nematoden, tot 140 cm diep in de bodem teruggevonden worden (MCLACHLAN *et al.* 1977).

- **Ecologie van mariene nematoden**

De grootste fractie van het meiobenthos bestaat meestal uit Nematoda (GERLACH 1971). Deze vrijlevende mariene nematoden worden in verschillende ordo's van het Phylum Nematoda teruggevonden (Figuur 1). Het zijn kleine, meercellige pseudocoelomate wormachtige organismen met een relatief simpele bouw (Figuur 2) die in nagenoeg elk marien milieu (inclusief diepzee) kunnen teruggevonden worden. Nematoden leven in zachte sedimenten, hoofdzakelijk in de bovenste vijf centimeter, waarbij ze in nauw contact leven met het interstitiële water. Globaal gezien is hun diversiteit het hoogst in zandige sedimenten terwijl slibrijke sedimenten meestal een lagere diversiteit vertonen. Volgens MCLACHLAN *et al.* (1977) is 230 µm (medium zand) de optimale korrelgrootte voor nematoden.

Het hoge metabolisme gekoppeld aan de zeer grote dichtheden zorgt ervoor dat nematoden hoge productieniveaus halen wat hun aandeel in de totale koolstofinbreng in het bentisch systeem aanzienlijk maakt (tussen 3-30%, VRANKEN *et al.* 1986). Ze zijn zeer actief betrokken bij het hergebruiken van voedingsstoffen die op en in de bodem aanwezig zijn. Hierdoor worden deze nutriënten opnieuw ter beschikking van het milieu gesteld. Nematoden voeden zich voornamelijk met kleine ééncellige wiertjes, Bacteria, opgelost organisch materiaal en met andere Nematoda. De stelling dat nematofauna onbelangrijk is in de mariene voedselketen en dat de gemeenschappen enkel gestuurd worden door interne predatie (MCINTYRE 1971; MCINTYRE & MURISON 1973) werd

door recente studies weerlegd (COULL *et al.* 1989; COULL *et al.* 1995; AARNIO 2000; MENN 2002). Uit deze studies blijkt dat nematofauna wel degelijk een belangrijke rol speelt in het zogenaamde 'kleine voedselweb' (Bacteria-Protista-Meiofauna) en zelf gegeten wordt door juveniele vissen, garnalen en detritusetende macrofauna waarmee de koppeling naar zowel de epi-, hyper- als macrofauna is gelegd.

Dankzij hun algemene verspreiding in diverse types sedimenten en nauw contact met het interstitiële water, een spectrum van tolerante tot niet tolerante soorten voor bepaalde types vervuilingen en verstoringen, hun hoge densiteiten in kleine staalvolumes, snelle generatietijden en metabolische snelheden, spelen de vrijlevende mariene nematoden een belangrijke rol in de werking van het mariene ecosysteem (PLATT & WARWICK 1980; LAMBSHEAD 1986). Daarom kan de toestand en samenstelling van de meio- en nematofauna een beeld reflecteren van de 'algemene gezondheid' van het mariene bodemleven (KENNEDY & JACOBI 1999). Een belangrijk kenmerk van nematodenpopulaties, misschien zelfs het belangrijkste tot het begrijpen van hun ecologisch succes, is het grote aantal soorten dat kan gevonden worden in één enkel habitat. Tot op heden zijn ongeveer 4500 soorten mariene nematoden, behorende tot 450 genera, beschreven, maar veel meer dienen er nog ontdekt en beschreven te worden. Mede door deze hoge diversiteit (volgens LAMBSHEAD & BOUCHER 2003 is het phylum hyperdivers) en algemeen voorkomen zijn nematoden goede indicatoren om verschillende effecten (verstoringen, vervuiling, etc.) op de mariene omgeving te bestuderen (SANDULLI & DE NICOLA 1991). Ook de trofische diversiteit speelt zeker een rol in het ecologisch succes van de groep. Binnen de vrijlevende mariene nematoden worden, op basis van de buccale structuur (WIESER 1953), 4 verschillende voedingstypes (Figuur 3) aangeduid:

Groep 1A: *selectieve detrituseters*. Deze Nematoda hebben geen of een extreem kleine mondholte en er is derhalve een selectie voor uiterst kleine voedselpartikels (*bijv.* Bacteria). Het voedsel wordt verzameld door de zuigende werking van de oesophagus. Het voedsel is steeds zacht van aard. Grote en harde partikels worden nooit teruggevonden in de darm.

Groep 1B: *niet-selectieve detrituseters*. Deze Nematoda hebben een beker-, kegelvormige of cilindrische niet gewapende mondholte, groter dan bij type 1A. Het voedsel wordt vergaard door de zuigende werking van de oesophagus en de voorwaartse bewegingen van de lippen en het voorste gedeelte van de buccale holte. Het dieet bestaat vooral uit detritus maar ook grotere voedseldeeltjes (bijvoorbeeld diatomeeën) worden ingeslikt.

Groep 2A: *epistratumeters*. Deze Nematoda bezitten een licht gewapende (kleine tandjes of dentikels) mondholte. Het voedsel wordt van grotere oppervlakken

afgeschraapt of het voedselobject (bijvoorbeeld een diatomee) wordt doorboord (met buccale stekels) en het celvocht wordt opgezogen.

Groep 2B: predatoren en omnivoren. Deze Nematoda hebben een grote en krachtig bewapende buccale holte (grote dorsale en ventrale tanden, soms aangevuld met rijen van kleinere tandjes of dentikels). De prooidieren worden volledig ingeslikt ofwel doorboord en leeggezogen.

- **Bemonstering, extractie en determinatie van meiofauna**

Meiofauna wordt meestal bemonsterd met behulp van een perspex steekbuis (diameter 3.6cm, 10cm²) waarna het monster wordt gefixeerd in een warme, neutrale 4% formaldehyde-oplossing (deze oplossing zorgt ervoor dat nematoden zich niet opkrullen, wat de identificatie aanzienlijk makkelijker maakt). Extractie van het meiobenthos gebeurt met behulp van de Ludox-centrifugatiemethode (HEIP *et al.* 1985; VINCX 1996). Hierbij wordt het volledige staal over een 1-mm zeef gegoten. De fractie die door een 1-mm zeef gaat wordt vervolgens gedecanteerd. Dit gebeurt in een grote decanteerkan en met behulp van een krachtige waterstraal. Na enkele seconden, afhankelijk van de bezinkingssnelheid van de sedimentpartikels, wordt de bovenstaande waterlaag over een 38- μ m zeef gegoten. Na tienmaal te hebben gedecanteerd, wordt er driemaal gecentrifugeerd. Centrifugeran is het scheiden van partikels volgens hun densiteit. Hierbij maakt men gebruik van een vloeistof (Ludox HS 40) waarvan het soortelijk gewicht hoger ligt dan het soortelijk gewicht van meiobenthische organismen. Ludox HS 40 is een colloïdale oplossing van SiO₂ (een silicasol) en wordt met water aangelengd tot een dichtheid van 1.18 g/ml. In de centrifugeerbuizen wordt 2/3 Ludox en 1/3 sediment aangebracht en deze worden vervolgens gedurende 10 minuten gecentrifugeerd aan 3500 toeren/minuut. Na de centrifugatie wordt het supernatans, het meiobenthos (waarvan het soortelijk gewicht onder de 1.18 g/ml ligt), nogmaals, samen met water, over een 38- μ m zeef gegoten. Tenslotte kan het supernatans gefixeerd worden in een 4% formaldehyde-oplossing en gekleurd met 1% Bengaals Rose.

Vervolgens kan de fauna onder een stereomicroscop (25x – 50x) bestudeerd en geïdentificeerd worden op hoger taxonniveau. Om een representatief beeld te verkrijgen van de soortenrijkdom van de nematofauna, worden meestal 200 nematoden willekeurig uitgepikt en een via een alcohol/glycerine reeks gemonteerd in aluminium Cobb-preparaten. Deze Cobb-preparaten bieden het voordeel dat de Nematoda langs beide kanten kunnen geobserveerd worden (COBB 1917). Deze gemonteerde nematoden kunnen nadien met behulp van een 100x immersie-olie objectief tot op soortniveau geïdentificeerd worden. Hierbij wordt gemaakt van de 'pictorial genera key' van PLATT & WARWICK (1983) en de verschillende soortenmappen per genus.

• Meio-en nematofauna Belgische stranden

Meio-nematofauna onderzoek op Belgische zandstranden is pas gestart en dit staat in schril contrast tot de estuaria en subtidale milieus (a.o. de Westerschelde door SOETAERT *et al.* 1994, het Belgisch Continentaal Plat, door VINCX 1986). Reeds 735 mariene nematodensoorten werden tot nog toe waargenomen in de Zuidelijke Bocht van de Noordzee (HEIP *et al.* 1983).

Enkel van het ultra-dissipatieve, macrotidale strand van De Panne (voor het Westhoekreservaat) zijn al gegevens bekend (GHESKIERE *et al.* 2002, GHESKIERE *et al.* ingediend). Op dit strand werden tien hogere meiofauna taxa aangetroffen: Nematoda, Harpacticoida Copepoda, Turbellaria, Polychaeta, Gastrotricha, Tardigrada, Calanoida Copepoda, Oligochaeta, Ostracoda en Amphipoda. De totale meiofaunadensiteit steeg van het hoog- naar het laagstrand toe (van 56 tot 3581 ind/10cm²). De nematoden domineerden de meiofauna in alle bemonsterde stations tussen de MHWS en MLWS (tot 97% op het hoogstrand). In totaal werden in het totaal 89 soorten vrijlevende mariene nematoden waargenomen (waaronder 4 soorten nieuw voor de wetenschap!). Deze 89 soorten behoren tot 65 genera en 26 families. De hoogste diversiteit (34 ± 4 species) werd waargenomen rond het MT (Mid-Tidal) terwijl de hoogste densiteit werd waargenomen rond het MLWS. Dit patroon werd eveneens vastgesteld op het zandstrand van Sylt, één van de meest intens bestudeerde zandstranden in Europa. Als verklaring stellen ARMONIES & REISE (2000) dat rond het MT, optimale condities worden aangetroffen voor interstitiële organismen. Infauna zonering op zandstranden moet immers drie-dimensioneel gezien worden en wordt gestructureerd door twee componenten, een fysische-horizontale component (duur van onderdompeling door het getij en sediment stabiliteit) en een chemisch-verticale component (zuurstofconcentratie in de bodem). De combinatie van deze twee gradiënten creëert aldus een complexe matrix van levenscondities en als met gelijk belang hecht aan beide componenten worden optimale condities verwacht ergens rond het MT.

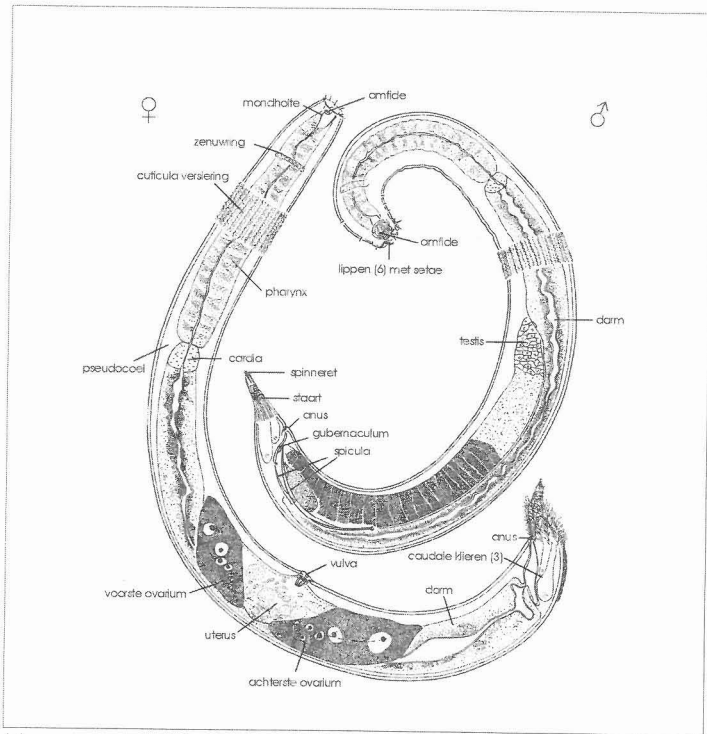
Na verschillende multivariate analyses bleek de nematofauna van het strand van De Panne gestructureerd te zijn in 4 soortenassociaties, duidelijk gerelateerd met de hoogte op het strand: **een hoogstrand** -, **een vloedmerklijn** -, **een midden littorale** - en **een laag littorale gemeenschap**. In elk van deze soortenassociaties domineerden de niet-selectieve detrituseters (1B) enkel in de vloedmerklijn gemeenschap werd een dominantie van epistratumeters vastgesteld. Deze epistratumeters schrapen voedsel af van de schelpenfracties die overvloedig aanwezig zijn in de vloedmerklijn. Waarschijnlijk bevatten deze schelpenfracties rijke bacteriëngemeenschappen onder invloed van de organische aanrijking (afbraak van aangespoelde wieren e.d.) geassocieerd met de vloedmerklijn. Figuur 4 toont de intertidale zonatie van de top 10 dominante nematodensoorten van het strand van De Panne. Hieruit blijkt dat bepaalde soorten enkel in een bepaalde zone van het getijdengebied kunnen teruggevonden worden (*bijv.* *Parachromadorita* nsp1. rond het MHWN), terwijl andere soorten (*bijv.*

Paracanthonchus thaumasius) in het hele intergetijdengebied kunnen aangetroffen worden.

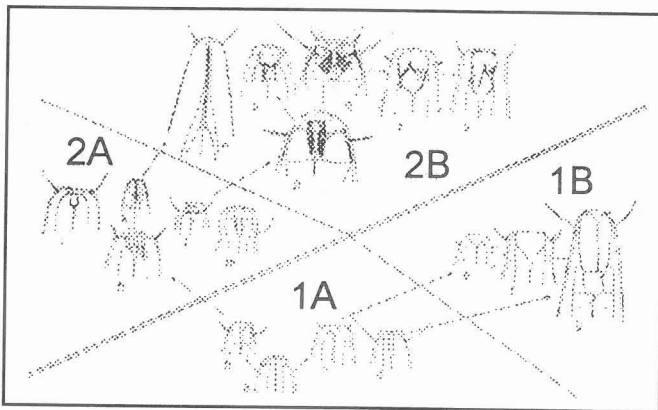
FIGUREN:

Phylum NEMATODA (Potts, 1932)		
Classis Enoplea		Classis Chromadorea
<i>Subclassis Enoplia</i>	<i>Subclassis Dorylaimia</i>	<i>Subclassis Chromadoria</i>
Ordo Enoplida*	Ordo Trichinellida	Ordo Rhabditida*
Ordo Triplonchida	Ordo Mononchia	Ordo Plectida
	Ordo Mermithida	Ordo Aerolaimida*
	Ordo Dorylaimida	Ordo Monhysterida*
		Ordo Desmodorida*
		Ordo Chromadorida*

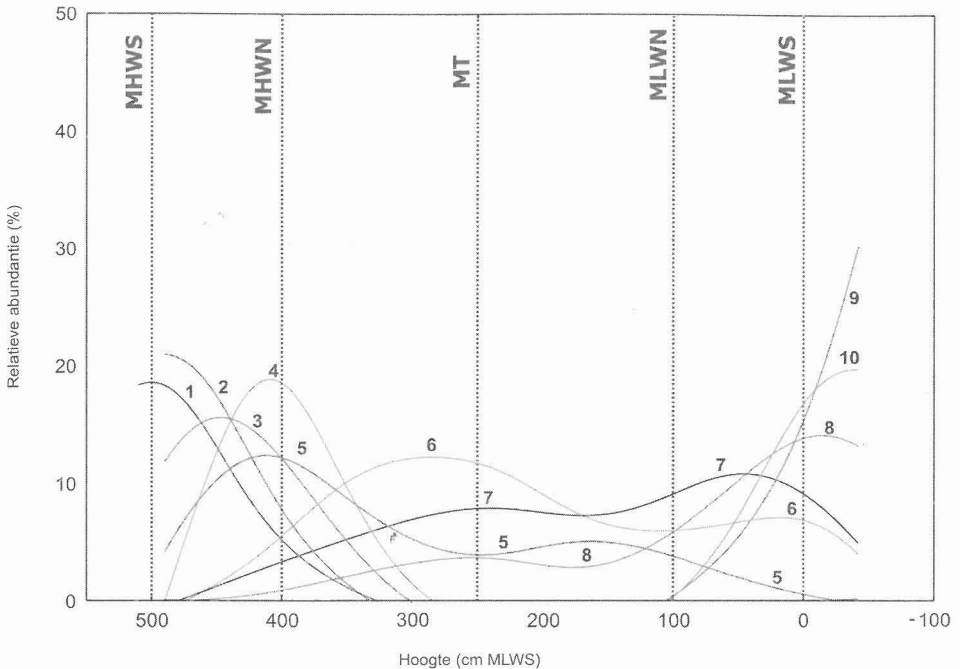
Figuur 1: Classificatie van het phylum Nematoda op basis van SSU rDNA-analyse (naar DE LEY & BLAXTER 2002), orden met mariene vertegenwoordigers (*)



Figuur 2: Algemene morfologie van de Nematoda (*Richtersia coomansi* SOETAERT & VINCX 1987)



Figuur 3: Voedingstypes mariene nematoden (naar WIESER 1953)



Figuur 4: Intertidale distributie van de top 10 dominante nematoden soorten van het strand van De Panne: (1) *Axonolaimus helgolandicus*, (2) *Pelioiditis marina*, (3) *Daptonema* nsp.1, (4) *Parachromadorita* nsp.1, (5) *Enoplolaimus litoralis*, (6) *Oncholaimellus calvadosicus*, (7) *Paracanthoichus thaumasius*, (8) *Daptonema normandicum*, (9) *Cyartonea elegans* en (10) *Odontophora rectangula*.

REFERENTIES

- ARMONIES, W., & K. REISE, 2000. Faunal diversity across a sandy shore. *Marine Ecology Progress Series*, 196 : 49-57.
- ARNIO, K., 2000. Experimental evidence of predation by juvenile flounder, *Platichthys flesus*, on a shallow water meiobenthic community. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 246 : 125-138.
- BLOME, D., U. SCHLEIER & K.H. VON BERNEM, 1999. Analysis of the small-scale spatial patterns of free-living marine nematodes from tidal flats in the East Frisian Wadden Sea. *Marine Biology*, 133: 717-726
- COBB, N.A., 1917. Notes on Nemas. *Contributions To A Science Of Nematology*, 5 : 117-128.

- COULL, B.C., J.G. GREENWOOD, D.R. FIELDER & B.A. COULL, 1989. Subtropical Australian juvenile fish eat meiofauna: experiments with winter whiting *Sillago maculata* and observations on other species. *Marine Ecology Progress Series*, 12 : 513-519.
- COULL B.C., M.A. PALMER, & P.E. MYERS, 1989. Controls on the vertical distribution of meiobenthos in mud: field and flume studies with juvenile fish. *Marine Ecology Progress Series*, 55 : 133-139.
- COULL, B.S., 1988. Ecology of the marine meiofauna. In: Higgings RP & Thiel H (Eds.) *Introduction to the study of meiofauna* Washington DC, USA: Smithsonian Institute Press, 297-330.
- DE LEY, P., & M. BLAXTER, 2002. Systematic Position and Phylogeny. IN: "Biology of nematodes" (DL Lee, Ed.), London Harvard Academic Press 30pp.
- GERLACH, S.A., 1971. On the importance of marine meiofauna for benthos communities. *Oecologia*, 6 : 176-190.
- GHESKIERE, T., E. HOSTE, L. KOTWICKI, S. DEGRAER, J. VANAUVERBEKE & M. VINCX, 2002. The sandy beach meiofauna and free-living nematodes from De Panne (Belgium) *Bulletin of the Royal Belgian Institute of Natural Sciences, Biology Suppl.*, 72 : 53-57.
- HEIP, C., R. HERMAN & M. VINCX, 1983. Subtidal meiofauna of the North Sea : a review. *Biologisch Jaarboek Dodonaea*, 51 : 116-170.
- HEIP, C., M. VINCX & G. VRANKEN, 1985. The ecology of marine nematodes. *Oceanographic and Marine Biology Annual Review*, 23 : 399-489.
- KENNEDY, A.D., & C.A. JACOBI, 1999. Biological indicators of marine environmental health: meiofauna a neglected benthic component? *Environmental Monitoring and Assessment*, 54 : 47-68.
- LAMBSHEAD, P.J.D., 1986. Sub-catastrophic sewage and industrial waste contamination as revealed by marine nematode faunal analysis. *Marine Ecology Progress Series*, 29: 247-260.
- LAMBSHEAD, P.J.D., & G. BOUCHER, 2003. Marine nematode deep-sea biodiversity - hyperdiverse or hype? *Journal of Biogeography*, 30 : 475-485.
- MARE M.F., 1942. A study of a marine benthic community with special reference to micro-organisms. *Journal of the Marine Biology Association of the United Kingdom*, 25 : 517-554.
- MCINTYRE A.D., & D.J. MURISON, 1973. The meiofauna of a flatfish nursery ground. *Journal of the Marine Biology Association of the United Kingdom*, 53 : 93-118.
- MCINTYRE A.D., 1971. Control factors on meiofauna populations. *Thalassia Jugoslavica*; 7 : 209-215.
- MCINTYRE, A.D., 1969. Ecology of the marine meiobenthos. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 44 : 245-290.
- MCLACHLAN, A., T. ERASMUS & J.P. FURSTENBERG, 1977. Migrations of sandy beach meiofauna. *Zoologica Africana*, 12 : 257-277.
- MENN, I., 2002. Beach morphology and food web structure: comparison of an eroding and accreting sandy shore in the North Sea. *Helgoländer Meeresuntersuchungen*, 56 : 177-189.
- PLATT, H.M., & R.M. WARWICK, 1980. The significance of free-living nematodes to the littoral Ecosystem. In: Price JH, Irvine DEG, Farnham WF (Eds.) *The Shore Environment, Vol. 2, Ecosystems*. Academic Press, London and New York. 729-759.
- PLATT, H.M., & R.M. WARWICK, 1983. Free-living Marine Nematodes part I: British Enoplids. *Synopses of the British Fauna*, 28 : 308 pp.
- SANDULI, R., & M. DE NICOLA, 1991. Responses of meiobenthic communities along a gradient of sewage pollution. *Marine Pollution Bulletin*, 22 : 463-467.

- SOETAERT, K. & M. VINCX, 1987. Six new Richtersia species (Nematoda – Selachinematidae) from the Mediterranean Sea. *Zoologica Scripta*, 16 : 125-142.
- VINCX, M., 1986. Free-living marine nematodes from the Southern Bight of the North Sea. Doctoraatsthesis, RUG : 618 pp.
- SOETAERT, K., M. VINCX, J. WITTOECK, M. TULKENS & D. VAN GANSBEKE, 1994. Spatial patterns of Westerschelde meiobenthos. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 39 : 367-388.
- VINCX, M., 1996. Meiofauna in marine and freshwater sediments. In: Hall GS (ed.) *Methods for the examination of organismal diversity in soils and sediments*, 187-195.
- VRANCKEN, G., P.M.J. HERMAN, M. VINCX & C. HEIP, 1986. A re-evaluation of marine nematode productivity. *Hydrobiologia*, 135 : 193-196.
- WIESER, W., 1953. Die beziehung zwischen mundhöhlengestalt, ernährungsweise und vorkommen bei freilebenden marinen nematoden. *Arkiv für Zoology*, 4 : 439-483.

Universiteit Gent

Sectie Mariene Biologie

Krijgslaan 281-S8

B-9000 GENT

* tom.gheskiere@UGent.be