

Fytoplankton en microfytobenthos in de Waddenzee

Katja Philippart,
Jacco Kromkamp &
Peter Herman

De bovengrens van de draagkracht van de Waddenzee voor bodemdieren, vissen en vogels wordt bepaald door primaire productie door microalgen op het wad en in het water. Ondanks hun belangrijke rol is er nog vrij weinig bekend over de variatie in het voorkomen van microalgen in ruimte en tijd, en de mate waarin de energie wordt doorgesluisd naar de grazers. Door de inzet van recent ontwikkelde technieken, waaronder automatische meetapparatuur en satellietopnamen, wordt nu een inhaalslag gemaakt.

Het belang van microalgen voor de Waddenzee

De draagkracht van de Waddenzee voor individuele soorten of gemeenschappen is sterk afhankelijk van primaire productie, het proces waarin microscopische algen de energie van zonlicht gebruiken voor de vorming van biomassa uit CO₂, water en voedingsstoffen. Via een keten van eten-en-gegeten-woorden wordt dit voedsel doorgesluisd naar de hogere trofische niveaus. Het fytoplankton (microalgen in het water) is belangrijk voedsel voor het zoöplankton in het water en voor de filterende wormen en schelpdieren die op de wadbodem leven. Het microfytobenthos (microalgen op de wadplaten) wordt begraasd door verschillende soorten wormen, schelpdieren, vissen zoals Harders (*Chelon labrosus*) en zelfs door vogels waaronder de Bergeend (*Tadorna tadorna*).

Als gevolg van een zeer beperkt aantal metingen en het gebruik van verschillende meettechnieken kan de primaire productie slechts voor delen van de Waddenzee grof geschat worden. De jaarlijkse primaire productie van microalgen in de westelijke Waddenzee bedraagt ruwweg 300 gram

koolstof per m² (van Beusekom et al., 1999; Philippart & Epping, 2010). Omdat de productie van microfytobenthos in dezelfde orde van grootte ligt als die van het fytoplankton (Kromkamp et al., 2006), hangt de bijdrage van microfytobenthos aan de totale productie vooral af van het relatieve oppervlak van de droogvallende wadplaten. In het meest westelijke deel van de Waddenzee, een gebied met relatief weinig wadplaten, draagt het microfytobenthos minder dan 20% bij aan de totale jaarlijkse primaire productie (Philippart & Cadée, 2000). Voor een aantal gebieden met veel droogvallende wadplaten in de noordelijke Waddenzee wordt geschat dat deze bijdrage 60% tot 70% bedraagt (van Beusekom et al., 1999; Baird et al., 2004). Naast de hoogte van primaire productiviteit door de microalgen is ook de efficiëntie van voedseloverdracht tussen de opeenvolgende trofische niveaus bepalend voor de draagkracht van de Waddenzee. Ondanks de grote variatie in groeiomstandigheden in verschillende estuaria in de wereld blijkt er toch een vrij eenduidig verband tussen de biomassa van bodemdieren en de hoeveelheid primaire productie

te bestaan (fig. 1). Hoeveel van de door de microalgen vastgelegde energie wordt doorgesluisd naar de hogere trofische niveaus hangt niet alleen van de hoeveelheid primaire productie af, maar ook van de soortensamenstelling van de microalgen (Cloern, 2001) en de synchronisatie tussen algenbloei en graasdruk (Nakazawa & Doi, 2011).

Groepsgedrag bij microalgen

De microalgen bestaan uit verschillende taxonomische groepen, waaronder flagellaten, kiezelwieren en blauwalgen. Pelagische flagellaten zoeken al zwemmend de meest ideale lichtomstandigheden op. Kiezelwieren hebben kiezelzuur (SiO₂) nodig om te kunnen groeien en turbulent water om niet naar de bodem te zakken. Die omstandigheden zijn vooral in de lente aanwezig. De kiezelwieren halen dan hoge groeisnelheden en domineren in het plankton. Blauwalgen zijn een belangrijk onderdeel van de kleinste groep van het fytoplankton en soms van het microfytobenthos. Sommige van de benthische blauwwieren hebben de mogelijkheid om stikstofgas uit de lucht te fixeren, waardoor ze het systeem kunnen verrijken met organische stikstofverbindingen (natuurlijke stikstofbemesting).

Benthische kiezelwieren bevinden zich tijdens hoogwater in het sediment. Zodra de wadplaat droogvalt, kruipen ze naar het oppervlak en kunnen ze het sediment

Tabel 1. Betekenis van veel gebruikte termen in studies naar microalgen

Term	Betekenis
Benthische algen	Microalgen die voornamelijk op de wadplaten leven
Blauwalgen	(Cyano-)bacteriën die fotosynthese toepassen om te kunnen leven
Cysten	Overlevingsstructuren van dinoflagellaten gemaakt na geslachtelijke voortplanting of onder ongunstige omstandigheden
Diatomeeën	Synoniem van kiezelwieren
Dinoflagellaten	Specifieke groep van flagellaten
EPS	'extracellular polymeric substances', organisch materiaal dat wordt afgescheiden door benthische algen
Flagellaten	Microalgen die kunnen zwemmen omdat ze één of meerdere zweepstaarten bezitten
Fytoplankton	Microalgen die voornamelijk in het water leven
Kiezelwieren	Microalgen met een extern skelet van kiezel (siliciumdioxide, SiO ₂)
Microfytobenthos	Synoniem van benthische algen
Pelagische algen	Synoniem van fytoplankton

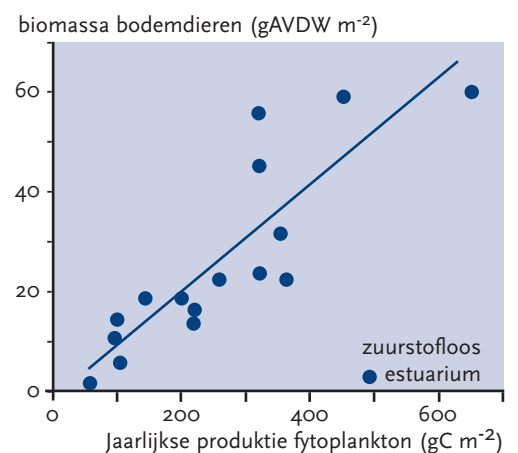


Fig. 1. Relatie tussen primaire productie en de biomassa van bodemdieren in estuaria (Herman et al., 1999; Kemp et al., 2005).

bruin kleuren (foto 1). Dit gedrag lijkt gestuurd door lichtomstandigheden, omdat ze niet naar boven kruipen als het 's nachts laagwater is. Maar aangezien ze de migratiebewegingen tijdens de dag een aantal dagen volhouden in volledige duisternis en in afwezigheid van een getijritme, lijkt er bovendien sprake van een interne klok.

Tijdens hun verticale migratie scheiden benthische kiezelwieren organisch materiaal (EPS) uit dat de zandkorrels aan elkaar plakt. Ook als er teveel licht is, doen de algen dit. Dit 'stabiliseren' van het sediment door EPS gaat, vooral in de zomer, de erosie van wadplaten tegen. Daarnaast 'vangt' het EPS deeltjes uit de waterkolom waardoor de wadplaten ophogen en de waterkolom helderder wordt. Dit laatste stimuleert de primaire productie van het fytoplankton en, tijdens hoogwater, van de niet-migrerende algen op de wadplaten.

Interacties tussen fytoplankton en microfytobenthos

Algen hebben zich aangepast aan hun omgeving en hun levensstijl is vaak af te lezen aan hun morfologie. Maar het onderscheid tussen microfytobenthos en fytoplankton is niet altijd zo duidelijk. Tijdens rustige perioden of kentering kunnen pelagische algen bezinken, waarbij vooral de grotere algen deel gaan uitmaken van het microfytobenthos. Anderzijds kan turbulentie, veroorzaakt door een sterke getijstroom of een storm, behalve de bezonken pelagische algen ook bodemalgen in suspensie brengen. Die worden dan tijdelijk onderdeel van het fytoplankton.

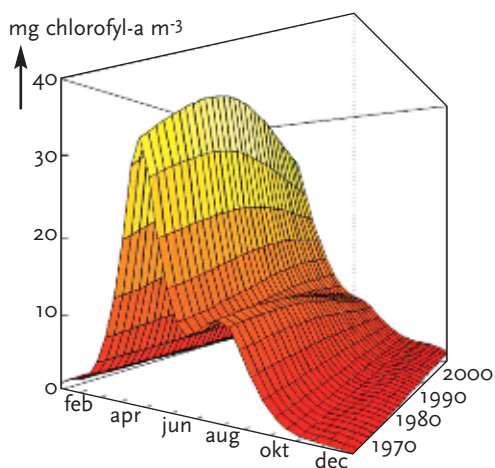
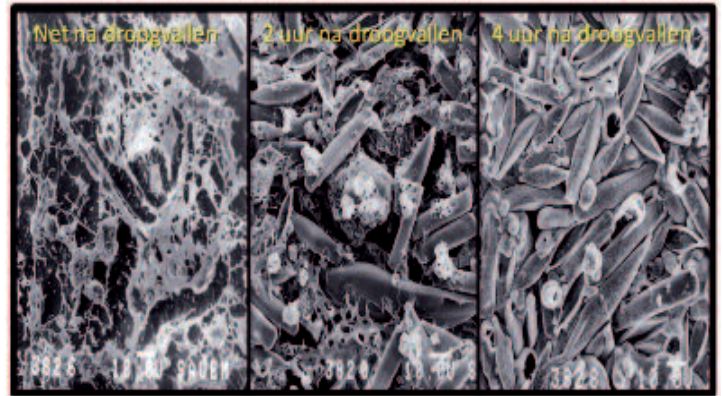


Fig. 2. Langjarige veranderingen in biomassa van het fytoplankton, zoals gemeten in het Marsdiep (Philippart et al., 2010).

Foto 1. Tijdens hoogwater is er nauwelijks een kiezelwier op de wadplaat te zien (links), twee uur na laagwater zitten er al veel diatomeeën aan het oppervlak (midden) en vier uur na laagwater is er bijna geen sediment meer zichtbaar (rechts). Het wit op de foto's is opgedroogd EPS (foto's: David Paterson).



Als nutriënten beperkend zijn, zoals fosfaat in het voorjaar in het westelijke deel van de Waddenzee, zou er een competitie kunnen zijn om nutriënten tussen fytoplankton en microfytobenthos. Aangezien veel nutriënten via de bodem worden teruggeleverd aan de waterkolom bestaat de reële mogelijkheid dat de algen op de bodem een soort filter vormen voor deze nutriënten, omdat ze er als eerste bij kunnen. Als dat zo is, dan zou de bijdrage aan de primaire productie van de benthische algen relatief groter kunnen worden, omdat ze door het wegvangen van de nutriënten de primaire productie van het fytoplankton nadelig kunnen beïnvloeden.

Langjarige veranderingen

Rond de tachtiger jaren van de vorige eeuw nam in het Marsdiep de biomassa van het fytoplankton tijdens de voorjaarsbloei toe en vervolgens weer af, terwijl de najaarsbloei in die tijd langzaam is vervaagd (fig. 2). De soortensamenstelling van het fytoplankton veranderde vrij plotseling tussen 1977 en 1978, en vervolgens weer tussen 1987 en 1988 (Philippart et al., 2007). Sinds enkele jaren is er een nieuwe soort *Mediopyxis helysia* (foto 2) bijgekomen, die inmiddels tijdens de voorjaarsbloei een groot aandeel van het biovolume vertegenwoordigt. Van langjarige veranderingen in het microfytobenthos is nog minder bekend dan van het fytoplankton, behalve dat de productie is verdubbeld aan het eind van de jaren zeventig (Cadée, 1984).

Primaire productie wordt beperkt door licht en nutriënten. Lichtbeperking wordt bepaald door de hoeveelheid zonlicht dat op het wateroppervlak valt en de troebelheid van het water als gevolg van sedimentatie, resuspensie en transport van slib (Herman et al., 2009). Essentiële nutriënten, stikstof en fosfor voor alle primaire producenten en kiezelzuur voor kiezelwieren, worden in de weefsels van de primaire producenten in min of meer vaststaande

verhoudingen ingebouwd. Wanneer de verhoudingen van de nutriënten in het water niet overeenkomen met de verhoudingen waarmee ze worden ingebouwd, zal één van de nutriënten worden uitgeput en wordt de algengroei door dit nutriënt beperkt.

Licht is vooral beperkend voor primaire productie vanaf de herfst tot aan het voorjaar (Loebl et al., 2009); nutriëntenbeperking treedt vanaf het late voorjaar op. Na een sterke toename van de aanvoer van nutriënten in de zeventiger jaren was stikstof het meest beperkend voor de algengroei gedurende de tachtiger jaren. Omdat de toevoer van fosfor naar de westelijke Waddenzee sterker is afgenomen dan de toevoer van stikstof is sinds het eind van de tachtiger jaren vooral fosfor sterker beperkend geworden (Philippart et al., 2007). Doordat niet alle fytoplanktonsoorten precies dezelfde verhoudingen van nutriënten nodig hebben, zal de soortensamenstelling van het fytoplankton anders zijn naargelang welk nutriënt beperkend is (Herman et al., 2009). De plotselinge veranderingen in soortensamenstelling vielen dan ook samen met sterke veranderingen in de verhoudingen in de toevoer van nutriënten naar de Waddenzee (Philippart et al., 2007).

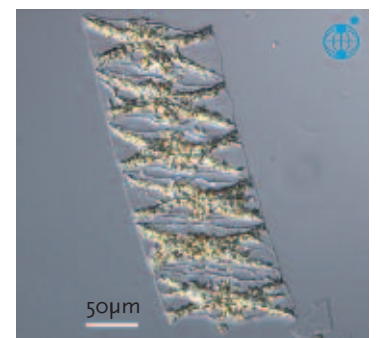


Foto 2. Het kiezelwier *Mediopyxis helysia*, een nieuwkomer in de Waddenzee (foto: Alexandra Kraberg; planktonnet.awi.de).

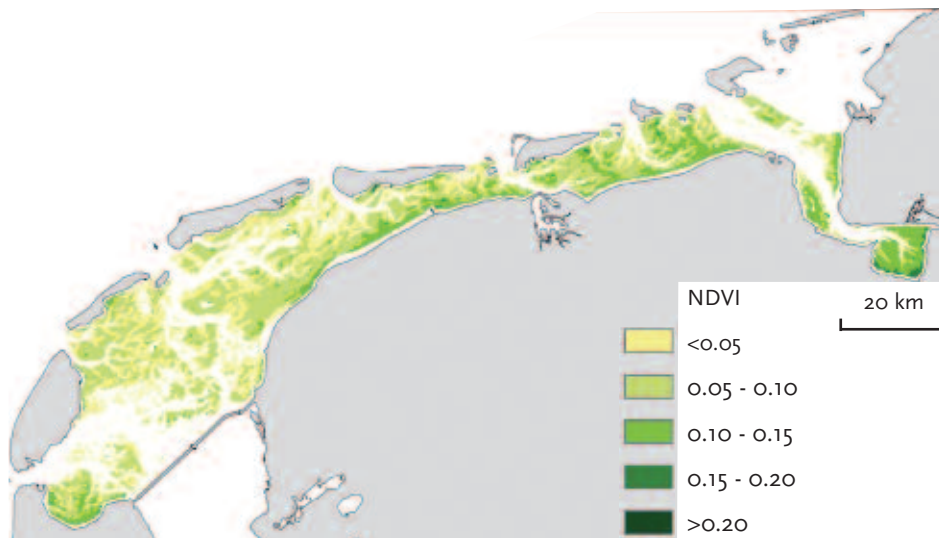


Fig. 3. Ruimtelijke variatie in langjarig gemiddelden van een met behulp van een satelliet bepaalde vegetatie index (NDVI; Normalized Difference Vegetation Index) van microfytobenthos op de wadplaten van de Nederlandse Waddenzee (van der Wal et al., 2010).

Voor grazers is niet alleen de hoeveelheid primaire productie van belang, maar ook de soortensamenstelling van de microalgen. Niet alle algen hebben immers dezelfde voedingswaarde. Of een alg al dan niet goed voedsel is voor een grazer, is gerelateerd aan de grootte, toxiciteit en biochemische samenstelling van de alg. Met name de samenstelling van de (onverzadigde) vetzuren is belangrijk (Dijkman & Kromkamp, 2006). Het type beperking (nutriënten of licht; welk nutriënt) kan sterke invloed uitoefenen op de soortensamenstelling en dus op de voedingswaarde van de algen, en daarmee op de draagkracht van de Waddenzee. Veranderingen in type en hoeveelheid grazers zijn daarom niet alleen gerelateerd aan de biomassa maar ook aan de soortensamenstelling van de microalgen.

Relevante tijd- en ruimteschalen in de algendynamiek

Onder gunstige groeiomstandigheden (temperatuur, licht en nutriënten) kan een algenpopulatie als gevolg van celdelingen zich binnen een halve dag verdubbelen. Zo is in de Oosterschelde waargenomen dat de verdubbelingstijd van het fytoplankton toenam van een week in het vroege voorjaar tot minder dan een dag in de zomer (Kromkamp, eigen waarneming). De hoge groeisnelheid in de zomer was mede te danken aan een snelle mineralisatie van nutriënten als gevolg van graas door schelpdieren.

Dat seizoenen grote invloed op de dynamiek in algenpopulaties hebben is bekend, maar veel is nog onduidelijk over de overleving tijdens de winter. Sommige pelagische algen vormen in het najaar speciale overlevingsstructuren (cysten) die naar de bodem zakken; andere algen vormen 'ruststadia' waarbij de cellen morfologisch niet te onderscheiden zijn van actieve cellen.

Verwacht wordt dat overlevingsstrategieën een grote invloed hebben op de soortensamenstelling van de microalgen en daarmee op de primaire productie, maar hier zijn nog weinig veldmetingen aan verricht. De biomassa van microfytobenthos is relatief hoog in gebieden met een hoog slibgehalte en een lange droogvaltijd (fig. 3), en de seizoensdynamiek hangt samen met weersomstandigheden en waterkwaliteit (van der Wal et al., 2010). Langjarige variatie in bodemalgen verliep synchroon in een aantal Nederlandse estuaria, maar niet met die aan de Engelse oostkust. De synchronisatie bleek gedreven door wind en golven, en die zijn anders op westelijke dan oostelijke kusten van de Noordzee. Harde wind leidt tot lagere biomassa's als gevolg van resuspensie van de algen of een kortere droogvaltijd.

Toekomstig onderzoek

Een goede kwantificering van processen van primaire productie, import en export van organisch materiaal, relatie met licht (slib) en met nutriënten is essentieel voor de studie van de Waddenzee als dynamisch systeem. De relatie tussen primaire productie en consumptie door herbivoren is tevens van groot belang. Voor de beoogde verbetering van kennis is een combinatie van monitoring, modellering en experimentele studies nodig. Basisonderzoek van nutriënten, chlorofyl (bladgroen), organisch materiaal en slib moet worden gekoppeld aan metingen van primaire productie door fytoplankton en microfytobenthos. Tevens is experimenteel onderzoek naar de stimulerende en beperkende factoren voor de productie noodzakelijk. Omdat 'microalgen' en 'grazers' niet als één geheel kunnen worden beschouwd, moet daarbij ook aandacht worden geschonken aan de soorten en hun soort-specifieke kenmerken (Herman et al., 2009).

Veel van de pelagische monitoringprogramma's in de Waddenzee werken met een meetfrequentie van 1x tot 2x per maand. Dit leidt tijdens het groeiseizoen tot 'onderbemonstering' van fytoplankton, waardoor veranderingen in de patronen van de algendynamiek onopgemerkt blijven en veranderingen in het functioneren van het voedselweb onverklaard. Hoogfrequente metingen kunnen worden uitgevoerd met geautomatiseerde apparatuur (foto 3). Zo is het al goed mogelijk om groeiomstandigheden (licht, temperatuur, zoutgehalte, troebelheid) continue te meten en de biomassa van microalgen (fluorometers, radiometers) te schatten. Het geautomatiseerd meten van primaire productie is echter een stuk moeilijker. Tegenwoordig zijn er optische technieken beschikbaar die de fotosyntheseactiviteit van het fytoplankton meten, waaronder de veelbelovende FRR (Fast Repetition Rate) fluorometer.

Om te weten hoe representatief lokale waarnemingen zijn voor de hele Waddenzee moeten metingen worden uitgevoerd op diverse locaties. Dit kan door handmatige en continue metingen vanaf meetpalen en schepen te combineren met 'remote sensing' opnamen vanaf vliegtuigen en satellieten. Een aantal onderzoeksprojecten (uitgevoerd door het NIOZ, het IVM en het ITC), richt zich op de mogelijkheden van deze monitoringstechnieken om een goed beeld te krijgen van de ruimtelijk-temporele variatie in primaire productie door microalgen in de Nederlandse kustwateren waaronder de Waddenzee. Hiermee hopen we tot een beter begrip van de rol van microalgen in het voedselweb en daarmee de draagkracht van de Waddenzee te komen.

Literatuur

- Baird, D., H. Asmus & R. Asmus, 2004. Energy flow of a boreal intertidal ecosystem, the Sylt-Rømø Bight. *Marine Ecology Progress Series* 279: 45–61.
- Beusekom, J.E.E. van, U.H. Brockmann, K.J. Hesse, W. Hickel, K. Poremba & U. Tillmann, 1999. The importance of sediments in the transformation and turnover of nutrients and organic matter in the Wadden Sea and German

Bight. *German Journal of Hydrography* 51: 245-266.

Cadée, G.C., 1984. Has input of organic matter increased during the last decades? In: The role of organic matter in the Wadden Sea. Netherlands Institute for Sea Research Publication Series 10: 71-82.

Cloern, J.E., 2001. Our evolving conceptual model of the coastal eutrophication problem. *Marine Ecology Progress Series* 210: 223-253.

Dijkman, N.A. & J.C. Kromkamp, 2006. Phospholipid-derived fatty acids as chemotaxonomic markers for phytoplankton: application for inferring phytoplankton composition. *Marine Ecology Progress Series* 324: 113-125.

Herman, P.M.J., J.J. Middelburg, J. van de Koppel & C.H.R. Heip, 1999. The ecology of estuarine macrobenthos. *Advances in Ecological Research* 29: 195-240.

Herman, P.M.J., V.N. de Jonge, N. Dankers, B.J. Ens, W.J. Wolff, B. Brinkman, M. Baptist, M.A. van Leeuwe, J.P. Bakker, C.J.M. Philippart, J. Kromkamp, J. van Beusekom, M. van Katwijk, T. Piersma, H.W. van der Veer, E.J. Lammerts, A.P. Oost, J. van der Meer, H.J. Lindeboom, H. Olf & G. Jansen, 2009. (Natuur)behoud in een veranderende wereld. Position Paper Waddenacademie, Leeuwarden.

Kemp, W.M., W.R. Boynton, J.E. Adolf, D.F. Boesch, W.C. Boicourt, G. Brush, J.C. Cornwell, T.R. Fisher, P.M. Gilbert, J.D. Hagy, L. W. Harding, D.G. Kimmel, W.D. Miller, R.I.E. Newell, M.R. Roman, E.M. Smith & J.C. Stevenson, 2005. Eutrophication of Chesapeake Bay: historical trends and ecological interactions. *Marine*

Ecology Progress Series 303: 1-29.

Kromkamp, J.C., J.F.C. de Brouwer, G.F. Blanchard, R.M. Forster & V. Creach, 2006. Functioning of microphytobenthos in estuaries. Edita, Amsterdam, the Netherlands.

Loebl, M., F. Colijn, J.E.E. van Beusekom, J.G. Baretta-Bekker, C. Lancelot, C.J.M. Philippart, V. Rousseau & K.H. Wiltshire, 2009. Recent patterns in potential phytoplankton limitation along the Northwest European continental coast. *Journal of Sea Research* 61: 34-43.

Nakazawa, T. & H. Doi, 2011. A perspective on match/mismatch of phenology in community contexts. *Oikos* (doi: 10.1111/j.1600-0706.2011.20171.x).

Philippart, C.J.M. & G.C. Cadée, 2000. Was total primary production in the western Wadden Sea stimulated by nitrogen loading? *Helgoland Marine Research* 54: 55-62.

Philippart, C.J.M., J.J. Beukema, G.C. Cadée, R. Dekker, P.W. Goedhart, J.M. van Iperen, M.F. Leopold & P.M.J. Herman, 2007. Impacts of nutrient reduction on coastal communities. *Ecosystems* 10: 95-118.

Philippart, C.J.M., J.M. van Iperen & G.C. Cadée, 2010. Long-term field observations on seasonality in chlorophyll-a concentrations in a shallow coastal marine ecosystem, the Wadden Sea. *Estuaries and Coasts* 33: 286-294.

Philippart, C.J.M. & H.G. Epping, 2010. The Wadden Sea, a coastal system under continuous change. In: M.J. Kennish & H.W. Paerl (Eds). *Coastal Lagoons: Critical Habitats of Environmental Change*. CRC Press - Marine Science Book Series: 399-431.

Wal, D. van der, A. Wielemaker-van den Dool & P.M.J. Herman, 2010. Spatial synchrony in intertidal benthic algal biomass in temperate coastal and estuarine ecosystems. *Ecosystems* 13: 338-351.

Summary

Primary producers of the Wadden Sea

In shallow seas, such as the Wadden Sea, phytoplankton and microphytobenthos are at the base of the food chain and are the source of food for most other marine organisms. Statistical analyses of long-term field observations indicate that changes in nutrient loads were followed by changes in biomass, in species composition, and in the productivity of phytoplankton. The spatially and temporally scattered observations to date on primary production and biomass of higher trophic levels suggest that the carrying capacity of coastal ecosystems, such as the Wadden Sea, is largely under bottom-up control. Despite the eminent role of primary production in setting the upper bound to the carrying capacity of the Wadden Sea, consistent measurements of pelagic primary production are limited to a single station only, whereas data on benthic primary production are virtually lacking. The present development and deployment of new techniques, including automated equipment and satellite images, is expected to quickly enhance our knowledge on variation and underlying causes of primary productivity in time and space.

Dankwoord

Wij zijn veel dank verschuldigd aan Gerhard Cadée, die in zeventiger jaren is gestart met langjarige observaties van fytoplankton en dit decennia lang heeft volgehouden. Het huidige onderzoek naar primaire productie in de Waddenzee wordt uitgevoerd in het kader van het 'IN PLACE' en het 'P REDUCE' project, beide gefinancierd door het NWO-ZKO programma 'Veranderende draagkracht van de Nederlandse kustzone', met een bijdrage van Rijkswaterstaat.

Dr. C.J.M. Philippart^a, Dr. J.C. Kromkamp^b & Prof.dr. P.M.J. Herman^c

Koninklijk Nederlands Instituut voor Zeeonderzoek

^a Afdeling Mariene Ecologie, Postbus 59, NL 1790 AB Den Burg, Katja.Philippart@nioz.nl

^b Afdeling Mariene Microbiologie, Postbus 140, NL 4400 AC Yerseke, Jacco.Kromkamp@nioz.nl

^c Afdeling Ruimtelijke Ecologie, Postbus 140, NL 4400 AC Yerseke, Peter.Herman@nioz.nl

Foto 3. Plaatsing van de 'IN PLACE' meetpaal op het Balgzand in mei 2011. Door de automatische meetapparatuur is het mogelijk om continue de biomassa en primaire productie van fytoplankton en microfytobenthos te volgen, inclusief een aantal factoren die hieraan ten grondslag liggen waaronder invallend zonlicht, temperatuur, troebelheid van het water en begrazing door schelpdieren (foto: Rob Buiters).

