

University of Groningen

## The structure of marine benthic food webs

van Oevelen, Johannes

**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:*

2006

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

*Citation for published version (APA):*

van Oevelen, J. (2006). *The structure of marine benthic food webs: Combining stable isotope techniques and inverse modeling*. 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 diverse bodemgemeenschap van estuariene- en kustsedimenten floreert in een omgeving waar organisch koolstof van verschillende herkomst wordt verdund met sedimentpartikels op het moment dat het organisch koolstof het sediment bereikt. Onze kennis van de manier waarop het organisch koolstof wordt 'verdeeld' binnen de bodemgemeenschap is zeer beperkt. Dit komt doordat mariene sedimenten moeilijk te bereiken en bemonsteren zijn en doordat ze gekenmerkt worden door een grote ruimtelijke variabiliteit. In dit proefschrift combineren we het gebruik van stabiele isotopen methoden en kwantitatieve modellen om nieuwe inzichten te verkrijgen in de structuur van mariene benthische voedselwebben.

**Hoofdstuk 2** is een overzicht van gepubliceerde lineaire inverse modellen (LIM); een modelleertechniek waarin data worden samengevoegd in een voedselweb model om vanuit incomplete datasets alle relaties in een voedselweb te reconstrueren. Dit overzicht bestaat uit drie delen.

Allereerst ontleden we een LIM in verschillende onderdelen, te weten: 1) vijf soorten ecologische informatie, 2) drie lineaire vergelijkingen, 3) twee soorten optimalisatiecriteria. Verschillen tussen LIM toepassingen kunnen worden teruggevoerd op de wijze waarop deze onderdelen worden gecombineerd. De belangrijkste keuzes die moeten worden gemaakt in het combineren van de onderdelen, blijken terug te brengen tot 1) waardering van de kwaliteit van de diverse informatietypen en 2) de keuze van het optimalisatiecriterium.

Ten tweede, in de meeste gevallen wordt in de ecologie een LIM gebruikt om een voedselweb te reconstrueren en gaat de discussie vooral over de structuur van het voedselweb. Echter, over het algemeen wordt geen, of slechts in beperkte mate, aandacht geschonken aan de eigenschappen van de LIM oplossing. Vijf LIMs van voedselwebben die verschillen in het aantal compartimenten, voedselwebrelaties en beschikbare data werden onderzocht en de meeste aandacht ging hierbij uit naar de eigenschappen van de LIM oplossing. Opvallend genoeg bleek dat de onzekerheid van de gereconstrueerde voedselwebrelaties in alle voedselwebben hoog was. De onzekerheid bleek gerelateerd aan de verhouding van het aantal observaties tot het aantal voedselwebrelaties. Hoe lager deze ratio, hoe hoger de onzekerheid. Bovendien bleek dat lineaire minimalisatiecriteria niet altijd tot één unieke oplossing leiden, maar dat deze criteria ruimte over laten voor andere gelijkwaardige oplossingen. Omdat kwadratische minimalisatiecriteria wel altijd tot een unieke oplossing leiden, wordt aangeraden deze te gebruiken in toekomstige studies. Op grond van de analyse van de LIM oplossingen adviseren we een dergelijke analyse voortaan routinematig uit te voeren.

Ten derde, de grote onzekerheid binnen gereconstrueerde voedselwebben maakt duidelijk dat extra databronnen nodig zijn om deze onzekerheid te verkleinen. Uit een studie naar een benthisch voedselweb bleek dat het toevoegen van stabiele isotopen

## Samenvatting

---

data leidde tot een aanmerkelijke reductie van de onzekerheid (Hoofdstuk 3). Andere databronnen, zoals stochiometrie en kwantitatieve vetzuur analyse, zouden vergelijkbaar effectief kunnen zijn. We stellen dat LIM een ideale manier is om traditionele gegevens (bijvoorbeeld biomassa data) te integreren met meer moderne gegevens en zodoende de onzekerheid in voedselwebreconstructies kan verkleinen.

**Hoofdstuk 3** beschrijft een casus waarin LIM wordt toegepast om de koolstofstromen in een intergetijdesediment te kwantificeren. In de conventionele LIM-methode bestaat de mogelijkheid om biomassa's en data van procesmetingen (bijvoorbeeld primaire productie, respiratie door de hele gemeenschap) te integreren. In dit hoofdstuk breiden we de bestaande methodologie uit, zodat ook stabiele isotopen data, op natuurlijk en tracer niveau, kunnen worden ingebracht. De onzekerheidsanalyse laat duidelijk zien dat deze toegevoegde data de onzekerheid in het gereconstrueerde voedselweb sterk verminderen: de onzekerheidsmarge in 60 % van de relaties nam af met meer dan 50 %. De conventionele methode maakt bovendien gebruik van een minimalisatiecriterium om het LIM op te lossen. Het gebruik hiervan is bekritiseerd in de literatuur, omdat een duidelijke verantwoording voor het gebruik ervan ontbreekt. In de hier uitgebreide methodologie wordt het model opgelost door tracer isotopen data toe te voegen wat het gebruik van het arbitraire minimalisatiecriterium overbodig maakt.

De koolstofstromen in het intergetijde voedselweb, in termen van secundaire productie en respiratie, werden gedomineerd door bacteriën. Bacteriën haalden hun koolstof voornamelijk van het semi-labele detritus (85 %), aangevuld met opgelost organisch koolstof. Maar een beperkte fractie (9 %) van de bacteriële productie wordt begraasd door het benthos, het grootste gedeelte werd gerecycleerd naar detritus en opgelost organisch koolstof. Microbenthos had de op een na hoogste secundaire productie. De dominante koolstofbronnen waren detritus en opgelost organisch koolstof. De resultaten maakten het echter niet mogelijk om het belang van de afzonderlijke bronnen vast te stellen. Opmerkelijk echter was het feit dat bacteriën voor slechts enkele procenten in de koolstofbehoefte van het microbenthos voorzien. Het grotere benthos, bestaande uit nematoden, ander meiobenthos en macrobenthos, bleek zich zeer selectief te voeden en is primair afhankelijk van de primaire productie van microphytobenthos en phytoplankton. Verrassend genoeg bleek dat het grotere benthos geen of nauwelijks koolstof opneemt van het semi-labele detritus. Deze bevindingen suggereren dat de microbiële gemeenschap (bacteriën en wellicht microbenthos) afhankelijk is van semi-labele detritus en dat maar weinig koolstof wordt doorgegeven aan hogere trofische niveaus, terwijl lokale primaire productie door microphytobenthos en phytoplankton van groot belang is als voedsel voor de meiobenthische en macrobenthische gemeenschappen. Dit suggereert dat de koolstofstromen tussen detritus-microben en algen-grazers gescheiden zijn en dat deze stromen onafhankelijk van elkaar functioneren.

**Hoofdstuk 4** bouwt voort op de conclusie uit hoofdstuk 3 dat slechts een beperkte hoeveelheid van de bacteriële koolstofproductie wordt begraasd door de benthische gemeenschap en dat het grootste deel wordt gerecycleerd naar detritus of opgelost organisch koolstof. In dit hoofdstuk wordt een labelingsexperiment met stabiele isotopen beschreven dat is uitgevoerd om het lot van bacterieel koolstof in het sediment te kwantificeren.  $^{13}\text{C}$ -glucose werd geïnjecteerd in de bovenste 10 cm van een intergetijdesediment en gevolgd in specifieke bacteriële polaire vetzuren (PLFAs), particulier organisch koolstof (POC), opgelost anorganisch koolstof (DIC), meiobenthos en macrobenthos. Een dynamisch model, met daarin de koolstof (C) en  $^{13}\text{C}$  stromen in het sediment, werd gebruikt om de observaties van C en  $^{13}\text{C}$  in de verschillende compartimenten te beschrijven. Dit model werd vervolgens gebruikt om de bacteriële

productie te bepalen en om te kwantificeren wat het belang was van de verliesprocessen begrazing, resuspensie en recycling naar detritus en opgelost organisch koolstof.

Het model bevat parameters voor resuspensie, bacteriële groei en begrazing en bacteriële groei efficiëntie. De parameterwaarden werden ingevoerd in een mechanistische vergelijking die op basis hiervan de ratio  $\frac{\text{bacterieel koolstof}}{\text{particulair organisch koolstof}}$  voorspelt. De voorspelling op basis van de parameterwaarden uit het model was 0.005 en ligt in dezelfde orde als de geobserveerde ratio's (0.005 - 0.24). Het feit dat de voorspelling redelijk goed overeenkomt met de metingen suggereert dat mechanistische vergelijkingen kunnen worden gebruikt om de dynamiek van bacterieel koolstof te modelleren, in plaats van de empirische statistische modellen die over het algemeen worden gebruikt.

De bacteriële productie bedroeg  $67 \text{ mmol C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ . Het belangrijkste lot van bacteriële productie bleek mortaliteit te zijn (65 %). Hieruit blijkt dat er een lus tussen bacteriën en opgelost organisch koolstof bestaat, waarin koolstof wordt gerecycleerd. Het belangrijkste verliesproces van deze lus is bacteriële respiratie. Meiobenthos (3 %) en macrobenthos (24 %) begraasden 27 % van de bacteriële productie. Aangezien de meiobenthische en macrobenthische biomassa's hoog zijn in dit intergetijdesediment, verwachten we dat de graasdruk relatief hoog is ten opzichte van andere benthische systemen. Deze resultaten suggereren dat begrazing onbelangrijk is als controlerende factor van de bacteriële biomassa in mariene sedimenten.

De resultaten van dit experiment vormen eveneens de basis voor de hoofdstukken 5 en 6.

In **Hoofdstuk 5** staat de volgende vraag centraal: Hoeveel van hun koolstofbehoefte halen meiobenthos en macrobenthos uit bacteriën? Om deze vraag te beantwoorden werd de bacteriële gemeenschap van een intergetijdesediment gemerkt met een  $^{13}\text{C}$  isotopen label, door  $^{13}\text{C}$ -glucose in het sediment te injecteren. Het label werd gevolgd in bacteriën (via metingen aan labelopname in vetzuren specifiek voor bacteriën (PLFAs)) en in het meiobenthos (op groep niveau) en macrobenthos (op soort niveau) gedurende een periode van 36 dagen. Om het belang van bacterieel koolstof in het koolstofbudget van benthische organismen te kunnen vaststellen, werd de  $^{13}\text{C}$  label opname in het benthos gemodelleerd met een simpel isotoop model en vergeleken met de verrijking aan  $^{13}\text{C}$  in bacteriën. Bacterieel koolstof levert maximaal 20 % en over het algemeen < 10 % van de totale koolstofbehoefte van de verschillende meiobenthische en macrobenthische organismen. Het trofische belang van bacteriën voor meiobenthos en macrobenthos in intergetijdesedimenten is daarom beperkt.

De hoeveelheid labiel koolstof neemt over het algemeen af met toenemende diepte in het sediment. Vandaar dat we de hypothese stelden dat benthische organismen die dieper in het sediment leven, in hogere mate afhankelijk zijn van labiel bacterieel koolstof dan organismen die aan het sedimentoppervlak leven en direct toegang hebben tot andere bronnen van labiel koolstof. In tegenstelling tot onze hypothese, bleek dat meiobenthische en macrobenthische soorten die dieper in het sediment leven niet voor een relatief groter deel afhankelijk zijn van bacterieel koolstof. Mogelijk kunnen benthische organismen niet meer van het beschikbare bacterieel koolstof opnemen, omdat sedimentkorrels, met daarop de bacteriën, niet snel genoeg kunnen worden verwerkt in het maag-darmstelsel. Onder de aanname dat benthische organismen willekeurig een homogeen mengsel van sedimentkorrels en bacteriën eten, zou de hele benthische gemeenschap ongeveer 0.36 % van de beschikbare hoeveelheid bacterieel koolstof per dag eten. Dit ligt beneden de basisbehoefte aan koolstof van de benthische organismen en daarom lijkt het er inderdaad op dat een hogere opname van bacteriën simpelweg beperkt wordt door de snelheid waarmee sedimentkorrels kunnen worden verwerkt. Toch laten de gegevens ook zien

## Samenvatting

---

dat de opgenomen hoeveelheid bacterieel koolstof 6 maal hoger is dan mag worden verwacht wanneer willekeurig gegeten zou worden. Dit toont duidelijk aan dat benthische organismen hun voedsel selectief opnemen.

Bacteriën assimileren en respireren labiel en semi-labiel organisch koolstof, terwijl uit eerder onderzoek (zie onder andere hoofdstuk 3) blijkt dat benthische fauna voornamelijk labiel organisch koolstof prefereert. De lage afhankelijkheid van bacterieel koolstof van benthische organismen suggereert dat competitie plaatsvindt voor het labiele koolstof en dat wanneer labiel koolstof eenmaal is geassimileerd door bacteriën dit in feite verloren is voor de fauna. Echter, de opname van bacterieel koolstof maakt het mogelijk dat semi-labiel koolstof, dat normaliter niet eetbaar is, alsnog voor de benthische fauna beschikbaar komt. Waarschijnlijk bepalen lokale omstandigheden, met name de beschikbaarheid van labiel koolstof, welk scenario zal domineren. De zwakke interactie tussen bacteriën, meiobenthos and macrobenthos betekent dat deze relatie niet als een predator-prooi relatie, maar als een competitie relatie voor labiel organisch koolstof moet worden gezien in het benthische voedselweb.

In hoofdstuk 4 bleek mortaliteit het belangrijkste lot van bacteriële koolstof productie. Aangezien bacteriën bestaan uit componenten met een verschillende afbreekbaarheid, zou tengevolge van de mortaliteit een opbouw kunnen plaatsvinden van de slecht afbreekbare componenten. In **hoofdstuk 6** bekijken we het lot van verschillende bacteriële biomarkers in het eerder beschreven  $^{13}\text{C}$ -glucose labelingsexperiment. Vetzuren (PLFAs) worden relatief snel afgebroken in het sediment en staan daarom model voor levende bacteriën. D-Ala komt alleen voor in bacterieel peptidoglycaan, een bestanddeel van de celwand, wat bekend staat om zijn slechte afbreekbaarheid. Daarom gebruiken we D-Ala als een marker voor levende bacteriën en voor overblijfselen van dode bacteriën. Als laatste wordt de  $^{13}\text{C}$  dynamiek in individuele aminozuren (AAs) vergeleken met AAs die in eerdere studies gerelateerd bleken te zijn aan de kwaliteit van het organisch materiaal.

De dynamiek van  $\Delta\delta^{13}\text{C}$  in PLFAs, D-Ala en AAs bleek zeer vergelijkbaar in de eerste weken na labeling, wat betekent dat de verschillende biomarkers in gelijke hoeveelheden werden geproduceerd. Dit valt te verwachten wanneer nieuwe bacteriële cellen worden geproduceerd. De  $\Delta\delta^{13}\text{C}$  was echter lager voor D-Ala en THAAs in vergelijking met PLFAs, dit komt waarschijnlijk doordat een grote inactieve achtergrond pool van D-Ala en THAAs de  $\Delta\delta^{13}\text{C}$  van de levende bacteriën verlaagt.

Verrassend genoeg bleek echter dat de  $\Delta\delta^{13}\text{C}$  dynamiek van PLFAs, D-Ala en AAs vergelijkbaar bleef gedurende de gehele experimentele periode van 4.5 maand. Indien de opbouw van slecht afbreekbare stoffen een belangrijk lot zou zijn na bacteriële mortaliteit, dan zou een relatieve verhoging van de  $\Delta\delta^{13}\text{C}$  van D-Ala ten opzichte van de  $\Delta\delta^{13}\text{C}$  van PLFAs met de tijd te verwachten zijn. Het gelijk blijven van de  $\Delta\delta^{13}\text{C}$  dynamiek van PLFAs en D-Ala betekent daarom dat de opbouw van slecht afbreekbare stoffen geen belangrijk lot is van bacteriële koolstof productie. Het feit dat het organisch koolstof in het sediment maar voor  $< 1\%$  uit koolstof van D-Ala bestaat, vormt aanvullend bewijs voor deze stelling.

Schattingen voor de absolute hoeveelheid  $^{13}\text{C}$  opgenomen door bacteriën op basis van PLFAs, D-Ala en THAAs komen goed met elkaar overeen. Dit betekent een validatie van de methode om vanuit bacteriële biomarkers de totale opname van een stabiele isotopen tracer door bacteriën te kwantificeren.

Duidelijke verschillen in de dynamiek van  $\Delta\delta^{13}\text{C}$  en  $^{13}\text{C}$  tussen de verschillende THAAs werden pas 4.5 maand na de  $^{13}\text{C}$ -glucose injectie gevonden. De verschillen bevestigen dat peptidoglycaan (bepaald via D-Ala) slecht afbreekbaar is, omdat meer  $^{13}\text{C}$ -D-Ala aanwezig was dan  $^{13}\text{C}$ -L-Ala. Bovendien leken de HAAs glycine (Gly), serine

(Ser) en proline (Pro) slecht afbreekbaar. Juist deze AAs zijn in eerdere studies goede indicatoren gebleken voor gevorderde stadia van afbraak van organisch materiaal.

