

ECOLOGIE EN FUNKTIES VAN HET SCHELDEBEKKEN

Dr. C. HEIP
Delta Instituut voor Hydrobiologisch
Onderzoek,
Yerseke, Nederland

69130

INLEIDING

Beken, rivieren en stromen zijn duidelijk afgeleide ecosystemen die toch een sterke uitwisseling met hun omgeving vertonen. Zoals voor alle ecosystemen kan hun ecologisch functioneren in principe beschreven worden aan de hand van de productie en het verbruik van organische materie gesitueerd in de fysische, chemische en biologische omgeving waarin deze processen zich afspelen.

Menselijke activiteiten zijn dominante factoren geworden die zowel het fysische als het chemische milieu van riviersystemen beïnvloeden. Het inschatten van de effecten van deze activiteiten kan gebeuren door als referentie een conceptueel model te gebruiken van riviersystemen waar menselijke invloeden geen rol spelen.

Het uiteindelijke doel van een dergelijke benadering kan zijn het onderbouwen van een reeks normen en maatregelen die toelaten een bepaalde toestand van deze ecosystemen te handhaven of opnieuw in te stellen, een toestand die om economische maar ook ethische en esthetische redenen als gewenst wordt geschouwd.

1. HET FYSISCH KADER

Om de ecologie van een rivier te bestuderen is het stroombekken de meest geschikte eenheid. Dit bekken is gemakkelijk af te lijnen op basis van het reliëf en functioneert als één systeem wat de afwatering betreft. De eenvoudigst mogelijke beschrijving van dit bekken bestaat uit het oppervlak, de hoogteverschillen en de lengte van het belangrijkste stromingskanaal. Geomorfologen hebben daaraan een hele reeks morfometrische parameters toegevoegd die betrekking hebben op het lineaire, oppervlakkige en reliëf-aspect van het bekken.

De fysische variabelen in het stroomgebied vertonen een continuë gradiënt in breedte, diepte, snelheid, volume, temperatuur en, algemeen, entropie. Om deze gradiënt te beschrijven worden diverse systemen van stroom-ordening gebruikt. In het systeem

van Horton-Strahler wordt een stroomsegment van eerste orde gedefinieerd als één die geen zijtakken heeft. Een segment van tweede orde wordt gevormd door de verbinding van twee eerste-orde segmenten, een segment van derde orde door de verbinding van tweede-orde segmenten, enz. In het systeem van Shreve wordt de orde van een stroom bepaald door het aantal eerste orde zijtakken dat erin uitmondt.

Veel aspecten van het bekken vertonen een ordelijke structuur die aan dit concept kunnen gerelateerd worden (Knighton, 1984). Zo is er de wet van de stroomgetallen die zegt dat in een gegeven bekken het aantal stroomsegmenten van iedere orde een inverse geometrische reeks vormt met de ordegetallen zelf. Ook in het geval van de relaties tussen stroomorde en stroomlengte en van stroomorde en stroomoppervlakte bestaan evenredige geometrische sekwenties. De lengte van de stroomsegmenten speelt een belangrijke rol omdat ze de residentietijd van het water in het bekken bepalen.

Afhankelijk van de geologische omstandigheden zal de morfologie van het waterlopen sterk verschillen. Deze morfologie kan weergegeven worden in parameters zoals de daldichtheid en de vertakkingsgraad. Zo worden de beken uit de Noorderkempen en het stroomgebied van de Nete gekenmerkt door een grote daldichtheid, dus een dicht waterloppennet, terwijl de beken op het Kempisch Plateau een zeer hoge vertakkingsgraad hebben, d.w.z. een groot aantal beekjes van eerste orde die uitmonden op één centrale hoofdvas (Bervoets en Schneiders, 1990). Een andere bruikbare morfometrische parameter is de afwateringsdensiteit, gegeven door de verhouding tussen de totale stroomlengte en de oppervlakte van het afwateringsbekken. Door deze parameter worden veel factoren die de waterbeweging in het bekken controleren geïntegreerd. Nog een andere maat is de elongatiefactor, de verhouding tussen de straal van een cirkel met dezelfde oppervlakte als het bekken en de maximum lengte van het bekken zelf.

Het reliëfaspect van het stroombekken wordt meestal bestudeerd uitgaande van het langsprofiel, een plot van hoogte versus lengte. De meeste profielen zijn opwaarts concaaf. De gemiddelde helling is één van de belangrijkste variabelen die de snelheid van de stroom bepalen.

Uiteraard is de geomorfologie van een stroombekken geen statisch gegeven. Rivieren en stromen, in de ecologie lotische systemen genoemd, hebben een geschiedenis die gereflecteerd wordt in hun fysische vorm en die grotendeels wordt bepaald door de stroming. Erosie en depositie van materiaal zijn de dominante processen. Erosie verlengt het kanaal en de vorm verandert met de lengte. Niet alleen de rivier zelf verandert voortdurend van plaats. Het hele landschap en de daarmee samenhangende habitats, het geheel van elementen dat de riviercorridor wordt genoemd, is sterk afhankelijk van de karakteristieken van het stroombekken. De vorm hiervan wordt bepaald door een dynamisch evenwicht tussen debiet, diepte, breedte, stroomsnelheid, bodemweerstand en sedimenttransport. Dit evenwicht ontstaat uit de tegengestelde tendenzen naar een uniforme verdeling van de energiedissipatie en naar een minimale hoeveelheid arbeid in het systeem (Leopold et al., 1964). Langs het stroomkanaal is er altijd een afname in het totale energieniveau, waarbij de initiële potentiële energie afkomstig van de neerslag omgezet wordt in kinetische energie en uiteindelijk in warmte door wrijving, ontstaan door een opwaartse beweging van turbulente energie vanaf de bodem en van de oevers.

De manier waarop water stroomt en de wijze waarin deze stroming de patronen vormt van de rivieren in het landschap liggen aan de basis van de fysische karakteristieken van de verschillende habitats in stromend water. Stroming is altijd turbulent en de snelheid op een punt in het kanaal is benaderend omgekeerd evenredig met de logaritme van de diepte. Hierdoor ontstaat er een grenslaag van 1-3 mm dikte boven het substraat waar de stroomsnelheid effectief zeer gering is. Naast een verticale gradiënt

vertoont het water ook horizontale gradiënten waardoor bv. in meanders erosie en depositie iets na het midden van respectievelijk de concave bocht en de convexe bocht plaats vinden of bv. afwisselend stroomversnellingen in ondiepere en vertragingen in diepere delen van het kanaal plaats vinden. In deze zeer variabele fysische omstandigheden kan zich een grote verscheidenheid van levende wezens ontwikkelen.

2. DE CHEMISCHE OMGEVING

Rivieren zijn de kanalen waarlangs het materiaal van de continenten naar de oceanen wordt afgevoerd en spelen daarom een zeer belangrijke rol in de grote biogeochemische cycli van de elementen. Europese rivieren zijn in deze globale cycli op wereldschaal slechts van relatief gering belang voor wat de totale waterafvoer betreft. Zelfs de twee grootste Europese rivieren, de Wolga (3694 km) en de Donau (2850 km), komen niet bij de top twaalf van de wereld voor. Slechts zes Europese rivieren komen voor bij de top veertig, die samen iets minder dan de helft van de totale zoetwaterafvoer voor hun rekening nemen. Al de Europese rivieren komen daarin tussen voor slechts 7,4%. Toch spelen ze een rol op wereldschaal en wel door het zo frequent voorkomen van kalkgesteenten op het Europese continent. Europa heeft de hoogste graad van chemische verweering van alle continenten. De gemiddelde totale concentratie van opgeloste ionen bedraagt 182 ppm, veel hoger dan op de andere continenten. Van alle opgelost materiaal dat de oceaan bereikt is 12,6% afkomstig van Europa, d.i. dubbel de hoeveelheid die men zou verwachten op basis van de oppervlakte. De Europese rivieren geven slechts iets minder bicarbonaat af aan de oceaan dan heel Z. Amerika, en meer dan heel Afrika.

Het water in het stroombekken kan afkomstig zijn van bronnen, van gletsjers en van de neerslag. De belangrijkste input van water in het Scheldebekken is door neerslag. Zowel de hoeveelheid neerslag als de spreiding ervan over het jaar zijn belangrijk. De totale hoeveelheid neerslag hangt af van het klimaatregime. De chemische samenstelling van de neerslag wordt door de nabijheid van de oceanen bepaald omdat de belangrijkste bron van opgelost materiaal erin zeezout is, maar de verhoudingen van de verschillende ionen verschillen toch sterk van die in zeewater en variëren bovendien sterk in tijd en ruimte. Ook pollutie kan de samenstelling van het regenwater sterk veranderen.

Evapotranspiratie is het belangrijkste proces waardoor water uit het bekken verdwijnt en wordt gedefinieerd als de maximum hoeveelheid water die verloren kan gaan als waterdamp door een continuë vegetatiegordel die de hele grond bedekt wanneer deze verzadigd is. De potentiële evaporatie is gemakkelijk te berekenen maar de reële evapotranspiratie zeer moeilijk. Potentiële evapotranspiratie wordt berekend uitgaande van massatransfer of energiebalansmodellen.

De opgeloste stoffen die door het zoete water worden meegevoerd naar zee zijn van

Tabel 1: Gemiddelde samenstelling van rivierwater.

Ion	Concentratie (mg.kg-1)
Na ⁺	5.15
K ⁺	1.3
Ca ⁺⁺	13.4
Mg ⁺⁺	3.35
Cl ⁻	5.75
SO ₄ ⁻	8.25
HCO ₃ ⁻	52
SiO ₂	10.4

zeer verschillende oorsprong en chemische aard. Rivierwater bevat een aantal anionen en kationen in oplossing in concentraties die variëren van enkele picomol tot enkele honderden millimols. De gemiddelde rivier op aarde bevat 74 mg zout per kg waarvan 15 mg Ca⁺⁺ en 23 mg HCO₃⁻ (tabel 1). In een onbewoonde wereld zou het materiaal dat opgelost of in suspensie met het rivierwater wordt meegevoerd grotendeels in de rivier komen door oplossing en erosie van rotsen. Door de verschillende oplosbaarheid van rotsen en bodems in het bekken en de variaties in neerslag kunnen rivieren sterk in chemische samenstelling verschillen.

De erosie van silicaten is een belangrijke bron van mineralen. Voor de oplossing van silicaten is water nodig maar ook gasen als CO₂, H₂S, SO₂. De belangrijkste stap is de oplossing van aluminium silicaten volgens



Een primair mineraal wordt hierbij omgezet in een secundair mineraal dat verder kan worden opgelost. Het water wordt alkalisch omdat H₂CO₃ als protondonor fungeert en het achtergebleven mineraal is dus zuurder. Hierdoor ontstaan kaolinit, montmorilloniet en mica uit veldspaat en deze worden door de rivier als slib vervoerd. Door mechanische erosie kunnen ook andere partikels uit rotsen in de rivier terecht komen zoals kwarts uit graniet.

In gebieden waar grote hoeveelheden CaCO₃ van mariene afkomst voorkomen, zullen rivieren grote hoeveelheden Ca(HCO₃)₂ oplossen. Dikwijls is regen verzadigd met CO₂. Atmosferische neerslag kan grote hoeveelheden chloride afkomstig van zee, of sulfaat afkomstig van verontreiniging in meren afzetten.

Wanneer kleine beekjes vooral gevoed worden door regenwater kunnen zij een heel andere chemische samenstelling hebben dan wanneer ze door bronwater worden gevoed. In leembodems en krijtlagen wordt het insijpelende water veel sneller aangerijkt met een aantal mineralen. Naarmate de verschillende beekjes en rivieren samenvloeit

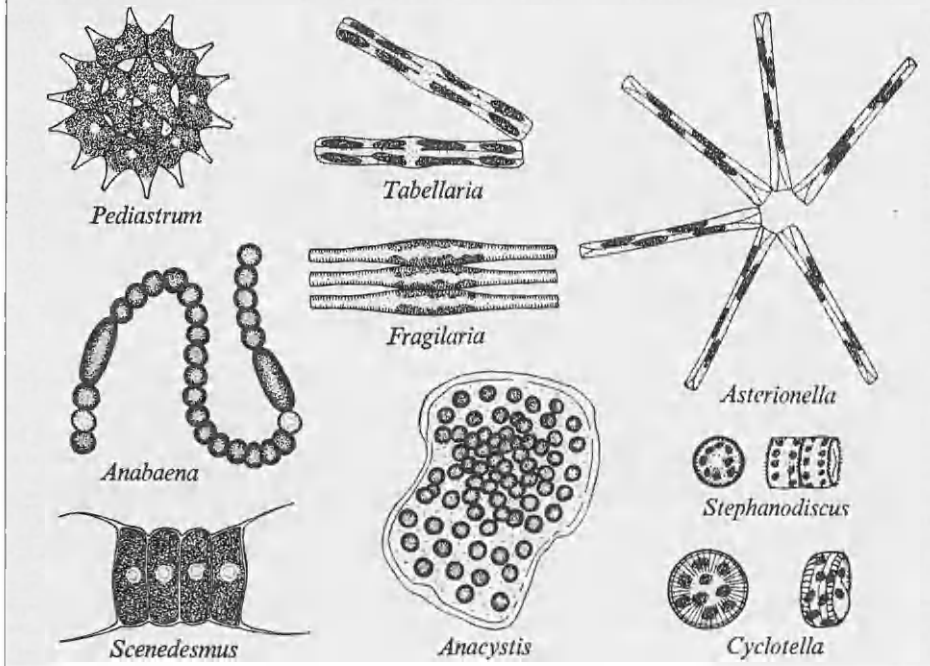
en ontstaat er een menging van al deze componenten tot een geheel eigen chemische samenstelling die voor iedere rivier verschillend is. Hierbij is niet alleen het anorganische materiaal van belang maar vooral ook de opgeloste organische materie, grotendeels afkomstig van de landplanten die in het bekken van de rivier groeien, en waarbij lignine en fenolen maar ook de verschillende fulvische en humuszuren voorkomen. Iedere stroom die in zee uitmondt heeft zo zijn eigen 'vingerafdruk', die in zee zelfs door vissen als de zalm kan gedetecteerd worden.

Het feit dat iedere rivier in haar geochemische samenstelling uniek is betekent echter niet dat ook het leven in iedere rivier verschillend is. Een paar dominante processen bepalen de chemie van het zoete water voldoende om toch ook een voldoende mate van uniformiteit te creëren. Het betreft de cycli van zuurstof, CO₂ en alkaliniteit, de nutriënten stikstof en fosfor en organische bestanddelen.

De fysische oplosbaarheid van zuurstof in water is temperatuurafhankelijk en neemt toe met afnemende temperatuur. De belangrijkste factoren die de concentratie ervan uiteindelijk bepalen zijn echter de biologische processen fotosynthese en respiratie, maar het leven is aangepast aan wijd uiteenlopende gehalten van zuurstof. Slechts wanneer zuurstof vrijwel geheel of geheel verdwijnt zal de ecologie van een rivier totaal veranderen.

Het CO₂-gehalte wordt eveneens bepaald door evenwichten met de atmosfeer maar ook door een complex stel chemische reacties waarbij de oplosbaarheid van kalksteen in zure omgeving bepalend is. Hierbij speelt het stel reacties waarin de evenwichten tussen CO₂. Door de grote oplosbaarheid van CO₂ in water is het regenwater zuur met een pH tussen 4,5 en 5,5. De evenwichten in het carbonaat-bicarbonaat systeem en de alkaliniteit van het water creëren een gebufferd systeem dat wat de pH betreft binnen nauwe grenzen blijft.

Fig. 1: Enkele belangrijke phytoplanktonsoorten uit stromend zoet water. Uit Hynes, 1970.



3. DE BIOLOGISCHE COMPONENTEN

Wanneer de chemische samenstelling van het water in termen van de concentraties van de verschillende ionen binnen bepaalde grenzen blijft kan een normale ontwikkeling van het ecosysteem doorgaan en kunnen de verschillende biologische gemeenschappen zich ontwikkelen. Zulke biologische gemeenschappen kunnen opgevat worden als continua bestaande uit mozaïeken van dooreenlopende populaties. Over het algemeen kan men in rivieren groepen van soorten onderscheiden die min of meer karakteristiek en gebonden zijn aan de fysische kenmerken van de rivier. De diverse strategieën ontwikkeld door levende wezens om te kunnen overleven in bepaalde fysische en chemische omgevingen leiden tot gelijkaardige adaptaties en daardoor tot functionele groepen. De energie-input en het transport van organisch materiaal, de opslag en het verbruik daarvan door de verschillende populaties in de rivier wordt grotendeels gereguleerd door de geomorfologische processen die zich afspelen in de rivier. Voor de organismen heeft de rivier de functies van aanvoer van voedsel en bouwstoffen en afvoer van afval, van bescherming tegen predatoren enz. De fysische structuur gekoppeld aan de hydrologische cyclus vormen de achtergrond voor de biologische responsen en resulteren daardoor in een consistent patroon van gemeenschapsstructuur en functie (Vannote et al., 1980).

DE PRIMAIRE PRODUCENTEN

Algen

Phytoplankton (fig. 1) is normaal aanwezig in grote rivieren, waarbij zelfs centrische diatomeeën als *Stephanodiscus hantzschii* populaties kunnen handhaven doorheen het hele jaar. In traag stromend water komen ook kleine groenwieren tot ontwikke-

ling, vooral in de zomer. De ontwikkeling van phytoplankton is dikwijls ook belangrijk in zijarmen of tussen de oever- en bodemvegetatie en hier komen andere soorten tot ontwikkeling. Deze populaties hebben dikwijls een andere samenstelling dan deze in de hoofdarm, met *Volvocales* en *Chlorococcales* meer belangrijk. De stroomsnelheid is een belangrijke faktor in stromend water. Zeer snel stromend water reduceert de flora tot soorten die stevig verankerd zijn en die ook mechanische beschadiging kunnen weerstaan. Dit zijn korstvormende soorten en filamenten met weinig of geen vertakkingen. Sommige soorten komen alleen voor in stromend water en maken gebruik van de stroming om nutriënten op te nemen.

Macrofyten

De meeste soorten hogere planten die in rivieren voorkomen komen ook in meren voor. Bij hogere snelheden wordt het voorkomen beperkt tot soorten die aan de stroming kunnen weerstaan. De vegetatie in

rivieren is typisch een onstabiel complex van soorten, continu veranderend van plaats tot plaats en in de tijd. Toch worden planten soms op basis van bepaalde karakteristieken in groepen onderscheiden (tabel 2): a) emergenten, die in de bodem wortelen maar bladeren en bloemen in de lucht produceren, zoals riet; b) vlotbladeren, wortelend in de bodem met veel bladeren drijvend of in de lucht, zoals waterlilie; c) vrijdrijvend, dikwijls in andere planten verankerd en soms volledig ondergedompeld, bv. *Lemna*; d) ondergedompeld, vastgehecht aan het substraat door wortels of rhizoiden met bladeren volledig onder water maar bloemen in de lucht, drijvend of ondergedompeld, bv. waterpest. Een ideale rivier wordt afgelijnd door emergente macrofyten op de oevers, met drijfbladeren uitgeruste macrofyten in iets dieper water en ondergedompelde macrofyten in dieper water.

De fysiologie van macrofyten in rivieren is in principe dezelfde als die van andere waterplanten en in veel opzichten ook van landplanten. Ondergedompelde macrofyten bereiken nutriënten via hun bladeren en hun wortels en de problemen die zich stellen zijn vooral de reductie van de lichtintensiteit. Lichtgebruik bij planten wordt beïnvloed door de structuur van het gebladerte. Veel emergente planten hebben lange, bijna verticale bladeren waardoor licht diep in de stand kan doordringen en ook onder kleine hoeken wordt opgevangen. Ondergedompelde planten kunnen moeilijk een bepaalde bladstand handhaven en bewegen voortdurend met de stroming. Het licht wordt bovendien geabsorbeerd door het water zelf. Twee typen bladstand komen voor in ondergedompelde stands. Een aantal soorten hebben de maximale biomassa geconcentreerd ofwel bij de bodem in relatief snelstromend water of bij het oppervlak in relatief traag stromend water. Bij drijvende bladeren wordt het licht heel inefficiënt gebruikt, maar deze planten schermen andere planten van het licht af.

DE CONSUMENTEN

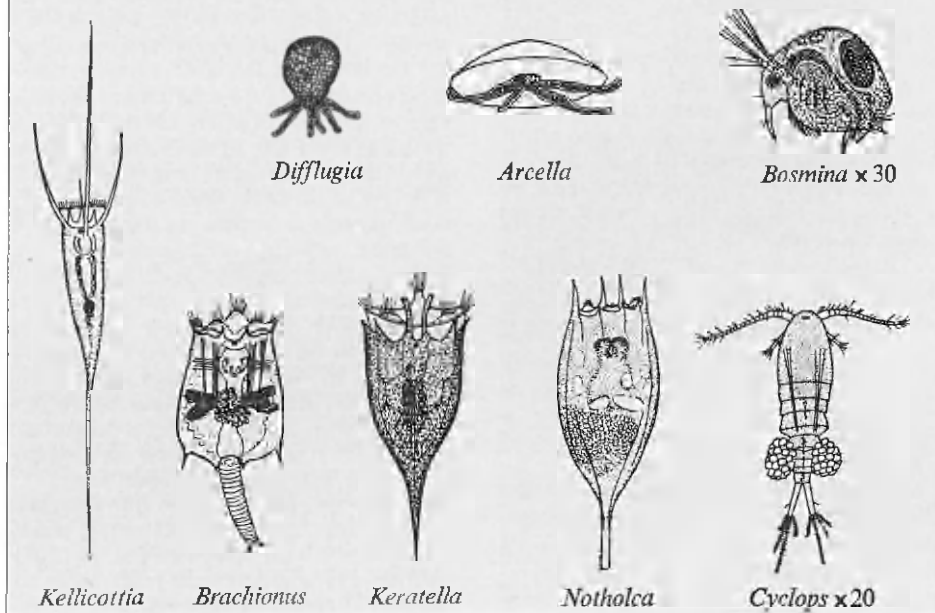
Heterotrofe micro-organismen

Heterotrofen vergen organisch materiaal als energiebron en in rivieren komen deze substraten in veel vormen voor. Particulair materiaal bestaat dikwijls uit polymeren met

Tabel 2: Functionele groepen macrofyten in stromend water.

Functionele groep	Kenmerken
Emergent	Wortelen in de bodem Bladeren en bloemen in de lucht
Vlottend	Wortelen in de rivierbodem Bladeren drijven
Vrij-drijvend	Niet in de bodem wortelend Dikwijls in andere planten verankerd
Ondergedompeld	Wortels in de rivierbodem Bladeren onder water Bloemen in de lucht, drijvend of ondergedompeld

Fig. 2: Enkele belangrijke zooplanktonsoorten uit stromend zoet water. Uit Hynes, 1970.



verschillende afbreekbaarheid. Organismen die zich aan partikels kunnen vasthechten en extracellulaire enzymen afscheiden die deze substraten afbreken zijn het best geschikt om dit materiaal af te breken: bacteriën, schimmels en fungi. In rivieren is allochtoon geproduceerde organische materie van zeer groot belang. In een beboste vallei ontvangt een rivier tenminste 1 kg droge bladeren per strekkende meter per jaar. Deze bladeren verliezen 30-70% van hun gewicht gedurende een jaar. De ecologie van veel moderne rivieren wordt gedomineerd door de heterotrofe afbraak van allochtoon organisch materiaal, vooral afkomstig van de mens. Heterotrofe processen berusten biochemisch op de oxydatie van het organisch substraat waarbij gereduceerde componenten worden gevormd (bv. NADH) die uiteindelijk hun elektronen afstaan aan een terminale electronacceptor via het electronentransysteem in de mitochondriën. Dit wordt respiratie genoemd. In de aërobe respiratie is zuurstof de terminale electronacceptor, en bij deze reductie ontstaat water. In het geval alle zuurstof verbruikt wordt zijn een aantal bacteriën in staat andere electronacceptoren te gebruiken zoals nitraat en sulfaat en wordt de respiratie anëroob. Rivieren waar nitraatreductie of zelfs sulfaatreductie in het water plaats vindt bevatten uiteraard geen hogere organismen.

Zooplankton

Veel zooplankton dat in rivieren voorkomt (fig. 2) wordt weggespoeld uit zijtakken of meren en vijvers maar echt rivierzooplankton komt eveneens voor. In een stabiel riviersysteem zijn dit vooral raderdierdijtjes, waternlooien en copepoden. Zij compenseren voor hun gering zwemvermogen door een snelle reproductie. Het al dan niet voorkomen van stabiele zooplanktonpopulaties in rivieren is een functie van hun voortplantingssnelheid in relatie tot de residentietijd van het water.

Macro-invertebraten

De invertebraten die op of in de rivierbodem leven (fig. 3) omvatten vrijwel alle grote taxonomische groepen en sommige groepen komen alleen in rivieren voor. Veel adaptaties komen voor doorheen de groepen en om-

vatten afplatten van het lichaam bij dieren die onder stenen leven, stroomlijning van het lichaam, reductie van uitstekende structuren, zuigorganen, enz. Interessant om vermelden is ook het gebruik van ballast zoals bij kokerjuffers.

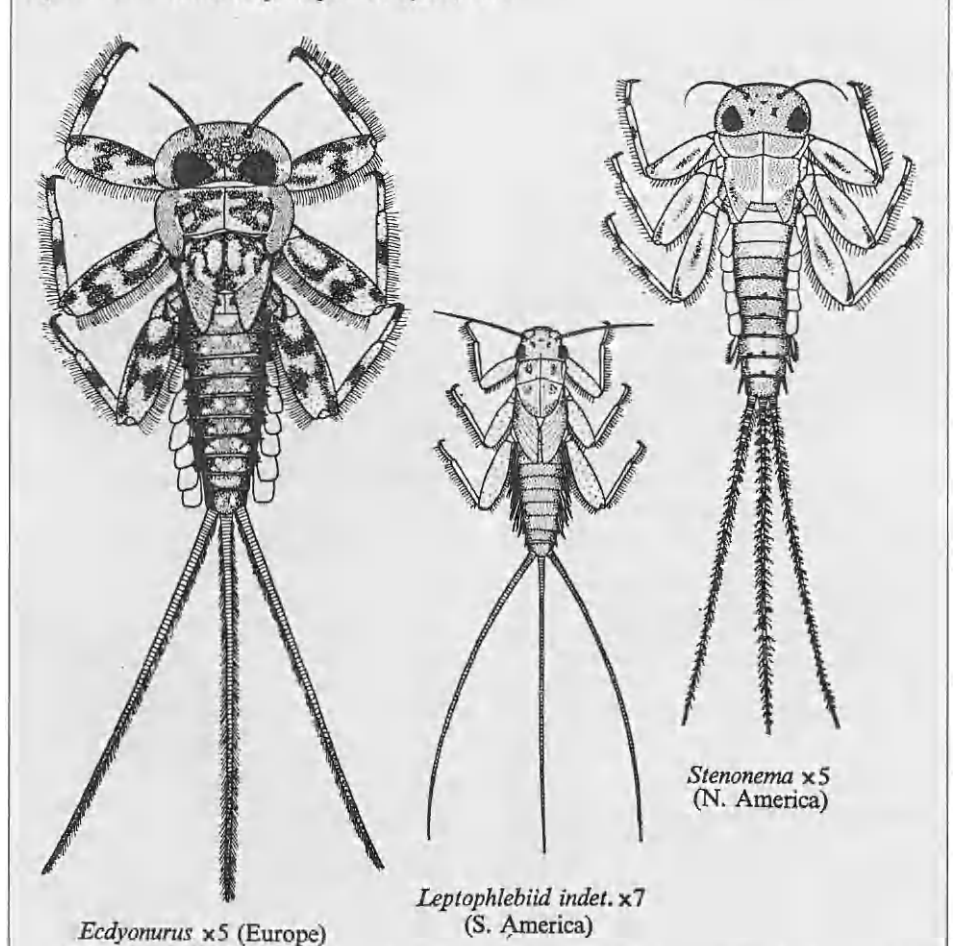
De verschillende habitats in rivieren worden bevolkt door verschillende soorten en associaties van soorten. Vooral bij macro-invertebraten wordt het al dan niet voorkomen van deze associaties gebruikt om waterkwaliteitsnormen op te stellen.

Vertebraten

Alle grote visgroepen hebben vertegenwoordigers in zoet water en sommige zeer oude groepen hebben alleen in zoetwater overleefd. Daarnaast zijn er veel soorten die van het zoetwater naar de zee emigreren of omgekeerd gedurende een bepaald stadium van hun leven. De belangrijkste factoren die het voorkomen van vissen bepalen schijnen de temperatuur en het zuurstofgehalte te zijn. De chemische samenstelling van het water is veel minder kritisch.

Snel zwemmende vissen in alle wateren zijn gestroomlijnd en hebben een ronde doorsnede. Lateraal afgeplatte vissen zwemmen minder snel. Daarnaast zijn er veel soorten die ook in snelstromend water voorkomen maar zich dicht bij de bodem of tussen wortels of stenen ophouden en deze zijn dorsoventraal afgeplat. Veel soorten hebben ook

Fig. 3: Larven van eendagsvliegen. Uit Hynes, 1970.



zuignappen of wrijvingsoppervlakken waarmee ze zich aan de bodem kunnen vasthouden.

De belangrijkste groep zoogdieren van stromend water zijn de knaagdieren, waarbij muskusratten en veldmuizen (en bevers in gebieden waar zij nog voorkomen) een zeer belangrijke invloed op de waterhuishouding uitoefenen. De typische toppredator van stromend zoetwater is de otter, die echter door menselijke vervolging en habitatsverlies in W.-Europa vrijwel uitgeroeid is.

4. DE RIVIER ALS ECOSYSTEEM

De studie van rivieren als ecosysteem heeft zich vooral ontwikkeld na de publikatie van Hynes' boek 'The Ecology of Running Water' in 1970 en de integratie van stroomecologie met geomorfologie, hydrologie en bodem- en vegetatiekunde, waarbij ook de erkenning van het fundamenteel belang van de tijdelijke en ruimtelijke schalen in de studie van stromen van groot belang is geweest. Belangrijke concepten zijn de studie van het bekken als geïntegreerd systeem en het geomorfologische inzicht dat stromen in een dynamisch evenwicht verkeren in de tijd en de ruimte.

Wanneer water zich verzamelt in een bekken, komend van de neerslag of uit bronnen, in kleine beekjes, rivieren en stromen om uiteindelijk naar zee te stromen, ontwikkelt zich een systeem met als belangrijke karakteristiek dat de fysische omgeving voornamelijk door de zwaartekracht wordt gedomineerd, en wel op verschillende wijze: er is de unidirectionele stroming van het water naar zee toe, waarvan de intensiteit afhangt van de helling in het bekken. Er is ook het door de zwaartekracht geïnduceerde getij dat in de Schelde een belangrijke rol speelt.

Er bestaat een continuum van omgevingen waarbij het volume van het vervoerde water en de breedte en diepte van het kanaal voortdurend toenemen. De biologische processen die zich in dit continuum afspelen kunnen in hun eenvoudigste vorm teruggebracht worden tot de vorming en het verbruik van organisch materiaal waarop de werking van ieder ecosysteem berust. Ecosystemen zijn daarbij geen gesloten systemen waarop de tweede wet van de thermodynamica van toepassing zou zijn, maar functioneren alleen wanneer er een externe energiebron is. In het geval van de hele biosfeer is dit de zon; in het geval van een riviersysteem is er een buitengewoon sterke uitwisseling met de buitenwereld doorheen de grensvlakken van dit systeem, de bodems waardoor de beken en rivieren lopen en de atmosfeer. De fysische en chemische omgeving waarin de biologische processen moeten gesitueerd worden speelt dan ook een veel grotere rol in rivieren dan in de zee. Het bekken waaruit het water verzameld wordt, moet ook vanuit een ecologisch perspectief als de fundamentele eenheid beschouwd worden, al kunnen de omstandigheden in de vele kleine wateren die uiteindelijk de hoofdstroom gaan vormen heel sterk verschillen. Een rivier als de Schelde heeft een relatief klein bekken dat ongeveer 20000 km² omvat in Frankrijk en België. Vanuit dit bekken stroomt gemiddeld jaar-

lijks $3,4 \times 10^9$ water naar zee, een gemiddeld debiet bij het begin van het estuarium van ongeveer $110 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$. Dit relatief klein bekken omvat echter een vrij grote verscheidenheid aan geologische formaties en bodemsorten, vegetaties en menselijke activiteit die alle een invloed uitoefenen op de geochemische samenstelling van het water. Het is duidelijk dat in de kleinere wateren deze samenstelling sterk van plaats tot plaats kan verschillen.

Het concept van het fysische stroomnetwerk werd het eerst uitgewerkt door Leopold en Maddock (1953) om de consistente patronen of aanpassingen in de relaties tussen stroombreedte, diepte, snelheid en sedimentlading te beschrijven. Deze evenwichten zijn dynamisch en worden verwezenlijkt door de tegengestelde tendenzen van een rivier om de efficiëntie van het energieverbruik te maximaliseren (streven naar minimale hoeveelheid arbeid) en te uniformiseren (streven naar uniforme dissipatie). Dit heet in de geomorfologie de energie evenwichtstheorie. Levensgemeenschappen in de rivier bezitten functionele en structurele karakteristieken die langs de stroom verdeeld zijn op zulk een manier dat ze overeen komen met de meest waarschijnlijke toestand van het fysische systeem. Quasi-equilibria van het vorm van het kanaal zijn het voorspelbare resultaat van interacties tussen controlerende factoren zoals de geologie van het bekken en de afgeleide sedimenten, de grootte en het patroon van de stroming en het temperatuurregime en de vegetatie van de bodem. Zulke quasi-equilibria worden beschouwd als voorspelbare fysische omgevingen waaraan de stroomorganismen zijn aangepast. Het basisschema van het concept is dat de draineringspatronen van stromen en hun rivieren een voorspelbaar continuum vormen van toenemende kanaalgrootte en bijhorende biologische karakteristieken. Met toenemende grootte van het stroomkanaal is er een vermindering van de directe invloed van de terrestrische omgeving (de oeverzone) op de biologische gemeenschappen in het water en er is een toename van het belang van inputs vanuit het bovenstrooms netwerk naarmate het samenvalt in grotere en grotere waterlopen. Dit continuumconcept wordt in detail beschreven door Vannote et al. (1980).

Er zijn algemene karakteristieken van de lotische gemeenschappen die voorkomen in waters van verschillende orde te onderscheiden. In de kleinste wateren, van orde 1-3, is er een sterke invloed van de oevervegetatie, waardoor in bossen de autotrofe productie in de rivier wordt belemmerd en grote hoeveelheden allochtone detritus worden toegeleverd. Naarmate de grootte van de stroom toeneemt neemt het belang van deze terrestrische import af en de autochtone primaire productie toe. Bovendien is er een toenemende import van organisch materiaal van stroomopwaarts. Deze transitie van kleine waters afhankelijk van terrestrische input naar grotere waar de belangrijkste import van organisch materiaal gebeurt door primaire productie van waterplanten wordt weerspiegeld in een stijging van de verhouding tussen de totale productie en respiratie van het water. De zone waarin de stroom van heterotroof naar autotroof meta-

bolisme wisselt hangt af van de bebouwing van de oevers; in loofbossen en sommige naaldbossen gebeurt dit ongeveer bij orde 3, bij minder beschaduwing soms al bij orde 1 (fig. 4).

Grote rivieren ontvangen grote hoeveelheden fijn partikulair organisch materiaal van stroomopwaarts verwerking van dode bladeren en ander houtafval. De effecten van de oevervegetatie zijn onbelangrijk maar de primaire productie wordt dikwijls gelimiteerd door de diepte en de turbiditeit. Zulke systemen kunnen opnieuw een lagere P/R-verhouding krijgen.

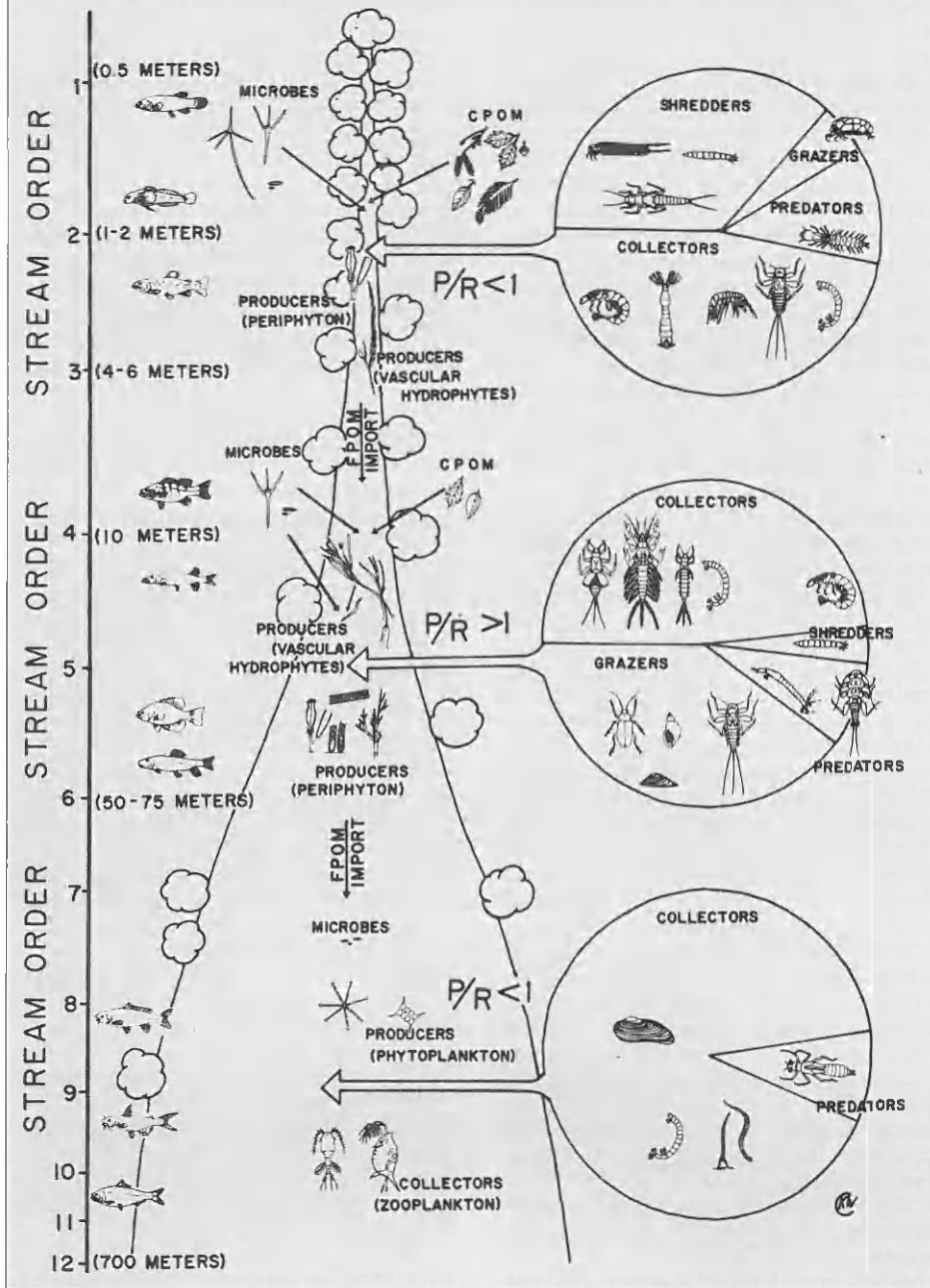
Het jaarlijks overschot van productie op respiratie in middelgrote wateren wordt geëxporteerd langsheen het drainagenetwerk. Invertebraten die zich met algen voeden nemen toe in relatieve dominantie. Er is een maximale diversiteit aan voedselbronnen in middelgrote rivieren en de diversiteit van de macrofauna is dan ook maximaal. De morfologische en gedragsadaptaties van de ongewervelden uit stromend water geven de veranderingen in type en voorkomen van hun voedsel weer. Men kan bij deze ongewervelden onderscheid maken tussen functionele groepen die hun voedsel scheuren, verzamelen, afschrappen of afgrazen of die actief prooi opsporen. Sommige dieren gebruiken grof partikulair organisch materiaal zoals bladafval dat ze kapot scheuren terwijl andere zich daarentegen specialiseren op fijn materiaal dat ze door uitfiltreren van het water bekomen. Beide groepen leven in de eerste plaats van de bacteriën die zich op het materiaal bevinden. Andere dieren schrapen vastgehechte algen van stenen en andere substraten af en deze worden dikwijls dominant in grotere rivieren waar meer algen voorkomen.

Een rivier wordt in natuurlijke omstandigheden door zeer veel soorten bewoond en het is dan ook vrijwel onmogelijk kennis van de stofkringlopen of het metabolisme van het hele systeem te bekomen uit de studie van al de afzonderlijke soorten. Anderzijds is het ook niet mogelijk te ruwe indelingen te gebruiken. Een tussenoplossing is de studie van functionele groepen die kan toegepast worden op bacteriën (cellulose afbrekers, dextrificeerders), algen (schaduwplanten, stikstoffixeerders) en dieren (bladafvalscheurders, verzamelaars van fijne partikels) of de oevervegetatie. De functionele classificatie berust grotendeels op de manier waarop voedsel verzameld wordt en de morfologische structuren die daarmee samenhangen.

De functionele classificatie hangt grotendeels samen met het systeem waarmee voedsel verkregen wordt, de morfologie en het gedrag van het organisme. Morfologische kenmerken bepalen wat voor soort voedsel efficiënt kan verkregen worden. De efficiëntie waarmee dit voedsel omgezet wordt in groei is afhankelijk van het assimilatiesysteem en de kwaliteit van het opgenomen voedsel.

Bij de invertebraten worden voedselaquisitiesystemen onderverdeeld op basis van de structuren en het vertoende gedrag om zo efficiënt mogelijk verschillende soorten voedsel te bekomen. Algemeen worden de volgende categorieën herkend (tabel 3): a) grof partikulair organische materiaal

Fig. 4: Illustratie van het rivier-continuüm-concept. Waterlopen worden getoond in toenemende orde met hun breedte als indicator. Beekjes van eerste tot derde orde zijn overwegend heterotroof, rivieren van gemiddelde orde zijn autotroof en de segmenten van hogere orde opnieuw heterotroof. Het belang van grof partikulair organisch materiaal (CPOM) neemt af en het transport van fijn partikulair materiaal (FPOM) neemt stroomafwaarts toe. Bij de macro-invertebraten domineren scheurders in de kleine waterlopen en filtreerders en grazers in de middelgrote waterlopen. In grote rivieren komen vooral verzamelaars voor. Vispopulaties verschuiven van koud- naar warmwatersoorten. Uit Cummins, 1988.



zoensverschillen worden beschouwd. Vrijwel alle jonge stadia, ook van predatoren, leven van FPOM.

De stroomafwaartse gebieden hangen meer en meer af van invoer van organisch materiaal naarmate de rivier groter wordt. De verscheidenheid aan opgelost organisch materiaal neemt af naarmate de rivier groter wordt. Dit komt doordat de kleinste wateren het grootste grensvlak hebben met de buitenwereld en omdat de kleinere en afbreekbare organische moleculen snel door bacteriën worden opgenomen en alleen grotere en refractair materiaal verder getransporteerd wordt.

Het is belangrijk te weten of organisch materiaal lang genoeg in een bepaald deel van de rivier kan blijven om biologische activiteit toe te laten. De retentie-efficiëntie in een bepaald segment is een functie van de helling, de stroming en de ruwheid van de bodem en wordt weergegeven door het concept van spiraliserings. De relatie tussen het recycleren van materiaal (stikstof, fosfor, DOM) en het bijhorende stroomafwaartse transport vergen een bijstelling van het klassieke beeld van cycli in ecosystemen. De spiraliseerlengte wordt gedefinieerd als het gemiddelde lengte van het kanaal waarover materiaal stroomafwaarts wordt verplaatst gedurende één turn-over. Hoe korter de spiraliseerlengte hoe efficiënter de retentie van materiaal. Deze benadering is vooral belangrijk bij de studie van de dynamica van DOM. Grote verschuivingen in het stockeren van organisch materiaal zijn onder hydraulische controle, een kleiner deel wordt biologisch gereguleerd.

5. DE INVLOED VAN DE MENS: FUNKTIES VAN EEN RIVIERBEKKEN

Wanneer de vele ingrepen van de mens in een geschikt natuurlijk en tijdelijk kader geplaatst worden is het ook beter mogelijk de effecten van verstoring van deze systemen te beoordelen. Een belangrijk effect van de moderne mens in het algemeen is een toename in ruimte en tijd en wat in essentie natuurlijk fenomenen of verstoringen zijn (Cummins, 1988). De mens heeft geen echt nieuwe types verstoringen aan het systeem toegevoegd, maar wel een dramatische verandering in de distributie en de frequentie ervan (zie tabel 4).

Voor vele kleine waterlopen en voor alle grote rivieren is de oorspronkelijke fysische en ecologische structuur verdwenen. In Eu-

CPOM, vooral bladafval en de geassocieerde microben (vooral fungi) met scheurders (invertebraten met kauwende monddelen); b) fijn partikulair organisch materiaal FPOM en geassocieerde microben (vooral bacteriën) met verzamelaars, filterende invertebraten die de zwevende partikels opnemen uit de waterfase of collectors die de gesedimenteerde partikels opnemen; c) epilithon en epiphyton met schrapers, invertebraten met morfologische en gedragsadaptaties om algen en microben van oppervlakken af te schrapen en d) prooi met predatoren.

Vrijwel alle macro-invertebraten van rivieren zijn omnivoor wanneer alle groeistadia en de verscheidenheid van habitat en sei-

Tabel 3: Functionele groepen macro-invertebraten in stromend water.

Functionele groep	Voedselbron
Scheurders	grof partikulair organisch materiaal vooral bladafval geassocieerd met fungi
Filtreerders	fijn partikulair organisch materiaal met vooral geassocieerde bacteriën
Schrapers	epilithon en epiphyton, algen en microbiële organismen vastgehecht aan oppervlakken
Predatoren	diverse prooien

ropa en N. Amerika zijn de kanalen grotendeel afgesneden van hun vloedvlakte en de biologische complexiteit is nog verder gereduceerd door het massief verwijderen van grote hindernissen zoals omgevallen bomen die een belangrijk stabiliserend element vormen. Het indijken en kanaliseren en rechttrekken van kleine beekjes, het draineren van de moerassen die het debiet stabiliseren zijn fysische ingrepen die de ecologie van het stromende water sterk beïnvloed hebben.

De effecten van het toevoegen van toxische bestanddelen aan het water zijn evident. Vele andere effecten zijn echter veel subtieler. Reeds sinds prehistorische tijden werden bossen gekapt en rivieroeveren vrij gemaakt van vegetatie en werden weiden en akkers aangelegd. De aanleg van wegen voor deze activiteiten leidde tot toenemende bodemerrosie en de hieruit volgende toename van het slibgehalte en het weggakken van de oevervegetatie heeft onmiddellijke effecten op de flora en fauna. Veel soorten die helder water of schaduw en beschutting nodig hebben zijn hierdoor verdwenen. Het draineren van moerassen en oude rivierarmen in de vloedvlakte zijn eveneens factoren waardoor de fauna en flora van het bekken sterk aangetast kunnen worden.

In het menselijk gebruik dat van een rivier gemaakt wordt, speelt vooral de mogelijkheid van transport een grote rol. Vele steden en industriën ontstonden langs rivieren of estuaria waar het water zorgt voor een vrijwel continuë transportband. Zowel de aanvoer van grondstoffen als de afvoer van afvalproducten vergt relatief weinig energie. Vooral de afvoer van niet verder gebruikte eindproducten van menselijke activiteiten, zowel in fysiologische als economische zin, heeft hierbij de ecologie van een aantal rivieren sterk veranderd. Door een te hoge toevoer aan organisch materiaal wordt een ecosysteem geïnduceerd dat op sommige plaatsen volledig gedomineerd wordt door de bacteriële processen van anaërobie respiratie en fermentatie, waardoor alle hoger leven in de rivier geëlimineerd is. Het lijkt geen twijfel dat het Scheldebekken in dit opzicht één van de meest verontreinigde gebieden ter wereld is. Ecosystemen die door anaërobie processen gedomineerd worden zijn ook vanuit het standpunt van menselijk gebruik om tal van redenen weinig aantrekkelijk.

Dr. C. HEIP

Delta Instituut voor Hydrobiologisch

Onderzoek

Vierstraat 28

NL-4401 EA Yerseke

Nederland

Tabel 4: Verstoringen van stromend water en de invloed erop door de mens (naar Cummins, 1988).

Natuurlijke verstoring	Veranderingen door prehistorische mens	Veranderingen door moderne mens
Vuur	Lokaal: toenemend vuurgebruik	Regulatie: gecontroleerd branden en toename accidentele branden
Vloed/droogte	Kleinschalige effecten: verwijderen van bomen, afdammen	Regulatie: indijken, afwateren, reductie van piekvloed en toename minimale vloed
Massa-verplaatsing	Minimaal: toenemende sedimentinput bij kampen	Versnelling: zeer sterk toegenomen sedimentinput door landbouw, wegebouw, drainage
Windval van bomen	Minimaal, gelokaliseerd bij kampen	Versnelling: zeer sterk toegenomen windval van de vegetatie aan de randen van boskap
Meandering van het stroomkanaal	Minimaal, wellicht gelokaliseerd bij kampen	Sterke verandering: kanalisatie, dijk aanleg waardoor rivieren van hun vloedvlakte worden geïsoleerd
Veranderingen bij organismen, extincties, introducties	Weinig, toegenomen verspreiding bij nomadische stammen	Grootschalige reducties, extincties en introductie van vreemde soorten - oevervegetaties - overexploitatie - waterkwaliteit
Input van toxische bestanddelen	Minimaal, lokaal organische verrijking bij kampen	Dramatische toename: input van een enorme reeks toxines

LITERATUUR

BERVOETS, L. & A. SCHNEIDERS. 1990. Onderzoek naar de verspreiding en de typologie van ecologisch waardevolle waterlopen in het Vlaamse gewest. Maas en Netebekken. Rapport Universitaire Instelling Antwerpen, 105 pp.

BERVOETS, L., A. SCHNEIDERS & C. WILS. 1991. Onderzoek naar de verspreiding en de typologie van ecologisch waardevolle waterlopen in het Vlaamse gewest. Deel I: het Denderbekken. Rapport Administratie Milieu, Natuur en Landinrichting van de Vlaamse Gemeenschap. 47 pp.

CUMMINS, K.W. 1988. The study of stream ecosystems: a functional view. In: J.R. Pomeroy en J.J. Alberts (editors). Concepts of Ecosystem Ecology. Springer Verlag New York, 384 pp.

HYNES, H.B.N. 1970. The ecology of running waters. Liverpool University Press. 555 pp.

KNIGHTON, D. 1984. Fluvial Forms and Processes. Edward Arnold, London. 218 pp.

LEOPOLD, L.B. & T. MADDOCK, Jr. 1953. The hydraulic geometry of stream channels and some physiographic implications, US Geological Survey Prof. Pap. 422-H: 15 pp.

LEOPOLD, L.B., M.G. WOLMAN en J.P. MILLER. 1964. Fluvial Processes in Geomorphology. Freeman San Francisco. 522 pp.

VANNOTE R.L., G.W. Minshall, K.W. CUMMINS, J.R. SEDELL & C.E. CUSHING. 1980. The River Continuum Concept, Can. J. Fish. Aquat. Sci. 37: 130-137.