



Vlaanderen
is wetenschap




Trofische relaties tussen oligochaeten en epibenthische predatoren op slikken in de Zeeschelde

Tweedelijnsanalyse

Frank Van de Meutter, Olja Bezdenjesnji, Dimitri Buerms, Joram De Beukelaer, Nico De Regge,
Thomas Terrie, Jan Soors, Joost Vanoverbeke, Alexander Van Braeckel, Bart Vandevoorde,
Erika Van den Bergh, Gunther Van Ryckegem

**INSTITUUT
NATUUR- EN BOSONDERZOEK**

Auteurs:

[Frank Van de Meutter](#) , Olja Bezdenjesnji, Dimitri Buerms, Joram De Beukelaer, Nico De Regge, Thomas Terrie, Jan Soors, Joost Vanoverbeke, Alexander Van Braeckel, Bart Vandevoorde, Erika Van den Bergh, Gunther Van Ryckegem
Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek

Reviewers:

VNSC Beheer en Beleid

Het INBO is het onafhankelijk onderzoeksinstituut van de Vlaamse overheid dat via toegepast wetenschappelijk onderzoek, data- en kennisontsluiting het biodiversiteitsbeleid en -beheer onderbouwt en evalueert.

Vestiging:

Herman Teirlinckgebouw
INBO Brussel
Havenlaan 88 bus 73, 1000 Brussel
www.inbo.be

e-mail:

Frank.VandeMeutter@inbo.be

Wijze van citeren:

Van de Meutter F, Bezdenjesnji O, Buerms D, De Beukelaer J, De Regge N, Terrie T, Soors J, Vanoverbeke J, Van Braeckel A, Vandevoorde B, Van den Bergh E, Van Ryckegem G (2021). Trofische relaties tussen oligochaeten en epibenthische predatoren op slikken in de Zeeschelde. Tweedelijnsanalyse. Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek 2021 (23) Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, Brussel. DOI: doi.org/10.21436/inbor.35111052

D/2021/3241/248

Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek 2021 (23)

ISSN: 1782-9054

Verantwoordelijke uitgever:

Maurice Hoffmann

Foto cover:

Grijze garnaal (Yves Adams / Vilda)

Dit onderzoek werd uitgevoerd in opdracht van:

Maritieme Toegang, Thonetlaan 102 bus 2, 2050 Antwerpen

DEPARTEMENT
MOBILITEIT &
OPENBARE
WERKEN



Trofische Relaties tussen oligochaeten en epibenthische predatoren op slikken in de Zeeschelde

Tweedelijnsanalyse

Van de Meutter Frank, Bezdenjesnji Olja, Buerms Dimitri, De Beukelaer Joram,
De Regge Nico, Terrie Thomas, Soors Jan, Vanoverbeke Joost, Van Braeckel
Alexander, Vandevoorde Bart, Van den Bergh Erika, Van Ryckegem Gunther

doi.org/10.21436/inbor.35111052

Dankwoord/Voorwoord

Verschillende mensen binnen INBO verleenden hulp bij het uitvoeren van deze studie. Mensen van het EVINBO bureau verzorgden mee het administratieve werk en maakten zo onze taak minder zwaar. Mensen van het INBO MHAF-team (monitoring herstel aquatische fauna) verdienen een bijzonder woord van dank voor hun hulp op het terrein bij het verzamelen van vissoorten voor de ecotopenstudie. Professor Steven Bouillon en postdoc David Soto Arrojo willen we graag heel erg bedanken voor hun gastvrijheid en de hulp en het advies bij het verwerken van de isotopenstalen. Maritieme Toegang en in het bijzonder Frederik Roose willen we bedanken voor een prettige samenwerking en het vertrouwen in INBO bij de uitvoer van deze studie.



Samenvatting

Het macrobenthos, de kleine diertjes die we vinden in de bodem van de Zeeschelde, vormt een ecologisch erg belangrijke schakel in het voedselweb van estuaria, als voedsel voor onder andere watervogels en vis. In het oligohaliene en zoete deel van de Zeeschelde bestaat het macrobenthos voor het grootste deel uit oligochaeten of borstelarme wormen. Sinds de eeuwwisseling zorgde een verbetering van de waterkwaliteit voor een ecosysteemshift in dit deel van de Zeeschelde. Die zette zich versneld door in 2007 en leidde tot een plotse omslag: na vele decennia verschenen opnieuw onderwaterpredatoren, waaronder allerlei vissoorten, garnalen en aasgarnalen. In dit nieuwe voedselweb ontstonden nieuwe trofische links, ook met de oligochaeten. In een eerdere studie toonden we aan dat ongeveer 1/3 van de biomassa van de wormen gepredeerd wordt door aquatische predatoren. In deze studie onderzoeken we welke soorten hiervoor verantwoordelijk zijn, met andere woorden met welke soorten de oligochaeten een trofische link hebben.

We voerden daartoe een dieetstudie uit op een selectie van aquatische predatoren met behulp van de stabiele isotopen van C, N en H. De isotopensamenstelling van het lichaam van een predator wordt bepaald door zijn prooien. Met behulp van *Bayesian stable isotope mixing models* kan op basis van de stabiele isotoopsamenstelling van een predator en die van zijn potentiële prooien het dieet van de predator geschat worden.

We analyseerden drie soorten predatoren waarvan we in een eerder experiment hadden aangetoond dat ze potentiële wormenpredatoren zijn: brakwatergrondel (*Pomatoschistus microps*), grijze garnaal (*Crangon crangon*) en langneussteurgarnaal (*Palaemon longirostris*). Het dieet van grijze garnaal bleek voornamelijk pelagisch en bestond uit zoöplankton en een kleine fractie aasgarnalen. De brakwatergrondel en de langneussteurgarnaal zijn wel deels benthische predatoren. De brakwatergrondel voedt zich voor een deel met oligochaeten, vooral in het najaar, maar foerageert vooral op zoöplankton. Een aanzienlijk deel van het dieet bestaat uit microfytobenthos, wat de benthische link verder aantoont. Bij de langneussteurgarnaal is dit nog meer uitgesproken. Het is de enige soort waarbij oligochaeten het belangrijkste onderdeel van het dieet zijn. In het voorjaar en de zomer is zoöplankton even belangrijk, maar in het najaar zijn oligochaeten veruit het hoofdbestanddeel.

Tijdens de zomer en het najaar zijn van de onderzochte soorten de brakwatergrondel en de langneussteurgarnaal de belangrijkste predatoren van de oligochaeten. Mogelijk spelen in de eerste jaarhelft ook andere soorten zoals bot een rol. Dit onderzoek is een eerste belangrijke stap bij het in beeld brengen van het belang van slikken voor het voedselweb van de Zeeschelde.



Betekenis voor beheer en beleid

De Zeeschelde is aangemeld als vogelrichtlijngebied BE2300006-Schelde en het Durme-estuarium van de Nederlandse grens tot Gent en is een belangrijk overwinteringsgebied voor watervogels. Van 1990 tot 2003 steeg het aantal overwinteraars gestaag, maar daarin kwam vanaf 2004 een kentering. Dit had onder andere te maken met de verbetering van de waterkwaliteit en de heropleving van aquatische faunagemeenschappen.

De totale macrobenthos-biomassa van de Zeeschelde wordt gezien als een belangrijke parameter van de toestand van het Zeeschelde ecosysteem (Maris et al., 2014). Daarbij wordt verondersteld dat het macrobenthos de draagkracht bepaalt van het systeem voor overwinterende watervogels en een deel van het aquatisch voedselweb. Weinig was echter geweten over de betekenis van bodemdieren voor aquatische fauna, en over eventuele competitie met watervogels. Met behulp van stabiele isotopen worden in deze studie belangrijke stappen gezet in het doorgronden van verbanden tussen soorten in het voedselweb (wie eet wie?) in de oligohaliene zone van de Zeeschelde. Brakwatergrondels en steurgarnalen consumeren net als de watervogels oligochaeten. Doordat brakwatergrondels en steurgarnalen in dit deel van de Zeeschelde heel talrijk zijn in de zomer en vroege herfst en daarna weer sterk afnemen, hebben ze een voordeel (een zogenaamd prioriteitseffect) tegenover de overwinterende watervogels die vooral in de late herfst en de winter in de Zeeschelde vertoeven.

De beschikbare hoeveelheid voedsel (wormen) voor watervogels is recent dus verminderd door competitie. Maar evengoed zijn wormendensiteiten tegenwoordig lager omdat er minder geschikt voedsel is. Deze wormen (oligochaeten) eten het op de slikken afgezet organisch materiaal en waarschijnlijk vooral het microbieel leven dat erop gedijt (Giere, 2006). Doordat er niet langer continu allochtoon organisch materiaal (onder de vorm van ongezuiverde lozingen met organisch materiaal) wordt aangevoerd is er nu veel minder voedsel voor Oligochaeta. We vermoeden dat het autochtone organisch materiaal dat nu de belangrijkste voedselbron is waarschijnlijk een lagere voedingskwaliteit heeft terwijl de zeer fijne, meest voedzame fractie van dit materiaal enkel nog in grote hoeveelheden aanwezig is in de laagdynamische en zeer luwe gebieden. Adriaensen et al. (2005) anticepeerden al op een te verwachten voedselafname voor bodemdieren, en daardoor verminderende aantallen overwinterende watervogels, door de voortschrijdende waterzuivering. Ze berekenden dat een uitbreiding van 500ha slik nodig was om de overwinteringsfunctie van de Zeeschelde voor watervogels te vrijwaren. Onze resultaten bevestigen deze noodzaak en benadrukken het belang van herstel en creatie van vooral luwe en laagdynamische slikgebieden.

Aanbevelingen voor beheer en beleid

Ecosysteemevaluatie

Maris et al. (2014) stelden een richtwaarde van 30 ton droge stof macrobenthos-biomassa voor de gehele Zeeschelde voorop die moet volstaan als voedsel voor het behoud van de populatie overwinterende watervogels. Dit was wellicht correct toen de grote densiteiten van oligochaeten een-op-een in verband stonden met de hoge aantallen overwinterende watervogels. Het onderzoeksproject trofische relaties toonde echter aan dat predatie van aquatische fauna op het macrobenthos (de zogenaamde benthopelagische link) mee in de vergelijking moeten opgenomen worden om het ecosysteemfunctioneren te evalueren.



Habitatinrichting en -herstel

Behoud van laagdynamische slikken en het ontwikkelen van nieuwe, luwe gebieden met grote slikoppervlaktes zijn erg belangrijk omdat dit vrijwel de enige plaatsen zijn waar nog hoge densiteiten wormen kunnen voorkomen als voedsel voor onderwater predatoren én watervogels. Recente tellingen en vergelijkingen tonen inderdaad aan dat watervogels nu vooral in zulke luwe, nieuw ingerichte gebieden vertoeven.

Nader onderzoek

Om bijkomend en gericht advies te kunnen geven over ingreep-effecten en om het ecologisch functioneren van de Zeeschelde verder te doorgronden om zo op basis van deze kennis gerichter de toestand te evalueren is het nodig om de rol van de slikken verder te onderzoeken. Dit kan door de studie te vervolledigen naar de basis van de voedselketens toe door de eigenschappen te onderzoeken van het detritus en het sediment die de groei van wormenpopulaties bepalen. Bovendien moet het onderzoek verdergezet worden naar de link tussen wormen en de hogere trofische groepen (tot bij de grotere vissoorten en watervogels). Tenslotte moet de benthopelagische link vervolledigd worden door het belang van microfytobenthos als voedselbron verder te bestuderen. Zo kan de draagkracht van het slik als habitat bepaald worden. Naar watervogels toe zou een betere kennis van het huidige dieet van de aanwezige soorten moeten leiden tot het bepalen van de huidige en toekomstige draagkracht van het systeem.



English abstract

Macrobenthos, the small animals we find in and near the bottom of the Zeeschelde, are an ecologically very important link in the food web of the estuary, as food for waterfowl and fish, among others. In the oligohaline and freshwater part of the Zeeschelde, the macrobenthos mainly consists of oligochaetes. Around the year 2007, an ecosystem shift occurred in this part of the Zeeschelde as a result of an improvement in water quality. After many decades, underwater predators appeared again, including all kinds of fish, shrimps and mysids. In this new food web new trophic links were established, also with the oligochaetes as key species group. In a previous study, we showed that about 1/3 of the worms' biomass is predated by aquatic predators. In this study we investigate which species are responsible for this, in other words: which species have established a trophic link with the oligochaetes.

We conducted a diet study on a selection of aquatic predators using stable isotopes of C, N and H. The isotopic composition of a predator's body is determined by its prey. Using the stable isotope composition of a predator and its potential prey, the predator's diet can be estimated using Bayesian stable isotope mixing models.

We analyzed three species of common predators that we demonstrated in a previous experiment to be potential worm predators: common goby (*Pomatoschistus microps*), brown shrimp (*Crangon crangon*), and estuarine shrimp (*Palaemon longirostris*). The brown shrimp diet was primarily pelagic and consisted of zooplankton and a small fraction of mysids. The common goby and the estuarine shrimp appear to be partly benthic predators. The common goby feeds partly on oligochaetes, especially in autumn, but mainly feeds on zooplankton. A significant portion of its diet consists of microphytobenthos, which further demonstrates its benthic link. This is even more pronounced with the estuarine shrimp. It is the only species here found to have worms as the major part of its diet. Zooplankton is equally important in spring and summer, but in autumn oligochaetes are by far the main food source.

During summer and fall, common goby and estuarine shrimp are the main predators of the oligochaetes. Other species such as European flounder may also play a role in the first half of the year. This research is an important step forward in establishing the ecological importance of mudflats for the food web of the Zeeschelde.



Inhoudstafel

Dankwoord/Voorwoord	2
Samenvatting	3
Betekenis voor beheer en beleid	4
Aanbevelingen voor beheer en beleid	4
English abstract	6
Lijst van figuren	8
Lijst van tabellen	9
1 Inleiding.....	10
1.1 Slikken - functies in het estuarien ecosysteem	11
1.2 Belang van slikken in het voedselweb van de oligohaliene schelde	12
2 Materiaal en methode	14
2.1 Gebruik van stabiele ecotopen in de ecologie	14
2.2 Verzamelen, bewerken en analyseren van stalen	15
2.3 Analyse van trofische relaties: Bayesian stable isotope mixing models	16
3 resultaten	18
3.1 Brakwatergrondel (<i>Pomatoschistus microps</i>)	18
3.2 Griuze garnaal (<i>Crangon crangon</i>)	21
3.3 Langsneussteurgarnaal (<i>Palaemon longirostris</i>).....	22
4 Discussie.....	24
4.1 Trofische relaties in de zeeschelde: resultaten van een enclosure-onderzoek	24
4.2 Trofische relaties in de zeeschelde: isotopenonderzoek	24
4.2.1 Brakwatergrondel (<i>Pomatoschistus microps</i>)	24
4.2.2 Griuze garnaal (<i>Crangon crangon</i>)	25
4.2.3 Langsneussteurgarnaal (<i>Palaemon longirostris</i>)	26
5 Consequenties van de resultaten voor onze kennis van het ecosysteem	27
5.1 De rol van macrobenthos in het voedselweb?.....	27
5.2 Welke predatoren zijn sturend voor het benthos?.....	27
5.3 Bottom-up of top-down controle van het macrobenthos?	29
5.4 onrechtstreekse Effecten op andere organismen.....	30
6 voorstel tot Onderzoekslijnen om onze kennis over de werking van het ecosysteem verder te verbeteren	32
Referenties	34



Lijst van figuren

- Figuur 1-1. Hypothese op basis van het eerstelijnsrapport trofisch relaties van het voedselweb van de Zeeschelde ter hoogte van de Rupelmonding voor de zomerperiode. De oranjebruine kleur geeft de benthische component van het voedselweb weer; de blauwe kleur de pelagische component. Voor zover mogelijk worden beide stofstromen gescheiden weergegeven; de pelagische stofstroom aan de linkerzijde en de benthische stofstroom aan de rechterzijde (visueel benadrukt door de grote pijlen). De basisbronnen worden apart weergegeven (respectievelijk autotrofe planktonische soorten ofwel fytoplankton en alle vormen van terrestrisch detritus). SPM = suspended particulate matter; MFB = microfytobenthos. (Figuur uit Van de Meutter et al. 2019). Volle pijlen zijn aangetoonde belangrijke links, de stippellijnen zijn hypothetische en/of minder belangrijke links. 11
- Figuur 3-1: Isoplot van $\delta^{13}\text{C}$ versus $\delta^2\text{H}$ voor de prooisoorten (*sources*, grote symbolen, gemiddelde met standaard deviaties) van brakwatergrondel en voor brakwatergrondel zelf (kleine symbolen, waarden per individu). De stalen overheen het jaar zijn gegroepeerd in drie periodes (januari-april '17 = Date 1; mei-augustus '17 = Date 2; september '17-januari '18 = Date 3). 18
- Figuur 3-2: Gemodelleerde bijdrage (*posterior density*) van verschillende prooisoorten aan het dieet van brakwatergrondel voor drie opeenvolgende periodes in 2017. (januari-april '17 = Date 1; mei-augustus '17 = Date 2; september '17-januari '18 = Date 3) 19
- Figuur 3-3: Isoplots voor $\delta^{13}\text{C}$ versus $\delta^2\text{H}$ (links) en $\delta^{13}\text{C}$ versus $\delta^{15}\text{N}$ (rechts) met weergegeven de prooisoorten (*sources*, grote symbolen, gemiddelde met standaard deviaties) en de *consumer* grijze garnaal (kleine symbolen, waarden per individu) voor de periodes mei-augustus '17 (Date 2) en september '17- januari '18 (Date 3). 21
- Figuur 3-4: Gemodelleerde bijdrage (*posterior density*) van verschillende prooisoorten aan het dieet van grijze garnaal voor de periode mei-augustus 2017 (links, Date 2) en de periode september '17-januari '18 (rechts, Date 3). 22
- Figuur 3-5: Isoplots voor $\delta^{13}\text{C}$ versus $\delta^2\text{H}$ (links) en $\delta^{13}\text{C}$ versus $\delta^{15}\text{N}$ (rechts) met weergegeven de prooisoorten (*sources*, grote symbolen, gemiddelde met standaard deviaties) en de *consumer* langneussteurgarnaal (kleine symbolen, waarden per individu) voor de periodes mei-augustus '17 (Date 2) en september '17- januari '18 (Date 3). 22
- Figuur 3-6: Gemodelleerde bijdrage (*posterior density*) van verschillende prooisoorten aan het dieet van langneussteurgarnaal voor de periode mei-augustus 2017 (links, Date 2) en de periode september '17-januari '18 (rechts, Date 3). 23
- Figuur 5-1: Schematische hypothese van het basale voedselweb in het oligohaliene deel van de Zeeschelde. 29



Lijst van tabellen

Tabel 2-1:	Overzicht van de vangstdata en het aantal geanalyseerde individuen van de soorten weerhouden voor de analyse van de trofische links tussen epibenthische predatoren en benthos ter hoogte van de Notelaer (Bornem).	15
Tabel 3-1:	Overzicht van de geschatte bijdrages (mediaan) van de prooisoorten voor de 3 predatoren, voor drie periodes (zie hoger). De bijdrages worden uitgedrukt als aandeel ten opzichte van 1 (het totaal).	20

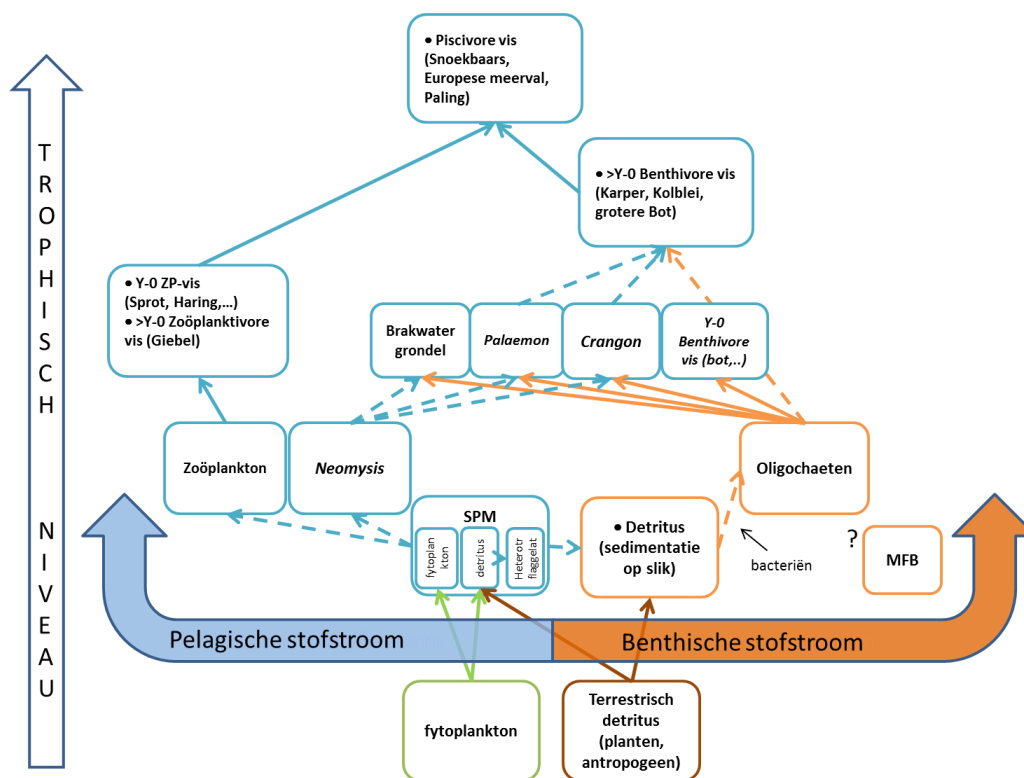


1 INLEIDING

Deze rapportage kadert in het onderzoeksproject 'Onderzoek naar trofische relaties in de Zeeschelde' in opdracht van Maritieme Toegang (2016-2018) (Van de Meutter et al. 2019). Specifiek gaat deze rapportage dieper in op de rol van het macrozoöbenthos in het voedselweb van de oligohaliene (zwak brakke) Zeeschelde door bijkomende analyse van de stabiele isotoop data.

Van de Meutter et al. (2019) toonden experimenteel aan dat ongeveer 1/3 van de benthosbiomassa (*standing stock*) tijdens de zomermaanden opgaat aan predatie door aquatische predatoren. Uit een enclosure experiment (diameter van de openingen in de kooiwanden <13 mm) bleek dat kleine predatoren hiervoor verantwoordelijk zijn. Een parallelle analyse met stabiele isotopen liet ons toe om een eerste beeld te vormen van mogelijke trofische relaties in de oligohaliene Zeeschelde. Dit geeft ons een idee van de doorstroming van de opgebouwde benthische biomassa, in dit deel van de Zeeschelde hoofdzakelijk Oligochaeta, in het voedselweb (Figuur 1-1). Deze analyse wees ook op drie kleine predatorsoorten met een isotoopsignaal dat mogelijk overeenstemt met een op Oligochaeta gebaseerd dieet: de brakwatergrondel (*Pomatoschistus microps*), de langneussteurgarnaal (*Palaemon longirostris*) en de grijze garnaal (*Crangon crangon*).

Extra isotoopgegevens die na publicatie van Van de Meutter et al. (2019) beschikbaar kwamen moeten nu toelaten om het dieet van deze drie predatoren duidelijker in beeld te brengen. In deze tweedelijnsanalyse proberen we aan de hand van *Bayesian stable isotope mixing* models op basis van drie stabiele isotopen (C^{13} , N^{15} en H^2) een antwoord te geven op de vraag welke de voornaamste predator(en) is (zijn) van Oligochaeta in de oligohaliene zone van de Zeeschelde. Op basis van de resultaten zal de rol van slikken in het huidige ecologisch functioneren van de Zeeschelde bediscussieerd worden.



Figuur 1-1. Hypothese op basis van het eerstelijnsrapport trofisch relaties van het voedselweb van de Zeeschelde ter hoogte van de Rupelmonding voor de zomerperiode. De oranjebruine kleur geeft de benthische component van het voedselweb weer; de blauwe kleur de pelagische component. Voor zover mogelijk worden beide stofstromen gescheiden weergegeven; de pelagische stofstroom aan de linkerzijde en de benthische stofstroom aan de rechterzijde (visueel benadrukt door de grote pijlen). De basisbronnen worden apart weergegeven (respectievelijk autotrofe planktonische soorten ofwel fytoplankton en alle vormen van terrestrisch detritus). SPM = suspended particulate matter; MFB = microfytobenthos. (Figuur uit Van de Meutter et al. 2019). Volle pijlen zijn aangetoonde belangrijke links, de stippellijnen zijn hypothetische en/of minder belangrijke links.

1.1 SLIKKEN - FUNCTIES IN HET ESTUARIEN ECOSYSTEEM

Slikken zijn de slibrijke tot zandige (zacht substraat) zones die quasi met elk getij overspoelen en niet begroeid zijn met hogere planten. Ze ondervinden van de schorrand tot de laagwaterlijn een gradiënt van toenemende overstromingsduur en stroomsnelheden. Van de kust tot ver in het binnenland zijn ze blootgesteld aan longitudinaal veranderende saliniteits-, waterkwaliteits- en hydrodynamische gradiënten. Al deze ruimtelijk sterk variërende omgevingsvariabelen variëren bovendien ook sterk doorheen de tijd (jaarlijks, seizoenaal, getijcyclus, diurnaal,...) waardoor slikecotopen een stressvol en daardoor selectief estuarien milieu vormen met aangepaste soorten en complexe ecologische interacties (Reise, 1985).

De aanwezige oppervlakte slikken en de variatie in kwaliteit en kwantiteit van afzettingen op de slikken sturen de biochemische processen in de sedimenten die mee aan de basis liggen van het zuiverend vermogen van het ecosysteem, de opbouw van de benthische biomassa en de habitat differentiatie van de benthische biodiversiteit. De afgezette en vrijgestelde voedingsstoffen stimuleren, vooral in meer laagdynamische zones, de ontwikkeling van een biofilm (oa. benthische micro-algen, bacteria, fungi) en soms hoge densiteiten en biomassa's

aan bodemleven. Deze overvloed van eten trekt op zijn beurt garnaalachtigen, garnalen, (juvenile) vis en foeragerende vogels aan (Kennish, 1990; Van Braeckel et al., 2020).

Slikken vervullen dus potentieel een belangrijke rol in het ecologisch functioneren van een estuarium. In deze studie focussen we op de rol van slikken in het voedselweb van de zwak brakke (oligohaliene) Zeeschelde.

1.2 BELANG VAN SLIKKEN IN HET VOEDSELWEB VAN DE OLIGOHALIENE SCHELDE

Het voedselweb bouwt op vanuit de primaire producenten (voornamelijk algen) en detritus (Figuur 1-1). De algen zetten koolstofdioxide om in zuurstof en levende koolstof. Daar hebben ze licht en nutriënten voor nodig. Groenalgen gebruiken als nutriënten fosfor en stikstofverbindingen. Kiezelwieren (diatomeeën) gebruiken daarnaast ook nog silicium als nutriënt. Kiezelwieren zijn de belangrijkste primaire producent in estuaria en een belangrijke voedselbron in de Zeeschelde (Maris & Meire, 2017). Als het silicium geheel verbruikt is door kiezelwieren en er zijn nog wel stikstof en fosforverbindingen beschikbaar gaan groen- en blauwalgen groeien. Deze groen- en blauwalgen zijn minder eetbaar en soms zelfs giftig voedsel waardoor de trofische keten verstoord wordt. Voldoende biologisch beschikbaar silicium in het water is dus belangrijk. Biologische processen in slikken en schorren zijn belangrijk in het vrijstellen van biologisch beschikbaar silicium (Struyf et al., 2005). Diatomeeën kunnen vrij zweven in de waterkolom en maken dan deel uit van het fytoplankton, maar kunnen ook groeien op het slikoppervlak en behoren dan tot het microfytobenthos. Slikken zijn dus belangrijk voor zowel het pelagische (zwevende diatomeeën) als het benthische deel (microfytobenthos) van het voedselweb in de Schelde. Microfytobenthos is, samen met organisch sediment (detritus), de belangrijkste voedselbron van de macrofauna van zoete en oligohaliene slikken, en vormt dus de basis van het benthisch voedselweb (Miller et al., 1996). Recent onderzoek in de Gironde toonde aan dat ook het pelagische zoöplankton, waaronder aasgarnalen, voor een belangrijk deel leven van microfytobenthos dat bij opkomend tij en als gevolg van golfwerking en getijstromen suspendeert (David et al, 2016).

In de zoete en oligohaliene Zeeschelde was het voedselweb eind vorige eeuw sterk vereenvoudigd en soortenarm door zuurstofloosheid ten gevolge van hoge concentraties organische vervuiling. De geleidelijke verbeteringen in waterkwaliteit, en vooral de grote verbetering na de ingebruikname van de RWZI Brussel-Noord op de Zenne, resulteerden vanaf 2003 in sterk verbeterde zuurstofcondities en hogere algenproductie (Cox et al., 2009) en de terugkeer van onderwaterleven in de zoete en oligohaliene Zeeschelde zette vooral door vanaf 2007. Het voedselweb werd op heel korte tijd veel soortenrijker en complexer. De bodemdierbiomassa en de hoge vogelaantallen namen tegelijk sterk af (Van de Meutter et al., 2019). Uit de laatste metingen blijkt echter dat de algenproductie in de Boven-Zeeschelde niet verder verbetert. Het lijkt erop dat nu licht de beperkende factor voor de primaire productie is: het water is troebel en daardoor hebben algen minder licht om nutriënten en kooldioxide om te zetten (Vlaams-Nederlandse Scheldecmissie, 2019). Het sediment van dode algen en diatomeeën vormt een belangrijke voedselbron voor de opbouw van de benthische secundaire productie en neemt dus verder af.

Draagkrachtverlies van de slikken van de Zeeschelde als foerageerhabitat voor overwinterende watervogels door verbeterende waterkwaliteit werd reeds in rekening gebracht bij de uitwerking van de Instandhoudingsdoelstellingen van de Zeeschelde (Adriaensen et al., 2005). Er werd ingeschat dat een bijkomende oppervlakte van 500ha slikken nodig zou zijn om het

ecosysteem voldoende robuust te houden voor de overwinterende watervogelpopulaties. Ondertussen is de geanticiperde systeemshift een feit en zijn de watervogelaantallen sterk gereduceerd. Deze studie biedt de eerste bijkomende inzichten om de destijds gemaakte inschattingen af te toetsen dooreen verbeterd begrip van welke soorten afhankelijk zijn van het benthos als voedselbron.

De studie van het voedselweb is een noodzakelijk puzzelstuk om de effecten van veranderingen aan de slikhabitats te begrijpen, bijvoorbeeld door antropogene wijzigingen in sedimentatie- en erosiepatronen of klimaatgestuurde evoluties (zeespiegelstijging en/of debietswijziging).



2 MATERIAAL EN METHODE

2.1 GEBRUIK VAN STABIELE ECOTOPEN IN DE ECOLOGIE

Stabiele isotopen worden tegenwoordig heel vaak gebruikt in ecologisch onderzoek naar trofische relaties (Vander Zanden et al., 2015). Niet alleen is het een snelle en minder intensieve manier om aan informatie te geraken dan door directe dieetanalyses (maaganalyses, observaties,...); het geeft ook veel preciezer weer wat het belang van een voedselbron voor een soort is, omdat je echt kijkt hoe de voedselbron bijdraagt aan het metabolisme en de groei. De methode berust op de fysische eigenschappen van isotopen. Laten we als voorbeeld stikstof nemen met twee stabiele isotopen (het "lichte" ^{14}N en het "zware" ^{15}N). Stikstof is algemeen aanwezig in levende wezens omdat het onderdeel is van aminozuren, de bouwstenen van proteïnen. Wanneer organismen elkaar opeten treedt er zogenaamde fractionering op: het herschikken van de verhoudingen tussen stabiele isotopen (hier de verhouding tussen het "zware" ^{15}N en "lichte" ^{14}N). Fractionering van stikstof gebeurt tijdens het deamineren en transamineren van aminozuren waarbij ^{14}N aminegroepen preferentieel afgestoten worden om metaboliëten te vormen (en worden uitgescheiden), terwijl een in ^{15}N aangerijkte aminozuurvoorraad behouden blijft en gebruikt wordt als bouwstenen in het lichaam. Als gevolg hiervan neemt de verhouding $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ vrij snel toe in de voedselketen en kan gebruikt worden als "trofometer"; een manier om trofische niveaus in een voedselweb te onderscheiden.

Om op een eenvormige en handige manier de hoeveelheid van een isotoop uit te drukken wordt de deltanotatie gebruikt. Daarbij wordt de verhouding van het zware isotoop ten opzichte van de nominaatvorm van het isotoop uitgedrukt relatief ten opzichte van dezelfde verhouding in een standaard. Voor stikstof ziet dit er bijvoorbeeld als volgt uit:

$$\delta^{15}\text{N}(\text{‰}) = \frac{(R_{\text{staal}} - R_{\text{standaard}})}{R_{\text{standaard}}} \times 1000$$

met $R = ^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$.

Omdat de fractie van het zware ^{15}N in luchtstikstof zeer constant is (0.366%) wordt lucht gebruikt als referentie ($R_{\text{standaard}}$). Voor koolstof wordt een versteend fossiel gebruikt als de referentie (*Pee dee belemnite*, of tegenwoordig ook andere vergelijkbare belemnieten). Omdat de $\delta^{15}\text{N}$ ratio kleine getallen oplevert wordt deze vermenigvuldigd met 1000 en dus uitgedrukt in promille (‰).

Bij onderzoek naar trofische relaties aan de hand van stabiele isotopen wordt doorgaans gebruik gemaakt van twee scheikundige elementen: C (^{13}C en ^{12}C) en N (^{15}N en ^{14}N). De verhouding van stabiele isotopen van C verandert niet veel bij overgang van het ene trofische niveau naar het andere (beperkte fractionering, gemiddeld ca. +1 ‰) en reflecteert in vergelijking met stikstof dus vrij goed de voedselbron. Voor N neemt de verhouding $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ vrij

////////////////////////////////////

snel toe doorheen een trofische keten en kan daardoor discrimineren tussen verschillende trofische niveaus (zie eerder). De $\delta^{15}\text{N}$ neemt gemiddeld met ca. 3.4 ‰ toe bij elke trofische stap, al is de variatie vrij groot (Vander Zanden et al., 2015). Wanneer twee voedselbronnen een verschillende $\delta^{13}\text{C}$ en/of $\delta^{15}\text{N}$ hebben is het mogelijk om de verhouding van deze voedselbronnen in het dieet van de consument te berekenen. Soms hebben prooien echter een vrij gelijkende isotoopsignatuur, en kan er geen onderscheid gemaakt worden in het dieet van een predator. Om een betere kans te hebben dat we dieetbijdrages van afzonderlijke prooi-soorten konden bepalen, analyseerden wij daarom bijkomend een derde element H (met isotopen ^2H en ^1H). Zodoende verkrijgen we een extra dimensie waarlangs we het stabiele isotoopsignaal van prooien onderling kunnen differentiëren. De $\delta^2\text{H}$ in een organisme wordt bepaald door de $\delta^2\text{H}$ van zijn prooien en deze van het omgevingswater. Het is nodig om te corrigeren voor deze laatste bij dieetstudies; om dit te kunnen wordt ook de $\delta^2\text{H}$ van waterstalen gemeten (Wilkinson et al., 2015). De $\delta^2\text{H}$ verschilt doorgaans sterk tussen terrestrische en aquatische voedselbronnen (Estep & Dabrowski, 1980; Finlay et al., 2010).

2.2 VERZAMELEN, BEWERKEN EN ANALYSEREN VAN STALEN

Tijdens maart 2017-januari 2018 werden maandelijks benthos, hyperbenthos (waaronder de kleine epibenthische predatoren), microfyto-benthos en organisch materiaal verzameld op en langs het slik van de Notelaer, Bornem. We beschikten niet over stalen voor elke soort op elke datum, omwille van natuurlijke seizoensaliteit of het ontbreken van stalen (Tabel 2-1).

Tabel 2-1: Overzicht van de vangstdata en het aantal geanalyseerde individuen van de soorten weerhouden voor de analyse van de trofische links tussen epibenthische predatoren en benthos ter hoogte van de Notelaer (Bornem).

Soort	Groep	16/01/2017	15/02/2017	13/03/2017	11/04/2017	15/05/2017	22/05/2017	24/05/2017	15/06/2017	18/07/2017	4/08/2017	11/08/2017	6/09/2017	4/10/2017	7/11/2017	7/12/2017	4/01/2018	Totaal
<i>Crangon crangon</i>	Invertebraten					8	5		16	7	13	14	25	36	4			128
<i>Apocorophium lacustre</i>	Invertebraten				1					3			1					5
<i>Corophium volutator</i>	Invertebraten		1	1														2
<i>Gammarus tigrinus</i>	Invertebraten			5	2				2									9
<i>Gammarus zaddachi</i>	Invertebraten	6	5	3	3	8	2		4	2		1	1					28
<i>Neomysis integer</i>	Invertebraten			1	1	14	10		6	6				1				46
Oligochaeta	Invertebraten			1	1		2		1	1		1	1	1	1			11
<i>Palaemon longirostris</i>	Invertebraten				9	37					16	6	16	37	2			123
detritus	Overige						4		2				2	2				12
MFB	Overige				1	2		1	2	2		2	5	2		2		22
SPM	Overige				1		2	1	1		2	1	1		1	1		11
Zooplankton	Overige			1	1	1	1		1	1		1	1	1	1			11
Brakwatergrondel	Vis	10	7	7	1	7	4	4	2	3	8	8	20					84

Voor de methodes voor het verzamelen en uitselcteren van organismen en weefselstalen, de technische voorbehandelingen en de analyse van de stalen verwijzen we naar Van de Meutter et al. (2019).

2.3 ANALYSE VAN TROFISCHE RELATIES: BAYESIAN STABLE ISOTOPE MIXING MODELS

Om de isotopensamenstelling te analyseren en predator-prooi relaties te ontrafelen gebruikten we *Bayesian stable isotope mixing models* in het softwarepakket MixSIAR (Parnell et al., 2013). Dit softwarepakket is geschreven in R en heeft ook een handige *graphical user interface*. Op basis van isotoopgegevens van een predator en zijn mogelijke prooien kunnen hiermee de *probability distributions* van de bijdrage van prooien aan het dieet geschat worden. Met andere woorden, je ziet welke dieetbijdrage een prooi het meest waarschijnlijk heeft (bv. 40%), maar je krijgt ook voor alle andere bijdrages (0-100%) te weten hoe waarschijnlijk deze zijn (hoe veel minder waarschijnlijk of zelfs onbestaande). Naast isotoopgegevens heeft het model ook gegevens nodig over de fractionering van de isotopen (de zogenaamde TEFs, *trophic enrichment factors*). De TEFs zijn variabel en afhankelijk van talrijke factoren (groeisnelheid, omgevingstemperatuur, stress, etc...) en voor veel soorten zijn nooit TEFs bepaald. Daarom gebruiken de meeste studies gemiddelde waardes, eventueel aangepast aan de specifieke taxonomische groep indien geweten is dat deze afwijkend zijn. Wij gebruikten de in de meeste studies gehanteerde waarden. Voor $\delta^{15}\text{N}$ is deze waarde 3.4, voor $\delta^{13}\text{C}$ en $\delta^2\text{H}$ veronderstelden we een waarde 1.

Er zijn isotopengegevens verzameld overheen een volledig kalenderjaar. Het is mogelijk dat het dieet van onze consumenten (=predatoren) verandert binnen die periode, het prooiaanbod verandert immers ook. Het is ook waarschijnlijk dat de isotopesignatuur van de prooien verandert doorheen het jaar. Dit is in het bijzonder het geval bij prooien die algen grazen, omdat de $\delta^{15}\text{N}$ van algen sterk doorheen het jaar fluctueert als gevolg van depletie van de lichte $\delta^{14}\text{N}$ isotoop bij algenbloeien. Wanneer we de gegevens samen zouden nemen over heel het jaar, dan zouden we een vertekend of zelfs mogelijk verkeerd beeld krijgen van het dieet. Daarom hebben we de gegevens opgedeeld in drie periodes, waarbij we ook pragmatisch de afweging dienden te maken dat voor elke periode voldoende data beschikbaar moesten zijn om de gegevens te kunnen modelleren. Deze periodes zijn januari-april 2017, mei-augustus 2017 en september 2017-januari 2018. In de eerste periode waren er nog zeer weinig grijze garnalen en langneussteurgarnalen aanwezig, waardoor enkel voor de brakwatergrondel naar het dieet kon gepeild worden. Voor de grijze garnaal en langneussteurgarnaal zijn dus enkel de periodes 2 en 3 geanalyseerd.

Omdat we het aantal voedselbronnen beperkt moesten houden om het model te laten werken, en omdat we voor enkele soorten maar weinig stalen hadden, werden verwante prooi-soorten gegroepeerd. Dit gebeurde voor de verschillende *Gammarus*-soorten. De soorten *Corophium volutator* and *Apocorophium lacustre* werden uiteindelijk niet gebruikt omdat we van elk te weinig stalen hebben. Beide soorten worden ook slechts occasioneel in het litoraal van de oligohaliene zone aangetroffen (Van Braeckel et al., 2020). *Apocorophium lacustre* wordt wel zeer onregelmatig en lokaal in de subtidale zone aangetroffen en kan dan hoge densiteiten vertonen, maar we weten nog te weinig over hoe talrijk deze soort hier is en of ze een belangrijk voedsel item zou kunnen zijn voor onze predatoren. Verder werd naast de voor de hand liggende prooien zoöplankton, *Neomysis*, *Gammarus* en *Oligochaeta* ook

microfytobenthos (MFB) in het model toegevoegd. Enerzijds was het technisch nodig deze toe te voegen om een modeluitkomst te krijgen (wat eigenlijk ook al op het mogelijk belang ervan in het dieet wijst). Anderzijds ligt het voor de hand, dat bij het consumeren van zowel zoöplankton als (voornamelijk) Oligochaeta, er ongewild redelijke hoeveelheden MFB geconsumeerd worden, aangezien deze soorten zelf MFB opnemen, of leven tussen het MFB. Daarnaast bestaat ook reëel de mogelijkheid dat MFB selectief als voedsel geconsumeerd wordt. Dit wat onverdacht prooi-item blijkt bijvoorbeeld zeer belangrijk voor kleine steltlopers (Kuwae et al., 2008, 2012).

Voor stalen met erg kleine verzamelde volumes (MFB, zoöplankton) was het niet mogelijk om de $\delta^2\text{H}$ te bepalen (deze analyse gebeurde op de restfractie na de $\delta^{13}\text{C}$ en $\delta^{15}\text{N}$ analyse). Bij deze stalen werd de $\delta^2\text{H}$ afgeleid uit de $\delta^2\text{H}$ van water.

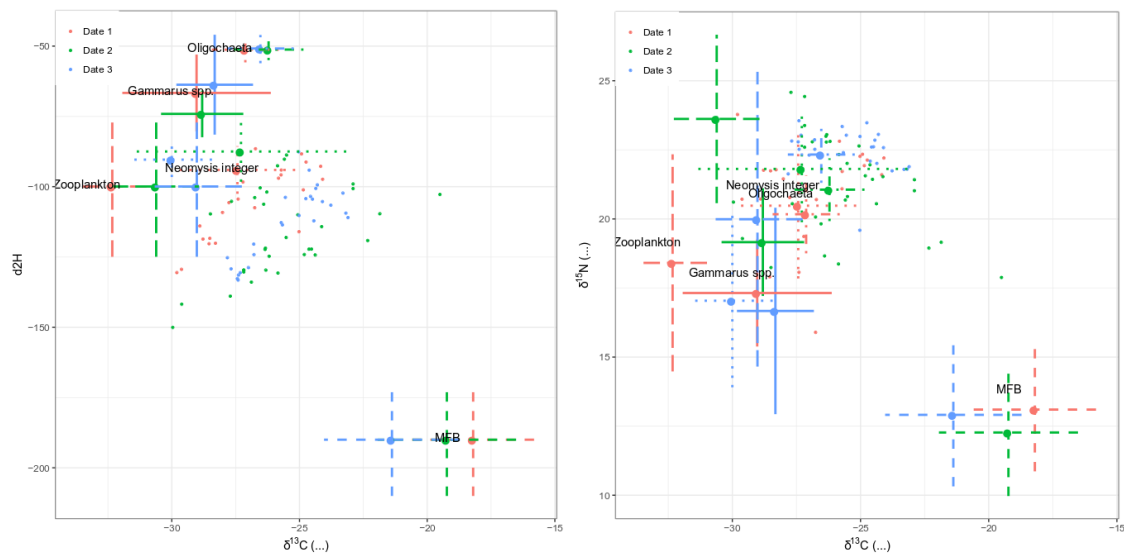
Markov Chain Monte Carlo (MCMC)-algoritmen die worden gebruikt voor het simuleren van *posterior distributions* zijn onmisbare hulpmiddelen in Bayesiaanse analyse, en worden ook gebruikt door MixSIAR. Een belangrijke voorwaarde bij de validatie van MCMC-simulaties is convergentie. Heeft de gesimuleerde Markov-keten de *posterior distribution* tot nu toe volledig verkend, of hebben we langere simulaties nodig? Een veel voorkomende aanpak bij het beoordelen van MCMC-convergentie is gebaseerd op het uitvoeren en analyseren van het verschil tussen meerdere ketens. De Gelman-Rubin-diagnose evalueert MCMC-convergentie door het verschil tussen meerdere Markov-ketens te analyseren. De convergentie wordt beoordeeld door de geschatte tussen-ketens en binnen-ketens varianties voor elke modelparameter te vergelijken. Grote verschillen tussen deze varianties duiden op niet-convergentie. Voor elk van de modelparameters wordt de Gelman-Rubin-diagnose parameter berekend. De waarde van de parameter moet voor alle variabelen kleiner zijn dan 1.05, en bij voorkeur kleiner dan 1.01.

De analyses werden uitgevoerd door David Soto Arrojo (KUL).

3 RESULTATEN

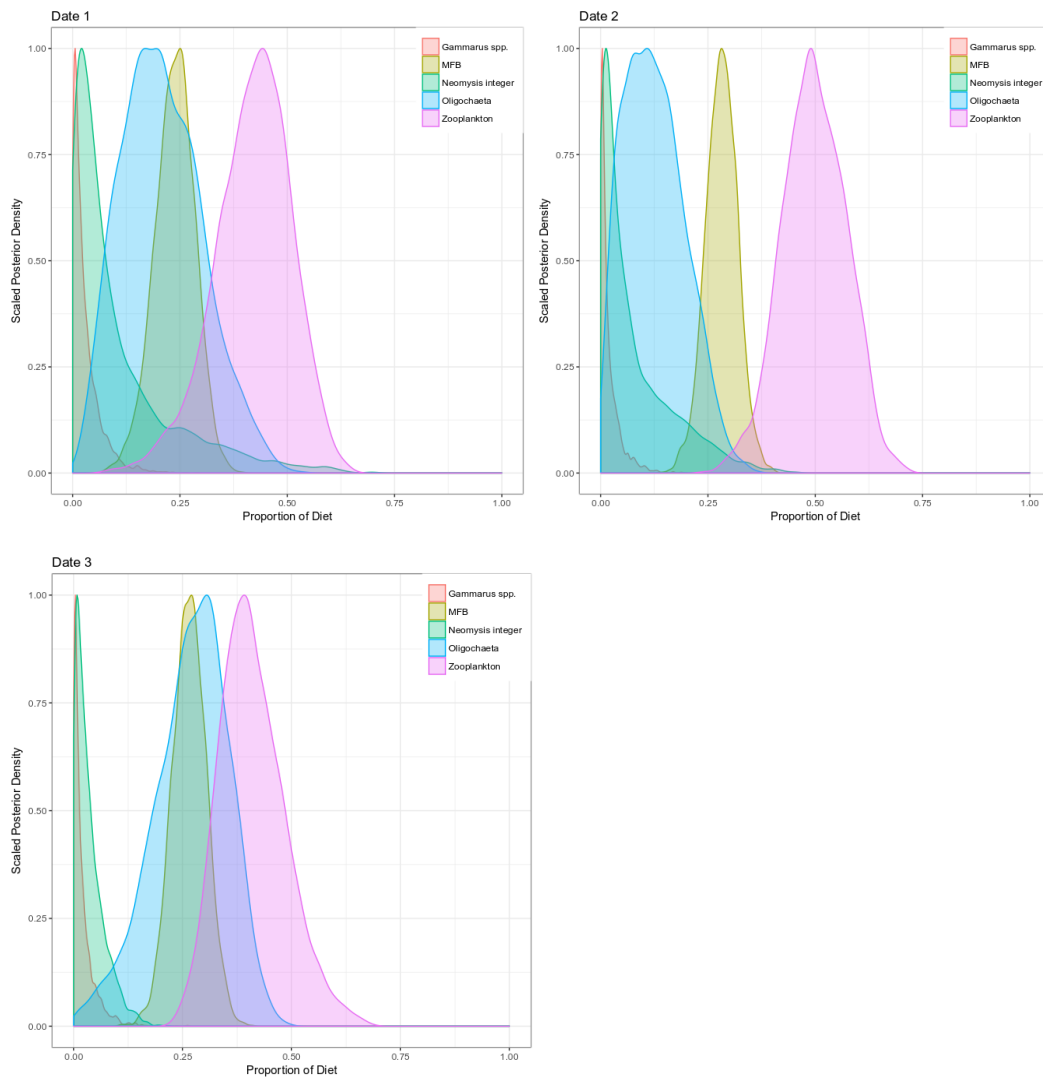
3.1 BRAKWATERGRONDEL (*Pomatoschistus microps*)

Om de data van stabiele isotopen in een prooien-predator systeem te verkennen worden isoplots gemaakt. Isoplots tonen de ruwe data van de consument (predator) en het gemiddelde en de standaarddeviatie van de mogelijke voedselbronnen in een tweedimensionale ruimte voor de bestudeerde elementen (in dit geval zijn dat er 3: C, N en H). De isoplots (met de 3 periodes, hier "Date" genoemd, in aparte kleurcode weergegeven) is te vinden in Figuur 3-1.



Figuur 3-1: Isoplot van $\delta^{13}\text{C}$ versus $\delta^2\text{H}$ voor de prooisoorten (*sources*, grote symbolen, gemiddelde met standaard deviaties) van brakwatergrondel en voor brakwatergrondel zelf (kleine symbolen, waarden per individu). De stalen overheen het jaar zijn gegroepeerd in drie periodes (januari-april '17 = Date 1; mei-augustus '17 = Date 2; september '17-januari '18 = Date 3).

Bij de analyse gebruikten we een model met de drie periodes als covariaat. De Gelman-Rubin diagnostiek was bij 19 geteste variabelen in 2 gevallen > 1.01 , maar in alle gevallen kleiner dan 1.05 wat aantoont dat er convergentie is. De geschatte bijdrage aan het dieet van brakwatergrondel voor de verschillende onderzochte prooisoorten wordt weergegeven in de Figuur 3-2 voor de verschillende onderzochte periodes. De mediane waarden staan in Tabel 3-1. Het gemodelleerde dieetspectrum is vrij gelijkend voor de drie periodes. Voor elk van de drie periodes vinden we een dieetbijdrage van zoöplankton tussen de 40 en 50%. Oligochaeten maken tussen de 12 en 28% uit van het dieet met de laagste bijdrage in periode 2 (mei-augustus) en de hoogste bijdrage in periode 3 (september – januari). Vlokkreeften *Gammarus* en aasgarnalen *Neomysis* zijn minder belangrijk in het dieet van de brakwatergrondel. Wel vinden we een vrij constante en aanzienlijke bijdrage van microfytobenthos (24-28%).



Figuur 3-2: Gemodelleerde bijdrage (*posterior density*) van verschillende prooisorten aan het dieet van brakwatergrondel voor drie opeenvolgende periodes in 2017. (januari-april '17 = Date 1; mei-augustus '17 = Date 2; september '17-januari '18 = Date 3)

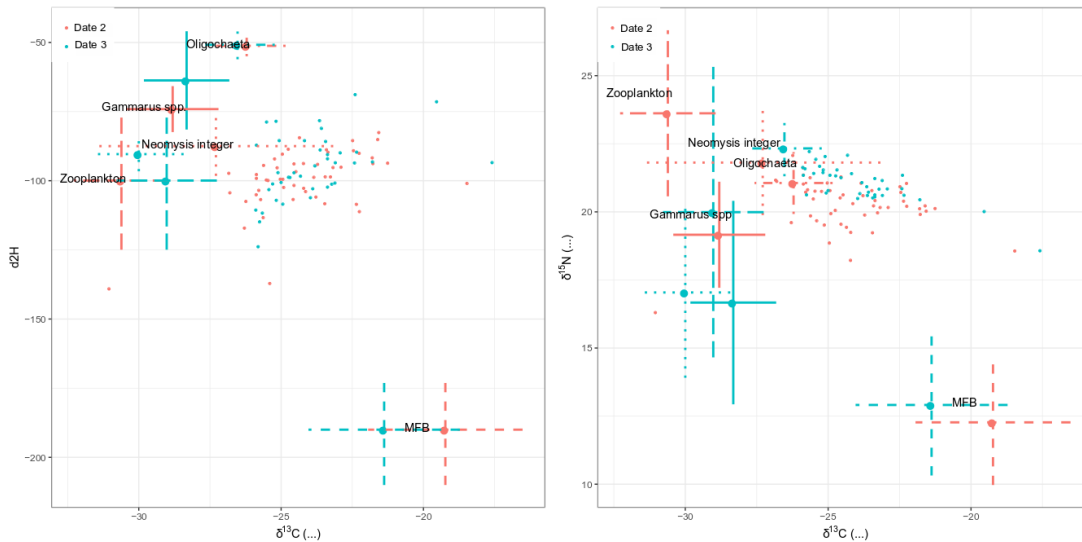
Tabel 3-1: Overzicht van de geschatte bijdrages (mediaan) van de prooi-soorten voor de 3 predatoren, voor drie periodes (zie hoger). De bijdrages worden uitgedrukt als aandeel ten opzichte van 1 (het totaal).

	Prooien	<i>Pomatoschistus</i>	<i>Crangon</i>	<i>Palaemon</i>
Periode 1				
Januari - April 2017	<i>Gammarus</i>	0.02		
	MFB	0.24		
	<i>Neomysis</i>	0.06		
	Oligochaeta	0.20		
	Zoöplankton	0.43		
Periode 2				
Mei - Augustus 2017	<i>Gammarus</i>	0.01	0.03	0.03
	MFB	0.28	0.03	0.26
	<i>Neomysis</i>	0.04	0.09	0.05
	Oligochaeta	0.12	0.05	0.31
	Zoöplankton	0.50	0.79	0.32
Periode 3				
September 2017 - Januari 2018	<i>Gammarus</i>	0.01	0.01	0.01
	MFB	0.27	0.01	0.31
	<i>Neomysis</i>	0.03	0.06	0.02
	Oligochaeta	0.28	0.02	0.38
	Zoöplankton	0.40	0.88	0.26



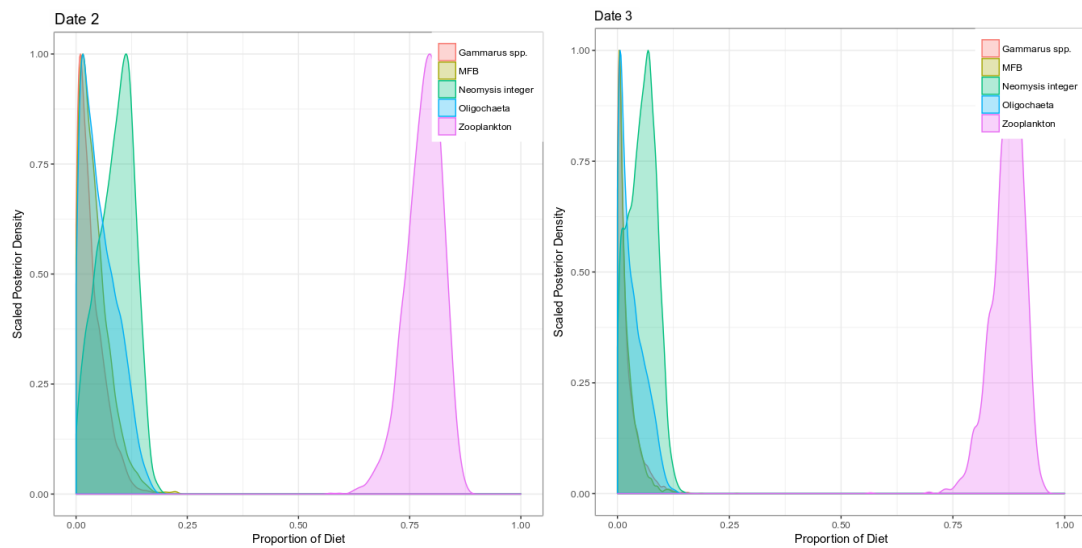
3.2 GRIJZE GARNAAL (*Crangon crangon*)

De isoplots van grijze garnaal en haar proisoorten, opgedeeld voor 2 periodes in het jaar (periodes 2 en 3), worden weergegeven in Figuur 3-3.



Figuur 3-3: Isoplots voor $\delta^{13}\text{C}$ versus $\delta^2\text{H}$ (links) en $\delta^{13}\text{C}$ versus $\delta^{15}\text{N}$ (rechts) met weergegeven de proisoorten (sources, grote symbolen, gemiddelde met standaard deviaties) en de consumer grijze garnaal (kleine symbolen, waarden per individu) voor de periodes mei-augustus '17 (Date 2) en september '17- januari '18 (Date 3).

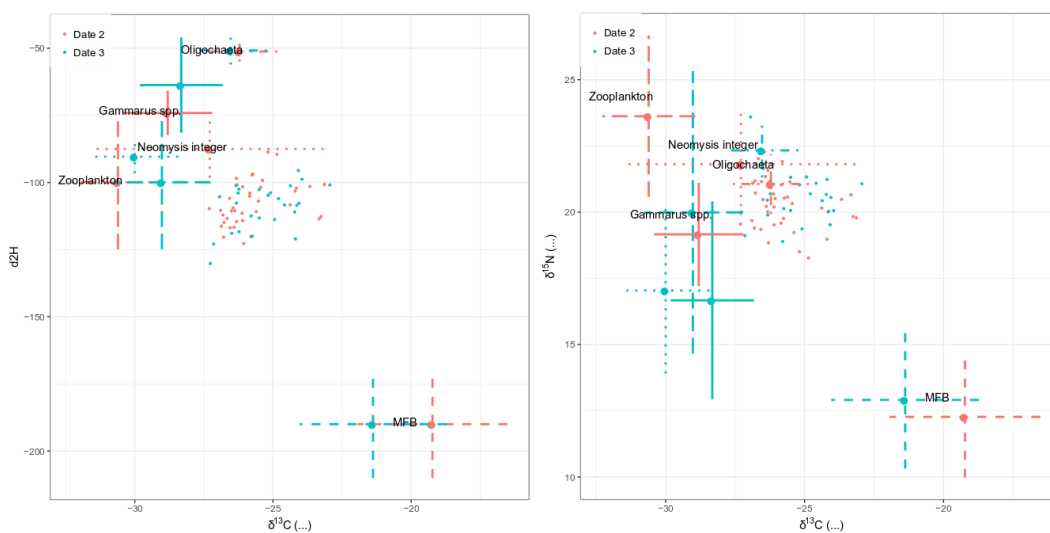
De waarschijnlijkheid van de diëtbijdrages voor de verschillende proisoorten van grijze garnaal staat weergegeven in Figuur 3-4. De mediane waardes staan in Tabel 3-1. Het dieet van grijze garnaal bestond zowel in mei-augustus 2017 als in september 2017-januari 2018 voor het grootste deel uit zoöplankton (mediane bijdrage van 79% en 88% respectievelijk). Microfytobenthos en Oligochaeta dragen niet bij tot het dieet en de aasgarnaal *Neomysis* heeft een minieme bijdrage (4-9%).



Figuur 3-4: Gemodelleerde bijdrage (*posterior density*) van verschillende prooisorten aan het dieet van grijze garnaal voor de periode mei-augustus 2017 (links, Date 2) en de periode september '17-januari '18 (rechts, Date 3).

3.3 LANGNEUSSTEURGARNAAL (*Palaemon longirostris*)

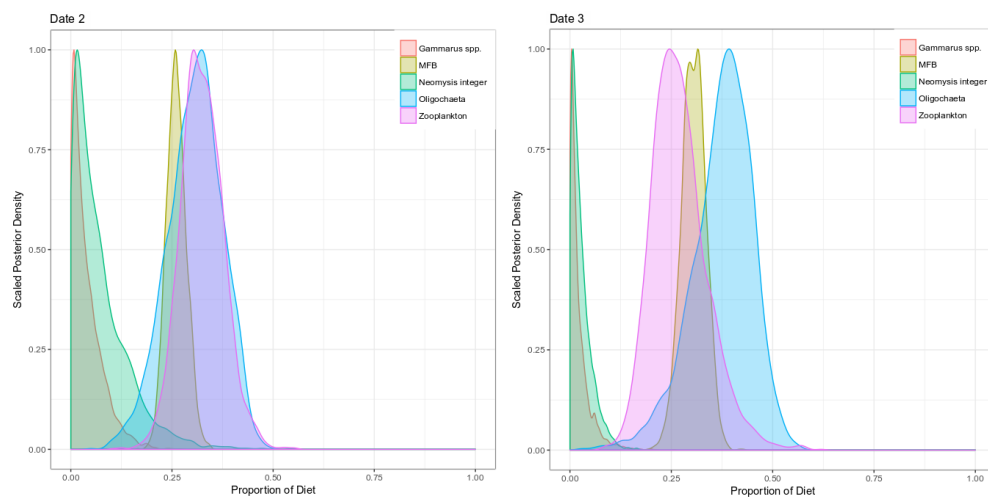
Op de isoplots (Figuur 3-5) zien we dat langneussteurgarnaal meestal lagere $\delta^2\text{H}$ waarden vertoonde dan grijze garnaal (ca. -110 voor *Palaemon*, >-100 voor *Crangon*), wat suggereert dat deze garnalen een verschillend dieet hebben.



Figuur 3-5: Isoplots voor $\delta^{13}\text{C}$ versus $\delta^2\text{H}$ (links) en $\delta^{13}\text{C}$ versus $\delta^{15}\text{N}$ (rechts) met weergegeven de prooisorten (*sources*, grote symbolen, gemiddelde met standaard deviaties) en de *consumer* langneussteurgarnaal (kleine symbolen, waarden per individu) voor de periodes mei-augustus '17 (Date 2) en september '17- januari '18 (Date 3).

Bij de analyse in MixSIAR gebruikten we een model met twee periodes als covariaat (periode 2 en 3). De Gelman-Rubin diagnostiek was bij 19 geteste variabelen in 2 gevallen > 1.01, maar in alle gevallen kleiner dan 1.05 wat aantoont dat er convergentie is.

De resultaten van de dieetanalyse van langneussteurgarnaal staan in Figuur 3-6 en de mediane dieetbijdrages in Tabel 3-1. De belangrijkste voedselbronnen van *Palaemon* zijn zoöplankton en Oligochaeta. In de lente en zomerperiode zijn zoöplankton en Oligochaeta ongeveer even belangrijk als prooi (31 en 32% respectievelijk). In de herfst en het begin van de winter vormen Oligochaeta de hoofdmoot van het dieet (38%) en is zoöplankton iets minder belangrijk (26%).



Figuur 3-6: Gemodelleerde bijdrage (*posterior density*) van verschillende prooi-soorten aan het dieet van langneussteurgarnaal voor de periode mei-augustus 2017 (links, Date 2) en de periode september '17-januari '18 (rechts, Date 3).

In beide periodes is er ook een grote bijdrage van microfytobenthos (26 en 31% voor periode 2 en 3). De bijdrage van andere prooi-items is verwaarloosbaar.

4 DISCUSSIE

4.1 TROFISCHE RELATIES IN DE ZEESCHELDE: RESULTATEN VAN EEN EXCLOSURE-ONDERZOEK

Door middel van een enclosure-experiment, waarbij aquatische predatoren uitgesloten werden van een deel van het slik, bepaalden we de impact van predatoren op de biomassa oligochaeten (Van de Meutter et al., 2019a). Hieruit bleek dat tijdens de zomerperiode (juli-half september) ongeveer 30% van de biomassa van oligochaeten weg gegraasd wordt. Dit gebeurt selectief door het uitpikken van de grootste wormen (positieve grootte-selectieve predatie). Door het gebruik van enclosures nam ook de sedimentatie op het slik toe, waardoor de biomassa wormen met 50% toenam bij ongewijzigde predatie. We vermoeden dat dit komt doordat het nieuw afgezette slib rijker is aan organisch materiaal, en mogelijk ook omdat dit organisch materiaal voedzamer is (bijvoorbeeld een hoger aandeel van het zogenaamde *labiele koolstof*). Wanneer deze resultaten bekeken worden in het licht van de ecosysteemshift, waarbij oligochaeten sterk afnamen, dan geven deze zowel krediet aan de hypothese dat door toegenomen predatie door onderwaterpredatoren (voorheen afwezig) de oligochaeten zijn afgenomen, als aan de hypothese dat oligochaeten zijn afgenomen door een verminderde voedselbeschikbaarheid. In elk geval is duidelijk dat een belangrijk deel van de macrobenthosproductie op slikken nu doorstroomt naar aquatische predatoren. Maar welke zijn deze predatoren? Het enclosure experiment gaf een eerste indicatie: wormengemeenschappen in enclosures met zeer kleine maaswijdte (2mm) vertoonden een sterk verschil met de controle met predatie, maar enclosures met iets grotere maaswijdte (13mm) verschilden niet van hun controle met predatie. Daaruit leidden we af dat de predator een kleine soort moest zijn, die door de 13 mm mazen geraakt. De samen sporende monitoring van hyperbenthos nabij het experiment leidde tot een shortlist van drie mogelijke predatoren: de brakwatergrondel, de grijze garnaal en de langneussteurgarnaal. Elk van deze soorten was in grote aantallen aanwezig tijdens het experiment en samen maakten ze meer dan 95% uit van de aantallen en biomassa van het hyperbenthos. Of ze alle drie ook echt oligochaeten eten is echter niet duidelijk en hopen we met dit vervolgonderzoek aan te tonen.

4.2 TROFISCHE RELATIES IN DE ZEESCHELDE: ISOTOPENONDERZOEK

Tegelijk met het enclosure experiment werd ook een stabiele isotopenonderzoek uitgevoerd. De data van dit onderzoek werden in de eerste rapportage enkel beschrijvend geanalyseerd. In deze tweedelijnsanalyse willen we aan de hand van *Bayesian stable isotope mixing models* een beter beeld krijgen van het dieet van drie predatoren die mogelijk foerageren op oligochaeten: brakwatergrondel, grijze garnaal en langneussteurgarnaal.

4.2.1 **Brakwatergrondel (*Pomatoschistus microps*)**

Brakwatergrondel is volgens de isotopenstudie vooral een zoöplanktoneter, maar foerageert daarnaast ook nog in belangrijke mate op oligochaeten en (mogelijk indirect via benthisches foerageren) microfytobenthos. Brakwatergrondel is volgens eerdere studies in andere estuaria

////////////////////////////////////

net als de grijze en langneussteurgarnaal een opportunistische predator, die zich vaak specialiseert in Mysidae (aasgarnalen), *Corophium* (slijkgarnalen) en/of copepoden (Salgado et al., 2004; Hampel et al., 2005). Op basis van maagonderzoek blijkt dat oligochaeten ofwel niet gegeten worden, ofwel een onbelangrijk onderdeel van het dieet zijn (Salgado et al., 2004; Hampel et al., 2005). Dit wordt tegengesproken door onze studie. Net als bij langneussteurgarnaal (zie verder) onderschatten de onderzoeken op basis van maaganalyses mogelijks het belang van oligochaeten, doordat ze erg snel verteren en dus vaak geen resten te vinden zijn bij maaganalyses. De benthische fauna in de oligohaliene Zeeschelde is ook vrij arm, en wordt gedomineerd door oligochaeten zodat predatoren meer geneigd zullen zijn om deze te verkiezen.

Oligochaeten lijken in onze studie belangrijker als prooi van brakwatergrondel tijdens de herfst, winter en vroege voorjaar. In de lente en de zomer neemt het zoöplankton een groter aandeel van het dieet in (Figuur 3-2). Mogelijk verschuift het dieet meer naar zoöplankton in de zomerperiode omdat zoöplankton dan in grotere densiteiten aanwezig is dan in de andere seizoenen (Mialet et al., 2011; Chambord et al., 2016). Daarnaast bestaat de populatie brakwatergrondels tijdens de zomermaanden bijna volledig uit kleine, juveniele exemplaren, die doorgaans een meer op zoöplankton gericht dieet hebben (Salgado et al., 2004; Leclerc et al., 2014). Een dieetanalyse (hier niet getoond) waarbij lengte van brakwatergrondels als covariabele meegenomen werd, suggereerde inderdaad dat het aandeel oligochaeten in het dieet licht steeg met toenemende grootte van de grondels, ten nadele van het aandeel zoöplankton.

4.2.2 Grijze garnaal (*Crangon crangon*)

Het dieet van grijze garnaal suggereert een eerder pelagische foerageerwijze. Het dieet bestond in de zomer en het najaar voor het grootste deel uit zoöplankton en er was in vergelijking met de andere soorten een minimale bijdrage van microfytobenthos en oligochaeten aan het dieet. Onderzoek naar tidaal migratiegedrag van hyperbenthos ter hoogte van de Notelaer toonde aan dat grote aantallen van de grijze garnalen het opkomend tij mee tot bovenaan het slik volgen. Dat het dieet vooral pelagisch is, doet dus verbazen. Waarschijnlijk is het zo dat een deel van de pelagische proisoorten ook mee migreert met het getij, bijvoorbeeld om zo hoge stroomsnelheden te vermijden, of om betere voedselcondities te exploiteren. Ondanks de grote aantallen op het hoge slik, blijft het mogelijk dat een belangrijk deel van de grijze garnalen slechts beperkt deelneemt aan de migraties op de slikken of in de subtidale zone blijft foerageren. Een mogelijke indicatie daarvoor is dat de verhouding tussen de aantallen grijze garnalen gevangen met de fuiken hoog op het slik (fuikmond enkel in de eerste 15 cm boven het slik) en met de benthische slee aan de laagwaterlijn (vangopening in de eerste 50 cm, tot aan de wateroppervlakte) veel lager was dan bij de langneussteurgarnaal. Grijze garnalen blijven dus in vergelijking met de langneussteurgarnaal vaak wat lager en/of zitten hoger in de waterkolom. De langneussteurgarnaal heeft inderdaad een meer benthische foerageerwijze op oligochaeten (zie verder). De grijze garnaal foerageert in de Zeeschelde vooral in de waterkolom (op zoöplankton) en waarschijnlijk in wat dieper water dan de langneussteurgarnaal.

Hoewel in onze studie grijze garnaal een pelagische predator is, bestaat er ook een uitgebreide literatuur die aantoont dat het een belangrijke benthische predator kan zijn, die vooral infauna eet, met name de jonge levensstadia (Pihl & Rosenberg, 1984; Oh et al., 2001, en referenties hierin). De samenstelling van het dieet is naast levensstadium en grootte meestal afhankelijk van (de hoeveelheid van) de beschikbare prooien wat op het opportunistisch karakter van deze predator wijst. Dit lijkt in strijd met de toestand in de Zeeschelde waarbij er lokaal hoge

densiteiten van oligochaeten voorkomen, terwijl de isotopenanalyse aantoont dat oligochaeten niet gegeten worden (Van de Meutter et al., 2019a). Mogelijk speelt hier competitie met langneussteurgarnaal (van langneussteurgarnaal zijn vooral grote, adulte exemplaren aanwezig, terwijl van de grijze garnaal kleinere, meestal onvolwassen dieren gevonden worden), of zijn pelagische prooien makkelijker te vangen voor grijze garnaal dan benthische wormen.

4.2.3 Langneussteurgarnaal (*Palaemon longirostris*)

Langneussteurgarnaal bleek op basis van de isotopenstudie als belangrijkste prooi de oligochaeten te verkiezen in de Zeeschelde. Oligochaeten en al dan niet ongewild geconsumeerd microfyto-benthos maken samen ongeveer 60% van het dieet uit, wat op een benthische foerageerwijze wijst.

Langneussteurgarnaal wordt net als de meeste estuariene predatoren aanzien als een opportunistische predator. Dieetstudies geven een min of meer consistent beeld van de dieetkeuze met een groot aandeel Mysidae (aasgarnalen) en enkele andere groepen waaronder frequent Gammaridae en Corophiidae (vlokkreeften en slijkgarnalen) aangevuld met detritus en andere kleine ongewervelden (Cartaxana, 1994). In de Thames komt de soort voor in aanwezigheid van grote densiteiten oligochaeten, maar bleek het dieet op basis van maaganalyses toch bijna volledig te bestaan uit crustaceeën (*Corophium*, *Apocorophium*, ook *Neomysis*), aangevuld met chironomiden (Ashelby et al., 2016) terwijl nooit oligochaetenresten gevonden werden. De auteurs geven toe dat dieetstudies op basis van maaginhoud wellicht de bijdrage van prooien zonder harde delen onderschatten, maar maken zich sterk dat deze toch nu en dan zouden moeten opgemerkt zijn als ze gegeten werden. Anderzijds werden in de magen frequent zandkorrels en detritus gevonden die erop wijzen dat er wel degelijk benthisch gevoerd wordt (bij foerageren op *Apocorophium*?). Verder empirisch onderzoek is wenselijk om het belang van wormen in het dieet van langneussteurgarnaal in de Zeeschelde (en eventueel elders) te bevestigen. In het litoraal van de door ons bestudeerde zone van de Zeeschelde komen nauwelijks *Chironomidae* en *Corophium* voor, maar er worden occasioneel hoge densiteiten *Apocorophium* aangetroffen in de subtidale zone. Het voorkomen van *Apocorophium* is echter bijzonder erratisch (zeer veel nulstalen, soms hoge densiteiten), en het is moeilijk in te schatten of er grote totale aantallen aanwezig zijn en of deze een belangrijke voedselbron kunnen zijn van onze predatoren. Wij hadden in deze studie te weinig exemplaren (we verzamelden enkel prooien in de slikzone, niet in het subtidaal) om ze op te nemen in de isotoopenanalyse. Onze resultaten tonen alleszins aan dat in de Zeeschelde oligochaeten tijdens de zomer sterk gepredeerd worden door een kleine predator en dat het dieet (geassimileerde biomassa) van langneussteurgarnaal grotendeels bestaat uit oligochaeten. Dit suggereert dat van de aanwezige kandidaten langneussteurgarnaal de belangrijkste trofische link vertoont met macrobenthos (oligochaeten).

Naast oligochaeten en microfyto-benthos indiceerde de studie dat ook een aanzienlijke fractie (ca. 30%) zoöplankton cf. copepoden tot het dieet behoren. Dit werd ook in verschillende andere studies aangetoond. Het is onduidelijk of dat het hier pelagische dan wel benthische copepoden betreft, en of dat predatie dus in de waterkolom of eerder op het slik gebeurt. Er bestaat nauwelijks kennis over het voorkomen en de densiteiten van benthische copepoden in de Zeeschelde.



5 CONSEQUENTIES VAN DE RESULTATEN VOOR ONZE KENNIS VAN HET ECOSYSTEEM

5.1 DE ROL VAN MACROBENTHOS IN HET VOEDSELWEB?

De totale macrobenthosbiomassa van de Zeeschelde wordt gezien als een belangrijke parameter van de toestand van het Zeeschelde ecosysteem (Maris et al., 2014) en wordt jaarlijks gekwantificeerd door INBO aan de hand van een random staalname overheen de verschillende ecotopen (Van Ryckegem et al., 2017). Daarbij wordt verondersteld dat het macrobenthos de draagkracht bepaalt van het systeem voor overwinterende watervogels en een deel van het aquatisch (pelagisch) voedselweb. Een richtwaarde van 30 ton droge stof voor de gehele Zeeschelde werd vooropgesteld om de aantallen overwinterende vogels in stand te houden. Deze assumptie was wellicht correct in de vroegere toestand toen predatie door vis en andere aquatische predatoren verwaarloosbaar was (Van Ryckegem et al., 2006).

In de huidige toestand met een herstelde, erg abundante gemeenschap van aquatische predatoren die ook op oligochaeten foerageren, moet de voorraad oligochaeten gedeeld worden tussen aquatische predatoren en watervogels. De draagkracht voor watervogels vermindert dus. Of het macrobenthos in de zoete en oligohaliene zone van de Zeeschelde sinds het herstel van de zuurstofhuishouding een belangrijke voedselbron is en voor welke soorten was niet goed gekend. Er verscheen een diverse aquatische gemeenschap en er ontstonden wellicht nieuwe trofische links tussen deze nieuwe gemeenschap en het macrobenthos. Het onderzoeksproject trofische relaties gaf als eerste inzicht in deze nieuwe trofische links en toonde aan dat deze zogenaamde benthopelagische link tussen het macrobenthos en pelagische predatoren inderdaad bestaat en bovendien belangrijk is. Pelagische organismen foerageren op het macrobenthos en onderdrukken de densiteiten ervan. Dit gebeurt vooral tijdens de zomermaanden door één of meerdere van de kleine predatoren brakwatergrondel, grijze garnaal en/of langneussteurgarnaal.

5.2 WELKE PREDATOREN ZIJN STUREND VOOR HET BENTHOS?

De bestaande literatuur over het dieet van brakwatergrondel, grijze garnaal en langneussteurgarnaal rept nergens over oligochaeten als een belangrijk onderdeel van hun dieet. Oligochaeten zijn ofwel afwezig in de magen, of worden slechts occasioneel en in lage aantallen aangetroffen (resultaten op basis van maaganalyses, referenties zie eerder). Dit is in tegenspraak met onze resultaten, die vooral voor langneussteurgarnaal, maar ook voor brakwatergrondel, aangeven dat een belangrijk deel van hun dieet bestaat uit oligochaeten. De meest voor de hand liggende conclusie is dat de maaganalyses het aandeel oligochaeten in het dieet sterk onderschatten en dus een onvolledig beeld gaven van het dieet van de bestudeerde soorten. De macrobenthosgemeenschap in de oligohaliene zone van de Zeeschelde is en was zeer arm en bestaat bijna alleen uit oligochaeten, terwijl macrobenthos van deze zone in andere estuaria vaak veel diverser is. Ook dit kan verklaren waarom predatoren bij ons meer op wormen foerageren dan elders.

Exclosure-experimenten in andere (brakke delen van) estuariene gebieden toonden aan dat predatie een sterke invloed heeft op de macrobenthos gemeenschappen. Wanneer het macrobenthos werd afgeschermd van predatie namen biomassa en aantallen toe met een



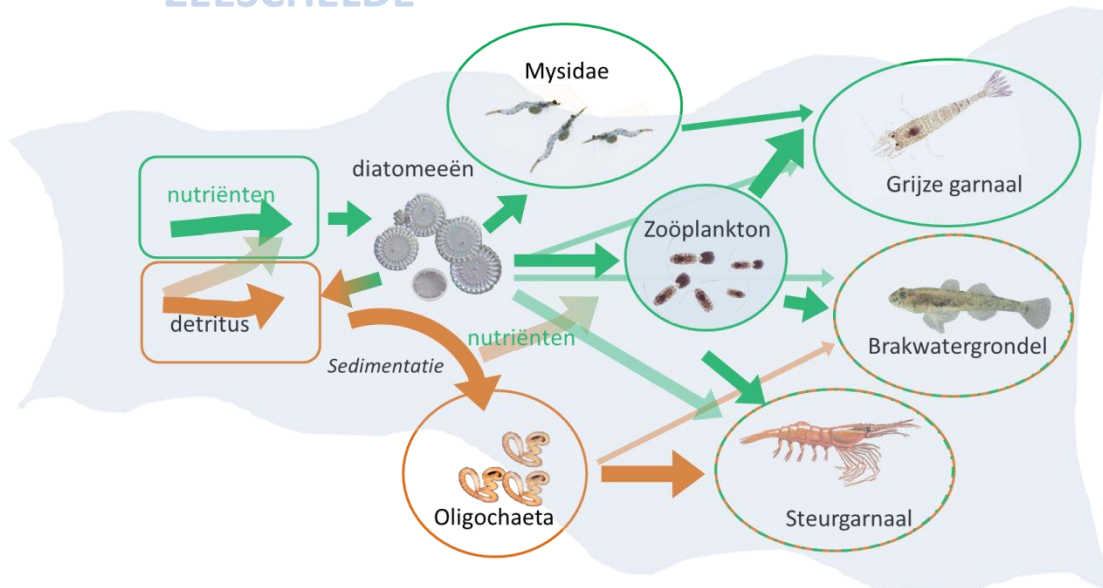
factor 4 tot 25 en meer (Reise, 1977; Virnstein, 1977). Deze toename was voornamelijk het gevolg van een sterke toename in soortendiversiteit: er verschenen soorten die voorheen ontbraken en die erg talrijk konden worden. In het enclosure experiment in de Zeeschelde noteerden we geen extra soorten tijdens het experiment, wat suggereert dat de lage diversiteit hier niet het gevolg is van predatie, maar vermoedelijk van abiotische omgevingsomstandigheden.

Een bijzondere vaststelling van enclosure studies in andere estuaria (Reise, 1977; Virnstein, 1977) was dat de onder normale omstandigheden dominante soorten van de macrobenthosgemeenschap veel minder voordeel ondervonden van de exclusies. Wetende dat exclusies het effect van predatoren verminderen, indiceert dit dat dit soorten zijn die minder vatbaar zijn voor predatie. Deze soorten hadden een typisch ecologisch profiel: doorgaans betrof het infauna die of vrij diep in het sediment zit, of zich snel kan terugtrekken in het sediment bij verstoring. Tot deze soorten behoorden vooral wormen, met als beste voorbeeld de Polychaet *Heteromastus filiformis* (Reise, 1977; Virnstein, 1977; Shaffer, 1983). De veronderstelling was dat deze soorten relatief veilig zitten tegen predatoren en dus weinig voordeel ondervinden wanneer er geen predatoren zijn. Het enclosure experiment in de Zeeschelde toonde aan dat de macrobenthosgemeenschap van oligochaeten wel onderdrukt werd door predatoren, maar de effectgrootte van het weren van predatoren op de prooidensiteiten (wormendensiteiten) was relatief klein (factor 1.7) in vergelijking met de aangehaalde studies. Gemeenschappen van wormen kunnen in de Zeeschelde ook in natuurlijke omstandigheden met predatie nog erg abundant zijn op het hoge slik (Van de Meutter et al., 2019a, 2019b). De oligochaetengemeenschap van de zoete en oligohaliene Zeeschelde laat zich dus classificeren als een eerder predatie-resistente gemeenschap (in relatie tot aquatische predatoren), wellicht doordat ze in het slik grotendeels onbereikbaar zijn voor predatoren, en dat slechts een deel van de standing stock, vooral de grotere exemplaren, continue weggegraasd wordt. Er zijn wel aanwijzingen dat wormen vroeger een bredere ecologische niche innamen, en dat wellicht predatie hun huidige manier van voorkomen bepaalt. Vroeger kwamen deze wormen ook in de subtidale zone en op het lage slik veel voor, en waren deze wormen –door de hoge densiteiten- zichtbaar aan de oppervlakte, maar dit maakte hen heel vatbaar voor predatie.

Dat wormen nu relatief beschermd lijken tegen predatie wil niet zeggen dat ze niet belangrijk zijn in het voedselweb. Doordat oligochaeten vrijwel de enige benthosgroep zijn in de oligohaliene en zoete Zeeschelde en ze een grote totale biomassa vertegenwoordigen hebben ze een belangrijke inbreng in het voedselweb, vooral voor een aantal kleine predatoren die in grote mate afhankelijk zijn van macrobenthos in hun dieet, en uiteraard voor overwinterende watervogels. Oligochaeta hebben bovendien een hoge energetische voedingswaarde (Van Ryckegem et al., 2006; van Haaren & Soors, 2013). Van de aanwezige predatoren eten vooral langneussteurgarnaal en brakwatergrondel deze wormen. De talrijk aanwezige grijze garnaal laat wormen links liggen en specialiseert zich in pelagische prooien. Een hypothese van het basale voedselweb staat in Figuur 5-1.



ZEESCHELDE



Figuur 5-1: Schematische hypothese van het basale voedselweb in het oligohaliene deel van de Zeeschelde.

5.3 BOTTOM-UP OF TOP-DOWN CONTROLE VAN HET MACROBENTHOS?

De consequentie van het voorgaande is dat de densiteiten van wormengemeenschappen in de zoete en oligohaliene Zeeschelde wellicht niet heel sterk door predatie (top-down) gecontroleerd worden, maar mogelijk vooral door de beschikbaarheid van voedsel (bottom-up). Aanwijzingen hiervoor komen eveneens van het enclosure experiment. De extra sedimentatie in de enclosure kooien (wat neerkomt op het toevoegen van organisch rijk sediment, dus extra voedsel) leidde tot een even grote toename van de wormenbiomassa (en een veel grotere toename in aantallen) dan het uitsluiten van predatie. Slikoppervlaktes in morfologisch evenwicht eroderen en sedimenteren in de bovenste mm elke dag tijdens op en neergaand getij (een dynamisch evenwicht dus). Daarbij wordt telkens eerst een dun laagje slik geërodeerd en in suspensie gebracht, waarna een dunne laag zwevende stof wordt afgezet die vooral tijdens de zomermaanden is aangerijkt met kwaliteitsvolle organische partikels (afgestorven algen, recente organische partikels,...). Deze vormen een hoogwaardige voedselbron voor de aanwezige wormen. Het onderliggend oudere substraat is waarschijnlijk reeds ontdaan van het beste voedsel. Bij een plots toegenomen afzetting van recent sediment is er wellicht meer en beter voedsel voor de wormen aanwezig. Het gehalte organische stof in dit recente sediment was inderdaad hoger dan in de controles (Van de Meutter et al., 2019a). Mogelijk betreft het voor de wormen ook beter opneembaar organisch materiaal (hogere voedingswaarde). De toename van oligochaeten bij extra sedimentatie in de enclosures wijten we daarom aan een hogere voedselbeschikbaarheid. Mogelijk is het ook dit fenomeen dat aan de basis ligt van de zonatie van macrobenthos langs het slik (weinig onderaan, dan olopend tot hoge densiteiten in het bovenste deel van het middelhoog en hoog slik). Hoger op het slik

is de concentratie organisch materiaal in de slikbodem immers tot een factor 10 hoger dan laag op het slik.

5.4 ONRECHTSTREEKSE EFFECTEN OP ANDERE ORGANISMEN

Na de verbetering van de waterkwaliteit in de Zeeschelde is het aantal overwinterende watervogels in het zoete en oligohaliene deel van de Zeeschelde spectaculair afgenomen (Van Ryckegem et al., 2017). Er zijn sterke aanwijzingen dat deze overwinterende watervogels vooral afhankelijk waren en zijn van de wormen in het slik. De densiteiten van deze wormen zijn sinds de waterkwaliteitsverbetering sterk afgenomen (Speybroeck et al., 2014). Eén van de oorzaken daarvan zijn de aquatische predatoren die teruggekeerd zijn in de Zeeschelde na de verbetering van de waterkwaliteit. Deze studie toont aan dat predatoren, en dan vooral de langneussteurgarnaal en de brakwatergrondel, op wormen foerageren tijdens de zomer- en herfstmaanden en zo verminderen ze de wormenbiomassa die voor watervogels overblijft in de wintermaanden.

Het onderzoek trofische relaties toonde echter aan dat het uitsluiten van deze predatoren tijdens de zomermaanden slechts een toename met factor 1.7 van het macrobenthos veroorzaakte. Zodoende blijven de benthosdensiteiten nog steeds ver onder de historische maxima. De toename in wormenbiomassa bij het uitsluiten van predatoren staat ook niet in verhouding tot de afname die is vastgesteld bij de watervogels. Predatie door aquatische predatoren is dus heel waarschijnlijk niet de enige oorzaak van de lagere benthosdensiteiten en de daaruit volgende lagere aantallen watervogels. Wellicht is ook en vooral de afname van de organische vuilvrucht in de rivier en mogelijk de mindere kwaliteit (lagere voedselwaarde) van het nu aanwezige organisch materiaal de hoofdoorzaak van de gedaalde benthosdensiteiten, en daardoor ook de verminderde overwinterende watervogelaantallen. Eerdere rapporten (Adriaensen et al., 2005b) voerden aan dat vooral de densiteit aan aangevoerd fytoplankton de densiteiten biomassa van oligochaeten bepaalde en niet de organische (antropogene) vuilvrucht, maar het gecombineerd temporeel en ruimtelijk verloop van afname van benthos in de Zeeschelde en haar bijrivieren wijst toch vooral op een directe invloed van de organische vuilvrucht.

Een hogere vrucht biobeschikbaar organisch materiaal zou dus de densiteit wormen weer kunnen doen toenemen, zelfs als er predatoren aanwezig zijn. Toch is dit niet wenselijk, aangezien dit de kans op hypoxia of anoxia in het water doet toenemen waardoor vissen en ander onderwaterleven verdwijnen. Hoewel de sterke afname in wormenbiomassa bij het verbeteren van de waterkwaliteit verwacht was, wordt dit doorgaans deels gecompenseerd door het verschijnen van nieuwe macrobenthos soorten. Toch bleef ook na de ecosysteemomslag het macrobenthos in het zoet en oligohalien deel van de Zeeschelde uitgesproken soortenarm. Het is een interessante vraag waarom dit zo is, en waarom er bijvoorbeeld geen kolonisatie door chironomiden gebeurt, die bv. in de Thames talrijk zijn en daar een belangrijk onderdeel van het voedselweb zijn.

Een interessant aspect aan de relatie tussen benthische wormen en overwinterende watervogels is dat deze niet evenredig is (bv. tafeleenden zijn afgenomen van vele 1000-en tot quasi nul tegenwoordig terwijl de aantallen wormen naar schatting één grootteorde zijn gedaald). Mogelijke verklaringen zijn dat een bepaalde grenswaarde-densiteit moet gehaald worden van wormen, vooraleer het energetisch efficiënt wordt om deze voedselbron te exploiteren (Piersma, 1987). Omdat we nu mogelijk onder die grenswaarde zitten, verdwijnen

plots een heleboel watervogels. Een mogelijk voorbeeld hiervan is de tafeleend die als duikeend veel energie moest steken in het opduiken van oligochaeten (Van Ryckegem et al., 2006) en dus heel snel verdween bij een afname van wormen in onderwaterbodems. Een andere mogelijkheid is dat wormen nu minder goed bereikbaar zijn geworden voor predatoren. Vroeger waren de slikken grotendeels anoxisch, met slechts een kleine geoxideerde toplaag. Wormen moeten dan dicht bij de slikoppervlakte blijven om aan hun zuurstofbehoefte te voldoen. Een indicatie hiervoor zijn de historische waarnemingen van “wormenmatten”; rozig gekleurde vlekken op het slik waar wormen in het ondiepe water “wapperden” om zuurstof op te nemen. Op die manier waren ze veel kwetsbaarder voor predatie. Deze wormen hadden misschien ook nog een extra reden voor dit gedrag: men vermoedt dat veel van deze wormen 30% of meer van hun energiebehoefte rechtstreeks doorheen hun cuticula uit het water kunnen halen, wanneer het water rijk is aan opgeloste voedingsstoffen (Giere, 2006). In het geval van de tafeleend speelt ook nog een ander fenomeen: het verdwijnen van subtidaal populaties oligochaeten. Tafeleenden doken naar voedsel in het subtidaal, wellicht naar “wapperende” oligochaeten, maar foerageerden niet in intertidale gebieden (slikken). Nu subtidaal wormenpopulaties vrijwel afwezig zijn valt er nog weinig te rapen voor de tafeleend. De reden voor het historisch voorkomen van hoge densiteiten wormen in het subtidaal en in het laag intertidaal is nooit opgehelderd.

Nu we weten hoe de benthopelagische link via oligochaeten verloopt is het interessant om verder te onderzoeken hoe (veel) deze bijdraagt aan het pelagische voedselweb. Wat is het belang van langneussteurgarnaal en brakwatergrondel als prooien voor grote vissen? Is er ook een link met watervogels? Tijdens de (na)zomer foerageren er vaak lepelaars ter hoogte van de Notelaer; wellicht eten zij vooral garnalen, aasgarnalen en grondels. Hun aantallen zijn echter nog erg beperkt. Of andere watervogels tijdens de zomermaanden (bv. broedende eenden) mee-eten van hyperbenthos is niet geweten.



6 VOORSTEL TOT ONDERZOEKSLIJNEN OM ONZE KENNIS OVER DE WERKING VAN HET ECOSYSTEEM VERDER TE VERBETEREN

Kennis van het voedselweb is cruciaal om ingreep-effectrelaties op het niveau van het ecosysteem te begrijpen en in te schatten. Daarvoor is minstens kennis nodig van de belangrijkste links tussen de belangrijkste deelnemende organismen(groepen). Het project trofische relaties en dit opvolgrapport geven nieuwe inzichten in deze relaties maar dit voortschrijdend inzicht doet ook nieuwe vragen rijzen. Toch staan we nu een stuk dichterbij het begrijpen van de trofische ketens:

organisch detritus → oligochaeten → watervogels

en

organisch detritus → oligochaeten → vis en garnalen

Daardoor komen we ook dichterbij het begrijpen van de recente ecosysteem shift en het verklaren van het huidige voorkomen van watervogels in de Zeeschelde. Toch zijn er nog enkele onzekerheden. Zo is nooit echt aangetoond wat de overwinterende watervogels in de Zeeschelde eten. Ook weten we nog altijd niet goed hoe de beschikbaarheid van voedsel het voorkomen van wormen stuurt. Beide laatste vragen zijn belangrijk, omdat ze nodig zijn om de effectketens ook lokaal te kunnen toepassen en te linken aan omgevingsomstandigheden of eventuele verstoringen. Het beter begrijpen van deze aspecten is ook belangrijk voor een goede inschatting van ingreep-effect relaties bijvoorbeeld bij het afwegen van beleidscenario's.

Met volgende onderzoekslijnen kunnen we deze vragen aanpakken:

1. Wat is het dieet van de voornaamste overwinterende watervogels op dit ogenblik in het estuarium? Deze informatie moet eindelijk duidelijkheid scheppen in de relatie tussen benthos(densiteiten) en overwinterende watervogels, en dus een beter beleid mogelijk maken voor deze vogels. Doelsoorten hierbij zijn wintertaling, wilde eend, krakeend en bergeend.
2. Welke eigenschappen van het detritus/sediment bepalen de groei van wormenpopulaties?

Voor beide vragen bieden de nieuwe ontpolderingen en GGG's een ideale proeftuin, aangezien hier (tijdelijk?) hoge densiteiten wormen en watervogels vastgesteld werden.

In verband met voedselketens in het pelagisch deel van de Zeeschelde is volgens ons de grootste sprong voorwaarts in systeembegrip te maken door middel van volgende onderwerpen:

3. Welke rol speelt het microfytobenthos (MFB) dat aanwezig is op de slikken en intertidale gebieden, in het pelagische voedselweb van de Zeeschelde. Samen met de kennis over het belang van de wormen kan een antwoord op deze vraag toelaten om oppervlaktes van slik te linken aan draagkracht en dus aan doelstellingen voor aantallen van hogere organismen. Dit geeft een kwantitatieve invulling van de benth-



- pelagische link. Vooral de links tussen MFB en klein zoöplankton en tussen MFB en aasgarnalen komen daarbij in beeld. Dit rapport geeft bovendien aan dat ook voor een aantal kleine predatoren MFB waarschijnlijk een significant onderdeel van het dieet is.
4. Wat zijn de precieze trofische links naar boven toe in het voedselweb, uitgaande van steurgarnalen en brakwatergrondel? Dit onderzoek laat toe om de *pathway* van detritus over oligochaeten naar grondels en steurgarnalen verder door te trekken en zo deze bentho-pelagische link te kwantificeren.



Referenties

- Adriaensen, F., S. Van Damme, E. Van Den Bergh, D. Van, R. Brys, T. Cox, S. Jacobs, P. Konings, T. Maris, W. Mertens, L. Nachtergale, E. Struyf, A. Van Braeckel, & P. Meire, 2005a. Instandhoudingsdoelstellingen Schelde-estuarium. Antwerpen.
- Adriaensen, F., S. Van Damme, E. Van Den Bergh, D. Van, R. Brys, T. Cox, S. Jacobs, P. Konings, T. Maris, W. Mertens, L. Nachtergale, E. Struyf, A. Van Braeckel, & P. Meire, 2005b. Instandhoudingsdoelstellingen Schelde-estuarium, Universiteit Antwerpen, Rapport Ecobe 05R-82, Antwerpen. .
- Ashelby, C. W., S. De Grave, & M. L. Johnson, 2016. Diet analysis indicates seasonal fluctuation in trophic overlap and separation between a native and an introduced shrimp species (Decapoda, Palaemonidae) in the tidal river Thames (U.K.). *Crustaceana* 89: 701–719.
- Cartaxana, A., 1994. Distribution and Migrations of the Prawn *Palaemon longirostris* in the Mira River Estuary (Southwest Portugal). *Estuaries* 17: 685–694.
- Chambord, S., T. Maris, F. Colas, T. Van Engeland, A. C. Sossou, F. Azémar, M. Le Coz, T. Cox, L. Buisson, S. Souissi, P. Meire, & M. Tackx, 2016. Mesozooplankton affinities in a recovering freshwater estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 177: 47–59.
- Cox, T. J. S., T. Maris, K. Soetaert, D. J. Conley, S. Van Damme, P. Meire, J. J. Middelburg, M. Vos, & E. Struyf, 2009. A macro-tidal freshwater ecosystem recovering from hypereutrophication: the Schelde case study. *Biogeosciences*. .
- Estep, M. F., & H. Dabrowski, 1980. Tracing Food Webs with Stable Hydrogen Isotopes. *Science* 209: 1537–1538.
- Finlay, J. C., R. R. Doucett, & C. Mcneely, 2010. Tracing energy flow in stream food webs using stable isotopes of hydrogen. *Freshwater Biology* 55: 941–951.
- Giere, O., 2006. Ecology and biology of marine Oligochaeta - An inventory rather than another review. *Hydrobiologia* 564: 103–116.
- Hampel, H., A. Cattijssse, & M. Elliott, 2005. Feeding habits of young predatory fishes in marsh creeks situated along the salinity gradient of the Schelde estuary, Belgium and The Netherlands. *Helgoland Marine Research* 59: 151–162.
- Kennish, M., 1990. Ecology of estuaries. Volume II: Biological aspects. CRC Press, Inc., Boca Raton, Florida.
- Kuwae, T., P. G. Beninger, P. Decottignies, J. Kimberley, D. R. Lund, R. W. Elner, S. Ecology, N. Mar, T. Kuwae, P. G. Beninger, P. Decottignies, K. J. Mathot, D. R. Lund, & R. W. Elner, 2008. Biofilm Grazing in a Higher Vertebrate : The Western Sandpiper , *Calidris Mauri*. *Ecology* 89: 599–606.
- Kuwae, T., E. Miyoshi, S. Hosokawa, K. Ichimi, J. Hosoya, T. Amano, T. Moriya, M. Kondoh, R. C. Ydenberg, & R. W. Elner, 2012. Variable and complex food web structures revealed by exploring missing trophic links between birds and biofilm. *Ecology Letters* 15: 347–356.
- Leclerc, J. C., P. Riera, L. M. L. J. Noël, C. Leroux, & A. C. Andersen, 2014. Trophic ecology of *Pomatoschistus microps* within an intertidal bay (Roscoff, France), investigated through gut content and stable isotope analyses. *Marine Ecology* 35: 261–270.

////////////////////////////////////

Maris, T., A. Bruens, L. Van Duren, J. Vroom, H. Holzhauer, M. de Jonge, S. Van Damme, A. Nolte, K. Kuijper, M. Taal, C. Jeuken, J. Kromkamp, B. K. Van Wesebeeck, G. Van Ryckegem, E. Van den Berghe, S. Wijnhoven, & P. Meire, 2014. Evaluatiemethodiek Schelde-estuarium. Update 2014. .

Maris, T., & P. Meire, 2017. Onderzoek naar de gevolgen van het Sigmaplans baggeractiviteiten en havenuitbreiding in de Zeeschelde op het milieu. Geïntegreerd eindverslag van het onderzoek verricht in 2016. Antwerpen.

Mialet, B., J. Gouzou, F. Azémar, T. Maris, C. Sossou, N. Toumi, S. Van Damme, P. Meire, & M. Tackx, 2011. Response of zooplankton to improving water quality in the Scheldt estuary (Belgium). *Estuarine, Coastal and Shelf Science Elsevier Ltd* 93: 47–57, <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecss.2011.03.015>.

Miller, D. C., R. J. Geider, & H. L. MacIntyre, 1996. Microphytobenthos: The Ecological Role of the “Secret Garden” of Unvegetated, Shallow-Water Marine Habitats. II. Role in Sediment Stability and Shallow-Water Food Webs. *Estuaries* 19: 202–212.

Oh, C. W., R. G. Hartnoll, & R. D. M. Nash, 2001. Feeding ecology of the common shrimp *Crangon crangon* in Port Erin Bay, Isle of Man, Irish Sea. *Marine Ecology Progress Series* 214: 211–223.

Parnell, A. C., D. L. Phillips, S. Bearhop, B. X. Semmens, E. J. Ward, M. J. W., J. A. L., J. Grey, D. J. Kelley, & R. Inger, 2013. Bayesian stable isotope mixing models. *Environmetrics* 24: 387–399.

Piersma, T., 1987. Production by intertidal benthic animals and limits to their predation by shorebirds: a heuristic model. *Marine Ecology Progress Series* 38: 187–196.

Pihl, L., & R. Rosenberg, 1984. Food selection and consumption of the shrimp *Crangon crangon* in some shallow marine areas in western Sweden. *Marine Ecology Progress Series* 15: 159–168.

Reise, K., 1977. Predator exclusion experiments in an intertidal mud flat. *Helgolander Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen* 30: 263–271.

Salgado, J. P., H. N. Cabral, & M. J. Costa, 2004. Feeding ecology of the gobies *Pomatoschistus minutus* (Pallas , 1770) and *Pomatoschistus microps* (Krøyer , 1838) in the upper Tagus estuary , Portugal. *Scientia Marina* 68: 425–434, <http://scientiamarina.revistas.csic.es/index.php/scientiamarina/article/viewArticle/401>.

Shaffer, P. L., 1983. Population Ecology of *Heteromastus* (Polychaeta: Capitellidae). *Netherlands Journal of Sea Research* 17: 106–125.

Speybroeck, J., N. De Regge, J. Soors, T. Terrie, G. Van Ryckegem, A. Van Braeckel, & E. Van den Bergh, 2014. Monitoring van het macrobenthos van de Zeeschelde en haar getij-onderhevige zijrivieren (1999-2010). Beschrijvend overzicht van historische gegevens (1999, 2002, 2005) en eerste cyclus van nieuwe strategie (2008, 2009, 2010). Rapporten van het Instituut v. Brussel.

Struyf, E., S. Van Damme, B. Gribsholt, & P. Meire, 2005. Freshwater marshes as dissolved silica recyclers in an estuarine environment (Schelde estuary, Belgium). *Hydrobiologia* 540: 69–77.

Van Braeckel, A., J. Vanoverbeke, F. Van de Meutter, L. De Neve, J. Soors, J. Speybroeck, G. Van Ryckegem, & E. Van den Bergh, 2020. Habitatmapping Zeeschelde slik. Ecologie en ecotopen van de slikken. Brussel.



Van de Meutter, F., O. Bezdenjesnji, D. Buerms, J. De Beukelaer, N. De Regge, J. Soors, J. Speybroeck, T. Terrie, J. Vanoverbeke, A. Van Braeckel, B. Vandevoorde, E. Van Den Bergh, G. Van Ryckegem, F. Van De Meutter, O. Bezdenjesnji, D. Buerms, J. De Beukelaer, N. De Regge, B. Vandevoorde, E. Van Den Bergh, G. Van Ryckegem, & H. Teirlinckgebouw, 2019a. Onderzoek naar trofische relaties in de Zeeschelde. Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek. Brussel.

Van de Meutter, F., O. Bezdenjesnji, N. De Regge, J. Maes, J. Soors, J. Speybroeck, E. Van den Bergh, & G. Van Ryckegem, 2019b. The cross-shore distribution of epibenthic predators and its effect on zonation of intertidal macrobenthos. A case study in the river Scheldt. *Hydrobiologia* 846: 123–133.

van Haaren, T., & J. Soors, 2013. Aquatic Oligochaeta of the Netherlands and Belgium. KNNV Uitgeverij, Zeist.

Van Ryckegem, G., N. De Regge, & E. Van den Bergh, 2006. Voedseleecologie en gedrag van overwinterende watervogels langs de Zeeschelde. Een methodologische studie. INBO.R.2006.28. Brussel.

Van Ryckegem, G., A. Van Braeckel, R. Elsen, J. Speybroeck, B. Vandevoorde, W. Mertens, J. Breine, G. Spanoghe, D. Buerms, J. De Beukelaer, N. De Regge, K. Hessel, J. Soors, T. Terrie, F. Van Lierop, & E. Van Den Bergh, 2017. MONEOS – Geïntegreerd datarapport INBO : Toestand Zeeschelde 2016 Monitoringsoverzicht en 1ste lijnsrapportage Geomorfologie , diversiteit Habitats en diversiteit Soorten. Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek 2017 (37). Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, Brussel.

Vander Zanden, M. J., M. K. Clayton, E. K. Moody, C. T. Solomon, & B. C. Weidel, 2015. Stable isotope turnover and half-life in animal tissues: A literature synthesis. *PLoS ONE* 10: 1–16.

Virnstein, R. W., 1977. The Importance of Predation by Crabs and Fishes on Benthic Infauna in Chesapeake Bay. *Ecology* 58: 1200–1217.

Vlaams-Nederlandse Scheldecommissie, 2019. Systeemanalyse natuur Schelde-estuarium. Gezamenlijk feitenonderzoek van stakeholders, deskundigen en de Vlaams-Nederlandse Scheldecommissie. Bergen op Zoom.

Wilkinson, G. M., J. J. Cole, & M. L. Pace, 2015. Deuterium as a food source tracer: Sensitivity to environmental water, lipid content, and hydrogen exchange. *Limnology and Oceanography: Methods* 13: 213–223.