




Vlaanderen
is wetenschap

Dieetanalyse van hogere trofische niveaus in de Zeeschelde: deel vissen

Frank Van de Meutter, Nico De Regge, Olja Bezdenjesnji

INSTITUUT
NATUUR- EN BOSONDERZOEK

Auteurs:

[Frank Van de Meutter](#)  Nico De Regge, Olja Bezdenjesnji
Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek

Reviewers:

Erika Van den Bergh, 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:

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

e-mail:

Frank.Vandemeutter@inbo.be

Wijze van citeren:

Van de Meutter F, De Regge N, Bezdenjesnji, O (2021). Dieetanalyse van hogere trofische niveaus in de Zeeschelde: deel vissen. Resultaten van een studie met stabiele isotopen. Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek 2021 (41). Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, Brussel.

DOI: doi.org/10.21436/inbor.44407431

D/2021/3241/342

Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek 2021 (41)

ISSN: 1782-9054

Verantwoordelijke uitgever:

Maurice Hoffmann

Foto cover:

Het slik van de Notelaer, Bornem (Yves Adams / Vilda)

Dit onderzoek werd uitgevoerd in opdracht van :

Maritieme Toegang, Thonetlaan 102 bus 2, 2050 Antwerpen



Dit werk valt onder een [Creative Commons Naamsvermelding-GelijkDelen 4.0 Internationaal-licentie](https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/).

DIEETANALYSE VAN HOGERE TROFISCHE
NIVEAUS IN DE ZEESCHELDE: DEEL VISSSEN

Resultaten van een studie met stabiele isotopen

Van de Meutter Frank, De Regge Nico, Bezdenjesnji Olja

doi.org/10.21436/inbor.44407431

Dankwoord/Voorwoord

In de eerste plaats willen we Merlijn Jocqué bedanken voor de hulp bij het programmeren van de scripts voor de MIXSiar analyses. Het *Department of Earth and Environmental Sciences* van de KULeuven en in het bijzonder professor Steven Bouillon en postdoc David Soto Arrojo zijn we zeer erkentelijk voor het gebruik van hun faciliteiten en de aangename samenwerking. Alle veldmedewerkers van team Estuaria verdienen een woord van dank voor hun tomeloze inzet en toewijding onder vaak moeilijke omstandigheden. Verschillende job- en stagestudenten hielpen van ver of nabij mee met deze studie: Jana Raman, Romi Van Roo, Julie Van den Broeck en Jietse Maes. Allemaal een dikke merci!

Notelaer en verblijven hier mogelijk maar voor een korte periode. Verder bevestigde deze methode het gekende migratiegedrag van fint en haring.



Aanbevelingen voor beheer en/of beleid

Onderzoek naar trofische relaties in het kader van het Schelde-onderzoek is er in de eerste plaats op gericht om effectketens in het systeem te onderscheiden. Voor de meeste belangrijke vissoorten in het onderzochte deel van de Zeeschelde konden we de belangrijkste waarschijnlijke prooi-soorten identificeren. De voorgestelde resultaten zijn voorlopig indicatief, en ondergaan best nog een validatie aan de hand van maaganalyse-onderzoek, maar dit zal toelaten om onderbouwde ingreep-effect patronen te ontwikkelen voor de Zeeschelde en geeft een beter inzicht over hoe het systeem werkt.

Wat dat laatste betreft stelden we vast dat de meerderheid van de (benthische) visbiomassa hoofdzakelijk opgebouwd wordt vanuit macrozoöbenthos dat nauwelijks op de slikken voorkomt (vlokreeften). Dit is een interessante vaststelling omdat in de systeemevaluatie tot nu toe enkel wordt uitgegaan van macrozoöbenthos van de slikken. Het verklaart ook de paradox waarbij er veel meer visbiomassa in de Zeeschelde aanwezig is dan het macrobenthos aanwezig in de slikken (de infauna) kan dragen. Om een volledig beeld van de draagkracht van het macrobenthos voor hogere trofische niveaus te hebben en een correcte evaluatieparameter te kunnen berekenen is een bijkomende monitoring gericht op vlokreeften en consoorten nodig, waarbij we in de eerste plaats naar de harde substraten kijken.

We vinden nauwelijks vlokreeften in de slikken van de zoete en oligohaliene Zeeschelde. Toch moeten ze talrijk zijn in het systeem, volgens de resultaten van onze dieetanalyse (indien dit kan bevestigd worden aan de hand van maaganalyses). Vlokreeften worden soms talrijk gevangen met sleepvangsten voor hyperbenthos, waaruit blijkt dat ze vaak langs de waterlijn zitten, waar detritus zich opstapelt. Maar vooral worden ook grote aantallen vlokreeften gevonden bij onderzoek naar het voorkomen van tweekleppigen op onderwater steenbestortingen. Misschien moeten we deze bevindingen aangrijpen om de Zeeschelde minder als een natuurlijk estuarium te zien, maar eerder als een sterk gewijzigd ecosysteem waarin onnatuurlijke habitats ondertussen een grote rol opeisen in het functioneren van het voedselweb en het ecosysteem. Het bijstellen van de evaluatieparameter zoals hierboven aangehaald en het uitbreiden van de benthische draagkrachtparameter naar andere habitats dan de slikken passen in dat kader.



Inhoudstafel

Dankwoord/Voorwoord	2
Samenvatting	3
Aanbevelingen voor beheer en/of beleid	5
English abstract	6
Lijst van figuren	10
Lijst van tabellen	15
1 Inleiding	16
2 stabiele isotopen en dieetonderzoek.....	18
2.1 Stabiele isotopen: wat en waarom	18
2.2 Van stabiele isotopen naar dieet, of is het niet zo simpel?	19
2.2.1 A priori kennis van het dieet	19
2.2.2 Verschillen tussen prooisorten	20
2.2.3 <i>What you eat is what you get</i> : een kwestie van tijd...en weefsel.....	20
2.2.4 Ontogenetische veranderingen in dieet	21
2.2.5 De Zeeschelde als open ecosysteem en stabiele isotopenwaarden vertonen een gradiënt	22
3 Materiaal en methode	23
3.1 De gegevens	23
3.1.1 Verzameltechnieken en periode van verzamelen.....	23
3.1.2 Bepalen van stabiele isotopen	24
3.2 Analyse: <i>Bayesian mixing models</i> met MixSiar	24
3.3 Gevolgde procedure en aannames bij de dieetanalyse van vissen in de Zeeschelde.	25
4 resultaten	26
4.1 Algemene beschrijving vissoorten en prooien	26
4.2 Blankvoorn (<i>Rutilus rutilus</i>)	31
4.2.1 Ecologie van Blankvoorn	31
4.2.2 Kennis over het dieet toegepast op de Zeeschelde	31
4.2.3 Dieet van juveniele Blankvoorn op basis van stabiele isotopen	32
4.3 Bot (<i>Platichthys flesus</i>)	33
4.3.1 Ecologie van Bot	33
4.3.2 Kennis over het dieet toegepast op de Zeeschelde	34
4.3.3 Dieet van juveniele Bot < 50mm op basis van stabiele isotopen.....	34
4.4 Brasem.....	37
4.4.1 Ecologie van Brasem in de Zeeschelde.....	37
4.4.2 Kennis over het dieet toegepast op de Zeeschelde	37

4.4.3	Dieet van Brasem <100mm (N=17) op basis van stabiele isotopen.....	39
4.4.4	Dieet van Brasem >300mm (N=13) op basis van stabiele isotopen.....	40
4.5	Fint (<i>Alosa fallax</i>).....	42
4.5.1	Ecologie van Fint in de Zeeschelde.....	42
4.5.2	Kennis over het dieet toegepast op de Zeeschelde	42
4.5.3	Dieet Juvenile Fint augustus 2017 op basis van stabiele isotopen	44
4.5.4	Dieet volwassen Fint mei 2017 op basis van stabiele isotopen	46
4.6	Haring (<i>Clupea harengus</i>).....	46
4.6.1	Ecologie van Haring in de Zeeschelde	46
4.6.2	Kennis over het dieet	47
4.6.3	Dieet Juvenile Haring 2017 op basis van stabiele isotopen	48
4.7	Kolblei (<i>Blicca bjoerkna</i>).....	49
4.7.1	Ecologie van Kolblei in de Zeeschelde.....	49
4.7.2	Kennis over het dieet toegepast op de Zeeschelde	49
4.7.3	Dieet Kolblei mei 2017 op basis van stabiele isotopen.....	50
4.7.4	Dieet Kolblei augustus 2017 op basis van stabiele isotopen	52
4.8	Paling (<i>Anguilla anguilla</i>).....	54
4.8.1	Ecologie van Paling in de Zeeschelde	54
4.8.2	Kennis over het dieet toegepast op de Zeeschelde	54
4.8.3	Dieet Paling mei 2017 op basis van stabiele isotopen	56
4.8.4	Dieet Paling augustus 2017 op basis van stabiele isotopen.....	57
4.9	Snoekbaars (<i>Sander lucioperca</i>)	58
4.9.1	Ecologie van Snoekbaars in de Zeeschelde.....	58
4.9.2	Kennis over het dieet toegepast op de Zeeschelde	59
4.9.3	Dieet jonge Snoekbaars op basis van stabiele isotopen	61
4.9.4	Dieet volwassen Snoekbaars op basis van stabiele isotopen	62
4.10	Spiering (<i>Osmerus eperlanus</i>)	64
4.10.1	Ecologie van Spiering in de Zeeschelde.....	64
4.10.2	Kennis over het dieet toegepast op de Zeeschelde	64
4.10.3	Dieet Spiering mei 2017 op basis van stabiele isotopen.....	66
4.10.4	Dieet Spiering augustus 2017 op basis van stabiele isotopen	67
4.11	Zeebaars (<i>Dicentrarchus labrax</i>)	68
4.11.1	Ecologie van Zeebaars in de Zeeschelde.....	68
4.11.2	Kennis over het dieet van Zeebaars	69
4.11.3	Dieet Zeebaars augustus 2017 op basis van stabiele isotopen.....	70



4.12	Chinese wolhandkrab (<i>Eriocheir sinensis</i>)	71
4.12.1	Ecologie van de Chinese wolhandkrab in de Zeeschelde	71
4.12.2	Kennis over het dieet van de Chinese wolhandkrab	71
4.12.3	Dieet Chinese wolhandkrab 2017 op basis van stabiele isotopen	72
5	discussie	75
6	Referenties	83



Figuur 17:	<i>Mixing region</i> plot voor Brasem >300mm en de potentiële resources Oligochaeta, zoöplankton, <i>Neomysis integer</i> , <i>Gammarus zaddachi</i> , <i>Palaemon longirostris</i> en microfytobenthos in mei en augustus 2017 ter hoogte van de Notelaer (Bornem). De zwarte punten zijn de consumers (Brasem) en de witte kruisjes de gemiddelde waarden van de resources (potentiële voedselbronnen). De isoclines geven de probabilliteit per 0.1 sprong aan dat de consument binnen de <i>mixing polygon</i> valt (voor kleurenschaal: zie legende).	41
Figuur 18:	Herschaalde waarschijnlijkheidsdistributies voor de proportionele bijdrage aan het dieet van Brasem >300mm voor elke resource (prooisoort).	41
Figuur 19:	Herschaalde waarschijnlijkheidsdistributies voor de proportionele bijdrage aan het dieet van Brasem >300mm voor elke resource (prooisoort) met weglating van microfytobenthos.	42
Figuur 20:	Histogram van de groottes van Fint voor de maanden mei en augustus 2017 (N=10).	43
Figuur 21:	<i>Mixing region</i> plots voor juveniele Fint in mei 2017 ter hoogte van de Notelaer (Bornem). Links: met de potentiële resources zoöplankton, <i>Neomysis integer</i> en <i>Gammarus zaddachi</i> ; rechts: met Oligochaeta als extra bron. De zwarte punten zijn de consumers (Fint) en de witte kruisjes de gemiddelde waarden van de resources (potentiële voedselbronnen). De isoclines geven de probabilliteit per 0.1 sprong aan dat de consument binnen de <i>mixing polygon</i> valt (voor kleurenschaal: zie legende).	44
Figuur 22:	Herschaalde waarschijnlijkheidsdistributies voor de proportionele bijdrage aan het dieet van juveniele Fint voor elke resource (prooisoort) zonder Oligochaeta.	45
Figuur 23:	Herschaalde waarschijnlijkheidsdistributies voor de proportionele bijdrage aan het dieet van juveniele Fint voor elke resource (prooisoort) met Oligochaeta.	45
Figuur 24:	<i>Mixing region</i> plot voor volwassen Fint in mei 2017 ter hoogte van de Notelaer (Bornem) met de potentiële resources Brakwatergrondel, Spiering, <i>Neomysis integer</i> en <i>Palaemon longirostris</i> . De zwarte punten zijn de consumers (Fint) en de witte kruisjes de gemiddelde waarden van de resources (potentiële voedselbronnen). De isoclines geven de probabilliteit per 0.1 sprong aan dat de consument binnen de <i>mixing polygon</i> valt (voor kleurenschaal: zie legende).	46
Figuur 25:	Histogram van de groottes van Haring voor de maanden mei en augustus 2017 (N=12).	47
Figuur 26:	Een isoplot voor $\delta^{13}\text{C}$ en $\delta^{15}\text{N}$ met de verschillende potentiële voedselbronnen (waarden gecorrigeerd voor TEFs), en de consumenten (Haring en Haring <i>species</i> , zwarte punten) voor mei.	48
Figuur 27:	Een isoplot voor $\delta^{13}\text{C}$ en $\delta^{15}\text{N}$ met de verschillende potentiële voedselbronnen (waarden gecorrigeerd voor TEFs), en de consumenten (Haring en Haring <i>species</i> , zwarte punten) voor augustus.	49
Figuur 28:	Histogram van de groottes van Kolblei voor de maand mei 2017 (N=8).	50
Figuur 29:	Histogram van de groottes van Kolblei voor de maand augustus 2017 (N=7).	50
Figuur 30:	Een isoplot voor $\delta^{13}\text{C}$ en $\delta^{15}\text{N}$ met de verschillende potentiële voedselbronnen (waarden gecorrigeerd voor TEFs), en de consumenten (leverweefsel Kolblei, zwarte punten) voor mei 2017.	51
Figuur 31:	<i>Mixing region</i> plot voor Kolblei in mei 2017 en de potentiële resources zoöplankton, <i>Neomysis integer</i> , <i>Gammarus zaddachi</i> , Oligochaeta, en	



Figuur 45:	Herschaalde waarschijnlijkheidsdistributies voor de proportionele bijdrage aan het dieet van juveniele Snoekbaars in mei 2017 voor elke resource (prooisoort).	62
Figuur 46:	Herschaalde waarschijnlijkheidsdistributies voor de proportionele bijdrage aan het dieet van juveniele Snoekbaars in augustus 2017 voor elke resource (prooisoort).	62
Figuur 47:	<i>Mixing region plot</i> voor volwassen Snoekbaars in mei (links) en augustus (rechts) 2017 ter hoogte van de Notelaer (Bornem). Zie Tabel 8 voor de lijst van gebruikte potentiële resources. De zwarte punten zijn de <i>consumers</i> (Snoekbaars) en de witte kruisjes de gemiddelde waarden van de resources (potentiële voedselbronnen). De isoclines geven de probabiliteit per 0.1 sprong aan dat de consument binnen de <i>mixing polygon</i> valt (voor kleurenschaal: zie legende).	63
Figuur 48:	Herschaalde waarschijnlijkheidsdistributies voor de proportionele bijdrage aan het dieet van grote Snoekbaars (>400mm) in mei 2017 voor elke resource (prooisoort).	63
Figuur 49:	Herschaalde waarschijnlijkheidsdistributies voor de proportionele bijdrage aan het dieet van grote Snoekbaars (>300mm) in augustus 2017 voor elke resource (prooisoort).	64
Figuur 50:	Histogram van de groottes van Spiering voor de maand mei 2017 (N=12).	65
Figuur 51:	Histogram van de groottes van Spiering voor de maand augustus 2017 (N=8).	65
Figuur 52:	<i>Mixing region plot</i> voor Spiering in mei 2017 en de potentiële resources <i>Gammarus zaddachi</i> , <i>Neomysis integer</i> , <i>Oligochaeta</i> en <i>zoöplankton</i> ter hoogte van de Notelaer (Bornem). De zwarte punten zijn de consumers (Spiering) en de witte kruisjes de gemiddelde waarden van de resources (potentiële voedselbronnen). De isoclines geven de probabiliteit per 0.1 sprong aan dat de consument binnen de <i>mixing polygon</i> valt (voor kleurenschaal: zie legende).	66
Figuur 53:	Herschaalde waarschijnlijkheidsdistributies voor de proportionele bijdrage aan het dieet van Spiering in mei 2017 voor elke resource (prooisoort).	67
Figuur 54:	<i>Mixing region plot</i> voor Spiering in augustus 2017 en de potentiële resources <i>Gammarus zaddachi</i> , <i>Corophium lacustre</i> , <i>Neomysis integer</i> , <i>Oligochaeta</i> en <i>zoöplankton</i> ter hoogte van de Notelaer (Bornem). De zwarte punten zijn de consumers (Spiering) en de witte kruisjes de gemiddelde waarden van de resources (potentiële voedselbronnen). De isoclines geven de probabiliteit per 0.1 sprong aan dat de consument binnen de <i>mixing polygon</i> valt (voor kleurenschaal: zie legende).	67
Figuur 55:	Herschaalde waarschijnlijkheidsdistributies voor de proportionele bijdrage aan het dieet van Spiering <120mm in augustus 2017 voor elke resource (prooisoort).	68
Figuur 56:	Histogram van de groottes van Zeebaars voor de maand augustus 2017 (N=5).	69
Figuur 57:	<i>Mixing region plot</i> voor Zeebaars in augustus 2017 en de potentiële resources <i>Gammarus zaddachi</i> , <i>zoöplankton</i> en <i>Neomysis integer</i> ter hoogte van de Notelaer (Bornem). De zwarte punten zijn de consumers (Zeebaars) en de witte kruisjes de gemiddelde waarden van de resources (potentiële voedselbronnen). De isoclines geven de probabiliteit per 0.1 sprong aan dat de consument binnen de <i>mixing polygon</i> valt (voor kleurenschaal: zie legende).	70



Figuur 58:	Herschaalde waarschijnlijkheidsdistributies voor de proportionele bijdrage aan het dieet van Zeebaars in augustus 2017 voor elke resource (prooisort).	70
Figuur 59:	Histogram met de verdeling van de groottes van Chinese Wolhandkrab voor de maand mei 2017 (N=14).	72
Figuur 60:	Histogram met de verdeling van de groottes van Chinese Wolhandkrab voor de maand augustus 2017 (N=9).	72
Figuur 61:	Een isoplot voor $\delta^{13}\text{C}$ en $\delta^{15}\text{N}$ met de verschillende potentiële voedselbronnen (waarden gecorrigeerd voor TEFs), en de consumenten (Chinese wolhandkrab, gebaseerd op hepatopancreas weefsel , zwarte punten) voor mei.	73
Figuur 62:	Een isoplot voor $\delta^{13}\text{C}$ en $\delta^{15}\text{N}$ met de verschillende potentiële voedselbronnen (waarden gecorrigeerd voor TEFs), en de consumenten (Chinese wolhandkrab, gebaseerd op spierweefsel , zwarte punten) voor mei.	73
Figuur 63:	Een isoplot voor $\delta^{13}\text{C}$ en $\delta^{15}\text{N}$ met de verschillende potentiële voedselbronnen (waarden gecorrigeerd voor TEFs), en de consumenten (Chinese wolhandkrab, gebaseerd op hepatopancreas weefsel , zwarte punten) voor augustus.	74
Figuur 64:	Een isoplot voor $\delta^{13}\text{C}$ en $\delta^{15}\text{N}$ met de verschillende potentiële voedselbronnen (waarden gecorrigeerd voor TEFs), en de consumenten (Chinese wolhandkrab, gebaseerd op spierweefsel , zwarte punten) voor augustus.	74
Figuur 65:	Belangrijkste waarschijnlijke voedselrelaties van vis en garnalen in de Zeeschelde bij Bornem in 2017 op basis van stabiele isotopenonderzoek. De kleurschakering geeft weer dat de prooien eerder tot het detritus voedselweb behoren (bruin) of tot het primaire (algen)productie voedselweb (blauw). Blankvoorn voedt zich waarschijnlijk vooral rechtstreeks met detritus of benthische algen en wordt hier niet getoond. De resultaten van eerder onderzoek met dezelfde dataset zijn toegevoegd (Van de Meutter et al. ongepubliceerd). Een streepjeslijn duidt aan dat de relatie onzeker is.	79



Lijst van tabellen

Tabel 1:	Lijst van potentiële voedselbronnen en de gebruikte periode in de dieetanalyse voor Bot <50mm in mei en juni.	34
Tabel 2:	Lijst van de potentiële voedselbronnen en de gebruikte periode in de dieetanalyse voor Brasem <80mm.	39
Tabel 3:	Lijst van de potentiële voedselbronnen en de gebruikte periode in de dieetanalyse voor Brasem >300mm.	39
Tabel 4:	Lijst van de potentiële voedselbronnen en de gebruikte periode in de dieetanalyse voor juveniele Fint.	43
Tabel 5:	Lijst van de potentiële voedselbronnen en de gebruikte periode in de dieetanalyse voor volwassen Fint.	44
Tabel 6:	Lijst van de potentiële voedselbronnen en de gebruikte periode in de dieetanalyse voor jonge Haring en Haring <i>species</i> .	47
Tabel 7:	Lijst van de potentiële voedselbronnen en de gebruikte periode in de dieetanalyse voor Paling in mei en augustus.	55
Tabel 8:	Lijst van de potentiële voedselbronnen en de gebruikte periode in de dieetanalyse voor jonge Snoekbaars <150mm in mei en augustus.	60
Tabel 9:	Lijst van de potentiële voedselbronnen en de gebruikte periode in de dieetanalyse voor volwassen Snoekbaars in mei (>400mm) en augustus (>300mm).	60
Tabel 10:	Lijst van de potentiële voedselbronnen en de gebruikte periode in de dieetanalyse voor Spiering in mei en augustus.	65
Tabel 11:	Lijst van de potentiële voedselbronnen en de gebruikte periode in de dieetanalyse voor Zeebaars in augustus.	69
Tabel 12:	Overzicht van enkele vissoorten gevangen aan de Notelaer in 2017 en het gebied waar ze volgens hun stabiele isotopen signaal (recent) van afkomstig zijn. Haring in mei vertoonde een grote gradiënt van individuen die al wel tot nog helemaal niet lokaal aangepast waren en wordt daarom tussen haakjes weergegeven.	76
Tabel 13:	Overzicht van procentuele bijdrage aan de biomassa van visvangsten ter hoogte van de Notelaer in voorjaar en zomer 2017. Vangsten met dubbele schietfuisen en ankerkuilen worden apart weergegeven. Gegevens afkomstig uit Breine et al. (2018a) en Breine et al. (2018b).	81



1 INLEIDING

Estuaria behoren tot de natuurlijke ecosystemen die heel intensief door de mens geëxploiteerd worden. Vanuit economisch perspectief is één van de belangrijkste functies die ze vervullen deze van toegangspoort tot zeehavens. Om deze zeehavens competitief te houden in een globale wereldeconomie is een voortdurende groei nodig zowel in oppervlakte (aanleg dokken, uitbreiding van scheepvaart afhankelijke industrie en transportbedrijven) als in de capaciteit om steeds grotere schepen te kunnen ontvangen. Deze groei gaat ten koste van de natuurlijke morfologie en hydrodynamica, door het veranderen van het volume van het estuarium (aanleg dokken, verdieping), het bevroeren van de gewenste morfologie door onder- en bovenwater constructies en hoogfrequent baggeren. Bovendien gaat dit ten koste van oppervlakte en kwaliteit van natuurlijke habitats.

Naast een transporteconomische functie, en tal van ecosysteemdiensten (voedselproductie, waterzuivering, koolstofopslag...), vervullen estuaria een zeer belangrijke rol als hotspots van natuurlijke productie en biodiversiteit. Kenmerkend voor ecosystemen en de levensgemeenschappen die er deel van uitmaken is dat alles met elkaar verbonden is. Het estuariene leven is verbonden en afhankelijk van de fysische en chemische eigenschappen van het estuarium. Maar alle organismen zijn ook onderling van elkaar afhankelijk. Als je al deze verbanden in kaart brengt kom je tot een zeer dicht *netwerk*, wat ook wel een *voedselweb* genoemd wordt (Begon et al., 2005). Wanneer een soort verdwijnt en zo een verband “doorgeknijpt” wordt, kan dat een invloed hebben op andere verbanden of zelfs het volledige voedselweb. Je kan dit vergelijken met een mikado spel. Je kan stokjes wegnemen zonder dat er iets aan het geheel verandert en soms zakt het geheel wat in en vindt het een nieuw evenwicht. Maar als je teveel of cruciale delen wegneemt stort het geheel in elkaar. Voor een voedselweb willen we uiteraard niet dat het systeem instort, en willen we ook liefst dat het systeem zo dicht mogelijk zijn natuurlijke evenwicht benadert, waarin alle cruciale soorten behouden blijven. Dit is de reden waarom meer fundamenteel onderzoek van estuariene ecosystemen nodig is: we willen de verbanden tussen soorten en tussen soorten en hun omgeving in kaart brengen zodat we weten wat er kan gebeuren bij ingrepen aan het systeem. We proberen zo de *safe operating space* af te bakenen waarbinnen werkzaamheden en ingrepen op het systeem van de haven, transport en ander medegebruik kunnen gebeuren, zonder dat deze het voortbestaan van het natuurlijke estuariene ecosysteem in gevaar brengen.

De verbanden in een voedselweb volgen grotendeels een richting van onder (producenten, detritivoren) naar boven (toppredatoren), met onderweg veel zijdelingse verbanden (aftakkingen, loops,...). Door bovenaan te beginnen bij predatoren of toppredatoren kan je een traject volgen naar de basis van het voedselweb. Dit traject is een *trofische keten*. Deze trofische ketens zijn heel inzichtelijke manieren om verbanden en mogelijke effectketens te begrijpen. De ketens zijn niet absoluut omdat veel soorten zich opportunistisch gedragen en dus kunnen wisselen van prooi als de oorspronkelijke prooi zou verdwijnen. Hierdoor kan de keten zich verleggen naar een ander pad, zodat ze een andere vorm aanneemt. Dit is niet geheel zonder gevolgen en leidt vrijwel altijd tot een verminderde energiedoorstroom en biomassa of productie van de toppredator. Doordat deze manier van voorstellen heel inzichtelijk werkt, maakt ze sinds kort ook deel uit van de evaluatie en communicatie rond de toestand van de Schelde (concept van “verhaallijnen”, VNSC).



Zoals gezegd is het belangrijk om onderzoek te verrichten naar de *safe operating space* waarbinnen economische activiteiten samen kunnen voorkomen met een gezond estuarien ecosysteem. Voorliggend onderzoek maakt hier deel van uit. Gebruikmakend van een dataset over stabiele isotopen bij verschillende soorten uit het voedselweb van de Zeeschelde, kunnen we met statistische technieken en bestaande kennis over hoe stabiele isotopen zich gedragen in een voedselweb onderzoek doen naar het dieet van soorten. Dit onderzoek sluit aan bij een eerder rapport over het dieet van kleine epibenthische predatoren (garnalen en brakwatergrondel, Van de Meutter et al. in voorbereiding) waarbij vooral de potentiële link naar *Oligochaeta* bekeken werd. De huidige studie focust op de grotere vissoorten en de wolhandkrab. De resultaten van deze (en vorige) studie laten toe om trofische ketens op te stellen voor de Zeeschelde.



we in de Zeeschelde aantreffen kunnen we dus niet zomaar overnemen en nieuwe studies onder andere met stabiele isotopen zijn nodig (Boulidard, 2014).

Toch is deze **a priori kennis van de ecologie van een soort en met name het dieet van een soort onontbeerlijk** vooraleer met een dieetaanalyse op basis van stabiele isotopen kan begonnen worden (Phillips et al., 2014). Van zodra het stabiele isotopesignaal van een predator binnen de waarden van (voor fractionering gecorrigeerde) prooien ligt, zal de analysemethode (zie verder) een oplossing geven, ook al komen de voorgestelde prooien helemaal niet in aanmerking als prooi. De onderzoeker moet dus een beredeneerde selectie van potentiële prooien in de analyse stoppen om een redelijk resultaat te krijgen. Dit vraagt dus enige voorafgaande kennis van het dieet en de ecologie van een soort. Uit andere studies kan vaak afgeleid worden of een predator vooral bentische dan wel pelagische prooien zoekt, welke voorkeursprooien vaak terugkomen, etc..... De analyse kan dan de prooivoorkeuren bevestigen of verwerpen, en met alternatieven voor de dag komen. Deze alternatieven moeten dan wel in het model voorzien zijn. In de praktijk betekent dit dat het gekende dieet van een soort vergeleken wordt met een lijst van potentiële prooisoorten die we aantreffen samen met of in de maanden voor het vangen van de predator. De uiteindelijke selectie is gebaseerd op 1) of een soort al een gekende prooi is of niet 2) de talrijkheid van de potentiële prooi – zeer zeldzame prooisoorten worden geacht minder belangrijk te zijn voor de vrij talrijke predatoren, 3) het gemiddeld zeer opportunistisch predatiegedrag van veel predatoren – enigszins vergelijkbare potentiële prooien (grootte, ecologie) worden meegenomen in het model, ook al zijn ze zelf nog niet gekend als prooi.

2.2.2 Verschillen tussen prooisoorten

De waarschijnlijkheid dat een prooi tot het dieet van een predator behoort wordt berekend aan de hand van het stabiele isotopen profiel van de prooi (en de predator), in dit geval op basis van $\delta^{13}\text{C}$ en $\delta^{15}\text{N}$. Wanneer verschillende prooisoorten een heel erg gelijkend stabiele isotopenprofiel hebben, is het heel moeilijk tot onmogelijk om daarin een keuze te maken en het reële dieet te berekenen. Toevallige kleine verschillen kunnen dan het resultaat in de richting van de ene of de andere soort sturen, of het model kan geen uitkomst geven.

2.2.3 *What you eat is what you get: een kwestie van tijd...en weefsel*

In 2.1 legden we uit hoe het stabiele isotopesignaal op een elementspecifieke manier doorgegeven wordt in de voedselketen. Wat daarbij nog niet ter sprake kwam is de termijn waarover dit gebeurt. In een stabiele trofische keten zal de stabiele isotopesignatuur vast liggen en zullen de stabiele isotopen in de weefsels van de soorten volgens een voorspelbare logica van elkaar verschillen. Maar wanneer de trofische keten niet stabiel is, doordat predator-prooi-relaties veranderen, door mobiliteit van soorten, maar ook door fluctuaties in populatiedynamieken aan de bron van de voedselketen, dan zal het stabiele isotopesignatuur van een soort niet helemaal in overeenstemming zijn met zijn prooi, omwille van *time-lags*. Het duurt immers even voordat een predator het stabiele isotopesignatuur van zijn (nieuwe) prooi overneemt. Die snelheid van aanpassing hangt af van de metabolische snelheid van een individu, van het feit of deze nog een sterke relatieve groei ondergaat, en van het weefseltype in het lichaam.



Grote volwassen exemplaren van een soort ondergaan vaak een beperkte relatieve groei. Het spierweefsel van het lichaam is opgebouwd uit voedsel dat de predator over de voorbije maanden en jaren heeft gegeten. Wanneer een predator naar een nieuwe prooi overschakelt, duurt het daarom ook zeer lang (soms jaren) vooraleer het spierweefsel door metabolisme en door trage groei- en herstelprocessen vervangen wordt aan de hand van bouwstenen uit de nieuwe prooien. Vooral bij grote predatoren kan dus best niet alleen gekeken worden naar prooien waarmee de soort nu voorkomt, maar ook naar die waarmee die de voorbije maanden samenleefde. Voor een soort die migratiegedrag vertoont stelt zich een onoverkomelijk probleem; we hebben geen gegevens over prooien van elders, en zelfs als de prooien dezelfde prooizouden zijn, dan hebben deze prooien elders hoogstwaarschijnlijk een ander isotoopsignaal, en kunnen we de lokale gegevens niet gebruiken. Dergelijke predatorsoorten worden uitgesloten van analyse. Een uitzondering zijn de zeer jonge opgroeiende individuen van enkele soorten. Ook al komen zij bijvoorbeeld vanuit het maritiem milieu, in de juveniele/larvale fase met zeer grote relatieve groei (gewichtverdubbelingen om de paar weken) nemen zij zeer snel (op enkele weken) het isotoopsignaal van hun nieuwe lokale prooien over en kunnen wij ze perfect analyseren. Belangrijk is dus om in te schatten hoe lang deze organismen al in het estuarium verblijven. Gelukkig kan dit doorgaans door te kijken naar het $\delta^{13}\text{C}$ stabiele isotopensignaal (zie verder).

Een laatste belangrijk aspect is het type weefsel. De snelheid waarmee het stabiele isotoopsignaal zich aanpast aan nieuwe omstandigheden ligt hoog in het bloed, gemiddeld in leverweefsel en het laagst in spierweefsel. Bloedstalen zijn logistiek moeilijk te verzamelen (zowel bij levende als dode dieren), maar van een relatief groot orgaan als de lever is dat bij verzamelde dieren wel mogelijk. Wanneer dat kon (de lever is zeer moeilijk te isoleren bij kleine vissen) is geprobeerd om leverweefsel te verzamelen. Omdat de meeste predatoren vrij groot zijn, is dat bij de meerderheid van de soorten gelukt. In de analyses wordt dus, tenzij anders aangegeven, gewerkt met de isotopensignatuur van leverweefsel voor predatoren (*consumers*). Voor prooien wordt dan weer gewerkt met de stabiele isotopensignatuur van volledige organismen (voor alle kleine soorten) of met die van spierweefsel, aangezien dit de belangrijkste bron is van prooibouwstenen voor een predator.

2.2.4 Ontogenetische veranderingen in dieet

De meeste vissoorten ondergaan wat men noemt ontogenetische dieetshifts. Als larve, als juveniele vis en als volwassen vis heeft de soort een verschillend dieet. Soms treden ook grootte-afhankelijke veranderingen op bij volwassen vissen, onder andere bij veel piscivoren (visetende vissen). Bij het groter worden, wordt de mondopening groter en kunnen grotere prooien gevangen worden. Vaak doorlopen piscivore vissoorten een dieettraject van zoöplankton (larven), macro-invertebraten (juveniel), kleine en juveniele vis (middelgrote piscivoor), middelgrote vis (grote piscivoor). Bij analyse is het belangrijk om niet het dieet van de soort als geheel te bepalen, maar van een bepaalde grootteklasse van de soort met een specifiek dieet. Die overweging wordt gemaakt op basis van bestaande dieetkennis van de soort, gerapporteerde grenswaardes (Breine et al., 2020) en de beschikbare grootteklassen in onze studie. Om allerhande hieronder en -boven opgesomde redenen kan het opportuun zijn om de dieetanalyse niet voor alle grootteklassen van een soort te doen, maar op slechts een of enkele. Dit wordt bij aanvang van de soortspecifieke analyse aangegeven.



2.2.5 De Zeeschelde als open ecosysteem en stabiele isotopenwaarden vertonen een gradiënt

De Zeeschelde is een extreem open ecosysteem met intense stofstromen van en naar naastliggende ecosystemen. Die openheid maakt het ook mogelijk dat tal van soorten in grote getale in en uit het estuarium-ecosysteem bewegen, naar bovenstroomse rivieren of het maritieme ecosysteem. In die zin verschilt het heel erg van meer gesloten ecosystemen zoals vijvers, die zich eerder als eilandjes gedragen en waarin het voedselweb een veel stabielere structuur heeft. Een belangrijk gevolg daarvan is dat wanneer je een predator vangt op een bepaalde plaats in de Zeeschelde, je niet zeker weet of die de voorbije periode ook op die plaats verbleef. Van sommige soorten (bv. volwassen fint die in het voorjaar de Schelde opzwemmen) weet je zelfs met zekerheid dat ze van elders komen (bv. maritieme ecosystemen). Hun stabiele isotopesignatuur heeft dus heel weinig te maken met die van de lokale prooien waarmee ze in de Schelde voorkomen (volwassen Fint foerageert bovendien niet meer tijdens de paaitrek). Voor elke soort waarvoor we een analyse doen moeten we dus vooraf een ecologisch profiel opstellen, waarbij op basis van kennis over het (migratie)gedrag van de soort beslist wordt of een analyse met de lokale potentiële prooisorten zinvol is.

Minstens even belangrijk is het om een inschatting te maken over het migratiegedrag van een soort binnen het estuarium, met name tussen verschillende saliniteitszones. In estuaria bestaat er een gradiënt van toenemende aanrijking van $\delta^{13}\text{C}$ van de zoetwaterzone naar de monding (De Brabandere, 2005; Cui et al., 2021). Dit komt door een verschillend stabiele isotopesignatuur van de basis van het voedselweb in het marien bioom en het rivierbioom. In het estuarium gaan beide over in elkaar door fysische mengprocessen waardoor een gradiënt ontstaat.



3 MATERIAAL EN METHODE

3.1 DE GEGEVENS

3.1.1 Verzameltechnieken en periode van verzamelen

De gegevens voor deze studie werden verzameld in het kader van het onderzoeksproject “Trofische relaties in de Zeeschelde”. (Van de Meutter et al., 2019a). Alle stalen zijn afkomstig van het slik, schor of de waterkolom van de Zeeschelde ter hoogte van het slik- en schorgebied de Notelaer, Bornem. Er werd telkens een aangepaste techniek of methode gebruikt die best geschikt was om een bepaalde soort of materiaal te verzamelen. **Bladeren van oeverplanten** vrij van slibafzettingen en stof, en afkomstig van minstens drie verschillende exemplaren van dezelfde soort, werden gecombineerd tot één staal. **SPM** (*suspended particulate matter*) werd verkregen door een waterstaal te nemen ca. 10 cm onder de wateroppervlakte en ca. 5 m van de oever (water “heupdiep”), en dit te filteren over een vooraf gebakken en gewogen (450°C) Whatman GF/C filter. Indien zoöplankton op de filter aanwezig was werd dit onder een stereomicroscoop verwijderd. **Microfyto-benthos** (MFB) werd verzameld door bij afgaand tij een dubbel gelaagd fijnmazig (63 µm) Nitex doek op het slik te leggen en nadien met een GF/C filter de bovenlaag af te schrapen. Deze methode gaat uit van het principe dat de algen in het slik verticaal migreren om aan hun lichtbehoefte te voldoen. Door ze te bedekken willen ze door het doek heen migreren en zullen aan de bovenzijde verschijnen. Op die manier scheiden we de algen van het slik en detritus. Filters met SPM en MFB werden op het terrein zongedroogd. **CPOM** (*coarse particulate organic matter*) werd verzameld door een hoeveelheid slik (toplaag: bovenste 5 cm) te zeven over een zeef met maaswijdte 250 µm. Uit de restfractie werden met een pincet kleine partikels (0,5 - 5 mm) organisch materiaal uitgepikt. **Oligochaeten** werden op dezelfde manier verzameld. Het uitpikken van Oligochaeten gebeurde pas na 12-24 h zodat het spijsverteringskanaal leeg was. Bovendien werd bij het uitpikken van de wormen gecontroleerd of het spijsverteringskanaal effectief leeg was. **Zoöplankton** werd verzameld door, volgens een met SPOM vergelijkbaar protocol, met een planktonnet water te zeven tot een voldoende hoeveelheid zoöplankton gevangen was. Dit staal werd eerst in 1 l Scheldewater opgelost, waarna na ongeveer vijf minuten de toplaag (met het meeste zoöplankton, SPOM is ondertussen grotendeels bezonken) werd afgeschept, vervolgens aan 1 l gefilterd (Whatman GF/F) toegevoegd en 12 h koel bewaard zodat de darminhoud van het zoöplankton leeg was. Daarna werd het zoöplankton afgezeefd en met een pincet uitgepikt tot een zuiver zoöplankton staal werd bekomen. **Ongewervelden** (aasgarnalen, garnalen, krabben, overige Crustacea, etc...) werden maandelijks (april-december 2017) verzameld met een steeknet (maaswijdte 0.5 cm) bij laag water. De dieren werden gedurende 12 h bewaard in potten gevuld met gefilterd Scheldewater (zie hoger) en nadien in het labo uitgepikt. **Juvenile vis** werd verzameld met een steeknet en in een koelbox naar het labo vervoerd. **Grotere vissen** werden verzameld met dubbele schietfuiken en kooifuiken geplaatst langs de laagwaterlijn op de Notelaer (eind mei, begin augustus). Indien beschikbaar werd van elke soort (vissen, Crustacea, Decapoda) en voor elke verschillende grootteklasse (rekening houdende met ontogenetische dieetveranderingen) binnen een soort 5 exemplaren verzameld en in een koelbox naar het labo vervoerd. Alle verzamelde stalen werden meteen bij aankomst in het labo of na een hierboven beschreven voorbereidende tussenstap diepgevroren bij -20°C en bewaard voor latere verwerking.

3.1.2 Bepalen van stabiele isotopen

Voor kleine ongewervelden inclusief aasgarnalen, zoöplankton en Oligochaeta werd voor de analyse een (mengstaal van) volledig(e) dier(en) gebruikt. Wanneer mogelijk (grotere dieren) werd er echter voor gekozen om weefsels met verschillende metabolische snelheden te gebruiken (zie eerder). Voor garnalen (*Crangon*, *Palaemon*) werd spierweefsel uit de staart verzameld en hepatopancreasweefsel uit de thorax. Voor krabben werd spierweefsel uit de poot gebruikt en hepatopancreasweefsel uit het carapax. Voor alle vissen verzamelden we spierweefsel onder de dorsale vin, en leverweefsel. Plantenmateriaal werd volledig gebruikt. VNa deze stap werden alle stalen gedroogd in een droogoven bij 105°C voor 12h. Droge stalen werden handmatig vermalen met een vijzel tot een homogeen poeder bekomen werd. Gedroogde filters met te analyseren substraat en plantenmateriaal werden gehomogeniseerd met een kogelmaalmolen. Na deze stap bestond elk staal uit een droog, homogeen poeder.

De bepaling van de isotoopratio's gebeurde met een EA-IRMS massa spectrometer in het laboratorium van het *Department of Earth and Environmental Sciences* van de KULeuven. De resultaten worden weergegeven volgens de delta-schrijfwijze in promille (zie hoger). Indien nodig geacht werden stalen vooraf aangezuurd (40µl 5% HCl) of werden de resultaten nadien gecorrigeerd voor vetgehalte. Afwijkende stalen werden opnieuw geanalyseerd (N=20) maar gaven onveranderlijk resultaten die sterk vergelijkbaar waren met de oorspronkelijke meting (SD ±. 0.3% voor $d^{13}C$ en ±. 0.2% voor $d^{15}N$).

3.2 ANALYSE: BAYESIAN MIXING MODELS MET MixSIAR

De analyse van de dieetsamenstelling van consumenten (meestal predatoren) gebeurde met behulp van het software pakket MixSIAR in de R omgeving (Stock et al., 2018). MixSIAR is het resultaat van een samenwerkingsproject tussen de grondleggers van de twee meest performante bestaande Bayesiaanse *Mixing Models* MixSIR en SIAR (Parnell et al., 2010, 2013).

MixSIAR construeert en draait Bayesiaanse mixing models voor het analyseren van biologische tracer data (stabiele isotopen, vetzuren) om zo schattingen te maken van de bijdrage van bronnen (prooien) aan een consument (technisch gezien een mengeling van de bronnen). Het model geeft voor elke bron de (herschaalde) probabiliteit voor elke mogelijke bijdrage aan het dieet van de consument. Die output wordt grafisch samengevat in probabiliteitscurves voor alle bronnen (zie voorbeelden bij de soortanalyses).

De achterliggende methode bij deze Bayesiaanse *mixing models* is gebaseerd op MCMC (Markov chain Monte Carlo sampling), een iteratieve sampling procedure die bij elke stap (iteratie) het resultaat aanpast. Belangrijk hierbij is om te bepalen of en wanneer er een stabiele resultaat is (convergentie; het resultaat verandert niet meer bij nieuwe iteraties). Daarnaast moet het resultaat betrouwbaar zijn. Dat kan je nagaan door een nieuwe MCMC (of kortweg "chain") op te starten en te kijken of het resultaat vergelijkbaar is met dat van andere *chains*.

In MixSIAR worden twee diagnostieken berekend om dit te controleren: de Gelman-Rubin en de Geweke diagnostiek. De *Gelman and Rubin potential scale reduction factor* geeft een schatting voor de mate van convergentie gebaseerd op een maat voor de variantie binnen en tussen verschillende *chains*. Dit getal wordt geïnterpreteerd als de factor waarmee de variantie in de schatting van convergentie kan verlaagd worden wanneer langere *chains* gebruikt worden. Deze waarde is dus best zo dicht mogelijk bij het getal 1, en op zijn minst



kleiner dan 1.1 om van een goede convergentie te kunnen spreken. De Geweke diagnostiek is eenvoudiger. Deze vergelijkt 2 bepaalde secties uit een *chain* (bv eerste 20% en laatste 20%), berekent een soort gemiddelde ervan en vergelijkt deze onderling. Dit wordt herhaald voor verschillende secties. Bij convergentie moeten de gemiddeldes dicht bij elkaar liggen.

Een belangrijk nadeel van de Bayesiaanse modellen ten opzichte van lineaire mixing modellen is dat ze de data van de sources behandelen als distributies en niet als gemiddelde waarden. Daardoor is het mogelijk om toch dieetbijdrages te berekenen voor consumenten, hoewel deze buiten de door de bronnen gedefinieerde “mengzone” liggen (de consument is een mengeling van de tracers in de bronnen, en moet dus in een zone liggen afgebakend door deze bronnen). Het is daarom belangrijk om – vooraleer het mixing model te starten – eerst te controleren of de bronnen en de consument een mogelijke trofische combinatie vormen. MixSIAR biedt de functionaliteit om via MCMC *convex hulls* te itereren, op basis van tracer data en *Trophic Enrichment Factors*. Deze *convex hulls* geven de mengzone (*mixing polygon*) weer. Door de iteraties kunnen verschillende *mixing polygons* berekend worden met verschillende probabiliteit dat een dieet kan berekend worden van de consument op basis van de voorgestelde bronnen (Smith et al., 2013). Bij elke analyse is dit een eerste horde die dient genomen te worden om verder te kunnen met de analyse. Tevens dient deze stap om outliers of ongepaste bronnen te identificeren.

3.3 GEVOLGDE PROCEDURE EN AANNAMES BIJ DE DIEETANALYSE VAN VISSSEN IN DE ZEESCHELDE

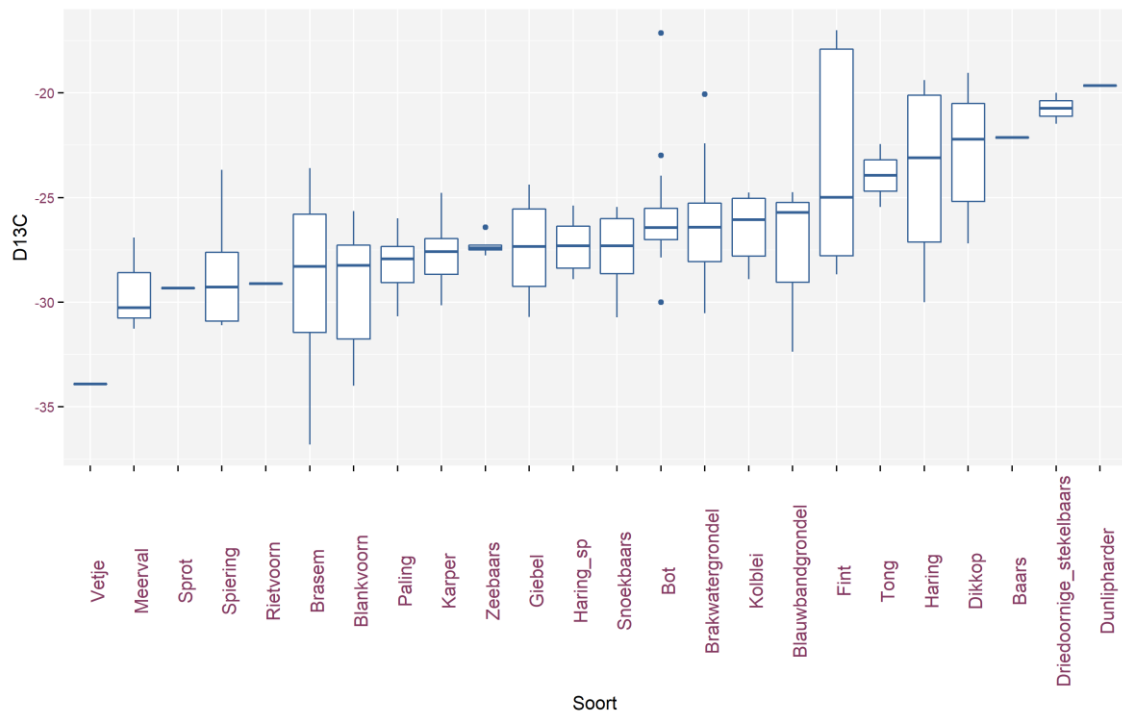
Bij het aanvangen van een dieetaanlyse van een soort, doorlopen we eerst een aantal stappen waarin we de analysemanie en -voorwaarden vastleggen (zie 2.2 voor meer uitleg). Aanvankelijk kijken we of we de soort in groepen dienen in te delen volgens grootteklassegrenzen, op basis van gekende of verwachtte ontogenetische veranderingen in dieet of een andere recente migratie achtergrond (leeftijd-afhankelijke migratie). Voor elke soort of elke relevante grootteklasse per soort wordt dan op basis van kennis over het dieet, over de kennis van mogelijke aanwezige prooien in de Zeeschelde en hun relatieve talrijkheid in de relevante periode (die periode is afhankelijk van de fractioneringssnelheid van het isotopensignaal (van de grootteklasse) van een bepaalde soort) een selectie van mogelijke prooi-items gemaakt. Met deze selectie aan prooi-items (potentiële prooienpoule) zal de analyse aangevat worden. Wanneer we met de analyse van het dieet van een predator beginnen wordt op basis van literatuur gekeken of de soort lokaal verblijft of in en uit het systeem migreert. In het laatste geval wordt op basis van de gegevens gekeken of een analyse met lokale prooi-soorten zinvol is.



4 RESULTATEN

4.1 ALGEMENE BESCHRIJVING VISSOORTEN EN PROOIEN

Een eerste indruk van de trofische structuur, de herkomst en de variatie van een gemeenschap, kan bekomen worden door een algemene verkenning van de stabiele isotopengegevens van alle consumenten en voedselbronnen. Voor $\delta^{13}\text{C}$ wordt dit patroon weergegeven aan de hand van boxplots in Figuur 1 en Figuur 2. Variatie in het $\delta^{13}\text{C}$ signaal is vooral gerelateerd aan de $\delta^{13}\text{C}$ gradiënt in het estuarium (zie 2.2.5). De Brabandere (2005) toonde aan dat rond de eeuwwisseling de $\delta^{13}\text{C}$ gradiënt van copepoden langs het estuarium veranderde van $\delta^{13}\text{C} = -29$ (Dendermonde) tot $\delta^{13}\text{C} = -21$ (Vlissingen). De bovenstroomse zoete delen hebben dus een minder verzadigd en de brakke of mariene benedenstroomse gemeenschappen een meer verzadigd $\delta^{13}\text{C}$ signaal. Dit is een algemeen patroon in estuaria (Cui et al., 2021). In Figuur 1 kunnen we met deze kennis meteen enkele “zwerfers” of recente immigranten uitpikken (Pasquaud et al., 2008). De Dunlipharder die verzameld werd, vertoont een typisch signaal van een brakke oorsprong en maakt dus geen (of nog niet lang) deel uit van het lokale voedselweb. De driedoornige stekelbaarzen zijn waarschijnlijk volwassen dieren van een anadrome populatie die net op het ogenblik van de vangst stroomopwaarts migreert. Omgekeerd zien we dat het Vetje waarschijnlijk recent uit bovenstroomse zoete delen afkomstig is, wat ook opgaat voor een deel van de Brasems en Blankvoorns.

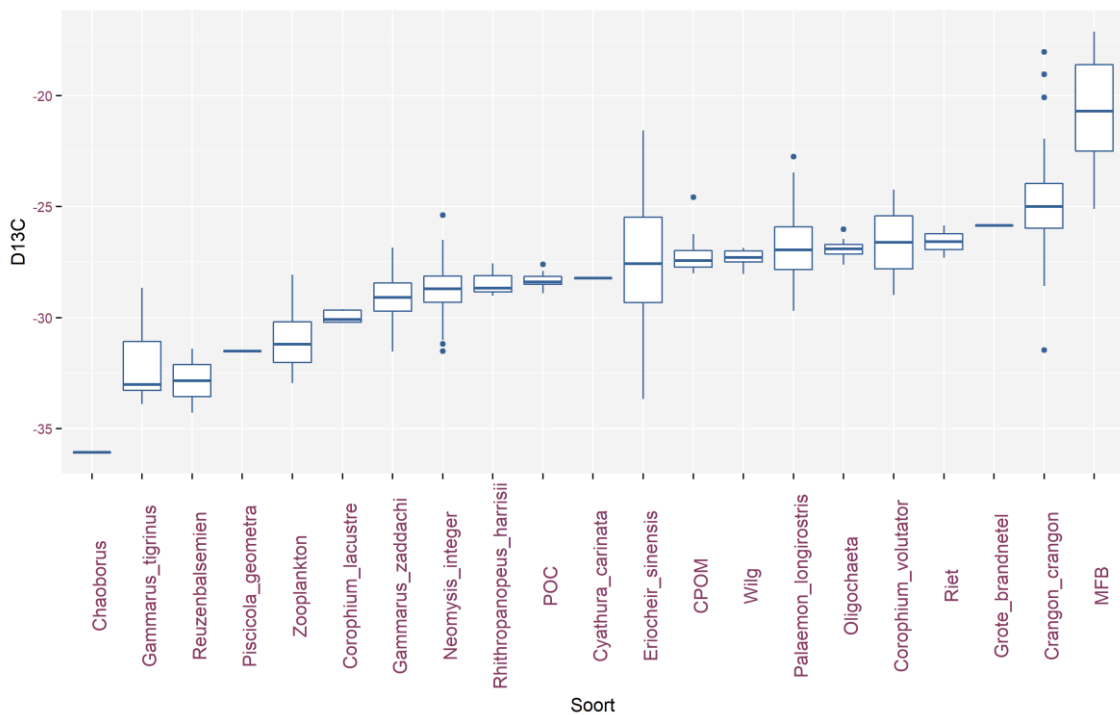


Figuur 1: Boxplots (mediaan, 25-75% percentielen, 95% confidentie-interval en outliers) voor het $\delta^{13}\text{C}$ signaal van alle vissoorten.

Ook interessant is om te kijken naar de variatie in $\delta^{13}\text{C}$ bij de niet-vissoorten waartoe veel potentiële voedselbronnen gerekend worden (Figuur 2). Net zoals bij vis kunnen afwijkende signalen op een herkomst elders wijzen. Dit is waarschijnlijk het geval voor de fractie Grijsje

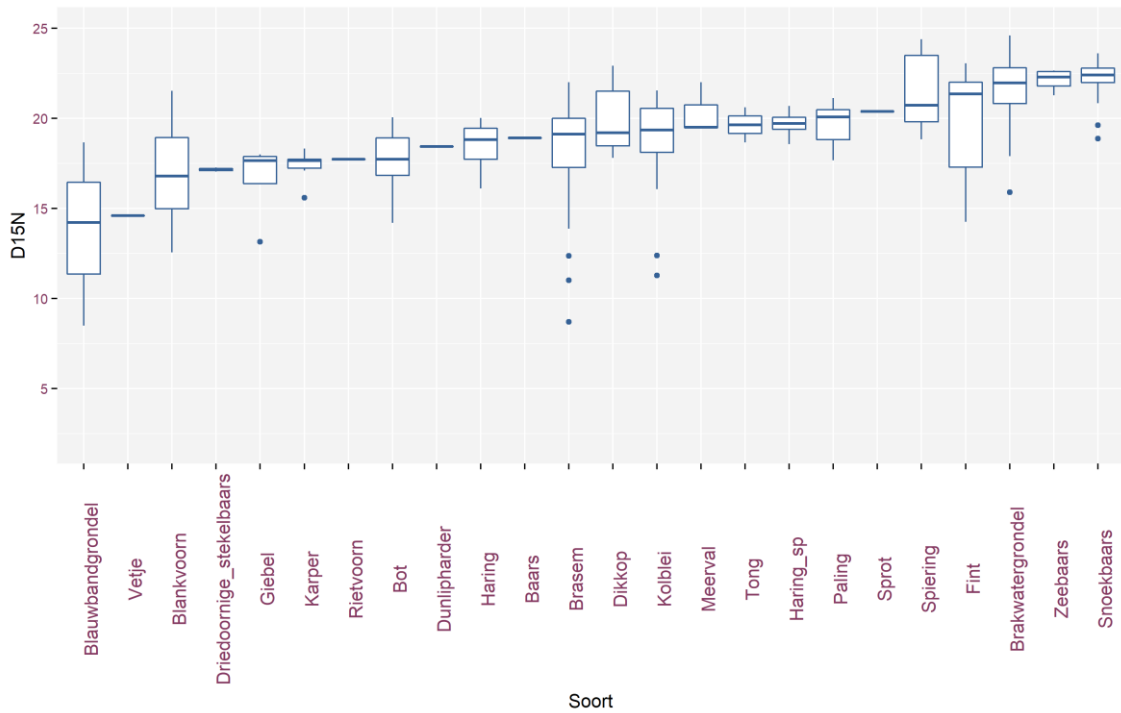
garnalen (*Crangon crangon*) met een meer verzadigd $\delta^{13}\text{C}$ signaal. De grote variatie bij deze soort weerspiegelt waarschijnlijk de variatie in timing van het opzwellen van het estuarium van deze soort. De zeer grote variatie bij Wolhandkrab (*Eriocheir sinensis*) kan er mogelijk op wijzen dat doorheen het jaar individuen in verschillende fases van hun trek en opgroei-strategie zijn verzameld, en met dus verschillende (recente) oorsprong. De ene verzamelde spookmug *Chaoborus* is waarschijnlijk komen aandrijven vanuit met de Zeeschelde verbonden sloten of vijvers. Het vrij lage signaal voor de vissenbloedzuiger *Piscicola geometra* kan erop wijzen dat ze zich gevoed heeft met een zoetwatervis met een vergelijkbaar laag signaal (bv. Brasem).

Interessant zijn ook de duidelijke verschillen die we vinden tussen bronnen op eenzelfde locatie. Benthische algen en bacteriën (MFB) vertonen een opvallend verzadigd signaal en verschillen duidelijk van hun planktonische tegenhangers (POC, waarin zowel organisch materiaal, bacteriën als fytoplankton zitten). Bij de planten vormt Reuzenbalsemien een uitbijter met zeer lage waarden (voor meer uitleg waarom dit zo is zie Van de Meutter et al., 2019a). Ook interessant is dat twee belangrijke groepen invertebraten aan de basis van het voedselweb, namelijk Oligochaeta en zoöplankton, een verschillend signaal hebben. Dit kan toelaten om benthische en pelagische (planktonische) voedselketens te onderscheiden.

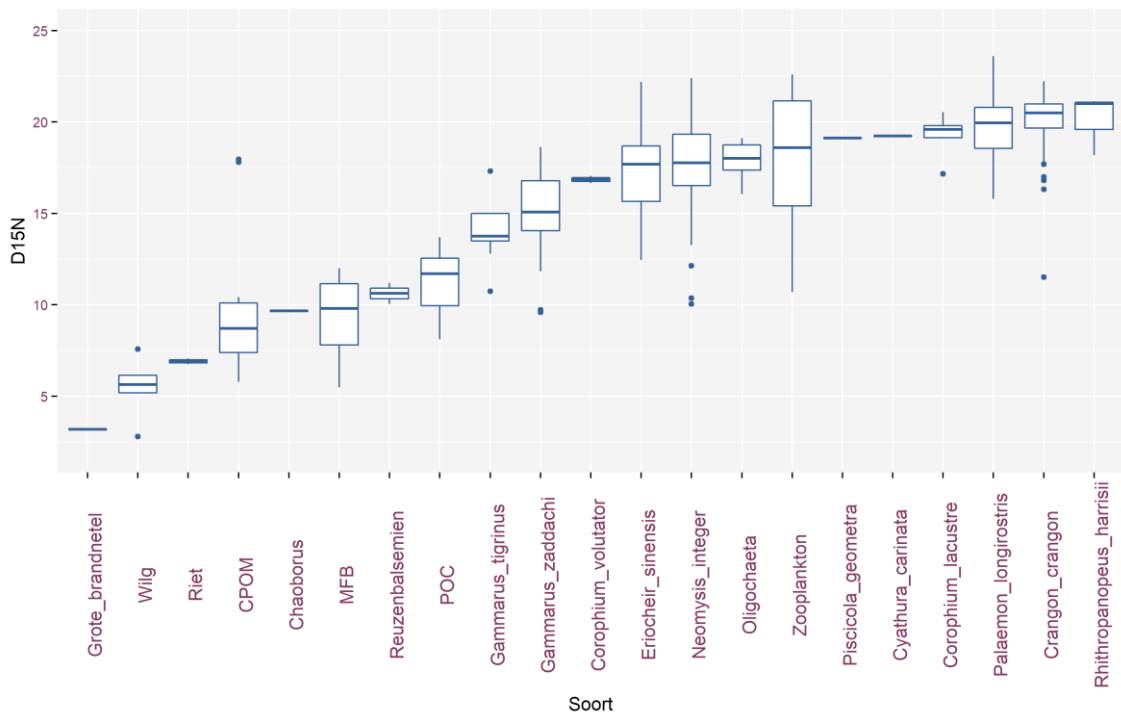


Figuur 2: Boxplots (mediaan, 25-75% percentielen, 95% confidentie-interval en uitbijters) voor het $\delta^{13}\text{C}$ signaal van alle niet-vissoorten.

Het signaal voor $\delta^{15}\text{N}$ wordt ook wel eens een trofometer genoemd, omwille van het snel opbouwend signaal van deze stabiele isotoop in een voedselketen. Het ordenen van de visgemeenschap volgens de $\delta^{15}\text{N}$ is een manier om de algemene trofische structuur in de visgemeenschap in beeld te krijgen (Figuur 3). Typische piscivoren zoals Snoekbaars en Zeebaars scoren daarom het hoogst voor deze parameter. De soorten Vetje en Blauwbandgrondel hebben een lage score, wat kan wijzen op een op detritus of vegetatie gebaseerd dieet (zie bv. Anseeuw, 2011).



Figuur 3: Boxplots (mediaan, 25-75% percentielen, 95% confidentie-interval en uitbijters) voor het $\delta^{15}\text{N}$ signaal van alle vissoorten.



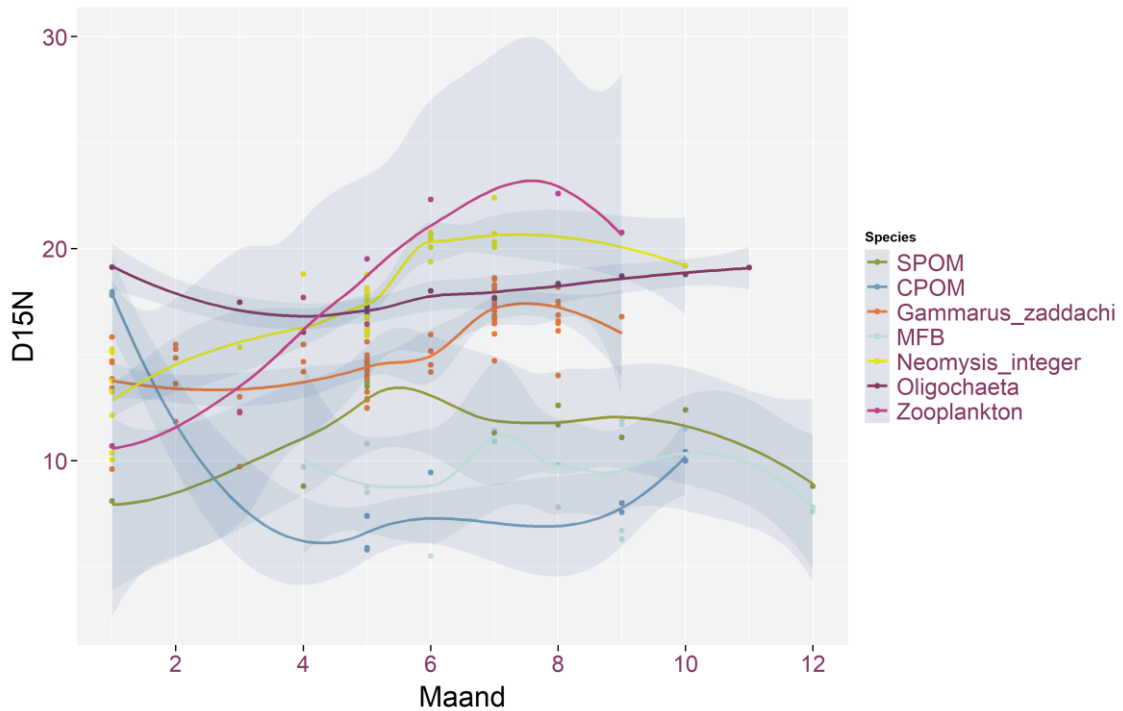
Figuur 4: Boxplots (mediaan, 25-75% percentielen, 95% confidentie-interval en uitbijters) voor het $\delta^{15}\text{N}$ signaal van alle niet-vissoorten.

Toch is het ook opletten met de onderlinge vergelijkingen, omdat er vrij grote verschillen zijn tussen de autotrofe bronnen aan het begin van de voedselketens. Zo maakt het heel wat uit of een primaire consument vooral benthische algen (MFB) ofwel fytoplankton eet (Figuur 4). Het signaal van fytoplankton kunnen we afleiden uit het signaal van zoöplankton omdat dit selectief fytoplankton filtert uit het SPOM. We vermoeden dat door de grote bijdrage van detritus en bacteriële gemeenschap aan het SPOM, de piek in $\delta^{15}\text{N}$ tijdens de zomer zoals bij zoöplankton maar zwak weerspiegelt wordt in het $\Delta^{15}\text{N}$ van het SPOM (Figuur 5). Door dit alles kunnen vissen die aan het eind staan van een benthische dan wel een pelagisch/planktonische voedselketen sterk verschillen in hun $\delta^{15}\text{N}$, hoewel ze dezelfde trofische positie innemen. Dit kan verklaren waarom jonge Spiering een hoger mediaan signaal vertoont voor $\delta^{15}\text{N}$ dan bijvoorbeeld volwassen Paling (Figuur 3) en waarom de “trofometer” dus niet algemeen werkt in het Zeeschelde systeem. Dit is overigens geen uniek fenomeen voor de Zeeschelde maar wordt vrij algemeen waargenomen (Sherwood & Rose, 2005; Pasquaud et al., 2008).

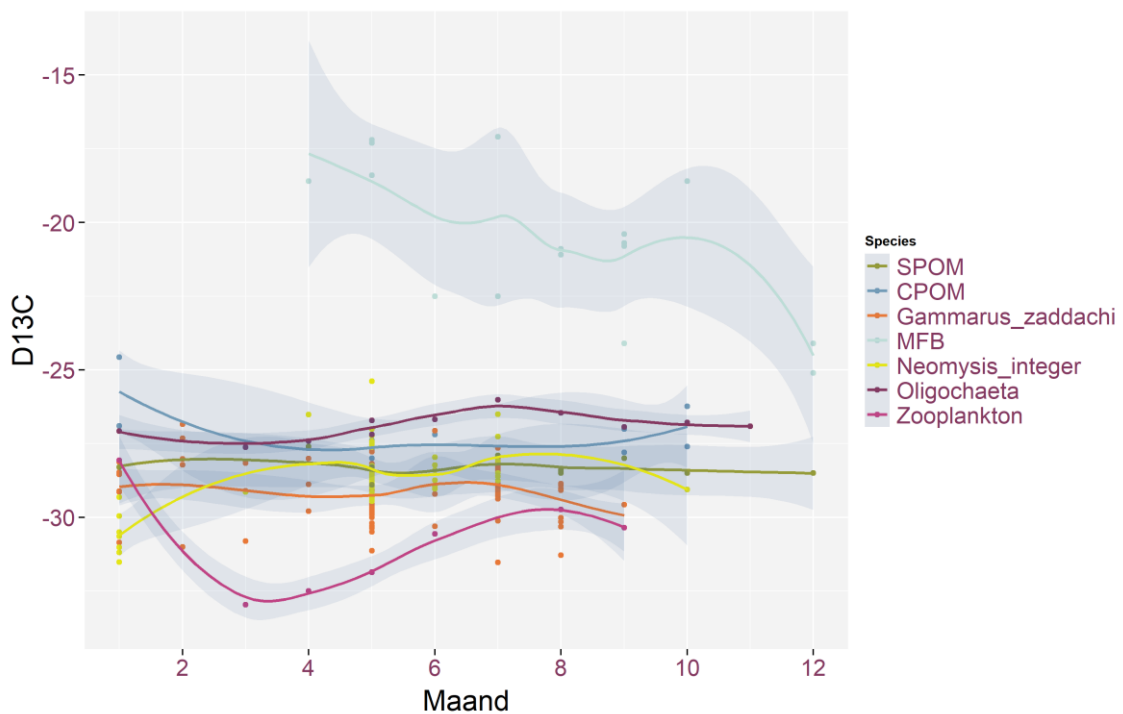
Met name het $\delta^{15}\text{N}$ signaal van primaire producenten en primaire predatoren (Figuur 5) kan ook sterk verschillen doorheen het jaar (De Brabandere, 2005). Bij primaire producenten hangt veel af van de precieze N-bron die gebruikt wordt en de concentraties ervan, de abotische omstandigheden, de bloeifase van primaire producenten etc... Verschillende scenario's zijn mogelijk maar doorgaans neemt fytoplankton selectief de lichte N^{14} op totdat er depletie optreedt en tenslotte het resterende N^{15} opgenomen wordt, waardoor het $\delta^{15}\text{N}$ signaal van het selectief fytoplanktonetend zoöplankton plots sterk kan toenemen (De Brabandere, 2005). Dit gebeurt meestal tijdens bloeiperiodes van algen of andere planktonische primaire en secundaire producenten, omdat dan vaak tekorten optreden die leiden tot versnelde opname van het zware N^{15} isotoop. Een vergelijkbaar patroon omwille van dezelfde reden zien we bij de aasgarnaal *Neomysis integer*, een andere pelagische fytoplanktoneter. De impact van deze snelle stabiele isotopen veranderingen aan de basis van het voedselweb op de hogere niveaus van de trofische ketens, is vooral groot voor soorten met een hoge metabolische groei die rechtstreeks op deze basisbronnen teren, zoals jonge vis die van zoöplankton leeft. Deze jonge vissen zullen (met een time-lag, afhankelijk van TEF en metabolische en groeisnelheid) dit veranderend signaal overnemen en dus ook een snel wijzigend stabiele isotopensignaal kennen.

Een belangrijke vaststelling is dat we dit temporeel verloop niet of nauwelijks terugvinden bij Oligochaeta (Figuur 5, Figuur 6). Dit wijst er op dat Oligochaeta niet (alleen) afhankelijk zijn van het fytoplankton, maar ook vooral van andere organische componenten van het SPOM of MFB. In rivieren worden Vlokreeften zoals *Gammarus zaddachi* verondersteld een belangrijke rol te spelen in het voedselweb door het verkleinen van plantaardig materiaal waardoor dit beschikbaar wordt voor secundaire afbraaksoorten. Het $\Delta^{15}\text{N}$ signaal kent voor deze soort een duidelijke aanrijking in de late lente en zomer wat suggereert dat ze sedimenterend SPOM of zelfs specifiek de algen in het SPOM eten. Dat zowel de $\delta^{15}\text{N}$ als de $\Delta^{13}\text{C}$ (zie verder) wat lager uitvallen wijst wellicht op een fractie plantaardig materiaal (riet, wilg, Reuzenbalsemien,...) in het dieet.

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



Figuur 5: Temporeel verloop (exacte waarden en loess smoother functie) van de $\delta^{15}\text{N}$ van potentiële voedselbronnen aan de basis van trofische ketens in de Zeeschelde bij Bornem in 2017.



Figuur 6: Temporeel verloop (exacte waarden en loess smoother functie) van de $\delta^{13}\text{C}$ van potentiële voedselbronnen aan de basis van trofische ketens in de Zeeschelde bij Bornem in 2017.

Ten slotte kan ook bij het $\delta^{13}\text{C}$ signaal een temporeel verloop onderscheiden worden (Figuur 6). Voor het zoöplankton is bijvoorbeeld bekend dat bij lage concentraties phytoplankton ook meer andere organische bronnen (bv. flagellaten) gegeten worden die een rijker $\delta^{13}\text{C}$ hebben.

Bovendien bestaan er verschillen tussen het dieet van calanoïde en cylopoïde copepoden: de laatsten eten voornamelijk flagellaten terwijl de eersten van fytoplankton leven (De Brabandere, 2005). Verschillen in de soortensamenstelling van de zoöplanktongemeenschap kunnen dus ook aanleiding zijn voor een verandering in $\delta^{13}\text{C}$ doorheen de tijd. Het $\delta^{13}\text{C}$ signaal van Oligochaeta is bijzonder stabiel doorheen de tijd en ligt in de lijn van de verwachtingen bij een dieet op basis van SPOM.

4.2 BLANKVOORN (*Rutilus rutilus*)

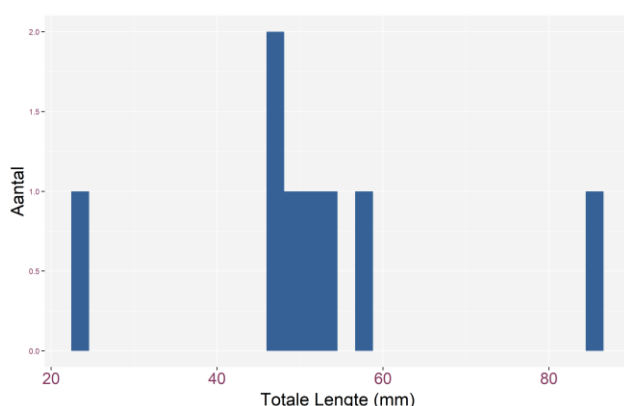
4.2.1 Ecologie van Blankvoorn

Blankvoorn is een zoetwatervis die voorkomt in voedselrijke vijvers en meren, kanalen, en de benedenloop van rivieren. De voortplanting gebeurt in waterplantenrijke oeverzones in vijvers en in luwe delen van rivieren. In de Zeeschelde wordt vooral juveniele Blankvoorn gevangen (in 2017 ca. 70%, Breine et al., 2018a). Blankvoorn kan ook in brak water voorkomen en wordt gevangen overheen de hele Zeeschelde maar de aantallen zijn het laagst in de mesohaliene zone. De hoogste aantallen worden doorgaans in de lente en vroege zomer gevangen (Van Ryckegem et al., 2020).

4.2.2 Kennis over het dieet toegepast op de Zeeschelde

Blankvoorn is een omnivoor in de ware zin van het woord die zowel benthische invertebraten, zoöplankton, plantaardig materiaal als detritus eet, en is in staat snel te wisselen van voedselstrategie als het prooi-aanbod daartoe aanzet (<https://www.fishbase.se>). Doorgaans zijn jonge blankvoorns meer van zoöplankton afhankelijk, en veranderen ze bij het opgroeien naar een meer plantaardig (waterplanten, perifyton), detritivoor en insectivoor dieet (Zapletal et al., 2014). In het noordelijke deel van de Finse Baltische zee bestond het dieet van blankvoorn vooral uit een kokkelsoort (*Cerastoderma glaucum*) en mosselen (*Mytilus edulis*) (Lappalainen et al., 2001).

Hoewel Blankvoorn en vrij talrijke vissoort kan zijn aan onze onderzoekssite, verzamelden we in totaal slechts 8 Blankvoorns tijdens onze campagnes in 2017: 2 in januari, 1 in april, 2 in mei en 3 in augustus. Alle Blankvoorns waren kleine juveniele vissen kleiner dan 100mm (Figuur 7).



Figuur 7: Histogram van de groottes van Blankvoorn voor de periode januari-augustus 2017 (N=8).

Het samenstellen van een potentiële prooienpoule voor Blankvoorn is niet evident gezien de grote mate van omnivorie van de soort. Doordat we vooral kleine, juveniele Blankvoorn geanalyseerd hebben, voegen we zeker zoöplankton toe. Verder voegen we ook zowel planktonisch als benthisch algenmateriaal toe (voor planktonische algen hebben we geen aparte maat maar zit dit vervat in POC; we veronderstellen dat de vissen algen niet selectief kunnen filteren). Daarnaast voegden we ook de twee talrijkste benthische ongewervelden (*Gammarus zaddachi* en *Oligochaeta*) toe en de voor de periode beschikbare gegevens van oeverplanten. Deze prooienpoule is een te ruime selectie om te kunnen gebruiken in een analyse, zeker met het beperkt aantal gegevens over Blankvoorn. We zullen daarom eerst grafisch controleren welke prooien in aanmerking komen voor verdere analyse en zo de prooienpoule reduceren.

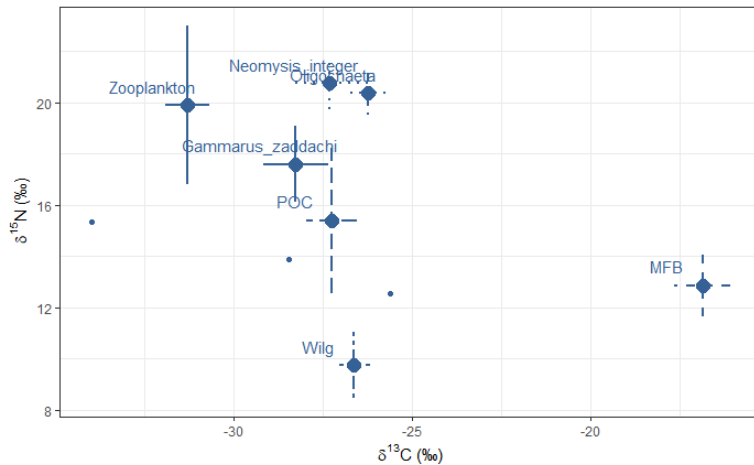
4.2.3 Dieet van juveniele Blankvoorn op basis van stabiele isotopen

We vonden grote verschillen in het $\delta^{13}\text{C}$ signaal van Blankvoorns tussen het voorjaar (april-mei) en de zomer (augustus) zodat we deze apart bekeken. Voor de dieren uit januari hebben we te weinig gegevens over de potentiële bronnen in de voorgaande maanden zodat we deze niet verder meenemen. Voor alle dieren van augustus hadden we stabiele isotopen gegevens van leverweefsel en baseren we de analyses hierop. Voor de periode april-mei konden we van 1 individu geen leverweefsel isoleren. De analyses zijn daarom gebaseerd op spierweefsel (beschikbaar voor alle dieren). De stabiele isotopen signatuur van spier- en leverweefsel is overigens zeer gelijkend bij deze dieren.

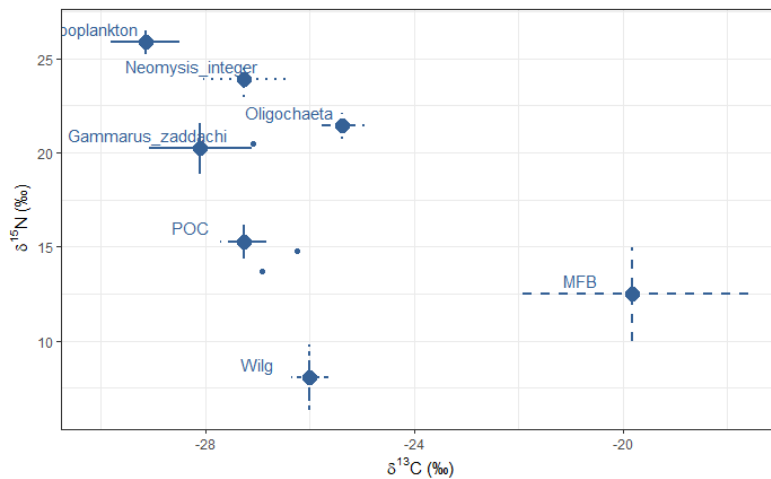
In Figuur 8 zien we dat er grote verschillen zijn in de $\delta^{13}\text{C}$ van de voorjaars Blankvoorns. De sterk verarmde $\delta^{13}\text{C}$ in één van de individuen wijst hier waarschijnlijk op een oorsprong hogerop in zoete delen van het estuarium, de zijrivieren of verbonden luwe wateren. De variatie in dit signaal tussen de verschillende vissen kan wijzen op een verschillende timing van aankomst in dit deel van de Zeeschelde, of op een verschillende oorsprong. In de dieren van augustus zien we dat de $\delta^{13}\text{C}$ zeer gelijkend is voor de drie bestudeerde dieren, en dat deze in lijn is met de $\delta^{13}\text{C}$ van de lokale voedselbronnen (Figuur 9). Ze behoren dus tot een lokale populatie.

Wat voor zowel het voorjaar als de zomer (uitgezonderd bij 1 exemplaar) opvalt is dat Blankvoorns een $\delta^{15}\text{N}$ vertonen die zeer laag is, met name een stuk lager (3-6 ‰) dan alle ongewervelde bronnen in de prooienpoule. Dergelijke lage waarden vinden we enkel bij microfytobenthos, het planktonisch POC, en bij de oeverplanten. Gezien de grote variatie van het isotopen signaal bij de Blankvoorns in het voorjaar waardoor deze buiten de *mixing polygon* liggen (niet getoond), en omdat detritus en plantaardige bronnen onvoldoende precies gekend zijn, zetten we de analyses niet verder. Ook zonder een formele dieetaanalyse is de conclusie dat de meerderheid van de kleine Blankvoorns in het bestudeerde deel van de Zeeschelde eerder op detritus of plantaardige bronnen (inclusief algen) gebaseerd dieet hebben.





Figuur 8: Een isoplot voor $\delta^{13}\text{C}$ en $\delta^{15}\text{N}$ met de verschillende potentiële voedselbronnen (waarden gecorrigeerd voor TEFs), en de consumenten (spierweefsel Blankvoorn, kleine punten) voor april-mei.



Figuur 9: Een isoplot voor $\delta^{13}\text{C}$ en $\delta^{15}\text{N}$ met de verschillende potentiële voedselbronnen (waarden gecorrigeerd voor TEFs), en de consumenten (leverweefsel Blankvoorn, kleine punten) voor augustus.

4.3 BOT (*Platichthys flesus*)

4.3.1 Ecologie van Bot

Juveniele Bot gebruikt de Zeeschelde om er op te groeien. De voorplanting van Bot gebeurt in kustwateren, maar de larven gebruiken selectief getijd transport waardoor zij estuaria op migreren. Het opgroeigebied bestaat typisch uit ondiepe, luwe, snel opwarmende en voedselrijke zones in estuaria. Juveniele botten arriveren doorgaans vanaf eind maart en vooral in april aan de onderzoekslocatie (Bornem, oligohaliene zone) en blijven in relatief grote aantallen aanwezig in april en mei, waarna ze in juni weer stroomafwaarts bewegen (Breine et al., 2019, INBO Hyperbenthos onderzoek). Het zwaartepunt van de opgroeijende juveniele Bot in de Zeeschelde ligt overigens nog meer stroomopwaarts in de zoete zone van de Zeeschelde (Van Thuyne et al., 2017; Breine et al., 2018a, 2019).

4.3.2 Kennis over het dieet toegepast op de Zeeschelde

Bijna alle Bot die we konden verzamelen voor deze studie was kleiner dan 50 mm. Drie Botjes waren groter (90-190mm), maar werden verdeeld over mei en augustus gevangen, waardoor we besloten hier geen verdere analyse op te doen. Het voedsel van juveniele Bot bestaat vooral uit plankton en insectenlarven (<https://www.fishbase.se>). In de Baltische zee bestaat het voedsel van juveniele Bot <45mm tijdens de zomer en herfst voor het grootste deel uit benthische harpactoïde copepoden, maar in de vroege lente worden meer wormen (Oligochaeta) gegeten, wat waarschijnlijk met de voedselbeschikbaarheid te maken heeft (Aarnio et al., 1996).

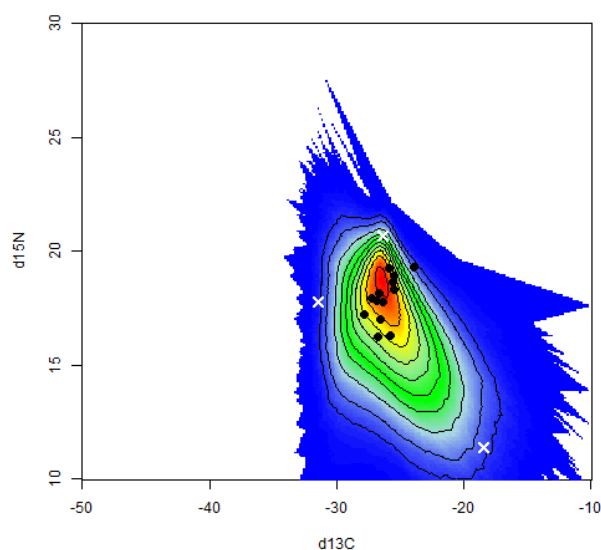
Voor dit onderzoek beschikken we niet over gegevens voor harpactoïde benthische copepoden. Als potentiële resources voor de juveniele Botjes selecteerden we daarom de kleine prooi items microfytobenthos, zoöplankton, en Oligochaeta. Grotere benthische prooien zoals *Gammarus* kunnen waarschijnlijk door deze kleine vissen nog niet gegeten worden, maar we bekijken op het eind wel eens of ze potentieel een prooi zijn.

Tabel 1: Lijst van potentiële voedselbronnen en de gebruikte periode in de dieetanalyse voor Bot <50mm in mei en juni.

Voedseltype	Periode
MFB	Maart-juni
Oligochaeta	Maart-juni
Zoöplankton	Maart-juni

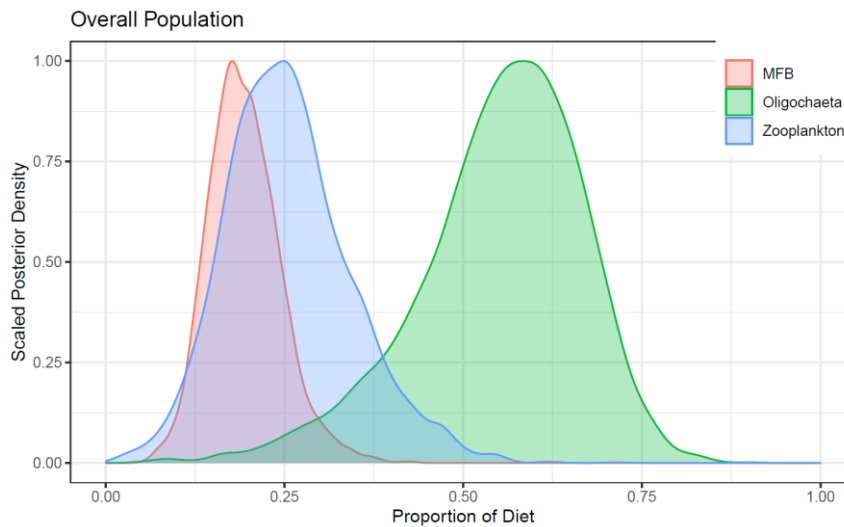
4.3.3 Dieet van juveniele Bot < 50mm op basis van stabiele isotopen

Uit de *isospace plot* en de figuur van de *mixing region* (Figuur 10) blijkt dat de voorgestelde prooidieren een stabiele isotopensignaal vertonen dat het stabiele isotopen signaal van Bot kan verklaren (Figuur 10).



Figuur 10: *Mixing region* plot voor juveniele Bot <50mm en de potentiële resources Oligochaeta, zoöplankton, *Neomysis integer* en *Gammarus zaddachi* in mei en juni 2017 ter hoogte van de Notelaer (Bornem). De zwarte punten zijn de *consumers* (Bot) en de witte kruisjes de gemiddelde waarden van de *resources* (potentiële voedselbronnen). De isoclines geven de probabilliteit per 0.1 sprong aan dat de consument binnen de *mixing polygon* valt (voor kleurenschaal: zie legende).

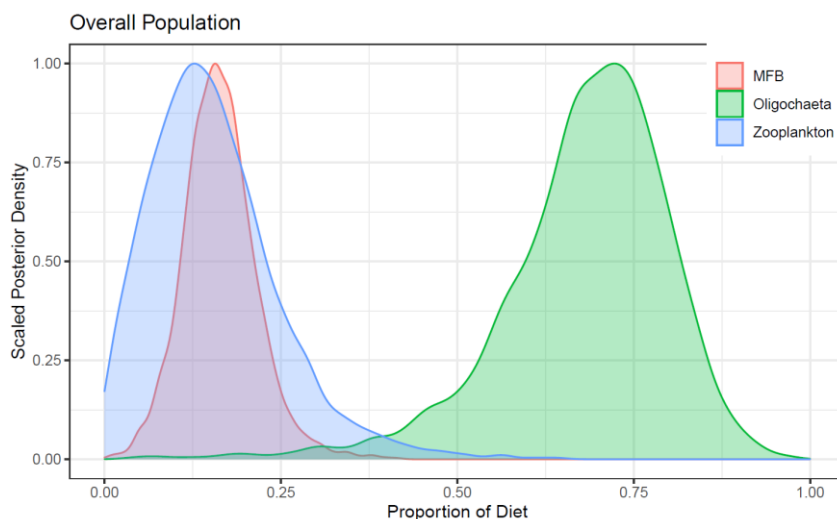
Het gebruikte model in de MIXSiar analyse voor juveniele Bot vertoont goede convergentie (Gelman-Rubin: alle variabelen <1.01; Geweke: gemiddeld 1 op 19). De figuur met de waarschijnlijkheid van de bijdrage van de prooi items aan het dieet van juveniele Bot staat in Figuur 11.



Figuur 11: Herschaalde waarschijnlijkheids distributies voor de proportionele bijdrage aan het dieet van juveniele Bot <50mm voor elke resource (prooi-soort).

De meest waarschijnlijke dieetsamenstelling voor de onderzochte juveniele Bot is 55% Oligochaeta, 25.5% zoöplankton en 19.4% macrofytobenthos.

Indien we de analyse herhalen met *Gammarus zaddachi* als extra potentiële resource dan blijft het beeld vergelijkbaar met Oligochaeta als belangrijkste bron, maar wordt *Gammarus* een positie intermediair tussen Oligochaeta en zoöplankton toegekend, maar met zeer brede range aan waarschijnlijkheid. Vlokreeften dragen dus mogelijk bij aan het dieet maar omdat we vermoeden dat de Botjes te klein zijn om op vlokreeften te foerageren laten we deze toch weg in het uiteindelijke model. Maagonderzoek is nodig om zekerheid te krijgen over het belang van vlokreeften aan het dieet van juveniele Bot.



Figuur 12: Herschaalde waarschijnlijkheids distributies voor de proportionele bijdrage aan het dieet van 30mm < juveniele Bot < 50mm voor elke resource (prooi-soort).

We herhaalden de analyse ook eens voor dezelfde groep juveniele Bot groter dan 30mm (en kleiner dan 50mm). De analysevoorwaarden waren voldaan en de prooiwaarschijnlijkheden staan in Figuur 12. Opvallend is dat deze iets grotere juveniele Botjes een andere waarschijnlijke dieetsamenstelling hebben, met vooral een groter aandeel Oligochaeta (68.1%) en een kleiner aandeel zoöplankton (15.6%). Dit lijkt erop te wijzen dat de verschuiving in het dieet van Bot van voornamelijk zoöplankton (als larve) naar benthische prooien al vroeg in de juveniele fase verloopt.

We dienen wel de kanttekening te maken dat we geen gegevens hebben over de talrijkheid noch de stabiele isotopensignatuur van harpactoïde copepoden in het slik van de onderzochte zone. Het stabiele isotopensignaal van benthisch zoöplankton en pelagisch zoöplankton is naar alle waarschijnlijkheid verschillend (zie ook David et al., 2016) zodat onze zoöplankton gegevens niet naar benthische harpactoïde copepoden mogen veralgemenen, en we dus effectief een potentiële prooi-soort missen in de analyses. Het niet opnemen van een potentiële prooi-soort in de analyses kan zoals eerder gezegd tot een verkeerd beeld leiden van het dieet. Anderzijds tonen maaganalyses in de Schelde aan dat het dieet van juveniele Bot effectief bijna uitsluitend uit Oligochaeta bestaat, en geen copepoden bevat (Boulidard, 2014).

Samenvattend hebben we zeer sterke aanwijzingen dat de Zeeschelde zijn rol vervult als opgroeigebied voor Bot voornamelijk door de aanwezigheid van Oligochaeta. Aangezien de densiteiten Oligochaeta zeer sterk geconcentreerd liggen in de hoge slik zone, en in een aantal GGG's, lijken vooral deze ecotopen van groot belang voor juveniele Bot. We raden aan om in toekomstig onderzoek de eventuele rol van vlokreeften en vooral van benthische microcrustacea nader te onderzoeken.



4.4 BRASEM

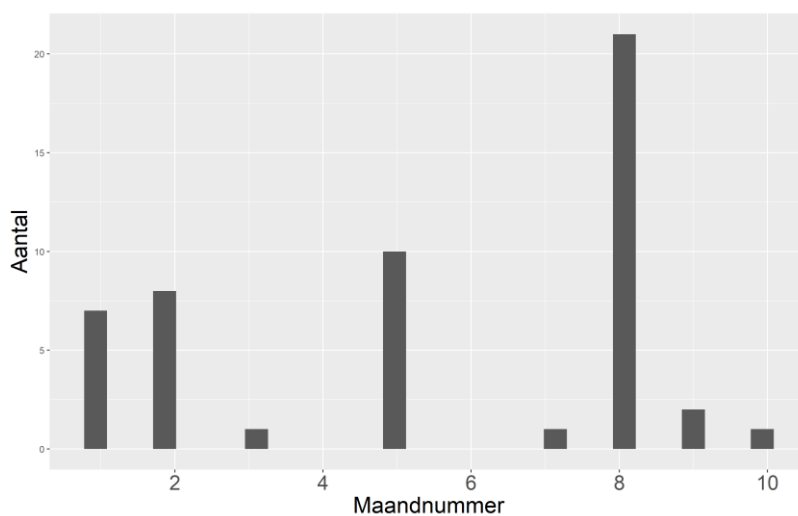
4.4.1 Ecologie van Brasem in de Zeeschelde

Brasem is een vissoort die zowel in vijvers en meren als in middelgrote tot grote rivieren voorkomt (<https://www.fishbase.se>). In rivieren is ze vooral talrijk in de benedenloop van grote rivieren, en in de zoete tot brakke delen van estuaria. In de Zeeschelde (co-)domineert Brasem de vangsten voor wat betreft biomassa in de zoete delen, met name in het voorjaar (Breine et al., 2018a). Dit past in een algemener patroon waarbij zoetwatervissen in de Zeeschelde meer domineren in het voorjaar en in de zomer, en er vooral in de herfst een verschuiving naar soorten van mariene of brakke estuariene oorsprong optreedt. Voortplanting van Brasem en opgroei van larven en kleine juvenielen in rivieren en estuaria gebeurt in stilstaande wateren die in verbinding staan met de rivier, zoals overstromingsvlaktes of GGG en schorren waar permanente waterplassen blijven staan. Volwassen vissen vertonen daartoe een opstroomse migratie op zoek naar dergelijke plaatsen.

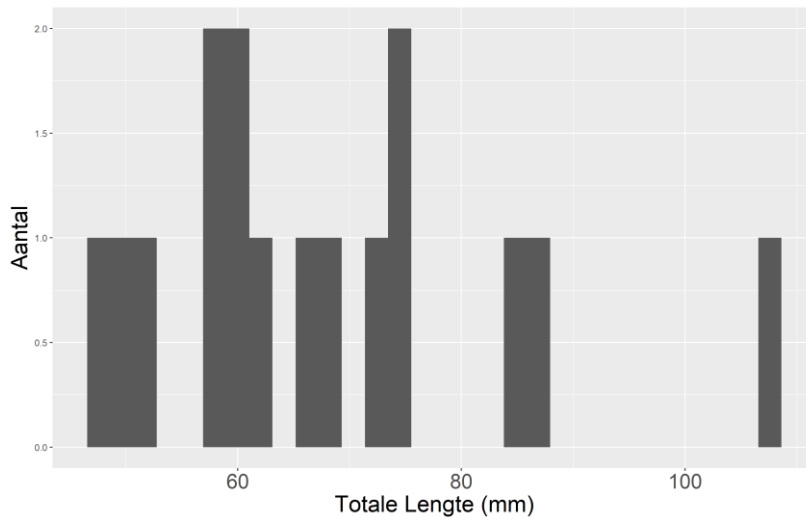
4.4.2 Kennis over het dieet toegepast op de Zeeschelde

Juveniele Brasem is een zoöplanktoneter. Pas vanaf het 2^e jaar en bij groottes >100 mm wordt Brasem een omnivoor die vooral benthische invertebraten en planten eet. Wanneer benthische invertebraten talrijk aanwezig zijn, kan echter al in het eerste jaar hiernaar overgeschakeld worden. Vooral Chironomiden, oligochaeten, kleine crustaceën en in mindere mate slakken worden gegeten. Grote Brasem eet soms ook kleine vis, maar kan ingegeven door de voedselsituatie ook grotendeels planktivoor zijn. Onderzoek rond de millenniumwisseling in het brakke deel van de Zeeschelde boven Antwerpen toonde aan dat gevangen Brasem bijna altijd een lege maag hadden. Bij vangsten in de maand januari had 17% van de Brasem een gevulde maag en bestonden de prooien uit typisch brakke prooisorten *Corophium volutator*, *Nereis diversicolor* en zoöplankton (Stevens, 2006).

We hebben Brasem verzameld gespreid over het jaar van januari tot en met oktober (Figuur 13). De voorjaars vangsten vóór mei betreffen bijna allemaal eerstejaars Brasem kleiner dan 100mm (Figuur 14).

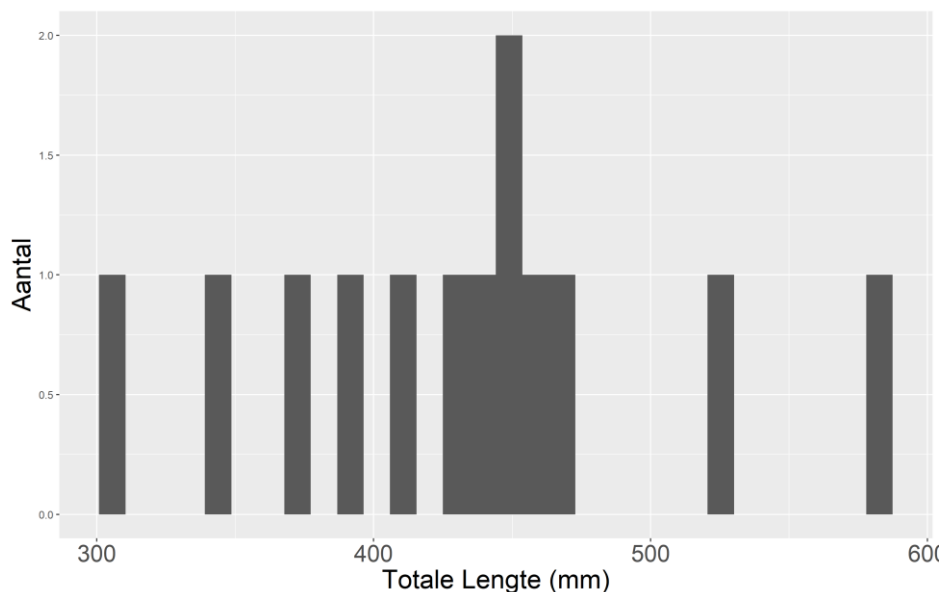


Figuur 13: Verdeling van het aantal verzamelde Brasem over de verschillende maanden.



Figuur 14: Histogram van de groottes van Brasem voor de periode januari-april 2017 (N=17).

Op basis van de kennis over het dieet en de gekende dieetverschuiving van Brasem voeren we twee aparte analyses uit. Een eerste analyse voor eerstejaars Brasem (grotweg kleiner dan 100mm, Kakareko, 2001) en een tweede voor volwassen Brasem groter dan 300mm. Om het effect van temporele veranderingen in het stabiele isotopensignaal van de voedselbronnen te reduceren beperkten we de analyse van de eerste groep kleine Brasems tot de maanden januari- april (N=17). Voor de tweede analyse werden grote Brasems geanalyseerd uit de maanden mei en augustus, wanneer (grote) vissen met fuiken verzameld werden (Figuur 15, N=13).



Figuur 15: Histogram van de groottes van Brasem groter dan 300mm voor de maanden mei en augustus 2017 (N=17).

Jonge eerstejaars brasem <100 mm is doorheen het jaar aangetroffen, maar vooral tijdens de wintermaanden (januari-maart). Voor deze groep vissen is een analyse opgestart met vier potentiële voedselbronnen (Tabel 2), waarbij naast planktonische soorten zoöplankton en

Neomysis integer ook twee benthische invertebrate soorten zijn toegevoegd die in de wintermaanden vrij talrijk kunnen zijn.

Tabel 2: Lijst van de potentiële voedselbronnen en de gebruikte periode in de dieetanalyse voor Brasem <100mm.

Voedseltype	Periode
<i>Neomysis integer</i>	Jan-maart
<i>Gammarus zaddachi</i>	Jan-maart
Oligochaeta	Jan-maart
Zoöplankton	Jan-maart

De keuze voor potentiële voedselbronnen bestaat uit de dominante benthische invertebrate taxa Oligochaeta en *Gammarus zaddachi*, aangevuld met planktonische invertebraten zoöplankton en de aasgarnaal *Neomysis integer*. Omdat gekend is dat grote brasem soms kleine vis eet, werd ook de langneussteurgarnaal *Palaemon longirostris* toegevoegd. In de bestudeerde zone is dit een van de talrijkste organismen binnen die grootteklasse van prooien. Omdat bij benthisch foerageren vaak ook microfytobenthos opgenomen wordt, werd dit ook toegevoegd.

Tabel 3: Lijst van de potentiële voedselbronnen en de gebruikte periode in de dieetanalyse voor Brasem >300mm.

Voedseltype	Periode
<i>Neomysis integer</i>	Jan-juli
<i>Gammarus zaddachi</i>	Jan-juli
Oligochaeta	Jan-juli
Zoöplankton	Jan-juli
MFB	Jan-juli
<i>Palaemon longirostris</i>	Jan-juli

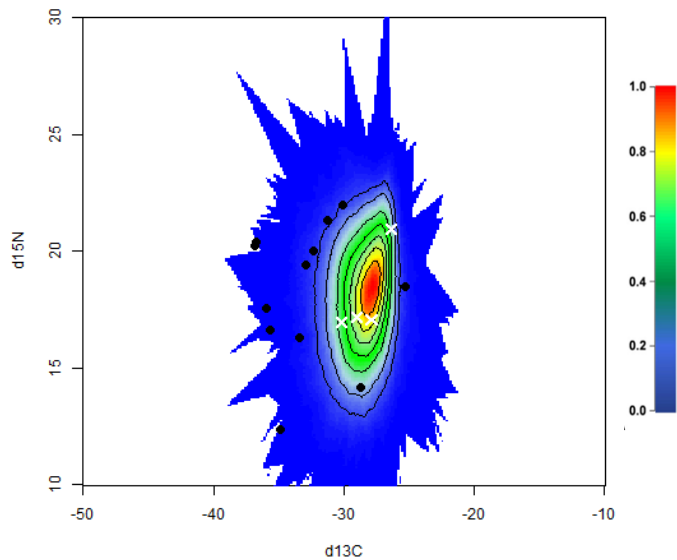
4.4.3 Dieet van Brasem <100mm (N=17) op basis van stabiele isotopen

Omdat het voor deze kleine vissen vaak niet mogelijk was om (voldoende) leverweefsel te bekomen voor analyse, wordt de analyse gebaseerd op spierweefsel.

De geometrie van potentiële voedselbronnen en consumenten in de mixing polygon wijst op een structureel probleem in de data (Figuur 16). Het stabiele isotopen signaal voor $\delta^{13}\text{C}$ van deze vissen kan niet ontstaan op basis van de voorgestelde prooien. Dit wijst mogelijk op het ontbreken van een voedselbron in de analyse. Uit Figuur 2 blijkt echter dat er nauwelijks



prooien zijn met een dergelijk onverzadigd $\delta^{13}\text{C}$ signaal. Tenzij we hier een zeer sterk afwijkende TEF zouden hebben wijzen deze resultaten op een oorsprong van deze vissen die hogerop in de (zij)rivier(en) ligt. Van $\delta^{13}\text{C}$ is immers bekend dat deze langs de saliniteitsgradient een toenemende gradiënt kent in de richting van de monding. Dit strookt met de idee dat Brasem zich voortplant in bovenstroomse rustige delen van de rivier of stilstaande aantakkingen. De kleine Brasem die we tijdens de wintermaanden in de Oligohaliene zone aantreffen is dan nog niet zo lang uit de voortplantingsgebieden naar de Zeeschelde gezwommen.

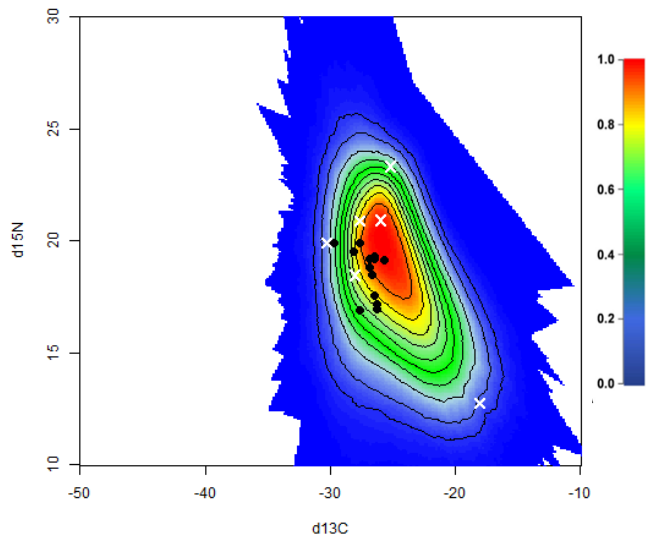


Figuur 16: *Mixing region* plot voor juveniele Brasem <100mm en de potentiële resources Oligochaeta, zoöplankton, *Neomysis integer* en *Gammarus zaddachi* in januari-april 2017 ter hoogte van de Notelaer (Bornem). De zwarte punten zijn de *consumers* (Brasem) en de witte kruisjes de gemiddelde waarden van de *resources* (potentiële voedselbronnen). De isoclines geven de probabilliteit per 0.1 sprong aan dat de consument binnen de *mixing polygon* valt (voor kleurschaal: zie legende).

4.4.4 Dieet van Brasem >300mm (N=13) op basis van stabiele isotopen

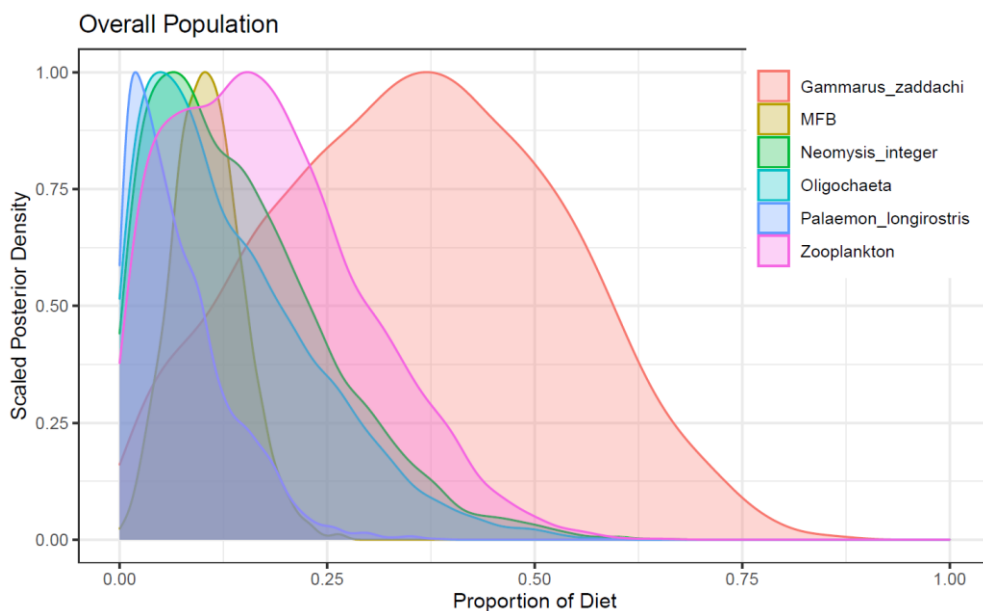
Alle vissen in deze groep zijn gevangen eind mei of begin augustus 2017. De ondergrens werd op 300mm totale lengte gelegd omdat er in de grootteverdeling (histogram) tussen de kleine vissen >100mm en de grotere vissen nauwelijks tussenliggende groottes verzameld werden en we een zo homogeen mogelijke groep vissen wilden analyseren. We gebruikten gegevens over stabiele isotopen van Brasem op basis van leverweefsel.

De geometrie van de *mixing region* voor grote Brasem geeft aan dat onze voedselbronnen een geschikte basis vormen voor een dieetaanlyse (Figuur 17).



Figuur 17: *Mixing region* plot voor Brasesem >300mm en de potentiële resources *Oligochaeta*, zoöplankton, *Neomysis integer*, *Gammarus zaddachi*, *Palaemon longirostris* en microfytobenthos in mei en augustus 2017 ter hoogte van de Notelaer (Bornem). De zwarte punten zijn de consumers (Brasesem) en de witte kruisjes de gemiddelde waarden van de resources (potentiële voedselbronnen). De isoclines geven de probabieliteit per 0.1 sprong aan dat de consument binnen de *mixing polygon* valt (voor kleurenschaal: zie legende).

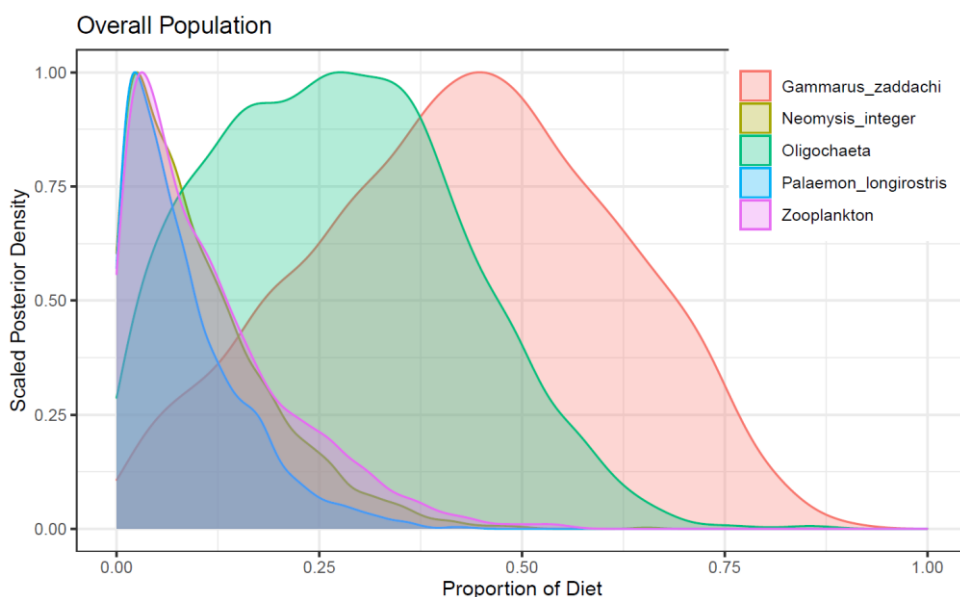
Het gebruikte model in de MIXSIAR analyse voor Brasesem vertoont goede convergentie (Gelman-Rubin: alle variabelen <1.01; Geweke: gemiddeld 1 op 19).



Figuur 18: Herschaalde waarschijnlijkheidsdistributies voor de proportionele bijdrage aan het dieet van Brasesem >300mm voor elke resource (prooisoot).

De analyse toont aan dat het dieet waarschijnlijk voor het grootste deel uit *Gammarus zaddachi* bestaat (gemiddelde geschatte bijdrage 39.1%, Figuur 18). Dit voorgestelde dieet wordt waarschijnlijk aangevuld door microfytobenthos (13.6%) en zoöplankton (16.8%).

We kunnen bovenstaande analyse ook uitvoeren met weglating van microfytobenthos uit de potentiële dieetpoule. Dit geeft een minder gunstige *mixing region* met enkele individuen die aan de rand zitten, maar het model convergeert wel (zelfde waardes, maar bij een langere *chain length* van 300.000). *Gammarus zaddachi* is opnieuw de belangrijkste vermoedelijke prooisoot (gemiddelde geschatte bijdrage 42.6%), maar in deze analyse komen Oligochaeta er eveneens uit als een potentieel belangrijke prooi (27.2%, Figuur 19).



Figuur 19: Herschaalde waarschijnlijkheidsdistributies voor de proportionele bijdrage aan het dieet van Brasem >300mm voor elke resource (prooisoot) met weglating van microfytobenthos.

De conclusie is dat het dieet van volwassen Brasem groter dan 300mm vooral bestaat uit vlokreeften (*Gammarus*). Dat dieet wordt aangevuld met ofwel zoöplankton ofwel Oligochaeta, afhankelijk van het gebruikte model.

4.5 FINT (*Alosa fallax*)

4.5.1 Ecologie van Fint in de Zeeschelde

Fint is een anadrome vissoort die als volwassen vis in grote scholen voor de kust leeft, en estuaria opzweemt om zich voort te planten. Ze zwemt daarbij tot in het oligohaliene en onderste zoete deel van het Zeeschelde-estuarium. Jonge vissen blijven ongeveer een jaar in het estuarium waarna ze weer naar zee gaan.

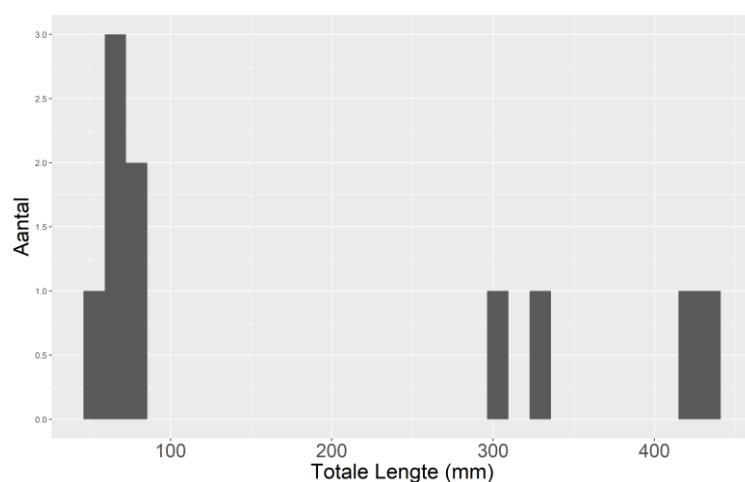
4.5.2 Kennis over het dieet toegepast op de Zeeschelde

Volwassen Fint is een piscivoor van kleine vissoorten zoals Sprot (Aprahamian et al., 2003). Tijdens zijn migratie en het verblijf in het zoete en oligohaliene voortplantingsgebied eet



volwassen Fint niet. Jonge Fint voedt zich voornamelijk met copepoden en aasgarnalen, en in zoete delen met minder getijde-invloed ook met allerlei insectenlarven (Chironomidae, Heteroptera, Ephemeroptera, Simuliidae,...).

Finten werden enkel verzameld tijdens de fuikencampagnes eind mei en begin augustus 2017. Bij de mei-vangst werden volwassen Fint gevangen en in de zomer juvenielen (<100mm). We doen een aparte analyse op beide leeftijdsgroepen. We bestudeerden ook de gegevens voor volwassen Fint om te controleren of deze soort inderdaad een marien stabiele isotopensignaal heeft.



Figuur 20: Histogram van de groottes van Fint voor de maanden mei en augustus 2017 (N=10).

Juveniele Fint

In de zoete en oligohaliene Zeeschelde worden tot op heden zeer weinig insectenlarven aangetroffen in het macrobenthos (Speybroeck et al., 2014; Van Ryckegem et al., 2018). Van de opgesomde prooien van juveniele Fint vinden we er zoöplankton (copepoden) en aasgarnalen (Mysidae). Naar analogie met de foerageerwijze op detritivoren (Ephemeroptera, Heteroptera) werd ook *Gammarus zaddachi* toegevoegd aan het dieet, omdat dit een talrijke potentiële prooi is. Het foerageren op Oligochaeta vergt een wat specifieke benthische foerageerwijze waarvan we niet verwachten dat Fint dit doet. We willen de mogelijkheid toch niet uitsluiten en proberen daarom een model met en zonder Oligochaeta.

Tabel 4: Lijst van de potentiële voedselbronnen en de gebruikte periode in de dieetanalyse voor juveniele Fint.

Voedseltype	Periode
<i>Neomysis integer</i>	Mei-juli
<i>Gammarus zaddachi</i>	Mei-juli
Oligochaeta	Mei-juli
Zoöplankton	Mei-juli



Volwassen Fint

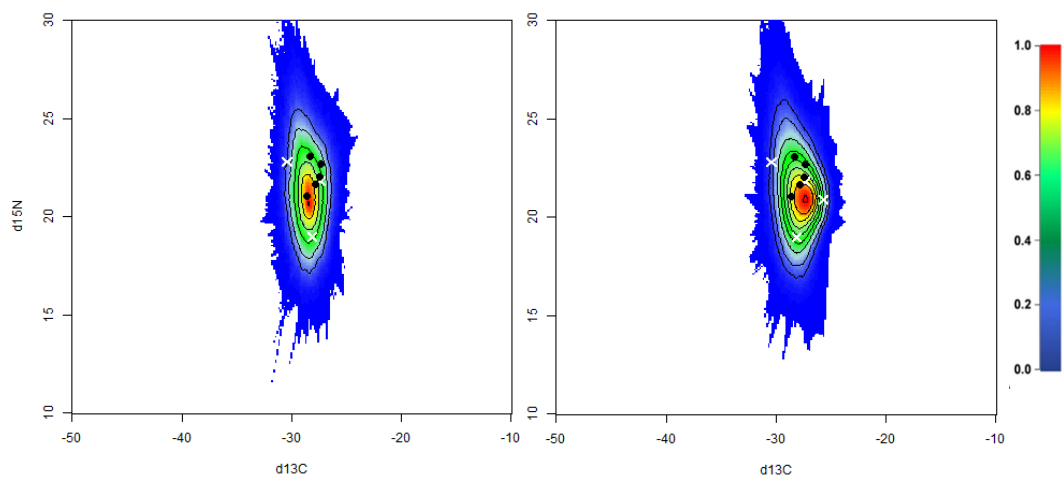
Voor volwassen Fint stellen we een dieetpoule op bestaande uit jonge of kleine vis (Spiering, brakwatergrondel), aangevuld met aasgarnalen (Mysidae) en garnalen (*Palaemon longirostris*).

Tabel 5: Lijst van de potentiële voedselbronnen en de gebruikte periode in de dieetanalyse voor volwassen Fint.

Voedseltype	Periode
<i>Neomysis integer</i>	Maart-mei
<i>Palaemon longirostris</i>	Maart-mei
Spiering	Maart-mei
Brakwatergrondel	Maart-mei

4.5.3 Dieet Juvenile Fint augustus 2017 op basis van stabiele isotopen

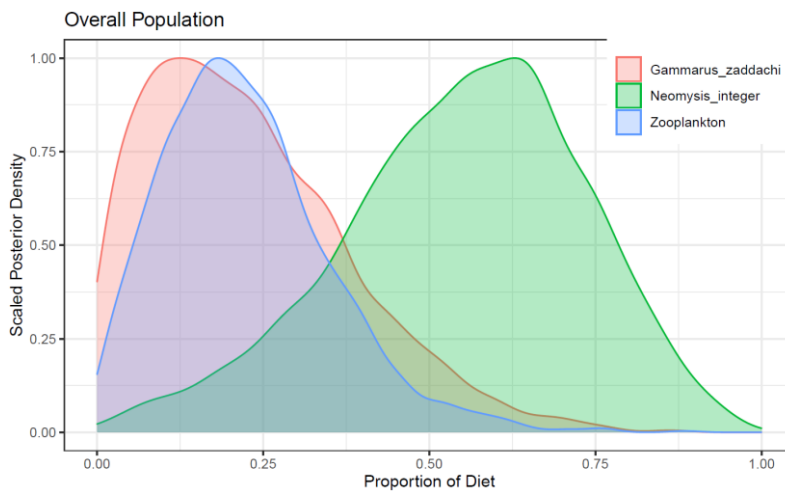
De analyses voor juvenile Fint gebeurden op leverweefsel. Een van de vissen had een sterk aangerijkt $\delta^{13}\text{C}$ signaal (zowel lever als spier) wat wijst op een benedenstroomse oorsprong en werd uit de analyse gelaten. We voerden eerste een analyse uit zonder en daarna mét Oligochaeta in de potentiële voedselbronnenpoule. De geometrie van de *mixing region* voor grote Fint geeft aan dat onze voedselbronnen een geschikte basis vormen voor een dieetanalyse, zowel voor de analyse met als zonder Oligochaeta (Figuur 21).



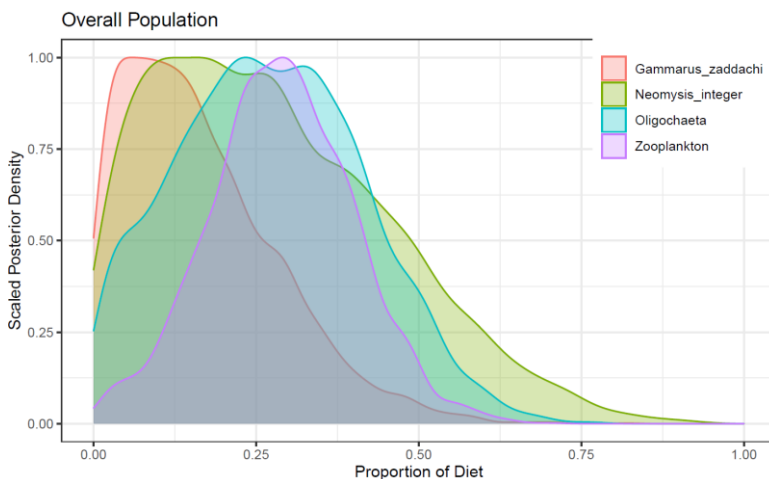
Figuur 21: *Mixing region* plots voor juvenile Fint in mei 2017 ter hoogte van de Notelaer (Bornem). Links: met de potentiële resources zoöplankton, *Neomysis integer* en *Gammarus zaddachi*; rechts: met Oligochaeta als extra bron. De zwarte punten zijn de consumers (Fint) en de witte kruisjes de gemiddelde waarden van de resources (potentiële voedselbronnen). De isoclines geven de probabiteit per 0.1 sprong aan dat de consument binnen de *mixing polygon* valt (voor kleurschaal: zie legende).

Voor beide modellen in de MIXSiar analyse voor juveniele Fint vonden we goede convergentie (Gelman-Rubin: alle variabelen <1.01; Geweke: gemiddeld 1 op 19 met Oligochaeta, 1.3 op 19 zonder Oligochaeta).

Het model zonder Oligochaeta geeft aan dat het dieet van juveniele Fint waarschijnlijk vooral bestaat uit de aasgarnaal *Neomysis integer* (gemiddelde geschatte bijdrage 55%, meest waarschijnlijke bijdrage >60%). Zoöplankton en *Gammarus zaddachi* zijn mogelijke aanvullende prooien. Wanneer we Oligochaeta mee in de potentiële prooienpoule steken verandert het beeld echter volledig en krijgen *Neomysis integer*, Oligochaeta en zoöplankton een waarschijnlijke bijdrage van een kwart (ca. 27%) en *Gammarus zaddachi* een stuk daaronder. We vermoeden dat dit grote verschil te wijten is aan dat we een onterechte bron (Oligochaeta) hebben toegevoegd die toevallig goed lag in de *mixing polygon*. Het toont wel aan hoe gevoelig de methode kan zijn aan *a priori* beslissingen.



Figuur 22: Herschaalde waarschijnlijkheidsdistributies voor de proportionele bijdrage aan het dieet van juveniele Fint voor elke resource (prooisort) zonder Oligochaeta.



Figuur 23: Herschaalde waarschijnlijkheidsdistributies voor de proportionele bijdrage aan het dieet van juveniele Fint voor elke resource (prooisort) met Oligochaeta.

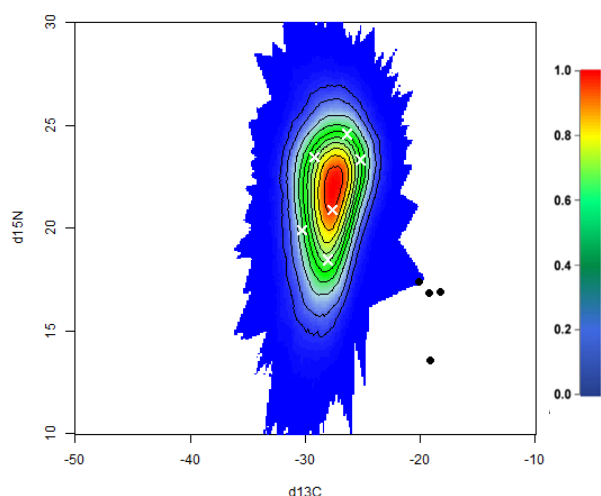
Onze resultaten liggen mooi in lijn met wat van de Fint gekend is: volwassen Fint komt vanuit zee om zich in de Schelde voort te planten, maar maakt hoogstwaarschijnlijk geen deel uit van



het lokale voedselweb. Juvenile Fint groeit wél lokaal op, en doet dat op een dieet dat vooral uit de aasgarnaal *Neomysis integer* bestaat, aangevuld wellicht met zoöplankton of *Gammarus*.

4.5.4 Dieet volwassen Fint mei 2017 op basis van stabiele isotopen

De analyses voor volwassen Fint gebeurden op spierweefsel. Alle vissen hadden een sterk aangerijkt $\delta^{13}\text{C}$ signaal én een opvallend laag $\delta^{15}\text{N}$ signaal wat wijst op een benedenstroomse of mariene oorsprong. Ze lagen ver buiten de *mixing polygon* en het was zinloos om de analyse verder te zetten. Dit alles lijkt te bevestigen dat volwassen Fint heel recent het estuarium opzwoom en niet meer foerageerde en dus strikt gezien geen onderdeel is van het Zeescheldevoedselweb.



Figuur 24: *Mixing region* plot voor volwassen Fint in mei 2017 ter hoogte van de Notelaer (Bornem) met de potentiële resources Brakwatergrondel, Spiering, *Neomysis integer* en *Palaemon longirostris*. De zwarte punten zijn de consumers (Fint) en de witte kruisjes de gemiddelde waarden van de resources (potentiële voedselbronnen). De isoclines geven de probabiliteit per 0.1 sprong aan dat de consument binnen de *mixing polygon* valt (voor kleurenschaal: zie legende).

4.6 HARING (*Clupea harengus*)

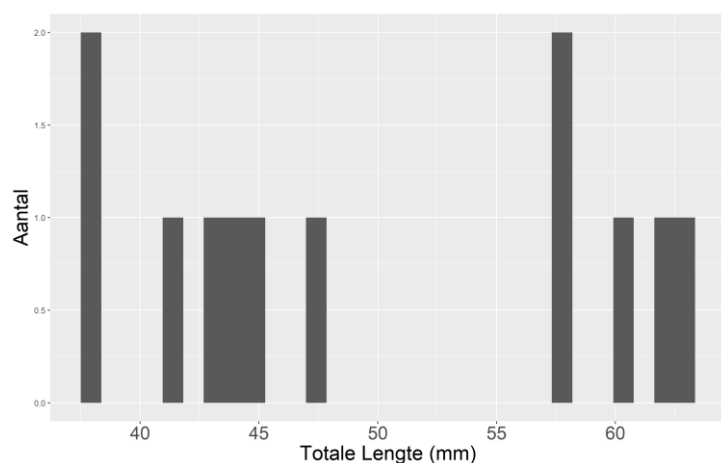
4.6.1 Ecologie van Haring in de Zeeschelde

Haring is een marien seizoenale gast. Marien seizoenale gasten gebruiken het estuarium als opgroeigebied (Breine et al., 2019). Haring wordt in de Zeeschelde vooral in de mesohaliene zone gezien, is in recente droge jaren ook talrijk in de oligohaliene zone en tot ver stroomop in de zoetwaterzone gevangen, waarschijnlijk als respons op een opschuivende zoutwig (Van Ryckegem et al., 2017; Breine et al., 2019). De grootste aantallen haringen worden gezien in het voorjaar. Bijna alle Haring die in de Zeeschelde gevangen wordt zijn eerstejaars onvolwassen dieren (Breine et al., 2019).

4.6.2 Kennis over het dieet

Haring is een typische pelagische planktivoor. Het voedsel bestaat uit zoöplankton, aasgarnalen (of krill in noordelijke streken) en soms kleine vis (<https://www.fishbase.se>, Breine et al. 2019). Jonge Haringen eten zoöplankton (Huse & Toresen, 1996).

In 2017 werd Haring enkel met de fuiken gevangen in mei en augustus. Alle gevangen Haring is erg klein waardoor mogelijk verwisseling kan optreden met nauw verwante soorten Sprot of Ansjovis. Bij twijfel worden zulke dieren weggezet als "Haring *species*". Omdat de kans groot is dat het in de oligohaliene zone toch om Haring gaat (veruit de algemeenste haringachtige in de Zeeschelde, zeker zo ver stroomopwaarts) en omdat de voedsel生态学 van deze kleine haringachtigen weinig verschilt, nemen we hierna alle Haring en Haring *species* samen. De verdeling van de groottes van gevangen Haring en Haring *species* staat in Figuur 25.



Figuur 25: Histogram van de groottes van Haring voor de maanden mei en augustus 2017 (N=12).

Als potentiële prooien voor deze kleine Haringen kiezen we typische planktonische taxa namelijk zoöplankton en *Neomysis integer*. Om dit traditionele dieet uit te dagen voegen we ook bentische prooien (met een duidelijk verschillend stabiel isotopensignaal) toe die door jonge vis kunnen gegeten worden, namelijk *Gammarus zaddachi* en *Oligochaeta* (Tabel 6).

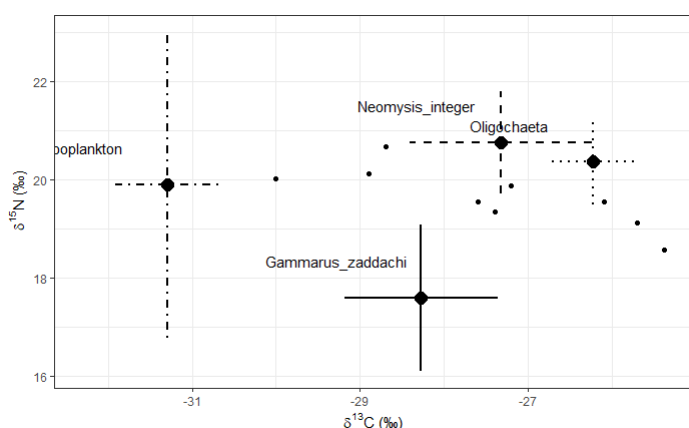
Tabel 6: Lijst van de potentiële voedselbronnen en de gebruikte periode in de dieetanalyse voor jonge Haring en Haring *species*.

Voedseltype	Periode
<i>Neomysis integer</i>	Maart-mei
Zoöplankton	Maart-mei
Oligochaeta	Maart-mei
<i>Gammarus zaddachi</i>	Maart-mei

4.6.3 Dieet Juvenile Haring 2017 op basis van stabiele isotopen

Van de kleine Haringen en Haring *species* kon vaak geen of niet voldoende leverweefsel verzameld worden zodat de analyses op gegevens van spierweefsel dienden te gebeuren. Omdat de potentiële prooisorten een sterk verschillende signaal hebben doorheen het seizoen werden dieren van mei en augustus apart geanalyseerd.

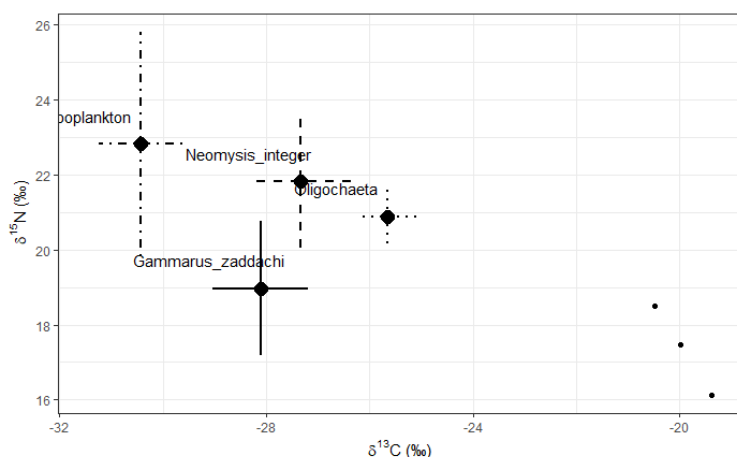
Bij de dataverkenning voor de dieren van de maand mei werd een isoplot gemaakt met gecorrigeerde stabiele isotopenwaarden van potentiële prooidieren (Figuur 26). Het patroon van de Haring en Haring *species* is opvallend: een reeks punten overheen de range van -25.5 tot -30 $\delta^{13}\text{C}$ bij een vrij stabiele (licht oplopend) $\delta^{15}\text{N}$ signaal. Wanneer we een niche polygon maken dan zien we dat de meest aangerijkte $\delta^{13}\text{C}$ consumenten buiten de mogelijke geometrie liggen die door de prooien kan verklaard worden. Dit wijst er op dat ze een stabiele isotopensignaal hebben dat (nog) niet afgestemd is op het lokale voedselweb. De meest waarschijnlijke verklaring voor dit patroon is dat we een set Haringen en Haring *species* hebben die op verschillende tijdstippen in de onderzochte sectie van de Zeeschelde zijn terecht gekomen, volgend op hun trektocht vanuit zee naar het estuarium. Bij dieren die al langer lokaal verblijven is het $\delta^{13}\text{C}$ signaal waarschijnlijk wel al vrij goed “opgeschoven” in de richting van hun essentiële prooi zoöplankton. Het is die opschuivende beweging doorheen de tijd die we hier uitgebeeld zien door individuen met verschillende aankomstgeschiedenis. Een goede referentie is de Fint – deze nauw verwante haringachtige (Clupeidae) groeit lokaal in het estuarium op, en vertoont een dichte puntenwolk rondom de dominante prooi aasgarnaal (zie Figuur 21).



Figuur 26: Een isoplot voor $\delta^{13}\text{C}$ en $\delta^{15}\text{N}$ met de verschillende potentiële voedselbronnen (waarden gecorrigeerd voor TEFs), en de consumenten (Haring en Haring *species*, zwarte punten) voor mei.

Een gelijkaardige oefening werd gedaan voor de dieren van augustus (Figuur 27). Opvallend is dat het isotopensignaal voor de drie Haringen heel sterk aangerijkt is voor ^{13}C (cf. -20‰ $\delta^{13}\text{C}$). Het is zinloos om een dieetanalyse op te starten met deze waarden. Het is opvallend dat ook nog laat op het seizoen recent gearriveerde of “verdwaalde” Haringen gevonden worden in onze onderzoekszone. Dit kan erop wijzen dat het voorkomen in de Zeeschelde van dergelijke mobiele vissen veel dynamischer is dan we denken, bijvoorbeeld onder impuls van een schuivend saliniteitsfront. Een andere mogelijk conclusie is dat de oligohaliene zone nooit een echte opgroeizone is voor Haring, en dat we hier aan de rand van de saliniteitsniche van de soort in de Schelde voor een groot deel te maken hebben met slechts kortstondig verblijvende

(afgedreven?) vissen die snel weer stroomaf bewegen. Uiteraard zijn er meer gegevens nodig om hier een uitspraak over te doen, met ook een hogere temporele resolutie.



Figuur 27: Een isoplot voor $\delta^{13}\text{C}$ en $\delta^{15}\text{N}$ met de verschillende potentiële voedselbronnen (waarden gecorrigeerd voor TEFs), en de consumenten (Haring en Haring *species*, zwarte punten) voor augustus.

4.7 KOLBLEI (*Blicca bjoerkna*)

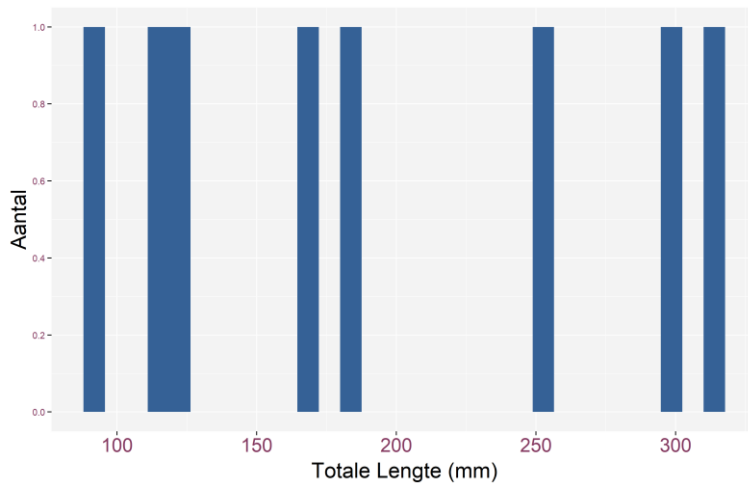
4.7.1 Ecologie van Kolblei in de Zeeschelde

De Kolblei is een bewoner van zoetwatermeren, kanalen en de traag stromende benedenloop van rivieren (<https://www.fishbase.se>). De voortplanting gebeurt in stilstaande wateren, vaak tussen waterplanten. In de Zeeschelde worden ongeveer evenveel juveniele als adulte Kolblei gevangen. Kolblei wordt voornamelijk in de zoete en oligohaliene Zeeschelde gevangen en duikt 's winters en in de vroege lente ook op in de mesohaliene zone (Breine et al., 2018a).

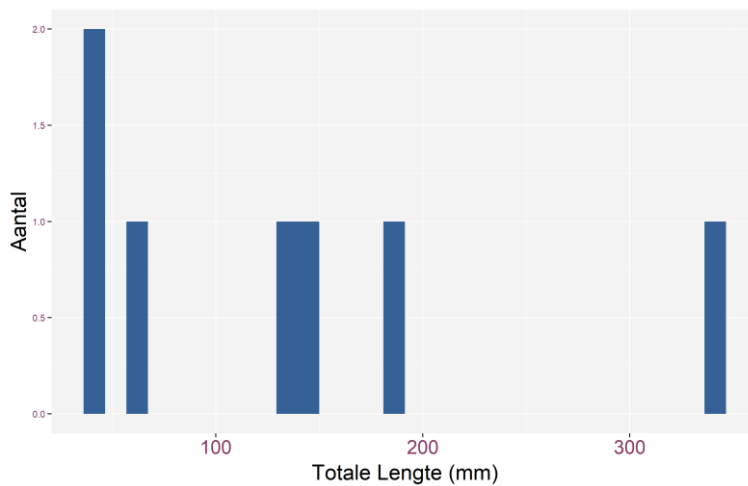
4.7.2 Kennis over het dieet toegepast op de Zeeschelde

Kolblei is een omnivoor die fytoplankton, macrophyten, zoöplankton en benthische ongewervelden (Choronomidae, Oligochaeta) eet, waaronder ook vaak Gastropoda en Mollusca (Wielgosz & Tadajewska, 1988; Yazicioglu et al., 2017). Ze eet frequenter Driehoeksmossel (*Dreissena polymorpha*) dan de verwante Brasem (Nagelkerke & Sibbing, 1996). Vooral kleine Kolblei eet zoöplankton (Wielgosz & Tadajewska, 1988).

In deze studie is Kolblei enkel verzameld met de fuikencampagnes in mei en augustus (N=15). De meeste verzamelde Kolblei waren kleiner dan 200mm in beide periodes (Figuur 28, Figuur 29).



Figuur 28: Histogram van de groottes van Kolblei voor de maand mei 2017 (N=8).

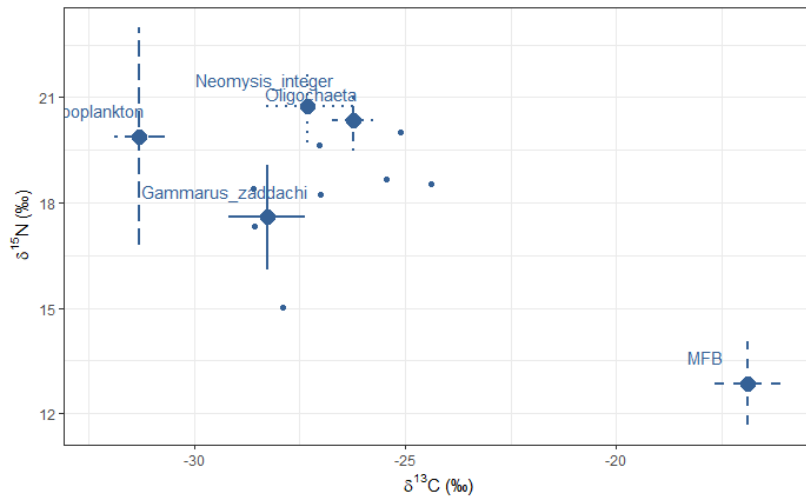


Figuur 29: Histogram van de groottes van Kolblei voor de maand augustus 2017 (N=7).

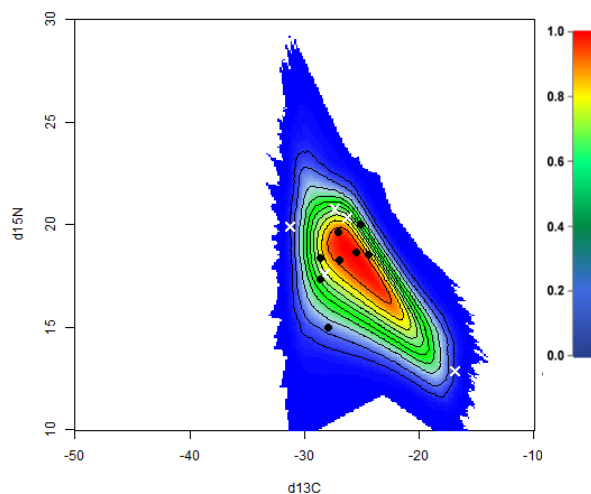
Aangezien Kolblei een omnivoor is stelden we een potentiële dieetpoule samen bestaande uit zowel benthische als planktonische prooien: zoöplankton, *Neomysis integer*, *Gammarus zaddachi*, Oligochaeta en microfytobenthos.

4.7.3 Dieet Kolblei mei 2017 op basis van stabiele isotopen

Voorafgaande inspectie van de data toonde aan dat de variatie in het signaal van stabiele isotopen niet gerelateerd was aan grootte van de vissen. Daarom analyseerden we alle grootteklassen samen, op basis van leverweefsel. In de isoplot (Figuur 30) zien we dat de $\delta^{13}\text{C}$ voor een deel van de vissen meer aangerijkt is dan bij de meeste bronnen, behalve MFB. Dit is ook duidelijk in de *mixing polygon* waar MFB nodig is om een potentiële dieetpoule te vormen. Dit kan erop wijzen dat MFB mee in het dieet zit (het kan ook de relatief lage $\delta^{15}\text{N}$ verklaren) maar kan ook wijzen op een meer benedenstroomse recente afkomst. Omdat dit laatste niet erg waarschijnlijk is bij deze zoetwatervis gaan we verder met het voorliggende model en potentiële prooienpoule.



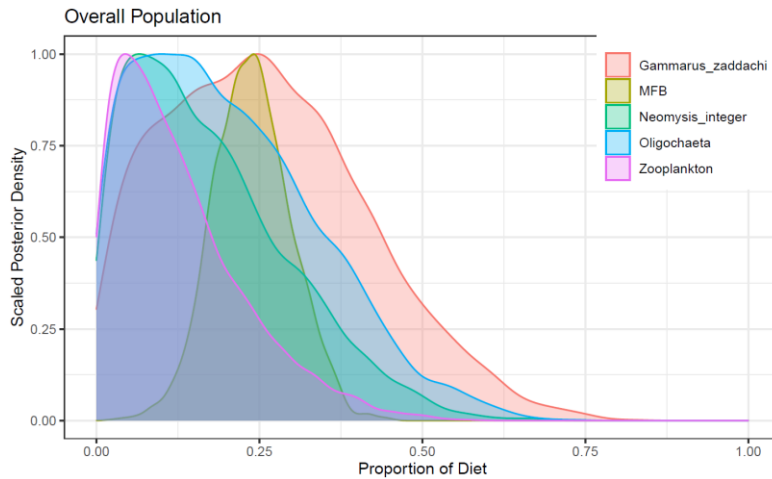
Figuur 30: Een isoplot voor $\delta^{13}\text{C}$ en $\delta^{15}\text{N}$ met de verschillende potentiële voedselbronnen (waarden gecorrigeerd voor TEFs), en de consumenten (leverweefsel Kolblei, kleine punten) voor mei 2017.



Figuur 31: Mixing region plot voor Kolblei in mei 2017 en de potentiële resources zoöplankton, *Neomysis integer*, *Gammarus zaddachi*, Oligochaeta, en microfytobenthos (MFB) ter hoogte van de Notelaer (Bornem). De zwarte punten zijn de consumers (Kolblei) en de witte kruisjes de gemiddelde waarden van de resources (potentiële voedselbronnen). De isoclines geven de probabiteit per 0.1 sprong aan dat de consument binnen de *mixing polygon* valt (voor kleurenschaal: zie legende).

Hoewel het model convergeert (Gelman-Rubin: 1 variabele $1.01 < 1.05$, alle andere variabelen < 1.01 ; Geweke: gemiddeld 0.7 op 19 bij *chain length* van 50.000) zien we dat er in het resultaat weinig discriminatie is tussen de prooien onderling en met de originele priors (zie Snoekbaars voor meer uitleg over priors). *Gammarus zaddachi* heeft de hoogste gemiddelde waarschijnlijke bijdrage (26%), maar andere bronnen verschillen hier weinig van (18-25%, uitgezonderd zoöplankton dat een lagere geschatte bijdrage heeft). Wel is voor microfytobenthos en *Gammarus zaddachi* een zeer kleine bijdrage (of afwezigheid in het dieet) heel onwaarschijnlijk.

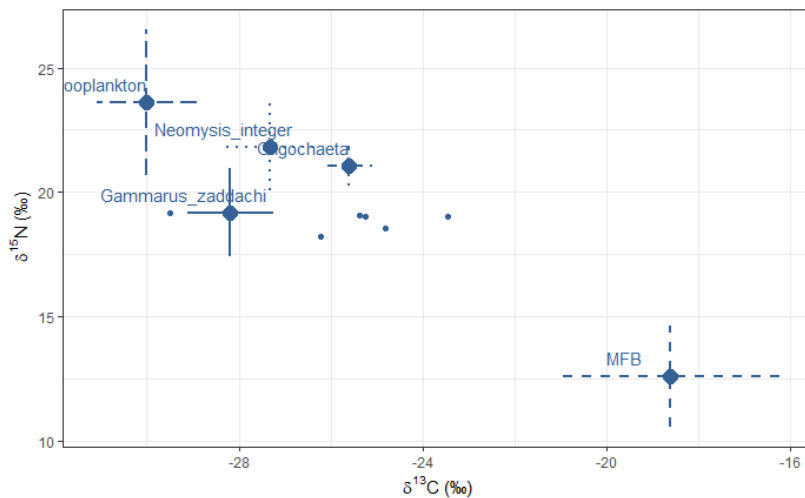




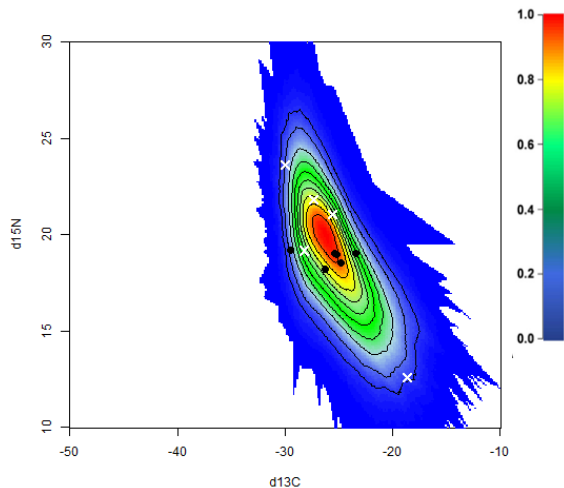
Figuur 32: Herschaalde waarschijnlijkheidsdistributies voor de proportionele bijdrage aan het dieet van Kolblei in mei 2017 voor elke resource (proisoort).

4.7.4 Dieet Kolblei augustus 2017 op basis van stabiele isotopen

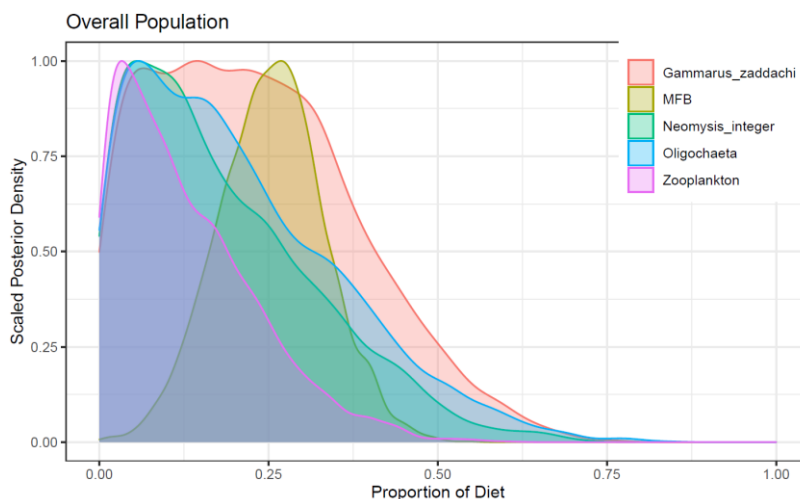
Net als voor de maand mei vonden we geen echte structuur in de data gerelateerd tot grootte. We analyseerden daarom alle vissen samen (leverweefsel). In de figuur valt ook net als voor mei op dat de Kolblei data relatief aangerijkt zijn voor $\delta^{13}\text{C}$ en een vrij lage $\delta^{15}\text{N}$ hebben. In de *mixing polygon* zien we dat één vis een eerder lage $\delta^{13}\text{C}$ heeft en daardoor uit de polygoon valt. Deze is in de uiteindelijke analyse weggelaten.



Figuur 33: Een isoplot voor $\delta^{13}\text{C}$ en $\delta^{15}\text{N}$ met de verschillende potentiële voedselbronnen (waarden gecorrigeerd voor TEFs), en de consumenten (leverweefsel Kolblei, kleine punten) voor augustus 2017.



Figuur 34: *Mixing region* plot voor Kolblei in augustus 2017 en de potentiële resources zoöplankton, *Neomysis integer*, *Gammarus zaddachi*, Oligochaeta, en microfytobenthos (MFB) ter hoogte van de Notelaer (Bornem). De zwarte punten zijn de consumers (Kolblei) en de witte kruisjes de gemiddelde waarden van de resources (potentiële voedselbronnen). De isoclines geven de probabilliteit per 0.1 sprong aan dat de consument binnen de *mixing polygon* valt (voor kleurenschaal: zie legende).



Figuur 35: Herschaalde waarschijnlijkheidsdistributies voor de proportionele bijdrage aan het dieet van Kolblei in augustus 2017 voor elke resource (prooisoot).

Hoewel het model ook hier convergeert (Gelman-Rubin: alle variabelen <1.01; Geweke: gemiddeld 0.7 op 19 bij *chain length* van 100.000) zien we dat er in het resultaat opnieuw weinig discriminatie is tussen de prooien onderling en met de originele priors. Eigenlijk is het resultaat zeer gelijkaardig met dat voor de maand mei: microfytobenthos en *Gammarus zaddachi* hebben de hoogste waarschijnlijke bijdrage (25.4 en 23%; respectievelijk), maar niet heel veel hoger dan de andere prooien (18-20%) en elk verschillen ze weinig van de priors (behalve zoöplankton: 13%).

Samenvattend kunnen we stellen dat we geen duidelijke, eenduidige resultaten krijgen over het dieet van Kolblei in de Zeeschelde. De vrij lage $\delta^{15}\text{N}$ wijst waarschijnlijk op een deel microfytobenthos of mogelijk detritus of plantaardige bronnen in het dieet. Mogelijk doordat

deze autotrofe of detritus bron niet gekend is, is het ook moeilijk om andere dieet-items te onderscheiden, maar meest waarschijnlijk zal *Gammarus zaddachi* mee deel uitmaken van het dieet.

4.8 PALING (*Anguilla anguilla*)

4.8.1 Ecologie van Paling in de Zeeschelde

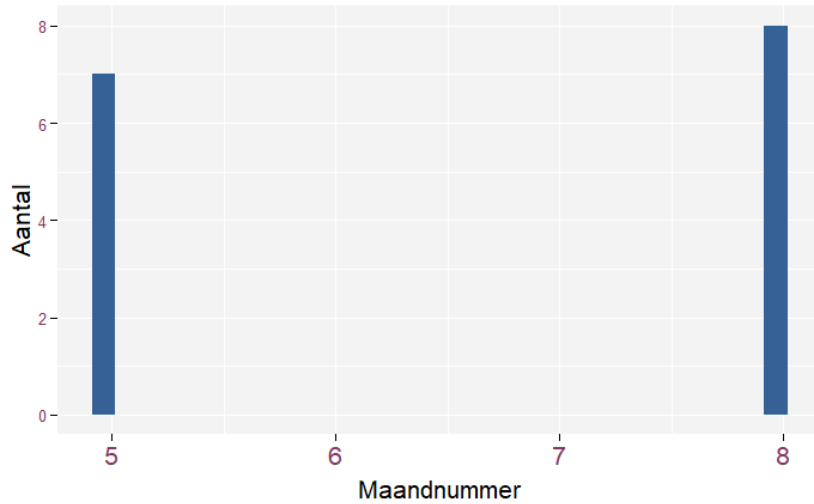
De heel bijzondere levenscyclus van Paling is genoegzaam bekend. Onder andere Europa is het opgroeigebied van de soort, de voortplanting gebeurt in het deel van de Atlantische oceaan voor Midden-Amerika ook wel Sargassos zee genoemd. Paling komt voor in allerlei watertypes die op een of andere manier in verbinding staan met de zee, waaronder grachten, beken, rivieren en estuaria maar ook vijvers en meren met afwateringen. In de Zeeschelde worden bij de monitoring met fuiken vooral middelgrote tot grote Palingen gevangen. Paling is een van de belangrijkste soorten op basis van biomassa die in belangrijkheid geleidelijk afneemt van Overmere (zoet) tot Antwerpen (oligohalien), maar die aanzienlijk zeldzamer is meer stroomafwaarts (Van Thuyne et al., 2017; Breine et al., 2018a). Paling wordt in grote aantallen gevangen jaarrond.

4.8.2 Kennis over het dieet toegepast op de Zeeschelde

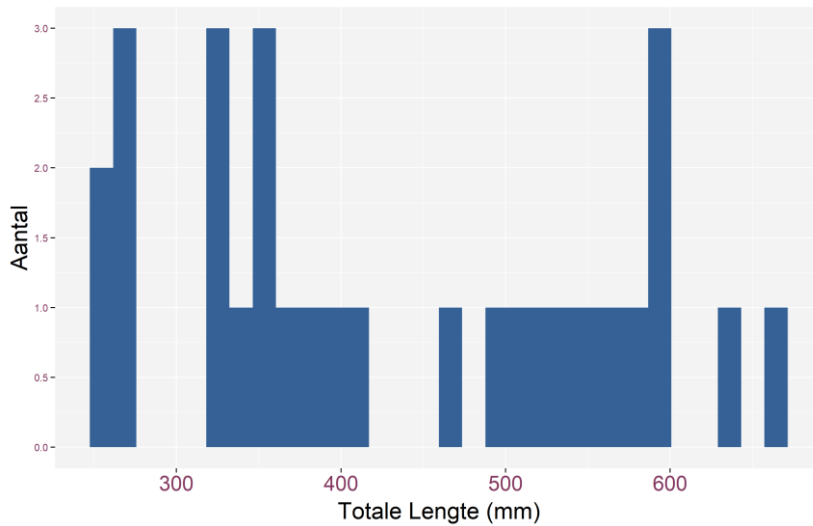
Paling is een uitgesproken (benthische) opportunistische omnivoor die potentieel “de gehele aquatische fauna” als dieet heeft (<https://www.fishbase.se>). Ze passen zich snel aan en wisselen gemakkelijk tussen voedselbronnen naargelang deze beschikbaar zijn (Bouchereau et al., 2009). In de Zeeschelde werd rond het jaar 2000 door maaganalyses het dieet van Paling bepaald in de brakke zone ter hoogte van Doel. De belangrijkste prooien waren de aasgarnaal *Neomysis integer* en de slijkgarnaal *Corophium volutator* aangevuld met garnalen (*Palaemonetes* en *Crangon*) en kleine vinstralige vissen (teleosten). In de oligohaliene zone waar wij ons onderzoek doen is een deel van bovenstaande prooien niet of in kleine getale aanwezig. De poule van potentiële prooisoorten voor Paling werd daarom samengesteld uit macrobenthos, hyperbenthos en kleine vis die aanwezig zijn in deze zone.

Palingen voor deze studie zijn enkel verzameld met fuiken in mei en augustus 2017 (Figuur 36). Het betreft allemaal middelgrote tot grote Paling met een totale lengte van 250-670mm.





Figuur 36: Verdeling van het aantal verzamelde Paling over de verschillende maanden.



Figuur 37: Histogram van de groottes van Paling voor de maanden mei en augustus 2017 (N=29).

Omdat de relatieve talrijkheid van de potentiële prooigemeenschap in de periode voor het vangen verschillend is voor Paling in mei en augustus werden twee aparte analyses gedaan.

Tabel 7: Lijst van de potentiële voedselbronnen en de gebruikte periode in de dieetanalyse voor Paling in mei en augustus.

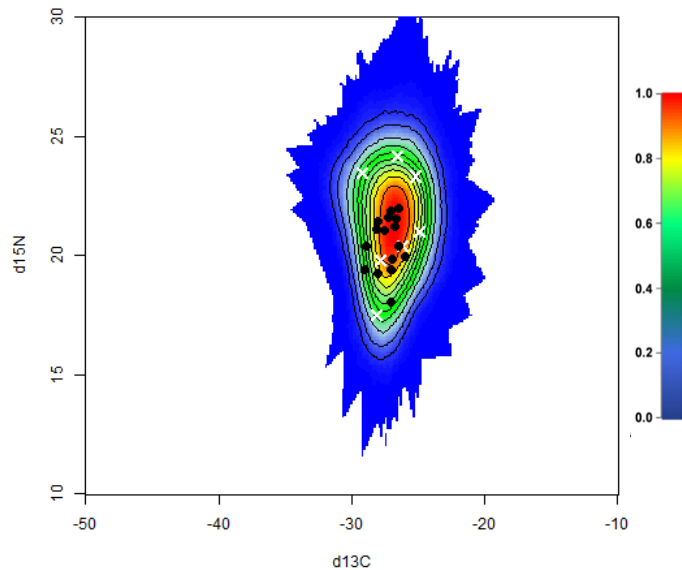
	Paling Mei	Paling Augustus
Voedseltype	Periode	
<i>Neomysis integer</i>	Januari-Mei	Mei-juli
<i>Gammarus zaddachi</i>	Januari-Mei	Mei-juli
Oligochaeta	Januari-Mei	Mei-juli
<i>Palaemon longirostris</i>	Januari-Mei	Mei-juli



Spiering	Januari-Mei	Mei-juli
Bot	Januari-Mei	Mei-juli
Brakwatergrondel	Januari-Mei	Mei-juli

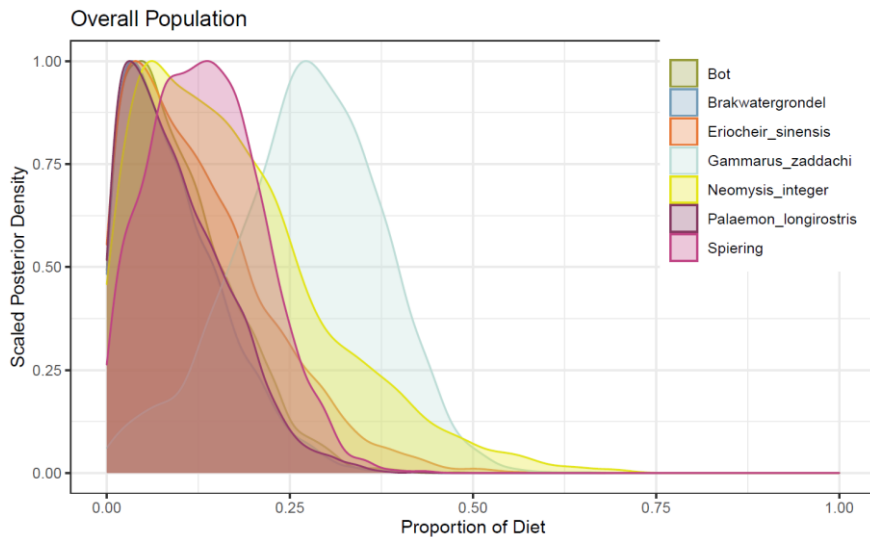
4.8.3 Dieet Paling mei 2017 op basis van stabiele isotopen

De geometrie van de *mixing region* voor Paling in mei geeft aan dat onze voedselbronnen een geschikte basis vormen voor een dieetanalyse (Figuur 17).



Figuur 38: Mixing region plot voor Paling in mei 2017 en de potentiële resources *Eriocheir sinensis*, *Neomysis integer*, *Gammarus zaddachi*, *Palaemon longirostris*, Bot, Brakwatergrondel en Spiering ter hoogte van de Notelaer (Bornem). De zwarte punten zijn de consumers (Paling) en de witte kruisjes de gemiddelde waarden van de resources (potentiële voedselbronnen). De isoclines geven de probabiteit per 0.1 sprong aan dat de consument binnen de *mixing polygon* valt (voor kleurenschaal: zie legende).

Het gebruikte model in de MIXSiar analyse voor Paling in mei vertoont redelijke convergentie met weliswaar iets te hoge waarden voor de Geweke statistiek bij een *chain length* van 300.000 (3 chains) (Gelman-Rubin: alle variabelen <1.01; Geweke: gemiddeld 1.3 op 19).

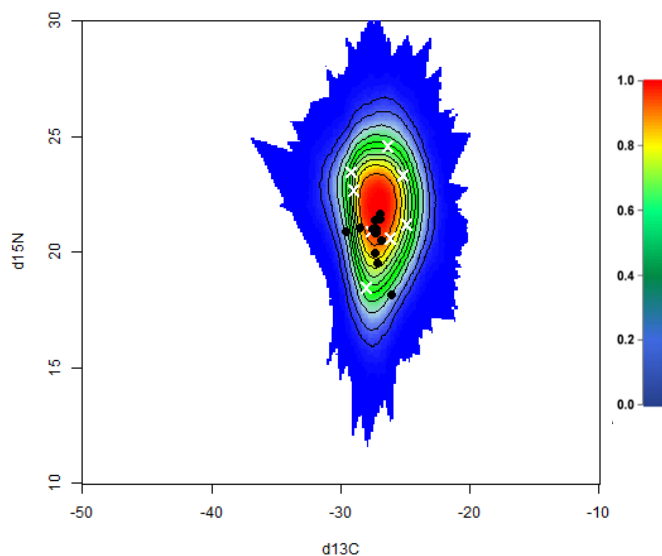


Figuur 39: Herschaalde waarschijnlijkheidsdistributies voor de proportionele bijdrage aan het dieet van Paling in mei 2017 voor elke resource (prooisoot).

De analyse toont aan dat het dieet waarschijnlijk voor het grootste deel uit *Gammarus zaddachi* bestaat (gemiddelde geschatte bijdrage 27.2%). Dit voorgestelde dieet wordt waarschijnlijk aangevuld door *Neomysis integer* (17.3%) en Spiering (13.6%). Van de laatste soort is het wel waarschijnlijker dat zij tot het dieet behoort (Figuur 39). De overige soorten dragen mogelijk ook bij tot het dieet, maar hun bijdrage wordt kleiner geschat en is onzekerder.

4.8.4 Dieet Paling augustus 2017 op basis van stabiele isotopen

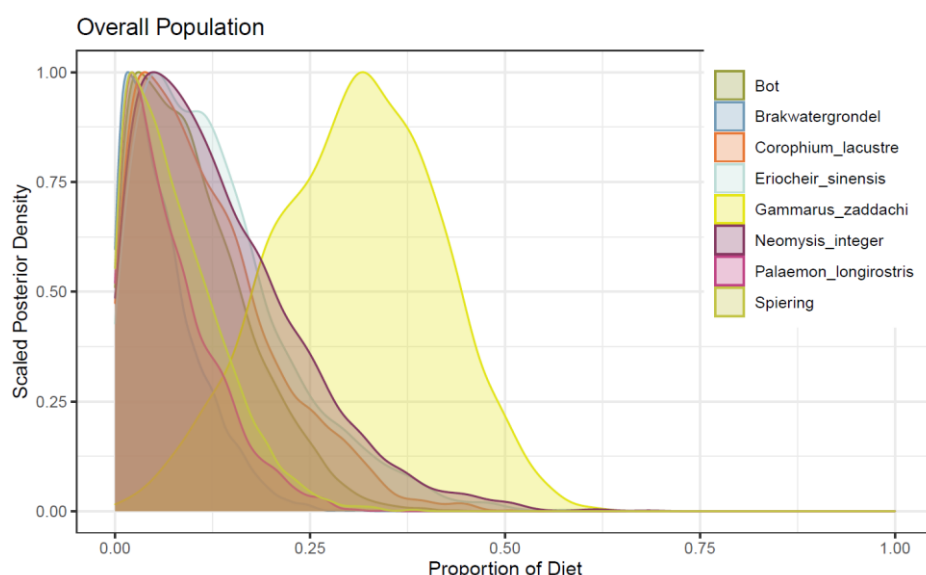
De geometrie van de *mixing region* voor Paling in augustus geeft aan dat onze voedselbronnen een geschikte basis vormen voor een dieetanalyse (Figuur 40).



Figuur 40: *Mixing region plot* voor Paling in augustus 2017 en de potentiële resources *Eriocheir sinensis*, *Neomysis integer*, *Gammarus zaddachi*, *Palaemon longirostris*, Bot, Brakwatergrondel en Spiering ter hoogte van de Notelaer (Bornem). De zwarte punten zijn de consumers (Paling) en de witte kruisjes de gemiddelde waarden van de resources (potentiële voedselbronnen). De isoclines geven de probabiteit per 0.1 sprong aan dat de consument binnen de *mixing polygon* valt (voor kleurenschaal: zie legende).

Het gebruikte model in de MIXSiar analyse voor Paling in augustus vertoont goede convergentie (Gelman-Rubin: alle variabelen <1.01; Geweke: gemiddeld 1.3 op 19 bij chain length van 50.000).

De analyse toont aan dat het dieet waarschijnlijk voor het grootste deel uit *Gammarus zaddachi* bestaat (gemiddelde geschatte bijdrage 30.7%, Figuur 41). Andere soorten vullen mogelijk het dieet aan met een relatief grote geschatte bijdrage voor *Neomysis integer* (13.5%) en Wolhandkrab (13%), maar met een grote onzekerheid of zij effectief tot het dieet behoren. In feite verschillen zij nauwelijks van de gestelde priors.



Figuur 41: Herschaalde waarschijnlijkheidsdistributies voor de proportionele bijdrage aan het dieet van Paling in augustus 2017 voor elke resource (prooisort).

4.9 SNOEKBAARS (*Sander lucioperca*)

4.9.1 Ecologie van Snoekbaars in de Zeeschelde

Snoekbaars is een typische bewoner van grote, troebele laaglandrivieren, estuaria en grote eutrofe waterplassen. De soort plant zich voort in zoete delen van estuaria en onderneemt daartoe korte migraties (<https://www.fishbase.se/>). In de Zeeschelde is de Snoekbaars een niet-inheemse maar ingeburgerde en vaak erg talrijke soort (Breine et al., 2019).

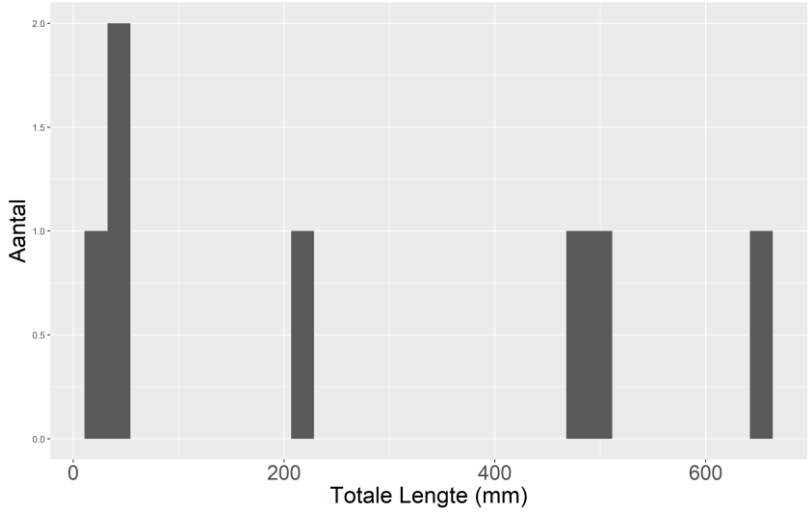


4.9.2 Kennis over het dieet toegepast op de Zeeschelde

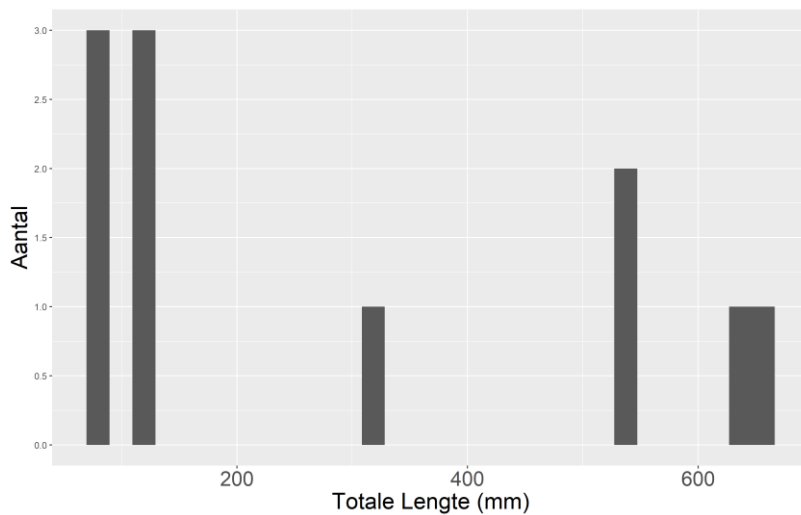
Een dieetstudie aan de hand van stabiele isotopen in de Lot en de Tarn (Frankrijk) toonde aan dat van alle aanwezige piscivoren Snoekbaars de hoogste trofisch positie innam, doordat deze een voorkeur vertoonde voor Baars, een andere piscivore vissoort. Maes et al. (2003) bestudeerden aan de hand van maaganalyses het dieet van jonge Snoekbaars (45-79mm) in de Zeeschelde te Doel en vonden dat dit voornamelijk bestond uit de aasgarnaal *Neomysis integer*, aangevuld met kleine vis, Annelida en garnalen (*Crangon crangon*). In de Tejo rivier in Portugal werd het dieet numeriek gedomineerd door *Atyaephyra desmarestii* (een garnaal enigszins verwant met onze inheemse steurgarnaal) en kleine of juveniele karperachtigen. In een nabijgelegen reservoir bestond het dieet uit vooral uit Rode Amerikaanse rivierkreeft (*Procambarus clarkii*), Zonnebaars en Forelbaars. Een grote studie in een Turks meer op basis van maaganalyses toonde aan dat Snoekbaars kleinere invertebraten in het dieet had tot een grootte van ongeveer 300mm waarna ze bijna volledig piscivoor werd (Balik et al., 2006).

Uit bovenstaande blijkt dat jonge Snoekbaarzen planktivoren zijn (zoöplankton en iets grotere juvenielen ook aasgarnalen) en dat grotere vissen opportunistisch piscivoor zijn (vooral kleinere vissen) maar daarnaast ook vaak garnalen of kreeften eten.

Snoekbaars werd enkel verzameld in mei en augustus. In beide maanden zijn zowel zeer jonge eerstejaars Snoekbaars als middelgrote tot grote (600mm<) Snoekbaarzen gevangen (Figuur 42, Figuur 43). Voor jonge Snoekbaars <100 mm werd een potentiële prooienvoude opgesteld bestaande uit 5 soorten waaronder 2 planktonische (*Neomysis integer*, zoöplankton) aangevuld met kleine ongewervelden (*Gammarus*) en andere kleine vis (Spiering, Brakwatergrondel) (Tabel 8). Er werden aparte dieetanalyses gedaan voor mei en augustus. Voor de maand mei werd Brakwatergrondel niet opgenomen in het de potentiële prooienvoude van juveniele Snoekbaars omdat de Snoekbaarzen toen nog klein waren en omdat er in die periode geen kleine juveniele Brakwatergrondels waren (maar wel zeer kleine juveniele Spiering).



Figuur 42: Histogram van de groottes van Snoekbaars voor de maand mei 2017 (N=7).



Figuur 43: Histogram van de groottes van Snoekbaars voor de maand augustus 2017 (N=11).

Tabel 8: Lijst van de potentiële voedselbronnen en de gebruikte periode in de dieetanalyse voor jonge Snoekbaars <150mm in mei en augustus.

	Snoekbaars Mei	Snoekbaars Augustus
Voedseltype	Periode	
<i>Neomysis integer</i>	Maart-mei	Mei-juli
<i>Gammarus zaddachi</i>	Maart-mei	Mei-juli
Spiering	Maart-mei	Mei-juli
Brakwatergrondel		Mei-juli
Zoöplankton	Maart-mei	Mei-juli

Voor grote Snoekbaars stelden we een dieetpoule op die bestaat uit de algemene kleinere vissoorten en garnalen. We voegden ook Wolhandkrab toe (Tabel 8).

Tabel 9: Lijst van de potentiële voedselbronnen en de gebruikte periode in de dieetanalyse voor volwassen Snoekbaars in mei (>400mm) en augustus (>300mm).

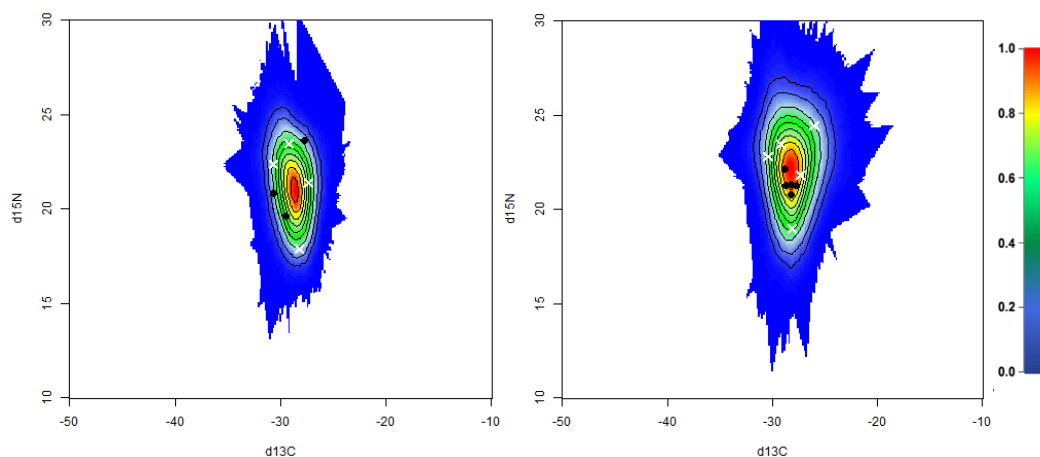
	Snoekbaars Mei	Snoekbaars Augustus
Voedseltype	Periode	
<i>Neomysis integer</i>	Januari-mei	maart-juli
Bot	Januari-mei	maart-juli
Spiering	Januari-mei	maart-juli
Brakwatergrondel	Januari-mei	maart-juli



<i>Palaemon longirostris</i>	Januari-mei	maart-juli
<i>Wolhandkrab</i>	Januari-mei	maart-juli

4.9.3 Dieet jonge Snoekbaars op basis van stabiele isotopen

Voor de analyse van juveniele Snoekbaars in Mei beschikten we niet over gegevens van leverweefsel en werden stabiele isotopengegevens van spierweefsel gebruikt. Bij de verkennende analyses bleek dat de juveniele Snoekbaarzen in mei weliswaar in de zone lagen die door de prooien gedefinieerd wordt, maar ook dat er grote verschillen bestonden in de $\delta^{15}\text{N}$ wat mogelijk wijst op individuele specialisatie in het dieet (Figuur 44). Voor de maand augustus konden we wel gegevens van leverweefsel gebruiken. De Snoekbaarzen lagen hier allemaal mooi centraal in de *mixing polygon* met een zeer gelijkend stabiele isotopensignaal, met uitzondering van één individu dat er ver buiten lag en dat daarom uit de analyse gelaten werd (Figuur 44).

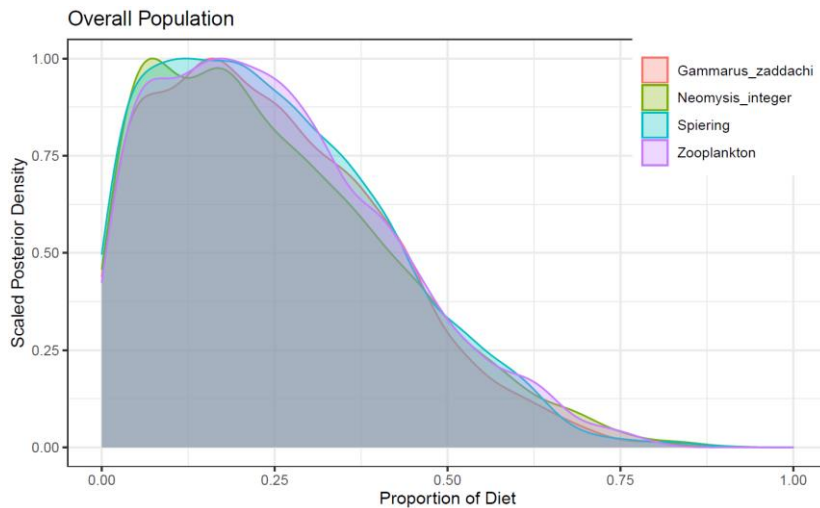


Figuur 44: *Mixing region plot* voor juveniele Snoekbaars in mei (links) en augustus (rechts) 2017 ter hoogte van de Notelaer (Bornem). Zie Tabel 8 voor de lijst van gebruikte potentiële resources. De zwarte punten zijn de consumers (Snoekbaars) en de witte kruisjes de gemiddelde waarden van de resources (potentiële voedselbronnen). De isoclines geven de probabileriteit per 0.1 sprong aan dat de consument binnen de *mixing polygon* valt (voor kleurenschaal: zie legende).

De gebruikte modellen in de MIXSiar analyses voor Snoekbaars in mei en augustus vertonen goede convergentie (Gelman-Rubin: 0 variabele >1.01; Geweke: gemiddeld 1 op 19 bij *chain length* van 100.000).

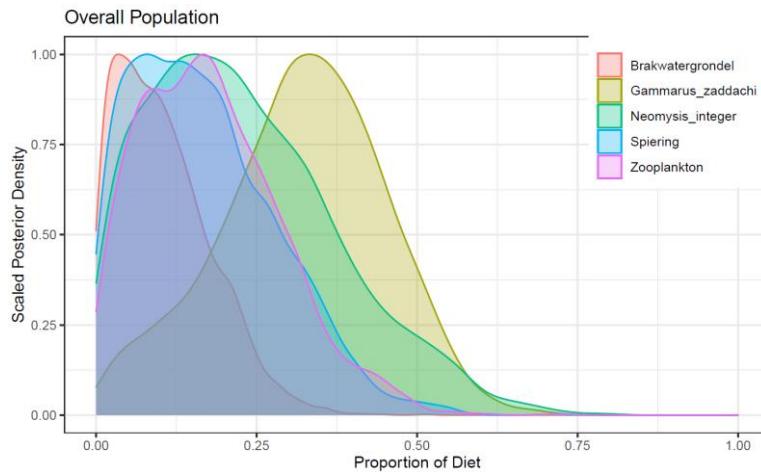
De resultaten van de dieetanalyses staan in Figuur 45 en Figuur 46. Voor de maand mei maakt het model geen onderscheid tussen de potentiële voedselbronnen. Alle potentiële voedselbronnen hebben een ongeveer gelijke waarschijnlijkheid om tot het dieet te behoren. Aangezien dit de uitgangssituatie is van het model, namelijk een dieetbijdrage van $1/n$ als prior voor elke prooi, wijst dit resultaat vaak op een niet informatief model. Zoals eerder gezegd verschilden de drie geanalyseerde Snoekbaarzen onderling heel sterk in het stabiele isotopensignaal, wat waarschijnlijk mee bijdraagt aan deze open uitkomst.





Figuur 45: Herschaalde waarschijnlijkheidsdistributies voor de proportionele bijdrage aan het dieet van juveniele Snoekbaars in mei 2017 voor elke resource (prooisort).

Voor de maand augustus gaf de analyse een waarschijnlijk dieet bestaande uit vooral *Gammarus zaddachi* (gemiddelde geschatte bijdrage 32%), *Neomysis integer* (22.8%), zoöplankton (17.9%) en Spiering (16.8%) (Figuur 46). De grote bijdrage van *G. zaddachi* lijkt vrij zeker, terwijl de andere soorten een vrij brede range aan waarschijnlijkheden van bijdrage vertonen. Wanneer we de potentiële prooien poule licht wijzigen (weglaten van een soort) dan wisselen *G. zaddachi* en *N. integer* vaak de rol van belangrijkste prooi, wat aangeeft dat het resultaat weinig stabiel is, maar dat wel *G. zaddachi* en *N. integer* vaak als de belangrijkste eruit komen.

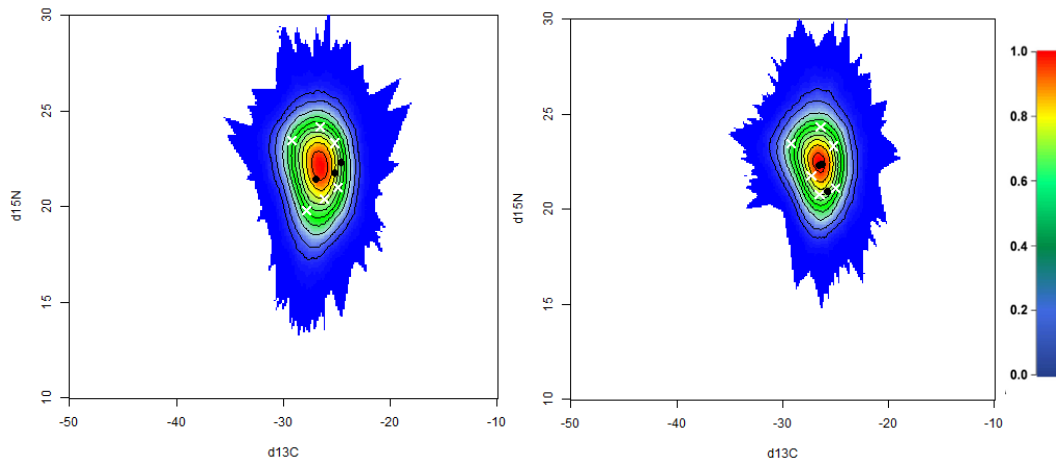


Figuur 46: Herschaalde waarschijnlijkheidsdistributies voor de proportionele bijdrage aan het dieet van juveniele Snoekbaars in augustus 2017 voor elke resource (prooisort).

4.9.4 Dieet volwassen Snoekbaars op basis van stabiele isotopen

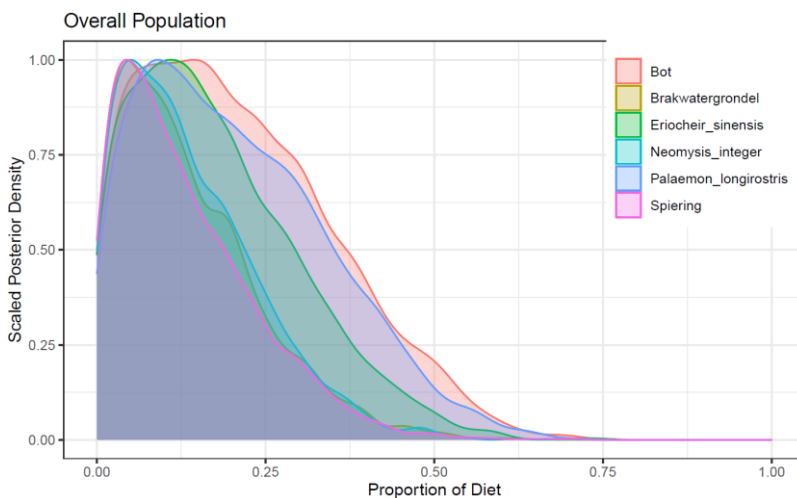
De analyses van volwassen Snoekbaars gebeurden aan de hand van gegevens voor leverweefsel. Voor zowel de maand mei als augustus liggen de Snoekbaarsen vrij centraal in de *mixing polygon*.





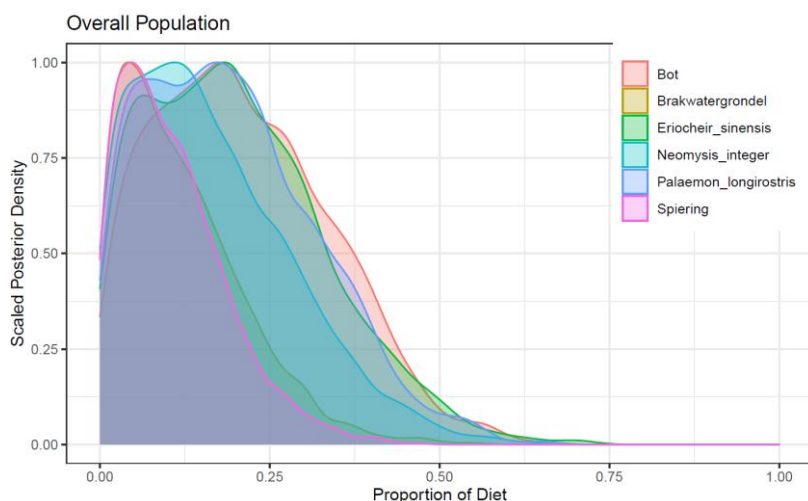
Figuur 47: *Mixing region plot* voor volwassen Snoekbaars in mei (links) en augustus (rechts) 2017 ter hoogte van de Notelaer (Bornem). Zie Tabel 9 voor de lijst van gebruikte potentiële resources. De zwarte punten zijn de *consumers* (Snoekbaars) en de witte kruisjes de gemiddelde waarden van de resources (potentiële voedselbronnen). De isoclines geven de probabiliteit per 0.1 sprong aan dat de consument binnen de *mixing polygon* valt (voor kleurenschaal: zie legende).

Zowel voor mei als voor augustus vinden we weinig onderscheidend vermogen tussen de potentiële prooisorten (Figuur 48, Figuur 49). Alle voorgestelde prooien maken dus mogelijk onderdeel uit van het dieet, maar door de vele mogelijke prooien en het relatief gelijkend isotopensignaal van een aantal soorten laat het statistisch model wellicht niet toe om hier onderscheid tussen te maken. Het resultaat verschilt weinig van de gebruikte priors voor dieetbijdrage ($1/n$) in het model, wat vaak erop wijst dat het model niet informatief is. Van Snoekbaars is wel ook geweten dat ze doorheen het seizoen vaak schakelt tussen verschillende prooisorten, wat kan bijdragen tot dit soort resultaat. Verder was 2017 een jaar zonder de voor het laatste decennium kenmerkende (super)abundantie van Spiering. Aangezien Snoekbaars bekend staat als een opportunistische predator lijkt het waarschijnlijk dat in “normale” jaren met veel Spiering deze prooi (veel) belangrijker wordt in het dieet. Wanneer dat niet het geval is, is het dieet mogelijk meer divers wat dan zou overeenstemmen met onze resultaten.



Figuur 48: Herschaalde waarschijnlijkheidsdistributies voor de proportionele bijdrage aan het dieet van grote Snoekbaars (>400mm) in mei 2017 voor elke resource (prooisort).





Figuur 49: Herschaalde waarschijnlijkheidsdistributies voor de proportionele bijdrage aan het dieet van grote Snoekbaars (>300mm) in augustus 2017 voor elke resource (prooisoot).

4.10 SPIERING (*Osmerus eperlanus*)

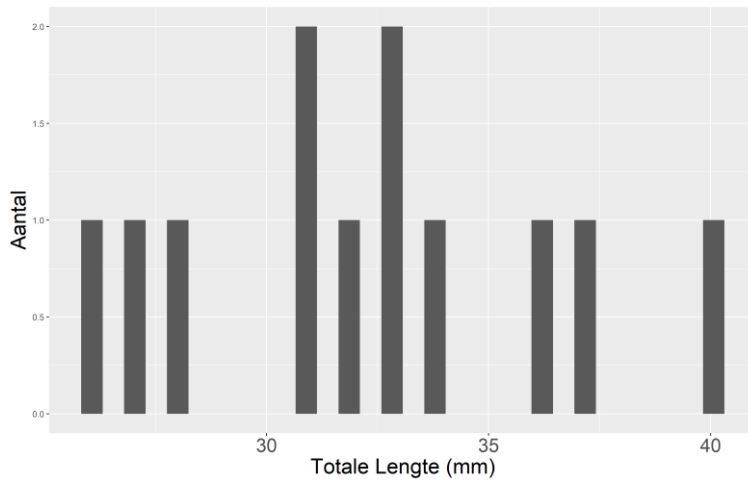
4.10.1 Ecologie van Spiering in de Zeeschelde

Spiering is een anadrome vissoort die als volwassen vis tegen de kust of nabij de monding van estuaria leeft, maar die estuaria opzweemt om zich voort te planten in snelstromende rivieren, vaak op zand of keien (<https://www.fishbase.se/>, Breine et al., 2019). De larven laten zich meevoeren tot in het estuarium waar ze opgroeien. Spiering is pas terug gevangen in de Zeeschelde in 2005 (en pas in 2009 in de zoete en oligohaliene zone) en pas vanaf 2011 is ze weer talrijk (Breine et al., 2019). In het laatste decennium was Spiering de talrijkste vissoort in de Zeeschelde op vrijwel alle locaties en doorheen het jaar, maar recent waren er enkele jaren met veel lagere aantallen. Spiering wordt veel meer dan andere vissoorten gevangen bij het ankerkuilen (Breine et al., 2021, zie verder Tabel 13). Het jaar 2017 was een jaar met relatief gezien weinig Spiering. De reden daarvoor is niet gekend.

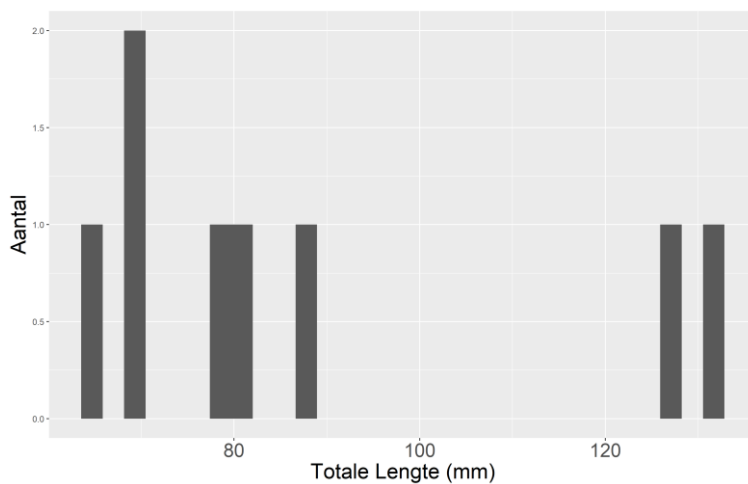
4.10.2 Kennis over het dieet toegepast op de Zeeschelde

Juveniele Spiering eet zoöplankton en kleine kreeftachtigen (Goździejewska et al., 2006; Breine et al., 2019). Grotere Spiering eet garnalen, aasgarnalen (Mysidae) en andere Crustaceeën (*Gammarus*, *Corophium*) en grote volwassen vissen (>15 cm) zijn piscivoor (*Pomatoschistus*, *Osmerus*, *Clupea*) maar eten ook garnalen (*Palaemon*) (<https://www.fishbase.se/>, Taal et al., 2014; Breine et al., 2019).

Spiering werd enkel in mei en augustus gevangen en met name tijdens de fuikencampagnes. In Mei werden alleen kleine juveniele Spiering gevangen <40mm (Figuur 50). In augustus werd vooral middelgrote Spiering gevangen (65-90mm) en 2 exemplaren van ongeveer 130 mm (Figuur 51).



Figuur 50: Histogram van de groottes van Spiering voor de maand mei 2017 (N=12).



Figuur 51: Histogram van de groottes van Spiering voor de maand augustus 2017 (N=8).

Voor de kleine Spiering in mei werd een potentiële prooienpoule opgesteld uit zoöplankton en *Neomysis integer*, aangevuld met alternatieve benthische prooien die zeer talrijk zijn in het systeem namelijk *Oligochaeta* en *Gammarus zaddachi*. Omdat Spiering waarschijnlijk vanaf maart in de Zeeschelde aanwezig is werd de periode waaruit prooien geselecteerd werden vastgesteld op maart tot mei. Voor de grotere Spiering in augustus werd dezelfde prooienpoule genomen, nog uitgebreid met *Apocorophium lacustre*. Omdat voor de grotere Spiering met leverweefsel gewerkt wordt; namen we een relatief korte periode om prooien te selecteren namelijk mei-juli.

Tabel 10: Lijst van de potentiële voedselbronnen en de gebruikte periode in de dieetanalyse voor Spiering in mei en augustus.

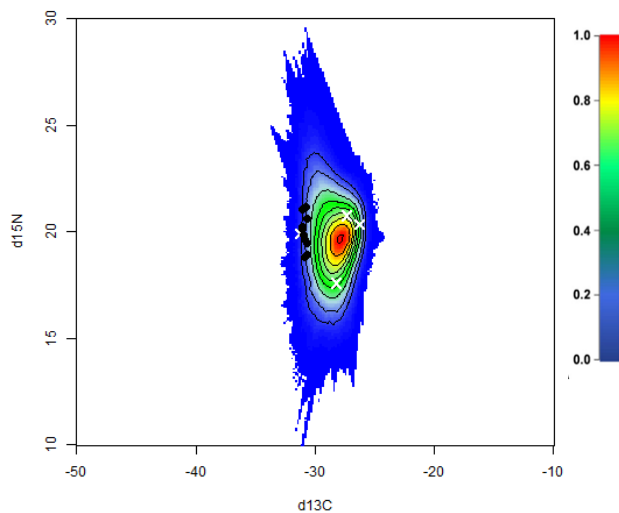
	Spiering Mei	Spiering Augustus
Voedseltype	Periode	
<i>Neomysis integer</i>	Maart-mei	Mei-juli



<i>Gammarus zaddachi</i>	Maart-mei	Mei-juli
Oligochaeta	Maart-mei	Mei-juli
<i>Corophium lacustre</i>	Maart-mei	Mei-juli
Zoöplankton	Maart-mei	Mei-juli

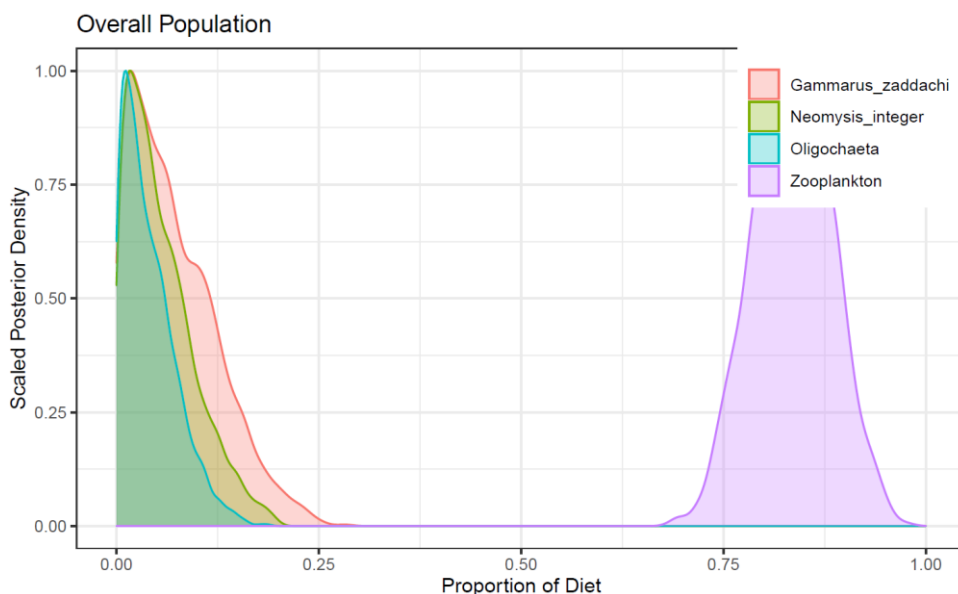
4.10.3 Dieet Spiering mei 2017 op basis van stabiele isotopen

Door de kleine grootte was het niet mogelijk om leverweefsel te isoleren voor de juveniele Spieringen waardoor de analyses op spierweefsel gebeurden. Alle kleine Spieringen in Mei 2017 hadden een zeer vergelijkbaar stabiele isotoopsignaal voor koolstof van ongeveer $\delta^{13}\text{C} = -31$, behalve 2 dieren met een veel meer aangerijkt signaal ($\delta^{13}\text{C} -27$ en -25). Deze dieren werden weggelaten uit de analyses. De geometrie van de *mixing region* voor Spiering in mei is vrij bijzonder met een zeer sterke bias naar één bepaalde voedselbron (Figuur 52). Wel liggen de consumenten nog steeds goed gepositioneerd om een dieetanalyse uit te voeren.



Figuur 52: *Mixing region plot* voor Spiering in mei 2017 en de potentiële resources *Gammarus zaddachi*, *Neomysis integer*, Oligochaeta en zoöplankton ter hoogte van de Notelaer (Bornem). De zwarte punten zijn de *consumers* (Spiering) en de witte kruisjes de gemiddelde waarden van de *resources* (potentiële voedselbronnen). De isoelines geven de probabieliteit per 0.1 sprong aan dat de consument binnen de *mixing polygon* valt (voor kleurschaal: zie legende).

Het gebruikte model in de MIXSiar analyse voor Spiering in mei vertoont goede convergentie (Gelman-Rubin: 1 variabele >1.01 ; Geweke: gemiddeld 1 op 19 bij *chain length* van 50.000).

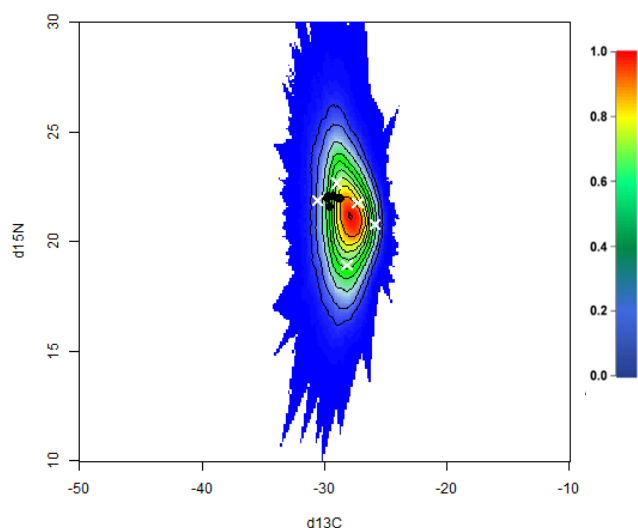


Figuur 53: Herschaalde waarschijnlijkheidsdistributies voor de proportionele bijdrage aan het dieet van Spiering in mei 2017 voor elke resource (prooi-soort).

De analyse toont aan dat het dieet van jonge Spiering in mei waarschijnlijk bijna uitsluitend uit zoöplankton bestaat (gemiddelde geschatte bijdrage 83.5%).

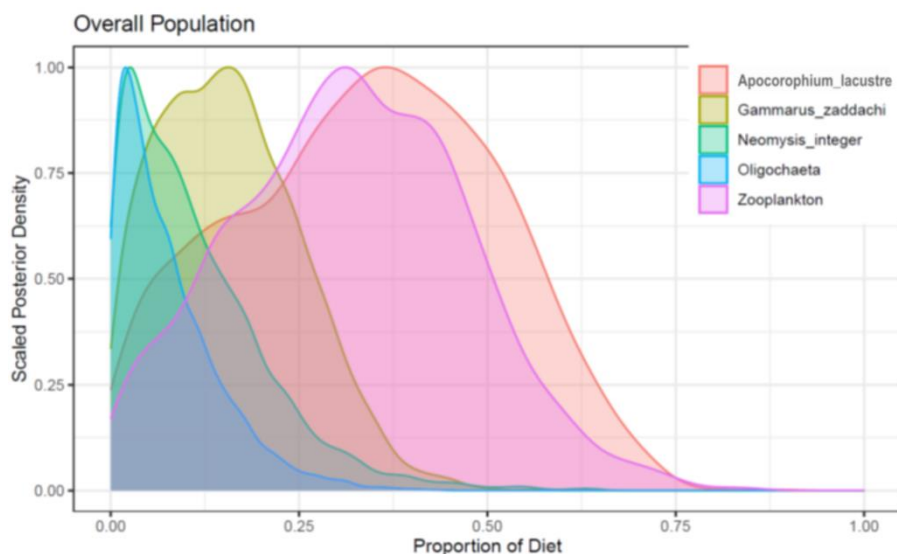
4.10.4 Dieet Spiering augustus 2017 op basis van stabiele isotopen

De twee grotere Spieringen (>120mm) hadden een merkkelijk lagere $\delta^{15}\text{N}$ dan de overige exemplaren. Omdat ze tot een grotere, enigszins disjuncte grootteklasse behoren, en omdat het stabiele isotopensignaal verschilt, zijn deze in de analyse weggelaten. De analyse gebeurde op basis van leverweefsel. De geometrie van de *mixing region* voor Spiering in augustus geeft aan dat onze voedselbronnen een geschikte basis vormen voor een dieetanalyse (Figuur 54).



Figuur 54: *Mixing region plot* voor Spiering in augustus 2017 en de potentiële resources *Gammarus zaddachi*, *Apocorophium lacustre*, *Neomysis integer*, *Oligochaeta* en zoöplankton ter hoogte van de Notelaer (Bornem). De zwarte punten zijn de consumers (Spiering) en de witte kruisjes de gemiddelde waarden van de resources (potentiële voedselbronnen). De isoclines

geven de probabiliteit per 0.1 sprong aan dat de consument binnen de *mixing polygon* valt (voor kleurenschaal: zie legende).



Figuur 55: Herschaalde waarschijnlijkheidsdistributies voor de proportionele bijdrage aan het dieet van Spiering <120mm in augustus 2017 voor elke resource (prooisort).

Het gebruikte model in de MIXSiar analyse voor Spiering in augustus vertoont goede convergentie (Gelman-Rubin: geen variabelen >1.01; Geweke: gemiddeld 0 op 19 bij *chain length* van 100.000).

De analyse toont aan dat het dieet waarschijnlijk voor het grootste deel uit *Apocorophium lacustre* (gemiddelde geschatte bijdrage 33.8%) en zoöplankton (31.7%) bestaat (Figuur 55). *Gammarus zaddachi* vult mogelijk het dieet aan (gemiddelde geschatte bijdrage 15.8%). Spieringen van deze grootteklasse maakten dus blijkbaar net de verschuiving in hun dieet van zoöplankton naar grotere invertebrate prooien. Mogelijk combineren ze dit nog steeds met zoöplankton, of gebeurde de omschakeling recent waardoor we in de weefsels nog sporen van de voormalige prooien vinden. Anekdotische analyses van magen van grote Spiering in de Zeeschelde toonden aan dat een groot aandeel kannibalistisch was en kleine Spiering in de maag had (mond. med. Jan Breine). Omdat wij weinig kleine Spiering vingen in augustus konden we dit niet verder onderzoeken.

4.11 ZEEBAARS (*Dicentrarchus labrax*)

4.11.1 Ecologie van Zeebaars in de Zeeschelde

Zeebaars is een bewoner van kustwateren en estuaria. Tijdens de zomer verplaatsen ze zich naar de kust en zwemmen estuaria en rivieren op; tijdens de winter gaan ze naar zee en zoeken dieper water op (<https://www.fishbase.se>). Zeebaars is een zogenaamde demersale vissoort, wat wil zeggen dat ze dicht bij de bodem leeft.

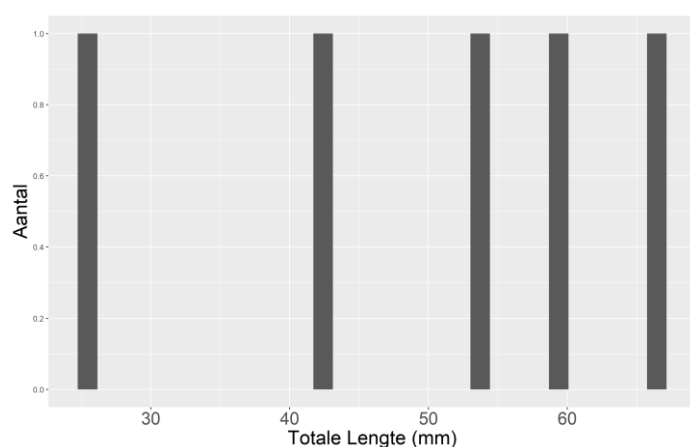
De Noordzee ligt aan de noordrand van het areaal van de soort. In de Zeeschelde wordt Zeebaars overheen de hele zoet-brak gradiënt gevangen, maar de aantallen zijn het grootst in de mesohaliene zone (Breine et al., 2019). In die mesohaliene zone zijn de aantallen het

grootste in de lente; in de andere zones (oligohalien en zoetwater) in de zomer. De Zeeschelde, met name de brakke zone, wordt aanzien als een kinderkamer voor de soort en er wordt inderdaad voornamelijk juveniele Zeebaars gevangen.

4.11.2 Kennis over het dieet van Zeebaars

Volwassen Zeebaars is een piscivoor die ook vaak op garnalen en slakken foerageert. Jonge Zeebaars foerageert op aasgarnalen (*Neomysis integer*), Amphipoda (*Orchestia*, *Gammarus*), Isopoda, zoöplankton (copepoden), insectenlarven en Polychaeta (Laffaille et al., 2001). Bij de Mont St. Michel foerageerde jonge zeebaars tijdens eb vrijwel uitsluitend op *Neomysis integer* en tijdens vloed bijna uitsluitend op *Orchestia gammarellus* (Laffaille et al., 2001). Alle andere proesoorten waren slechts een aanvulling op het dieet.

Voor deze studie vingen we Zeebaars enkel in augustus (N=5) met de fuiken. Het waren allemaal kleine eerstejaars dieren.



Figuur 56: Histogram van de groottes van Zeebaars voor de maand augustus 2017 (N=5).

We stelden een potentiële prooienpoule op bestaande uit zoöplankton, *Neomysis integer*, en *Gammarus zaddachi*. Oligochaeta zijn niet gekend als prooi voor Zeebaars, maar zijn een talrijke benthische prooi in de Zeeschelde en komen dus ook eventueel in aanmerking. We voeren daarom een analyse mét en zonder Oligochaeta uit (Tabel 11).

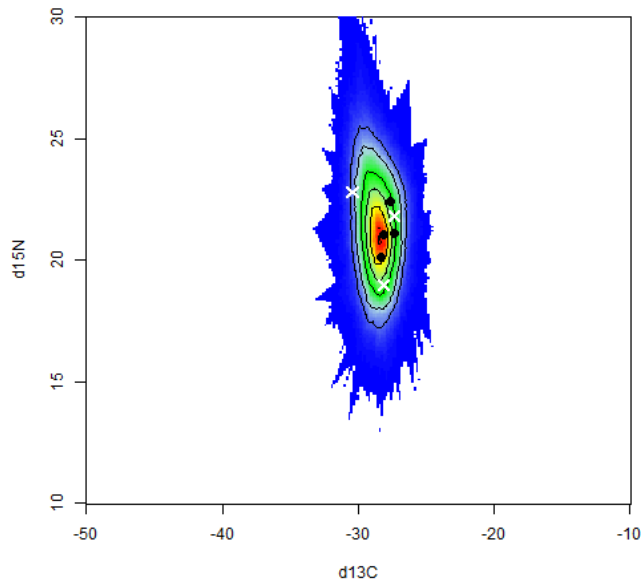
Tabel 11: Lijst van de potentiële voedselbronnen en de gebruikte periode in de dieetanalyse voor Zeebaars in augustus.

Voedseltype	Periode	Opmerking
<i>Neomysis integer</i>	Mei-juli	
<i>Gammarus zaddachi</i>	Mei-juli	
Oligochaeta	Mei-juli	Analyse met en zonder
Zoöplankton	Mei-juli	

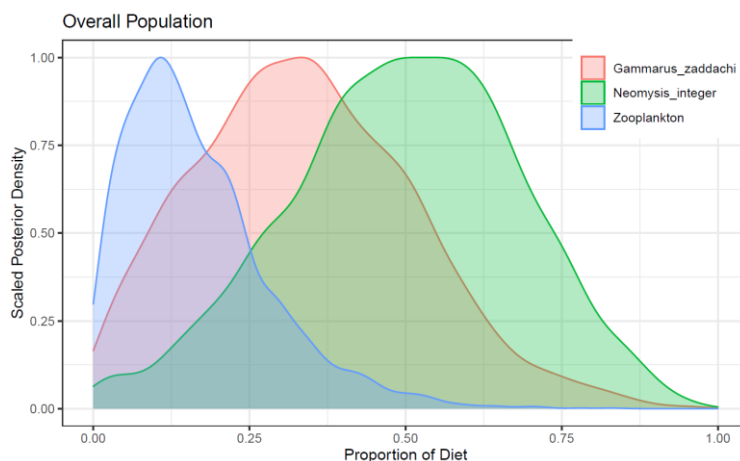


4.11.3 Dieet Zeebaars augustus 2017 op basis van stabiele isotopen

Voor alle juveniele Zeebaarzen (hoewel erg klein) is leverweefsel verkregen en geanalyseerd. Eén individu vertoont een veel meer aangerijkt $\delta^{13}\text{C}$ signaal. Aangezien we voor spierweefsel geen afwijkend signaal konden vaststellen vermoeden we dat dit een meetfout is en werden de gegevens van dit dier weggelaten. Wanneer we de *mixing polygon* bekijken (Figuur 57) dan zien we dat de Zeebaars in de goede zone ligt om een dieetanalyse te kunnen uitvoeren.



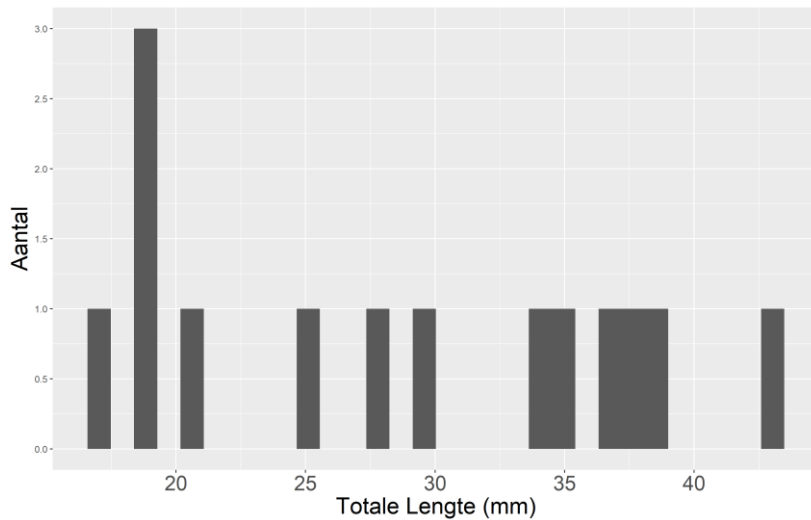
Figuur 57: *Mixing region plot* voor Zeebaars in augustus 2017 en de potentiële resources *Gammarus zaddachi*, zoöplankton en *Neomysis integer* ter hoogte van de Notelaer (Bornem). De zwarte punten zijn de *consumers* (Zeebaars) en de witte kruisjes de gemiddelde waarden van de *resources* (potentiële voedselbronnen). De isoclines geven de probabiteit per 0.1 sprong aan dat de consument binnen de *mixing polygon* valt (voor kleurenschaal: zie legende).



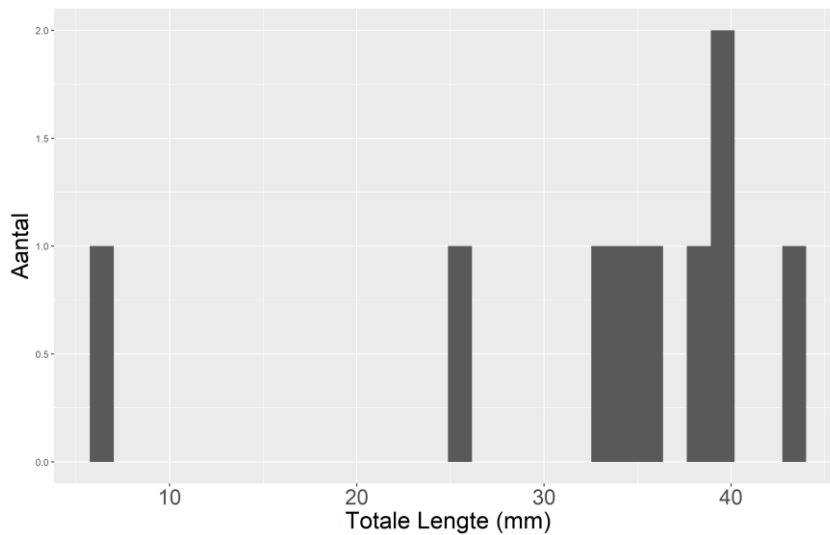
Figuur 58: Herschaalde waarschijnlijkheidsdistributies voor de proportionele bijdrage aan het dieet van Zeebaars in augustus 2017 voor elke resource (prooisort).

Het gebruikte model in de MIXSiar analyse voor Zeebaars in augustus vertoont goede convergentie (Gelman-Rubin: geen variabelen >1.01 ; Geweke: gemiddeld 0.7 op 19 bij *chain length* van 50.000).

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



Figuur 59: Histogram met de verdeling van de groottes van Chinese Wolhandkrab voor de maand mei 2017 (N=14).



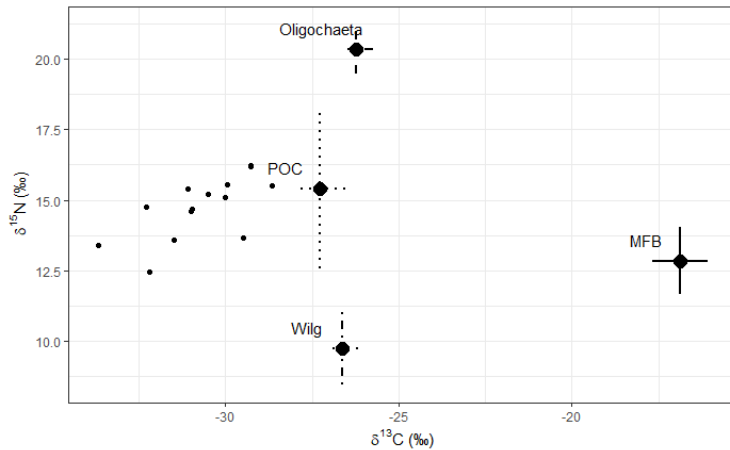
Figuur 60: Histogram met de verdeling van de groottes van Chinese Wolhandkrab voor de maand augustus 2017 (N=9).

Het samenstellen van een potentiële resources poule is niet evident bij de Chinese wolhandkrab. Een groot aantal resources komt in aanmerking. We selecteerden vrij algemene weinig mobiele macrobenthos (Oligochaeta), oeverplantensoorten die in de onderzochte periode aanwezig zijn, microfytobenthos, en het gesuspenseerd organisch materiaal (POC) dat de belangrijkste bron is van het sedimentend organisch materiaal.

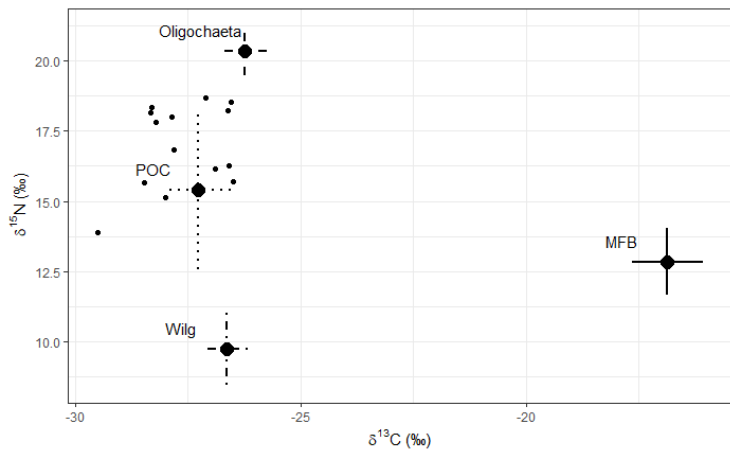
4.12.3 Dieet Chinese wolhandkrab 2017 op basis van stabiele isotopen

We beschikken voor Chinese wolhandkrab over weefselstalen van spier en hepatopancreas. Omwille van een opvallend patroon (zie verder) bekijken we hier beiden. Omdat we een groot verschil merkten tussen het stabiele isotopen signaal van mei en augustus werden gegevens van beide maanden apart bekeken.





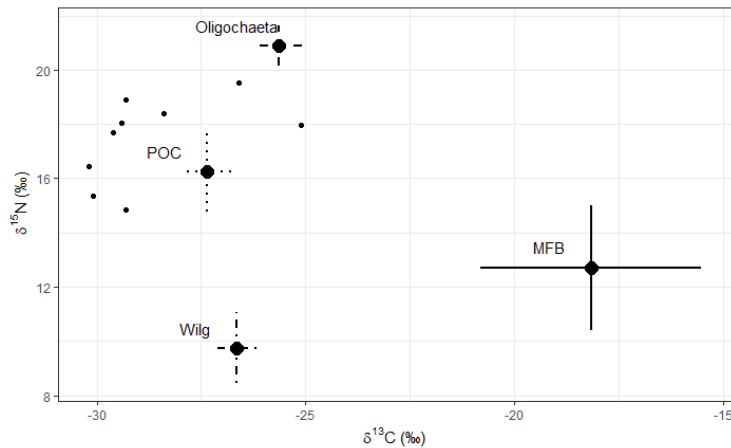
Figuur 61: Een isoplot voor $\delta^{13}\text{C}$ en $\delta^{15}\text{N}$ met de verschillende potentiële voedselbronnen (waarden gecorrigeerd voor TEFs), en de consumenten (Chinese wolhandkrab, gebaseerd op hepatopancreas weefsel, zwarte punten) voor mei.



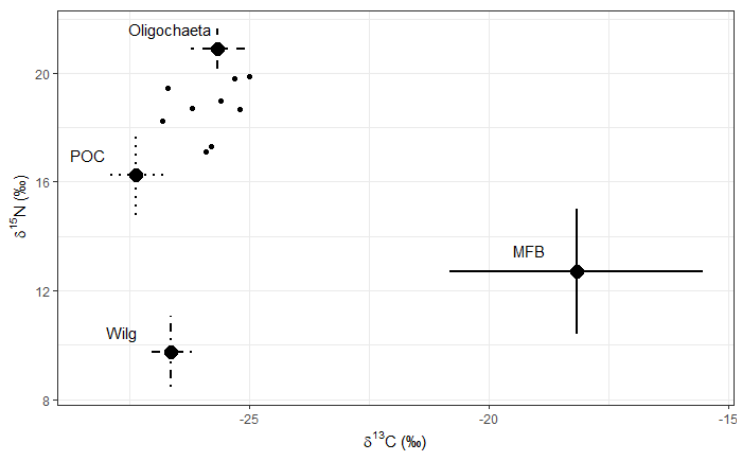
Figuur 62: Een isoplot voor $\delta^{13}\text{C}$ en $\delta^{15}\text{N}$ met de verschillende potentiële voedselbronnen (waarden gecorrigeerd voor TEFs), en de consumenten (Chinese wolhandkrab, gebaseerd op spierweefsel, zwarte punten) voor mei.

Wanneer we de gegevens voor mei bekijken (Figuur 61, Figuur 62) dan valt op dat voor zowel $\delta^{13}\text{C}$ als $\delta^{15}\text{N}$ er een verschil is tussen de weefseltypes van minstens 2 ‰. Hepatopancreas is opvallend minder aangerijkt voor $\delta^{13}\text{C}$ en voor $\delta^{15}\text{N}$. Voor augustus is er een vergelijkbaar verschil (Figuur 63, Figuur 64). In beide gevallen kan het stabiele isotopen signaal van hepatopancreas van Chinese wolhandkrab niet verklaard worden aan de hand van dat van de voorgestelde resources. Voor spierweefsel is dit wel mogelijk. Dat is erg opmerkelijk aangezien bij de Blauwe zwemkrab (*Callinectes sapidus*) aangetoond werd dat hepatopancreas een halfwaardetijd voor $\delta^{13}\text{C}$ had van 10 dagen, terwijl dat voor spierweefsel 39 dagen was (Llewellyn & Peyre, 2011). Het stabiele isotopen signaal van Chinese wolhandkrab is dus meer beginnen afwijken van de voorgestelde prooisorten in de periode net voor de vangst, in vergelijking met de voorgaande periode. Samen met het opvallende verschil ook bij $\delta^{15}\text{N}$ wijst dit er mogelijk op dat we belangrijke resources van de Chinese wolhandkrab missen. Het toevoegen van mobiele macrobenthossoorten (*Gammarus*, *Corophium*) aan het dieet helpt

niet om het signaal van Chinese wolhandkrab te verklaren (de punten blijven buiten de *mixing polygon*, niet getoond).



Figuur 63: Een isoplot voor $\delta^{13}\text{C}$ en $\delta^{15}\text{N}$ met de verschillende potentiële voedselbronnen (waarden gecorrigeerd voor TEFs), en de consumenten (Chinese wolhandkrab, gebaseerd op hepatopancreas weefsel, zwarte punten) voor augustus.



Figuur 64: Een isoplot voor $\delta^{13}\text{C}$ en $\delta^{15}\text{N}$ met de verschillende potentiële voedselbronnen (waarden gecorrigeerd voor TEFs), en de consumenten (Chinese wolhandkrab, gebaseerd op spierweefsel, zwarte punten) voor augustus.

Mogelijk hebben we geen goede gegevens van de detritus bronnen. Bij de afbraak van organisch materiaal kan het stabiele isotopensignalen ervan snel veranderen door selectieve opname door bacteriën en andere kleine micro-organismen (De Brabandere, 2005). Veel detritivoren foerageren bovendien in feite vooral op de biofilm van micro-organismen die het detritus omhult, maar het is erg moeilijk om het stabiele isotopensignaal van al deze verschillende onderdelen van het detritus en de detritus microgemeenschap te bepalen (Phillips et al., 2014). Een andere talrijke bron in het systeem die we niet bemonsterden is het wier (meestal *Vaucheria* sp.) op breuksteen (Van Ryckegem, 2008). Slikken in de Zeeschelde zijn voor 12% bedekt met breuksteen (cijfers 2008), en de proportie bedekt door breuksteen neemt sterk toe stroomopwaarts. We hebben echter geen stabiele isotoopgegevens van wier, zodat we niet kunnen inschatten of deze tot het dieet behoorde.

5 DISCUSSIE

Het dieet van estuariene vissen is geen onontgonnen terrein. Talrijke studies op basis van maaganalyses zijn gebeurd, waarvan ook enkele in de Zeeschelde. Toch is het niet altijd mogelijk om vanuit deze literatuur af te leiden wat vissen in de Zeeschelde eten. Met name in het zoete en oligohaliene deel van de Zeeschelde komen estuariene vissen samen voor met andere prooi-soorten dan in de brakwaterzone, waar bijna alle dieetstudies gebeurden. Enkele studies in de Zeeschelde zijn uitgevoerd in een periode waarin de prooigemeenschap sterk verschilde van de huidige prooigemeenschap, waardoor niet altijd duidelijk is of de gevonden relaties nu ook nog gelden. Ook wanneer een studie in de relevante context (vergelijkbare periode, vergelijkbare saliniteitszone,...) gebeurde, dan nog kunnen maaganalyses een afwijkend beeld geven van het dieet van vissen. Prooien zonder harde structuren zijn vaak ondervertegenwoordigd. Maaganalyses geven ook een momentopname: Zeebaars verzameld op dezelfde dag bij eb en vloed hadden een volledig verschillende prooimaaginhoud (Laffaille et al., 2001). Een dieetanalyse op basis van stabiele isotopen kan in veel van deze gevallen een oplossing bieden, omdat het precies kijkt naar hoeveel een prooi bijdraagt aan de groei en het metabolisme van een predator overheen een langere periode, en daardoor sterk complementaire informatie geeft over het dieet van vissen.

Onderzoek naar vispopulaties in estuaria aan de hand van stabiele isotopen kan een schat aan informatie over de ecologie en het dieet van vissen opleveren. De grote uitdaging is om patronen en relaties te herkennen in de stabiele isotopen gegevens, aangezien deze door tal van externe factoren mee beïnvloed worden. Het is daarom vrijwel onmogelijk om enkel op basis van de stabiele isotopen tot conclusies te komen over ecologie of dieet (zie 2.2). Minstens is er voorkennis nodig over mogelijke voedselbronnen van een soort en - voor een open systeem als het Schelde estuarium waarin vissen erg mobiel zijn - ook over bestaande gradiënten van $\delta^{13}\text{C}$ en $\delta^{15}\text{N}$ in het systeem, zowel in ruimte als tijd. Voor de Zeeschelde beschikken we over een heel uitgebreide dataset van stabiele isotopen van voedselbronnen en predatoren voor de zone rond het schor van de Notelaer (Bornem, bovendeeel van de oligohaliene zone) in 2017. Er is bij die studie gekozen voor een grote temporele resolutie van de gegevens, omdat het temporeel verloop van stabiele isotopen (vooral aan de basis van het voedselweb) groot kan zijn. Daarnaast is er in estuaria ook een sterke ruimtelijke gradiënt (met name voor $\delta^{13}\text{C}$), maar deze is vrij stabiel (schuift wellicht heen en weer met het zoutfront) en in grote lijnen vrij goed gekend. Door gebruik te maken van de kennis over de ruimtelijke estuariene stabiele isotopengradiënt én door kennis over het dieet, rechtstreeks of via analogieën tussen dieet op andere locaties, met andere prooi-soorten, naar lokaal voorkomende prooi-soorten toe te passen op de Zeeschelde, hebben we het temporeel verloop van stabiele isotopen vrij goed in beeld gebracht. Hierdoor waren we voor een aantal vissoorten in staat om een hypothese van het dieet in de Zeeschelde te bepalen. **Hoewel deze resultaten sterke indicaties zijn voor het dieet, blijft het erg wenselijk om verder onderzoek naar het dieet van vissen in de Zeeschelde te doen ter validatie.**

Ecologie: levenscyclus en migratiegedrag in de Zeeschelde

De gradiënt van $\delta^{13}\text{C}$ in estuaria is problematisch bij het bepalen van een dieet wanneer dit dieet vergaard werd overheen verschillende zones in een estuarium. In die gevallen kunnen we geen uitspraken doen over het dieet (vb. volwassen Fint, jonge Brasem). Anderzijds kan deze gradiënt ook slim aangewend worden om inzicht te krijgen in hoe vissoorten gebruik hebben

gemaakt van de verschillende delen van het estuarium voorafgaand aan hun verblijf aan de Notelaer. Wanneer het $\delta^{13}\text{C}$ signaal van een vis sterk aangerijkt (bij een meer brakke of mariene oorsprong) of sterk verarmd (oorsprong zoet water, bovenstroomse rivieren of verbonden stilstaande wateren) is ten opzichte van de lokale prooiengemeenschap, wijst dit op een (recente) oorsprong van elders. Heel informatief is ook de vergelijking tussen leverweefsel en spierweefsel: doordat de eerste een hogere metabolische activiteit heeft en daardoor een snellere halfwaardetijd van stabiele isotopen, zal deze al meer aangepast zijn aan het lokale dieet terwijl het signaal van spierweefsel nog meer het voorafgaande dieet weerspiegelt. Het verschil tussen beiden geeft dus zowel een bewijs van migratie als een indicatie van de oorsprong. Op deze manier konden we voor de door ons bestudeerde vissoorten hun oorsprong en migratiegedrag nagaan. Een overzicht van deze conclusies staat in Tabel 12.

Tabel 12: Overzicht van enkele vissoorten gevangen aan de Notelaer in 2017 en het gebied waar ze volgens hun stabiele isotopen signaal (recent) van afkomstig zijn. Haring in mei vertoonde een grote gradiënt van individuen die al wel tot nog helemaal niet lokaal aangepast waren en wordt daarom tussen haakjes weergegeven.

Bovenstrooms	De Notelaer	Benedenstrooms
		Driedoornige stekelbaars
		Dunlipharder
	(Haring mei?)	Haring
	Fint (0-jaarklasse)	Fint (Volwassen)
	Paling	
	Bot	
	Snoekbaars (0-jaarklasse en volwassen)	
	Spiering (0-jaarklasse, volwassen)	
Brasem (0-jaarklasse)	Brasem (>300mm)	
Vetje		

Een aantal van onze ecologische bevindingen was gekend voor deze vissoorten, maar werd nog niet eerder bevestigd voor de Zeeschelde. Zo zien we dat Brasem vooral hogerop in het zoete deel van het estuarium reproduceert en opgroeit tot grootteklasse <100 mm, wellicht vooral in de luwere zones zoals ontpolderingen, GGG en andere verbonden (semi-)stilstaande wateren, waarna ze waarschijnlijk (ook) meer stroomafwaarts in het estuarium zelf verder opgroeien op een dieet van wellicht voornamelijk vlokreeften (*Gammarus zaddachi*). We leren ook dat de Haring - die soms in vrij grote aantallen in de oligohaliene Zeeschelde gevangen wordt – tot en met einde mei vooral opgroeit in meer stroomafwaartse delen van de Zeeschelde. Een deel van de gevangen Haring in mei had wel al een stabiele isotopen signaal dat schijnbaar meer in overeenstemming was met de lokale voedselbronnen (wellicht het lokaal zoöplankton) en misschien zullen zij na enkele weken wel *in sync* zijn met de lokale prooien, maar de Haringen

gevangen in augustus waren wel opnieuw dieren die in de brakke zone opgroeiden. We konden dus niet aantonen of de oligohaliene zone een vaste opgroeiplaats is van Haring, of dat ze enkel efemeer gebruikt wordt. Ook heel sprekend is het verschil tussen jonge Fint en adulte Fint. Onze resultaten zijn in lijn met de literatuur dat volwassen Fint een mariene soort is die wellicht niet eet tijdens zijn trektocht naar zoete en oligohaliene delen van het estuarium (en dus zijn marien stabiele isotopensignaal behoudt), maar dat de jonge Finten wel lokaal opgroeien op basis van voedselbronnen in de omgeving van de onderzochte zone. De driedoornige stekelbaarzen die gevangen werden behoren allemaal duidelijk tot een anadrome populatie aangezien zij bij de vangst aan de Notelaer een stabiele isotopen signaal vertoonden dat typisch is voor de brakke zone.

Onze analyse toonde daarmee aan dat de lokale visgemeenschap, dit wil zeggen de vissen die leven of opgroeien van voedselbronnen in de omgeving van de Notelaer, in hoofdzaak (minstens) bestaat uit jonge Bot, volwassen Brasem, middelgrote en grote Paling, jonge Spiering en zowel jonge als volwassen Snoekbaars. De andere soorten zijn toevallige of tijdelijke passanten, die slechts voor geen of enkel een klein deel van hun levenscyclus echt afhankelijk zijn van dit deel van de Zeeschelde. Helemaal zeker kunnen we echter niet zijn, omdat het even duurt vooraleer het stabiele isotopensignaal van deze vissen aangepast is aan hun lokaal dieet. Om een definitief onderscheid te kunnen maken tussen toevallige zwervers (of zeer kortstondige residenten) en soorten die tot in de onderzoekszone migreren en er dan echt opgroeien, kan een hogere temporele resolutie aan stalen van een vissoort soelaas bieden, zodat de geleidelijke aanpassing kan aangetoond worden. In het geval soorten echt lokaal opgroeien zal er immers een duidelijke verandering (aanpassing van de $\delta^{13}\text{C}$) overheen de tijd optreden.

Voedselecolgie: inzicht in trofische relaties

Het bestudeerde deel van de Zeeschelde was lange tijd een visloze zone in de Zeeschelde door de hoge organische lading van het water (afvalwaterlozingen) die tot een zuurstofarme of zuurstofloze toestand leidde. Pas na 2007 is de toestand gekeerd, keerde ook vis massaal terug naar dit gebied en werden nieuwe voedselrelaties gevormd met de aanwezige bodemdieren (benthisch en epibenthisch) en eveneens nieuwe planktonische gemeenschap. In dit nieuw ontstane voedselweb waren de voedselrelaties niet gekend, wat mede aanleiding was voor dit onderzoek. In deze studie konden we voor 9 vissoorten, die samen het grootste deel van de aantallen en biomassa van vis uitmaken in de Zeeschelde, de belangrijkste waarschijnlijke prooien identificeren. Nu we de schakels in een aantal voedselketens kennen, krijgen we een veel beter inzicht in ecologische oorzaak-effect relaties. Een abstractie van de belangrijkste relaties is samengevat in Figuur 65.

Voor de meeste van de bestudeerde vissoorten bestonden reeds dieetstudies, soms zelfs van studies in de Zeeschelde (e.g. Maes et al., 2003). Voor de meeste estuariene soorten, anadrome vissoorten of mariene migranten is het dieet echter beschreven voor brakke delen van het estuarium, terwijl ze in de Zeeschelde sinds de verbeterde waterkwaliteit ook massaal in het zoete deel van het estuarium voorkomen, met andere prooissoorten. Het dieet van veel zoetwatervissoorten is dan weer beschreven uit stilstaande wateren zoals vijvers en meren, maar niet uit een estuariene omgeving. Daarom kan het dieet dat we hier beschrijven in nogal wat gevallen afwijken van wat in de literatuur beschreven staat, en geeft het een veel juistere kijk op de lokale trofische relaties. Een opvallende vaststelling is dat over de hele benthische visgemeenschap gezien, de belangrijkste voedselbron voor vis *Gammarus zaddachi* was, en



niet Oligochaeta, zoals misschien kon verwacht worden (zie verder). Overigens geeft dit een verklaring voor de ogenschijnlijke “overbegrazing” in de Zeeschelde die in de eerdere evaluaties van het Schelde estuarium vastgesteld werd (Barneveld et al., 2018), en waarbij de verhouding secundaire versus primaire consumenten soms tot 0.75 opliep (richtgetal 0.1, marge tot 0.25). Anderzijds is dit in overeenstemming met Attrill (1998) die aangeeft dat voor het zoete deel van de Thames de meerderheid van de vissoorten er zich voeden met *Gammarus*. Ten slotte nog deze belangrijke opmerking: de meeste vissoorten voeden zich opportunistisch en hun voedselkeuze is dus afhankelijk van de beschikbaarheid van prooien (Gerking, 1994). De voorgestelde dieethypotheses zijn enkel geldig onder de huidige densiteiten van de prooien. Indien deze om een of andere reden zouden veranderen, is de kans groot dat ook het dieet van de vissen zal veranderen. Wel is het belangrijk om te beseffen dat vissen doorgaans voor de meest energie-efficiënte prooi zullen gaan. Overschakelen naar een alternatieve prooi komt dus vaak met een kost, onder de vorm van verminderde groei en overleving (Taal et al., 2014).

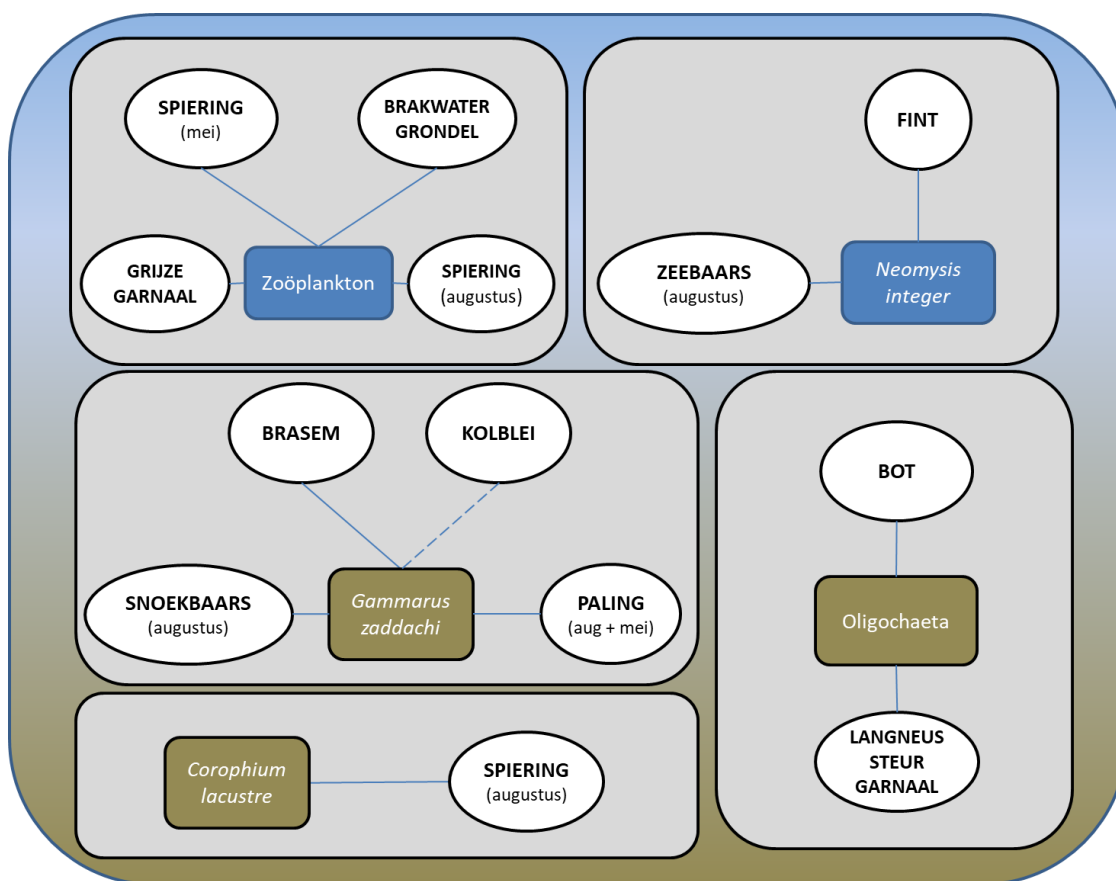
Voedselecolgie: nieuwe inzichten voor draagkracht in de Zeeschelde

Op ecosysteemniveau stelt zich de belangrijke vraag wat precies de draagkracht bepaalt van de visgemeenschap in dit deel van de Schelde, en bij uitbreiding het gehele ecosysteem. In de Westerschelde is er een nauwe relatie tussen primaire productie en plankton (aasgarnalen, klein zoöplankton) en tussen primaire productie en de macrobenthische biomassadichtheid (voornamelijk schelpdieren, Barneveld et al., 2018). Dit planktonische en benthische deel van het voedselweb zijn bepalend voor de aantallen vogels, vissen en zeezoogdieren (Maris et al., 2014). Beiden worden ze in grote mate aangestuurd door de primaire productie: primaire productie is dus (kort door de bocht) een maat voor de draagkracht van vissen, vogels en zeezoogdieren in de Westerschelde en de verhouding tussen macrobenthische biomassadichtheid en primaire productie wordt er gebruikt om de toestand te evalueren.

In de Zeeschelde werkt het ecosysteem net iets anders. Het belangrijkste verschil is dat de input van detritus (relatief ten opzichte van de watermassa) veel hoger is en relatief belangrijker voor het voedselweb. De macrozoöbenthos biomassa wordt dan ook maar deels bepaald door lokale primaire productie, maar vooral ook door allochtoon detritus afkomstig van oevers, lozingen en zijrivieren. Stroomopwaarts van de brakke zone in de Zeeschelde ontbreken *filter feeders* grotendeels (vb. schelpdieren) zodat het relatieve belang van primaire productie (in de waterkolom) voor het benthos er klein is (Van Ryckegem & Soors, 2018). Omwille van die complexe aansturing van macrobenthos biomassa werd er voor de systeemevaluatie modelmatig een vast criterium ter waarde van 30 ton droge stof benthos berekend als maatstaf voor een gezond Zeeschelde ecosysteem (Holzhauer et al., 2011; Maris et al., 2014).

Wanneer we de voedselrelaties bekijken die wij in deze en een voorgaande studie (Van de Meutter et al. 2020a) vonden voor de visgemeenschap (Figuur 65) dan zien we dat 4 vissoorten hoofdzakelijk afhankelijk zijn van het planktonisch deel van het voedselweb, dat in hoofdzaak op primaire algenproductie gebaseerd is (Brakwatergrondel, Spiering, Fint en Snoekbaars), en 5 soorten hoofdzakelijk van macrobenthos (Brasem, Bot, Paling, Snoekbaars, grotere Spiering). Bij die benthische soorten hoort wellicht ook nog een zesde soort Kolblei, maar de resultaten waren niet conclusief. Vooral de wat grotere planktonische soorten hadden vaak belangrijke bijkomende prooien in het ander deel van het voedselweb (en zijn dus gedeeltelijk benthisch).





Figuur 65: Belangrijkste waarschijnlijke voedselrelaties van vis en garnalen in de Zeeschelde bij Bornem in 2017 op basis van stabiele isotopenonderzoek. De kleurschakering geeft weer dat de prooien eerder tot het detritus voedselweb behoren (bruin) of tot het primaire (algen)productie voedselweb (blauw). Blankvoorn voedt zich waarschijnlijk vooral rechtstreeks met detritus of benthische algen en wordt hier niet getoond. De resultaten van eerder onderzoek met dezelfde dataset zijn toegevoegd (Van de Meutter et al. ongepubliceerd). Een streepjeslijn duidt aan dat de relatie onzeker is.

INBO voert jaarlijks een uitgebreide monitoring uit van alle ecotopen in de Zeeschelde met als doel de macrobenthosbiomassa te bepalen. Daaruit blijkt dat de totale biomassa macrobenthos in de Zeeschelde de laatste jaren jaarlijks schommelt rond de vooropgestelde grenswaarde van 30 ton droge stof (Van Ryckegem et al., 2020). Op het eerste zicht lijkt deze tweede groep vissoorten dus te teren op de draagkracht uitgaande van deze 30 ton macrobenthos biomassa op systeemniveau. Wanneer we echter gaan kijken naar de samenstelling van het verzamelde macrobenthos, dan zien we dat voor de oligohaliene en zoete Zeeschelde de biomassa voor 80% uit Oligochaeta bestaat. Bij onze vissoorten was er echter slechts één soort die als belangrijkste voedselbron Oligochaeta had (Bot; eerder onderzoek toonde aan dat ook de langneussteurgarnaal *Palaemon longirostris* vooral Oligochaeta eet). Vele andere benthische vissoorten hadden als voornaamste voedselbron *Gammarus zaddachi*. Dit is een interessante vaststelling, aangezien de jaarlijkse benthos staalnames op de Zeeschelde slikken (intertidaal) in 2017 geen enkele *Gammarus* opleverden.

De conclusie is dus dat de macrobenthos biomassa die nu jaarlijks bepaald wordt door INBO slechts voor een beperkt deel van de (benthische) visgemeenschap de draagkracht definieert. Deze soorten teren niet op endobenthos dat in het sediment leeft (zoals Oligochaeta, *Corophium*, *Apocorophium*), maar op deels epibenthische soorten zoals *Gammarus*

vlokreeften. Van *Gammarus zaddachi* is bekend dat ze van terrestrisch detritus leeft (Cummins & Klug, 1979), maar dit was in de bovenloop van rivieren. Als we onze eigen data van stabiele isotopen bekijken, dan zien we dat *G. zaddachi* tijdens de zomermaanden een duidelijke aanrijking in $\delta^{15}\text{N}$ vertoont, weliswaar veel minder uitgesproken dan bij de planktonische soorten wat kan wijzen op een gemengd dieet waar fytoplankton deel vanuit maakt. Maar ook zien we dat ze een armer $\delta^{13}\text{C}$ vertoont dan POC (inclusief fytoplankton) en veel armer dan microfytobenthos. Dit kan opnieuw erop wijzen dat *G. zaddachi* voor een deel leeft van afgestorven fytoplankton detritus, maar dat er wellicht nog andere (detritus)bronnen belangrijk zijn die we niet precies in beeld hebben. Op basis van stabiele isotopen lijkt het dieet van *Gammarus* overigens bijzonder sterk op dat van de Wolhandkrab, ook een gekend detritivoor. Alleszins is de conclusie dat een zeer belangrijk deel van het visvoedselweb op detritus gebaseerd is.

Een aangepaste staalnamestrategie?

In Holzhauser et al. (2011) en Maris et al. (2014) wordt de kritische grens van 30 ton droge stof macrobenthos in de slikken van de Zeeschelde expliciet gelinkt aan de draagkracht van het systeem, maar er wordt niet vermeld voor welke hogere trofische niveaus. Wanneer we echter een maat zouden willen voor de draagkracht van de visgemeenschap in de zoete en oligohaliene Zeeschelde, dan is de huidige strategie onvoldoende en is er een bijkomende staalname nodig die de *Gammarus* densiteiten goed in beeld brengt. De vraag is waar de grote aantallen *Gammarus* verblijven. Onderzoek met kleine amfibiefuiken op het slik van de Notelaer in 2017 (Van de Meutter et al., 2019b, 2019a) toonde aan dat *Gammarus* tijdens hoog tij de slikken bevolkt. De vraag blijft waar ze bij laag tij zijn en hoe ze best te bemonsteren. In het deel subtidale benthos stalen in de Zeeschelde als onderdeel van de jaarlijkse monitoring is in 2017 voor de hele Zeeschelde één *Gammarus zaddachi* gevangen. De staalname methode betreft het steken met een steekbuis in substraat opgehaald met een *box-corer*, of rechtstreeks steken met een verlengde steker in ondiepe zones. Of de densiteiten zijn laag, of de gebruikte methode is weinig geschikt voor *Gammarus*. Wel worden vrij grote aantallen (tientallen tot soms 1000-en) *Gammarus* bemonsterd bij de hyperbenthos staalnames door een sleep bij laag water met een bongo-net (gesampled volume 40m²). De gevangen aantallen zijn echter zeer variabel, wat waarschijnlijk samen hangt met de mate waarin het bongo net tegen de bodem sleept, zodat dit geen betrouwbare meting van densiteiten is. Bovendien houden *Gammarus* soorten van structuur op de waterbodembodem, en zijn ze mogelijk ook in grote aantallen in breuksteengebieden te vinden, waar helemaal niet gesampled wordt. Dit bleek onder andere bij het onderzoek naar densiteiten van Driehoeksmossels (Van Ryckegem & Soors, 2018). Goede schattingen van totale aantallen en biomassa van aanwezige *Gammarus* met de huidige methodes liggen dus niet voor de hand.

Nood aan biomassa- en consumptieschattingen van vis in de Zeeschelde

Omgekeerd zou het wel mogelijk moeten zijn om de jaarlijkse totale consumptie van *Gammarus* te schatten vanuit de biomassa en groei van de vispopulatie. Deze omgekeerde werkwijze kan een waardevol richtinggevend getal opleveren om schattingen van *Gammarus* systeembiomassa aan te toetsen. In de Zeeschelde wordt de vispopulatie drie maal per jaar op 6 locaties (waaronder ter hoogte van ons onderzoeksgebied de Notelaer) gemonitord met een set dubbele schietfuiken die onderaan het slik staan. Daarnaast wordt er in de vaargeul gevangen door middel van ankerkuilen. Een net wordt dwars op de stroomrichting gehangen



vanuit een stationaire boot tijdens een eb-vloed cyclus. Bij het keren wordt het net geleegd zodat een visvangst voor elke stroomrichting verkregen wordt. De resultaten in relatieve biomassa (%) voor beide methodes (fuik, ankerkuilen) in 2017 ter hoogte van de Notelaer staan in Tabel 13.

Wat meteen opvalt is dat beide methodes een heel andere vangst opleveren. Ankerkuilen ter hoogte van de vaargeul levert zowel in de lente als de zomer grotendeels Spiering op. De fuiken onderaan het slik geven een diversere vangst met veel karperachtigen en Paling. Er in het kader van EMSE al pogingen ondernomen om vanuit deze vangstmethodes tot een schatting te komen van visdensiteiten of visbiomassa op systeemniveau in de Zeeschelde (Maris et al., 2014) . Indien we de productiviteit en draagkracht van de Zeeschelde in kaart willen brengen moet deze oefening verder gezet worden met aandacht voor validatie en optimalisatie.

Tabel 13: Overzicht van procentuele bijdrage van vissoorten aan de biomassa van visvangsten ter hoogte van de Notelaer in voorjaar en zomer 2017. Vangsten met dubbele schietfuiken en ankerkuilen worden apart weergegeven. Gegevens afkomstig uit Breine et al. (2018a) en Breine et al. (2018b).

Soort	Voorjaar		Zomer	
	Fuik	Ankerkuil	Fuik	Ankerkuil
Blankvoorn	7			
Brakwatergrondel				7
Brasem	21		27	
Europese meerval			19	
Giebel	15		5	
Kolblei	18			
Paling			32	
Snoekbaars	6		14	5
Spiering	23	86.4		83.7
Rest	10	14	3	4

Bevestiging nodig

Het bepalen van het dieet aan de hand van stabiele isotopen betekende een doorbraak in het onderzoek naar trofische relaties. Op deze manier wordt een geïntegreerd beeld van het dieet en het belang van de verschillende prooisoorten verkregen, terwijl maaganalyses een momentopname zijn en niet alle prooien even goed teruggevonden worden in magen (Amundsen & Sánchez-Hernández, 2019). Toch zijn er ook belangrijke beperkingen aan de methode. Het signaal van de stabiele isotopen in prooien is onderhevig aan temporele en spatiale variatie, maar het kan lang duren vooraleer een predator het signaal van zijn prooi



overneemt, zodat er een *mismatch* ontstaat. Een dieetanalyse op basis van stabiele isotopen kan ook alleen maar bekomen worden wanneer prooien onderling voldoende verschillen en vooral ook wanneer we een juiste potentiële prooienpoule samenstellen. Dit wil zeggen dat we geen prooien mogen vergeten in het statistisch model, maar ook niet teveel prooien in het model toevoegen die niet op het gerealiseerde menu van de soort staan, want in beide gevallen is er een grote kans dat het model een verkeerde dieetinschatting maakt. Hoewel we geprobeerd hebben in dit rapport om zoveel mogelijk te anticiperen op al deze valkuilen, zijn de voorgestelde diëten afgeleide hypotheses en geen zekerheden. Voor een aantal soorten waren we niet in staat om het dieet te bepalen, of blijft het onduidelijk welke prooien in mindere mate onderdeel zijn van het dieet. Dat we voorlopig weinig gevallen van piscivorie of predatie op garnaalachtigen konden ontdekken heeft mogelijk daarmee te maken (bv. we hebben geen dieet voor grote Snoekbaars). Daarom is het sterk aangeraden om met gericht onderzoek via maaganalyses de resultaten in deze studie te onderbouwen.



6 REFERENTIES

- Aarnio, K., E. Bonsdorff, & N. Rosenback, 1996. Food and feeding habits of juvenile flounder platichthys flesus (L.), and turbot Scophthalmus maximus L. In the Aland archipelago, northern Baltic Sea. *Journal of Sea Research* 36: 311–320.
- Amundsen, P. A., & J. Sánchez-Hernández, 2019. Feeding studies take guts – critical review and recommendations of methods for stomach contents analysis in fish. *Journal of Fish Biology* 95: 1364–1373.
- Anseeuw, D., 2011. Onderzoek en vergelijking van enkele (invasieve) kenmerken van blauwbandgrondel *Pseudorasbora parva* (Temminck & Schlegel , 1846) voor twee populaties uit rivieren en twee uit stilstaande wateren in Vlaanderen. INBO.R.2011.41. Roeselare.
- Aprahamian, M. W., J. L. Baglinière, M. R. Sabatié, P. Alexandrino, R. Thiel, & C. D. Aprahamian, 2003. Biology, status, and conservation of the anadromous Atlantic twaite shad *Alosa fallax fallax*. *American Fisheries Society Symposium* 2003: 103–124.
- Attrill, M. J., 1998. *A Rehabilitated Estuarine Ecosystems: the Environment and Ecology of the Thames Estuary*. Kluwer, Dordrecht.
- Balik, I., H. Çubuk, B. Karasahin, R. Özkök, R. Uysal, & A. Alp, 2006. Food and Feeding Habits of the Pikeperch , Sander *luciperca* (Linnaeus , 1758), Population from Lake Egirdir (Turkey). *Turkish Journal of Zoology* 30: 19–26.
- Barneveld, H. J., R. P. Nicolai, T. J. Boudewijn, J. W. de Jong, K. Didderen, R. J. W. van de Haterd, I. Van De Moortel, & C. Velez, 2018. Evaluatierapport. T2015 rapportage Schelde estuarium. .
- Begon, M., C. R. Townsend, & J. L. Harper, 2005. *Ecology: from individuals to ecosystems*. Blackwell Pub, Malden.
- Bouchereau, J. L., C. Marques, P. Pereira, O. Guelorget, S. M. Lourié, & Y. Vergne, 2009. Feeding behaviour of *Anguilla anguilla* and trophic resources in the Ingril Lagoon (Mediterranean, France). *Cahiers de Biologie Marine* 50: 319–332.
- Boulidard, C., 2014. Comparison of two fishing techniques to analyse fish stomachs contents. Co-habilité entre l’Université des Sciences et Technologies de Lille (Lille 1) et l’Université du Littoral Côte d’Opale (ULCO) Année.
- Breine, J., A. De Bruyn, L. Galle, I. Lambeens, Y. Maes, T. Terrie, J. Breine, A. De Bruyn, L. Galle, I. Lambeens, Y. Maes, T. Terrie, G. Van Thuyne, & W. Mertens, 2020. Visbestandopnames in sigmagebieden (2020). Eindrapport. Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek 2021 (2). Brussel.
- Breine, J., A. De Bruyn, L. Galle, I. Lambeens, Y. Maes, & G. Van Thuyne, 2018a. Monitoring van het visbestand in het Zeeschelde-estuarium Viscampagnes 2017. Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek 2018 (40). Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, Brussels.
- Breine, J., A. De Bruyn, L. Galle, I. Lambeens, J. Maes, I. Pauwels, & G. Van Thuyne, 2018b. Monitoring van de visgemeenschap in het Zeeschelde-estuarium: Ankerkuilcampagnes 2017.

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

Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, 2018 (3). Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, Brussel. .

Breine, J., A. De Bruyn, L. Galle, I. Lambeens, Y. Maes, T. Terrie, & G. Van Thuyne, 2021. Monitoring van de visgemeenschap in het Zeeschede-estuarium: ankerkuilcampagnes 2020. Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek 2021 (1). Brussel.

Breine, J., L. Galle, I. Lambeens, Y. Maes, T. Terrie, & G. Van Thuyne, 2019. Opvolgen van het visbestand in het Zeeschede-estuarium Viscampagnes 2018. Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek. .

Cui, Y., X. Wu, & J. Li, 2021. Diet shift of Chinese mitten crab (*Eriocheir sinensis*) during its upstream migration indicated by stable isotopes and fatty acid composition. *Chemistry and Ecology* Taylor & Francis 0: 1–19, <https://doi.org/10.1080/02757540.2020.1843158>.

Cummins, K. W., & M. J. Klug, 1979. Feeding Ecology of Stream Invertebrates. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10: 147–172.

Czerniejewski, P., A. Rybczyk, & W. Wawrzyniak, 2009. Diet of the Chinese mitten crab, *Eriocheir sinensis* H. Milne Edwards, 1853, and potential effects of the crab on the aquatic community in the river Odra/ Oder Estuary (N.-W . Poland). *Crustaceana* 83: 195–205.

David, V., J. Selleslagh, A. Nowaczyk, S. Dubois, G. Bachelet, H. Blanchet, B. Gouillieux, N. Lavesque, M. Leconte, N. Savoye, B. Sautour, & J. Lobry, 2016. Estuarine habitats structure zooplankton communities: Implications for the pelagic trophic pathways. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 179: 99–111.

De Brabandere, L., 2005. Autotrophic and heterotrophic food sources of copepods in the Scheldt estuary as traced by stable N and C isotopes. KULeuven.

De Neve, L., G. Van Ryckegem, J. Vanoverbeke, F. Van de Meutter, A. Van Braeckel, E. Van den Bergh, & J. Speybroeck, 2020. Hyperbenthos in the upper reaches of the Scheldt estuary (Belgium): Spatiotemporal patterns and ecological drivers of a recovered community. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 245: 106967, <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2020.106967>.

Gerking, S. D., 1994. *Feeding ecology of fish*. emic Press Inc., San Diego, CA.

Gozdziejewska, A., E. Paturej, & A. Krajewska-Soltys, 2006. Effects of environmental factors on the occurrence of the Harpacticoida in the zooplankton and in the diet of the Smelt *Osmerus eperlanus* (L.) in the Vistula lagoon. *Electronic Journal of Polish Agricultural Universities* 9:.

Holzauer, H., T. Maris, P. Meire, S. Van Damme, A. Nolte, K. Kuijper, & M. Taal, 2011. *Scheldt Estuary Evaluation Methodology Phase 2*. .

Huse, G., & R. Toresen, 1996. A Comparative Study of the Feeding Habits of Herring (*Clupea* A COMPARATIVE STUDY OF THE FEEDING HABITS OF HERRING (*CLUPEA*. *Sarsia North Atlantic Marine Science* 81: 143–153.

Kakareko, T., 2001. The diet, growth and condition of common bream *Abramis brama* (L.) in WlocLawek Reservoir. *Acta Ichthyologica et Piscatoria* 31: 37–53.

Krasnoper, E. V., 1989. O kolicestvennom ucete Tubificidae (Oligochaeta) v pitanii ryb [About the quantitative estimation of Tubificidae (Oligochaeta) contribution in fishes food](In Russian). *Gidrobiol. Zum* 25: 91–96.

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

- Laffaille, P., J. Lefeuvre, M. Schricke, & E. Feunteun, 2001. Feeding Ecology of 0-Group Sea Bass, *Dicentrarchus labrax*, in Salt Marshes of Mont Saint Michel Bay (France). *Estuaries* 24: 116–125.
- Lappalainen, A., M. Rask, H. Koponen, & S. Vesala, 2001. Relative abundance, diet and growth of perch (*Perca fluviatilis*) and roach (*Rutilus rutilus*) at Tvärminne, northern Baltic Sea, in 1975 and 1997: Responses to eutrophication?. *Boreal Environment Research* 6: 107–118.
- Llewellyn, C., & M. La Peyre, 2011. Evaluating Ecological Equivalence of Created Marshes : Comparing Structural Indicators with Stable Isotope Indicators of Blue Crab Trophic Support. *Estuaries and Coasts* 34: 172–184.
- Maes, J., L. de Brabandere, F. Ollevier, & J. Mees, 2003. The diet and consumption of dominant fish species in the upper Scheldt estuary, Belgium. *Journal of the Marine Biological Association of the UK* 83: 603–612.
- 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. .
- Nagelkerke, L. A. J., & F. A. Sibbing, 1996. Efficiency of feeding on zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) by common bream (*Abramis brama*), white bream (*Blicca bjoerkna*), and roach (*Rutilus rutilus*): the effects of morphology and behavior. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53: 2847–2861.
- Panning, A., 1938. The chinese mitten crab. *Annual Report Smithsonian Institution* 361–375.
- Parnell, A. C., R. Inger, S. Bearhop, & A. L. Jackson, 2010. Source partitioning using stable isotopes: Coping with too much variation. *PLoS ONE* 5: 1–5.
- 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.
- Pasquaud, S., P. Elie, C. Jeantet, I. Billy, P. Martinez, & M. Girardin, 2008. A preliminary investigation of the fish food web in the Gironde estuary, France, using dietary and stable isotope analyses. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 78: 267–279.
- Phillips, D. L., R. Inger, S. Bearhop, A. L. Jackson, J. W. Moore, A. C. Parnell, B. X. Semmens, & E. J. Ward, 2014. Best practices for use of stable isotope mixing models in food-web studies. *Canadian Journal of Zoology* 835: 823–835.
- Sherwood, G. D., & G. A. Rose, 2005. Stable isotope analysis of some representative fish and invertebrates of the Newfoundland and Labrador continental shelf food web. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 63: 537–549.
- Smith, J. A., D. Mazumder, I. M. Suthers, & M. D. Taylor, 2013. To fit or not to fit: Evaluating stable isotope mixing models using simulated mixing polygons. *Methods in Ecology and Evolution* 4: 612–618.
- 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.



Stevens, M., 2006. Intertidal and basin-wide habitat use of fishes in the Scheldt estuary. KULeuven, <https://lirias.kuleuven.be/handle/1979/475>.

Stock, B. C., A. L. Jackson, E. J. Ward, A. C. Parnell, D. L. Phillips, & B. X. Semmens, 2018. Analyzing mixing systems using a new generation of Bayesian tracer mixing models. *PeerJ* 2018: 1–27.

Taal, I., L. Saks, S. Nedolgoва, A. Verliin, M. Kesler, K. Jürgens, R. Svirgdsen, M. Vetemaa, & T. Saat, 2014. Diet composition of smelt *Osmerus eperlanus* (Linnaeus) in brackish near-shore ecosystem (Eru Bay, Baltic Sea). *Ecology of Freshwater Fish* 23: 121–128.

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 Ryckegem, G., 2008. Potentieel belang van breuksteen als foerageerhabitat voor watervogels: verkennend onderzoek in de Zeeschelde. Rapport INBO.IR.2008. 21. .

Van Ryckegem, G., & J. Soors, 2018. Tweekleppigen (*Bivalvia*) in de Zeeschelde: Verkennende monitoring en potentiële rol van schelpdieren in de Boven-Zeeschelde. Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek 2018 (99). Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, Brussel.

Van Ryckegem, G., A. Van Braeckel, R. Elsen, J. Speybroeck, B. Vandevoorde, W. Mertens, J. Breine, G. Spanoghe, O. Bezdenjesnji, D. Buerms, J. De Beukelaer, N. De Regge, K. Hessel, C. Lefranc, J. Soors, T. Terrie, F. Van Lierop, & E. Van Den Bergh, 2018. MONEOS – Geïntegreerd datarapport INBO: Toestand Zeeschelde 2017: monitoringsoverzicht en 1ste lijnsrapportage Geomorfologie, diversiteit Habitats en diversiteit Soorten. Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek 2018 (74). Instituut voor N. 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.

Van Ryckegem, G., A. Van Braeckel, R. Elsen, J. Vanoverbeke, F. Van de Meutter, B. Vandevoorde, W. Mertens, J. Breine, J. Speybroeck, O. Bezdenjesnji, D. Buerms, J. De Beukelaer, N. De Regge, K. Hessel, J. Soors, F. Van Lierop, N. De Regge, K. Hessel, J. Soors, F. Van Lierop, & M. Hoffmann, 2020. MONEOS – DATARAPPORT INBO : TOESTAND ZEESCHELDE 2018-2019 Monitoringsoverzicht en 1 ste lijnsrapport Geomorfologie diversiteit Habitats en diversiteit Soorten. Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek (38). Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, Brussel.

Van Thuyne, G., J. Breine, A. De Bruyn, L. Galle, I. Lambeens, & Y. Maes, 2017. Opvolging van

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

het visbestand in het Zeeschelde-estuarium: Viscampagnes 2016. Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek 2017 (20). 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.

Wielgosz, S., & M. Tadajewska, 1988. Factors determining diet composition and food availability for Bream *Abramis brama* (L.) and white Bream *Blicca bjoerkna* (L.) in Wloclawek dam reservoir. Acta Ichthyologica et Piscatoria XVIII: 79–100.

Yazicioglu, O., S. Yilmaz, R. Yazici, M. Yilmaz, & N. Polat, 2017. Food Items and Feeding Habits of White Bream, *Blicca bjoerkna* (Linnaeus, 1758) Inhabiting Lake Ladik (Samsun, Turkey). Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 17: 371–378.

Zapletal, T., J. Mareš, P. Jurajda, & L. Všeticková, 2014. The food of roach, *Rutilus Rutilus* (Actinopterygii: Cypriniformes: Cyprinidae), in a biomanipulated water supply reservoir. Acta Ichthyologica et Piscatoria 44: 15–22.

