



Vlaanderen
is wetenschap



Habitatmapping: foerageren van overwinterende watervogels op de slikken van de Zeeschelde

Tweedelijnsanalyse van voorkomen en
foerageergedrag van eenden in relatie tot
waterdynamiek en macrozoöbenthos

Joost Vanoverbeke, Frank Van de Meutter, Gunther Van Ryckegem

INSTITUUT
NATUUR- EN BOSONDERZOEK

Auteurs:

Joost Vanoverbeke , Frank Van de Meutter , Gunther Van Ryckegem 

Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek

Reviewers:

Erika Van den Bergh

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

Vestiging:

Herman Teirlinckgebouw

INBO Brussel

Havenlaan 88 bus 73, 1000 Brussel

vlaanderen.be/inbo

e-mail:

Joost.Vanoverbeke@inbo.be

Wijze van citeren:

Vanoverbeke J, Van de Meutter F, Van Ryckegem G (2021). Habitatmapping: foerageren van overwinterende watervogels op de slikken van de Zeeschelde. Tweedelijnsanalyse van voorkomen en foeragegedrag van eenden in relatie tot waterdynamiek en macrozoöbenthos. Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek 2021 (24). Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, Brussel.

DOI: doi.org/10.21436/inbor.35151319

D/2021/3241/341

Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek 2021 (24)

ISSN: 1782-9054

Verantwoordelijke uitgever:

Maurice Hoffmann

Foto cover:

Onderzoekers van het INBO tijdens een vogeltelling op de Schelde (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/).

HABITATMAPPING: FOERAGEREN VAN
OVERWINTERENDE WATERVOGELS OP DE
SLIKKEN VAN DE ZEESCHELDE

**Tweedelijnsanalyse van voorkomen en
foerageergedrag van eenden in relatie tot
waterdynamiek en macrozoöbenthos**

Vanoverbeke Joost, Van de Meutter Frank, Van Ryckegem Gunther

doi.org/10.21436/inbor.35151319

Dankwoord/Voorwoord

Met dank voor het uitvoeren van de veldobservaties en data-invoer: Jan Soors, Nico De Regge, Joram De Beukelaer en Thomas Terrie.

De monitoring zou niet mogelijk geweest zijn zonder de inzet van schepen van De Vlaamse Waterweg nv (Scaldis I) in het zoete deel en de schepen van DAB Vloot in het brakke deel van de Zeeschelde. Waarvoor dank.

INBO voert de maandelijkse watervogeltellingen uit in opdracht van De Vlaamse Waterweg afdeling Regio Centraal (Zeeschelde–Zeekanaal). Het onderzoek naar de relatie tussen habitatkenmerken en het foeragegedrag van watervogels kadert in het project 'Habitatmapping', in opdracht van MOW afdeling Maritieme Toegang.



Samenvatting

In deze tweedelijsrapportage doen we meer gevorderde analyses op de dataset boottellingen van watervogelvoerageergedrag in enkele focusgebieden van de Zeeschelde. De focus ligt hier op de zoetwater en oligohaliene gebieden en op de numeriek belangrijkste soort wintertaling. Daarnaast rapporteren we de resultaten van het macrozoöbenthosonderzoek in diezelfde gebieden in herfst en winter, en we gebruiken deze om het ruimtelijk foerageergedrag van wintertaling te verklaren.

Zoals ook eerder aangetoond in het Habitatmappingonderzoek (Van Braeckel et al., 2021) neemt de hoeveelheid **macrozoöbenthos** (verder ‘benthos’ genoemd) in de focusgebieden toe van laag slik naar hoog slik. Maximale stroomsnelheid verklaart ook hier niet de ruimtelijke verspreiding van benthosbiomassa, maar we vonden wel dat de benthosbiomassa gemiddeld dubbel zo groot is in laagdynamische gebieden in vergelijking met hoogdynamische gebieden. In tegenstelling tot eerder onderzoek (Van de Meutter et al., 2019) vonden we gelijke benthosbiomassa’s in de herfst en de winter, wat vooral aantoont dat er nog onzekerheid bestaat over de populatiedynamiek van benthos doorheen het jaar.

De foerageeractiviteit van **wintertalingen** bleek groter op laagdynamische slikken (met grotere benthosbiomassa) dan op hoogdynamische gebieden (met kleinere benthosbiomassa). Of benthosbiomassa daarbij de sturende variabele is, is onduidelijk. We vonden alleszins niet dat de foerageeractiviteit van wintertalingen veranderde met de hoogte op het slik, terwijl benthosbiomassa net wel heel erg toeneemt met hoogte. Het is wel belangrijk om hierbij op te merken dat daglengte tijdens de tellingen te kort was om een volledige dagcyclus te monitoren, waardoor er zeer weinig tellingen zijn in het hoge slik, waar de benthosbiomassa doorgaans het grootst is. Opmerkelijk is dat de grotere foerageeractiviteit van wintertalingen op laagdynamische slikken enkel het geval was bij opkomend tij. Bij afgaand tij waren er systematisch weinig vogels die foerageerden, ongeacht de dynamiek van de gebieden. Het is onduidelijk waarom dit is, maar vermoedelijk is het vinden of vangen van voedsel makkelijker bij opgaand tij. Verticaal migratiegedrag van benthos naar de slikoppervlakte in relatie tot het getij is mogelijk, maar is niet eerder beschreven. Bovendien is het ook na dit onderzoek nog niet zeker dat wintertalingen vooral benthos eten, en zijn ook andere prooien en andere oorzaken die het foerageergedrag sturen niet uitgesloten.

Morfologische variabelen die de ruimtelijke spreiding van foeragerende wintertalingen over slikgebieden verklaren zijn vooral de waterdynamiekklassie (gelinkt aan maximale stroomsnelheid) en de breedte van het slik (loodrecht op de rivieras). Het getijafhankelijk effect van waterdynamiek kwam hierboven al aan bod. Breedte van het slik heeft dan weer een positief effect op het aantal foeragerende wintertalingen. Voor zowel waterdynamiek als breedte van het slik blijft het onduidelijk wat de directe sturende variabelen zijn, het is immers weinig waarschijnlijk dat zij een direct effect op wintertaling hebben, maar zijn mogelijk gelinkt aan verstoring, voedselbeschikbaarheid etc... Ons begrip blijft dus hoofdzakelijk fenomenologisch. De beperking daarvan is dat dit in voorspellende modellen bij wijzigingen van de actuele toestand (vb. aanpassing van hydrodynamiek in de rivier) minder goed zal werken dan kennis over meer directe, liefst causale verbanden. Het blijft daarom belangrijk om deze puzzel tot het einde te leggen, en hier nog verder gericht onderzoek rond te doen.

Omdat dit onderzoek naast nieuwe inzichten ook nieuwe vragen heeft opgeworpen die moeten beantwoord worden vooraleer we tot definitieve conclusies kunnen komen, heeft het INBO deze vragen al deels mee opgenomen in lopend vervolgonderzoek naar trofische relaties. Door dit onderzoek op die manier te laten doorlopen hopen we op efficiënte wijze een beter



inzicht te krijgen over wat het voorkomen van watervogels partim eenden binnen de Zeeschelde bepaalt.



Betekenis voor beheer en beleid

De Zeeschelde is aangemeld als vogelrichtlijngebied BE2300006-Schelde, en het Durme-estuarium van de Nederlandse grens tot Gent en is een belangrijk overwinteringsgebied voor watervogels. Om deze functie duurzaam te bewaken moeten we weten welke habitatkenmerken we moeten in stand houden en versterken.

In een eerste verkennende analyse onderzochten Van Ryckegem et al. (2017) het voorkomen en foeragegedrag van watervogels op slikken in 4 focusgebieden in de brakke, zwak brakke en zoete zone met lange verblijftijd in relatie tot dynamiek, tijdstip ten opzichte van laagwater en afstand tot de waterlijn. De resultaten lieten niet toe om op een zinvolle manier ‘watervogelecotopen’ te definiëren, maar nieuwe inzichten leidden tot nieuwe hypothesen omtrent de geschiktheid van slikken als watervogelhabitat. Nader te onderzoeken variabelen met betrekking tot habitatdimensies, foerageertijd en –efficiëntie, verstoring en voedselaanbod werden voorgesteld.

Deze vervolgstudie richt zich op wintertalingen in de oligohaliene en zoete zone met lange verblijftijd. Het voedselaanbod, uitgedrukt als macrobenthosbiomassa (g/m^2) wordt gemodelleerd in functie van een aantal fysische variabelen en vervolgens testen we de verklarende kracht daarvan voor het foeragegedrag van overwinterende wintertalingen, samen met habitatdimensies en dynamiek.

Voedselaanbod voor benthivore watervogels

We vonden eerder dat maximale stroomsnelheid onvoldoende verklaarde variatie toevoegt bovenop droogvalduur om op basis van macrobenthos hoog- en laagdynamisch slikhabitat te onderscheiden (Van Braeckel et al., 2021). Dat wordt hier bevestigd. Aangezien droogvalduur meerdere sturende variabelen omvat (stroomsnelheidsvariabelen, sedimentsamenstelling, hoeveelheid organisch materiaal,...) hebben we dus nog geen grip op welke variabele vooral de benthosbiomassa stuurt.

Op basis van maximale stroomsnelheidsverdeling over gehele slikgebieden kunnen slikken wel zinvol als hoog- of laagdynamisch gecategoriseerd worden. Het voedselaanbod op laagdynamische slikken is dubbel zo groot als op hoogdynamische met de hier gehanteerde begrenzing.

Foeragegedrag van wintertalingen

Het aantal foeragerende wintertalingen op een slik is bij afgaand tij klein, ongeacht het gemodelleerde voedselaanbod. Bij opkomend tij is er echter een rechtstreeks verband tussen het aantal foeragerende wintertalingen en de voorspelde benthosbiomassa (in relatie tot dynamiek klasse). Ook slikbreedte en –lengte hebben een relatief klein maar positief effect op het aantal wintertalingen.



English abstract

In this second-line report, we perform more advanced analyses on the dataset of boat counts and observations of waterfowl foraging behaviour in focus areas of the Zeeschelde. The focus here is on the freshwater and oligohaline areas and on the numerically most important species teal. In addition, we report the results of the macrozoobenthos research in those same areas in autumn and winter, and relate them to the spatial foraging behaviour of teal.

As also shown earlier in an earlier Habitat Mapping report (Van Braeckel et al., 2021), the macrozoobenthos (hereinafter referred to as "benthos") in the focus areas increases from the low mudflats to the high mudflats. Maximum flow rate was found to be ineffective to explain the spatial distribution of benthos biomass. However, we did find that the benthos biomass is on average twice as large in low-dynamic areas compared to high-dynamic areas. Contrary to previous research (Van de Meutter et al. 2019), we found equal benthos biomass in autumn and winter, which mainly shows that there is still uncertainty about the population dynamics of benthos throughout the year.

The foraging activity of teals was found to be greater on low-dynamic mud flats (with larger benthos biomass) than on high-dynamic areas (with smaller benthos biomass). It is unclear whether benthos biomass is the controlling variable. In any case, we did not find that the foraging activity of teal changes with height on the mud, while benthos biomass does increase strongly with height on the mudflat. It is important to note that day length during the counts was too short to monitor a full day cycle, so that there are very few counts at the high mudflats, where the benthos biomass is highest. Remarkably, the greater foraging activity of teals on low-dynamic mudflats was only the case at rising tide. At ebb tide, there were systematically less foraging birds, regardless of hydrodynamics. It is unclear why this is, but it is likely that finding or catching food is easier with rising tide. Vertical migration behaviour from benthos to the mud surface in relation to the tide is possible, but has not been described before. Moreover, even after this study, it is not yet certain that teals mainly eat benthos, and other prey and other causes that may influence foraging behaviour have not been ruled out.

Morphological variables that explain the spatial distribution of foraging teal over mud flats are mainly the water dynamics class (linked to maximum water velocity) and the width of the mudflat (measured perpendicular to the river axis). A larger width of the mudflat has a positive effect on the number of foraging teals. For both water dynamics and width of the mud flat, it remains unclear what the direct controlling variables are, as it is unlikely that they have a direct effect on teal, but rather could be linked to disturbance, food availability, etc. Our understanding therefore remains mainly phenomenological. The limitation of this is that it will perform less in predictive models if the current situation changes (e.g. adjustment of hydrodynamics in the river) than knowledge about more direct, preferably causal relationships. It therefore remains important to conduct further research on causality in these relationships.

Because this research in addition to new insights has raised new questions that must be answered before we can reach definitive conclusions, INBO has already partly included these questions in ongoing follow-up research into trophic relationships.



Inhoudstafel

Dankwoord/Voorwoord.....	2
Samenvatting.....	3
Betekenis voor beheer en beleid	5
Aanbevelingen voor beheer en/of beleid	6
English abstract.....	7
Lijst van figuren.....	10
Lijst van tabellen	11
1 Inleiding	12
2 Doelstelling.....	14
3 materiaal & methode	16
3.1 Studiegebieden	16
3.2 Dataverzameling.....	17
3.2.1 Vogeldata	17
3.2.2 Macrozoöbenthosdata.....	18
3.2.3 Abiotische variabelen	19
3.3 Data-analyse	21
3.3.1 Selectie van omgevingsvariabelen	21
3.3.1.1 Relatie tussen benthos biomassa en omgevingsvariabelen.....	21
3.3.1.2 Relatie tussen aantal foeragerende vogels en omgevingsvariabelen	23
3.3.2 Regressieanalyses.....	24
3.3.2.1 Benthos biomassa.....	24
3.3.2.2 Vogelaantallen	25
4 Resultaten.....	27
4.1 Macrozoöbenthos	27
4.2 vogeltellingen.....	28
4.3 Regressieanalyses.....	30
4.3.1 Relatie tussen benthos biomassa, seizoen en omgeving.....	30
4.3.2 Relatie tussen aantal foeragerende vogels en benthosbiomassa	32
4.3.3 Relatie tussen aantal foeragerende vogels en omgeving	33
5 Discussie.....	36
5.1 Benthos biomassa.....	36
5.2 Foerageergedrag van wintertaling	37
5.2.1 Benthos biomassa als sturende factor voor wintertaling foerageergedrag?.....	37
5.2.2 Opkomend versus afgaand tijd.....	38
5.2.3 Stroomsnelheid en foerageeractiviteit van wintertaling.....	40
5.2.4 Dimensies van het slik en foerageeractiviteit van wintertaling	41

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

6	Conclusies	43
6.1	Ruimtelijke spreiding van benthos in zomer versus winter	43
6.2	verband tussen Benthos biomassa en foerageergedrag van wintertaling	44
6.3	Dynamiek en dimensies van het slik als verklaring voor het ruimtelijk foerageergedrag van wintertaling.....	45
	Referenties	46



Lijst van figuren

Figuur 3-1: Vogeltelzones, maximale stroomsnelheden in het intertidaal en macrozoöbenthos staalnamepunten op de slikken van de Notelaer (NOT_XX) en Ballooi (BAL_XX).	16
Figuur 3-2: Vogeltelzones, maximale stroomsnelheden in het intertidaal en macrozoöbenthos voor staalnamepunten op de slikken van Driegoten (DG_XX) en Branst (BR_XX).	17
Figuur 4-1: Spreiding van de biomassa in de benthos stalen.	27
Figuur 4-2: Visuele weergave van de spreiding van vogeltellingen per telgebied, periode en hoogte t.o.v. laag water. De grijze horizontale lijn geeft de grens weer tussen het laag slik en het middelhoog-hoog slik. Hoogte ten opzichte van laag water is uitgedrukt in mTAW; tijd ten opzichte van laag water in uren.	29
Figuur 4-3: Histogram van de aantallen waargenomen wintertaling per telling per telzone. A : totaal aantal; B : aantal foeragerend.	29
Figuur 4-4: Boxplots (mediaan, box = 25%-75% percentielen, whiskers=1.5 IQR) van benthosbiomassa's in de besproken focusgebieden voor winterstalen (links) en herfststalen (rechts).	30
Figuur 4-5: Relatie tussen hoogte t.o.v. laag water (GLW) en de biomassa aan benthos. Let op de logaritmische schaal van de y-as.	31
Figuur 4-6: Relatie tussen hoogte t.o.v. laag water en de biomassa aan benthos voor hoogdynamische en laagdynamische gebieden.	32
Figuur 4-7: Aantal foeragerende wintertalingen in functie van de periode t.o.v. laag water en benthos biomassa. Datapunten zijn het gemiddelde van de tellingen per telzone en ecotoop en gecorrigeerd naar een lengte en breedte van 100m.	33
Figuur 4-8: Aantal foeragerende wintertalingen in functie van dynamiek en periode t.o.v. laag water. Datapunten zijn het gemiddelde van de tellingen per telzone en ecotoop en gecorrigeerd naar een lengte en breedte van 100m.	34
Figuur 4-9: Aantal foeragerende wintertalingen in functie van de periode t.o.v. laag water en stroomsnelheid. Datapunten zijn het gemiddelde van de tellingen per telzone en ecotoop en gecorrigeerd naar een lengte en breedte van 100m.	35
Figuur 5-1: Aantal foeragerende wintertalingen in functie van de periode t.o.v. laag water en benthos biomassa. Datapunten zijn het gemiddelde van de tellingen per telzone en ecotoop en gecorrigeerd naar een lengte en breedte van 100m. De opmaak van de datapunten weerspiegelt de waterdynamiekklassie en de gebiedstoewijzing.	37
Figuur 5-2: Individuele datapunten en gemiddeldes met standaarddeviatie voor het aantal foeragerende wintertalingen per hectare voor- en na laag water. Links: hoogdynamische gebieden, recht: laagdynamische gebieden. Gebiedscodes: zie legende.	40
Figuur 5-3: Aantal foeragerende wintertalingen in functie van de periode t.o.v. laag water en stroomsnelheid. Datapunten zijn het gemiddelde van de tellingen per telzone en ecotoop en gecorrigeerd naar een lengte en breedte van 100m. De opmaak van de datapunten geeft weer of ze tot hoog- of laagdynamische gebieden behoren en tot welk gebied ze behoren.	41

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

Lijst van tabellen

Tabel 3-1: Aantal bemonsterde staalnamepunten per telgebied.	18
Tabel 3-2: <i>Variance Inflation Factors</i> (VIF) voor de geselecteerde omgevingsvariabelen met minimale multicollineariteit in het kader van de analyse van benthos biomassa.	22
Tabel 3-3: <i>Variance Inflation Factors</i> (VIF) voor de geselecteerde omgevingsvariabelen met minimale multicollineariteit in het kader van de analyse van aantal foeragerende wintertaling. A) Alternatief model met benthos biomassa. B) Alternatief model met hoogte t.o.v. laag water en dynamiek. C) Alternatief model met hoogte t.o.v. laag water en maximale stroomsnelheid.	24
Tabel 4-1: Aantal vogeltellingen per telgebied.	28
Tabel 4-2: Aantal getelde eenden.	28
Tabel 4-3: Regressieparameters voor het optimale model vertrekkende van een initieel model met als hydrodynamische variabele de stroomsnelheid.	30
Tabel 4-4: Regressieparameters voor het optimale model vertrekkende van een initieel model met als hydrodynamische variabele de waterdynamiek.	31
Tabel 4-5: Regressieparameters voor het optimale model in functie van benthos biomassa.	33
Tabel 4-6: Regressieparameters voor het optimale model in functie van dynamiek en hoogte t.o.v. laag water. Dit is het optimale model na AIC selectie.	34
Tabel 4-7: Regressieparameters voor het optimale model in functie van stroomsnelheid en hoogte t.o.v. laag water.	35

1 INLEIDING

In het streefbeeld uit de Lange Termijn Visie (LTV) en in de OntwikkelingsSchets 2010 voor het Schelde-estuarium (OS) van de VNSC (Vlaams Nederlandse Scheldec commissie) worden slikken en ondiepwaterzones als belangrijke ecotopen omschreven. In functie van de vestiging en evolutie van macro- en hyperbenthosgemeenschappen, vissen en vogels stelt de OS dat de laagdynamische ondiepwatergebieden en slikken de meest waardevolle zijn. Lage hydrodynamiek wordt vaak gekoppeld aan een bepaalde bovengrens voor de snelheid van de waterstroming of een bepaalde hoogte langs de intertidale gradiënt. Op deze plaatsen is doorgaans meer afzetting van fijn sediment en organisch materiaal wat leidt tot een hogere productiviteit en biomassa aan organismen.

Dankzij verbeterde gemodelleerde ruimtelijke stroomsnelheidsparameters (met dank aan het Waterbouwkundig labo) was het mogelijk een verbeterde typologie op te stellen voor subtidale ecotopen (Van Braeckel et al., 2018) en voor intertidale ecotopen (Van Braeckel et al., 2021) in functie van bodemdieren en hyperbenthos. Het vormde ook de aanzet voor een onderzoek naar het voorkomen van overwinterende watervogels, een internationaal belangrijke ecologische groep op slik en schor in de Zeeschelde (Van den Bergh et al., 2005; Van Ryckegem et al., 2006). Een eerstelijnsrapport van deze studie verscheen eerder al (Van Ryckegem et al., 2017). Het voorliggend rapport bouwt verder hierop en beschouwt bijkomende verklarende variabelen om dichtheden en foerageergedrag van (foeragerende) watervogels te begrijpen.

Het onderzoek naar habitatgebruik door watervogels in de Zeeschelde gebeurde door in vier secties van de Zeeschelde in gepaarde gebieden (laagdynamisch versus hoogdynamisch) rond de laagwaterperiode (ca. 3 à 4 h voor en na laagwater) watervogeltellingen uit te voeren vanop een boot, hierbij rekening houdend met zowel de soort als de foerageeractiviteit. Eerder bleek al dat het voorkomen en de samenstelling van overwinterende watervogelgemeenschappen op slikken en schorren van de Zeeschelde belangrijke ruimtelijke verschillen vertonen in functie van de saliniteitszones, met voornamelijk overwinterende steltlopers in de brakke zone en vooral eenden in de zwak brakke en zoete zone (Ysebaert et al., 2000; Van Ryckegem et al., 2017). Uit de eerstelijnsanalyse bleek verder dat het aantal foeragerende eenden - in tegenstelling tot de verwachtingen - in meer hoogdynamische gebieden (met overwegend hoge stroomsnelheden) niet lager was dan in meer laagdynamische gebieden (met overwegend lagere stroomsnelheden). Dit was tegen-intuïtief omdat we in laagdynamische gebieden een hogere densiteit aan ongewervelde bodemdieren verwachten, het (vermoedelijke) voedsel van foeragerende watervogels. De gegevens suggereren bovendien dat in eerder laagdynamische gebieden veel meer gefoerageerd wordt bij opkomend tij dan bij afgaand tij terwijl het foerageren in eerder hoogdynamische gebieden zowel bij afgaand als bij opkomend tij gebeurt.

Voorliggend rapport vertrekt waar het vorige rapport eindigde en heeft als expliciete **doelstelling** om het voorkomen van watervogels, met name de eenden, te modelleren vanuit een trofische benadering. Hierbij wordt de focus gelegd op de wintertaling in de Boven Zeeschelde (zwak brakke en zoete zone). Dit is één van de meest courante soorten eenden en ze is sterk afhankelijk van de slikken als overwinterings- en foerageergebied. Daartoe werden benthosstalen genomen in de onderzoeksgebieden waarmee we een voorspellend model van benthosdensiteiten in deze gebieden opstelden. Vervolgens worden voorspelde benthosdensiteiten gebruikt als verklarende variabelen voor het modelleren van



foerageeractiviteit en densiteiten van de eenden. Op die manier proberen we een antwoord te krijgen op de hypothese dat dichtheden van eenden en hun foerageeractiviteit bepaald worden door de aanwezigheid en densiteit van benthos. Het ruimtelijk voorkomen van benthos in dit onderzoek wordt bovendien vergeleken met de resultaten van Habitatmapping intertidaal (Van Braeckel et al., 2021) ter validatie en veralgemening. Indien de modellering van benthos in functie van omgevingsfactoren (cf. habitatmapping intertidaal) goede resultaten oplevert, en indien de densiteit aan watervogels kan voorspeld worden met behulp van benthosdensiteiten (deze studie), dan kunnen we voor foeragerende vogels (partim eenden) interessante benthische ecotopen afbakenen in de Zeeschelde. Inzicht in de link vogels - benthos kan ons ook een beter begrip van het functioneren van het voedselweb in de Zeeschelde bijbrengen. Naast deze trofische benadering proberen we in deze tweedelijnsrapportage een meer diepgaande analyse van de relatie omgevingsvariabelen – foerageeractiviteit eenden, met als doel het streven naar meer optimale modellen. Waar in de eerstelijnsrapportage enkel dynamiek (hoog of laag dynamisch) en periode ten opzichte van laag water (voor of na) in rekening werden gebracht om verschillen in aantal (foeragerende) eenden te verklaren, worden nu de omgevingsfactoren die mogelijks benthosdensiteiten bepalen ook rechtstreeks vergeleken met het aantal foeragerende eenden. De analyses worden daarom ook op een hogere resolutie uitgevoerd, waarbij binnen elk focus gebied nog eens een onderscheid wordt gemaakt tussen verschillende telzones en hoogtezones, elk met hun eigen kenmerken.



2 DOELSTELLING

De onderzoeksvragen en doelstellingen van dit rapport zijn de volgende.

1. Wat is het verband tussen de waargenomen macrozoöbenthosdensiteit en –biomassa in de zomer en de winter? Het macrozoöbenthos (verder kortweg ‘benthos’) in het intertidaal slik is vermoedelijk de belangrijkste voedselbron van veel overwinterende eenden in de Schelde. Bijna al onze kennis van het benthos in de Schelde is gerelateerd tot de zomerperiode en het begin van de herfst. Het is niet zeker dat de patronen die we vinden tijdens de zomer en herfst dezelfde zijn tijdens de winter (zie bv. Van de Meutter et al., 2019), noch weten we hoe de densiteiten en biomassa’s zich verhouden. Een belangrijke eerste stap om het foerageergedrag van overwinterende eenden te begrijpen is daarom een actuele kijk genereren op de ruimtelijke verspreiding en dichtheden van benthos overheen slikken tijdens de wintermaanden. Omdat we deze gegevens ook zullen gebruiken om rechtstreeks te linken aan watervogelfoerageergedrag (zie doelstelling 2), werden deze stalen verzameld in de gebieden waar ook de vogeltellingen plaatsvonden. Indien er in deze telgebieden benthosstaalnamepunten lagen gebruikt tijdens de jaarlijkse SPATIAL benthoscampagne of habitatmappingcampagne enkele maanden eerder (september), dan werden deze punten hernomen om een directe vergelijking van densiteiten en biomassa toe te laten tussen zomer (herfst) en winter. De resultaten moeten ons toelaten om in te schatten of en hoe de grote hoeveelheid gegevens van benthos in de zomermaanden kunnen gebruikt worden voor het modelleren van het voorkomen van overwinterende watervogels.
2. Wat is het verband tussen het voorkomen van benthos en het ruimtelijk foerageergedrag van watervogels? We willen op een zo direct mogelijke manier een verband kunnen leggen tussen benthos en het ruimtelijk foerageergedrag van watervogels. Daarom moeten we voor elke plaats waar we watervogels zien foerageren gegevens hebben over het benthos. Op elke plaats bemonsteren kan niet, dus daarom stelden we op basis van een random set van staalnamepunten in de telgebieden, aangevuld met enkele vaste punten uit eerdere zomercampagnes die we hernomen hebben, een ruimtelijk voorspellend model voor benthos op. Op basis van dit model berekenden we een benthosdensiteit voor elke locatie waar eendengedrag werd gemonitord. Daarna werd een statistisch model opgesteld waarbij we benthosdensiteit als verklarende variabele voor ruimtelijk foerageergedrag van wintertaling gebruiken. Een positief verband tussen benthosdensiteiten en foerageeractiviteit van eenden zou krediet geven aan de hypothese dat de aantallen overwinterende eenden (onder andere) bepaald worden door de hoeveelheid benthos.
3. Wat zijn de best verklarende variabelen om watervogeldichtheden en foerageeractiviteit te voorspellen? We willen bijkomende (dit wil zeggen variabelen die niet al in de eerstelijnsrapportage zijn getest) en meer verfijnde fysische (hydrodynamische, morfologische,...) variabelen gebruiken in een model dat foerageeractiviteit en dichtheden van watervogels wil verklaren. Bedoeling is om te kijken of een verdere verfijning en uitbreiding van de variabelen gebruikt in de eerstelijnsrapportage tot betere/andere resultaten leidt. Omdat deze variabelen ook zullen gebruikt worden in het voorspellend model van het benthos, zal het niet mogelijk zijn om de fysische variabelen en de benthosrespons samen in hetzelfde model te gebruiken.

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

Uiteindelijk moeten deze drie deeldoelstellingen leiden tot een beter inzicht in de relatie tussen overwinterende watervogels en hun omgeving in de Zeeschelde en zo een beter aflijnen van interessante (delen van) intertidale gebieden voor overwinterende watervogels.

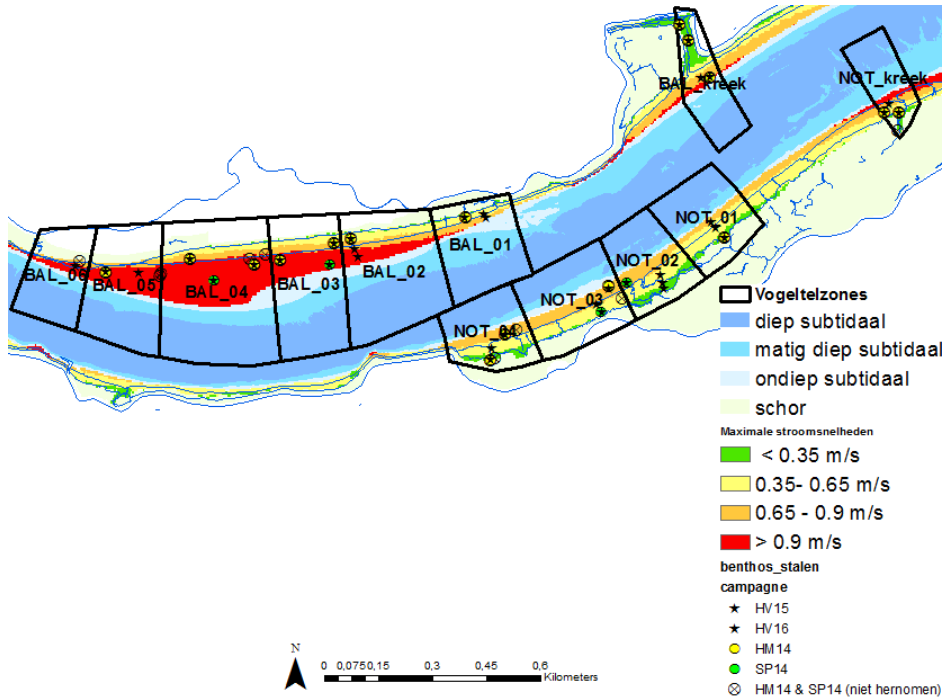


3 MATERIAAL & METHODE

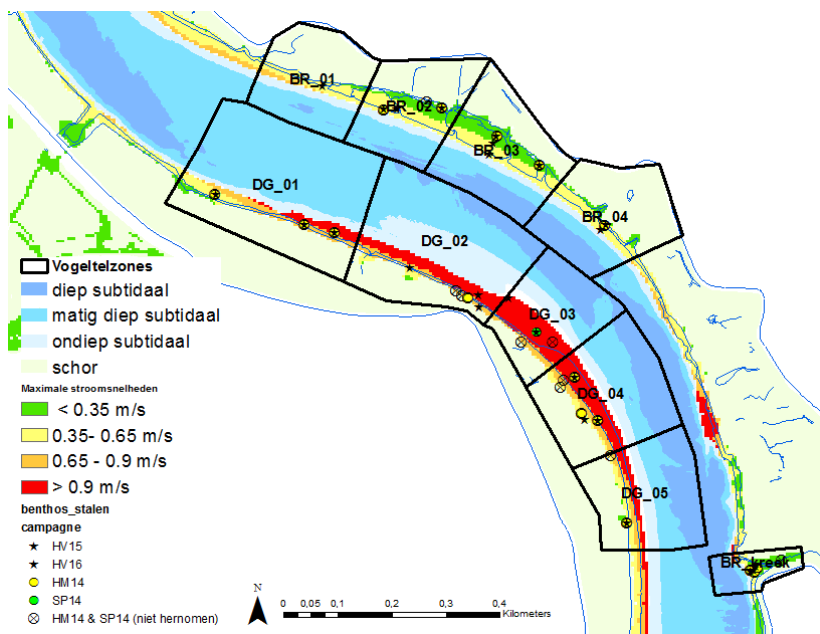
Een uitgebreide beschrijving van de dataverzameling, de studiegebieden en de inbedding in bestaande projecten is te vinden in Van Ryckegem et al. (2017). We beperken ons hier tot het herhalen van wat essentieel nodig is voor het begrijpen van de resultaten in dit rapport.

3.1 STUDIEGEBIEDEN

Voorliggende studie is geënt op dezelfde studiemethode als andere studies in het Habitatmapping project in de Zeeschelde (Van Ryckegem et al., 2017; Van Braeckel et al., 2018, 2021) en maakt daarbij gebruik van dezelfde focusgebieden. Omdat we in deze tweedelijnsrapportage focussen op de voor de Zeeschelde internationaal belangrijkste groep overwinterende watervogels, de eenden, beperken we ons in deze studie tot de oligohaliene zone en zoete zone met lange verblijftijd. Deze twee zones hebben immers een vrijwel homogene overwinterende watervogelgemeenschap die de grote bulk aan eenden in de Zeeschelde herbergt (Ysebaert et al., 2000; Van Ryckegem et al., 2017). In elke zone werden twee tegenoverliggende (linker- vs. rechteroever) gebieden geselecteerd met vrij ruime slikgebieden waar veel eenden overwinteren. Deze gebieden zijn vergelijkbaar voor wat betreft kenmerken die afhankelijk zijn van de afstand tot de grens/monding (bv. saliniteit), maar hebben een verschillende dynamiek. In de oligohaliene zone gaat het om het laagdynamisch slik van de Notelaer en het meer hoogdynamische slik van de Ballooi (Figuur 3-1); in de zoete zone met lange verblijftijd betreft het de slikken van Driegoten (eerder hoogdynamisch) en Branst (eerder laagdynamisch) (Figuur 3-2).



Figuur 3-1: Vogeltelzones, maximale stroomsnelheden in het intertidaal en macrozoëbenthos staalnamepunten op de slikken van de Notelaer (NOT_XX) en Ballooi (BAL_XX).



Figuur 3-2: Vogelstelzones, maximale stroomsnelheden in het intertidaal en macrozoöbenthos voor staalnamepunten op de slikken van Driegoten (DG_XX) en Branst (BR_XX).

3.2 DATAVERZAMELING

3.2.1 Vogeldata

Tijdens de maanden december 2014 – januari 2015 werden vogelobservaties uitgevoerd vanop een boot die minstens tussen 3h voor en 3h na laag water herhaaldelijk heen en weer voer langs de studiegebieden. Naargelang het gebied werden tussen 29 en 36 telsexies uitgevoerd. Specifiek voor het watervogelonderzoek binnen Habitatmapping werd elk studiegebied onderverdeeld in verschillende stelzones (Figuur 3-1, Figuur 3-2). Voor elke sessie werden de stelzone, het tijdstip, het aantal vogels per soort, hun gedrag en hun locatie ten opzichte van de waterlijn bepaald. Voor het gedrag werd enkel onderscheid gemaakt tussen foerageren en niet foerageren. Voor de locatie werd een onderscheid gemaakt tussen de bovenste twee derde van het vrij liggend slik (hoog slik) op het moment van de telling, het onderste derde deel van het vrij liggend slik (laag slik), de waterlijn en het open water. De termen ‘hoog’ en ‘laag slik’ zijn in deze context dus relatief en gerelateerd aan de waterlijn en niet aan absolute hoogte (of bepaalde oppervlakte) of overspoelingsduur. Door middel van het tijdstip van de telling en gegevens van de tijposten is het wel mogelijk om nadien de precieze hoogte van eenden aan de waterlijn te bepalen (zie verder 3.2.3). De foerageeractiviteit van eenden bleek in de eerstelijnsanalyse sterk afhankelijk van het tijdstip ten opzichte van laag water. In functie van de analyses en het weergeven van de data werd dit tijdstip afgerond naar het dichtstbijzijnde uur ten opzichte van laag water.

Voor de stelgebieden Branst, Ballooi en Notelaer is er telkens een geïsoleerde stelzone die een kreek bevat (zie Figuur 3-1 en Figuur 3-2: XX_kreek). Uit de eerstelijnsrapportage bleken deze krekken een afwijkend patroon van aantal (foeragerende) watervogels te bezitten. Om de resultaten eenduidiger te maken en te focussen op de grote lijnen (krekken zijn een minderheid van de slikoppervlakte), werden deze gebieden niet meegenomen in de huidige verwerking.

In de huidige rapportage wordt enkel gekeken naar de wintertaling. Dit is één van de meest courante overwinterende eenden in de Boven Zeeschelde die bovendien, in tegenstelling tot

vb. de wilde eend, zeer sterk afhankelijk is van de slikken als overwinterings- en foerageergebieden. Voor andere eenden (behalve wilde eend) zijn de aantallen te laag om een gefundeerde analyse te kunnen uitvoeren per soort. Bovendien wordt er gefocust op de foeragerende individuen. De slikken zijn in de eerste plaats immers cruciaal als foerageergebied voor wintertaling en uit de eerstelijnsanalyse bleek dat er meer vogels op de slikken kunnen aanwezig zijn tijdens periodes waarin er gefoerageerd wordt dan tijdens rustperiodes. Dat betekent dat ze buiten de slikken (vb. in het schor tijdens hoogwater) kunnen rusten.

3.2.2 Macrozoöbenthosdata

Om vogelgedrag en vogeldensiteiten aan hun vermoedelijke voedselbron (macrozoöbenthos verder kortweg 'benthos') te linken zijn benthosgegevens nodig. Omdat er bij de relatie tussen vogeldensiteiten en hoeveelheid voedsel (bv. bij berekenen van draagkracht) uitgegaan wordt van beschikbare biomassa aan voedsel focussen we hier op biomassa dichtheden ofwel biomassa aan benthos per m². De standaard periode voor het verzamelen van benthos stalen (SPATIAL & Habitatmappingcampagnes) is in de zomer en begin herfst (september). Omdat de vogeltellingen tijdens de wintermaanden gebeurden en we niet zeker weten of benthosdata van de maand september representatief zijn voor de biomassa en densiteiten tijdens de winter werden 23 zomerpunten opnieuw bemonsterd net na de vogeltellingen op 8 en 12 januari 2015. Deze zomerstaalnamepunten werden geselecteerd door middel van een randomisatie procedure die random punten toebedeelde aan de verschillende ecotopen (gestratificeerde randomisatie, voor details zie Van Braeckel et al., 2021). Daarnaast werden in de vogeltelzones 35 bijkomende punten gelegd om minstens in alle telzones een datapunt te hebben in de grootste ecotooppervlakte en om minstens 2 staalnamepunten te hebben per hoogte-interval langsheen een hoogtegradiënt per focusgebied. Een overzicht van de staalnamepunten is opgenomen in bijlage (Bijlage 1). In totaal werden zo 48 staalnamepunten geselecteerd. **Fout! Verwijzingsbron niet gevonden.** geeft het aantal bemonsterde staalnamepunten weer per telgebied.

Tabel 3-1: Aantal bemonsterde staalnamepunten per telgebied.

Gebied	Aantal staalnamepunten
Ballooi	19
Branst	13
Driegoten	10
Notelaer	16

Op elke staalnamelocatie werd een steekbuisstaal verzameld (diameter: 4.5 cm) alsook een begeleidend sedimentstaal. Stalen werden gefixeerd in 4% formaldehyde-oplossing. In het labo werden de stalen gespoeld en gezeefd over een maaswijdte van 1mm en 500 µm.

Organismen in beide zee fracties van een staal werden uitgepikt en vervolgens geteld en geïdentificeerd in het labo. De biomassabepaling gebeurde door verassing (*loss on ignition*) aan de hand van volgende stappen:

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

- drogen (12h bij 105°C) => drooggewicht (DW)
- verassen (2h bij 550°C) => asgewicht (AW)
- biomassa (asvrij drooggewicht = AFDW): $AFDW = DW - AW$

Deze dataset werd aangevuld met gegevens uit eerdere campagnes in de nazomer of herfst (SPATIAL en habitatmapping slik). Bovendien werden de stalen gelegen in krekens niet meegenomen. Na het wegwerken van krekens, uitbijters en missing data werd een uiteindelijke dataset bekomen van 69 stalen (Habitatmapping slik 2014: N=18, Spatial 2014: N=5, Habitatmapping watervogels 2015: N=46), verspreid over 46 locaties.

3.2.3 Abiotische variabelen

Hoogte op het slik

Voor de benthos stalen werd de **hoogte ten opzichte van laag water** bepaald uit rasterkaarten (GIS), aan de hand van de coördinaten van elk staalnamepunt.

In de eerstelijnsanalyse werd aangetoond dat wintertaling hoofdzakelijk foerageert op en net boven de waterlijn. Op basis van het tijdstip van elke telling kan in combinatie met de telzone bepaald worden op welke **hoogte ten opzichte van laag water** de waterlijn zich op dat moment bevond. Op basis van de hoogte t.o.v. laagwater werd vervolgens ook het **ecotoop** bepaald waarin de eenden zich op dat ogenblik bevonden. Hierbij werd een onderscheid gemaakt tussen 'laag slik' (slik < 25% overspoelingsduur) en 'middelhoog-hoog slik' (slik > 25% overspoelingsduur) volgens de tijdens de staalnames geldende ecotoopindeling (Van Braeckel et al., 2019). Merk op dat deze grenzen zullen veranderen omwille van verbeterde inzichten (Van Braeckel et al., 2021).

De toegekende ecotopen werden gebruikt voor het berekenen van de hieronder vermelde habitateigenschappen (met uitzondering van dynamiek) binnen de telzones. Omdat wintertalingen (bijna) uitsluitend op het slik foerageerden werden habitateigenschappen per telzone enkel bepaald voor de zacht substraat slikecotopen, dus zonder rekening te houden met hard substraat, schor, etc... Uit preliminaire verkenning van de data bleek verder ook dat uitmiddelen van habitateigenschappen per ecotoop betere verbanden geeft met het aantal vogels dan het uitmiddelen over verschillende ecotooptypes in de ganse telzone. We kozen daarom voor habitateigenschappen per ecotoop als te hanteren variabele.

Dimensies van foerageerzone

Voor elk bestudeerd ecotoop (laag slik en middelhoog-hoog slik) werd op basis van de ecotoopkaarten (GIS) en per telzone de **lengte** van de telzone (langsheen de lengteas van de rivier) en de **breedte** van de telzone (niet als hoogteverschil, maar als dwarslengte dwars op de lengteas van de rivier) berekend.



Hydrodynamica

De **maximale stroomsnelheid** voor de locaties van de benthosstalen werd aan de hand van de coördinaten van elk staalnamepunt bepaald uit rasterkaarten (GIS) van de maximale vloedsnelheid.

De **maximale stroomsnelheid** voor de locaties van de vogeltellingen wordt berekend als het gemiddelde van de maximale vloedsnelheid per ecotoop per telzone op basis van rasterkaarten (GIS).

In beide gevallen werd de maximale stroomsnelheid bekomen uit de SCALDIS 3D simulaties (Smolders et al., 2016).

Naast maximale stroomsnelheid hanteren we ook een categorische onderverdeling, **waterdynamiek**, nl. een focusgebied kan 'hoogdynamisch' of 'laagdynamisch' zijn. De gebieden zijn op voorhand dusdanig gekozen dat dit verschil duidelijk is. De gebieden de Notelaer en Branst rekenen we tot laagdynamisch, en de gebieden Ballooi en de slikken van Driegoten tot hoogdynamisch. De criteria voor deze indeling zijn beschreven in de eerstelijnsrapportage. In het kort komt het erop neer dat in laagdynamische gebieden de maximale stroomsnelheid (maximum van eb- en vloednelheid) in minstens de helft van de oppervlakte onder 0.65 m/s blijft en in hoogstens 2% van de oppervlakte 0.9 m/s overschrijdt. In het andere geval beschouwen we een gebied als hoogdynamisch. Deze grenzen zijn onder andere gevalideerd aan de hand van sedimentsamenstelling. Deze indeling in hoog- en laagdynamische gebieden werd eerder op INBO berekend en in GIS lagen vastgelegd, en werd gebaseerd op de toen beschikbare numerieke gemodelleerde stroomsnelheidsvelden uit het Nevla model (Maximova et al., 2013). In de eerstelijnsrapportage (Van Ryckegem et al., 2017) stond dat we voor dit rapport wellicht meer gedetailleerde ecotoopgrenzen voor laag- en hoogdynamisch habitat zouden hanteren, op basis van de resultaten van Habitatmapping slik (Van Braeckel et al., 2021). Het bleek echter niet mogelijk om op basis van de relatie tussen benthosdensiteiten en stroomsnelheden tot duidelijke ecotoopgrenzen te komen voor hoog- en laagdynamische ecotopen (zie Van Braeckel et al., 2021), en dus werd de ruwe indeling op gebiedsniveau aangehouden.

Helling van het slik

Ook de **helling van het slik** werd uit rasterkaarten (GIS) gehaald, op basis van puntcoördinaten voor het benthos en als gemiddelde per ecotoop (laag slik en middelhoog slik) binnen elke telzone voor de vogeltellingen.

Tijdstip en periode ten opzichte van laagwater

Bij het uitvoeren van de vogeltellingen werd het tijdstip genoteerd bij aanvang van een telling van een nieuw focusgebied. Deze tijdstippen werden omgezet en afgerond naar het dichtstbijzijnde uur ten opzichte van laagwater.

De vogeltellingen werden ten slotte gecategoriseerd ten opzichte van het laagwatermoment. Gebeurde de telling vóór laag water (afgaand tij) of ná laag water (opkomend tij).



3.3 DATA-ANALYSE

3.3.1 Selectie van omgevingsvariabelen

Zowel voor het nagaan van de relatie tussen benthos en omgevingsvariatie als tussen foeragerende wintertaling en omgevingsvariatie werd, voorafgaand aan de regressie analyses, nagegaan of er transformaties van de omgevingsvariabelen nodig zijn om de lineaire relatie met vogelaantallen of benthosbiomassa te optimaliseren. Deze analyses gaven ook een eerste indicatie over het eventueel voorkomen van unimodale responsen. Vervolgens werd de multicollineariteit tussen de omgevingsvariabelen onderzocht aan de hand van *variance inflation factors* (VIF). Pragmatisch gehanteerde, maximaal toegestane waarden voor VIF om problemen met multicollineariteit te vermijden liggen rond de 2. Op basis van VIF wordt een subset van de potentiële verklarende variabelen geselecteerd die minimaal met elkaar gecorreleerd zijn.

3.3.1.1 Relatie tussen benthos biomassa en omgevingsvariabelen

Voor de analyse van benthosbiomassa werd een eerste selectie gemaakt van de volgende variabelen: hoogte t.o.v. laag water, helling van het slik en maximale vloedsnelheid. De keuze van deze variabelen is gebaseerd op de resultaten van habitatmapping Zeeschelde slik (Van Braeckel et al., 2021). In habitatmapping Zeeschelde slik werd ook gekeken naar effecten van organisch materiaal (of korrelgrootte van het sediment) maar omdat gegevens voor organisch materiaal (korrelgrootte) moeilijk vertaalbaar zijn naar de analyse van foeragerende vogels werd dit hier niet in rekening gebracht. De data voor helling werden getransformeerd aan de hand van de vierkantswortel. Verkennende grafieken voor de relatie tussen benthosbiomassa en deze variabelen toonden geen aanwijzingen voor unimodale responsen. Voor helling werd er echter wel een unimodale respons gevonden in de analyses voor habitatmapping Zeeschelde slik. Daarom wordt ook in de analyses voor dit rapport rekening gehouden met een mogelijks unimodale respons van benthosbiomassa op de helling van het slik.

Naast deze continue variabelen werd ook gekeken naar de categorische variabelen seizoen en waterdynamiek. Seizoen bekijkt of er een verschil is in biomassa voor stalen genomen in het najaar versus in de winter op dezelfde locatie. Waterdynamiek (laagdynamisch en hoogdynamisch) werd bepaald door het studiegebied (zie 3.1) waarin de staalnamepunten gelegen zijn en is afhankelijk van de stroomsnelheidskarakteristieken van het gebied. Omdat waterdynamiek en stroomsnelheid dezelfde variatie vertegenwoordigen (maar dan respectievelijk categorisch of continu) kunnen ze niet samen in een analyse gebruikt worden.

Op basis van *Variance Inflation Factors* (VIF) bleek dat maximale stroomsnelheid sterk gecorreleerd is met de overige variabelen (VIF = 2.81; Tabel 3-2 B).

Tabel 3-2 A). Toch werd besloten om een analyse uit te voeren vertrekkend van een maximaal model inclusief stroomsnelheid. Er werd ook een alternatieve analyse uitgevoerd met dynamiek in plaats van stroomsnelheid waarbij er geen probleem is met multicollineariteit (alle VIF < 2; Tabel 3-2 B).



Tabel 3-2: *Variance Inflation Factors* (VIF) voor de geselecteerde omgevingsvariabelen met minimale multicollineariteit in het kader van de analyse van benthos biomassa. **A)** Alternatief met maximale stroomsnelheid. **B)** Alternatief met waterdynamiek.

Variabele	VIF
A)	
Seizoen	1.069338
Hoogte	1.953743
Helling (sqrt)	1.583098
Max. stroomsnelheid	2.809858
B)	
Seizoen	1.032037
Hoogte	1.071206
Helling (sqrt)	1.058876
Dynamiek	1.124774



3.3.1.2 Relatie tussen aantal foeragerende vogels en omgevingsvariabelen

Voor de analyse van het aantal foeragerende wintertalingen werden naast de biomassa van het benthos de volgende continue variabelen geselecteerd: hoogte t.o.v. laag water, helling van het slik en maximale vloed snelheid. Deze variabelen werden geselecteerd op basis van de resultaten voor Habitatmapping Zeeschelde slik. Verder werd per ecotoop de lengte van de telzone (langs de rivier-as) toegevoegd als maat voor de lengte van de waterlijn (cf. vogels foerageren hoofdzakelijk langs de waterlijn) en de breedte van de telzone (dwars op de rivier-as). Deze continue variabelen werden aangevuld met volgende categorische variabelen: dynamiek (hoogdynamisch - laagdynamisch) en periode t.o.v. laag water.

Op basis van VIF werd een verdere selectie gemaakt van de variabelen. Helling van het slik is sterk gecorreleerd met de breedte van de habitat en werd daarom niet verder meegenomen. Aangezien de biomassa aan benthos werd berekend in functie van de hoogte t.o.v. laag water en de dynamiek zijn er ook daar sterke correlaties. Daarom werd in eerste instantie een analyse uitgevoerd met benthosbiomassa en zonder variabelen gerelateerd aan hoogte (hoogte t.o.v. laagwater, ecotoop) of dynamiek (dynamiek, maximale stroomsnelheid). De periode t.o.v. laag water en de lengte en breedte van de habitat worden hierbij wel in rekening gebracht (Tabel 3-3, A). Daarnaast werd ook een analyse uitgevoerd zonder benthos biomassa als verklarende variabele maar met hoogte t.o.v. laag water en dynamiek (Tabel 3-3, B), en nog een analyse waarbij dynamiek (categorisch) werd vervangen door maximale stroomsnelheid (continu) (Tabel 3-3, C).



Tabel 3-3: *Variance Inflation Factors* (VIF) voor de geselecteerde omgevingsvariabelen met minimale multicollineariteit in het kader van de analyse van aantal foeragerende wintertaling. **A)** Alternatief model met benthos biomassa. **B)** Alternatief model met hoogte t.o.v. laag water en dynamiek. **C)** Alternatief model met hoogte t.o.v. laag water en maximale stroomsnelheid.

Variabele	VIF
A)	
periode_tlw	1.011533
lengte_zacht_ecotoop	1.054029
breedte_zacht_ecotoop	1.065012
benthos_pred_dyn_log	1.049294
B)	
periode_tlw	1.015936
hoogte_tlw	1.057178
Dynamiek	1.008626
lengte_zacht_ecotoop	1.054303
breedte_zacht_ecotoop	1.078709
C)	
periode_tlw	1.019025
hoogte_tlw	1.416732
max_v_vl_zacht_ecotoop	1.416060
lengte_zacht_ecotoop	1.047110
breedte_zacht_ecotoop	1.178124

3.3.2 Regressieanalyses

Om het verband te onderzoeken tussen benthos biomassa en seizoenaliteit (zomer versus winter), omgevingsvariatie en de vogelaantallen werden regressieanalyses uitgevoerd gebruik makend van ‘*generalized linear mixed models*’.

3.3.2.1 Benthos biomassa

Voor de analyse van benthos biomassa in relatie tot omgevingsvariatie werd hierbij een log link functie gehanteerd en een gamma distributie van de foutverdeling. Omdat nulwaarden niet zijn toegestaan in een gamma distributie (strikt groter dan nul) wordt aan de biomassa



een kleine waarde toegevoegd zodat alle waarden strikt positief zijn. De waarde die wordt toegevoegd is gebaseerd op McCune and Grace (2002):

$$y_{tr} = y + d$$

waarbij

$$d = \exp(c)$$

en

$$c = \text{int}(\log(\min(y)))$$

met *int()* het integer (geheel getal) deel van een getal

min() het minimum van alle waarden groter dan nul

Deze transformatie voegt een kleine constante *d* toe, zodat alle waarden groter zijn dan nul. Als random groeperingsvariabelen werden in deze analyses de locatie waarop het staal werd genomen (cf. het in rekening brengen van de afhankelijkheid tussen een zomer- en een winterstaal op hetzelfde staalnamepunt) en het gebied waarin de staalname gebeurde (gebiedsafhangelijkheid) toegevoegd.

Op basis van de resultaten van de analyses voor benthos biomassa werd voor elke vogeltelling een voorspelling gemaakt van de biomassa aan benthos binnen het telgebied, rekening houdend met de relevante verklarende variabelen. Deze aanpak heeft de voorkeur op het rechtstreeks gebruiken van benthos biomassa gegevens in de analyse van foeragerende vogels omdat de benthos biomassa gegevens niet alle telgebieden en hoogtes bestrijken zodat er hiaten in de schattingen zitten (voor ongeveer één derde van de combinaties van hoogte (ecotoop) en telgebied kan geen rechtstreekse schatting gemaakt worden van de benthos biomassa op basis van de bemonstering). Door gebruik te maken van voorspellingen op basis van de analyse van benthos densiteiten kunnen er voor alle telgebieden en hoogtes schattingen gemaakt worden van de benthos biomassa.

3.3.2.2 Vogelaantallen

Voor de analyses van het aantal foeragerende wintertalingen in relatie tot omgevingsvariabelen en andere karakteristieken van de staalname (vb. tijdstip, ...) werd een log link functie gehanteerd en een negatief-binomiale foutverdeling. Als random groeperingsvariabelen werden in deze analyses het gebied waarin de staalname gebeurde, de telzone (genest in gebied) en de telsessie (dag waarop de telling gebeurde) in rekening gebracht. Ook lengte (langsheen de lengteas) en breedte (dwars op de lengteas) van elke telzone werd telkens meegenomen, om te corrigeren voor verschillen in dimensies van de telzones.

De regressiemodellen werden berekend aan de hand van de *package* 'glmmadmb' (Skaug et al., 2016) in de statistische omgeving R (R Core Team, 2018).

Bij elke regressieanalyse wordt er gestart met een maximaal model waarin alle geselecteerde (niet collineaire) omgevingsvariabelen uit de verkennende analyses worden meegenomen. Indien nodig worden kwadratische termen toegevoegd om unimodale responsen te modelleren. Dit maximale model wordt vervolgens afgebouwd aan de hand van achterwaartse modelselectie (selectie van relevante verklarende variabelen) op basis van AIC. Hierbij heeft een model met een lagere AIC de voorkeur op een model met een hogere AIC. Indien het verschil in AIC waarde tussen het beste model (laagste AIC) en een aantal andere modellen



niet groter is dan 2, wordt het meest parsimone model (= model met het minst aantal verklarende variabelen) behouden. Doordat we met AIC werken bevat de modeloutput (zie sectie Resultaten) geen significantiewaarden voor de individuele variabelen.



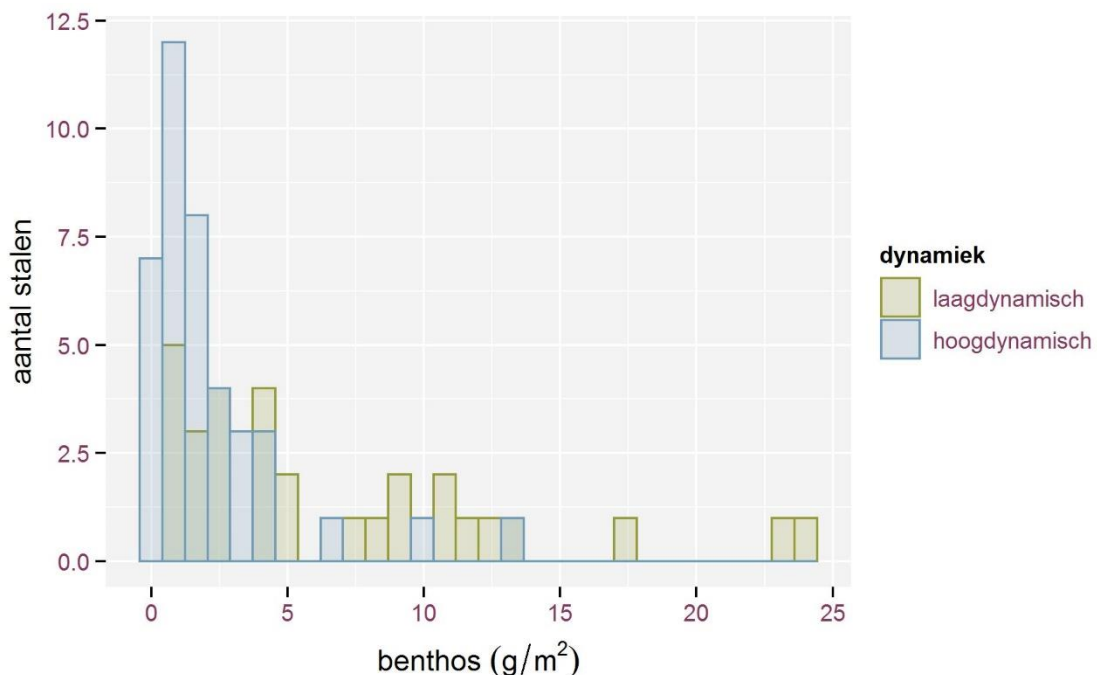
4 RESULTATEN

4.1 MACROZOÖBENTHOS

Voor 18 van de 19 telzones binnen de telgebieden zijn in de benthosdata stalen voorhanden, maar niet voor alle ecotopen (laag slik of middelhoog slik) binnen elke telzone. Voor 26% van de combinaties van telzone en ecotoop waren er geen benthos data voorhanden. Een overzicht van de stalen en hun totale aantallen en biomassa aan macrobenthos is te vinden in Bijlage 1.

Een verkennende vergelijking tussen de benthosdensiteiten en -biomassa voor de verschillende datapunten, suggereerde één uitbijter (punt HV15_OHL12) met zeer hoge biomassa voor een beperkte benthosdensiteit. Dit punt werd verder uit de analyses verwijderd omdat het vermoedelijk een invoerfout betreft. In de overige stalen varieert de biomassa tussen 0 en 25 g/m² (Figuur 4-1).

Wanneer we naar de soortendiversiteit kijken dan is deze extreem arm met slechts vier vastgestelde taxa: oligochaeten, Ceratopogonidae, Psychodidae en de slijkgarnaal *Apocorophium lacustre*. De laatste 3 taxa werden elk slechts eenmaal vastgesteld. Het macrobenthos in deze studie bestaat dus vrijwel uitsluitend uit 1 taxonomische groep, de oligochaeten. Dit is de typische toestand van de macrobenthosgemeenschap in de oligohaliene en zoete zone met lange verblijftijd, al zijn er in de zomermaanden waarschijnlijk iets meer andere taxa aanwezig (Van Braeckel et al., 2021). We vinden in deze studie geen verschillen in macrobenthosamenstelling tussen de bestudeerde focusgebieden of tussen de verschillende saliniteitszones.



Figuur 4-1: Spreiding van de biomassa in de benthos stalen.

4.2 VOGELTELLINGEN

Het aantal tellingen dat werd uitgevoerd per telgebied is weergegeven in Tabel 4-1. Drie kwart van de tellingen situeert zich in de periode vóór laag water. Tussen de ecotopen (laagslik en middelhoog slik) zijn de tellingen relatief gelijkmatig verdeeld. Op hoogtes tussen 3 en 4 meter ten opzichte van laag water werd wel enkel vóór laag water geteld (Figuur 4-2). Bij de tellingen werden alle algemeen aanwezige soorten eenden en hun gedrag genoteerd.

In totaal werden 30187 waarnemingen gedaan, waarvan 9764 (32%) voor wintertaling en 19061 (63%) voor wilde eend (Tabel 4-2). Een waarneming is een gedragsobservatie van één individu in een bepaalde telzone en op bepaald tijdstip. Andere eenden bedroegen samen slechts 5% van de waarnemingen. Bij de waarnemingen van wintertaling was het gedrag in 23% van de gevallen foerageergedrag. Het waargenomen aantal wintertalingen per telzone varieerde tussen 0 en 150, en het aantal foeragerende wintertalingen per telzone tussen 0 en 75 (Figuur 4-3). In 50% van de tellingen per telzone werden geen wintertalingen waargenomen en in 78% geen foeragerende wintertalingen.

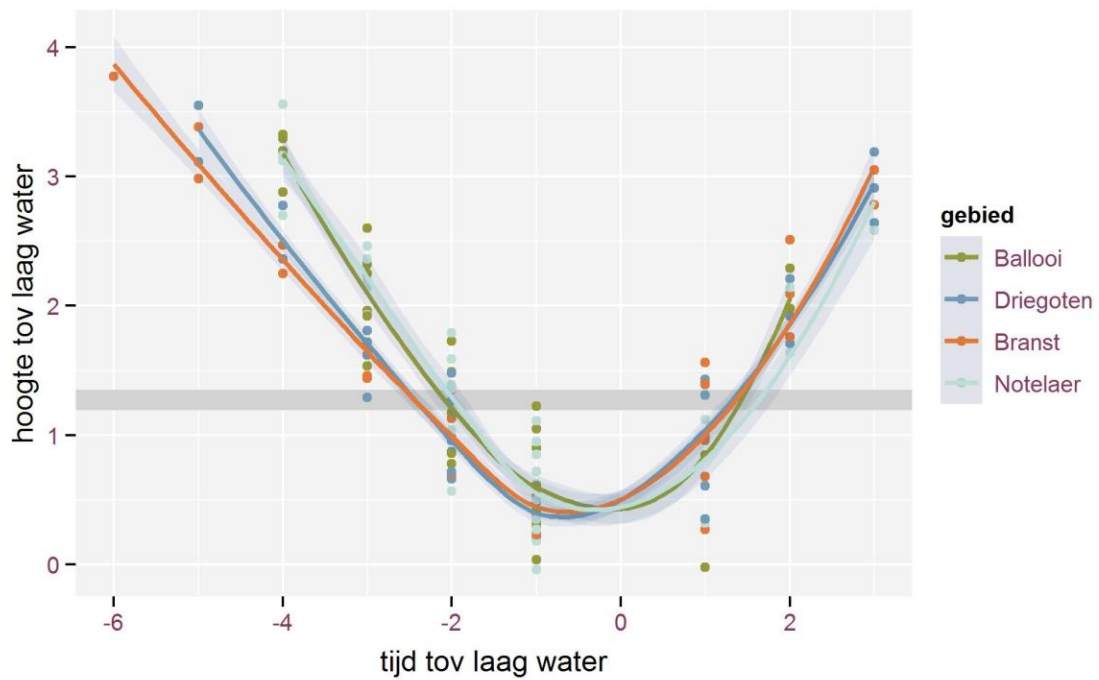
Tabel 4-1: Aantal vogeltellingen per telgebied.

Gebied	Aantal tellingen
Ballooi	29
Driegoten	36
Branst	36
Notelaer	30

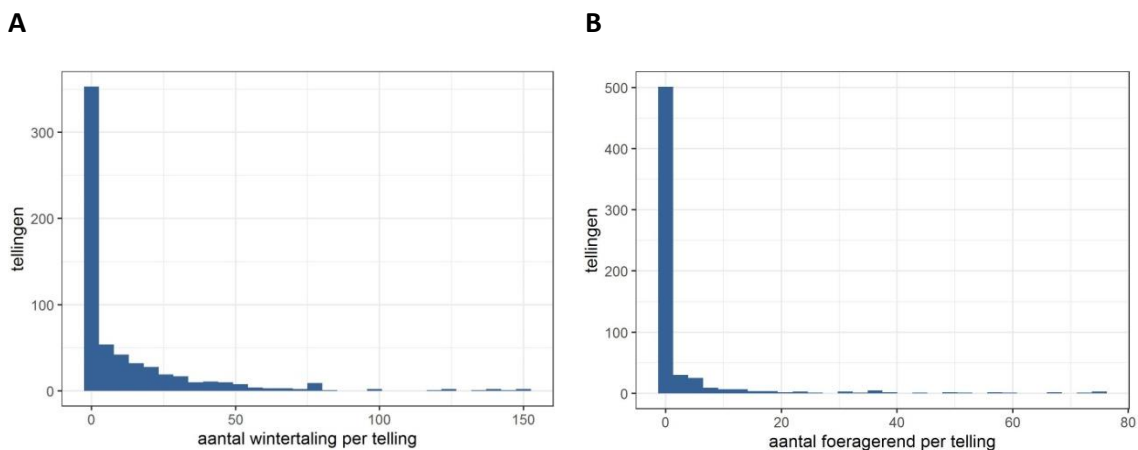
Tabel 4-2: Aantal getelde eenden.

Soort	Totaal	Foeragerend
Wintertaling	9764	2252 (23%)
Wilde eend	19061	2913 (15%)
Overige *	1362	109 (8%)

* : Samengevoegde data voor bergeend, krakeend, kuifeend en pijlstaart.



Figuur 4-2: Visuele weergave van de spreiding van vogeltellingen per telgebied, periode en hoogte t.o.v. laag water. De grijze horizontale lijn geeft de grens weer tussen het laag slik en het middelhoog-hoog slik. Hoogte ten opzichte van laag water is uitgedrukt in mTAW; tijd ten opzichte van laag water in uren.



Figuur 4-3: Histogram van de aantallen waargenomen wintertaling per telling per telzone. **A:** totaal aantal; **B:** aantal foeragerend.



4.3 REGRESSIEANALYSES

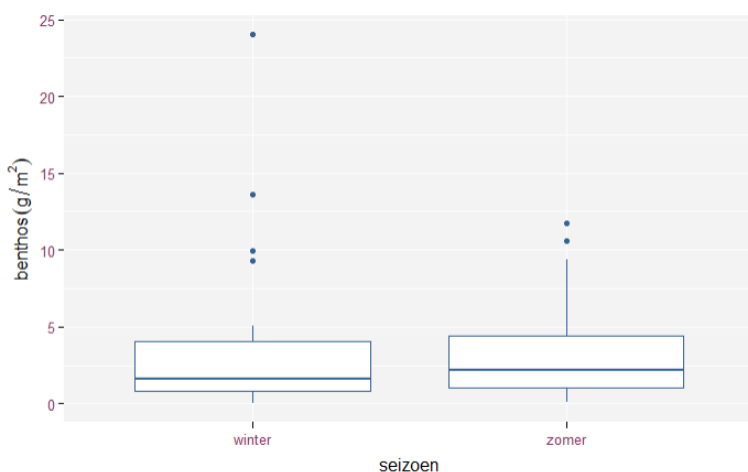
4.3.1 Relatie tussen benthos biomassa, seizoen en omgeving

Het initiële model voor benthos biomassa met als hydrodynamische variabele de stroomsnelheid is:

$$\text{biomassa} \sim \text{seizoen} + \text{hoogte} * \text{stroomsnelheid} + \text{sqrt}(\text{helling}) + \text{helling} + [\text{random}(\text{gebied}) + \text{random}(\text{locatie})]$$

Daarbij geeft [random()] aan welke variabelen werden meegenomen als random groeperingsvariabelen inherent aan de bemonsteringsdesign. Deze random variabelen worden niet meegenomen bij het afbouwen van het model; ze zijn inherent aan de structuur van de data en blijven dus in elk model behouden. De term 'helling' (eigenlijk $[\text{sqrt}(\text{helling})]^2$) capteert de unimodale respons voor de variabele helling.

Na afbouwen van dit model blijkt alleen hoogte t.o.v. laag water een beduidend effect te hebben op de benthos biomassa (Tabel 4-3; Figuur 4-5). Opvallend is dat er geen verschil waar te nemen is in biomassa tussen stalen genomen in het najaar en stalen genomen in de daaropvolgende winter op dezelfde locaties (Figuur 4-4).

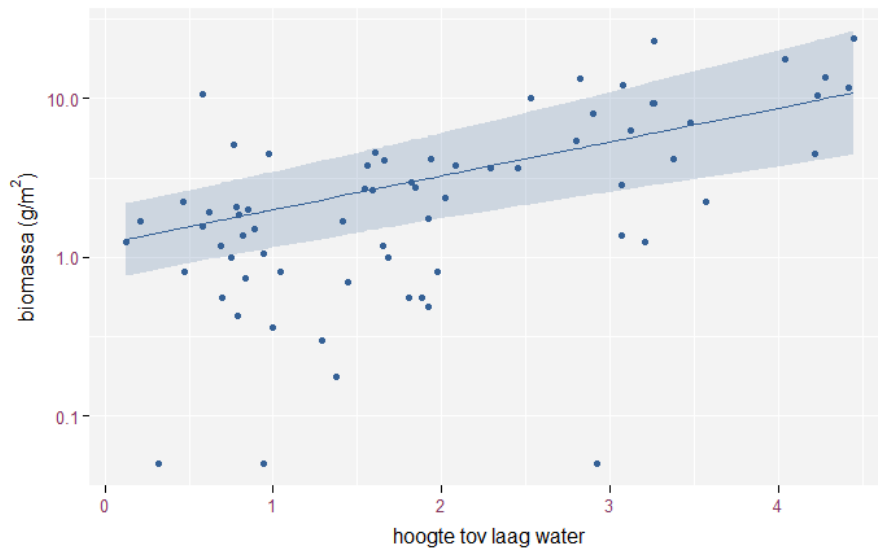


Figuur 4-4: Boxplots (mediaan, box = 25%-75% percentielen, whiskers=1.5 IQR) van benthosbiomassa's in de besproken focusgebieden voor winterstalen (links) en herfststalen (rechts).

Tabel 4-3: Regressieparameters voor het optimale model vertrekkende van een initieel model met als hydrodynamische variabele de stroomsnelheid.

	Schatting	Standaard fout
Intercept	0.20	0.27
Hoogte	0.49	0.08

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



Figuur 4-5: Relatie tussen hoogte t.o.v. laag water (GLW) en de biomassa aan benthos. Let op de logaritmische schaal van de y-as.

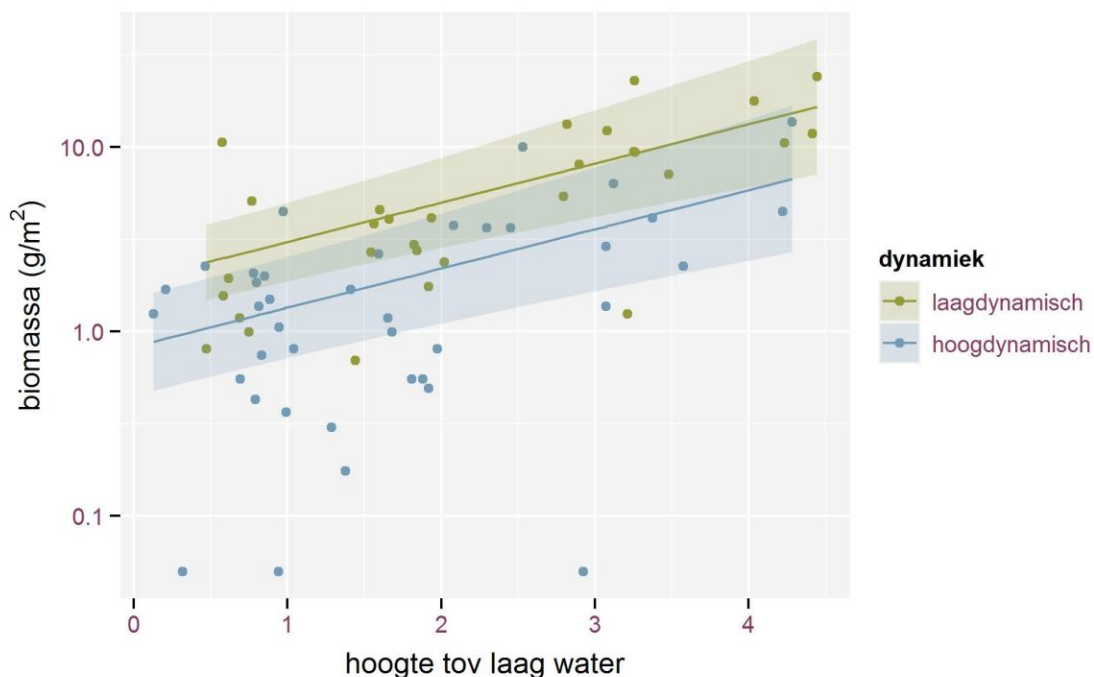
Het initiële model met als hydrodynamische variabele de waterdynamiek (in plaats van stroomsnelheid) is als volgt geformuleerd:

$$biomassa \sim seizoen + hoogte * dynamiek + \sqrt{helling} + helling + [random(gebied) + random(locatie)]$$

Na afbouwen van het model is er ook hier een effect van hoogte t.o.v. laag water en kan ook hier geen effect van seizoen onderscheiden worden. In tegenstelling tot het model met stroomsnelheid is er echter wel een beduidend effect van waterdynamiek (Tabel 4-4). In laagdynamische gebieden worden dubbel zo hoge densiteiten aan benthos waargenomen dan in hoogdynamische gebieden, ongeacht de hoogte t.o.v. laag water (Figuur 4-6).

Tabel 4-4: Regressieparameters voor het optimale model vertrekkende van een initieel model met als hydrodynamische variabele de waterdynamiek.

	Schatting	Standaard fout
Intercept	0.63	0.24
Hoogte	0.49	0.08
Waterdynamiek (hoogdynamisch)	-0.82	0.21



Figuur 4-6: Relatie tussen hoogte t.o.v. laag water en de biomassa aan benthos voor hoogdynamische en laagdynamische gebieden.

4.3.2 Relatie tussen aantal foeragerende vogels en benthosbiomassa

Het initiële model voor de analyse van het aantal foeragerende wintertaling in functie van de gemodelleerde benthos biomassa is tevens het finale model en ziet er als volgt uit:

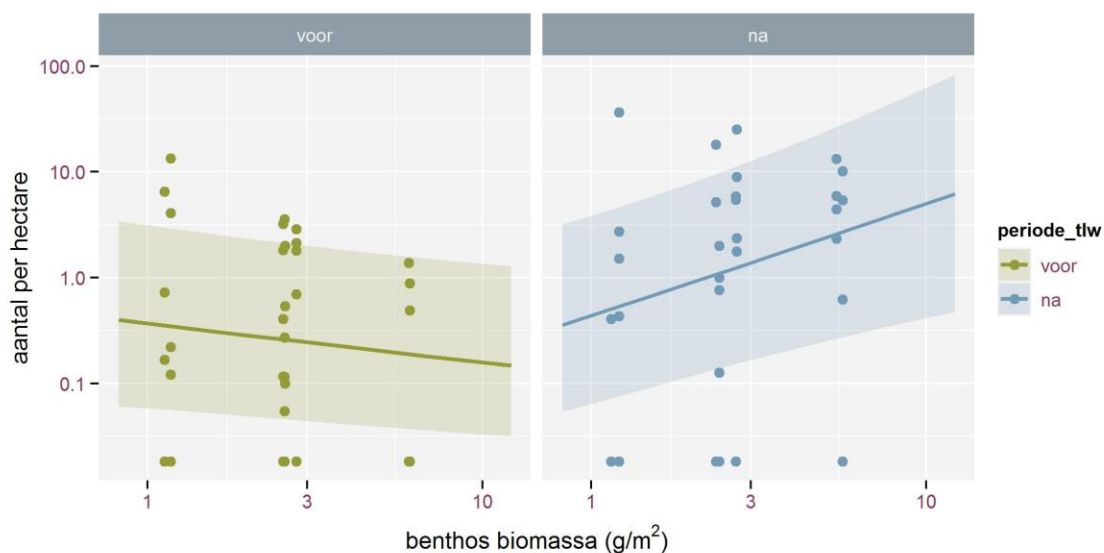
$$\text{aantal} \sim \text{benthos biomassa} * \text{periode tov laag water} + \text{lengte ecotoop} + \text{breedte ecotoop} + [\text{random}(\text{gebied}) + \text{random}(\text{telzone}) + \text{random}(\text{telsessie})]$$

De interactie tussen gemodelleerde biomassa van benthos en de periode t.o.v. laag water is belangrijk in het bepalen van het aantal foeragerende wintertalingen (Tabel 4-5). Bij afgaand tij (vóór laag water) wordt er gemiddeld minder dan één foeragerende wintertaling per hectare (aantallen werden geschaald naar een lengte van 100m en een breedte van 100m) waargenomen ongeacht de lokale benthos biomassa. Bij opkomend tij daarentegen kan het aantal foeragerende wintertaling gemiddeld een factor 10 hoger liggen op locaties met de hoogste voorspelde biomassa aan benthos dan op locaties met de laagste voorspelde biomassa aan benthos (Figuur 4-7). Ook de lengte van het ecotoop en de breedte van het ecotoop hebben logischerwijze een beduidend positief effect op het aantal foeragerende wintertalingen. Dit effect is echter relatief klein; bij een verdubbeling van de lengte of breedte van de telzones neemt het aantal foeragerende wintertaling slechts 20% tot 35% toe.



Tabel 4-5: Regressieparameters voor het optimale model in functie van benthos biomassa.

	Schatting	Standaard fout
Intercept	-6.23060	1.80740
Benthos biomassa (log)	-0.40035	0.39906
Periode tov laag water (na laag water)	0.17868	0.64943
Benthos (log) : Periode	1.47390	0.57572
Lengte ecotoop	0.02043	0.00744
Breedte ecotoop	0.03140	0.01185



Figuur 4-7: Aantal foeragerende wintertalingen in functie van de periode t.o.v. laag water en benthos biomassa. Datapunten zijn het gemiddelde van de tellingen per telzone en ecotoop en gecorrigeerd naar een lengte en breedte van 100m.

4.3.3 Relatie tussen aantal foeragerende vogels en omgeving

Voor de analyse met hoogte t.o.v. laag water en waterdynamiek als verklarende variabelen wordt het initiële model gedefinieerd als:

$$\text{aantal} \sim \text{hoogte tov laag water} * \text{dynamiek} * \text{periode tov laag water} + \text{lengte ecotoop} + \text{breedte ecotoop} + [\text{random}(\text{gebied}) + \text{random}(\text{telzone}) + \text{random}(\text{telsessie})]$$

In het optimale, afgebouwde model ontbreekt hoogte t.o.v. laag water. Dit finale model behoudt wel een effect van waterdynamiek, periode t.o.v. laag water en hun interactie en een effect van lengte en breedte van de telzone.

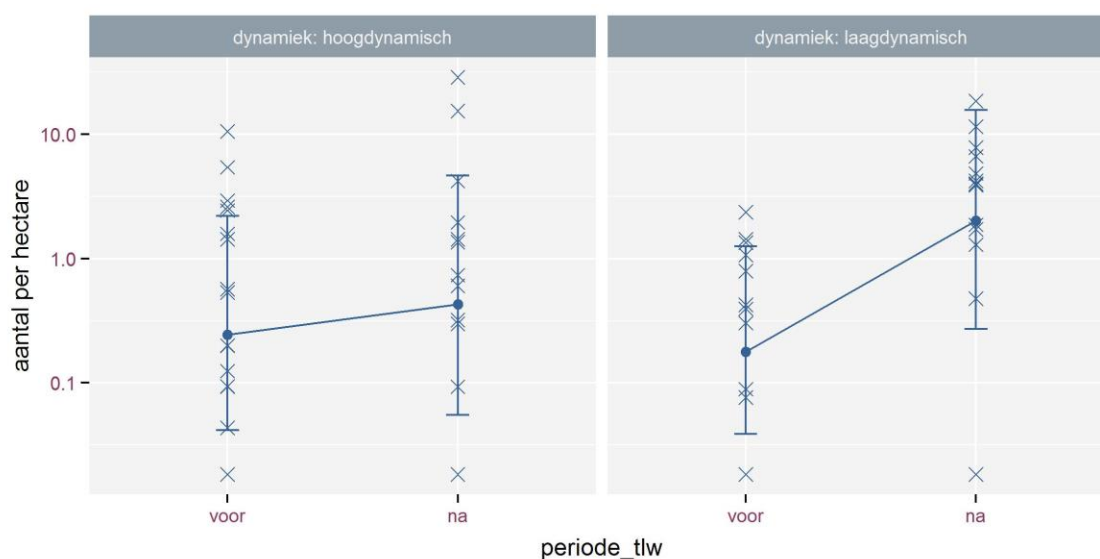
Er is dus een beduidende interactie tussen dynamiekindeling en periode t.o.v. laag water voor het aantal foeragerende wintertalingen (Tabel 4-6). Bij afgaan tij (vóór laag water) zijn er systematisch lage voorspelde aantallen foeragerende wintertaling, ongeacht de dynamiek van



het gebied. Bij opkomend tij (na laag water) is er een lichte toename in het aantal foeragerende wintertalingen in de hoogdynamische gebieden maar is er vooral een beduidende toename van het aantal foeragerende wintertalingen in de laagdynamische gebieden (Figuur 4-8). In de laagdynamische gebieden is het aantal foeragerende wintertalingen na laag water 10 maal hoger dan vóór laag water. De effecten van lengte en breedte van de telzone zijn vergelijkbaar met de resultaten in functie van benthosbiomassa.

Tabel 4-6: Regressieparameters voor het optimale model in functie van dynamiek en hoogte t.o.v. laag water. Dit is het optimale model na AIC selectie.

	Schatting	Standaard fout
(Intercept)	-6.67470	1.69040
Dynamiek (hoogdynamisch)	0.34970	0.97461
Periode tov laag water (na laag water)	2.52712	0.51435
Dynamiek : Periode	-1.92686	0.61502
Lengte ecotoop	0.02057	0.00717
Breedte ecotoop	0.02779	0.01090



Figuur 4-8: Aantal foeragerende wintertalingen in functie van dynamiek en periode t.o.v. laag water. Datapunten zijn het gemiddelde van de tellingen per telzone en ecotoop en gecorrigeerd naar een lengte en breedte van 100m.

Ten slotte werd er nog een maximaal model gedefinieerd met maximale vloedsnelheid in plaats van dynamiek:

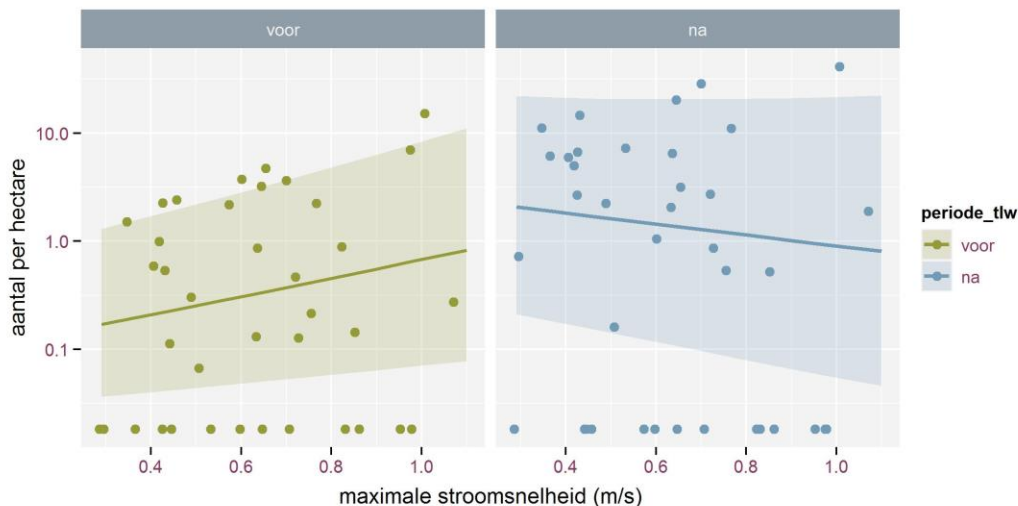


$$\text{aantal} \sim \text{hoogte tov laag water} * \text{stroomsnelheid} * \text{periode tov laag water} + \text{lengte ecotoop} + \text{breedte ecotoop} + [\text{random}(\text{gebied}) + \text{random}(\text{telzone}) + \text{random}(\text{telsessie})]$$

Ook hier is er geen effect van de hoogte t.o.v. laag water. Er is wel een interactie tussen stroomsnelheid en periode ten opzichte van laag water (Tabel 4-7). In Figuur 4-9 is te zien dat er vóór en na laag water geen verschillen zijn in aantallen foeragerende wintertalingen in zones met een hoge stroomsnelheid, maar dat er tot een factor 10 verschil is in aantal foeragerende wintertalingen in zones met een lage stroomsnelheid. Opnieuw is er een effect van lengte en breedte van de telzones op het aantal foeragerende wintertaling, vergelijkbaar met de vorige analyses. Een model waarbij we hoogte ten opzichte van laag water vervangen door de categorische variabele slikhoogte (2 levels: laag slik enerzijds en middelhoog en hoog slik anderzijds) gaf ongeveer hetzelfde resultaat, met geen belangrijke bijdrage van slikhoogte bij het verklaren van aantallen foeragerende wintertalingen.

Tabel 4-7: Regressieparameters voor het optimale model in functie van stroomsnelheid en hoogte t.o.v. laag water.

	Schatting	Standaard fout
(Intercept)	-7.58210	1.70390
Stroomsnelheid	2.06090	1.26680
Periode tov laag water (na laag water)	3.54335	1.03120
Stroomsnelheid : Periode	-3.24610	1.60320
Lengte ecotoop	0.01937	0.00752
Breedte ecotoop	0.03166	0.01096



Figuur 4-9: Aantal foeragerende wintertalingen in functie van de periode t.o.v. laag water en stroomsnelheid. Datapunten zijn het gemiddelde van de tellingen per telzone en ecotoop en gecorrigeerd naar een lengte en breedte van 100m.

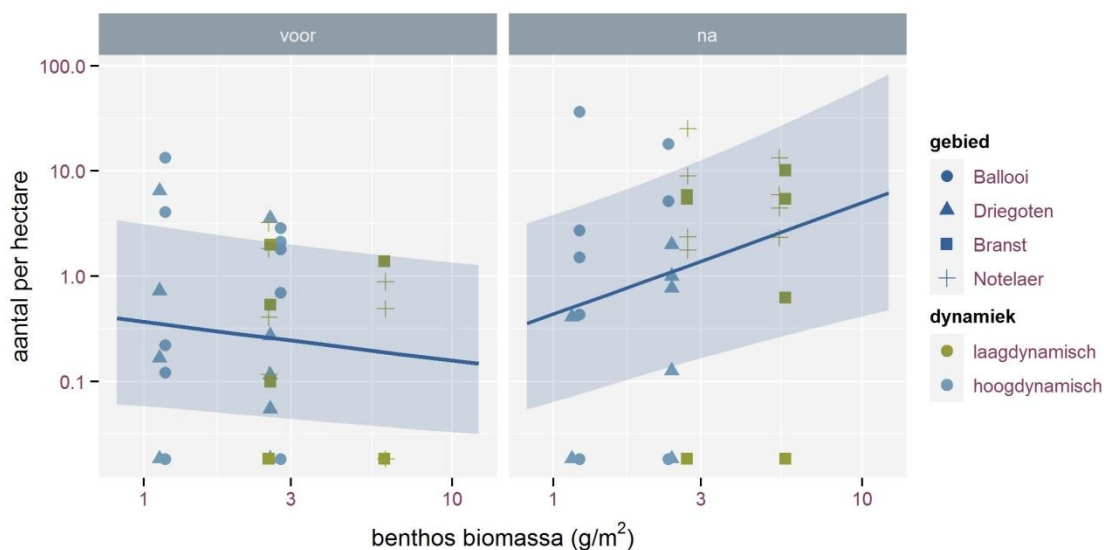
////////////////////////////////////

predatiedruk tijdens de winter kan zijn afgenomen door de afgenomen aantallen overwinterende watervogels. We kunnen dit voorlopig niet echt verklaren, noch kunnen we zeggen of dit de normale huidige situatie is (of wordt).

5.2 FOERAGEERGEDRAG VAN WINTERTALING

5.2.1 Benthos biomassa als sturende factor voor foerageergedrag van wintertaling?

Een belangrijk resultaat van dit tweedelijnsrapport, in aanvulling op de eerstelijnsanalyse (Van Ryckegem et al., 2017), is dat foerageergedrag van wintertaling gelinkt kon worden aan de gemodelleerde biomassa van benthos (oligochaeten). Bij nadere inspectie blijkt dit effect echter terug te leiden tot een effect van waterdynamiek op gebiedsniveau (Figuur 5-1). Het verband met benthos biomassa werd vooral aangestuurd door het verschil tussen hoog- en laagdynamische gebieden, en niet door verschillen in benthosbiomassa binnen een gebied. De typische, zeer sterke toename in benthosbiomassa van laag naar hoog slik in de zoete en oligohaliene zone van de Zeeschelde (Van Braeckel et al., 2021) wordt niet weerspiegeld in het wintertaling foerageergedrag op het slik. Dat wordt bevestigd door het statistisch model zonder benthosbiomassa waarin hoogte boven laag water niet weerhouden werd (Tabel 4-6). Het bewijs voor oligochaeten als voedselbron van wintertaling is dus niet overtuigend.



Figuur 5-1: Aantal foeragerende wintertalingen in functie van de periode t.o.v. laag water en benthos biomassa. Datapunten zijn het gemiddelde van de tellingen per telzone en ecotoop en gecorrigeerd naar een lengte en breedte van 100m. De opmaak van de datapunten weerspiegelt de waterdynamiekklassen en de gebiedstoewijzing.

Verscheidene literatuurbronnen (zie review Dessborn et al., 2011) stellen dat het dieet van de wintertaling tijdens de wintermaanden vooral bestaat uit plantaardig materiaal, in het bijzonder plantenzaden. De enige ons gekende studie over de zaadvoorraad op het slik in de Zeeschelde vond zeer lage densiteiten van zaden (Hendrickx, 1997). Er wordt daarom al langer vermoed dat de wintertaling in de Zeeschelde zich als omnivoor gedraagt of zelfs eerder op dierlijke organismen specialiseert (Van Ryckegem et al., 2006), hoewel direct bewijs hiervoor

ontbreekt. Een overwegend dierlijk dieet in het overwinteringsgebied is wel al eerder aangetoond in Duitse moerasgebieden (Mazzucchi, 1971) wat het opportunistisch eetgedrag van deze en andere eendensoorten onderstreept. Omdat het historische verloop van de overwinterende wintertalingpopulatie, net zoals de meeste andere eenden, duidelijk gelijk loopt met dat van de densiteit aan oligochaeten, wordt vermoed dat oligochaeten een belangrijke voedselbron waren (zijn?) van wintertalingen in de Zeeschelde. In deze studie tonen we voor het eerst een meer directe link aan, maar het bewijs blijft onvolledig en zeer indirect. Zo lijkt de vaststelling dat wintertalingen op onze slikgebieden evenveel op het lage als op het hoge slik foerageerden in tegenspraak met de hypothese dat wormen de voornaamste prooi zijn (Sutherland & Allport, 1994). Op het lage slik zijn de wormensites zeer laag en er zijn nauwelijks alternatieve benthossoorten aanwezig (zie ook Speybroeck et al., 2014; Van Braeckel et al., 2021) zodat het onduidelijk is waarop ze dan wel zouden foerageren. We ontwikkelden volgende hypothesen als mogelijke verklaringen voor deze paradox en als startpunt voor later onderzoek.

1. Wintertalingen foerageren niet (vooral) op wormen, maar gebruiken onbekende voedselbronnen. Afgezien van de gedateerde studie van Hendrickx (1997) bestaat er nauwelijks kennis over welke en hoeveel plantenzaden op het slik of in de waterlijn aanwezig zijn. Een update is nodig om te kijken of de situatie veranderd is en om hierover verdere uitspraken te kunnen doen.
2. Een telling gedurende een volledig getijd duurt meer dan 12 uur, waarbij het getijverloop in de slikzone ongeveer 8-9 uur bedraagt. Doordat de daglichtperiode in de wintermaanden december en januari vaak minder dan 8 uur bedraagt, en bovendien het laag tij niet steeds rond de middag valt, zijn tellingen vaak onvolledig. Meer bepaald tellingen voor de hoogste delen van het slik ontbreken dan (Figuur 4-2). Dit zijn net de zones met de hoogste wormenbiomassa. De spreiding van de gegevens is dus wellicht niet goed genoeg om een relatie met benthos statistisch sterk te kunnen onderbouwen.
3. Er is mogelijk sprake van onvoorziene methodologische artefacten. Er zijn aanwijzingen dat wintertalingen wanneer ze onrustig zijn bijvoorbeeld bij een latente verstoring opportunistisch foerageeropgingen vertonen. De eenden lopen dan onrustig rond en pikken nu en dan iets op van het slik. Dit gedrag verschilt sterk van het continue slobberen op het hoge slik en draagt wellicht weinig bij tot het energiebudget. Waarschijnlijk werd door sommige waarnemers in het huidige onderzoek geen onderscheid tussen beide types gedragingen en gemaakt en werden ze beiden gemarkeerd als “foerageren”. Bovendien zijn eenden licht verstoord door bootverkeer, vooral wanneer er zich mensen zichtbaar op het dek bevinden (pers. Obs. INBO). Ze worden dan onrustig en vertonen dit soort inefficiënt foerageergedrag. In elk geval lijkt het ons opportuun om de genoemde zaken in het veld uit te klaren vooraleer we besluiten dat wintertalingen niet méér foerageren op het hoge slik en de ruimtelijke verdeling van wormenbiomassa binnen slikken niet sturend is voor het foerageergedrag.

5.2.2 Opkomend versus afgaand tij

Het effect van waterdynamiek (of benthos biomassa, afhankelijk van het gebruikte model) op foeragerende wintertalingen was niet algemeen, maar hing sterk af van het getij. In hoogdynamisch gebied was de dichtheid aan foeragerende wintertalingen min of meer gelijk en redelijk laag bij afgaand en opkomend tij; in laagdynamische gebieden was deze dichtheid veel hoger bij opkomend dan bij afgaand tij.



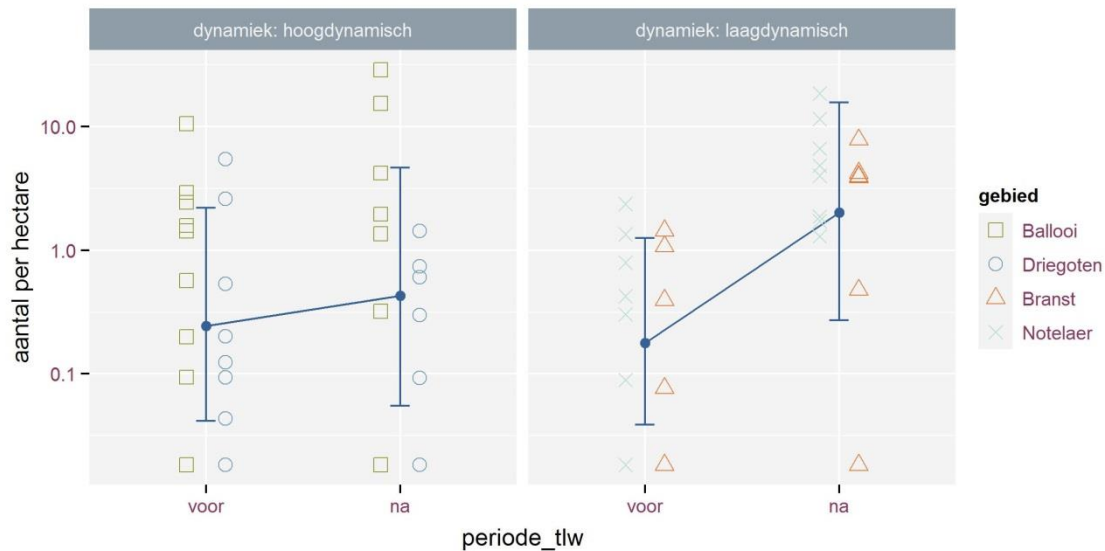
In het geval dat wintertaling inderdaad vooral op wormen zou foerageren, suggereert dit mogelijk dat wormen makkelijker te vangen zijn bij opkomend tij, want dan foerageren er veel meer wintertalingen in gebieden waar meer wormen zitten. Dit kan bijvoorbeeld het geval zijn wanneer wormen een verticaal migratiegedrag vertonen dat is afgestemd op het getij. De algemeenste wormensoort op de bestudeerde slikken is *Limnodrilus hoffmeisteri* (Speybroeck et al., 2014; Van Braeckel et al., 2021). Deze wormsoort zit tot 15 cm diep in het slib, waarbij de grootste dieren het diepst zitten (Seys et al., 1999b). Wintertalingen kunnen waarschijnlijk enkel wormen in de toplaag van het sediment vangen. Wanneer wormen zich in hun verticale gangen terugtrekken zouden ze deels onbereikbaar worden voor predatoren zoals de wintertaling. Verticaal migratiegedrag van benthos in relatie tot getij is uitgebreid bestudeerd bij microphytobenthos (Kingston, 1999; Cartaxana et al., 2016). Bij dierlijke benthos is dit gedrag bekend als respons op plotse sedimentatie of vervuiling (Morris & Keough, Michael, 2001), maar is voor zover wij weten niet gerapporteerd voor Oligochaeten. Om het temporeel verloop van foerageeractiviteit bij wintertaling te begrijpen is inzicht in prooibeschikbaarheid, en dus in verticaal migratiegedrag van wormen, nodig.

De mogelijkheid bestaat ook dat wintertalingen niet (vooral) op wormen of andere benthos foerageren. Een getijafhankelijke beschikbaarheid van voedsel zou in dat geval te maken kunnen hebben met de manier waarop getijstromen voedsel transporteren. Wintertalingen foerageren vooral in en aan de waterlijn, en op laagdynamisch slik bovendien vooral bij opkomend tij. Ter hoogte van de waterlijn zou er een accumulatie kunnen gebeuren van zaden of ander potentieel stromingsgevoelig voedsel (bv. planktonische soorten). Hoewel ons hier geen specifieke literatuur over bekend is, is het mogelijk dat de concentratie aan voedsel in de vloedlijn anders is bij afgaand dan bij opkomend getij, eventueel in relatie tot eb- of vloeddominantie. Omdat dergelijke kennis ontbreekt, kunnen we op dit ogenblik geen inschatting maken over hoe waarschijnlijk deze hypothese is. Onderzoek hierrond is gewenst, en is bijkomend interessant en nuttig om zaadverspreiding in het systeem in de vingers te krijgen.

Het minder foerageren vóór laag water dan na laag water is mogelijk mee ingegeven door de licht/donker of dag/nacht cyclus in combinatie met het teltijdstip van deze studie. Wintertalingen foerageren vooral 's nachts waardoor er mogelijk een rustperiode volgt in de ochtend of voormiddag. De meeste telrondes starten met een afgaand getij in de voormiddag en noteren dus meer rustende eenden en minder foerageren in het eerste deel van de dag bij afgaand getij.

Opvallend is dat de getijafhankelijkheid van foerageeractiviteit wel opgaat voor laagdynamische gebieden, maar niet voor hoogdynamische gebieden, waar de dieren dan wel systematisch minder foerageren. Dit zou kunnen te maken hebben met de veel hogere benthosdensiteit op laagdynamisch slik. Overigens is het vooral het hoogdynamisch gebied Driegoten waarbinnen foerageergedrag getijonafhankelijk was. In het hoogdynamische slik van Ballooi was er wel een tendens merkbaar (Figuur 5-2).

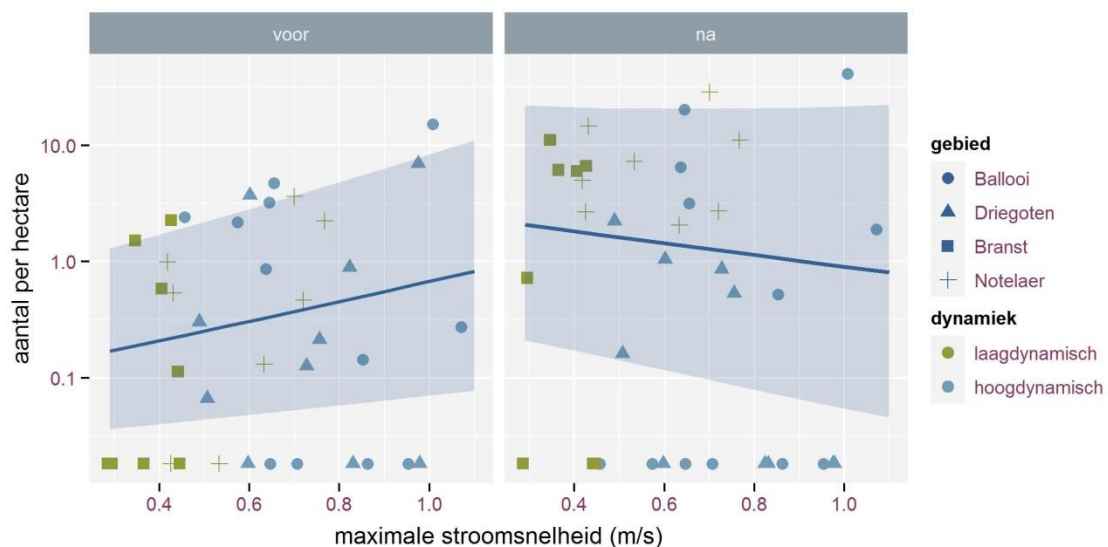




Figuur 5-2: Individuele datapunten en gemiddeldes met standaarddeviatie voor het aantal foeragerende wintertalingen per hectare voor- en na laag water. Links: hoogdynamische gebieden, recht: laagdynamische gebieden. Gebiedscode's: zie legende.

5.2.3 Stroomsnelheid en foerageeractiviteit van wintertaling

Foerageeractiviteit van wintertaling was gerelateerd met maximale stroomsnelheid, maar die relatie verschilde wel tussen op- en afgaand getij. Bij afgaand getij was foerageeractiviteit hoger op plaatsen met een hoge maximale stroomsnelheid, bij opkomend tij was het net omgekeerd. Wanneer we meer in detail naar deze relaties kijken dan zien we dat dit patroon eigenlijk niet anders is dan het onderliggend effect van dynamiekindeling dat we eerder al besproken hebben. Doordat in laagdynamische gebieden de foerageeractiviteit zo sterk toeneemt van afgaand naar opkomend tij (groene datapunten in de figuur), en dit in de hoogdynamische gebieden niet gebeurt, verandert de relatie met stroomsnelheid. Omdat maximale stroomsnelheid en waterdynamiek twee gezichten zijn van hetzelfde trendbeeld, en omdat waterdynamiek bovendien een helderder inzicht geeft van wat er precies gebeurt, verwijzen we naar de vorige paragraaf voor een meer diepgaande bespreking.



Figuur 5-3: Aantal foeragerende wintertalingen in functie van de periode t.o.v. laag water en stroomsnelheid. Datapunten zijn het gemiddelde van de tellingen per telzone en ecotoop en gecorrigeerd naar een lengte en breedte van 100m. Deopmaak van de datapunten geeft weer of ze tot hoog- of laagdynamische gebieden behoren en tot welk gebied ze behoren.

5.2.4 Dimensies van het slik en foerageeractiviteit van wintertaling

De ruimtelijke verspreiding van de wintertalingen in de Boven-Zeeschelde wordt volgens Vanoverbeke et al. (2019) vooral gestuurd door de slikoppervlakte (vooral slikbreedte) en de spreiding in droogvalduur van slikken. Het effect van deze morfologische slikeigenschappen op het aantal wintertalingen is sterk positief (met een verdubbeling van het aantal wintertalingen bij een verdubbeling van de oppervlakte), doordat wintertalingen sterk geconcentreerd zitten op de enkele grote slikgebieden die we langs de Zeeschelde nog vinden. Het onderzoek in dit rapport voegt daar nu aan toe dat binnen deze grotere slikgebieden (want al de bestudeerde focusgebieden behoren daartoe) de grotere telzones ook meer foeragerende wintertalingen herbergen. Het geeft dus een nog verfijnder beeld van waar wintertalingen vooral verblijven binnen die grote slikgebieden en geeft een expliciete link met foerageergedrag. Het effect van lengte en breedte is echter relatief klein in deze studie met slechts een verhoging van 20% tot 35% aan foeragerende vogels bij een verdubbeling van lengte of breedte van de telzone. Een effect van de lengte van het telgebied op het aantal foeragerende vogels is vrij makkelijk te vatten aangezien een langer telgebied ook een langere waterlijn heeft waar de vogels kunnen foerageren. Waarom en hoe het effect van breedte precies speelt is onduidelijker. Op brede (diepe) slikken is de afstand tot de dijken en menselijke activiteit waarschijnlijk groter zodat dieren zich er rustiger voelen, maar er kan waarschijnlijk ook langer gefoerageerd worden. Dat laatste hangt dan weer samen met de spreiding in droogvalduur. De impact van deze laatste factor wordt in eerdere rapporten vooral geïnterpreteerd als een doorheen het getij constante beschikbaarheid van een brede slikzone geschikt foerageerhabitat. Wanneer het getij op of af gaat over het slik, zal er op een slik met een goede spreiding aan droogvalduurklassen altijd een brede modderige zone dicht bij de waterlijn zijn. Daar kan ideaal gefoerageerd worden, wat vooral belangrijk is voor kleinere vogels omdat zij een grotere energiebehoefte hebben, en dus liefst lange tijd in één gebied kunnen blijven foerageren (Vanoverbeke et al., 2019). Op een zeer hol of zeer bol slik is er voor bepaalde droogvalduurklassen, namelijk in die zones waar het slik steil is, slechts een kleine slikoppervlakte aanwezig, en is de voedselvoorziening minder constant doorheen een getij. Dit principe is van belang voor kleine watervogels (>0.5kg) zoals de wintertaling (gewicht 320-360 g) omdat zij een grote energiebehoefte hebben. Omdat wintertaling in deze studie vrij strikt op de waterlijn foerageerde, is het niet duidelijk of spreiding in droogvalduur en de daarmee samen hangende breedte van de modderige zone rond de waterlijn een belangrijke rol spelen. In elk geval zijn betere data nodig over op welk hoogtes wintertalingen precies foerageren om effecten van droogvalduurspreiding te kunnen verklaren. Verder kan ook best onderzocht worden in hoeverre spreiding in droogvalduur gecorreleerd is met bijvoorbeeld de range van droogvalduur of met de aan- of afwezigheid van bepaalde droogvalduurklassen. Uit het onderzoek "Habitatmapping slik" (Van Braeckel et al., 2021), en ook uit deze studie, bleek dat hoge slikken dicht tegen het schor veel rijker zijn aan oligochaeten dan lage slikken. Net deze hoge slikken zijn op veel plaatsen met breuksteen bedekt. Zelfs als deze breuksteen nadien toch weer met slik bedekt is, dan weten we uit het "Habitatmapping Zeeschelde slik" onderzoek dat deze veel minder oligochaeten herbergen dan natuurlijke slikken. De aan- of afwezigheid van breuksteen is vaak ook gelinkt aan slikvorm of helling (Van Braeckel et al., 2021) en mogelijk ook aan spreiding van droogvalduur en zou zo deels het effect van deze laatste kunnen verklaren. Deze piste verdient verdere aandacht om effecten van spreiding van droogvalduur beter te begrijpen, vooral om daardoor beter in te



kunnen schatten welke aspecten of eigenschappen van het slik precies belangrijk zijn voor overwinterende watervogels en meer aandacht verdienen bij het rivierbeheer.



6 CONCLUSIES

6.1 RUIMTELIJKE SPREIDING VAN BENTHOS IN ZOMER VERSUS WINTER

Onze kennis over benthos en de ruimtelijke verdeling ervan overheen slikken is volledig gebaseerd op de situatie in de herfst. Het was onduidelijk of we deze kennis konden koppelen aan het voorkomen van watervogels in de winter, bijvoorbeeld voor draagkrachtberekeningen. Eerder anekdotisch onderzoek ter hoogte van de Notelaer suggereerde dat de biomassagradiënt langs één hoogteraaai vergelijkbaar bleef doorheen het jaar, maar dat de totale winterbiomassa bijna 50% lager lag (Van de Meutter et al., 2019). Het maximum lag daarbij in de maand september en het winterminimum werd in de maand maart bereikt. In de maanden december en januari lag het biomassatotaal ongeveer 30% lager. Ook historisch onderzoek toonde deze winterdip aan (Seys et al., 1999b). Een vergelijking van stalen uit de maanden september en januari in onze studie vond echter geen verschil tussen najaar en winter biomassa. Het is voorlopig onduidelijk waarom dit zo is of hoe algemeen dit voorkomt, maar het stelt de eerdere vaststellingen wel in vraag.

De verwachte patronen zoals een gelijkaardige ruimtelijke spreiding van de benthos biomassa overheen slikken voor de zoete en oligohaliene Zeeschelde en de exponentiële toename van benthos biomassa van het laag naar het hoog slik (Van Braeckel et al., 2021) worden ook bevestigd in de winter. Het benthos bestaat in deze zones van de Zeeschelde, zowel in de zomer als in de winter bijna uitsluitend uit wormen (*Oligochaeta*) (Van Braeckel et al., 2021).

Benthos biomassa was gemiddeld dubbel zo hoog op laag- versus hoogdynamische gebieden. Opvallend is dat we dit onderscheid niet konden maken op basis van stroomsnelheid. Ook in het Habitatmapping Zeeschelde slik rapport (Van Braeckel et al., 2021) konden we geen ecotoopgrenzen afleiden op basis van stroomsnelheden. Aangezien de indeling in laag- dan wel hoogdynamisch slik gebaseerd is op (een combinatie van) stroomsnelheden, is het des te verrassender dat dynamiek van een slik een goede verklarende variabele was. Dit leidt tot de conclusie dat in de categorische opdeling van slikgebieden in hoog- en laagdynamisch belangrijke informatie vervat zit die we nog niet kunnen terugbrengen tot sturende fysische variabelen. Dit blijft een uitdaging en een streefdoel omdat we daardoor betere voorspellende modellen zouden kunnen maken. In de eerstelijnsrapportage (Van Ryckegem et al., 2017) rapporteerden we al dat de hoog- en laagdynamische slikgebieden verschillen in het oppervlakteaandeel van gebied met hoge vloedstroomsnelheid, in sedimentsamenstelling (zandiger versus slibrijker) en morfologie (holle binnenbocht en rechte of bolle buitenbocht).

Samengevat:

Een definitieve conclusie over het verband tussen de herfst- en winterbenthosbiomassa – blijft ze gelijk, of is ze lager in de winter - is voorbarig gezien de recente tegenstrijdige resultaten. Deze studie suggereert dat de benthosbiomassa gelijk blijft, maar meer onderzoek is nodig. Wel wordt aangetoond dat de typische hoogtegradiënt met (veel) meer benthos bovenaan dan onderaan op het slik gehandhaafd blijft in de winter.

De indeling van slikgebieden in hoog- of laagdynamisch geeft een goede voorspelling van benthosbiomassa. Hierin zit een mogelijke aanwijzing naar de fysische (combinatie van)

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

factoren die echt sturend zijn voor benthos, wat meer onderzoek verdient. Enkelvoudige stroomsnelheidsvariabelen blijken onvoldoende om dit verschil te vatten.

6.2 VERBAND TUSSEN BENTHOS BIOMASSA EN FOERAGEERGEDRAG VAN WINTERTALING

Onze analyses toonden een (getijafhankelijk) positief ruimtelijk verband aan tussen foeragerende wintertalingen en de benthos biomassa. Verdere inspectie van de data toonde aan dat dit verband samenviel met het verschil tussen laag- en hoogdynamische gebieden. We kunnen daardoor niet met zekerheid besluiten dat benthos biomassa de sturende factor is. Er zijn immers nog andere verschillen tussen laag- en hoogdynamische gebieden die mogelijk hun invloed hebben. Bovendien vinden we (in een model zonder benthos biomassa) geen verband tussen het aantal foeragerende wintertalingen en hoogte op het slik. Nochtans is deze laatste een zeer sterke voorspeller van benthos biomassa (zie hoger). Ook op het laag slik werden foeragerende wintertalingen vastgesteld, hoewel onderzoek aantoont dat hier maar heel weinig benthos zit. Dit alles kan erop wijzen dat benthos niet de belangrijkste voedselbron is van wintertalingen op slikken van de Zeeschelde. Er zijn echter redenen die ons doen aarzelen om dit resultaat te accepteren. Zo is er het feit dat de eenden door de tellingen vanop de boot verstoord werden en mogelijk geen natuurlijk gedrag vertoonden, of het eerder exploratief foerageren, waarbij wintertaling al wandelend hier en daar eens kort slobbert, maar nooit echt het foerageren aanvat. Meer gedetailleerd, al opgestart onderzoek in het kader van trofische relaties zal hier hopelijk meer klaarheid in brengen.

Zoals eerder al in de eerstelijnsrapportage aangestipt is er een opmerkelijke getijafhankelijkheid van foerageeractiviteit (Van Ryckegem et al., 2017). De foerageeractiviteit is veel hoger bij opkomend dan bij afgaand tij. Bijzonder is ook dat dit gedrag verschilt naargelang de dynamiek van een gebied, al speelt hier mogelijk een gebiedseffect aangezien er voor het hoogdynamische gebied Ballooi toch ook een vergelijkbare tendens merkbaar was (Figuur 5-2). In de discussie gaven we eerder al een aantal mogelijke hypothesen aan, die verschillen naargelang we veronderstellen dat wintertalingen wel of niet vooral benthos eten. In het lopende vervolgtraject van het onderzoek naar trofische relaties onderzoeken we specifiek enkele van deze hypothesen om zo uitsluitel te krijgen over de reden van dit gedrag.

De data geven niet eenduidig aan dat ruimtelijk foerageergedrag van wintertaling door dichtheden (biomassa) van benthos gestuurd worden. We hopen op basis van lopend onderzoek hierop binnenkort een duidelijker antwoord te krijgen.

Erg opvallend is de sterke toename van foerageeractiviteit na laag water (bij opkomend tij). Dit kan zowel aan gedrag van het benthos, getijafhankelijke accumulatie van voedsel rondom de waterlijn of andere factoren gelegen zijn. Lopend vervolgonderzoek wil hier klaarheid in brengen.

6.3 DYNAMIEK EN DIMENSIES VAN HET SLIK ALS VERKLARING VOOR HET RUIMTELIJK FOERAGEERGEDRAG VAN WINTERTALING

De dichtheid van foeragerende wintertalingen werd op een complexe, getijafhankelijke manier gelinkt met maximale stroomsnelheid. Dit verband is echter terug te brengen tot een effect van de dynamiekindeling van een gebied: in hoogdynamische gebieden is de dichtheid foeragerende wintertalingen vrijwel hetzelfde bij opkomend of afgaand tij, in laagdynamische gebieden is ze veel hoger bij opkomend tij. De simpele opdeling van gebieden in hoog- of laagdynamisch was dus zoals eerder bij benthosdensiteiten een sterke verklarende variabele. Hoewel algemeen aangenomen wordt dat hydrodynamiek de sturende kracht is achter het voorkomen van benthos en watervogels in een tidale rivier zoals de Zeeschelde, blijft het enigmatisch welke precieze aspecten van hydrodynamiek daarbij doorslaggevend zijn. Dit sterke effect van de gebiedseigenschap “waterdynamiek” biedt wel een uitgelezen kans om via vergelijkend onderzoek een hydrodynamisch en morfologisch profiel op te maken van beide types gebieden en zo tot (een combinatie van) potentieel verklarende parameters te komen. Een tweede piste is het verder verbeteren van de modelvoorspellingen van stroomsnelheden in het intertidaal.

Ook de dimensies van het slik hebben een invloed op de dichtheid van foeragerende wintertalingen. Voor lengte kan dit teruggebracht worden tot een effect van een langere of kortere waterlijn. Ook op een breder (dwars op de rivieras) slik zaten echter meer foeragerende wintertalingen. Of breedte de directe oorzaak is voor meer foeragerende wintertalingen is onduidelijk. Breedte van een slik kan gelinkt zijn aan veel andere variabelen, waaronder spreiding in droogvalduur, de vorm van een slik, of de aanwezigheid van bepaalde droogvalduurklassen of de intensiteit van verstoring.

Zowel waterdynamiek als de dimensies van een slik helpen ons om de ruimtelijke distributie van foerageergedrag van wintertalingen te verklaren. Voor beiden blijft het echter onduidelijk wat de directe sturende variabelen zijn. Ons begrip blijft dus hoofdzakelijk fenomenologisch. De beperking daarvan is dat ze in voorspellende modellen bij wijzigingen van de actuele toestand (vb. aanpassing van hydrodynamiek in de rivier) minder goed zal werken dan kennis over meer directe, liefst causale verbanden. Het blijft daarom belangrijk om deze puzzel tot het einde te leggen en hier nog verder gericht onderzoek rond te doen.

De nieuwe inzichten die deze studie ons geeft, geven ook meteen aanleiding tot nieuwe onderzoeksvragen. We formuleerden hierboven enkele hypotheses die getest kunnen worden om onze resultaten duidelijker te begrijpen. INBO heeft hierop reeds geanticipeerd door enkele van deze vraagstellingen mee op te nemen in het onderzoek binnen de raamovereenkomst naar trofische relaties van de Zeeschelde. We hopen dan ook snel om tot meer heldere conclusies te komen.



Referenties

Cartaxana P., Cruz S., Gameiro C., & Kühl M. 2016: Regulation of intertidal microphytobenthos photosynthesis over a diel emersion period is strongly affected by diatom migration patterns. - *Front. Microbiol.* **7**: 1–11.

Hendrickx P. 1997: Zaden in de Zeeschelde: eerste analyse van zaden onder verschillende schorvegetaties in slik en pelagiaal van het zoetwatergetijdengebied. Universiteit Gent.

Kingston M.B. 1999: Wave effects on the vertical migration of two benthic microalgae: *Hantzschia virgata* var. *intermedia* and *Euglena proxima*. **22**: 81–91.

Maximova T., Vanlede J., Plancke Y., Verwaest T., & Mostaert F. 2013: Habitatmapping ondiep water Zeeschelde: Deelrapport 2 - Numeriek 2D model. Flanders Hydraulics Research. Antwerp, Belgium.

Mazzucchi L. 1971: Mazzucchi_OrnitholBeob_1971_68_161.pdf. - *Der Ornithol. Beobachter* **68**: 161–178.

Morris L., & Keough, Michael J. 2001: Vertical migration of infaunal invertebrates in response to dosing with secondary treated sewage effluent: a microcosm experiment. - *J. Aquat. Ecosyst. Stress Recover.* **9**: 43–65.

R Core Team 2018: R: A language and environment for statistical computing. Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

Seys J., Vincx M., & Meire P. 1999a: Spatial distribution of oligochaetes (Clitellata) in the tidal freshwater and brackish parts of the Schelde estuary (Belgium). - *Hydrobiologia* **406**: 119–132.

Seys J., Vincx M., & Meire P. 1999b: Macrobenthos van de Zeeschelde, met bijzonder aandacht voor het voorkomen en de rol van Oligochaeta. .

Skaug H., Fournier D., Bolker B., Magnusson A., & Nielsen A. 2016: 'Generalized Linear Mixed Models using 'AD Model Builder'. R package version 0.8.3.3. .

Smolders S., Maximova T., Vanlede J., Plancke Y., Verwaest T., & Mostaert F. 2016: Integraal Plan Bovenzeeschede: Subreport 1 – SCALDIS: a 3D Hydrodynamic Model for the Scheldt Estuary. Version 5.0. WL Rapporten, 13_131. Flanders Hydraulics Research. Soetaert., Antwerp, Belgium.

Speybroeck J., De Regge N., Soors J., Terrie T., Van Ryckegem G., Van Braeckel A., & Van den Bergh E. 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. Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, Brussel.

Sutherland W.J., & Allport G.A. 1994: A Spatial Depletion Model of the Interaction between Bean Geese and Wigeon with the Consequences for Habitat Management. - *J. Anim. Ecol.* **63**: 51–59.

Van Braeckel A., Speybroeck J., Vanoverbeke J., Van Ryckegem G., & Van den Bergh E. 2018: Habitatmapping Zeeschelde subtidaal: Relatie tussen bodemdieren en hydro- en morfodynamiek. Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek 2018 (91). Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, Brussel.



Van Braeckel A., Vanoverbeke J., Van de Meutter F., De Neve L., Soors J., Speybroeck J., Van Ryckegem G., & Van den Bergh E. 2021: Habitatmapping Zeeschelde slik. Ecologie en ecotopen van de slikken. Brussel.

Van de Meutter F., Bezdenjesnji O., Buerms D., Beukelaer J. De, Regge N. De, Soors J., Speybroeck J., Terrie T., Vanoverbeke J., Braeckel A. Van, et al. 2019: Onderzoek naar trofische relaties in de Zeeschelde. Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek. Brussel.

Van den Bergh E., Ysebaert T., & Meire P. 2005: Water bird communities in the Lower Zeeschelde: long-term changes near an expanding harbour 9 10. - *Hydrobiologia* **540**: 237–258.

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

Van Ryckegem G., Vanoverbeke J., Van Braeckel A., Speybroeck J., Hermans E., & Van den Bergh E. 2017: Habitatmapping : foerageren van overwinterende watervogels op de slikken van de Zeeschelde Eerstelijnsanalyse van voorkomen en foeragegedrag van eenden in gebieden met verschillende waterdynamiek. Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek. Brussel.

Vanoverbeke J., Ryckegem G. Van, Braeckel A. Van, & Bergh E. Van den 2019: Modelinstrumentarium voor het voorspellen van overwinterende aantallen wintertaling (*Anas crecca*) in de Boven- Zeeschelde - Deelrapport voor het Integraal. plan Boven-Zeeschelde. Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek. Brussel, [https://pureportal.inbo.be/portal/en/publications/modelinstrumentarium-voor-het-voorspellen-van-overwinterende-aantallen-wintertaling-anas-crecca-in-de-boven-zeeschelde--deelrapport-voor-het-integraal-plan-bovenzeeschelde\(1d6e0348-8109-41c2-9085-782632cad](https://pureportal.inbo.be/portal/en/publications/modelinstrumentarium-voor-het-voorspellen-van-overwinterende-aantallen-wintertaling-anas-crecca-in-de-boven-zeeschelde--deelrapport-voor-het-integraal-plan-bovenzeeschelde(1d6e0348-8109-41c2-9085-782632cad).

Ysebaert T., Meininger P.L., Meire P., Devos K., Berrevoets C.M., Strucker R.C. W., & Kuijken E. 2000: Waterbird communities along the estuarine salinity gradient of the Schelde estuary, NW-Europe. - *Biodivers. Conserv.* **9**: 1275–1296.



Bijlage 1: Overzicht van de macrobenthosgegevens voor winter en zomer in de bestudeerde telgebieden.

locatie	campagne	gebied	salzone	seizoen	dynamiek	X	Y	Z	telzone	krwzone	ecotoop	densiteit (m ²)	biomassa (g/m ²)
HV15_OHL01	HV15	Balooi	Oligohalien	winter	hoogdy namisch	141085.7	200744.5	1.788	BAL_06	Zeeschelde III + Rupel	middelhoog slik	1257.521	0.440132
HV15_OHL02	HV15	Balooi	Oligohalien	winter	hoogdy namisch	141169.1	200728.2	0.911	BAL_05	Zeeschelde III + Rupel	laag slik	1886.281	0.754512
HV15_OHL03	HV15	Balooi	Oligohalien	winter	hoogdy namisch	141260.4	200725.7	0.905	BAL_05	Zeeschelde III + Rupel	laag slik	3772.562	0.565884
HV15_OHL04	HV15	Balooi	Oligohalien	winter	hoogdy namisch	141404.5	200761.5	1.953	BAL_04	Zeeschelde III + Rupel	middelhoog slik	41498.18	3.709686
HV15_OHL05	HV15	Balooi	Oligohalien	winter	hoogdy namisch	141468.9	200702	0.813	BAL_04	Zeeschelde III + Rupel	laag slik	0	0
HV15_OHL06	HV15	Balooi	Oligohalien	winter	hoogdy namisch	141583.5	200746.4	1.156	BAL_04	Zeeschelde III + Rupel	middelhoog slik	1257.521	0.251504
HV15_OHL07	HV15	Balooi	Oligohalien	winter	hoogdy namisch	141652.8	200758.4	1.283	BAL_03	Zeeschelde III + Rupel	middelhoog slik	12575.21	1.634777
HV15_OHL08	HV15	Balooi	Oligohalien	winter	hoogdy namisch	141792.6	200747.8	0.19	BAL_03	Zeeschelde III + Rupel	laag slik	0	0
HV15_OHL09	HV15	Balooi	Oligohalien	winter	hoogdy namisch	141803.5	200807.5	2.796	BAL_03	Zeeschelde III + Rupel	middelhoog slik	0	0
HV15_OHL10	HV15	Balooi	Oligohalien	winter	hoogdy namisch	141850.8	200819.1	3.245	BAL_02	Zeeschelde III + Rupel	middelhoog slik	40240.66	4.086942
HV15_OHL11	HV15	Balooi	Oligohalien	winter	hoogdy namisch	141861.4	200792.1	1.678	BAL_02	Zeeschelde III + Rupel	middelhoog slik	4401.322	0.503008
HV15_OHL12	HV15	Balooi	Oligohalien	winter	hoogdy namisch	141870.6	200769.5	0.394	BAL_02	Zeeschelde III + Rupel	laag slik	3772.562	31.94102
HV15_OHL13	HV15	Balooi	Oligohalien	winter	hoogdy namisch	142167.7	200878.6	2.941	BAL_01	Zeeschelde III + Rupel	middelhoog slik	10060.16	1.320397
HV15_OHL14	HV15	Balooi	Oligohalien	winter	hoogdy namisch	142217.8	200888.9	1.845	BAL_01	Zeeschelde III + Rupel	middelhoog slik	1886.281	0.754512
HV15_OHL15	HV15	Balooi	Oligohalien	winter	hoogdy namisch	142225.2	200879.1	0.336	BAL_01	Zeeschelde III + Rupel	laag slik	11946.45	2.200661
HV15_OHL16	HV15	Balooi	Oligohalien	winter	kreek	142762.6	201411.4	3.55	BAL_kreek	Zeeschelde III + Rupel	middelhoog slik	132039.7	9.557156
HV15_OHL17	HV15	Balooi	Oligohalien	winter	kreek	142788.8	201368.9	2.378	BAL_kreek	Zeeschelde III + Rupel	middelhoog slik	41498.18	4.27557
HV15_OHL18	HV15	Balooi	Oligohalien	winter	kreek	142822.6	201265.1	1.247	BAL_kreek	Zeeschelde III + Rupel	middelhoog slik	14461.49	1.697653
HV15_OHL19	HV15	Balooi	Oligohalien	winter	kreek	142847.8	201268.1	0.644	BAL_kreek	Zeeschelde III + Rupel	laag slik	8173.883	1.131768
HV15_OHR01	HV15	Notelaer	Oligohalien	winter	laagdy namisch	142237.9	200483	3.129	NOT_04	Zeeschelde III + Rupel	middelhoog slik	134554.7	22.88687
HV15_OHR02	HV15	Notelaer	Oligohalien	winter	laagdy namisch	142242.6	200515.6	2.769	NOT_04	Zeeschelde III + Rupel	middelhoog slik	70421.15	7.985255
HV15_OHR03	HV15	Notelaer	Oligohalien	winter	laagdy namisch	142278.3	200553	1.414	NOT_04	Zeeschelde III + Rupel	middelhoog slik	21377.85	2.640793
HV15_OHR04	HV15	Notelaer	Oligohalien	winter	laagdy namisch	142532.1	200638.9	1.694	NOT_03	Zeeschelde III + Rupel	middelhoog slik	22635.37	2.892297
HV15_OHR05	HV15	Notelaer	Oligohalien	winter	laagdy namisch	142545.9	200614.8	3.132	NOT_03	Zeeschelde III + Rupel	middelhoog slik	106260.5	9.305652
HV15_OHR06	HV15	Notelaer	Oligohalien	winter	laagdy namisch	142566.4	200682.8	0.452	NOT_03	Zeeschelde III + Rupel	laag slik	9431.404	1.509025

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

HV15_OHR07	HV15	Notelaer	Oligohalien	winter	laagdy namisch	142617.7	200695.5	1.432	NOT_02	Zeeschelde III + Rupel	laag slik	28294.21	3.772562
HV15_OHR08	HV15	Notelaer	Oligohalien	winter	laagdy namisch	142709.5	200718.9	3.351	NOT_02	Zeeschelde III + Rupel	middelhoog slik	60989.75	7.042115
HV15_OHR09	HV15	Notelaer	Oligohalien	winter	laagdy namisch	142714.8	200695.6	2.689	NOT_02	Zeeschelde III + Rupel	middelhoog slik	105003	13.20397
HV15_OHR10	HV15	Notelaer	Oligohalien	winter	laagdy namisch	142719	200679.8	3.907	NOT_02	Zeeschelde III + Rupel	middelhoog slik	109404.3	17.66816
HV15_OHR11	HV15	Notelaer	Oligohalien	winter	laagdy namisch	142850.5	200864.6	0.345	NOT_01	Zeeschelde III + Rupel	laag slik	8802.644	0.754512
HV15_OHR12	HV15	Notelaer	Oligohalien	winter	laagdy namisch	142862.9	200850.3	1.89	NOT_01	Zeeschelde III + Rupel	middelhoog slik	9431.404	2.326413
HV15_OHR13	HV15	Notelaer	Oligohalien	winter	laagdy namisch	142888.8	200823.2	4.315	NOT_01	Zeeschelde III + Rupel	hoog slik	203718.3	24.01864
HV15_OHR14	HV15	Notelaer	Oligohalien	winter	kreek	143330.5	201167.7	2.171	NOT_kreek	Zeeschelde III + Rupel	middelhoog slik	3143.801	0.94314
HV15_OHR15	HV15	Notelaer	Oligohalien	winter	kreek	143345	201193	0.676	NOT_kreek	Zeeschelde III + Rupel	laag slik	15090.25	1.131768
HV15_OHR16	HV15	Notelaer	Oligohalien	winter	kreek	143372.5	201167.5	2.052	NOT_kreek	Zeeschelde III + Rupel	middelhoog slik	42126.94	6.601983
HV15_ZLR01	HV15	Branst	Zoet lange v erblijf tijd	winter	kreek	137556.4	196639.6	1.041	BR_kreek	Zeeschelde II	laag slik	6287.603	1.571901
HV15_ZLR02	HV15	Branst	Zoet lange v erblijf tijd	winter	kreek	137552.4	196633.5	1.067	BR_kreek	Zeeschelde II	laag slik	1886.281	0.377256
HV15_ZLR03	HV15	Branst	Zoet lange v erblijf tijd	winter	kreek	137548.2	196630.5	0.697	BR_kreek	Zeeschelde II	laag slik	18234.05	2.326413
HV15_ZLR04	HV15	Branst	Zoet lange v erblijf tijd	winter	laagdy namisch	137280	197272.6	1.996	BR_04	Zeeschelde II	middelhoog slik	25779.17	4.086942
HV15_ZLR05	HV15	Branst	Zoet lange v erblijf tijd	winter	laagdy namisch	137270.7	197264.1	0.751	BR_04	Zeeschelde II	laag slik	4401.322	1.131768
HV15_ZLR06	HV15	Branst	Zoet lange v erblijf tijd	winter	laagdy namisch	137156.5	197382.6	2.857	BR_03	Zeeschelde II	middelhoog slik	23892.89	5.344462
HV15_ZLR07	HV15	Branst	Zoet lange v erblijf tijd	winter	laagdy namisch	137077.6	197436.9	4.291	BR_03	Zeeschelde II	hoog slik	100601.6	10.43742
HV15_ZLR08	HV15	Branst	Zoet lange v erblijf tijd	winter	laagdy namisch	137071.5	197423.3	3.14	BR_03	Zeeschelde II	middelhoog slik	57845.94	12.19795
HV15_ZLR09	HV15	Branst	Zoet lange v erblijf tijd	winter	laagdy namisch	137064.1	197403.7	0.678	BR_03	Zeeschelde II	laag slik	10060.16	1.886281
HV15_ZLR10	HV15	Branst	Zoet lange v erblijf tijd	winter	laagdy namisch	136976.1	197488	3.271	BR_02	Zeeschelde II	middelhoog slik	91170.24	1.194645
HV15_ZLR11	HV15	Branst	Zoet lange v erblijf tijd	winter	laagdy namisch	136893.2	197486.9	1.903	BR_02	Zeeschelde II	middelhoog slik	17605.29	2.703669
HV15_ZLR12	HV15	Branst	Zoet lange v erblijf tijd	winter	laagdy namisch	136868.1	197485.7	0.829	BR_02	Zeeschelde II	laag slik	22006.61	5.030082
HV15_ZLR13	HV15	Branst	Zoet lange v erblijf tijd	winter	laagdy namisch	136754.5	197529	1.723	BR_01	Zeeschelde II	middelhoog slik	10060.16	4.024066
HV15_ZLL02	HV15	Driegoten	Zoet lange v erblijf tijd	winter	hoogdy namisch	137264	196910.3	2.593	DG_04	Zeeschelde II	middelhoog slik	7545.123	9.934412
HV15_ZLL03	HV15	Driegoten	Zoet lange v erblijf tijd	winter	hoogdy namisch	137240.6	196912	4.342	DG_04	Zeeschelde II	hoog slik	77966.27	13.58122
HV15_ZLL04	HV15	Driegoten	Zoet lange v erblijf tijd	winter	hoogdy namisch	137222.1	196989.9	1.741	DG_04	Zeeschelde II	middelhoog slik	8802.644	0.94314
HV15_ZLL05	HV15	Driegoten	Zoet lange v erblijf tijd	winter	hoogdy namisch	137150.5	197073	0.84	DG_03	Zeeschelde II	laag slik	10688.92	2.012033
HV15_ZLL06	HV15	Driegoten	Zoet lange v erblijf tijd	winter	hoogdy namisch	137098.8	197137	0.189	DG_03	Zeeschelde II	laag slik	5030.082	1.194645

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

HV15_ZLL07	HV15	Driegoten	Zoet lange verblijf tijd	winter	hoogdy namisch	137043.5	197142.2	1.005	DG_02	Zeeschelde II	laag slik	4401.322	1.006016
HV15_ZLL09	HV15	Driegoten	Zoet lange verblijf tijd	winter	hoogdy namisch	136916.7	197192.3	1.939	DG_02	Zeeschelde II	middelhoog slik	5658.842	0.503008
HV15_ZLL10	HV15	Driegoten	Zoet lange verblijf tijd	winter	hoogdy namisch	136776.8	197258	0.945	DG_01	Zeeschelde II	laag slik	6916.363	1.446149
HV15_ZLL11	HV15	Driegoten	Zoet lange verblijf tijd	winter	hoogdy namisch	136721.2	197272.1	0.876	DG_01	Zeeschelde II	laag slik	11946.45	1.320397
HV15_ZLL12	HV15	Driegoten	Zoet lange verblijf tijd	winter	hoogdy namisch	136557.2	197328.1	0.852	DG_01	Zeeschelde II	laag slik	628.7603	0.377256
HM14_OH07	HM14	Ballooi	Oligohalien	zomer	kreek	142763	201411.8	3.593333	BAL_kreek	Zeeschelde III + Rupel	middelhoog slik	240815.2	12.57521
HM14_OH11	HM14	Ballooi	Oligohalien	zomer	kreek	142788.6	201368.7	2.16	BAL_kreek	Zeeschelde III + Rupel	middelhoog slik	79223.79	7.167867
HM14_OH19	HM14	Ballooi	Oligohalien	zomer	hoogdy namisch	141850.7	200819.1	3.443333	BAL_02	Zeeschelde III + Rupel	middelhoog slik	32066.77	2.200661
HM14_OH20	HM14	Ballooi	Oligohalien	zomer	hoogdy namisch	142167.8	200878.5	2.99	BAL_01	Zeeschelde III + Rupel	middelhoog slik	90541.48	6.287603
HM14_OH37	HM14	Ballooi	Oligohalien	zomer	hoogdy namisch	141803.4	200807.2	2.94	BAL_03	Zeeschelde III + Rupel	middelhoog slik	27036.69	2.829421
HM14_OH41	HM14	Ballooi	Oligohalien	zomer	hoogdy namisch	141404.4	200761.3	2.165	BAL_04	Zeeschelde III + Rupel	middelhoog slik	65391.07	3.583934
HM14_OH47	HM14	Ballooi	Oligohalien	zomer	kreek	142848.6	201266.4	0.585	BAL_kreek	Zeeschelde III + Rupel	laag slik	18234.05	2.640793
HM14_OH49	HM14	Ballooi	Oligohalien	zomer	hoogdy namisch	141583.4	200746.2	1.246788	BAL_04	Zeeschelde III + Rupel	middelhoog slik	628.7603	0.125752
HM14_OH50	HM14	Ballooi	Oligohalien	zomer	hoogdy namisch	141652.8	200758.6	1.463396	BAL_03	Zeeschelde III + Rupel	middelhoog slik	9431.404	2.577917
HM14_OH54	HM14	Ballooi	Oligohalien	zomer	hoogdy namisch	141168.9	200725.8	0.863964	BAL_05	Zeeschelde III + Rupel	laag slik	628.7603	0.31438
KD14_11	SP14	Ballooi	Oligohalien	zomer	hoogdy namisch	141792.6	200747.9	0.081	BAL_03	Zeeschelde III + Rupel	laag slik	15719.01	1.632358
KD14_12	SP14	Ballooi	Oligohalien	zomer	hoogdy namisch	141468.8	200702	0.843	BAL_04	Zeeschelde III + Rupel	laag slik	1257.521	4.40374
HM14_OH01	HM14	Notelaer	Oligohalien	zomer	laagdy namisch	142888.9	200823.4	4.285	NOT_01	Zeeschelde III + Rupel	hoog slik	228868.7	11.75782
HM14_OH05	HM14	Notelaer	Oligohalien	zomer	laagdy namisch	142238.2	200482.7	3	NOT_04	Zeeschelde III + Rupel	middelhoog slik		
HM14_OH09	HM14	Notelaer	Oligohalien	zomer	kreek	143372.8	201167.4	1.995	NOT_kreek	Zeeschelde III + Rupel	middelhoog slik	50929.58	6.098975
HM14_OH27	HM14	Notelaer	Oligohalien	zomer	kreek	143330.4	201167.9	2.1625	NOT_kreek	Zeeschelde III + Rupel	middelhoog slik	14461.49	1.634777
HM14_OH39	HM14	Notelaer	Oligohalien	zomer	laagdy namisch	142278.3	200553.3	1.471564	NOT_04	Zeeschelde III + Rupel	middelhoog slik	26407.93	4.527074
HM14_OH45	HM14	Notelaer	Oligohalien	zomer	laagdy namisch	142565.6	200686.2	0.448083	NOT_03	Zeeschelde III + Rupel	laag slik	15719.01	10.56317
KD14_07	SP14	Notelaer	Oligohalien	zomer	laagdy namisch	142617.6	200695.5	1.313	NOT_02	Zeeschelde III + Rupel	laag slik	8173.885	0.644628
KD14_XX	SP14	Notelaer	Oligohalien	zomer	laagdy namisch	142545.8	200614.9	3.125	NOT_03	Zeeschelde III + Rupel	middelhoog slik	118835.7	9.3719
HM14_ZL02	HM14	Branst	Zoet lange verblijf tijd	zomer	laagdy namisch	137078.4	197435.6	4.38	BR_03	Zeeschelde II	hoog slik		
HM14_ZL07	HM14	Branst	Zoet lange verblijf tijd	zomer	laagdy namisch	137156.4	197382	3.1	BR_03	Zeeschelde II	middelhoog slik		
HM14_ZL08	HM14	Branst	Zoet lange verblijf tijd	zomer	laagdy namisch	136976.3	197487.7	3.425	BR_02	Zeeschelde II	middelhoog slik		

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

HM14_ZL12	HM14	Branst	Zoet lange verblijf tijd	zomer	kreek	137555.3	196629.8	0.871454	BR_kreek	Zeeschelde II	laag slik	7545.123	1.068892
HM14_ZL13	HM14	Branst	Zoet lange verblijf tijd	zomer	kreek	137559.7	196635.8	0.938263	BR_kreek	Zeeschelde II	laag slik	1257.521	0.062876
HM14_ZL14	HM14	Branst	Zoet lange verblijf tijd	zomer	kreek	137548.2	196632.4	0.549846	BR_kreek	Zeeschelde II	laag slik	3143.801	0.503008
HM14_ZL26	HM14	Branst	Zoet lange verblijf tijd	zomer	laagdy namisch	137277.3	197271.5	1.98	BR_04	Zeeschelde II	middelhoog slik	17605.29	1.697653
HM14_ZL31	HM14	Branst	Zoet lange verblijf tijd	zomer	laagdy namisch	136868.3	197485.1	0.811367	BR_02	Zeeschelde II	laag slik	7545.123	0.94314
DD14_12	SP14	Driegoten	Zoet lange verblijf tijd	zomer	hoogdy namisch	137150.6	197073	0.858	DG_03	Zeeschelde II	laag slik	9431.406	1.788715
HM14_ZL16	HM14	Driegoten	Zoet lange verblijf tijd	zomer	hoogdy namisch	137235.2	196922.7	4.28	DG_04	Zeeschelde II	hoog slik	66648.59	4.401322
HM14_ZL30	HM14	Driegoten	Zoet lange verblijf tijd	zomer	hoogdy namisch	136556.9	197328.8	0.754589	DG_01	Zeeschelde II	laag slik	11317.68	0.503008
HM14_ZL42	HM14	Driegoten	Zoet lange verblijf tijd	zomer	hoogdy namisch	137264.3	196910.3	2.510983	DG_04	Zeeschelde II	middelhoog slik	44013.22	3.583934
HM14_ZL48	HM14	Driegoten	Zoet lange verblijf tijd	zomer	hoogdy namisch	136721.3	197272.3	0.911504	DG_01	Zeeschelde II	laag slik	18862.81	1.949157
HM14_ZL51	HM14	Driegoten	Zoet lange verblijf tijd	zomer	hoogdy namisch	137222.1	196990	1.713396	DG_04	Zeeschelde II	middelhoog slik	22006.61	1.131768
HM14_ZL56	HM14	Driegoten	Zoet lange verblijf tijd	zomer	hoogdy namisch	136776.7	197258	0.891644	DG_01	Zeeschelde II	laag slik	3772.562	0.691636

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