



Vlaanderen
is wetenschap

Habitatmapping Zeeschelde slik

Habitatkarakteristieken van bodemdieren en garnaalachtigen & slikecotopen Zeeschelde 2.0

Alexander Van Braeckel, Joost Vanoverbeke, Frank Van de Meutter, Liesbeth De Neve, Jan Soors,
Jeroen Speybroeck, Gunther Van Ryckegem, Erika Van den Bergh

INSTITUUT
NATUUR- EN BOSONDERZOEK

Auteurs:

Alexander Van Braeckel , Joost Vanoverbeke , Frank Van de Meutter , Liesbeth De Neve ,
Jan Soors , Jeroen Speybroeck , Gunther Van Ryckegem , Erika Van den Bergh 
Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek

Reviewers:

VNSC Beheer en Beleid

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

Vestiging:

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

e-mail:

Frank.Vandemeutter@inbo.be, alexander.vanbraeckel@inbo.be

Wijze van citeren:

Van Braeckel A, Vanoverbeke, J, Van de Meutter F, De Neve L, Soors J, Speybroeck J, Van Ryckegem G, Van den Bergh E (2020). Habitatmapping Zeeschelde slik: habitatkarakteristieken van bodemdieren en garnaalachtigen & slikecotopen Zeeschelde 2.0. Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek 2020 (31). Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, Brussel.
DOI: doi.org/10.21436/inbor.18643770

D/2021/3241/365

Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek 2020 (31)

ISSN: 1782-9054

Verantwoordelijke uitgever:

Maurice Hoffmann

Foto cover:

Slik in de oligohaliene zone voor het schor van de Notelaer (Yves Adams - Vildaphoto)

Dit onderzoek werd uitgevoerd in opdracht van:

Maritieme Toegang, Thonetlaan 102 bus 2, 2050 Antwerpen

DEPARTEMENT
MOBILITEIT &
OPENBARE
WERKEN



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

HABITATMAPPING ZEESCHELDE SLIK

Habitatkarakteristieken van bodemdieren en garnaalachtigen & slikecotopen Zeeschelde 2.0.

Alexander Van Braeckel, Joost Vanoverbeke, Frank Van de Meutter, Liesbeth De Neve, Jan Soors, Jeroen Speybroeck, Gunther Van Ryckegem & Erika Van den Bergh

doi.org/10.21436/inbor.18643770

Dankwoord/Voorwoord

Het Habitatmapping onderzoeksproject werd uitgevoerd met de financiële steun van MOW-Maritime Toegang (MOW-MT). Specifiek willen we Frederik Roose bedanken voor de aangename samenwerking.

Speciale dank gaat uit naar de superdataverzamelaars en laboratoriumverwerkers van ons INBO-Team Estuaria voor het benthoswerk dat is uitgevoerd door Dimitri Buerms, Olja Bezdenjesnj, Joram De Beukelaer, Nico De Regge, Jan Soors, Thomas Terrie en Pieter Dhalluin. Een laatste woord is voor Ruben Elsen, die ook aan dit rapport weer onmisbare ondersteuning bood, en die voor altijd in onze gedachten blijft.

Samenvatting

Van macrobenthos naar Ecotopen Zeeschelde 2.0

Slikken, de intertidale onbegroeide delen van een estuarium, vormen een cruciale habitat in de Zeeschelde die van groot belang is voor broedende, doortrekkende en overwinterende watervogels, het hyperbenthos en opgroeiende vis. De indeling van slikken in verschillende slikecotopen vormt een belangrijk instrument om de evolutie van slikken en de kwaliteit van de slikhabitat in de Zeeschelde op te volgen. De tot nu gehanteerde klassegrenzen om de verschillende slikecotopen te onderscheiden zijn overgenomen uit het Nederlandse Zoute Wateren Ecotopenstelsel (ZES.1), maar werden niet gevalideerd voor de Zeeschelde. In dit rapport gebeurt deze validatie, zoals gebruikelijk is, op basis van het macrobenthos, een kenmerkende gemeenschap diertjes die in het slik leven. We deden dit omdat macrobenthos een sleutelpositie inneemt in de ecologie van het estuarium, in het bijzonder van slikken, als voedsel voor watervogels, hyperbenthos en vis. De testdataset werd verzameld in specifieke focusgebieden, gespreid over de Zeeschelde en met sterk verschillende slikken en maximale verschillen in omgevingsfactoren. Deze studie is opgebouwd uit drie stappen:

- In een eerste stap onderzochten we welke omgevingsvariabelen goed de verspreiding van het benthos kunnen verklaren.
- Voor de best verklarende omgevingsvariabelen gingen we vervolgens op zoek naar grenswaarden waarbij de benthosgemeenschap aan beide helften van de omgevingsgradiënt maximaal verschilt. Hiervoor gebruikten we een specifieke splitsingstechniek die eerder ook in Habitatmapping Subtidaal werd toegepast (Van Braeckel et al. 2018).
- In een derde stap werden deze grenzen gevalideerd aan de hand van een controledataset: de verzamelde benthosgemeenschap van de jaarlijkse gerandomiseerde monitoring in de Zeeschelde in de periode 2008-2016.

In de verkennende analyses bleek een belangrijke hoeveelheid data ruis te veroorzaken in de bestudeerde relaties tussen benthos en omgevingsvariabelen. Het betrof zeer lage aantallen benthos bemonsterd in slik op breuksteen en op natuurlijk hard substraat, en zeer variabele aantallen benthos op de hoogste slikken in de supralitorale zone. Deze habitats hebben een dermate afwijkende benthosgemeenschap dat ze in deze fase al werden afgesplitst.

De belangrijkste verklarende variabelen van de biomassa, de densiteiten en de soortensamenstelling van benthosgemeenschappen in de overblijvende slikken zijn de saliniteitszone en de hoogte ten opzichte van laagwater. Verder hebben de maximale stroomsnelheid, de fractie organisch materiaal in het slik en de slikhelling een wisselende invloed, afhankelijk van saliniteitszone en van de beschouwde benthosparameter. In de Zeeschelde komen verschillende benthosgemeenschappen voor in de brakke zone en de zoete zone (som van oligohalien, zoet met lange en zoet met korte verblijftijd). De gemeenschappen bestaan uit andere soorten en ze gedragen zich ook anders, wat tot een verschillende verspreiding van benthos op het slik leidt. In de brakke zone vinden we vooral crustaceeën, borstelwormen (Polychaeta) en tweekleppigen. In de zoete zone bestaat het grootste deel van het benthos uit borstelarme wormen (Oligochaeta). De benthosdensiteit en -biomassa nemen er met een factor tien toe van onderaan naar bovenaan het slik. In de brakke zone is er geen toename meer in de bovenste helft van het slik, zelfs een lichte afname. In de onderste helft van de brakke slikken vinden we andere soorten dan bovenaan. Een groep met *Corophium volutator*, *Cyathura carinata* en *Hediste diversicolor* bevindt zich hoofdzakelijk hoger op de

slikken. Een groep met hoofdzakelijk *Tubificoides heterochaetus* en *Streblospio benedicti* bevindt zich eerder laag tot middelhoog op het slik. Indien we een verband vonden met slikhelling was dit verband kwadratisch – densiteiten en biomassa's waren laag zowel bij zeer vlakke als bij zeer steile hellingen. De lage densiteiten bij vlakke hellingen is wellicht te wijten aan het feit dat we vlakke slikdelen vooral onderaan de voet van de slikhelling vinden, waar altijd weinig benthos zit. De fractie organisch materiaal in het sediment was slechts lokaal in de oligohaliene zone positief gerelateerd met benthos. In de andere zones was er geen verband of zelfs eerder een tendens naar een negatieve correlatie. We vermoeden dat dit organisch materiaal voor een groot deel uit refractair organisch materiaal bestaat, wat geen of een slechte voedingsbron is voor het beschouwde benthos. De maximale stroomsnelheid had slechts in een klein deel van de analyses een effect en dit effect verschilde tussen de saliniteitszones. In de zoete zone zat er meer benthos bij lage maximale stroomsnelheden, in de brakke zone zat er net meer benthos bij hogere stroomsnelheden.

De zoektocht naar grenswaarden om ecotopen af te bakenen gebeurde voor de brakke en zoete zone (inclusief oligohalien) apart, omwille van het verschil in benthossoorten en vooral het verschillend ruimtelijk voorkomen. Data van op breuksteen en supralitoraal stalen werden ook in deze fase weggelaten. De variabele hoogte boven laagwater werd vervangen door de meer pragmatische variabele droogvalduur (DD). Voor de brakke zone vonden we voor densiteiten en biomassa van benthos een grenswaarde bij 25% DD, met lage waarden onder en grotere waarden boven deze grens. Omdat we ook met soortensamenstelling rekening houden werd de analyse ook apart gedaan voor de kenmerkende benthosgemeenschappen van enerzijds de hoge en anderzijds de lage slikken. Hieruit volgde een ondergrens rond 35% voor de "hoge" gemeenschap en een bovengrens rond de 60% voor de "lage" gemeenschap. We combineerden deze grenzen tot een slikopdeling in 3 zones (laag, middelhoog en hoog slik) met de grenzen op 25% en 60%. In de zoete zone vonden we een grenswaarde bij 35% voor densiteiten en op 60% voor biomassa. Het slik kan ook hier dus op basis van ruimtelijke patronen in het benthos opgedeeld worden in 3 zones. De grens tussen hoog en middelhoog slik ligt net als in de brakke zone bij 60% DD, de grens tussen middelhoog en laag slik ligt echter hoger bij 35% DD. In het zoete deel van het estuarium ontbreekt een benthosgemeenschap aangepast aan het lage slik wat wellicht de hogere grens verklaart.

Deze studie geeft een door een ruime kennisbasis onderbouwd voorstel voor aanpassing van de ecotoopgrenzen voor litoraal in de Zeeschelde. We onderscheiden daarbij **8 ecotopen**. Een eerste ecotoop betreft slik op breuksteen en natuurlijk hard substraat met zeer lage benthosdensiteiten en -biomassa in het slik. Een tweede, minder homogeen ecotoop is het supralitoraal slik boven de 85% hoogwaterpercentiel. Daarnaast vinden we in de brakke en de zoete zone telkens laag, middelhoog en hoog slik, met deels aparte grenzen voor het brakke en zoete deel (samen 6).

De andere onderzochte variabelen (dynamiek, granulometrie en organische stof) worden voorlopig niet ingezet bij het definiëren van ecotoopgrenzen.

Ruimtelijke analyse hyperbenthos, een eerste stap

Hyperbenthos, vooral garnaalachtigen en jonge vissen, was lange tijd afwezig in het grootste deel van de Zeeschelde, maar sinds een tiental jaar wordt het aandeel van deze groep in het estuariene voedselweb steeds groter. Voor een aantal (commerciële) soorten is de Zeeschelde belangrijk als kraamkamer, en de intertidale gebieden spelen daarbij wellicht een belangrijke rol. Daarom verdient deze groep zeker ook aandacht bij de indeling van ecotopen en werd in deze studie gestart met onderzoek naar het ruimtegebruik van hyperbenthische organismen.

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

Het contrast tussen vloed- en ebgedomineerde habitats is karakteristiek voor het bochtige binnen-estuarium van de Zeeschelde. In eerste instantie werd hyperbenthos bemonsterd in deze contrasterende habitats nabij de laagwaterlijn, in de contactzone tussen slik en water tijdens een zomercampagne (augustus 2013 en 2015).

Op basis van saliniteit werden drie hyperbenthosgemeenschappen onderscheiden: een brakke, een zwak brakke en een zoete. De brakke gemeenschap wordt getypeerd door hoge aantallen aan steeloog-aasgarnalen (*Mesopodopsis slabberi*) die verder stroomopwaarts niet meer voorkomen. Ook vonden we meer grijze garnalen (*Crangon crangon*) dan in het oligohalien deel terwijl de langneus-steurgarnaal (*Palaemon longirostris*) beduidend minder voorkwam dan in de rest van de Zeeschelde. Ook epi/hyperbenthische juveniele vissen waren minder talrijk in het brakke deel dan verder stroomopwaarts. Het zoete deel (met lange én korte verblijftijd) onderscheidde zich van de oligohaliene zone door hogere aantallen langneus-steurgarnalen en de afwezigheid van de grijze garnaal.

Op plaatsen met lagere gemiddelde stroomsnelheid waren totale hyperbenthosdensiteiten hoger, maar stroomsnelheid hield geen verband met totale biomassa noch met soortspecifieke densiteit en biomassa.

Vloeddominante ondiepwater- en slikplaten lijken belangrijker dan ebgedomineerde slikplaten voor bepaalde soorten en in specifieke periodes. De reden voor deze voorkeur is nog niet goed gekend, mogelijks functioneren ze als stapstenen in de opwaartse migratie. Voor de meeste taxa afzonderlijk was er geen verband tussen biomassa of aantallen en vloeddominantie, maar dit verband was er wel bij het totale aantal epi- en hyperbenthos. Soorten waarbij we wel een duidelijk verband vonden zijn de epibenthische grijze garnaal (*Crangon crangon*) en de veel voorkomende hyperbenthische brakwater-aasgarnaal (*Neomysis integer*) die beduidend talrijker voorkwamen op meer vloedgedomineerde locaties.

Verder leek organisch materiaal (mg/l), beschouwd als proxy voor voedseltoegankelijkheid, een positieve rol te spelen in het voorkomen en de biomassa van Mysida en Amphipoda. Moeilijker te verklaren was het verband tussen organisch materiaal en de biomassa van grijze garnalen, de vermoedelijke predator van Mysida en Amphipoda.

Los van de seizoenale variatie en een expliciete link met het intertidaal vormt dit onderzoekstopic een allereerste input in de opmaak van een kaartlaag van ecologisch belangrijk gebieden voor hyper- en epibenthos in de Zeeschelde.

Betekenis voor beheer en beleid

Ecotopenkaarten vormen het uitgangspunt bij de evaluatie van het Schelde-estuarium voor het thema 'diversiteit habitats' en zijn de basis voor de ruimtelijke stratificatie van de jaarlijkse MONEOS macrobenthos bemonstering.

Ecotopen worden ook ingezet voor de wetenschappelijke onderbouwing bij het maken van keuzes voor beheersscenario's, onder andere voor sedimentbeheer en rivierkundige ingrepen. Zo kan bij de scenarioafwegingen beter rekening gehouden worden met potentiële impact op de ecologische functies van de verschillende habitats en kan er gericht voor gekozen worden om de impact op ecologisch waardevolle gebieden te minimaliseren.

De essentie van een goed ecotopenstelsel is dat het ecotopen onderscheidt en de fysische grenzen ervan bepaalt in functie van het potentieel voorkomen van specifieke levensgemeenschappen. Deze grenzen moeten dus gebaseerd zijn op en getoetst worden aan de aanwezige levensgemeenschappen.

In dit rapport wordt voor het eerst getracht om litorale (bij elk getij overspoelde) ecotopen en de contactzones naar het supralitoraal (niet bij elk getij overspoeld) in de Zeeschelde met gebiedseigen data te onderscheiden en te begrenzen. De tot nu gebruikte ecotopen en hun klassegrenzen voor rapportage over slikken (onbegroeide intertidale habitats) in de Zeeschelde (Tabel I-1) werden overgenomen uit het Nederlandse Zoute Wateren Ecotopenstelsel (ZES.1), maar een afstemming op de Zeeschelde moest nog gebeuren, wat de aanleiding is voor deze studie. In het ZES.1 systeem zijn saliniteitszone, droogvalduur en substraat de gebruikte determinanten en binnen elke saliniteitszone worden dezelfde onderscheidingscriteria gebruikt. In deze studie voor de Zeeschelde onderzochten we een groter aantal variabelen namelijk saliniteitszone, droogvalduur, substraat, stroomsnelheid, morfologie, granulometrie en organische stof in de bodem en hun invloed op de structuur van bodemdiergemeenschappen op de slikken. Als eerste aanzet om ook hyperbenthos te betrekken bij ecotoopbegrenzungen onderzochten we de invloed van fysische variabelen op het voorkomen van deze organismen in de contactzone naar het sublitoraal bij laagwater.

Tabel I-1: Slikecotopen per saliniteitszone in de Zeeschelde versie 1.2

Litoraal LW30-HW85		ZACHT SUBSTRAAT	HARD SUBSTRAAT
	Laag slik <i>LW30 tot < 25%DD</i>	laag slik zacht substraat	laag slik hard natuurlijk laag slik hard antropogeen
	Middelhoog slik <i>25% - 75%DD</i>	middelhoog slik zacht substraat	middelhoog slik hard natuurlijk middelhoog slik hard antropogeen
	Hoog slik <i>> 75%DD tot HW85</i>	hoog slik zacht substraat	hoog slik hard natuurlijk hoog slik hard antropogeen
	Supralitoraal > HW85	potentiële pionierszone	supralitoraal hard antropogeen

A. Slikecotopen Zeeschelde V2.0: Bodemdieren in de intertidale zone

Saliniteitszone, droogvalduur en substraat blijven de belangrijkste ecotoopdeterminanten in het nieuwe voorgestelde slikecotopenstelsel. Ze worden echter op een andere manier ingezet om ecotopen te onderscheiden en te begrenzen. We onderscheiden de volgende ecotopen (Tabel I-2):

Slik met harde ondergrond en/of een helling > 25%: In de Zeeschelde wordt een nog steeds toenemend aandeel van het intertidaal bedekt met breuksteen. Daarnaast zijn er oppervlaktes met natuurlijke harde substraten (bijvoorbeeld veenbodems). Als deze harde substraten met een laagje slik bedekt zijn krijg je suboptimaal slikcotoop voor bodemdieren, mogelijk doordat deze slikken periodiek verdwijnen als gevolg van de seizoenale slikdynamiek. Slikken met een harde ondergrond zijn dus weinig functioneel voor bodemdieren, ze vertonen nauwelijks relaties tot andere omgevingsvariabelen en huisvesten algemeen lage macrobenthosdensiteiten en -biomassa's onder alle omstandigheden. Alles bijeen gaat het om een relatief groot aandeel van de estuariene habitatoppervlakte. Voor een juiste evaluatie van de intertidale ecologische functies van de Zeeschelde is het dus belangrijk om harde substraten goed te karteren en te begroten. Er bestaat een grote overlap tussen slikken op hard substraat en zeer steile slikken. Omdat deze habitats doorgaans ook redelijk steil zijn, wordt naast de geomorfkaart een bijkomend criterium van >25% helling gehanteerd om alle harde substraten op te sporen.

Supralitorale slikken met zacht substraat, de zogenaamde potentiële pionierszones, zijn bij nader onderzoek niet één ecotoop maar een groep van ecotopen met uiteenlopende voorgeschiedenis en kenmerken: geërodeerd schor, gesedimenteerd hoog slik, schorinhammen of -kreeken, delen van ontpolderingen in ontwikkeling. Ze hoorden niet tot de doelecotopen van deze studie (cfr bemonsteringstrategie grotendeels beperkt tot het intertidaal) zodat ons beeld ervan nog niet volledig is. De enkele stalen uit deze hoogtezone vertonen logischerwijze – omwille van de grote variatie in ontstaansgeschiedenis - een grote variabiliteit met betrekking tot macrobenthosgemeenschappen.

Litorale slikken met zacht substraat vormen het hoofdonderwerp van deze studie. Op basis van de invloed van abiotische variabelen op bodemdiergemeenschappen werden ecotopen onderscheiden en hun fysische grenzen gedefinieerd.

- **Saliniteitszone** is de invloedrijkste variabele met name voor de soortensamenstelling van de bodemdiergemeenschappen. Die is in de mesohaliene zone helemaal verschillend van de rest van de Zeeschelde. Omdat het in elk van deze zones om andere soorten gaat met verschillende eigenschappen, werden voor analyses naar de invloed van andere variabelen twee 'zoutzones' onderscheiden: de mesohaliene of brakke zone (incl. zone met grote saliniteitsgradiënt) en de zoete zone (oligohalien, zoet lange verblijftijd en zoet korte verblijftijd samen).
- **Droogvalduur (DD)**, als alternatief voor slikhoogte, is binnen iedere zoutzone de meest dominante omgevingsgradiënt. In de brakke Zeeschelde is er een shift in de soortensamenstelling met de hoogte, en kunnen 'lagere' en 'hogere' soorten onderscheiden worden. In de zoete zone verandert de soortensamenstelling nauwelijks of niet met hoogte of droogvalduur. In beide zones stijgen bodemdierdensiteit en -biomassa met de hoogte; in de zoete zone tot bovenaan het slik, in de brakke zone zwakt het verband voor densiteit af hoog op het slik en daalt het zelfs voor biomassa. In de zoete

- **Stroomsnelheden** op het slik hangen nauw samen met hoogteligging en vertonen daardoor weinig aanvullend effect. In vergelijking met de Westerschelde zijn de effecten van stroomsnelheid in de Zeeschelde minder duidelijk. Nochtans suggereren verschillende patronen tussen eb- en vloedgedomineerde slikken een negatieve invloed van hoge stroomsnelheden op bodemdierdensiteit, maar dit wordt niet weerhouden in de analyses. Voorlopig worden geen stroomsnelheidsparameters als ecotoopdeterminant aangeduid in de Zeeschelde. Aangezien stroomsnelheid een onderliggende sturende variabele is voor slikmorfologie en –sedimentsamenstelling is het wel aangewezen om deze effectketens gericht nader te onderzoeken.
- **Slikhelling**, afgezien van het 25% uitsluitingscriterium (zie hoger), wordt ook niet ingezet als ecotoopdeterminant. In de zoete zone is er een unimodale respons: heel vlakke (<1%, meestal lage) en heel steile (> 15%) slikken zijn oninteressant voor bodemdieren.
- **Organisch stofgehalte** in de bodem verklaart enige variatie in beide saliniteitszones maar de patronen zijn onduidelijk en geven voorlopig geen aanleiding tot zinvolle ecotoopbegrenzing. Nochtans leven oligochaeten, de hoofdmoot van de bodemdieren in de zoete Zeeschelde, van detritus. Vooral van vers gesedimenteerd, labiel organisch materiaal is belangrijk als voedsel, maar plaatselijk kan er ook veel inert organisch materiaal aanwezig zijn (vb eroderende veenbodems, aangespoeld houtig materiaal,..). De gebruikte analyse methode laat echter niet toe om beschikbare (“eetbare”) van niet beschikbare koolstof te onderscheiden.

		ZACHT SUBSTRAAT		HARD SUBSTRAAT	
			<i>Brak</i>	<i>Zoet (Oligohalien+zoet lang + zoet kort)</i>	
Litoraal LW30-HW85	Laag slik	LW30 tot < 25%DD Lage bodemdierdensiteit en -biomassa, soorten van de 'lagere slikken'	LW30 tot < 35%DD Lage bodemdierdensiteit en – biomassa	Natuurlijk	Antropogeen
	Middelhoog slik	25% tot 60 %DD Hogere bodemdierdensiteit en -biomassa; soorten van de 'lagere' en van de 'hogere' slikken.	35% tot 60 %DD Hogere bodemdierdensiteit		
	Hoog slik	> 60%DD tot HW85 soorten van de 'hogere slikken'; dominantie van <i>Corophium</i>	> 60%DD tot HW85 Hogere bodemdierdensiteit en – biomassa		
	Supralitoraal > HW85				

B. Hyperbenthos

Voor het eerst proberen we ook het hyperbenthos te betrekken bij de afbakening van ecotopen in de Zeeschelde. Er zijn daarbij twee belangrijke kanttekeningen te maken. Hyperbenthos bemonsteren op het intertidaal is logistiek bijzonder lastig. Daarom is er net onder de laagwaterlijn bemonsterd bij laagwater. Bovendien worden uitsluitend resultaten van de maand augustus besproken en houden we dus geen rekening met eventuele seizoenale variatie in het voorkomen. In deze fase wordt dus nog geen expliciete link gelegd met het intertidaal en wordt het hyperbenthos niet als bijkomend afbakeningscriterium meegenomen. Wel vormt dit een allereerste input in de mogelijke opmaak van een kaartlaag van ecologisch belangrijk gebieden voor hyper- en epibenthos. Een aantal patronen tekenen zich al af en kunnen nu al geduid worden:

Op basis van hyperbenthosgemeenschappen zijn er **drie saliniteitszones** te onderscheiden: de brakke, de zwak brakke en de zoete.

Vloeddominantie beïnvloedt de soortensamenstelling, dichtheid en biomassa. Aantallen en biomassa variëren eveneens met **gemiddelde stroomsnelheid** maar het verband is anders in elke saliniteitszone en verschilt ook tussen soorten(groepen).

Er is een positief verband tussen dichtheid en biomassa en de hoeveelheid **organisch materiaal** (mg/l) in het water.

Aanbevelingen voor beheer en beleid

A. Ecosysteemevaluatie

- Het aandeel 'oninteressant' slik met harde ondergrond omvat een relatief groot aandeel van de estuariene habitatoppervlakte. Nauwkeurige en geüpdatete geomorfkaarten zijn een vereiste om de ecologische draagkracht en functies van de Zeeschelde slikken juist in te kunnen schatten.
- Toepassing van de nieuw gedefinieerde ecotopen, gebaseerd op gebiedseigen relaties bij het opstellen van een nieuwe generatie ecotopenkaarten voor de Zeeschelde en als basis voor de ruimtelijke stratificatie van de jaarlijkse macrobenthosbemonstering zal resulteren in betere inschattingen van ecologische toestand, impact en potenties.
- Hyper- en epibenthos zijn ook een belangrijke op te volgen schakel in het estuarien functioneren. Ecotopen op basis van hyperbenthos zullen echter anders gedefinieerd en begrensd zijn dan op basis van bodemdieren. Voor de inschatting van ecologische toestand, impact en potenties in functie van deze schakel is een voor ecologisch betekenisvolle kaart voor het hyper- en epibenthos nodig die als overlay kan gebruikt worden op de ecotopenkaart.

B. Habitatinrichting en herstel

- De grootste densiteiten en biomassa's aan bodemdieren zijn te vinden in het middelhoog tot hoog slik met hellingen tussen 1 en 10%. Behoud en herstel van Zeescheldeslikken moet zich dus vooral richten op brede, bolle en flauwhellende (middel)hoge slikken. Bolle slikken hebben de grootste oppervlakte bovenaan, holle slikken hebben een kleiner aandeel aan hogere slikzones maar zijn bovendien steiler in de hogere slikzones.

C. Nader onderzoek

- Supralitoraal zacht slikgebied bestaat uit een zeer diverse habitat met een aantal potentieel ecologisch belangrijke ecotooptypen en een aantal minder interessante. Langs de oevers gaat het om een relatief klein aandeel van de estuariene habitatoppervlakte, soms met efemeer karakter. De vraag ligt voor of karakterisering en begrenzing van de ecotopen in de supralitorale slikken haalbaar en/of nodig of wenselijk is. Ontpolderingen (niet mee opgenomen in deze studie) bevatten echter redelijk grote oppervlakten van dit habitat. Verschillende andere studies berichten over zeer hoge benthosdensiteiten in deze gebieden, het lijkt dus evident om deze verder te karakteriseren en de eigenschappen ook te beschouwen in relatie tot de inrichtingsvorm.
- Stroomsnelheidsgegevens in deze studie onderpresteren voor het verklaren van intertidale bodemdiergemeenschappen. Voor habitatmapping watervogels (Vanoverbeke et al., 2021) vonden we nochtans een verschil in contrasterende hoog- en laagdynamische gebiedskoppels, gecatalogeerd op basis van stroomsnelheidsparameters. Er zit dus bruikbare informatie in de stroomsnelheidsparameters die we nu nog niet vatten. Een kort onderzoek naar de exacte hydrodynamische verschillen tussen hoog- en laagdynamische gebieden kan tot betere stroomsnelheidsparameters leiden.
- Omdat we met de gebruikte methode geen onderscheid kunnen maken tussen labiele en inerte koolstof vinden we geen duidelijke relaties tussen organisch-stof-gehalte van het sediment en bodemdieren. Onderzoek naar de labiele fractie in het organisch materiaal zou hierin verbetering kunnen brengen.
- Om de hyperbenthos-data uit het subtidaal bij laagtij beter te kunnen duiden is gericht onderzoek nodig naar het ruimtelijke gedrag van hyperbenthos in de intertidale (en subtidale) zone, dwars op de rivier (in functie van oa. overspoelingsregime).

English abstract

Mudflats – the unvegetated intertidal areas in estuaries – are of great ecological importance as a foraging habitat for breeding and wintering birds, fish and crustaceans. The classification of mudflats in different mudflat ecotopes is an important instrument for monitoring the evolution of mudflats and mudflat quality in the Zeeschelde. INBO has proposed a first version of a mudflat ecotope system in 2006. The ecotope boundaries used in this classification were taken from the Dutch Salt Water Ecotope System (ZES.1), but have not been validated for the Zeeschelde. It is the goal of this report to verify and update the existing ecotope classification on the basis of the benthos community. Benthos (short for macrozoobenthos in this report) is the name for small invertebrate animals that live in the mud. The choice for benthos as a validation group is motivated by the key position it occupies in the ecological functioning of estuaries, in particular its mudflats, as food for birds, hyperbenthos and fish. By linking densities, biomass and community composition of benthos to environmental properties of mudflats, we want to find threshold values for mudflat ecotopes with different importance to benthos. The test data set of benthos was collected in specific focus areas distributed over the four different salinity zones of the Zeeschelde so as to maximize the gradient length of important environmental factors (slope, hydrodynamics, ...). Our research strategy consisted of 3 steps. In a first step, we start with a large set of environmental variables and evaluate which ones can best explain the distribution of the benthos. The best variables are maintained and used in the second step, where we look for threshold values, at which the benthos community differs maximally on both halves of the environmental gradient. For this we used a specific splitting technique related to ANOVA that we also applied in Habitat Mapping Subtidal. In a third step, the suggested threshold values are validated using a large control data set of benthos from the annual randomized monitoring of the Zeeschelde in the period 2008-2016.

In the exploratory analyses (first step), a significant amount of data was found to cause noise in the studied relationships between benthos and environmental variables. It concerned samples from mud on riprap with very low numbers of benthos, and very variable numbers of benthos on the highest mudflats in the supralittoral zone. These data were omitted so as to improve all further analyses. The most important explanatory variables of the biomass, the densities and the species composition of benthos communities in the remaining data are the salinity zone and the height relative to low water. Furthermore, the maximum flow rate, the fraction of organic material in the mud and the slope had a variable and context-dependent effect, depending on the salinity zone and the benthos parameter considered. In the Zeeschelde, different benthos communities occur in the brackish zone and the freshwater zone (combination of oligohaline and freshwater). These communities are largely composed of different species, and behave differently with respect to the studied variables, which leads to a different distribution of benthos over the mudflats. In the brackish zone we mainly find crustaceans, bristle worms (Polychaeta) and bivalves. In the freshwater zone, most of the benthos consists of oligochaetes. The density and biomass of benthos increases generally by a factor 10 from the lower mudflats to the upper part of the mudflats. In the freshwater zone, the increase is monotonic, but in the brackish zone, the increase levels off halfway the mudflat, or slightly decreases. This difference in the vertical distribution of density and biomass between brackish and freshwater benthos may be linked to community composition. In the freshwater zone, community composition is relatively stable along the vertical gradient, but in the brackish zone, we find other species in the lower half of the mudflats compared to the upper half. A group of species including *Corophium volutator*, *Cyathura carinata* and *Hediste diversicolor* lives higher on the mudflats and a group with mainly *Tubificoides heterochaetus* and *Streblospio benedicti* occurs lower on the mudflats. If present, the

Mesopodopsis slabberi, which is absent more upstream. Additionally *Crangon crangon* is more abundant compared to the oligohaline zone and the number of *Palaemon longirostris* was considerably lower compared to the upstream reaches. Juvenile fishes, especially hyper en epi/hyperbenthic fish species were also less abundant here than more upstream. The freshwater part, with long and short retention time, could be distinguished by higher abundance of *Palaemon longirostris* and the absence of *Crangon crangon*.

The highest total abundance of epi- or hyperbenthic species could be found in zones with lower mean stream velocity, although velocity was not related to total biomass or species specific abundance and biomass.

Flood-dominated shallow waters and tidal mudflats seem to be more important for some species within a specific period (within the seasonal migration pattern). This preference is not well understood, possibly these habitats function as stepping stones for migration. For individual taxa no relation between flood dominance and biomass or abundance could be shown, however for total abundance of epi- and hyperbenthos this relationship was significant. Furthermore the epibenthic *Crangon crangon* and the common opossum shrimp *Neomysis integer* were considerably more abundant in flood dominated locations.

Organic matter (mg/l), often considered as a proxy for food availability, correlated positively with the abundance and biomass of Mysida and Amphipoda. Remarkably the biomass of *Crangon crangon* showed no direct relation to the organic matter content of the water.

These results represent the first input for a map layer of ecological important areas for hyper-en epibenthic species for the Scheldt.

Inhoudstafel

Dankwoord/Voorwoord	2
Samenvatting	3
Betekenis voor beheer en beleid	6
A. Slikecotopen Zeeschelde V2.0: Bodemdieren in de intertidale zone.	7
B. Hyperbenthos.....	9
Aanbevelingen voor beheer en beleid	9
A. Ecosysteemevaluatie.....	9
B. Habitatinrichting en herstel	10
C. Nader onderzoek.....	10
English abstract	11
Lijst van figuren	18
Lijst van foto's	25
Lijst van tabellen	26
Inleiding.....	28
1 Macrobenthos als basis om slikecotopen en ecotoopgrenzen in de Zeeschelde te onderscheiden.....	32
1.1 Materiaal en methode	32
1.1.1 Studiegebied	32
1.1.2 Bemonsteringstrategie	33
1.1.3 Laboverwerking macrobenthos.....	34
1.1.4 Sedimentstalen	34
1.1.5 Analyse van de macrobenthosgemeenschappen	35
1.1.5.1 Selectie van omgevingsvariabelen	35
1.1.5.2 Verkennende analyse	36
1.1.5.3 Multivariate analyses: gemeenschapssamenstelling	36
1.1.5.4 Univariate analyses: totale aantallen en biomassa.....	37
1.1.6 Ecotopen en ecotoopgrenzen onderscheiden.....	38
1.2 Algemene kenmerken macrobenthos van het slik.....	40
1.2.1 Diversiteit en taxonomische samenstelling	40
1.2.2 Kenmerkende soorten	41
1.2.2.1 <i>Corophium volutator</i> (Amphipoda)	41
1.2.2.2 <i>Cyathura carinata</i> (Isopoda).....	42
1.2.2.3 <i>Hediste (Nereis) diversicolor</i> (Polychaeta).....	42
1.2.2.4 <i>Marenzelleria neglecta</i> (Polychaeta).....	43
1.2.2.5 <i>Streblospio benedicti</i> (Polychaeta)	44

Lijst van figuren

Lijst van tabellen

Tabel I-1:	Slikecotopen per saliniteitszone in de Zeeschelde versie 1.2	6
Tabel I-2:	Slikecotopen per saliniteitszone in de Zeeschelde versie 2.0	8
Tabel 0-1:	Overzicht van de huidige zachte substraat sliktypes met fysiotoop- en ecotoopklassen en -grenzen die gebruikt worden in de MONEOS monitoring (Van Braeckel in Van Ryckegem et al. 2013)	29
Tabel 1-1:	Geteste potentieel verklarende omgevingsvariabelen voor macrobenthosgemeenschappen in de Zeeschelde	35
Tabel 1-2:	Macrobenthostaxa van HM14 en het aantal stalen waarin ze aangetroffen zijn. Onderaan wordt het aantal niet-lege stalen gegeven.	40
Tabel 1-3:	Biomassa verdeling over de aangetroffen macrobenthos klassen per saliniteitszone.	41
Tabel 1-4:	Aantal bemonsterde locaties per ecotooptype (HM14; V0.1))	49
Tabel 1-5:	Potentieel verklarende variabelen en benodigde transformaties. Percentage slib en Dom_avg_vl is niet weerhouden owv sterk verband met respec. Korrelgrootte Dom_max_vl.	53
Tabel 1-6:	Generalized variance inflation factors (GVIF) voor de HM14 dataset voor de geselecteerde variabelen met minimale multicollineariteit. Vergelijking met categorische variabele (Salzone) gebeurt adhv $GVIF_{adj} = [GVIF1/(2 \cdot df)]^2$	54
Tabel 1-7:	Resultaten van de multivariate analyse op gemeenschapsstructuur (samenstelling en densiteiten). De waarden in de tabel geven de verklaarde variatie weer (R ² ; totaal of voor elke variabele afzonderlijk). Significantie: *: 0.1 > p > 0.05; *: p < 0.05; **: p < 0.01	55
Tabel 1-8:	Resultaten van de lineaire regressie analyses op totale macrobenthosdensiteit. Bij de analyse voor alle salzones samen worden de coëfficiënten van de interacties tussen de omgevingsvariabele en de aparte salzone gegeven.	60
Tabel 1-9:	Resultaten van lineaire regressie analyses op totale biomassa.	63
Tabel 1-10:	Samenvattende tabel verklaring soortensamenstelling, densiteiten en biomassa van macrobenthos voor HM14. Prevalentie variabele: fractie van de zones (Zeeschelde totaal, brakke zone, zoete zones) waarin de variabele tot het beste model behoort of significant is. R ² : R ² of pseudo R ² van het totale model. Lin: lineaire respons (+/-: stijgend/dalend), kwadr: unimodale of kwadratische respons; significanties voor multivariate analyse: ***: p = 0-0.001; **: p = 0.001-0.01; *: p = 0.01-0.05; . = p = 0.05-0.1; leeg = niet significant, p > 0.1; ng: variabele niet overgebleven in finaal model	68
Tabel 1-11:	Overzicht van het nieuw voorstel voor grenswaarden van de zachte substraat sliktypes met fysiotoop- en ecotoopklassen en -grenzen	91
Tabel 2-1	Bemonsteringslocaties hyperbenthos. Voor elke locatie wordt weergegeven op welke oever ze ligt (oever; L=linkeroever, R=rechteroever), in welke saliniteitszone (saliniteit), of het een vloed- of ebgedomineerde locatie is (vloed-eb), en tot welk koppel ze behoort (koppel).	101
Tabel 2-2:	Hyper (H)- en epibenthos (E) soortenoverzicht uit de meetcampagnes (drempel van minstens in 2 stalen (3%) aangetroffen). Modelsoorten zijn vetgedrukt. MH = mesohalien; OH = oligohalien; ZL = zoet met lange verblijftijd; ZK zoet met korte verblijftijd; R Rupel.	105
Tabel 2-3:	Samenvattende tabel van gevonden verbanden tussen aantallen (Negatief Binomiaal Mixed Model) en de biomassa (Lineair Mixed Model) van het	

133

INLEIDING

Een ecotopenstelsel als belangrijk beleidsinstrument

De Vlaams-Nederlandse Scheldec commissie (VNSC) wil blijven investeren in een veilig, ecologisch veerkrachtig en economisch vitaal Schelde-estuarium. Hiervoor werd met de Scheldeverdragen (2005) onder andere beslist tot het uitvoeren van een gezamenlijk onderzoek- en monitoringprogramma. De monitoringresultaten en nieuwe inzichten worden ingezet bij het uittekenen van het beleid en beheer.

Kernwoorden om het ecologisch functioneren van estuaria te begrijpen zijn dynamiek en gradiënten. De hydro- en morfodynamiek zijn essentieel voor processen die gradiënten en patronen en daarmee de verscheidenheid aan habitattypes in het estuarium bepalen. De belangrijkste omgevingsgradiënten die hieruit volgen zijn zoutgehalte, waterdiepte, droogvalduur, hydrodynamiek en sedimentsamenstelling. De essentie van het overkoepelende habitatype 'estuarium' ligt in de mozaïek van habitats, de gradiënten waarlangs die voorkomen, de samenhang langs deze gradiënten en de daaraan aangepaste flora en fauna.

Om fysieke systeemkenmerken te kunnen doorvertalen naar potenties voor habitats, planten en dieren is het noodzakelijk om dit verband synoptisch te beschrijven. Dit kan door gebruik te maken van ecotopen. Ecotopen zijn 'ruimtelijk te begrenzen ecologische eenheden, waarvan de samenstelling en ontwikkeling worden bepaald door abiotische, biotische en antropogene condities.' Een ecotoop is daardoor een herkenbare min of meer homogene landschappelijke eenheid (Bouma et al. 2005). Een ecotopenstelsel is een classificatiesysteem waarin de belangrijke ecotopen van een ecosysteem op overzichtelijke wijze gerangschikt zijn.

De essentie van een goed ecotopenstelsel is dat het de fysieke grenzen bepaalt in functie van het potentieel voorkomen van specifieke levensgemeenschappen. Ecotopenkaarten worden afgeleid uit een aantal onderliggende, gebiedsdekkende kaarten van in hoofdzaak fysieke factoren, die samen de kenmerken van de ecotopen uitmaken. Hiermee kan het potentieel voorkomen van levensgemeenschappen in kaart worden gebracht, kan voorspeld worden wat de veranderingen in een ecosysteem kunnen zijn als gevolg van inrichtings- en beheersmaatregelen en kan de evolutie van het ecosysteem geëvalueerd worden.

Habitatmapping Zeeschelde: ecotopen differentiëren, optimaliseren en valideren

Het ecotopenstelsel dat momenteel wordt gehanteerd in de Zeeschelde (Van Braeckel et al. 2006) onderscheidt ecotopen op basis van hoogteligging en de daaraan gekoppelde waterdiepte en droogvalduur. Deze hoogtegrenzen zijn overgenomen uit het Nederlandse Zoute Wateren Ecotopenstelsel (ZES.1) en werden nooit expliciet gevalideerd in de Zeeschelde. Voorliggende studie kadert in het project 'Habitatmapping Zeeschelde' dat INBO in samenwerking met het Waterbouwkundig Laboratorium Borgerhout uitvoert in opdracht van MOW afdeling Maritieme Toegang van de Vlaamse Overheid. Dit project heeft als doel de voor de Zeeschelde gehanteerde ecotopen te valideren of indien nodig verder te differentiëren op basis van bijkomende abiotische kenmerken zoals hydrodynamiek en sedimentkarakteristieken. Deze validatie of verfijningsoefening moet ecologisch gefundeerd worden op basis van de voorkomende levensgemeenschappen, zoals dat ook voor de Westerschelde gebeurde (Ysebaert et al., 2016). Verfijning met het oog op hydrodynamiek (stress van de leefomgeving) aan de hand van betrouwbare stroomsnelheidsgegevens was

Tabel 0-1: Overzicht van de huidige zachte substraat sliktypes met fysootoop- en ecotoopklassen en -grenzen die gebruikt worden in de MONEOS monitoring (Van Braeckel in Van Ryckegem et al. 2013)

In het streefbeeld van de LangeTermijnVisie 2030 (LTV2030) en in de Ontwikkelingsschets 2010 voor het Schelde-estuarium (OS2010) van de VNSC worden laagdynamische gebieden als waardevolle ecotopen omschreven in functie van het ecologisch functioneren van macro- en hyperbenthos en vogels. Wijzigingen in het fysische systeem van het Schelde-estuarium, door menselijke ingrepen en autonome evoluties, hebben geleid tot verdere doordringing van getijdenenergie, een versteiling van slikken en verhoging van het verhard intertidaal (Van Braeckel et al. 2006). Deze verschuivingen zetten net deze zachte laagdynamische slikgebieden onder druk. De indruk bestaat dat de tot hertoe gehanteerde ecotoopgrenzen onvoldoende de volledige impact van deze ingrepen vatten waardoor de impact op de ecologische balans ervan niet voldoende ingeschat wordt (bv. Van de Meutter et al. 2019b). De bestaande ecotoopgrenzen worden ook gebruikt bij de stratifiëring van de jaarlijkse monitoring van het macrobenthos in de Zeeschelde. Ook daar bestaat de indruk dat er nog vooruitgang mogelijk is met betrekking tot de precisie van dit instrument, onder andere door het verfijnen van de ecotoopindeling.

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

www.vlaanderen.be/inbo doi.org/10.21436/inbor.18643770 Pagina **29** van **157**

Een ecotopentypologie voor slik in de Zeeschelde

De ecotopenindeling op basis van macrobenthos wordt in een eerste stap gebaseerd op macrobenthosdata van strategisch gespreide focusgebieden van de Zeeschelde en verzameld binnen dit project. Er is gezocht naar specifieke criteria om abiotische ecotoopgrenzen voor het macrobenthos op slikken in de Zeeschelde te definiëren. In een tweede stap worden deze criteria gevalideerd door ze te toetsen aan de langjarige gegevens van bodemdiergemeenschappen van INBO buiten de focusgebieden.

Hyperbenthos in de contactzone tussen slik en ondiep subtidaal in de Zeeschelde

waardevol gebied voor hyper- en epibenthos. Hopelijk kan ook later de link met intertidale habitats sterker gemaakt worden. Het temporele aspect van het voorkomen van (aas)garnalen en jonge vis en de belangrijkste sturende variabelen wordt ook beschreven in De Neve et al. (2020).

Onderzoeksvragen binnen deze studie

1. Welke omgevingsvariabelen bepalen de slikbodemdiergemeenschappen in de Zeeschelde?
2. Welke omgevingsvariabelen voorkomen densiteit en biomassa van de slikbodemdieren in de Zeeschelde?
3. Blijven de huidige slikzones laag-, middelhoog en hoog als ecotoop behouden of zijn er bijkomende variabelen die we in acht moeten nemen?
4. Kan gemodelleerde stroomsnelheid gebruik worden om hoog- en laagdynamische slikgebied af te bakenen?
5. (Hoe) bepalen lokale fysische eigenschappen het voorkomen (soorten, densiteit biomassa) van hyperbenthos in het ondiep water bij laagwater op het eind van de zomer?

1 MACROBENTHOS ALS BASIS OM SLIKECOTOPEN EN ECOTOOPGRENZEN IN DE ZEESCHELDE TE ONDERSCHIEDEN

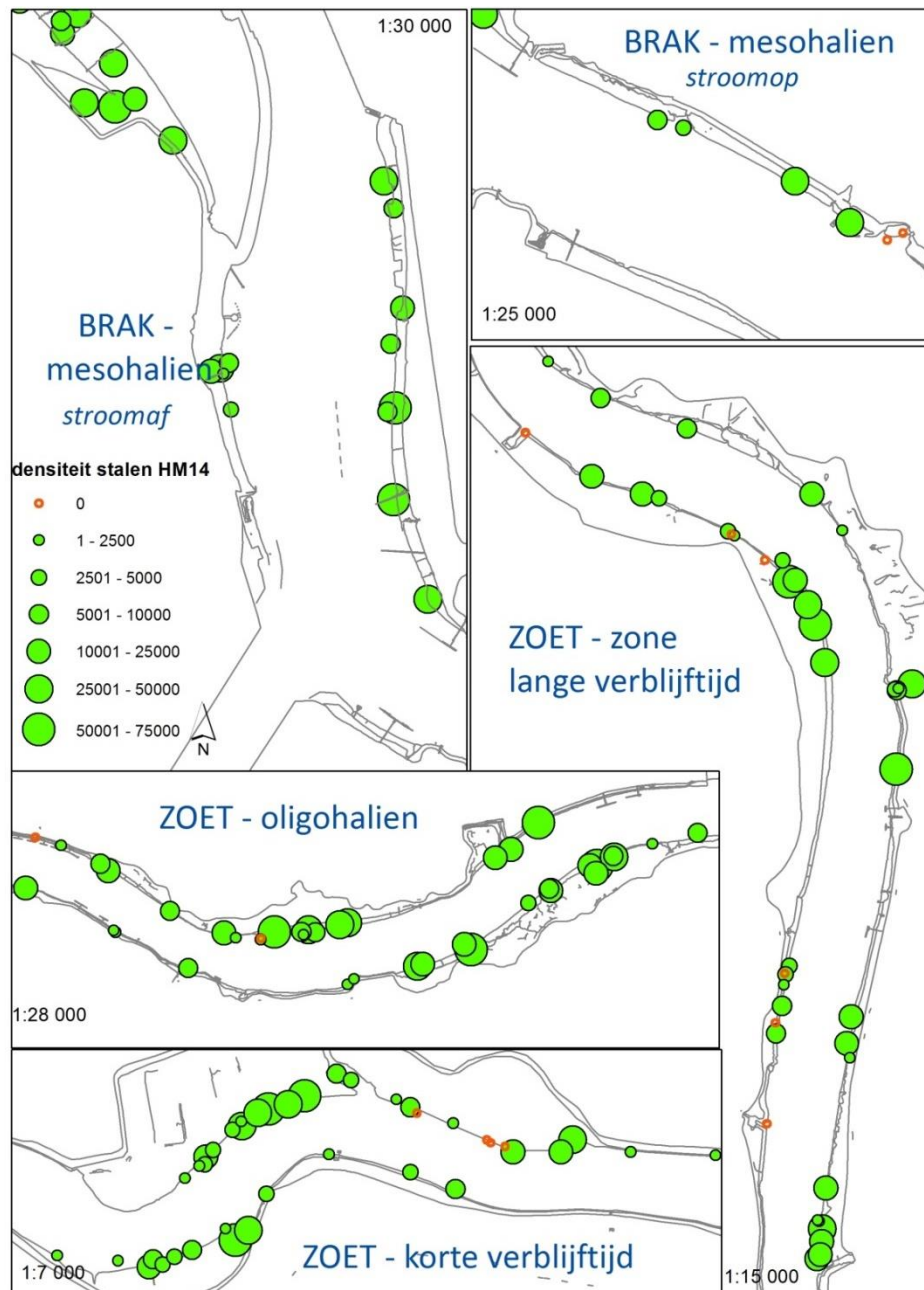
1.1 MATERIAAL EN METHODE

1.1.1 Studiegebied

Het habitatmapping onderzoek in de Zeeschelde gebeurt in strategisch gedefinieerde focusgebieden (Figuur 1-1).

Voor het MONEOS monitoringprogramma en voor de Kaderrichtlijn water zijn in de Zeeschelde vier zones/waterlichamen onderscheiden op basis van saliniteit en verblijftijd (Van Ryckegem et al., 2014). Binnen elk van deze zones werd een sectie afgebakend met grote slik/schorgebieden, dominantie van zacht substraat en met zo veel mogelijk habitat differentiatie met betrekking tot hoogteligging, bodemsamenstelling en stroomsnelheidspatronen. Binnen elke sectie werd een op elke oever een gebied afgebakend met het oog op maximale spreiding met betrekking tot omgevingsgradiënten. In de praktijk betekent dat een binnenbocht en een buitenbocht met eb- en vloedgedomineerde zones:

1. **Mesohalien** (β -mesohalien, Zeeschelde IV): Doel, Galgenschoor & Lillo
2. **Oligohalien** (Zeeschelde III): Notelaer & Ballooi
3. **Zoete zone met lange verblijftijd** (Zeeschelde II): Plaat Driegoten/De Kont & Branst
4. **Zoete zone met korte verblijftijd** (Zeeschelde I): Zele & Appels.



Figuur 1-1: Ligging van de staalnamelocaties uit de HM14 campagne binnen de focusgebieden voor elke saliniteitszone met aanduiding van de waargenomen macrobenthosdensiteiten of lege stalen (rood).

1.1.2 Bemonsteringstrategie

Om de slikken binnen de focusgebieden zo representatief mogelijk te bemonsteren werden stratified random 224 staalnameplaatsen vooraf vastgelegd (HM14 campagne).

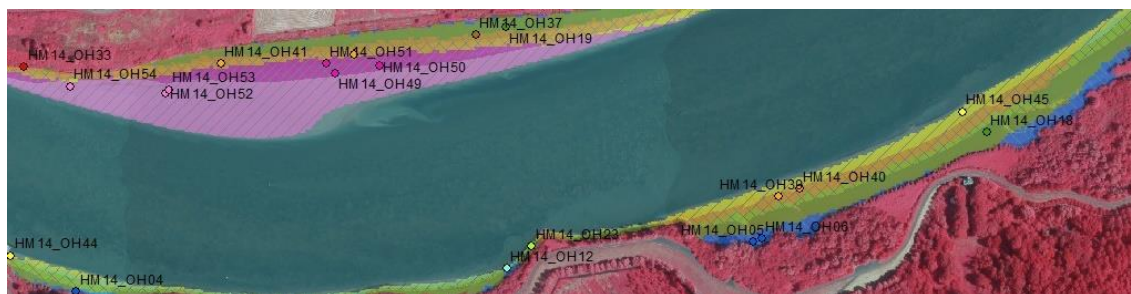
De verschillende strata werden als volgt gedefinieerd:

- De vier saliniteitszones/waterlichamen (zoet korte verblijftijd, zoete lange verblijftijd, oligohalien en mesohalien) zitten vervat in de afbakening van de focusgebieden.

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

- Stroomsnelheidsklasse (4): zwak, matig zwak, matig sterk en sterk stromend. De onderste klassegrenzen (0, 0.35, 0.65 en 0.9 m/s maximale stroomsnelheid) werden afgeleid uit het 2D-Nevla-stroommodel (Maximova et al. 2013) ;
- Droogvalduurklassen (4) afgeleid uit het droogvalduurraster: laag (laagwatergrens ~ 4 - 25%), midlaag (25-50%), midhoog (50-75%), hoog (75% - schorgrens, afgeleid uit de ecotopenkaart)

Tussen 4 september en 13 oktober 2014 werden op 221 plaatsen stalen genomen. Op elke locatie. Op elke locatie werd een bodemdierstaal verzameld met steekbuis (diameter: 4.5 cm) en een begeleidend sedimentstaal voor granulometrie en organische stof bepaling. Bodemdierstalen werden ter plaatse gefixeerd in 4% formaldehyde-oplossing.



Figuur 1-2: Voorbeeld van staalnamelocaties uit de HM14 campagne binnen strata rond Ballooi (LO) en Notelaer (RO), het focusgebied in de oligohaliene zone.

1.1.3 Laboverwerking macrobenthos

In het labo werden bodemdierstalen stalen gespoeld en achtereenvolgens gezeefd over een maaswijdte van 1mm en 500 µm. Organismen in beide zeeffracties werden uitgekijkt, geïdentificeerd en geteld in. De biomassabepaling gebeurde per staal per soort door verassing (LOI, 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): $AFDW = DW - AW$

1.1.4 Sedimentstalen

Voor sedimentstalen is de korrelgrootteverdeling en de fractie organisch materiaal bepaald. De korrelgrootteverdeling werd bepaald aan de hand van een Malvern laserdiffractietoestel. Een belangrijke opmerking is dat het staal niet vooraf verast werd, enkel gezeefd over een breedmazige zeef (0.8 cm). Organische partikels bepalen dus mee de mediane korrelgrootte. Deze keuze volgt vanuit de redenering, dat voor het macrobenthos de natuurlijke omgevingsmatrix, inclusief organische partikels, relevanter is dan de standaard anorganische korrelgrootteverdeling. De bepaling van de organische fractie gebeurde door verassing (LOI). Daarbij werden dezelfde stappen gevolgd als voor de biomassabepaling van het macrobenthos.

1.1.5.1 Selectie van omgevingsvariabelen

Tabel 1-1: Geteste potentieel verklarende omgevingsvariabelen voor macrobenthosgemeenschappen in de Zeeschelde

Variabele	Code	Klasse	type
Saliniteitszone	Salzone	Chemisch/	categorisc
helling (%) afgeleid van DTM	Helling	Morfologisch	continu
hoogte tov laag water (30%LW)	Hoogte_LW30	Hydrodynamisch	continu
Percentage droogvalduur	DD	Hydrodynamisch	continu
vloeddominantie of verhouding vloed-/ebstroomsnelheid:	Dom_max_vl	Hydrodynamisch (SCALDIS)	continu
<i>maximale en gemiddelde</i>	Dom_avg_vl		
totale stroomsnelheid:	Stroom_max	Hydrodynamisch (SCALDIS)	continu
<i>maximale en gemiddelde</i>	Stroom_gem		
mediane korrelgrootte	Mediaan	Sedimentkarakteristieken	continu
Percentage slibgehalte	slib	Sedimentkarakteristieken	continu
percentage organisch materiaal	OM	Sedimentkarakteristieken	continu
harde of zachte substraatzone	substraat	Sedimentkarakteristieken	categorisc h

De hoogte ten opzichte van de slikwatergrens (LW30), het percentage droogvalduur en de helling van het slik werden afgeleid uit basisgrids gebruikt voor de opmaak van de ecotopenkaarten voor de Zeeschelde. Verder zijn er een aantal variabelen die sterk vergelijkbare gradiënten vertonen langsheen de as van de rivier, wat problemen geeft bij statistische analyses (collineariteit). Aangezien de 4 studiegebieden sterk ruimtelijk van elkaar zijn gescheiden en verspreid liggen over de saliniteitsgradiënt, werd saliniteitszone gebruikt als categorische variabele. Deze ruimtelijke categorie omvat zowel variatie in afstand tot de monding, saliniteit als tijverskil en verblijftijd. Gemiddelde stroomsnelheid wordt berekend als het gemiddelde van de gemiddelde ebsnelheid en de gemiddelde vloodsnelheid. Maximale stroomsnelheid wordt berekend als het maximum van de maximale ebsnelheid en de maximale vloodsnelheid.

Er werd eerst een analyse uitgevoerd voor alle saliniteitszones samen. Omdat de gemeenschapssamenstelling sterk verschilt tussen brak (mesohalien) en zoet water (oligohalien, zoet met lange verblijftijd en zoet met korte verblijftijd) (zie resultaten), werd er voor deze twee zones afzonderlijke ook een analyse uitgevoerd.

Aan de hand van univariate regressieanalyses (veralgemeende lineaire modellen of *generalized linear models*) werd nagegaan in hoeverre de verschillende omgevingsvariabelen bijdragen om de patronen in de totale aantallen en biomassa van de benthische fauna in het intertidaal te verklaren. Hierbij werden per staalnamepunt de aantallen of biomassa overheen alle soorten gesommeerd.

Voor de totale biomassa werd een GLM uitgevoerd met log link functie en gamma foutverdeling om te voldoen aan de assumpties van heteroscedasticiteit. Omdat nulwaarden niet zijn toegestaan in een gamma distributie (strikt groter dan nul) werd aan de biomassa waarden een kleine waarde toegevoegd zodat alle waarden strikt positief zijn. De waarde die werd toegevoegd is gebaseerd op McCune and Grace (2002):

Voor de totale biomassa werd een GLM uitgevoerd met log link functie en gamma foutverdeling om te voldoen aan de assumpties van heteroscedasticiteit. Omdat nulwaarden niet zijn toegestaan in een gamma distributie (strikt groter dan nul) werd aan de biomassa waarden een kleine waarde toegevoegd zodat alle waarden strikt positief zijn. De waarde die werd toegevoegd is gebaseerd op McCune and Grace (2002):

Waarbij:

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.

Bij elke analyse wordt er gestart met een maximaal model waarin alle geselecteerde (en dus 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 behouden.

Om het verklarend vermogen van het beste model aan te geven wordt een pseudo-R² berekend als $1 - \frac{deviance_{model}}{deviance_{null.model}}$. Om het belang van individuele omgevingsvariabelen te vergelijken, worden, zowel voor aantallen als biomassa, gestandaardiseerde richtingscoëfficiënten (SC) berekend voor elke variabele. Deze worden verkregen door de analyses uit te voeren na standaardisatie van de verklarende variabelen:

$$x_{st} = \frac{x - gem(x)}{sd(x)}$$

waarbij $gem(x)$ en $sd(x)$ respectievelijk het gemiddelde en de standaard deviatie van de variabele x zijn. SC geeft de richtingscoëfficiënt weer op basis van herschaalde variabelen (gemiddelde 0 en standaard deviatie 1) en laat toe om het belang van variabelen onderling te vergelijken. Hoe groter de absolute waarde van de SC , hoe groter de invloed op de aantallen of biomassa.

Zoals bij de gemeenschapsanalyse, wordt er een analyse uitgevoerd op alle saliniteitszones samen, en een aparte analyse voor brak (mesohalien) en zoetwater (oligohalien, zoet met lange verblijftijd en zoet met korte verblijftijd). Aangezien de soortensamenstelling van de macrobenthosgemeenschap sterk verschilt tussen brak en zoet (zie resultaten), is het immers mogelijk dat ook de sturende variabelen verschillen tussen deze zones. Alle analyses worden uitgevoerd in R.

1.1.6 Ecotopen en ecotoopgrenzen onderscheiden

Op basis van multi- en univariate analyses zijn verbanden aangetoond tussen het benthos enerzijds en fysische omgevingsvariabelen anderzijds. Deze verbanden laten ons toe om een opdeling van de slikhabitat te maken met gedocumenteerde biotische betekenis. Op basis van de voorgaande analyses zullen eerst abiotische variabelen worden geïdentificeerd die een significante invloed hebben op de soortensamenstelling, abundanties en biomassa. De relevante variabelen kunnen dan verder gebruikt worden om een opsplitsing te maken in slikhabitats met lagere of hogere abundanties of biomassa's, al dan niet gecombineerd met een andere belangrijke variabele. Dit gebeurt aan de hand van een geoptimaliseerde methode gebaseerd op Ysebaert et al. (2009, 2016).

Enerzijds gebeurt de opsplitsing in een groep met lagere of hogere abundanties of biomassa's op basis van twee relevante abiotische variabelen (X en Y) om een scheidslijn te definiëren (beperkt tot een rechte lijn) in het X - Y vlak zoals toegepast in Habitatmapping Zeeschelde Subtidaal (Van Braeckel et al. 2018). Op basis van deze scheidslijn kunnen de stalen ingedeeld worden in twee groepen. Anderzijds kan dit ook gebeuren op basis van één verklarende variabele waarbij een grenswaarde wordt gebruikt om de twee groepen (lage/hoge densiteiten of biomassa) te onderscheiden.

De basis vormt de berekening van een score voor elke opdeling langs één of twee variabelen tijdens een zoekalgoritme waarbij een ANOVA uitgevoerd wordt op de abundanties of biomassa in de twee bekomen groepen. Hierbij wordt de '*residual sum of squares*' over de '*total sum of squares*' berekend wat de residuele fractie van de variantie wordt genoemd. Deze score heeft een waarde tussen 1 (laag onderscheidend vermogen tussen de twee groepen) en

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

1.2 ALGEMENE KENMERKEN MACROBENTHOS VAN HET SLIK

1.2.1 Diversiteit en taxonomische samenstelling

Tabel 1-2: Macrobenthostaxa van HM14 en het aantal stalen waarin ze aangetroffen zijn. Onderaan wordt het aantal niet-lege stalen gegeven.

Phylum	Klasse	Species	Mesohalien	Oligohalien	Zoet lang	Zoet kort
Annelida	Hirudinea	<i>Piscicola cf geometra</i>	0	1	0	0
	Oligochaeta	<i>Baltidrilus costatus</i>	6	0	0	0
		<i>Bothrioneurum vej dovskyanum</i>	0	0	3	3
		<i>Eiseniella tetraedra</i>	0	1	0	1
		<i>Enchytraeidae</i>	5	0	2	3
		<i>Limnodrilus claparedianus</i>	0	9	1	2
		<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	0	38	38	34
		<i>Limnodrilus sp1</i>	0	4	4	12
		<i>Lumbricidae</i>	0	0	2	1
		<i>Monopylephorus irroratus</i>	0	1	0	0
		<i>Paranais frici</i>	1	5	3	1
		<i>Paranais litoralis</i>	5	2	1	4
		<i>Potamothrix moldaviensis</i>	0	1	2	0
		<i>Psammoryctides barbatus</i>	0	0	1	1
		<i>Psammoryctides moravicus</i>	0	0	0	1
		<i>Quistadrilus multisetosus</i>	0	0	0	1
		<i>Tubifex tubifex</i>	0	0	1	0
		<i>Tubificide met haren</i>	0	12	14	15
		<i>Tubificide zonder haren</i>	1	45	41	41
		<i>Tubificoides heterochaetus</i>	37	2	0	0
	Polychaeta	<i>Hediste diversicolor</i>	20	0	0	0
		<i>Heteromastus filiformis</i>	1	0	0	0
		<i>Manayunkia aestuarina</i>	2	0	0	0
		<i>Pygospio elegans</i>	1	0	0	0
		<i>Streblospio benedicti</i>	17	0	0	0
Arthropoda	Amphipoda	<i>Corophium sl sp</i>	0	0	1	0
		<i>Corophium volutator</i>	27	0	0	0
		<i>Gammarus sp</i>	0	0	1	1
		<i>Gammarus tigrinus</i>	1	1	0	0
	Arachnida	<i>Acari</i>	0	1	0	0
	Decapoda	<i>Palaemon longirostris</i>	0	1	0	0
	Diptera	<i>Cecidomyiidae</i>	0	0	0	1
		<i>Ceratopogonidae</i>	0	2	0	0
		<i>Chironomidae</i>	0	0	0	2
		<i>Dolichopodidae</i>	0	3	1	3
		<i>Ephydriidae</i>	0	1	0	0
	Isopoda	<i>Cyathura carinata</i>	18	0	0	0
Mollusca	Bivalvia	<i>Bivalvia sp</i>	1	0	0	0
		<i>Macoma balthica</i>	9	0	0	0
		<i>Scrobicularia plana</i>	1	0	0	0
	Gastropoda	<i>Hydrobia ulvae</i>	5	0	0	0
Nemertini	Nemertinae	<i>Nemertini</i>	1	0	0	0
Totaal niet lege stalen			49	49	50	44

Tijdens de HM14 campagne werden 42 taxa van bodemdieren aangetroffen, waarvan 11 slechts éénmalig (Tabel 1-2).

De samenstelling van de macrozoöbenthosgemeenschap wordt gedomineerd door het phylum van de rondwormen (Annelida) die meer dan de helft van de taxa uitmaken (inclusief enkele pseudotaxa). Borstelarme wormen (Oligochaeta) zijn veruit de meest soortenrijke klasse met 19 taxa. Dit overwicht is vooral te wijten aan hun hoge presentie in het zoete en oligohaliene deel van de Zeeschelde, waar ze op alle vlakken (soortenrijkdom, densiteit, biomassa) het andere macrobenthos overschaduwen. Voor biomassa's blijkt dit onder andere uit Tabel 1-3 waar Oligochaeta meer dan 80% van de biomassa uitmaken in de zoete en oligohaliene zone, maar slechts 2.3% in het mesohalien. In deze laatste zone zijn Amphipoda, Bivalvia en Polychaeta de belangrijkste groepen voor wat betreft biomassa. Op basis van de gelijkenissen in soortensamenstelling in de zoete en oligohaliene zones en de in vergelijking totaal verschillende kenmerken van de macrobenthosgemeenschappen in de mesohaliene zone werden gemeenschapsanalyses uitgevoerd op alle data en apart voor data van de mesohaliene zone enerzijds en zoete en oligohaliene zone anderzijds.

Tabel 1-3: Biomassa verdeling over de aangetroffen macrobenthos klassen per saliniteitszone.

Klasse	Mesohalien	Oligohalien	Zoet lang	Zoet kort
Amphipoda	23,4	0,2	0,6	0,3
Bivalvia	23,4	0	0	0
Decapoda	0	6,9	0	0
Diptera	0	1,1	16,8	3,9
Gastropoda	0,7	0	0	0
Hirudinea	0	0,1	0	0
Isopoda	10,9	0	0	0
Nemertinae	0,1	0	0	0
Oligochaeta	2,3	87,0	82,5	95,7
Polychaeta	39,2	4,7	0	0

1.2.2 Kenmerkende soorten

De meest kenmerkende taxa in de staalname (op basis van de multivariate analyses, zie verder) zijn het wadkreeftje of slijkgarnaal (*Corophium volutator*), de lijnpissebed (*Cyathura carinata*), de veelkleurige zeeduizendpoot (*Hediste diversicolor*), de Oostzeegroenworm (*Marenzelleria neglecta*), , een polychaet *Streblospio benedicti*, het Nonnetje (*Macoma balthica*), de langstaartkustworm (*Tubificoides heterochaetus*), de langschedeworm (*Limnodrilus claparedianus*) en de gewone schedeworm (*L. hoffmeisteri*), *Limnodrilus sp1* (een nog niet beschreven *Limnodrilus* soort), het gerimpeld slikgormpje (*Paranais frici*), Tubificiden zonder haren en Tubificiden met haren (de laatste twee groepen zijn verzameltaxa voor enkele groepen van onbepaalde (juvenile) oligochaeten)

1.2.2.1 *Corophium volutator* (Amphipoda)

Het algemeenste vlokreeftje van de brakke Zeeschelde is de slijkgarnaal. Deze soort kan tot meer dan één cm lang worden. Het is als surface deposit feeder een typische bewoner van slibrijke gedeelten van de slikplaten. In algenrijke omgevingen kan hij ook deze organismen uit het water filteren. Het 'wadkreeftje' of ook wel 'slijkgarnaal' genoemd leeft in een U-vormige gang in het slik die enkele centimeters diep kan zijn. Met behulp van zijn bijzonder krachtige, behaarde 2de paar antennes beweegt de slijkgarnaal zich over het slik en verzamelt zo zijn

1.2.2.2 *Cyathura carinata* (Isopoda)

1.2.2.3 *Hediste (Nereis) diversicolor* (Polychaeta)

1.2.2.4 *Marenzelleria neglecta* (Polychaeta)

De Oostzeegroenworm *Marenzelleria neglecta* kwam oorspronkelijk enkel voor in brak water langs de Atlantische kusten van Noord-Amerika. Vermoedelijk bereikte de soort rond 1985 met het ballastwater van schepen het Duitse deel van de Baltische Zee. Op basis van exemplaren uit de Baltische Zee werd deze worm in 2004 beschreven als een nieuwe soort voor de wetenschap. In België werd de Oostzeegroenworm voor het eerst waargenomen in de Zeeschelde nabij Antwerpen op 23 oktober 1996.



Foto 4: *Marenzelleria neglecta*, habitus: let op de roodgekleurde kieuwen (© Jan Soors)

1.2.2.5 *Streblospio benedicti* (Polychaeta)

Een kleine, tot 2 cm lange estuariene polychaet die in het veld niet te herkennen is maar onder vergroting gekenmerkt wordt door een opstaande kraag –eigenlijk zijn het de kieuwen die dorsaal aan elkaar zijn gegroeid- op het 2de segment en aan de kamvormige hakenborstels. Ze leven in fragiele slijmerige kokertjes die aan de buitenkant met zand en detritus kunnen bezet zijn. Ze leven vooral in slibbige substraten in riviermondingen en estuaria. In de Zeeschelde komen ze enkel in het mesohaliene voor: de soort is nog nooit stroomop Antwerpen gevonden. Er wordt voorlopig van uit gegaan dat het *S. benedicti* is die in de Zeeschelde voorkomt hoewel de gevonden exemplaren enkele kenmerken met *S. shrubsolii* gemeen heeft. Genetisch onderzoek zal uitsluitsel moeten brengen.

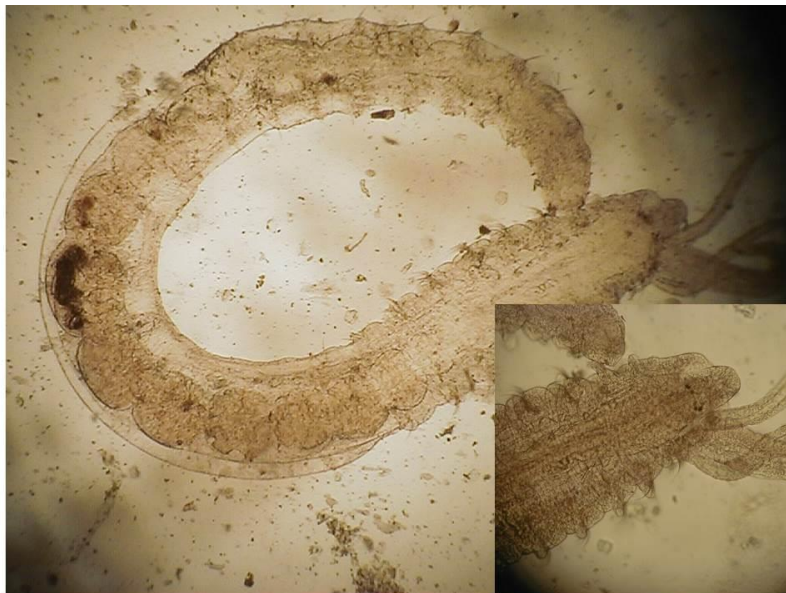


Foto 5: *Streblospio benedicti*, habitus en detail: kop (© Jan Soors)

Kenmerkend voor deze soorten is de niet-geslachtelijke voortplanting, het ontbreken van dorsale chaetae (borstels) op enkele segmenten en de lengte van deze borstels.



Foto 7: *Paranaïs litoralis*, habitus en detail: kop met soortspecifieke chaeta (© Jan Soors)

1.2.2.8 *Tubificoides heterochaetus* (langstaartkustworm)

Tubificoides heterochaetus is voor het eerst gerapporteerd in Belgische wateren in 1952 in de Schelde nabij Doel. Het is onzeker of deze soort van origine inheems is (Van Haaren & Soors, 2013). Het is een deposit feeder in de bovenste bodemlaag (<5cm).

Hij is te herkennen aan het contrast tussen de vrij brede eerste lichaamssegmenten en de lange, smalle, kronkelige 'staart'. Op die 'staart' staan lange, enkelpuntige setae (borstels).



Foto 8: *Tubificoides heterochaetus* (© Ton Van Haaren); detail: haarvormige chaetae en papilae (© Jan Soors)

De langstaartkustworm is samen met *Baltidrilus costatus* vaak dominant terug te vinden in de mesohaliene brakwaterzones van estuaria (Seys et al. 1999). Hij werd reeds waargenomen bij zoutgehaltes van 0.5 tot 20 PSU, maar gedijt het best tussen 2 en 14 PSU is. Hij leeft in zandige

Tubificoides heterochaetus is aangetroffen in 74% van de staalnamepunten in de brakke zone.

De tweekleppige *Macoma balthica* (Ned.: nonnetje) verkiest eerder zandige bodems. Ze leeft hier ingegraven en voedt zich voornamelijk met algen. Met hun sifon filteren ze het fytoplankton uit het water (*filter feeder*), maar ze kunnen ook microfytobenthos van de bodem opzuigen (*surface deposit feeder*). Nonnetje vormt een belangrijke voedselbron voor steltlopers en vissen (oa. Schol predeert op de siphons van nonnetjes). Nonnetjes kunnen 6 tot 7 jaar oud worden en graven zich steeds dieper in naarmate ze ouder worden.



Macoma balthica is zeer algemeen in de Westerschelde in het intertidaal, zowel in de mariene zone als de brakke zone (Ysebaert & Meire 1999, Ysebaert et al. 2003). In het subtidaal en vooral in het intertidaal van de brakke zone van de Zeeschelde zijn ze een stuk minder abundant. De lagere densiteiten en biomassa kunnen wellicht worden gelinkt aan de soms relatief lage saliniteit en de grote saliniteitsschommelingen (Speybroeck et al. 2014). De gemiddelde biomassa neemt af met afnemend zoutgehalte. In het subtidaal komt *M. balthica* veel minder voor. In de Westerschelde heeft *M. balthica* een voorkeur voor droogvallende, laagdynamische, fijnzandige gebieden (Ysebaert & Meire 1999).

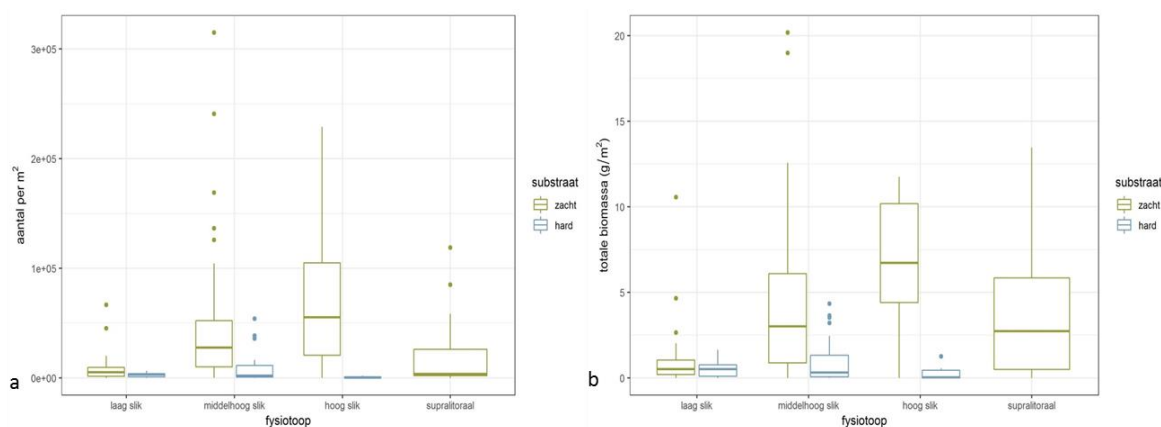
1.2.3 Algemene sedimentkenmerken van de benthoslocaties

De mediane korrelgrootte in de zoete zones met korte en lange verblijftijd zijn fijner (mediaan $<25\mu\text{m}$) dan in de meso- en oligohaliene zones ($60\text{--}70\mu\text{m}$) (Figuur 1-3). Dit strookt met het erg hoge percentage slib in de zones met korte en lange verblijftijd en de lagere fracties slib in het meso- en oligohalien. In de meeste zones werden uitbijters met grofzandige sedimenten aangetroffen. Van Ryckegem et al. (2016) merkten op dat het sediment in de Zeeschelde sinds 2011 iets fijner en slibrijker is geworden in het intertidale gebied en dat deze evolutie meer uitgesproken is in de meer stroomopwaarts gelegen zoetwaterzones van de Boven-Zeeschelde en zijrivieren. Deze vaststellingen komen overeen met de waarnemingen in deze studie.

1.3 MACROBENTHOSGEMEENSCHAP ANALYSEN

1.3.1 Verkennende analyse

Bij een eerste verkennende analyse bleek dat er een groot aantal stalen is met lage densiteit en biomassa van benthos. Belangrijker nog is dat deze benthosarme stalen nauwelijks relaties tot omgevingsvariabelen (o.a. hoogte boven LW30) vertonen – we vinden ze zowel hoog op het slik als laag op het slik –, terwijl dat bij de overige stalen wel het geval is. Deze stalen maken het dus veel moeilijker om duidelijke ecotoopgrenzen af te bakenen voor macrozoöbenthos, doordat ze de relaties met omgevingsvariabelen doen vervagen. Nadere inspectie bracht aan het licht dat het vooral locaties betreft op plaatsen waar de geomorfokaarten hard substraat indiceren. In de meeste gevallen zijn dit plekken met zacht sediment op breuksteen of natuurlijk hard substraat (Figuur 4 1). In het veld hebben ze het uitzicht van zacht substraat (of betreft het zacht slib waar enkele stenen uitsteken), maar onder het slikoppervlak ligt een laag stenen of andere harde substraten (klei, veen,...). Omwille van hun sterk afwijkend gedrag werden deze stalen afgescheiden en verdere analyses betroffen uitsluitend stalen van zacht substraat.



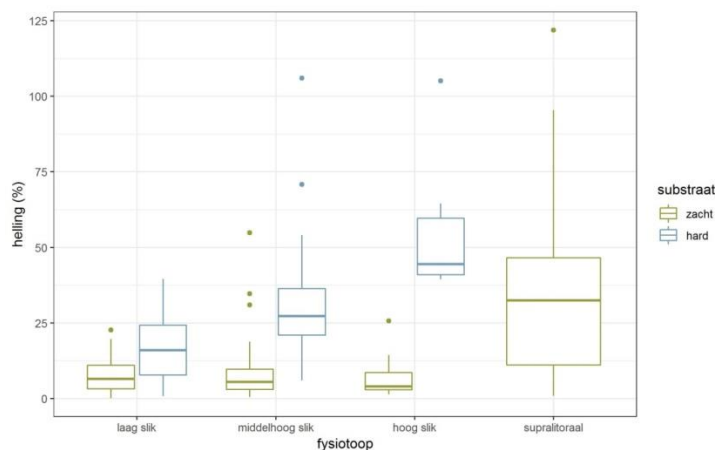
Figuur 1-4: Macrobenthos in functie van onderliggend substraat a) aantallen en b) biomassa per m² (HM14; V0.1)

Het aantal bemonsterde locaties per huidig gebruikte ecotopenstratum (ecotopenkaart 2013, gebaseerd op Van Braeckel et al., 2006) zonder outliers (extreme sedimentsamenstelling) wordt weergegeven in Tabel 1-4.

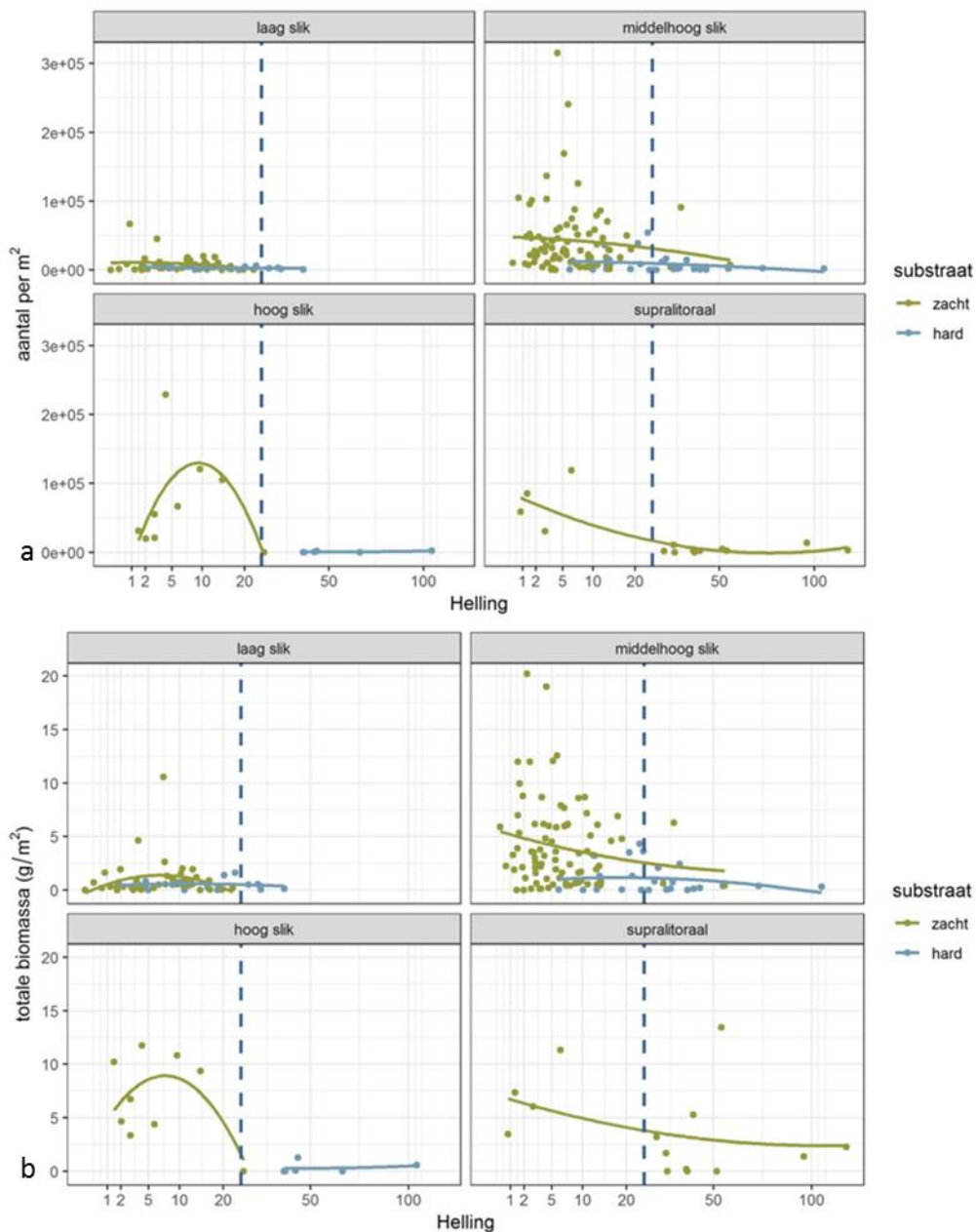
Tabel 1-4: Aantal bemonsterde locaties per ecotooptype (HM14; V0.1))

Fysiotoop	Substraattypen	
	Zacht	Hard
laag slik	46	16
middelhoog slik	90	26
hoog slik	10	6
supralitoraal	15	0

De 'hard substraat' locaties kunnen eenvoudig herkend worden door gebruik te maken van het geomorftype uit de ecotopenkaarten waarop zones met hard substraat zijn aangeduid. Deze kaarten die gebaseerd zijn op orthofoto (*true & false colour* beelden) geven een soms wel onderschatting van de oppervlakte hard substraat, doordat met een dun laagje slib bedekt hard substraat niet altijd als dusdanig kan herkend worden. De kwaliteit van de kaartlagen is ook afhankelijk van de opnameperiode van de gebruikte orthofoto. Een extra hellingcriterium kan echter wel een deel van de gemiste harde substraten aan het licht brengen. Conform de aanpak bij het Integraal Plan Boven-Zeeschelde (Van Braeckel et al. 2019) werd beslist om als bijkomend criterium een hellingspercentage van 25% te hanteren. Boven deze hellingsgraad zijn de oevers van de Zeeschelde nagenoeg altijd (ver)hard (ook al staat dit niet steeds in de kaartlagen). Indien ze niet verhard werden, dan nog betreft het vaak (natuurlijke) harde substraten bedekt met een dun zacht sedimentlaagje dat periodiek (seizoenaal) vaak verdwijnt. Dit verband tussen hellingsgraad en verharding is ook duidelijk in onze data, toch voor het middelhoog en hoog slik, wanneer we de hellingsgraad vergelijken tussen locaties met hard of zacht substraat op basis van de kaartlaag (Figuur 1-5). Stalen genomen op locaties met een (zeer) hoge hellingsgraad bevatten overigens ook consequent lagere aantallen en densiteiten aan benthos dan locaties met een lagere hellingsgraad (Figuur 1-6), waarbij we hier in het midden laten of dit te maken heeft met verharding an sich, de hellingsgraad, of eventueel een gerelateerde hydromorfologische variabele, zoals hydrodynamiek.

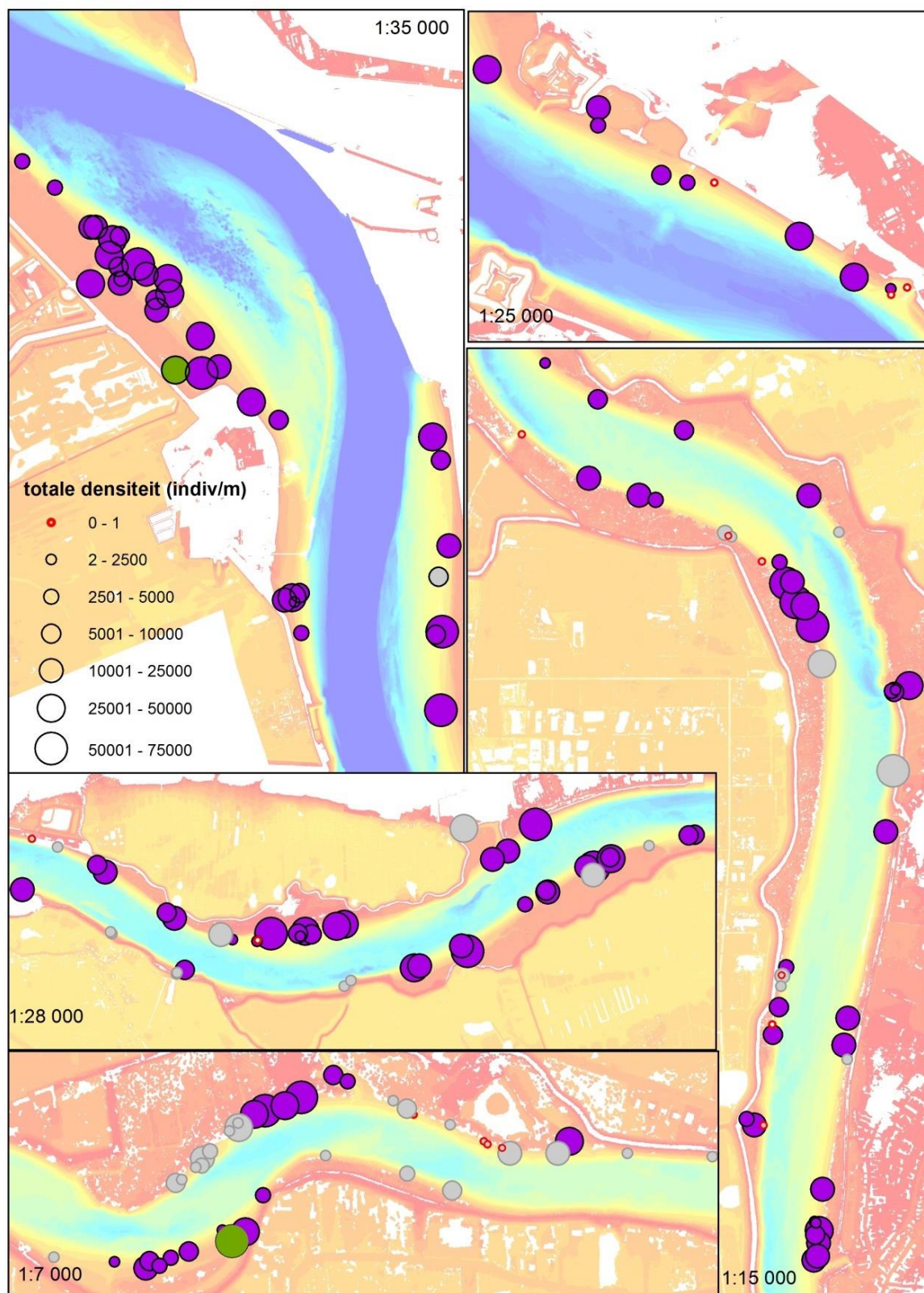


Figuur 1-5: Helling van de oever in functie van onderliggend substraat per fysiotop (definitie V0.1)



Figuur 1-6: Macrobenthos aantallen (a) en biomassa (b) in functie van helling(log). Vertikale lijn:25%

De supralitorale HM14 stalen zijn meer variabel in benthosdensiteiten en fysische eigenschappen dan de locaties gecatalogeerd als hoog slik (de onderliggende hoogtezona). Gemiddeld zijn de benthosdensiteiten lager maar vooral het aandeel onverklaarde variatie is groter. In realiteit gaat het niet om één ecotooptype maar om een verschillende ecotopen van onbegroeid supralitoraal zacht substraat van verschillende origines, voor een relatief kleine totaal oppervlakte. Ook deze stalen worden niet mee genomen in de multi- en univariaatanalyses van het zacht litoraal slik.



Figuur 1-7: Spreiding van de totale macrobenthosdensiteit op de slikken per gebied (groen: in supralittorale zone, grijs: breuksteenzone of veenbank).

Tabel 1-5: Potentieel verklarende variabelen en benodigde transformaties. Percentage slib en Dom_avg_vl is niet weerhouden oww sterk verband met respec. Korrelgrootte Dom_max_vl.

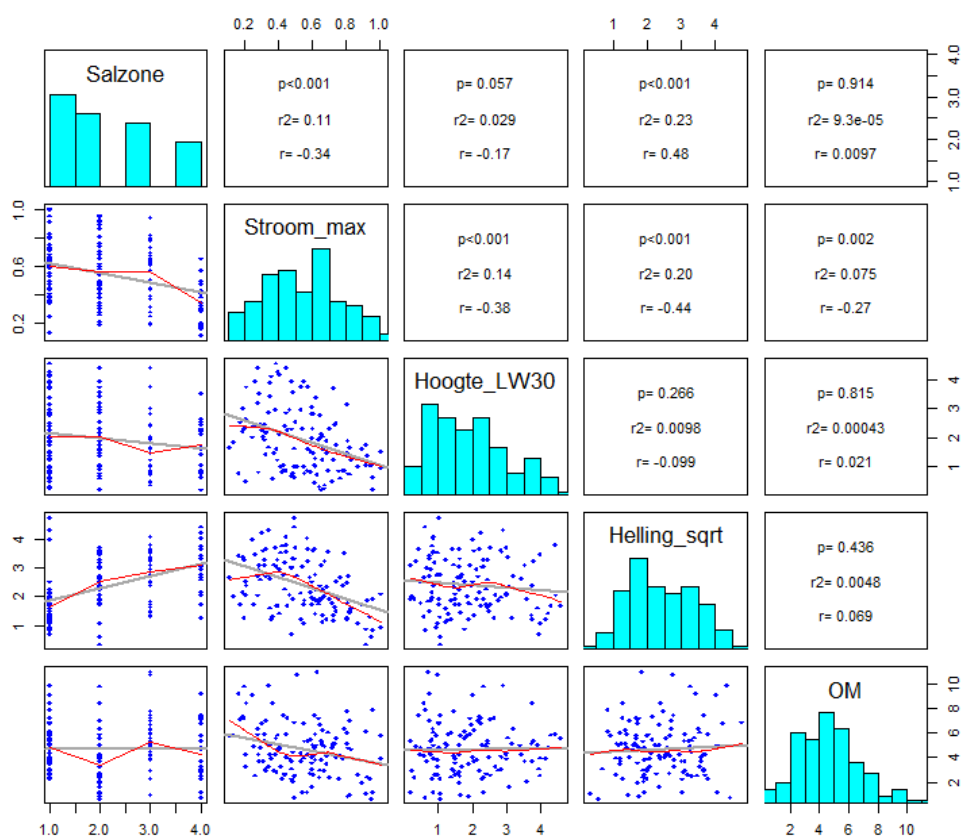
Uit de continue variabelen geassocieerd met stroomsnelheid, topologie en sedimenteigenschappen wordt op basis van GVIF en paarsgewijze correlaties een verdere selectie gemaakt om multicollineariteit te reduceren. Waarden voor GVIF en paarsgewijze correlaties voor alle variabelen zijn weergegeven in Bijlage 2. De uiteindelijke selectie van variabelen met minimale multicollineariteit, weergegeven in Tabel 1-6 en Figuur 1-8 is zowel van toepassing op de totale dataset (alle saliniteitszones) als voor aparte datasets voor brak (mesohalien) enerzijds en zoetwater (oligohalien, zoet met lange verblijftijd en zoet met korte verblijftijd) anderzijds. Voor de zoetwater zone is de variabele Stroom_max een randgeval (GVIF= 2.32) maar omwille van vergelijkbaarheid tussen de zones wordt de variabele behouden. De overblijvende variabelen zijn: saliniteitszone (Salzone, enkel in hele dataset), maximale stroomsnelheid (Stroom_max), hoogte t.o.v. laag water (Hoogte_LW30), helling en percentage organisch materiaal (OM).

Pagina 53 van 157

Tabel 1-6: Generalized variance inflation factors (GVIF) voor de HM14 dataset voor de geselecteerde variabelen met minimale multicollineariteit. Vergelijking met categorische variabele (Salzone) gebeurt adhv $GVIF_{adj} = [GVIF1/(2 \cdot df)]^2$

	GVIF	df	GVIFadj
Salzone	1.85	3	1.23
Stroom_max	2.12	1	2.12
Hoogte_LW30	1.43	1	1.43
Sqrt(Helling)	1.64	1	1.64
OM	1.27	1	1.27

Op basis van de verkennende analyses en figuren in Bijlage 1A en Bijlage 1B werd besloten om in de univariate analyses ook een kwadratische term aan de modellen toe te voegen voor hoogte ten opzichte van laag water, helling en percentage organisch materiaal. Voor deze variabelen zijn er potentieel unimodale responsen aanwezig. In de multivariate analyses worden geen kwadratische termen toegevoegd omdat de interpretatie ervan in een multivariate analyse niet eenduidig te maken is.



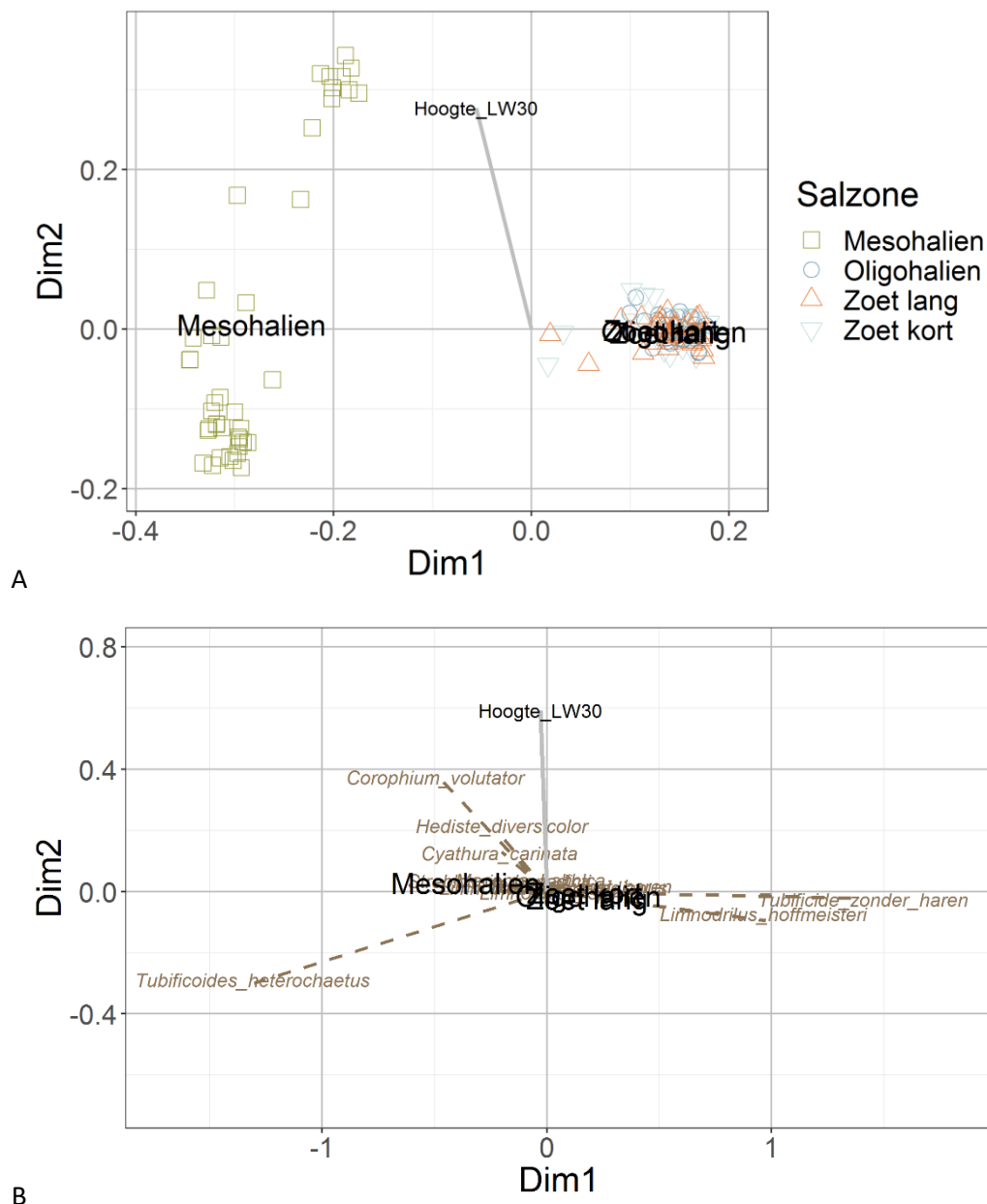
Figuur 1-8: Paarsgewijze correlaties voor de geselecteerde variabelen met minimale multicollineariteit.

1.3.2 Macrobenthos gemeenschapsstructuur

Na het wegselecteren van harde substraten en supralitorale fysiotopten trachten we aan de hand van multivariate analyses faunagemeenschappen in de zachte substraten van het litoraal te karakteriseren. Hiervoor werd de relatie onderzocht tussen de dichtheid van soorten binnen elke site en potentieel sturende omgevingsvariabelen. Dit toont hoe de aanwezige benthosgemeenschap verandert qua soortensamenstelling en –structuur in functie van de omgevingsvariabelen. In Tabel 1-7 zijn de analyseresultaten weergegeven. Op basis van de soortensamenstelling (hoofdstuk 1.2.1) werd beslist om zowel de totale dataset (alle saliniteitszones) als aparte datasets voor brak (mesohalien) en zoet (oligohalien, zoet met lange verblijftijd en zoet met korte verblijftijd samen) te analyseren. Per gemodelleerde zone worden telkens de significantie en verklaarde variatie van de potentieel sturende omgevingsvariabelen weergegeven.

Tabel 1-7: Resultaten van de multivariate analyse op gemeenschapsstructuur (samenstelling en densiteiten). De waarden in de tabel geven de verklaarde variatie weer (R²; totaal of voor elke variabele afzonderlijk). Significantie: $0.1 > p > 0.05$; *: $p < 0.05$; **: $p < 0.01$.

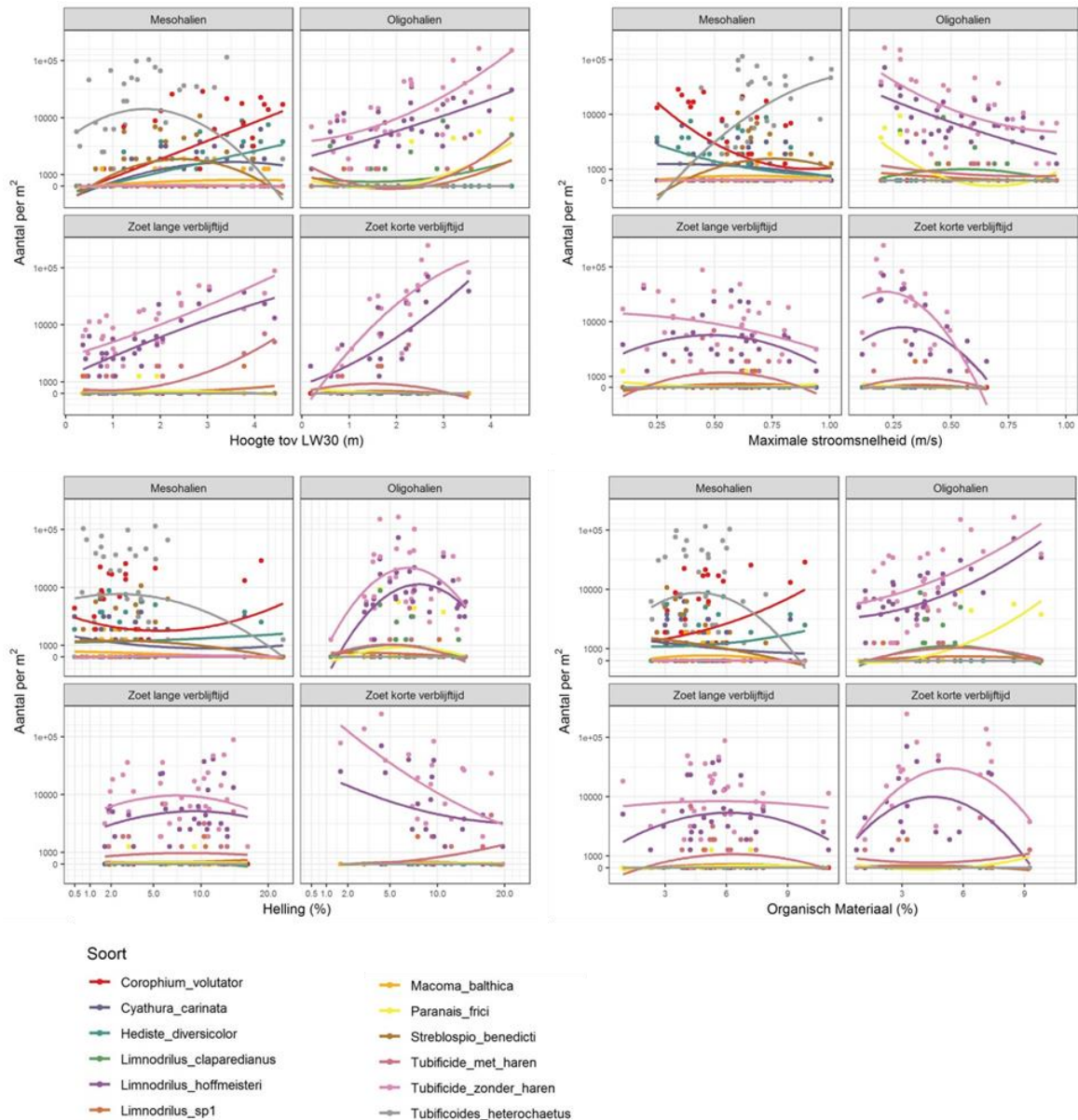
Saliniteitszones	Alle Salzones	Mesohalieu	Zoetwater zones (zonder mesohalieu)
R ² totaal	0.65***	0.44***	0.11***
Salzone	0.61***		
Hoogte_LW30	0.04***	0.38***	
Stroom_max			0.04*
Helling (sqrt)			0.1***
OM (sqrt)		0.06*	



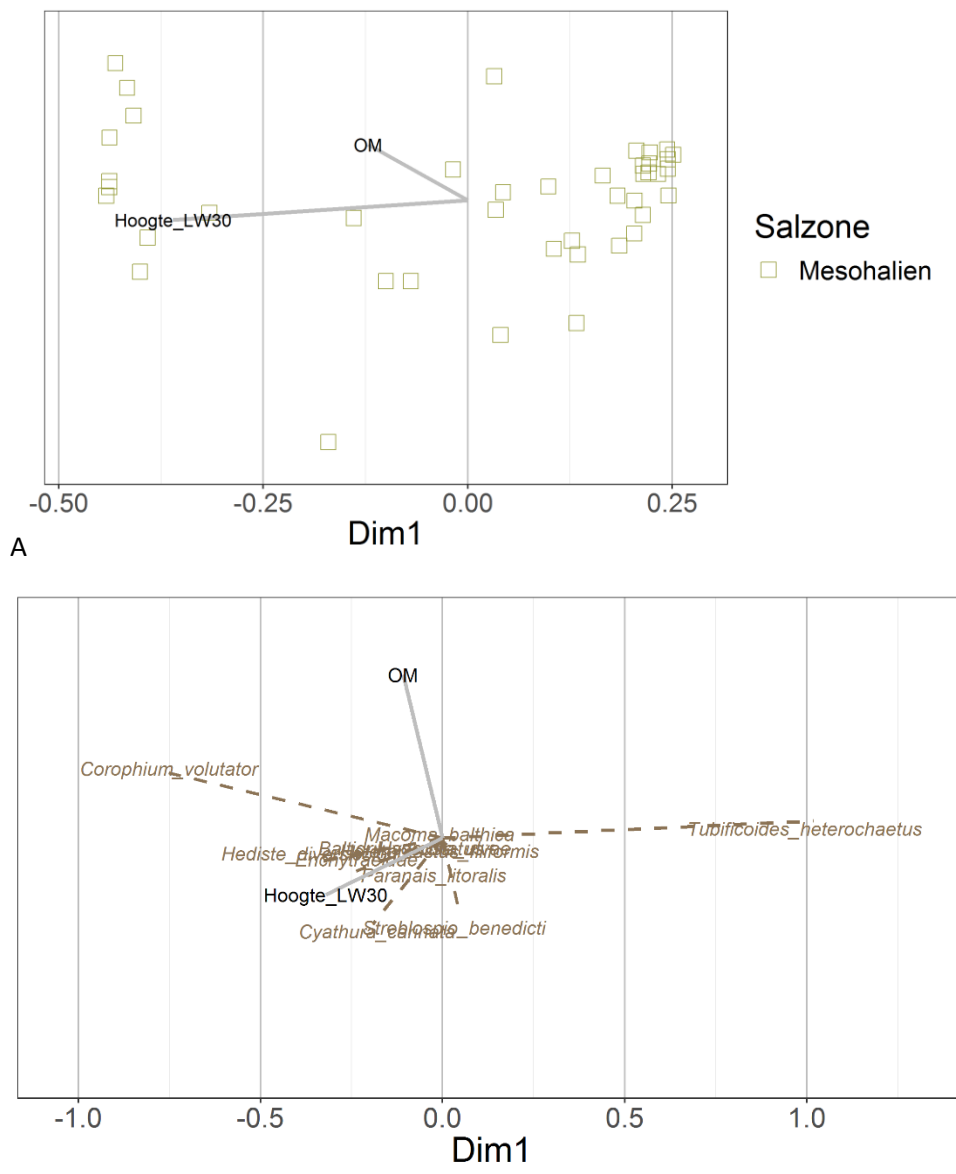
Figuur 1-9: RDA-analyse op intertidale macrobenthosdensiteiten in alle salzones: belangrijkste soorten (aanwezig in >5% van de stalen) en significante variabelen. A) vergelijking tussen staalname punten. De afstand t tussen staalnamelocaties weerspiegelt de onderlinge verschillen in soortensamenstelling; de projectie op de vector van omgevingsvariabelen weerspiegelt de correlatie met deze variabelen. B) vergelijking tussen soorten. De hoek tussen soorten onderling en tussen soorten en omgevingsvariabelen weerspiegelt de correlatie (hoeken kleiner dan 90° = positieve correlatie, hoeken groter dan 90° = negatieve correlatie). De lengte van de soortpijl geeft de sterkte van de correlatie weer.

Wanneer we de volledige dataset over de vier saliniteitszones analyseren is de totale verklaarde variatie in benthossoortensamenstelling 65%. De meest bepalende factor is de saliniteitszone, die 61% van de variatie verklaart (Tabel 1-7, Figuur 1-9A). In Figuur 1-9B en Figuur 1-10 is inderdaad duidelijk te zien dat de soortensamenstelling sterk verschilt tussen de mesohaliene zone en de andere saliniteitszones. Kenmerkende en vrij talrijke soorten voor het mesohalies zijn *Corophium volutator*, *Cyathura carinata*, *Hediste diversicolor*, *Macoma*

balthica, *Streblospio benedicti* en *Tubificoides heterochaetus*. Soorten gebonden aan de zoete zone (oligohalien, zoet met lange verblijftijd, zoet met korte verblijftijd) zijn allemaal borstelarme wormen (Oligochaeta): *Limnodrilus claparedianus*, *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Limnodrilus sp1*, *Paranais frici*, Tubificiden zonder haren en Tubificiden met haren.



Figuur 1-10: Univariate responsen van de belangrijkste soorten (aanwezig in >5% van de stalen) t.o.v. significante variabelen in de RDA (multivariate) analyses. (Zie ook Bijlage 1C)



Figuur 1-11: RDA-analyse op densiteiten van benthos in de brakke zone: belangrijkste soorten (aanwezig in >5% van de stalen) en significante variabelen. A) vergelijking tussen staalname punten. De afstand tussen staalnamelocaties weerspiegelt de onderlinge verschillen in soortensamenstelling; de projectie op de vector van omgevingsvariabelen weerspiegelt de correlatie met deze variabelen. B) vergelijking tussen soorten. De hoek tussen soorten onderling en tussen soorten en omgevingsvariabelen weerspiegelt de correlatie (hoeken kleiner dan 90° = positieve correlatie, hoeken groter dan 90° = negatieve correlatie).

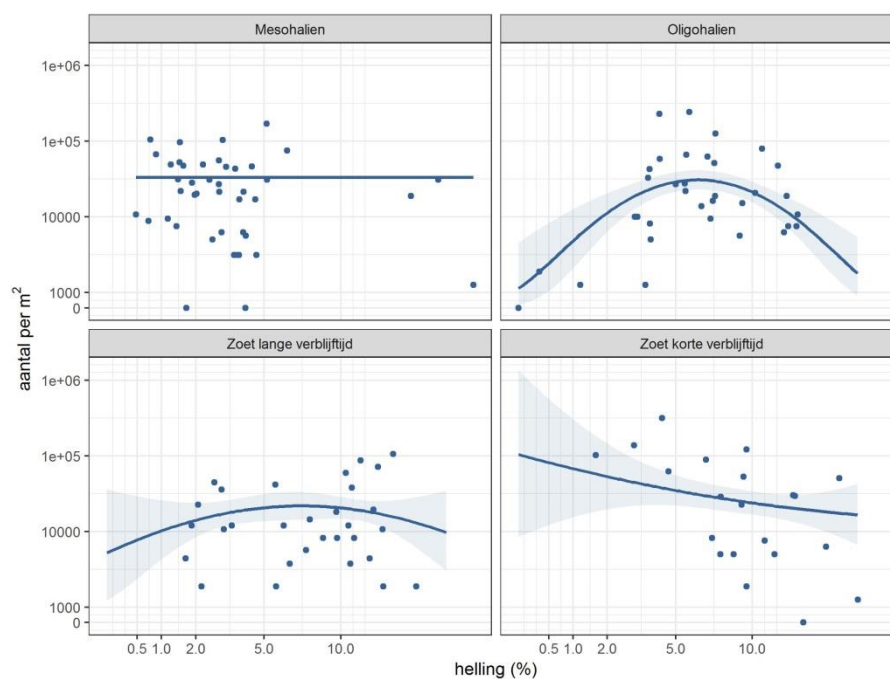
Binnen het mesohalien zijn er twee soortengroepen te onderscheiden langsheen de hoogtegradiënt (Tabel 1-7, Hoogte_LW30, 38% verklaarde variatie). Een groep met *Corophium volutator*, *Cyathura carinata* en *Hediste diversicolor* bevindt zich hoofdzakelijk hoog op de slikken. Een groep met hoofdzakelijk *Tubificoides heterochaetus* en *Streblospio benedicti* bevindt zich eerder laag tot middelhoog op het slik (Figuur 1-9B, Figuur 1-11). Een verder onderscheid tussen soorten kan gemaakt worden langsheen de gradiënt in organisch materiaal (6% verklaarde variatie Tabel 1-7; Figuur 1-10, Figuur 1-11). *Cyathura carinata* en *Streblospio benedicti* zijn gelinkt aan locaties met minder organisch materiaal, terwijl enkel *Corophium volutator* een duidelijk positief verband met organisch materiaal vertoont.

Tabel 1-8: Resultaten van de lineaire regressie analyses op totale macrobenthosdensiteit. Bij de analyse voor alle salzones samen worden de coëfficiënten van de interacties tussen de omgevingsvariabele en de aparte salzone gegeven.

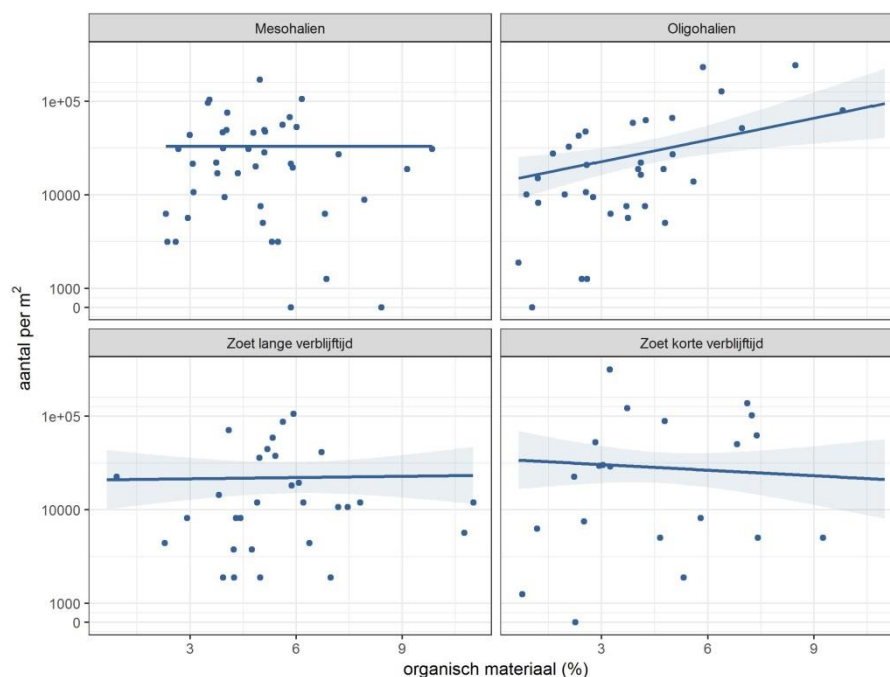
Saliniteitszones	Alle		Mesohalien		Zonder mesohalien	
Variabele						
(pseudo-)R ² totaal	0.65		0.34		0.78	
	<i>lin</i>	<i>Kwadr</i>	<i>lin</i>	<i>kwadr</i>	<i>lin</i>	<i>kwadr</i>
Hoogte_LW30						
Mesohalien	0.57	<i>ng</i>	0.81	-0.29	/	/
Oligohalien	0.45	<i>ng</i>	/	/	0.71	<i>ng</i>
Zoet lang	1.01	<i>ng</i>	/	/	0.98	<i>ng</i>
Zoet kort	1.61	<i>ng</i>	/	/	1.73	<i>ng</i>
Stroom_max						
Mesohalien	0.98	/	0.77	/	/	/
Oligohalien	-0.56	/	/	/	<i>ng</i>	/
Zoet lang	0.1	/	/	/	<i>ng</i>	/
Zoet kort	-0.41	/	/	/	<i>ng</i>	/
Helling (sqrt)						
Mesohalien	0.31	-0.10	<i>ng</i>	<i>ng</i>	/	/
Oligohalien	-0.11	-0.9	/	/	0.17	-0.78
Zoet lang	0.22	-0.32	/	/	0.15	-0.25
Zoet kort	-0.20	-0.02	/	/	-0.42	0.05
OM (sqrt)						
Mesohalien	<i>ng</i>	<i>ng</i>	<i>ng</i>	<i>ng</i>	/	/
Oligohalien	<i>ng</i>	<i>ng</i>	/	/	0.39	<i>ng</i>
Zoet lang	<i>ng</i>	<i>ng</i>	/	/	0.03	<i>ng</i>
Zoet kort	<i>ng</i>	<i>ng</i>	/	/	-0.09	<i>ng</i>

Waarden voor afzonderlijke variabelen zijn gestandaardiseerde coëfficiënten. *lin* = lineaire component; *kwadr* = kwadratische component. / = niet opgenomen in het maximale model; *ng* = niet behouden in het afgebouwde (beste) model.

Algemeen kan er gesteld worden dat er een positief verband is tussen aantallen macrobenthos en slikhoogte (Figuur 1-12). Dit positief verband zwakt evenwel af naar het hoog intertidaal in de brakke zone (mesohalien). Het sterkste positieve verband met hoogte wordt waargenomen in de zoete zone met korte verblijftijd. Dit komt wellicht doordat er hier een sterke afname is van de getijamplitude, waardoor de bovengrens van het slik 1 tot 2 meter lager ligt dan in de andere zones (zie Bijlage 3).



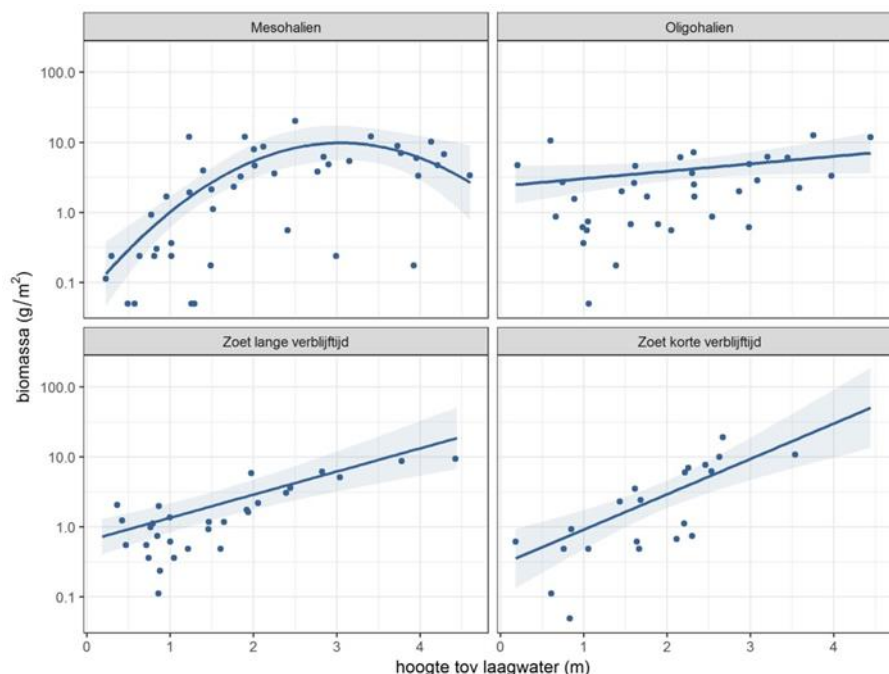
Figuur 1-14: Macrobenthosdensiteiten in functie van slikhelling per saliniteitszone. Regressielijnen gebaseerd op de afzonderlijke analyses voor het brakke deel (mesohalies) en het zoete deel (oligohalies, zoet lange verblijftijd en zoet korte verblijftijd). De densiteiten op de y-as hebben een log-schaal.



Figuur 1-15: Macrobenthosdensiteiten in functie van het percentage organisch materiaal in het slik per saliniteitszone. Regressielijnen gebaseerd op de afzonderlijke analyses voor het brakke deel (mesohalies) en het zoete deel (oligohalies, zoet lange verblijftijd en zoet korte verblijftijd). De densiteiten op de y-as hebben een log-schaal.

laag water). In het zoete deel is de respons op hoogte het minst uitgesproken in het oligohalien (lagere coëfficiënt).

Helling is vooral belangrijk in de zoete zone (Figuur 1-18) en de patronen zijn vergelijkbaar met die waargenomen voor aantallen. Ook voor de totale biomassa is er een tendens waarbij zowel steile slikken (> 5-10%) als te vlakke slikken (< 0.5-1%) negatief inwerken.



Figuur 1-16: Totale macrobenthosbiomassa in functie van de hoogte ten opzichte van laag water per saliniteitszone. Regressielijnen gebaseerd op de afzonderlijke analyses voor het brakke deel (mesohalien) en het zoete deel (oligohalien, zoet lange verblijftijd en zoet korte verblijftijd). Biomassawaarden worden weergegeven in een log-schaal.

1.3.4.1 Besluiten

Zachte substraten in het supralitoraal, de zogenaamde potentiële pionierszone in de overgang naar het schor, zijn niet één ecotoop maar een groep van ecotopen met uiteenlopende kenmerken op een relatief kleine totaaloppervlakte: geërodeerd schor, gesedimenteerd hoog slik, schorinhammen of -kreeken. Gemiddeld zijn de benthosdensiteiten in de supralitorale HM14 stalen lager maar vooral het aandeel onverklaarde variatie is logischerwijze groter dan in de locaties gecatalogeerd als hoog slik in de litorale zone. Het supralitoraal is niet echt een beoogde fysiotoop voor deze studie en ook deze stalen worden niet mee genomen in de multi- en univariaatanalyses van het litoraal slik.

Litoraal slik of zacht substraat is het onderwerp van de multi- en univariate gemeenschapsanalysen. Variabelen met betrekking tot saliniteit, hoogteligging, stroomsnelheid, helling en sedimenteigenschappen werden getest met betrekking tot hun invloed op de macrobenthosgemeenschappen. Tabel 1-10 vat de resulterende verklaring samen voor soortensamenstelling, densiteiten en biomassa van het macrobenthos voor HM14. Saliniteitszone en hoogteligging t.o.v. laagwater verklaren samen 65% van de variatie in soortensamenstelling. De resultaten voor totale densiteit en totale biomassa liggen in dezelfde lijn maar er worden meer en sterkere responsen waargenomen voor densiteit dan voor biomassa. In verband met draagkracht en ecosysteemfunctioneren wordt biomassa doorgaans als een ecologisch meer relevante parameter beschouwd, maar omdat de patronen gelijkaardig zijn hechten we toch veel belang aan densiteit, de variabele met de beste responsresolutie. In totaal kan 30% tot 80% van de waargenomen variatie in densiteit verklaard worden door de geselecteerde omgevingsvariabelen en 50% tot 60% van de waargenomen variatie in biomassa.

- **Saliniteitszone** is zonder meer de invloedrijkste variabele. Deze categorische variabele is een soort containerbegrip en dekt naast saliniteit ook een aantal hydromorfologische kenmerken van de plaatselijke estuariene habitats. In de mesohaliene zone is de soortensamenstelling van macrobenthosgemeenschappen sterk verschillend van die in de 'zoete' Zeeschelde (oligohalien, zoet lange verblijftijd en zoet korte verblijftijd samen). Daarom werden analyses naar de invloed van andere variabelen niet alleen voor de volledige Zeeschelde, maar ook apart voor de mesohaliene en de zoete zone (de rest van de Zeeschelde) uitgevoerd.
- **Slikhoogte ten opzichte van laagwater** is binnen iedere saliniteitszone de meest dominante omgevingsgradiënt. Ook deze variabele vertegenwoordigt een combinatie van fysische factoren zoals droogvalduur, stroomsnelheid, sedimentkarakteristieken, vochtgehalte. Het is niet mogelijk om aan te duiden welke fysische factor precies de waargenomen patronen verklaart. In de mesohaliene zone is er een shift in

soortensamenstelling met de hoogte; er is een 'hoogsliek' en een 'laag tot middelhoogsliek' macrobenthosgemeenschap. In alle saliniteitszones nemen densiteiten en biomassa van macrozoöbenthos toe van het laag naar het hoog litoraal sliek, al is er in het mesohalien een stagnatie (of zelfs lichte afname) bovenaan het litoraal

- Hogere **stroomsnelheden** hebben een ogenschijnlijk positief effect op densiteit maar niet op biomassa in de brakke zone. Biomassa echter wordt bepaald door aantallen én grootte (vorm), die sterk kan verschillen per soort. Dit verschil in de respons tussen densiteiten (duidelijk) en biomassa (niet) ten opzichte van stroomsnelheid kan te wijten zijn aan de shift in soortensamenstelling langs omgevingsgradiënten in de brakke zone. In de zoete zone suggereren de scatterplots van densiteit en biomassa een negatief effect van stroomsnelheid op macrobenthosdensiteit. Stroomsnelheid werd echter niet weerhouden in de modelselectie, en heeft dus geen groot aanvullend effect op de andere variabelen in het model. Er is echter een verband tussen bv. maximale stroomsnelheid en hoogte boven laagwater (zie Figuur 1-8) en dus competitie tussen variabelen bij het verklaren van variatie. Aangezien stroomsnelheid een belangrijke onderliggende sturende variabele is voor slikmorfologie en – sedimentsamenstelling en omdat deze binnen Habitatmapping Zeeschelde als een nieuwe belangrijke te onderzoeken variabele is beschouwd, wordt die toch verder meegenomen binnen de ontwikkeling slikecotopentypologie.
- Alleen in de zoete zones is er respons op **slikhelling** gevonden voor densiteit en biomassa. De unimodale respons is belangrijk in de oligohaliene zone en de zoet zone met lange verblijftijd. Macrozoöbenthos is in lagere densiteit en biomassa aanwezig wanneer slikken steiler zijn dan 10-15%. Heel vlakke slikken (<1%, vaak zandige platen laag in het getijdenvenster) vertonen op basis van de HM14-data ook lage densiteit en biomassa. De steile slikken tussen 10-15% vormt vormen waarschijnlijk de aanloop naar het 25% uitsluitcriterium.
- Het **organisch materiaal** gehalte in de bodem verklaart enige variatie in de soortensamenstelling in de mesohaliene zone en voor densiteiten in de oligohaliene zone. Aangezien de meeste soorten organisch materiaal in één of andere vorm (detritus, organische zwevende stof,...) eten is een negatief verband voor een aantal soorten met OM% in de brakke zone enigszins verrassend maar eroderende turfbanken (bv. ter hoogte van het Galgenschoor) bieden een mogelijke verklaring. Ook algemeen vinden we in de Zeeschelde dat OM% weinig tot geen verklarend vermogen heeft voor benthos en dit heeft waarschijnlijk te maken met de samenstelling van het organisch materiaal. Historisch OM (turf, diep begraven sedimentair materiaal, maar eventueel ook restanten van petrochemische lozingen) en ook recent grof plantaardig materiaal (bv. houtfragmenten) zijn niet meteen eetbaar voor macrobenthos. Net doordat deze fracties zo slecht afbreekbaar zijn vormen ze na verloop van tijd ook vaak de grootste fracties in het sediment. De eetbare fractie, vooral de zogenaamde labiele koolstof waarin koolstofverbindingen met de juiste verhoudingen aan N (en eventueel P) een ideaal substraat vormen, is vluchtiger en moet ook specifiek gemeten worden. De gebruikte analyse methode kan beschikbare en niet beschikbare koolstof niet onderscheiden, er ontbreekt dus voorlopig inzicht over het verband tussen totaal organisch materiaal en de hoeveelheid labiele koolstof in de slikken van de Zeeschelde.

1.3.4.2 Samenvattende tabel macrobenthos analyse

Tabel 1-10: Samenvattende tabel verklaring soortensamenstelling, densiteiten en biomassa van macrobenthos voor HM14. Prevalentie variabele: fractie van de zones (Zeeschelde totaal, brakke zone, zoete zones) waarin de variabele tot het beste model behoort of significant is. R²: R² of pseudo R² van het totale model. Lin: lineaire respons (+/-: stijgend/dalend), kwadr: unimodale of kwadratische respons; significanties voor multivariate analyse: ***: p = 0-0.001; **: p = 0.001-0.01; *: p = 0.01-0.05; . = p = 0.05-0.1; leeg = niet significant, p > 0.1; ng: variabele niet overgebleven in finaal model

Taxon	Model-gebied	Type	R ²	Sal-zone	Hoogte tov LW30	Stroom max	Helling sqrt log	OM sqrt
Gemeenschap-Samenstelling	ZS tot	Soorten	0.65	***	***			
	brak		0.44		***			*
	Zoet		0.11			*	***	
Totale biomassa & densiteit	ZS tot	densiteit	0.65	Ng	+	B+Z-	kwadr	ng
		biomassa	0.59		+	ng	kwadr	
	Brak	densiteit	0.34		+	+	ng	ng
		biomassa	0.47		+	ng	ng	ng
	Zoet	densiteit	0.78		+	ng	kwadr	+
		biomassa	0.63		+	ng	kwadr	
		Soorten-samenstelling		1/2	2/3	1/3	1/3	1/3
Prevalentie variabele		densiteit			3/3	2/3	2/3	1/3
		biomassa			3/3	1/3	1/3	0/3

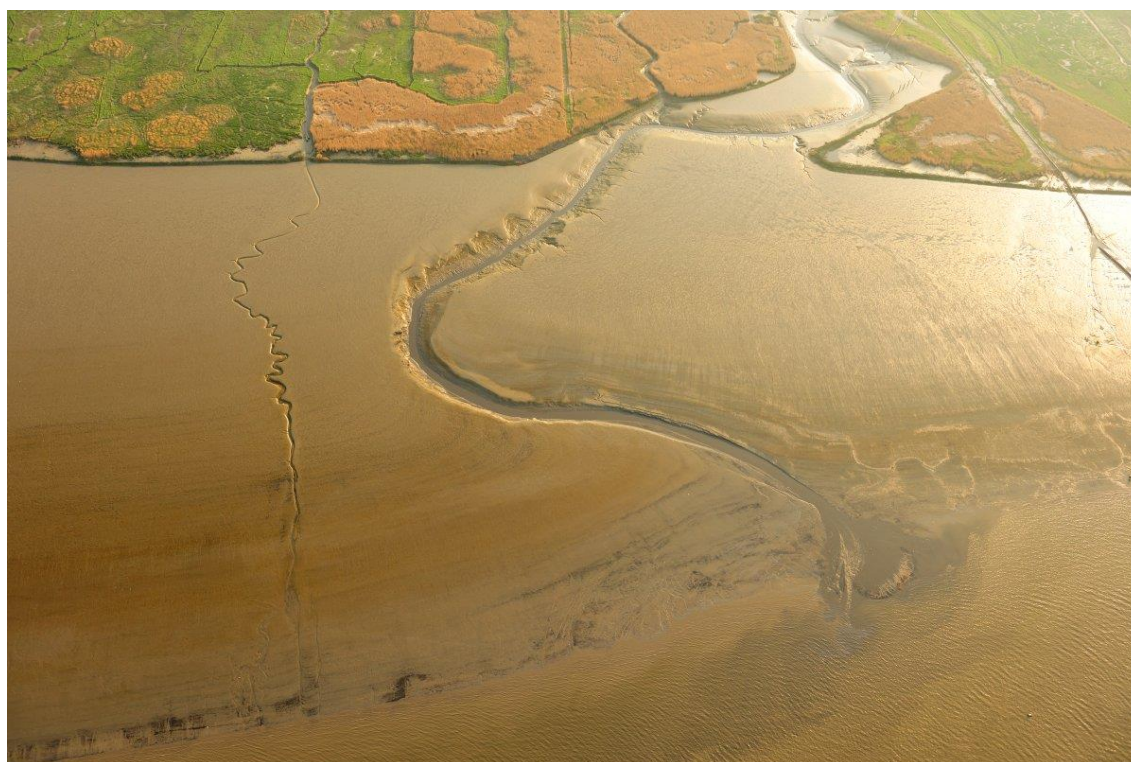


Foto 10: Slikken in de brakke zone voor het Galgenschuur (© Yves Adams-Vildaphoto.net)

1.4 ONTWIKKELING VAN EEN SLIKECOTOPENSTELSEL

Voorgaande hoofdstukken waren een brede verkenning naar patronen en sturende variabelen van de litorale macrozoöbenthosgemeenschappen in de Zeeschelde. In dit hoofdstuk trachten we de analyseresultaten te vertalen naar een slik ecotopenstelsel voor de Zeeschelde. De leidraad bij deze oefening is dat we grenzen willen afbakenen tussen habitats met lagere en hogere macrobenthosdensiteiten en/of biomassa, eveneens rekening houdend met de samenstelling van de benthosgemeenschappen. Eerder is zo'n analyse uitgevoerd voor het onderwatergebied (Habitatmapping subtidaal; Van Braeckel et al. 2018), nu focussen we op het litoraal. Na validatie krijgen we naast de supralitorale ecotopen met de herziene ecotopenstelsels subtidaal en litoraal samen een ecologisch gevalideerd ecotopenstelsel versie 2.0 voor de volledige Zeeschelde.

Als basis nemen we de respons van de intertidale macrobenthosgemeenschappen op de in vorige hoofdstukken geselecteerde omgevingsvariabelen substraattipe en helling, saliniteit, hoogteligging en in mindere mate stroomsnelheid. De minder verklarende variabelen totaal organisch stofgehalte en mediane korrelgrootte worden kort verkennend aangehaald.

De splitsingstechniek die we daarvoor hanteren op basis van één of twee continue variabelen is vergelijkbaar met habitatmapping subtidaal (Van Braeckel et al. 2018) en werd ook al gebruikt voor de Westerschelde data (Ysebaert et al. 2016). Deze op variantieanalyse gebaseerde statistische techniek splitst de dataset langsheen een (of twee) omgevingsgradiënt(en) (*x-as in verdere figuren*) op in twee zo sterk mogelijk van elkaar verschillende groepen. De grenswaarde wordt afgeleid uit de verhouding van de variantie binnen de groepen op de variantie tussen de groepen. De residuele fractie van de variantie (*op de y-as*) die overblijft na tweedeling op een bepaalde grenswaarde wordt grafisch uitgezet voor alle mogelijke waardes langsheen de omgevingsgradiënt. Zo kan in een oogopslag in een grafiek het optimale splitsingspunt bepaald worden (*in het dal*). Bij een lage residuele fractie variatie waarde, minimaal onder 0.9 (90%), zijn de afgescheiden groepen duidelijk verschillend. Hoe kleiner deze waarde, hoe groter (duidelijker) het verschil. De vorm van het verloop van de grafiek is een indicatie voor de eenduidigheid van de opdeling (best is er slechts 1, duidelijk minimum).

De gevolgde strategie om tot een ecotoopindeling te komen kent drie fasen. Eerst wordt op basis van de gedetailleerde dataset in de focusgebieden (campagne HM14) gezocht naar mogelijke slikhabitatgrenzen voor de belangrijkste omgevingsvariabelen. Vervolgens worden de voorgestelde grenzen gevalideerd door fase 1 te herhalen met de uitgebreide SPATIAL dataset overheen de periode 2008-2016. Tot slot worden de resultaten van beide fasen in een afwegingsdiscussie geïntegreerd.

1.4.1 Slikindeling op basis van habitatmapping focusgebieden (HM14)

1.4.1.1 Bijzondere sliktypes op basis van substraat, helling en hoogteligging

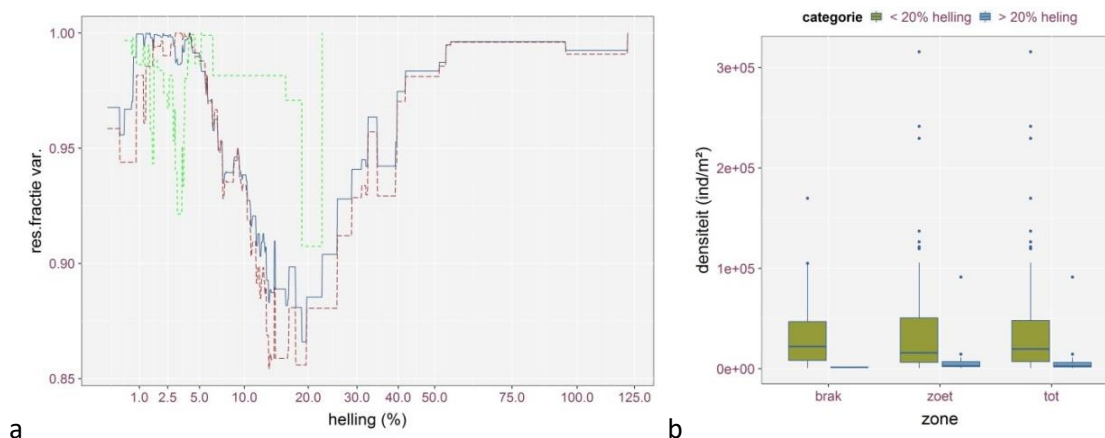
In de verkennende analyse (1.3.1) werd beslist om een deel van de datapunten uit de dataset verwijderen voorafgaand aan de multi- en univariaat analyses. Al deze punten hebben gemeen dat de macrobenthosgemeenschappen er vrijwel inert bleken voor de onderzochte omgevingsvariabelen. Dit pleit voor het prioritair afscheiden van de betrokken habitats.

Enerzijds betreft het slik op hard substraat en /of met een steile helling, anderzijds onbegroeid zacht substraat boven de supralitoraalgrens HW85% (Van Ryckegem, 2015).

Slikecotopen met antropogeen of natuurlijk hard substraat en steile helling (> 25%)

Uit de verkennende analyse (4.1; Figuur 1-4) bleken de slikken met hard substraat van zowel antropogene als natuurlijke oorsprong ongunstige slikhabitats voor macrobenthos te zijn. Het betreft voornamelijk oude breuksteenzones of harde natuurlijke substraatzones van veen of klei met lokaal/tijdelijk een dikkere sliblaag. De densiteiten blijven er erg laag. Door de grote oppervlakte maakt dit habitattype toch een zeer belangrijk deel uit van het slikhabitat van de Zeeschelde en onderscheiden we het als een apart type. De kaartlaag voor hard substraat (breuksteen) afgebakend op basis van luchtfoto's kan een onderschatting zijn. Slikken met hellingen van meer dan 25% (Figuur 1-5, Figuur 1-6) hebben echter in de ondiepe ondergrond ook vaak harde substraatzones met slib op breuksteen of harde natuurlijke kliffen met hier en daar wat zacht substraat. Daarom is een tweede criterium op basis van de helling nuttig om steile zones met hard substraat op te sporen, die in de substraat kaartlaag gemist worden.

Het splitsingscriterium van 25% is overgenomen uit de habitatmodellering binnen het Integraal Plan Boven- Zeeschelde (Van Braeckel et al. 2019). We kunnen de juiste splitsing ook empirisch nagaan met de splitsingstechniek op basis van een ongefilterde dataset (Figuur 1-19). Dit toont dat er voor de brakke zone (groene stippellijn) en de zoete zone (bruine stippellijn) al vanaf een helling van ongeveer 20% zeer lage densiteiten en biomassa aan macrobenthos zijn. Een criterium op 20% dan wel op 25% hellingsgraad heeft kleine consequenties voor de oppervlakte van dit ecotoop in de Zeeschelde. Om deze resultaten in overeenstemming te houden met het IP houden we het (minder strenge) criterium van 25% aan. Het is ook de bedoeling dat we gradueel betere kaartlagen voor hard substraat maken zodat het verschil nog kleiner wordt.



Figuur 1-19: a) Residueel aandeel van de totale variantie aan macrobenthosdensiteit bij verschillende opsplitsingen op basis van één variabele helling (%) voor de totale dataset van habitatmapping Zeeschelde (blauw volle lijn), enkel brak (groene stippellijn) en enkel zoet (bruine stippellijn) (n_{totaal} : 146, n_{brak} :44, n_{zoet} :102)

Slikecotopen van het supralitoraal

Aan de bovenrand van het slik bevindt zich een zacht overgangshabitat naar schor, de 'potentiële pionierszone' van het ecotopenstelsel versie 0.1. Ze overspoelt vanwege haar hoge ligging niet bij elk hoog water en is niet begroeid met hogere planten. De ondergrens vormt

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

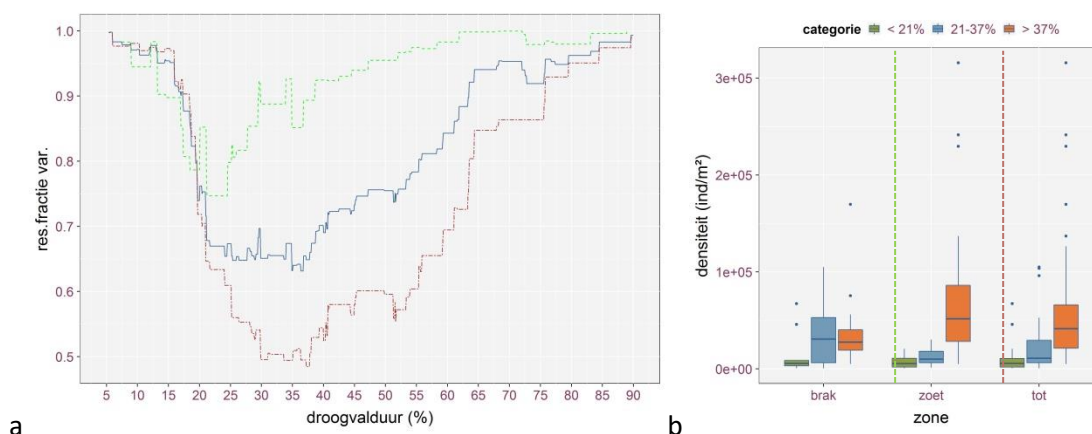
1.4.1.2 Definitie van slikecotopen op basis van saliniteit, tidale hoogte, maximale stroomsnelheid en helling

Hoogteligging

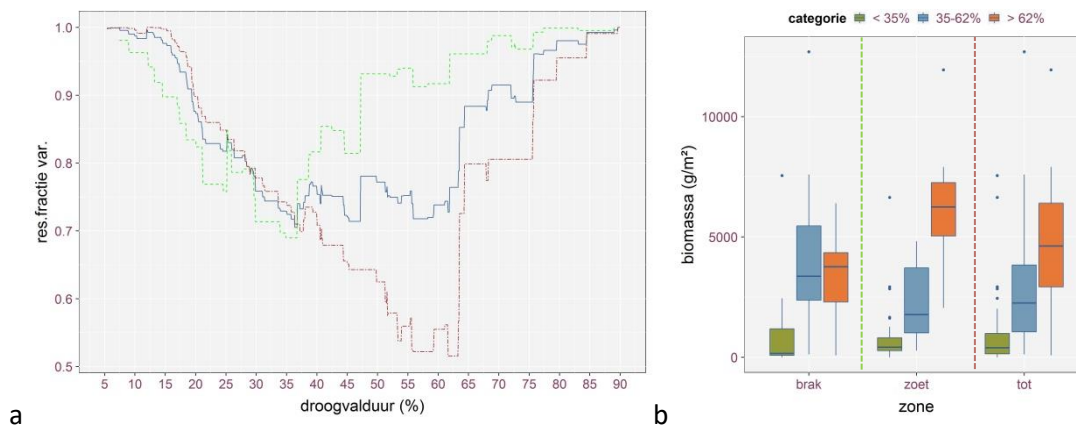
Als alternatieve variabele voor hoogte boven de Laagwater (LW30) kan ook geopteerd worden voor droogvalduur, een variabele die vaak voor slikecotooptypering gebruikt wordt (zie ook Bijlage 1 Figuur A 2: Topologievariabelen). Beiden zijn uiteraard zeer sterk gecorreleerd en in de univariate en multivariate analyses moest er één gekozen worden. Er is gekozen voor hoogte boven laagwater omdat deze variabele naadloos aansluit op de subtidale classificatie, waar droogvalduur niet kan gebruikt worden. Toch is er een belangrijk nadeel: in de zoete zone met korte verblijftijd, waar de getijamplitude kleiner is en bovenafvoer de waterstanden beïnvloedt, vertoont LW30 een afwijkende relatie met droogvalduur (zie Bijlage 3). Dit bleek ook uit de analyses. Uit Figuur 1-12 en Tabel 1-8 blijkt bijvoorbeeld dat het verband tussen hoogte en macrobenthosdensiteit een stuk steiler verloopt in de zone met korte verblijftijd. De slikzone is hier immers samengeknepen tot ca. 2.5 hoogtemeters, terwijl dit in de andere zones meer dan 4 meter is. Bij de ontwikkeling van slikecotopen werken we daarom verder met droogvalduur. Om toch de vergelijkbaarheid met Hoofdstuk 4 mogelijk te maken, voerden we de splitsingsanalyse ook uit voor hoogte ten opzichte van de laagwater (LW30, slik-subtidaal grens). Deze resultaten staan in Bijlage 6A.

De opsplitsingsanalyse voor droogvalduur geeft een minstens even goede opdeling als voor hoogte boven de laagwater (residuele fractie variantie ca. 50% voor het zoete deel). De grenswaarde voor droogvalduurpercentage op basis van macrobenthosdensiteit (Figuur 1-20)

is voor de brakke zone rond 21-25% en voor de zoete zone rond 30-37%. Op basis van macrobenthosbiomassa ligt de grenswaarde voor de brakke zone rond 35% maar voor de zoete zone (Figuur 1-21) is die, net als voor hoogte boven LW30, een stuk hoger, namelijk tussen 56 en 63%. De ecotoopgrenzen voor macrobenthosdensiteit en -biomassa zijn dus niet dezelfde en ze verschillen ook tussen beide saliniteitszones (brak/zoet). Voor de mesohaliene zone weten we dat dit ook gepaard gaat met een verschuiving in soortensamenstelling (zie verder). Als we beide grenzen gebruiken komen we, naar analogie met ecotopenstelsel Zeeschelde versie 0.1 (Van Braeckel et al., 2006), tot een driedeling van slikhabitats met betrekking tot tidale hoogte zei het met andere grenswaarden.



Figuur 1-20: a) Residueel aandeel van de totale variantie aan macrobenthosdensiteit bij verschillende opsplitsingen op basis van droogvalduurpercentage voor HM14 in het brak (groene stippellijn), zoet (bruine stippellijn) of het totaal gebied (blauw volle lijn); b) verdeling van de densiteiten tussen relevante grenswaarden



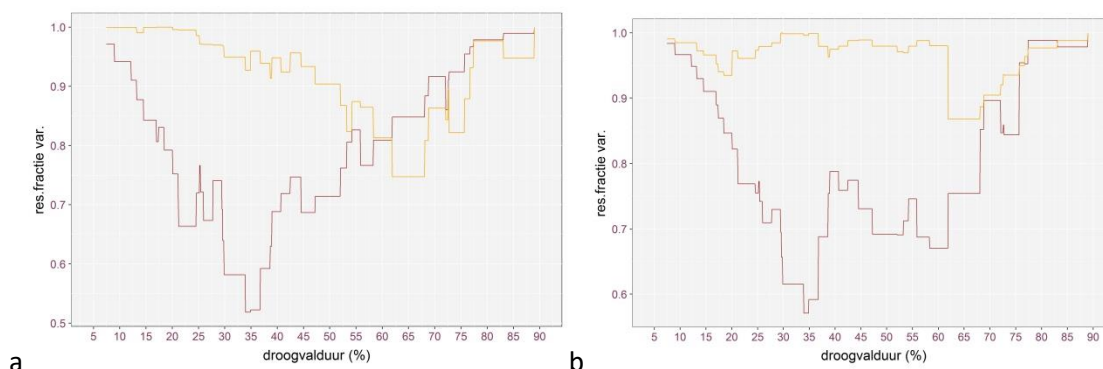
Figuur 1-21: a) Residueel aandeel van de totale variantie aan macrobenthosbiomassa bij verschillende opsplitsingen op basis van droogvalduurpercentage voor HM14 dataset in het brak (groene stippellijn), zoet (bruine stippellijn) of het totaal gebied (blauw volle lijn); b) verdeling van de biomassa's tussen relevante grenswaarden

Samenstelling van de benthosgemeenschap in relatie tot hoogte (droogvalduur)

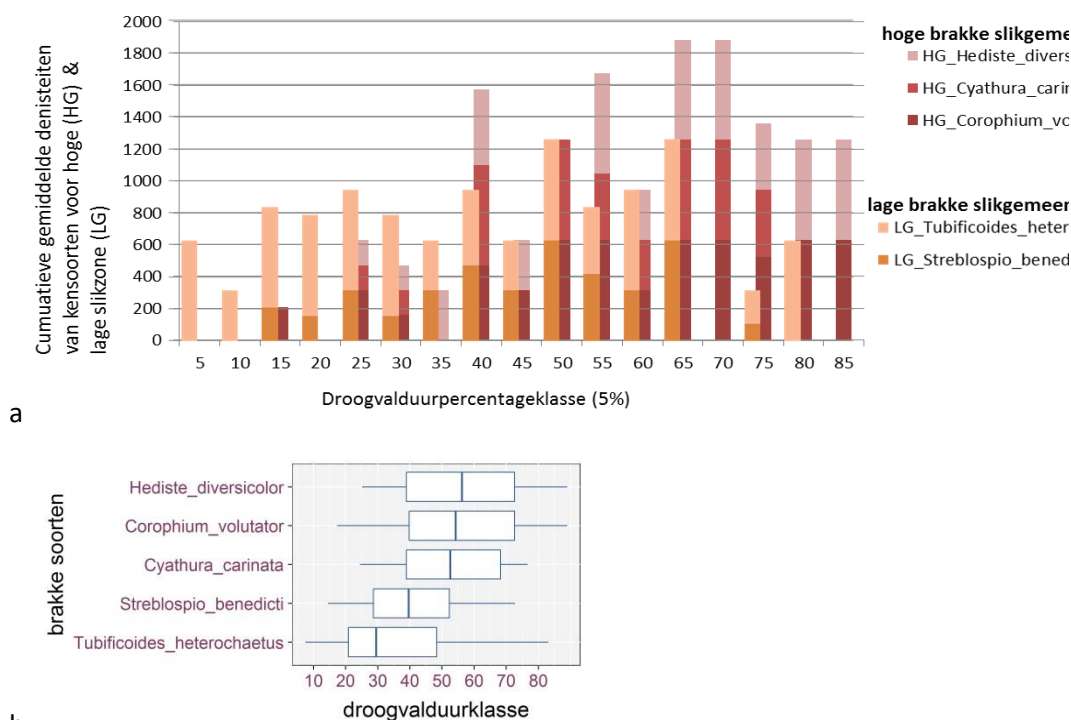
Bovenstaande grenzenwaarden zijn louter gebaseerd op de synoptische parameters totale densiteit en totale biomassa maar ook de samenstelling van de gemeenschap is belangrijk bij het onderscheiden van ecotopen.

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

In de brakke zone wijzigt de soortensamenstelling van de macrobenthosgemeenschap met de hoogte. Kenmerkende soorten voor een 'hogere slik' macrobenthosgroep zijn *Corophium volutator*, *Macoma balthica*, *Cyathura carinata* en *Hediste diversicolor*; voor de 'lagere slik' macrobenthosgroep zijn dat *Tubificoides heterochaetus* en *Streblospio benedicti*. De nicheondergrens van de 'hogere brakke slikgroep' valt grotendeels samen met de 35% droogvalduur grenswaarde op basis van densiteit én biomassa in de brakke zone (Figuur 1-22;Figuur 1-23). De meest kenmerkende soort van de gemeenschap van 'lagere' slikgroep (*Tubificoides heterochaetus*) heeft haar nichebovengrens bij 65% droogvalduur.



Figuur 1-22: Residueel aandeel van de totale variantie aan a) densiteit en b) biomassa van macrobenthos bij verschillende opsplitsingen op basis van droogvalduurpercentage voor HM14 dataset lage slikgemeenschap (oranje lijn) en hoge slikgemeenschap (bruine lijn).

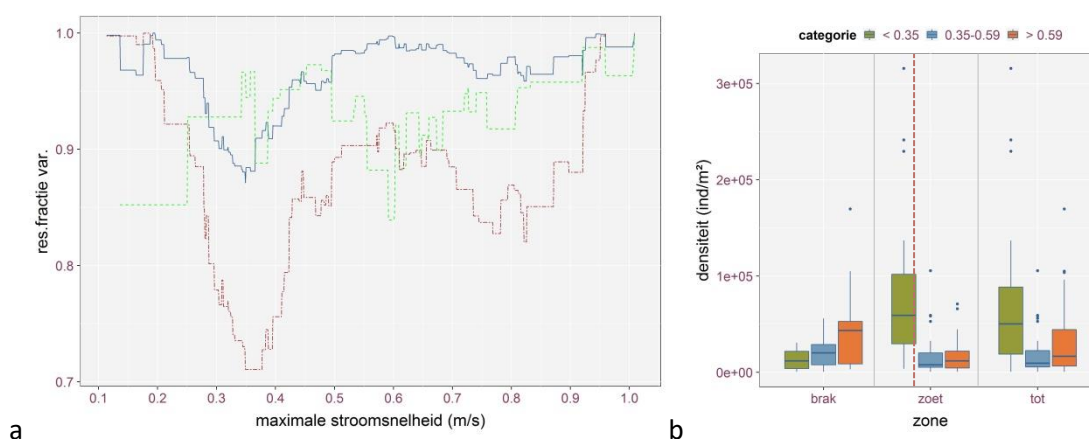


Figuur 1-23: a) Cumulatieve gemiddelde aantallen van kensoorten van de hoge (rode) en de lage (oranje) slikgemeenschap in de brakke zone per droogvalduurpercentageklasse (5% klassegrootte), b) Boxplot van de kenmerkende brakke soorten in functie van de droogvalduurklasse.

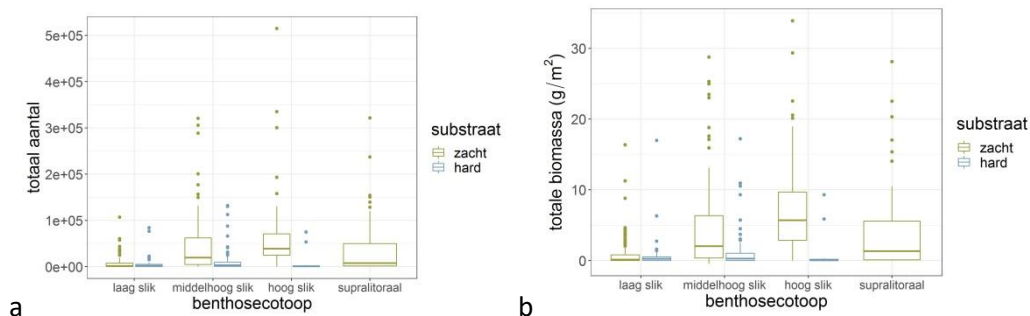
Maximale stroomsnelheid

Naast hoogteligging verklaarde maximale stroomsnelheid voornamelijk in de brakke zone nog een redelijk aandeel van de variatie in macrobenthosdensiteit en -biomassa. Omdat maximale stroomsnelheid in het model voor totale densiteit op basis van stalen uit alle saliniteitszones ook voor de zoete zones duidelijke trends aantoonde, voeren we hier de splitsingsanalyses uit voor zowel de zoete als de brakke zone. Bovendien is stroomsnelheid in elk geval een belangrijke directe én indirecte factor die het voorkomen van organismen in een estuarium bepaalt. In de zoete zone vinden we een duidelijke grens rond 35cm/s maximale stroomsnelheid met hogere densiteiten bij stroomsnelheden onder deze grenswaarde en lagere densiteiten erboven. Daarentegen is er voor densiteiten in de brakke zone geen eenduidige grenswaarde en is de residuele fractie variatie vrij hoog. In de multiële regressies vonden we nochtans een vrij sterk positief effect van maximale stroomsnelheid op macrobenthosdensiteiten, wat we ook terugzien in de boxplots van Figuur 1-24. Waarom dit tegenintuïtief positief verband tussen stroomsnelheid en benthosdensiteit bestaat is onduidelijk en verdient nadere studie.

Op basis van de macrobenthosbiomassa vinden we voor maximale stroomsnelheid in de zoete zone een vergelijkbare grenswaarde rond 30cm/s met hoge waarden onder deze waarde en lage waarden erboven.

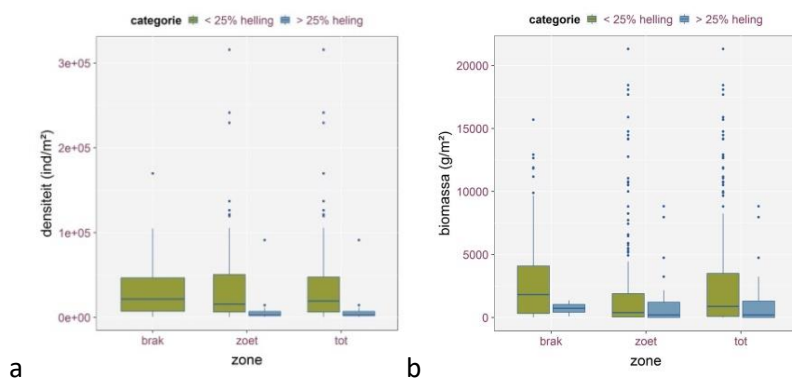


Figuur 1-24: a) Residueel aandeel van de totale variantie aan macrobenthosdensiteit bij verschillende opsplitsingen op basis van maximale stroomsnelheid voor HM14 dataset in het brak (groene stippellijn), zoet (bruine stippellijn) of het totaal gebied (blauwe volle lijn); b) verdeling van de densiteiten tussen relevante grenswaarden.



Figuur 5 8: a) Totale aantallen en b) biomassa per m² aan macrobenthos voor locaties met hard of zacht onderliggend substraat waargenomen in de bemonsterde locaties in functie van de bestaande ecotooptypes versie 1.0 voor slik (n=560).

De steile zones (>25% helling) vertonen ook een lage macrobenthosdensiteit. Dergelijke steile hellingen vinden we enkel in de zoete zone in iets minder dan 10% van de stalen (34 van de 394 bemonsterde locaties uit de zoete zone) (Figuur 5 9). Staalnames van deze steile habitats ontbreken in de brakwaterzone. Dit is uiteraard een gevolg van de riviermorphologie, waarbij de rivieroeveren veel steiler zijn in de meer opwaartse delen, en vaak meer geleidelijk hellend in de brakwaterzone.

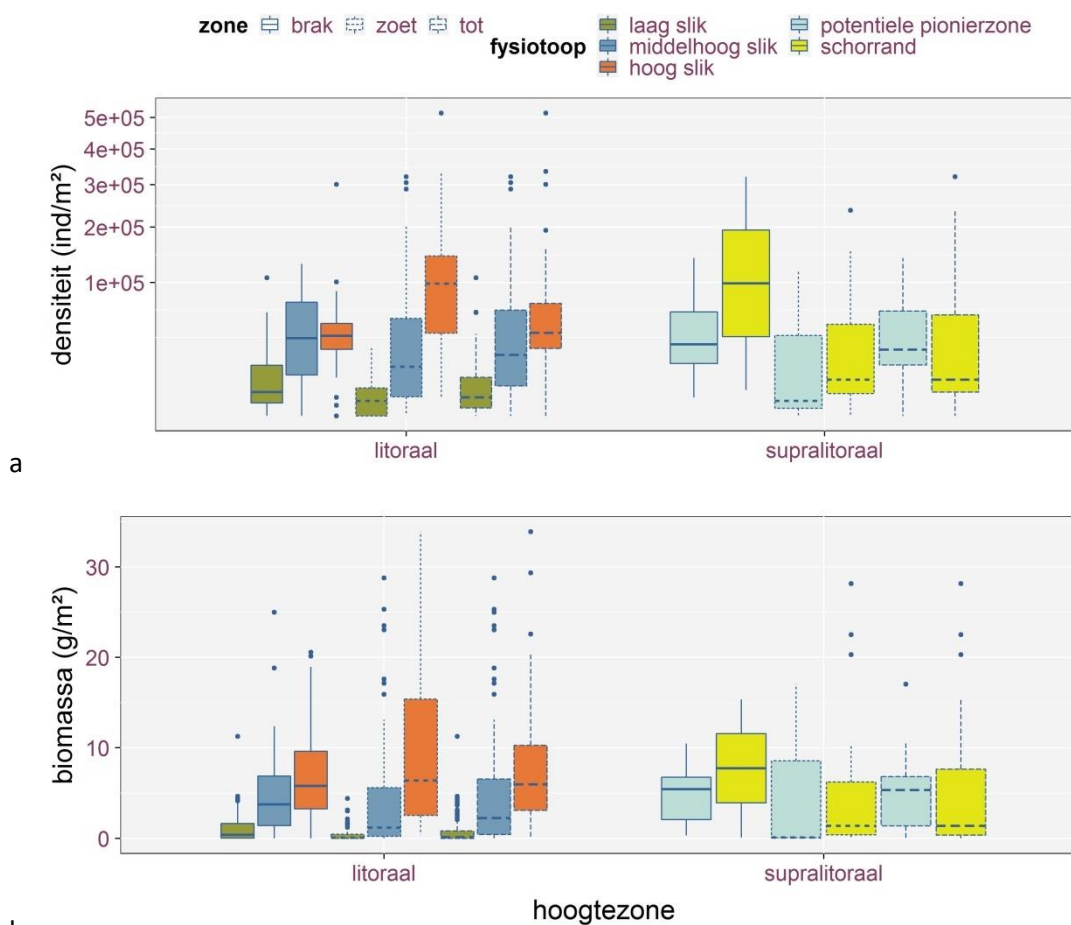


Figuur 5 9: a) Totale aantallen en b) biomassa per m² aan macrobenthos voor locaties met een helling hoger of lager dan 25% (ntotaal: 540, nbrak:217, nzoet:323).

Supralitorale zone

De supralitorale zone is beperkt aanwezig en bemonsterd tijdens de SPATIAL campagnes (58 van de 540 zachte substraatstalen). Ze vertoont een grote variatie aan densiteiten en biomassa van macrobenthos in vergelijking met de lager gelegen zachte slikzones in het litoraal (Figuur 5 10). Die grote variatie was ook opvallend in de HM14 dataset en lijkt dus kenmerkend voor deze zone. De supralitorale benthosdataset kon op basis van een overlay met de ecotopenkaart van het dichtst aansluitende jaar in twee types onderverdeeld worden. Stalen die in een 'potentiële pionierzone' genomen zijn in een permanent (of toch langdurige) onbegroeide zone of in een slikzone nabij de schorrand die nadien tot schor ontwikkelde ('schorrand'). Opvallend is dat in de brakke zone de supralitorale stalen gemiddeld zeer hoge densiteiten en biomassa vertonen. In feite is dit een verderzetting van de positieve relatie tussen hoogte en macrobenthos tot in het supralitoraal. Het betreffen vaak nieuwe ontpolderingsgebieden, die gezien hun hoogteligging op termijn zullen evolueren naar schor. In de zoetwaterzone is dit niet het geval. Hier zijn onbegroeide supralitorale zones zeer beperkt. Ze zijn vooral opgebouwd uit slib op een hardere ondergrond (harde kleigrond of

breuksteen) nabij de schorrand, wat de lage densiteiten en biomassa's kan verklaren. Zoals eerder aangehaald is er waarschijnlijk grote variatie in het ontstaan, de eigenheid of de bestendigheid van onbegroeide supralitorale zone wat de grote variaties kan verklaren. Een gerichtere supralitorale staalname is nodig om hier een beter beeld van te krijgen.



Figuur 5 10: a) Densiteit en b) biomassa aan macrobenthos voor de supralitorale locaties per saliniteitszone in vergelijking met de zachte substraatdelen in het litoraal volgens de huidige gehanteerde definities (25%-en 75% droogvalduur; ntot_supralit./tot=58/540, nbrak_supralit./brak:17/173, nzoet_supralit./tot zoet:41/221).

1.4.2.2 Litorale zachte substraat slikken

Voor de opmaak van deze validatiedataset zijn dezelfde criteria gebruikt als voor de HM14 modellering: geen hard substraatecotoop, helling kleiner dan 25% en geen supralittoraal.

Op basis van de densiteit en biomassa van macrobenthos uit de MONEOS-monitoringsdata voor 2008-2016 (SP0816) kan het scheidingscriteriabereik dat volgt uit de basisclassificatie (4.1.3) op basis van HM14-data afgetoetst worden. In deze dataset over verschillende jaren is de droogvalduur grover bepaald op basis van droogvalduurklassen van 5%.

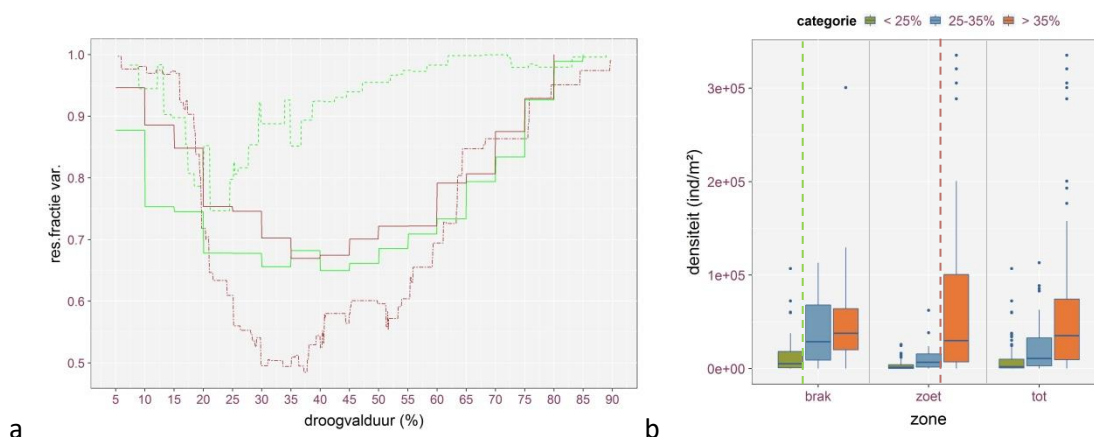
Hoogteligging (DD%, m_{LW30})

Als hoogteligging kan zowel hoogte ten op zichte van de laagwater (LW30) gebruikt worden als droogvalduurpercentageklasse. Zoals besloten voor de HM14-analyse (zie 5.1.2) werken we

verder met droogvalduur maar is de splitsingsanalyse ook uitgevoerd voor hoogte ten opzichte van LW30-slikwatergrens. Deze resultaten staan in Bijlage 4B.

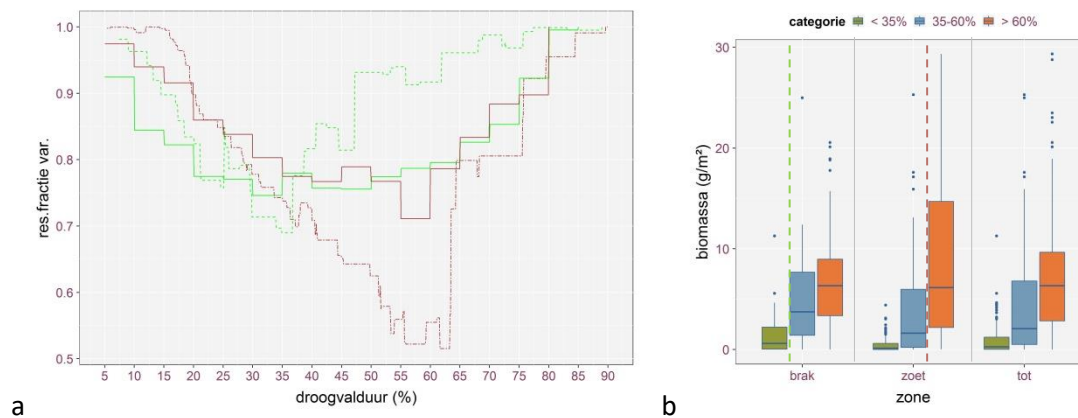
Droogvalduurklasse bepaalt densiteit en biomassa

In de zoete zone is op basis van droogvalduur voor HM14 een sterke scheiding gevonden voor macrobenthosdensiteiten rond 30-37% (Figuur 5 11). In de SP0816 validatieset vinden we een bredere range van mogelijke grenswaarden tussen 30-60% droogvalduur (minimum 35-45%). Zoals eerder gezegd werkten we wel met bredere droogvalduurklassen van 5%, zodat het patroon een ander verloop kent. Voor de brakke zone ligt de scheiding 21-25% op basis van de HM14-densiteiten, bij de validatieset blijft het héél breed tussen de 20-55%.



Figuur 5 11 a) Residueel aandeel van de totale variantie aan macrobenthosdensiteit bij verschillende opsplitsingen op basis van droogvalduurpercentage voor de brakke zone (groen) en zoete zone (bruin) op basis van SP0816-dataset (volle lijn, totaal: 304, nbrak:147, nzoet:157) en HM14-data (stippellijn); b) verdeling van de densiteiten uit de SP0816-dataset tussen relevante grenswaarden.

Op basis van biomassa (Figuur 5 12) in HM14 was voor het zoete gebied een grens tussen de 56-63% terug te vinden; deze wordt met de SP0816 data bevestigd (55-60%). Boven deze grens is er een habitat met hoge biomassa aan macrobenthos. Voor het brakke gebied is de biomassa opsplitsing voor SP0816 veel minder duidelijk met een brede range van optimale splitsingswaarden tussen 20-55% terwijl in HM14 de grens rond 35% vrij duidelijk is.

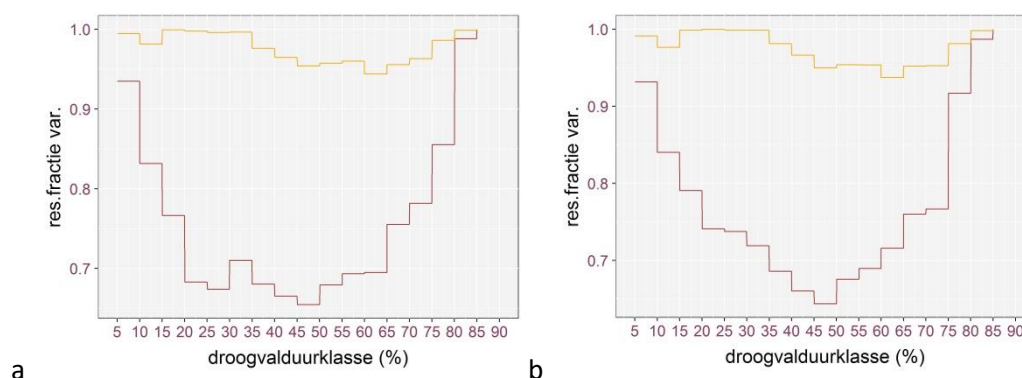


Figuur 5-12 a) Residueel aandeel van de totale variantie aan macrobenthosbiomassa bij verschillende opsplitsingen op basis van één variabele droogvalduurpercentage voor de brakke zone (groen) en zoete zone (bruin) op basis van SP0816-dataset (volle lijn; n totaal: 321, n brak:155, n zoet:166) en HM14-data (stippellijn); b) verdeling van de biomassa's uit de SP0816-dataset tussen relevante grenswaarden

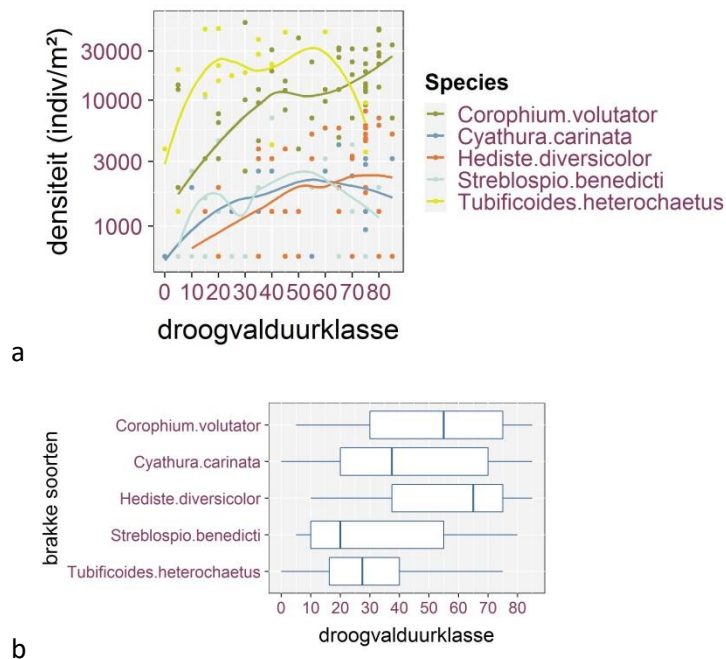
Droogvalduur en soortensamenstelling van het macrobenthos: hoge en lage brakke benthosgemeenschap

Ook voor de SP0816-monitoringsdata gaan we voor de brakke zone het bestaan en bereik van de 'hoge' slikgroep met *Corophium volutator*, *Cyathura carinata* en *Hediste diversicolor* (bruin) en een 'lage' slikgroep met *Tubificoides heterochaetus* en *Streblospio benedicti* (oranje) na.

De nicheondergrens van de 'hogere brakke soortengemeenschap' valt grotendeels samen met de 45% droogvalduur grenswaarde op basis van densiteit én biomassa (Figuur 5-13), m.a.w. hoger dan de 35% droogvalduur bij HM14 (Figuur 4-6). Een nichebovengrens voor de lage soortengemeenschap is niet aanwezig omdat de residuele fractie erg hoog blijft. Het minimum situeert zich weliswaar ook net als HM14 rond 60%. Op basis van de densiteitsverdeling van de soorten (Figuur 4-6) wordt uiteindelijk voorgesteld om toch een hoge slikzone (>60%DD) af te bakenen met een sterke densiteitsdaling van de lage brakke sliksoorten *Tubificoides* en *Streblospio* en héél hoge densiteiten van *Corophium* als de meest dominante soort van de hoge benthosgemeenschap.



Figuur 1-26 Residueel aandeel van de totale variantie aan a) densiteit en b) biomassa van macrobenthos bij verschillende opsplitsingen op basis van droogvalduurpercentage voor de typisch lage slikgemeenschap (oranje lijn) en de typisch hoge slikgemeenschap (bruine lijn).

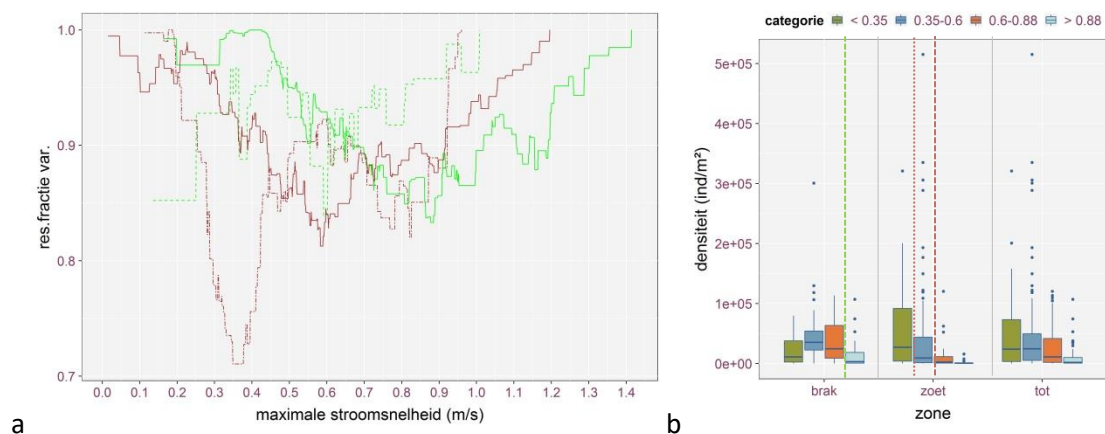


Figuur 1-27:

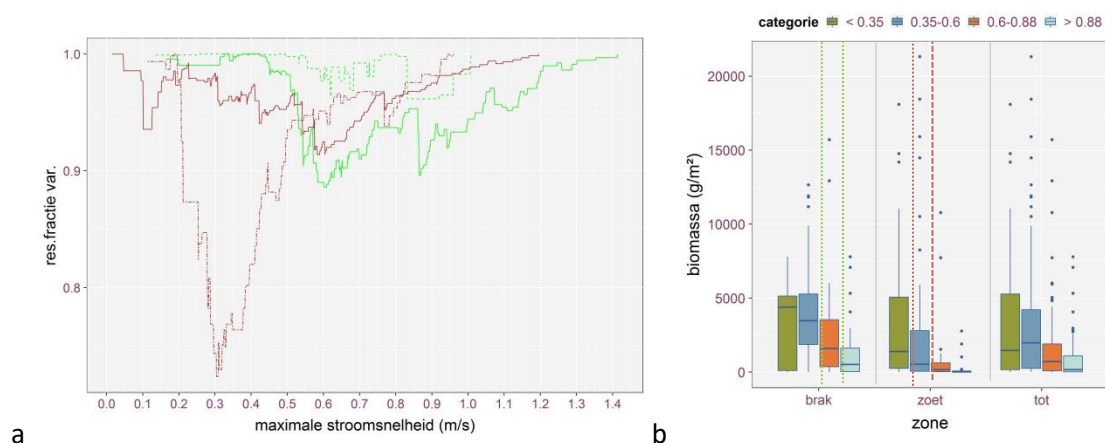
Densiteit en voorkomen van de kensoorten van de hoge (*Corophium*, *Cyathura*, *Hediste*) en de lage (*Streblospio* en *Tubificoides*) slikgemeenschap in de brakke zone per droogvalduur-percentagesklasse (5% klassegrootte).

Maximale stroomsnelheid

Naast hoogteligging of droogvalduur verklaarde maximale stroomsnelheid ook een belangrijk aandeel van variatie in macrobenthosdensiteit en -biomassa. In de zoetwaterzone ligt voor SP0816 de beste grenswaarde op basis van macrobenthosdensiteit rond 0.58m/s terwijl dit voor HM14 een stuk lager was (0.35m/s, Figuur 1-28). Deze grens bij SP0816 is minder duidelijk dan voor HM14, maar zelfs wanneer we de brede range beschouwen (grootweg 0.4-0.9m/s) overlapt deze niet. Voor biomassa (Figuur 1-29) is er in SP0816 geen goede opsplitsing mogelijk terwijl dat voor HM14 wel zo was (bij 0.58m/s). Voor de brakke zone vormt 0.88m/s de belangrijkste grenswaarde op basis van densiteiten met een afscheiding van een hoogdynamische zone met lage densiteiten. Dit is in tegenstelling tot HM14 waarvoor in de brakke zone een positief verband bestond tussen stroomsnelheid en macrobenthosdensiteiten. Waarschijnlijk komt dit doordat deze hoge stroomsnelheden grotendeels ontbraken in de minder uitgebreide HM14 dataset ($n_{>0.9_HM14}:4$; $n_{>0.9_SP0816}:68$) zodat we hier geen goed beeld konden van vormen. Voor biomassa is het minder uitgesproken en vormen 0.6 én 0.86m/s een mogelijke grenswaarde, maar deze hebben weinig onderscheidend vermogen.



Figuur 1-28 a) Residueel aandeel van de totale variantie aan macrobenthosdensiteit bij verschillende opsplitsingen op basis van stroomsnelheid voor SP0816 dataset (volle lijn) en HM14 (stippellijn) brak (groene stippellijn) en zoet (bruine stippellijn) (n_{totaal} : 321, n_{brak} : 155, n_{zoet} : 166) b) verdeling van de densiteiten uit de SP0816-dataset tussen relevante grenswaarden.



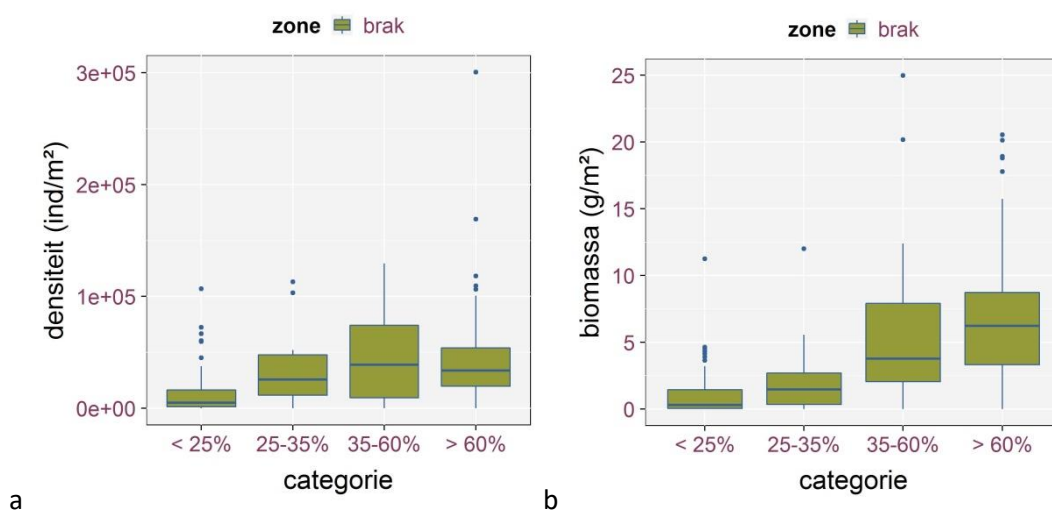
Figuur 1-29 a) Residueel aandeel van de totale variantie aan macrobenthosbiomassa bij verschillende opsplitsingen op basis van maximale stroomsnelheid voor de brakke zone (groen) en zoete zone (bruin) op basis van SP0816-dataset (volle lijn) en HM14-data (stippellijn); b) verdeling van de biomassa's uit de SP0816-dataset tussen relevante grenswaarden.

Net als voor HM14 deden we ook de opsplitsingsoefening voor de statistisch minder belangrijke sturende variabelen organisch materiaal en slikhelling. De resultaten liggen ook hier in dezelfde lijn, namelijk het is moeilijk om grenswaarden aan te duiden omdat er een slecht discriminerend vermogen is (hoge residuele fractie) of omdat er geen eenduidige minima in residuele fractie zijn (zie Bijlage 5).

1.4.3 Opdeling zachte slikecotopen met als basis de volledige Zeeschelddataset

Uit habitatmapping op basis van HM14 en de validatie-oefening op basis van de monitoringsdata SP0816 bleek dat de habitatkenmerken hard substraat, zeer steile helling (>25%) en supralitorale ligging een consistente aparte macrobenthos habitat definieerden.

Begrenzing van een habitattype tussen 25% en 35% droogvalduur voor de brakke zone is ruimtelijk te beperkt en weinig praktisch in toepassing. Onder 25% DD bevindt zich een lage zone met héél weinig en klein macrobenthos (Figuur 1-32). 35% DD is de nicheondergrens voor de 'hogere soorten'. Tussen 25 en 35% zijn densiteiten iets hoger, maar zijn er uitsluitend 'lagere' soorten en blijft de biomassa eerder laag (cfr.1.4.2.2) (Figuur 1-32 B). Tussen 35 en 60% DD bevindt zich een zone van gemiddelde densiteit en biomassa en leven zowel de 'hogere' als de 'lagere' soorten. 60% DD is de nichebovengrens voor de 'lagere' soorten, daarboven zijn de biomassa's hoog en is *Corophium* dominant. Op basis van verschillen in densiteiten en biomassa lijkt de duidelijke afscheiding van het ongunstig habitat onder de 25% droogvalduur de beste keuze waarbij de overgangszone (25-35% DD) samengevoegd wordt met de hogere zone (35-60% DD). Hierdoor ontstaat een zone met gemiddelde densiteiten en gemiddelde biomassa's (zie ook Figuur 1-36).

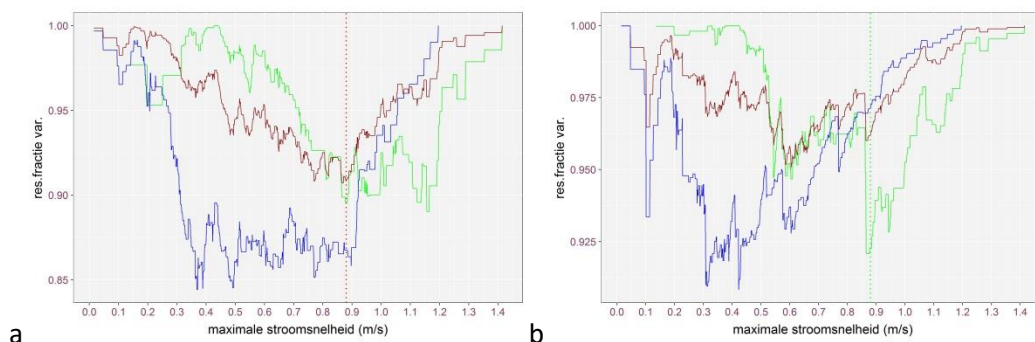


Figuur 1-32 a) Verdeling van a) de densiteiten en b) biomassa's uit de totale dataset voor alle relevante droogvalduur grenswaarden in het brakke gebied.

1.4.3.2 Maximale stroomsnelheid

Voor het slik is de maximale stroomsnelheid veel minder differentiërend dan hoogteligging (res. fractie var. >0.9). Op basis van de totale dataset blijken 0.35m/s voor het zoete en 0.88 m/s voor de totale Zeeschelde nog enigszins betekenisvol als grenswaarde doch met een zeer laag onderscheidend vermogen (Figuur 1-33). Op basis van de meer gebalanceerde dataset HM14 (Figuur 1-24) is 0.35m/s als grenswaarde kandidaat voor de zoete zone, 0.6m/s voor zoet en brak. Op basis van de SP0816-data (Figuur 1-28) komt 0.88m/s naar voren als grenswaarde voor het brakke deel.

Mogelijke kandidaat nichegrenzen, maar met een beperkt onderscheidend vermogen, lijken voor de brakke zone enkel <0.88m/s te zijn om vooral habitat met lage densiteiten af te zonderen terwijl voor het zoete deel een grens op >0.35m/s habitat met hoge densiteit kan afzonderen. In beide gevallen blijft de grens weinig onderscheidend zeker in vergelijking met hoogteligging.



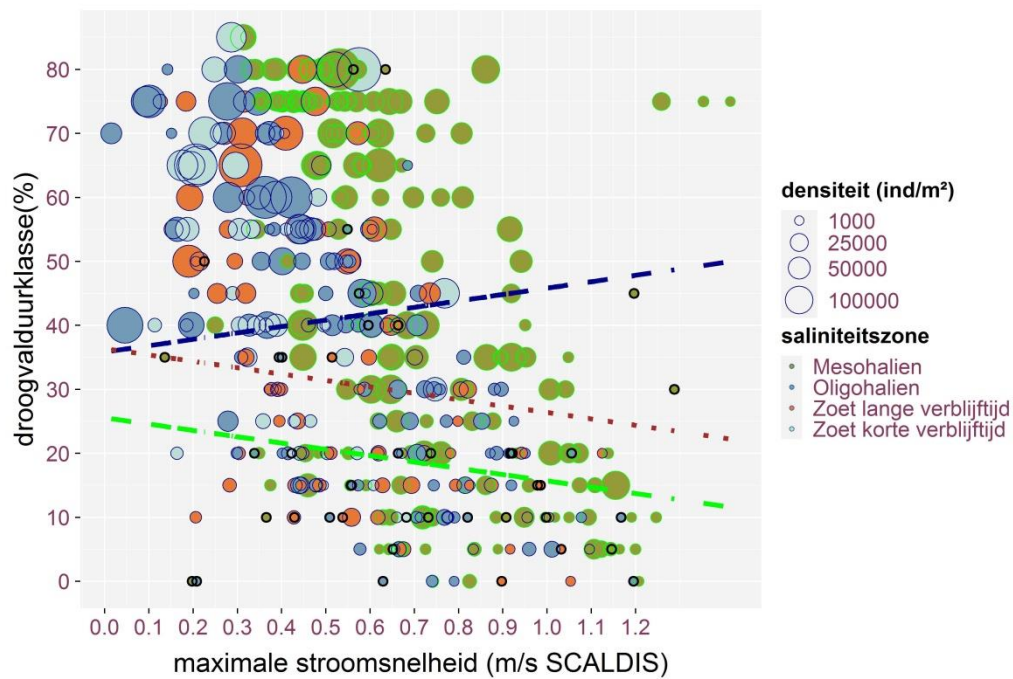
Figuur 1-33 a) Residueel aandeel van de totale variantie aan macrobenthosdensiteit bij verschillende opsplitsingen op basis van stroomsnelheid voor de totale dataset voor de brakke zone (groene lijn) en de zoet zone (blauwe lijn) en de totale dataset (bruine lijn); b) verdeling van de biomassa's uit de totale dataset bij de relevante grenswaarde voor brak en zoet.

Een tweedeling op basis van twee variabelen droogvalduur en maximale stroomsnelheid bevestigt het weinig onderscheidend vermogen van maximale stroomsnelheid van de densiteiten en biomassa's van macrobenthos (Figuur 1-34). De hoogste densiteiten zijn te vinden linksboven bij hoge droogvalduren en lage stroomsnelheden en rechtsonder vice versa.

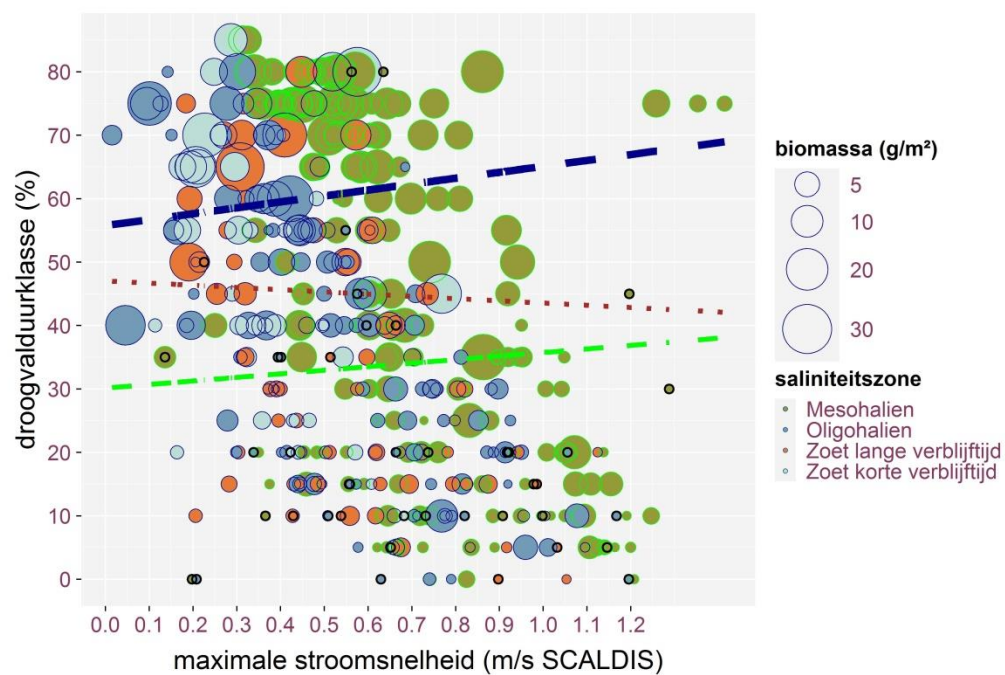
Algemeen liggen de tweedelingslijnen vrij horizontaal wat wijst op het veel groter onderscheidend vermogen van droogvalduur tov maximale stroomsnelheid in tegenstelling tot habitatmapping subtidaal waar de tweedeling tussen hoogte/diepte en maximale stroomsnelheid een verticale grens toonde. De helling van de tweedeling is echter niet consequent over brak, zoet en totaal heen waardoor we het niet kunnen opnemen in de slikecotooptypologie.

Wel zien we bij een toenemende droogvalduur een licht opschuiven van de nichegrens naar een hogere maximale stroomsnelheid bij de tweedeling op basis van densiteiten van de totale dataset (blauwe streeplijn) en vooral ook voor de biomassa in de totale dataset en de brakke zone, wat kan wijzen dat bij hogere dynamiek de biomassaproductie sneller wordt geremd of dat de grote wormsoorten minder laag komen.

Opvallende uitzondering vormt o.a. de dalende scheidingslijn in de brakke zone op basis van densiteiten. Dit vonden we ook reeds terug in de regressieanalyse 1.3.3 waarbij een positieve relatie tussen densiteiten en maximale stroomsnelheid (voornamelijk in vloedgedomineerde zones) werd gevonden voor de brakke HM-dataset. Deze dataset bevatte echter weinig punten met heel hoge snelheden. Op basis van de Spatial dataset voor de brakke zone bleek dat eens de 0.88m/s overschreden wordt, opnieuw een daling in densiteit optreedt (zie ook Figuur 1-28).



a



b

Figuur 1-34 Tweedeling van staalnamelocaties op basis van macrobenthosdensiteiten op basis van alle data (HM14+SP0816) voor droogvalduurpercentageklasse in functie van maximale stroomsnelheid. Lege stalen zijn gemarkeerd met een zwarte cirkel voor de brakke zone (groene lijn), zoete zone (bruine lijn) en totale dataset (blauwe lijn)

1.4.4 Besluiten grenswaarde analyse

Twee bijzondere habitattypes

Slikecotopen met harde ondergrond en/of een helling > 25% hebben een (zeer) lage benthosdensiteit en biomassa onder alle omstandigheden. Zowel de HM14 dataset als de validatieset uit de monitoring SP0816 bevestigen dit. Ook de slikken met (zeer) steile hellingen (helling>25%) vertonen lage densiteiten en lage biomassa, waarbij biomassa wel een grotere variatie vertoont in de validatieset binnen de zoete zone. De breuksteenzones, kleibanken en veenbanken blijven ondanks een vaak lokale en tijdelijke dunne sliblaag een ongunstig habitatype voor macrobenthos.

Het zacht *supralitoraal slik* ook wel potentiële pionierzone genoemd overstroomt niet bij elk hoogwater (>85% HWfrequentie) en vertoont densiteiten en biomassa die sterker variëren dan deze in het litorale slik. Opmerkelijk is wel het verschil tussen brak en zoet. In de *brakke zone* met de grootste supralitorale slikzones vertoont dit habitat erg hoge benthosdensiteiten en biomassa's. Hier functioneert het als een verlengde van het litoraal met toenemende benthosdensiteit en -biomassa van laag naar hoog. In de *zoete zone* is dat in beide datasets niet zo en zijn densiteiten en biomassa vergelijkbaar of lager met middelhoog slik. Dit gaat waarschijnlijk samen met hogere morfodynamiek (bvb. recente slibaccretie op oude geërodeerde schorbodem,...) of recente oorsprong na een afbraakfase van het schor.

Opdeling van de typische zachte litorale slikken in de Zeeschelde

De typische zachte litorale slikken binnen de habitatmappinggebieden en de ruimere Zeeschelde kunnen het best opgedeeld worden in ecotopen op basis van in eerste instantie saliniteit (brak en zoet) en in tweede instantie droogvalduurpercentage (alternatief: hoogte tov LW30). Ook in de monitoringsdata SP0816, die heterogener is in ruimte en tijd, blijkt het effect van deze hoogtegradiënt en de bijhorende grenswaarden te verschillen tussen de brakwaterzone en de zoetwaterzone.

Hoogte boven Laagwater (LW30) is een goede voorspellende omgevingsvariabele voor macrobenthosdensiteit en –biomassa maar de respons is niet uniform langsheen de rivieras. Belangrijke reden is dat het tijverschil verandert langsheen het estuarium waardoor droogvalduur een correctere weergave is van het getij-effect en toch te verkiezen is. Droogvalduur (DD%) leidt tot dezelfde patronen en opdelingen als hoogte maar is uniformer langsheen het estuarium. Tevens is deze variabele conform de huidige Vlaamse en de Nederlandse ecotoopindeling wat vergelijken sterk vergemakkelijkt.

In de **de zoetwaterzone** kunnen we net als in de bestaande litorale slikcotopentypologie op basis van droogvalduur 3 hoogtezones onderscheiden: een lage, middelhoge en hoge slikzone met duidelijke verschillen. De *lage slikzone* onder de 35% droogvalduur (LW30-35%DD) is gekenmerkt door lage densiteiten en biomassa, de *middelhoge slikzone* tussen de 35 en 60% droogvalduurklasse (35-60% DD) door gemiddelde densiteiten en biomassa's en de *hoge slikzone* (60%DD – HW85) met hoge densiteiten en zeer hoge biomassa's aan macrobenthos.

In de **brakwaterzone** kunnen we theoretisch 4 litorale slikhabitats onderscheiden (Figuur 1-32), maar uit pragmatisme groeperen we de twee middenste zones in één middelhoge slikzone zodat we ook hier 3 litorale slikecotopen kunnen onderscheiden. Er is een duidelijke *lage slikzone* onder de 25% droogvalduur met lage macrobenthosdensiteiten en –biomassa. Daarboven in de middelhoge slikzone vinden we een overgangszone tussen de 25% en 35% droogvalduur met vooral kleinere soorten uit de lage brakke benthosgemeenschap met

De opdeling tussen een middelhoge en een hoge slikzone gebeurde in de brakke zone vooral op basis van de verschillen in soortensamenstelling (afwezigheid lage brakke gemeenschap) en minder op basis van densiteit en biomassa. Ecosysteemfunctioneren is zowel gerelateerd tot biomassa als tot soortenrijkdom en soortidentiteit. Een optimale ecotoopindeling houdt dus best rekening met alle aspecten. Verschillen in soortensamenstelling liggen ook aan de basis van de opdeling in het bovenste deel van het slik (dus net als in het zoetwaterdeel een hoog slik naast middelhoog slik). In de zoetwaterzone verandert de samenstelling van de macrobenthosgemeenschap nauwelijks met hoogte zodat dit niet in rekening dient gebracht te worden.

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

www.vlaanderen.be/inbo doi.org/10.21436/inbor.18643770 Pagina 87 van 157



Foto 11: Slikken in de oligohaliene zone voor het Kijkverdriet (© Yves Adams-Vildaphoto.net).

1.5 DISCUSSIE, CONCLUSIE & AANBEVELINGEN MACROBENTHOS

1.5.1 Aanzet tot slikecotopen voor de volledige Zeescheldegradiënt voor macrobenthos

Vanuit de analysesresultaten kunnen we volgende slikhabitats onderscheiden voor de Zeeschelde (Figuur 1-35).

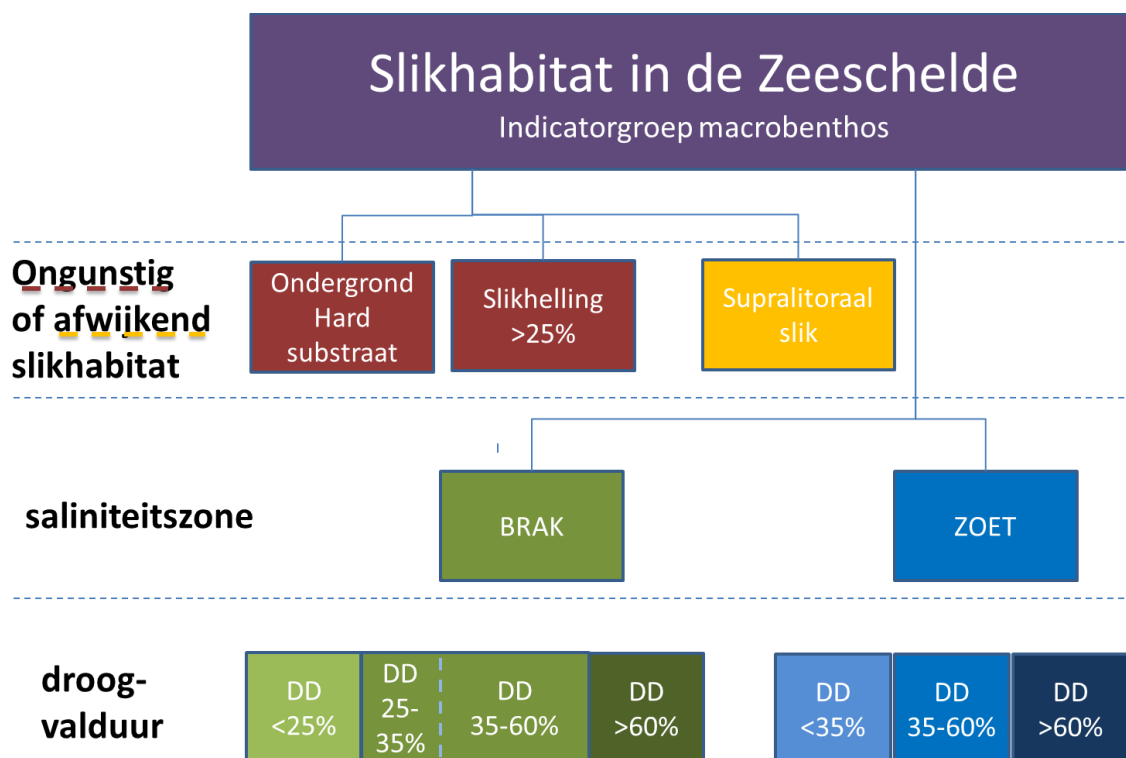
1. Ongunstige habitats zoals *slik met hard substraat* (natuurlijk en antropogeen) en slikdelen met zeer steile hellingen van meer dan 25% hellingspercentage.
2. *Supralitoraal slik* (of potentiële pionierzone) een ecotoop dat niet bij elk hoog water overstroomt (>HW85%) met grotere variatie aan densiteiten en biomassa's, met gunstig tot zeer gunstig habitat voor macrobenthos.
3. Het overige en belangrijkste slikhabitat is het zacht substraat slik. Een opdeling in ecotopen is verschillend voor de brakke en zoete zone. Op basis van droogvalduur is dit slikhabitat op te delen in 3 hoogtezones.

A. voor de zoete zone (zone met korte en lange verblijftijd en de oligohaliene zone):

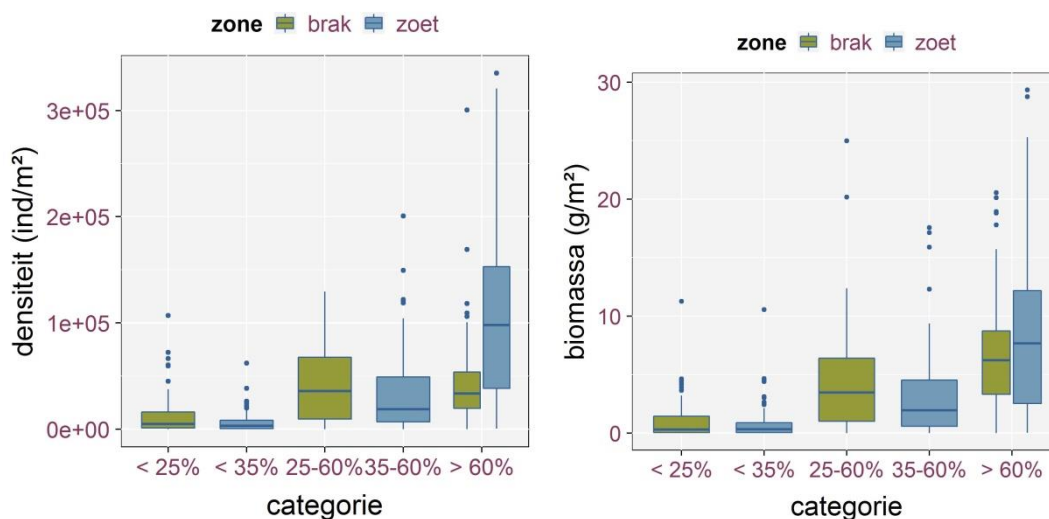
- *laag slik met zacht substraat*: zone met lage densiteiten en biomassa en gelegen tussen de subtidaal – slikgrens of 30%percentiel van alle laagwaters in de voorbije 4 jaar (LW30, vergelijkbaar met 1-4% droogvalduur) en 35% droogvalduur;
- *middelhoog slik met zacht substraat*: zone tussen 35% en 60% droogvalduur met hogere densiteiten en gemiddelde biomassa's;
- *hoog slik met zacht substraat*: zone tussen 60% droogvalduur en supralitoraalgrens of 85 percentiel van alle hoogwaters in de voorbije 4 jaar met hoge densiteiten en hoge biomassa's.

B. In de brakke zone onderscheiden we:

- *laag slik met zacht substraat*: zone met lage densiteiten en biomassa en soorten van de lagere slikzone en gelegen tussen de subtidaal – slikgrens of LW30 en 25% droogvalduur;
- *middelhoog slik met zacht substraat*: zone tussen 25% en 60% droogvalduur met gemiddelde densiteiten en gemiddelde tot hoge biomassa's van zowel de lage als de hoge brakke benthosgemeenschap. Het laagste smalle deel tussen 25-35% vormt wel een overgangshabitat met kleinere wormen vooral van de lage gemeenschap (Figuur 1 34).
- *hoog slik met zacht substraat*: zone tussen 60% droogvalduur en supralitoraalgrens of 85 percentiel van alle hoogwaters in de voorbije 4 jaar met gemiddelde densiteiten en iets hogere biomassa's door de afwezigheid van de lage brakke benthosgemeenschap en met een dominantie van *Corophium*.



Figuur 1-35: Systematische voorstelling van de gevonden slikhabitats in de Zeeschelde op basis van macrobenthos. De stippellijn geeft een ecologisch grens aan die niet weerhouden werd als ecotoopgrens. De zones links en rechts van deze grens worden dus samen genomen in de ecotoopindeling.



Figuur 1-36 a) Verdeling van a) de densiteiten en b) biomassa's uit de totale dataset voor alle relevante grenswaarden in het brakke gebied.

Tabel 1-11: Overzicht van het nieuw voorstel voor grenswaarden van de zachte substraat sliktypes met fysiotoop- en ecotoopklassen en -grenzen

Stroomsnelheid op het slik in zijn huidige vorm vertoont nog te veel overlap met de hoogteligging met name droogvalduur bij het verklaren van de variatie van macrobenthos. De interactie tussen het effect van droogvalduur en stroomsnelheid op macrobenthossamenstelling (brakke) en macrobenthosdensiteit (brak en zoet) kan wel nog in belang toenemen bij een verbeterslag in de stroomsnelheidskaart.

Nieuwe ecotopen in de Zeeschelde

De armste slikecotopen qua bodemdieren zijn de lage slikzone onder de 25% droogvalduur in de brakke zone en de lage slikzone onder de 35% droogvalduur in de zoete zone. De meest productieve slikecotopen bevinden zich boven de 60% DD (hoog slik) in de zoete zone en boven de 25% DD (middelhoog en hoog slik) in de brakke zone. De bovengrens is voor beide hoge slikecotopen de supralitorale grens uitgedrukt als de laagste hoogwaterhoogtes (85percentiel van de hoogwaters over 4 jaar). Vooral in de zoete zone worden zeer hoge densiteiten en biomassa's bereikt tegen de bovengrens van het slik aan. In het mesohalien zijn hoge densiteiten en biomassa eerder gelijk verdeeld overheen het middelhoog en hoog slik.

Een belangrijk verschil in de betekenis van de verschillende slikecotopen tussen het zoet en het brak is dat er in de zoete zone verschillende gradaties van dezelfde gemeenschap voorkomen, terwijl er in de brakke zone soorten zijn die meer onderaan en halverweg het slik voorkomen en soorten die vooral in het midden en bovenaan het slik zitten. In de laagste zone (<25% DD) en de hoogste zone (>60% DD) vinden we enkel soorten van de lage en hoge gemeenschap, respectievelijk. In de middelhoge slikzone (25-60%) zijn beide soortgroepen goed vertegenwoordigd. Doordat het andere gemeenschappen betreft vinden we meer onderaan op het brakke slik voornamelijk kleinere dieren terug en bovenaan grotere, terwijl in de zoete zone er geen noemenswaardige verschillen optreden.

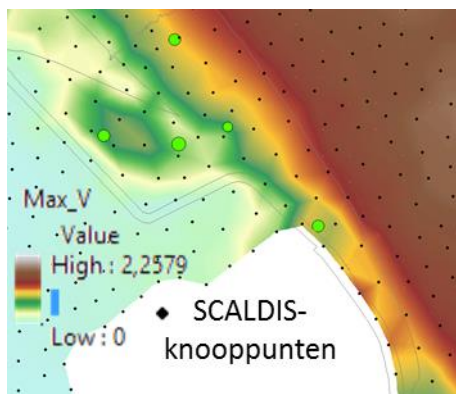
In het supralitoraal blijft de potentiële pionierzone als slikecotooptype behouden. Deze hoge slikzone overspoelt niet bij elk hoog water (hoger dan de grenswaarde van 85% van de hoogwaters) en heeft een hoogteligging waar normaal vegetatievestiging en dus schorontwikkeling kan optreden. Dat dit niet het geval is heeft wellicht verschillen redenen. In de brakke zone ontstaat dit ecotoop op natuurlijke wijze als fase in de schorcyclus, maar ook bij ontpolderingen. De ontwikkeling kan in deze fase blijven hangen, door te beperkte drainage of doordat o.a. *Nereis (Hediste) diversicolor* kiemplanten weggraast. Sommige locaties zijn mogelijk ook te dynamisch door veranderende stroompatronen waardoor een toenemende vloedstroom de schorrand erodeert al dan niet versterkt door wind- of scheepsgolven. Dit zijn locaties in de aftakelende fase in de schorcyclus. Qua bodemdieren kent dit ecotooptype lokaal zeer sterk variërende densiteiten en bodemdieren op locaties met nieuw afgezet sediment kan dit zeer hoog zijn terwijl nabij schorkliffen in een sliblaag op een diepere harde kleilaag de densiteit en biomassa van bodemdieren sterk beperkt is. Meer gerichte staalname

Zeeschelde versus Westerschelde

In de Westerschelde vindt men dat stalen uit het laagdynamisch laag litoraal een ecologisch arme bodemdiergroep hebben, wat ook voor de lage slibrijke slikken van de Zeeschelde geldt. Laagdynamische lage slikzones vertonen dus net als hoogdynamische lage slikzone lage densiteiten en biomassa aan macrobenthos. In dit geval primeert dus het belang van hoogte (droogvalduur) boven hydrodynamiek.

Maximale stroomsnelheid is en blijft, net zoals in de Westerschelde, een belangrijke onderliggende sturende variabele naar slikmorfologie en sedimentsamenstelling en vermoedelijke ook habitatgeschiktheid voor macrobenthos in de Zeeschelde. Op basis van de huidige gebruikte stroomsnelheidsdata zijn echter (nog) geen duidelijke slikhabitats te onderscheiden. Een verklaring kan enerzijds zijn dat de ruimtelijke verspreiding van macrobenthos in de Zeeschelde effectief eerder bepaald wordt door tidale hoogteligging. De Zeeschelde is immers de slibrijke 'inner estuary' van de Schelde, met relatief minder hydrodynamische variabiliteit dan de Westerschelde. De belangrijkste gradiënten in stroomsnelheid vallen dan samen met de hoogte- of droogvalduurgradiënt. Mogelijke hypothesen zijn dat sedimentatie van slib met goed biologisch afbreekbaar organisch materiaal vooral in de hogere zones gebeurt eerder onafhankelijk van stroomsnelheid. Een andere mogelijke verklaring is de mismatch tussen de gewenste en gemodelleerde ruimtelijke en temporele resolutie van stroomsnelheden op de korte en vaak steile habitatgradiënten in de Zeeschelde. Eén van de vaststellingen bij de huidig gebruikte stroomsnelheidsdata is dat de interpolatie van de output uit het ongestructureerd SCALDIS modelrooster naar een 1x1m grid voor bepaalde locaties voor verbetering vatbaar is. Een voorbeeld van een zeer moeilijk te modelleren locatie in de brakke zone aan het Paardenschor nabij Doel zien we in Figuur 1-37.

Driehoeken in het kleurenpatroon wijzen hierbij vaak op een verminderde interpolatiekwaliteit. Om dit op te lossen kan in eerste instantie gekeken worden of lokaal een verfijning van het SCALDIS modelrooster mogelijk is. De mate van verfijning kan afgestemd worden met bvb. begroeid versus onbegroeide delen (af te leiden uit de geomorfologische kaart).



Figuur 1-37: IDW-interpolatie maximale stroomsnelheden naar 1x1m raster in een moeilijke zone. Driehoekige ruimtelijke patronen in de maximale stroomsnelheid (zichtbaar in de kleurengradiënt) wijzen op mindere interpolatiekwaliteit. Groene punten = HM14-benthosdata.

Anderzijds kan gekeken worden naar manieren om de interpolatie te optimaliseren. De huidige gebruikte en snelle methode voor interpolatie is de IDW-methode waarbij afstand negatief gecorreleerd is met het gewicht van een punt in de berekening van de gemiddelde hoogte (*Inverse Distance Weight*). In rivieren en estuaria bleek eerder al dat deze methode voor de interpolatie van bathymetrische data met een grote tussenruimte in reliëfrijke gebieden ondermaats scoorde. Daarom werden methoden zoals DIGIPOL ontwikkeld voor intelligente interpolatie van bathymetriedata. Bij gebruik in rivieren wordt bvb. rekening gehouden met de hoofdrichting van de stroming. In estuaria blijft dit moeilijker aangezien stroming tijafhankelijk is. Een laatste mogelijke te onderzoeken optie is om bij de interpolatie van de stroomsnelheden rekening te houden met de waterdiepte/hoogteligging, omdat gemodelleerde diepte-gemiddelde stroomsnelheden vaak diepte-afhankelijk zijn.

1.5.3 Conclusies en aanbevelingen

Twee bijzondere en atypische habitattypes

De getijndringing in de Zeeschelde, van oorsprong een meanderende rivier, is door de eeuwen heen sterk toegenomen. Toenemende hydrodynamiek door zeespiegelstijging en antropogene ingrepen ging bovendien gepaard met verminderende waterbergingsruimte (Van Braeckel et al. 2006, 2009). In een keursslijf tussen winterdijken is de oppervlakte natuurlijk hard substraat (klei/veenbanken) in de Zeeschelde groter dan verwacht bij een meer natuurlijke morfologische evolutie. Bovendien is er nog zeer veel antropogeen hard substraat aangebracht in de vorm van breuksteen als oever/dijkverdediging. Onze analyses toonden aan dat deze verharde zones (breuksteen maar ook natuurlijk hard substraat) ongunstig litoraal habitat voor macrobenthos blijven ook al vormt er zich (lokaal/ tijdelijk) een dunne sliblaag bovenop. De densiteiten blijven er erg laag onder alle omstandigheden. Omdat de totale oppervlakte aan verhard substraat zo groot is het aandeel van dit type in het slikhabitat in de Zeeschelde aanzienlijk en wordt het als apart habitatype onderscheiden. Verharde substraten zijn doorgaans ook (veel) steiler dan natuurlijke slikken en kunnen ook op die manier onderscheiden worden op de geomorfologische kaart.

Aan de bovenrand van het slik bevindt zich een bijzonder overgangshabitat naar schor, de potentiële pionierszone. Dat deze zone (nog) niet tot schor ontwikkelde kan veel verschillende redenen hebben, en de toestand van dit 'slik' is ook erg variabel (bv. verschillende fases in schorcyclus zijn mogelijk). Het betreft een zeldzaam maar duidelijk en apart habitatype, met (vooral in het zoete deel) doorgaans lagere maar vooral een variabele waarde voor. Opvallend is dat er in het brakke deel soms (SPATIAL dataset) uitzonderlijk hoge densiteiten aan macrobenthos te vinden zijn, en dat dit onder bepaalde omstandigheden een hoogwaardig slikhabitat is. Omwille van dit alles beschouwen we het ook als een apart habitatype.

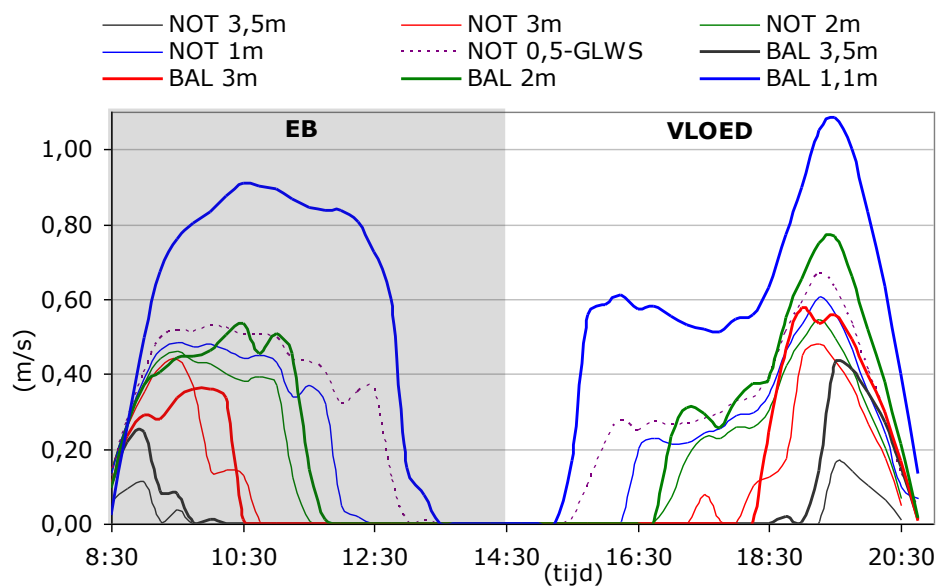
Belangrijke variabelen voor het onderscheiden van de typische slikken in de Zeeschelde

Saliniteit: De macrobenthosgemeenschappen van slik in de Zeeschelde verschillen vrijwel volledig van samenstelling in de brakke (mesohalien en sterke saliniteitsgradiënt) en de zoete (oligohalien, zoet lange verblijftijd en zoet korte verblijftijd) zone. Belangrijker nog is dat we aantoonen dat deze gemeenschappen ook verschillend reageren op omgevingsgradiënten, of minstens andere kantelpunten kennen langsheen de gradiënten. Dit leidt tot de conclusie dat we aparte, andere ecotoopgrenzen dienen te gebruiken bij het afbakenen van de zoete en de brakke slikhabitats.

Slikhoogte is veruit de meest dominante variabele die macrobenthosgemeenschappen in de Zeeschelde bepaalt. We laten daarbij in het midden welke fysische factor dit precies aanstuurt en waarschijnlijk betreft het een combinatie van verschillende factoren die samen met de hoogte variëren (droogvalduur, stroomsnelheid, fysische sedimentkarakteristieken,...). Hoogte is een gemakkelijke en goed bruikbare variabele om ecotopen te onderscheiden. Dat de steilheid van de relatie tussen hoogte en densiteit sterk toeneemt in de zoete zone met korte verblijftijd, waar de getijamplitude kleiner is, is een aanwijzing dat we wellicht beter met droogvalduur werken bij de ecotoopindeling. Deze laatste variabele is zeer sterk gerelateerd aan hoogte en geeft (bijna) dezelfde sterke relaties als hoogte ten opzichte van laagwater (LW30) maar is beter toepasbaar overheen de hele Zeeschelde én compatibel met andere ecotoopindelingen. Daarom maken we gebruik van droogvalduur in plaats van slikhoogte om ecotoopgrenzen te bepalen. Hoogteligging of droogvalduur beïnvloedt in de zoete zone vooral

benthosdensiteiten in deze gebieden. Naarmate er meer van dergelijke gebieden bijkomen lijkt het evident om op basis van bestaande benthosdata (NOP- gebieden) en nieuwe gerichte sampling in zowel het zoete als brakke gebied deze habitats beter te beoordelen.

- De hoofdmoot van het benthos in de zoete Zeeschelde zijn oligochaeta die van detritus leven. Nochtans vinden we geen of erge zwakke verbanden tussen de fractie organisch materiaal in het sediment en het benthos. Vermoedelijk is vooral vers gesedimenteerd, labiel organisch materiaal belangrijk als voedsel. Onderzoek naar wat en hoe groot de labiele fractie van het organisch materiaal is alsook het afzettings/sedimentatiepatroon ervan is lijkt nodig. Dit kan door op vaste raaien sedimentatie-erosie dynamiek en benthos samen op te volgen, en de fractie organisch labiel materiaal te monitoren.
- Analyse van de 'betekenis' van de droogvalduurpercentage langsheen de saliniteitsgradiënt rekening houdend met de asymmetrische tijkrommeveranderingen in stroomopwaartse richting. Doel is na te gaan of er ook een abiotische aanleiding is voor de verschillende verkregen grenswaarden van het laag slik in de zoete en brakke zone.
- Om een hoge biomassa of hoge aantallen van macrobenthos in het Zeescheldesysteem te krijgen, is het dus van belang om voldoende grote oppervlaktes (middel)hoog slik te hebben. Dit kan door het behoud van of door ruimte te geven aan brede, bolle en flauwhellende slikken, die de grootste slikoppervlak bovenaan hebben. Smalle (holle) slikken vertonen lagere aantallen of biomassa's aan macrobenthos: ze hebben niet alleen een klein slikoppervlak maar vooral een kleiner aandeel aan hogere slikzones en zijn bovendien steiler in de hogere slikzones.



Figuur 2-1 Stroomsnelheidsverloop gedurende één getij in 2 slikgebieden, de ebgedomineerde Notelaer (NOT) en de vloedgedomineerde Ballooi (BAL), voor verschillende hoogtelocaties (mTAW) uit Nevla (bron: Waterbouwkundig Laboratorium).



Foto 12: Bemonstering met bongonet van hyperbenthos voor het slik van Notelaer (voorgrond, ebgedomineerd) versus voor het slik van de Ballooi (achtergrond, vloedgedomineerd)

Tabel 2-1 Bemonsteringslocaties hyperbenthos. Voor elke locatie wordt weergegeven op welke oever ze ligt (*oever*; L=linkeroever, R=rechteroever), in welke saliniteitszone (saliniteit), of het een vloed- of ebgedomineerde locatie is (*vloed-eb*), en tot welk koppel ze behoort (*koppel*).

jaar	Locatie	saliniteit	oever	vloed-eb	koppel
2013	Doelkerncentrale – DK	mesohalien	L	eb	2
2013	Paardenschor	mesohalien	L	vloed	2
2013	Lillo polder – LP	mesohalien	R	eb	4
2013	Galgenschoor – GS	mesohalien	R	vloed	4
2013	Notelaer - NOT2	oligohalien	R	eb	10
2013	Ballooi	oligohalien	L	vloed	10
2013	Branst	zoet lang	R	eb	12
2013	De Plaat	zoet lang	L	vloed	12
2015	Groot Buitenschoor - GBS L	mesohalien	R	eb	1
2015	Groot Buitenschoor - GBS R	mesohalien	R	vloed	1
2015	Doelkerncentrale – DK	mesohalien	L	eb	2
2015	Ouden Doel – DO	mesohalien	L	vloed	3
2015	Lillo polder – LP	mesohalien	R	eb	4
2015	Galgenschoor – GS	mesohalien	R	vloed	4
2015	Ketenisse - KP2	mesohalien	L	eb	5
2015	Ketenisse - KP1	mesohalien	L	vloed	5
2015	Fort Filip - FF2	mesohalien	R	eb	6
2015	Fort Filip - FF1	mesohalien	R	vloed	6
2015	St-Anna	mesohalien	L	eb	8
2015	St-Anna - SA1	mesohalien	L	vloed	8
2015	Rupelmonde/Aubroeck - RM ZS	oligohalien	L	eb	9
2015	Aubroeck/Rupelmonde - OB_08	oligohalien	R	vloed	9
2015	Notelaer - NOT2	oligohalien	R	eb	10
2015	Ballooi	oligohalien	L	vloed	10
2015	Tielrode/Weert – TR	oligohalien	L	eb	11
2015	Tielrode/Weert – WE	oligohalien	R	vloed	11
2015	Sint-AmandsMariekerke - MK	zoet lang	R	eb	13
2015	Sint-Amands Zwijn - ZW1	zoet lang	L	vloed	13
2015	Wal/OudeBriel - OB_16	zoet lang	R	eb	14
2015	Wal/OudeBriel - WAL	zoet lang	L	vloed	14
2015	GrootSchoor/Briel - BRI2	zoet lang	R	eb	15
2015	GrootSchoor/Briel - GSH	zoet lang	L	vloed	15
2015	Vlassenbroek thv Kramp - VK1	zoet lang	R	eb	16
2015	Vlassenbroek thv Kramp - VK2	zoet lang	R	vloed	16
2015	Vlassenbroek thvGrembergen - VG1	zoet lang	R	eb	17
2015	Vlassenbroek thvGrembergen - VG2	zoet lang	R	vloed	17
2015	Dendermonde zand - aDZ2	zoet lang	L	eb	18
2015	Dendermonde	zoet lang	R	vloed	18
2015	ZeLePottelbergschor - POT of PB	zoet kort	R	eb	19
2015	ZeLeAppels - ZE2	zoet kort	L	eb	19
2015	ZeLe thv Pottelbergschor - ZP	zoet kort	L	vloed	19
2015	ZeLeAppels – AP	zoet kort	R	vloed	19
2015	Rupel Niel Roever - RN2	Rupel	R	eb	23
2015	Rupel Niel Loever - RN1	Rupel	L	vloed	23
2015	Ter Hagen Rupel - RP2	Rupel	R	eb	24
2015	Rupel	Rupel	R	vloed	24
2013	St-Anna	mesohalien	L	eb	8
2013	Dendermonde	zoet lang	R	vloed	18
2013	Konkelschoor – KS	zoet kort	L	vloed	22
2013	Rupel	Rupel	R	vloed	24
2015	Paardenschor	mesohalien	L	vloed	2
2015	Plaat van Boomke - PB1	mesohalien	R	vloed	7
2015	Bergenmeersen – BE	zoet kort	R	vloed	20

2015	Brede Schoren	zoet kort	L	vloed	21
2015	Konkelschoor – KS	zoet kort	L	vloed	22

Bemonstering

Op elke locatie werd bij laag water een bongonet, i.e. een net met cirkelvormige opening van 0.5m en een maaswijdte van 1mm, te voet gesleept over een afstand van 2x 100m (heen en weer). Het volume water dat dus gefilterd werd bedraagt steeds 39.9 m³. De staalnamekoppels (linker- rechteroever) werden steeds op dezelfde dag gesampled. De verschillende koppels bijna altijd op enkele opeenvolgende dagen.

Waterstalen (drie replicaten) werden verzameld per locatie ter bepaling van het gehalte aan zwevende stof en het organische stofgehalte (fractie organisch materiaal). Daarnaast werden ook de saliniteit (g/L), temperatuur (°C), conductiviteit (µS/cm) en het zuurstofgehalte (mg/L) opgemeten.

Laboverwerking

De faunastalen werden in het labo gespoeld over een 1mm-zeef, alle organismen werden uitgepikt, tot op soort gedetermineerd (tenzij dat niet mogelijk was; dan tot op maximale taxonomische resolutie) en per soort geteld. Om de biomassa te bepalen (asvrij drooggewicht, AFDW) werden de dieren vervolgens per soort verzameld in een kroes en behandeld volgens dezelfde procedure als voor macrobenthos.

De waterstalen werden gezeefd over een glasmicrovezelfilter (GF/B) en de massa zwevende stof per watervolume werd berekend (g/L).

2.1.2 Selectie van omgevingsvariabelen

De aantallen en biomassa van het hyperbenthos kunnen gelinkt worden aan een reeks abiotische verklarende variabelen. Door logistieke moeilijkheden ontbreekt informatie over 1 of meerdere van de omgevingsvariabelen in 16 stalen.

Stroomsnelheden werden door het Waterbouwkundig Laboratorium berekend op basis van het NEVLA numeriek model (Maximova et al. 2013) en het SCALDIS model (Smolders et al. 2016). Volgende variabelen op basis van beide modellen werden gekoppeld aan de verschillende locaties (ontbreken in 8 stalen):

- Gemiddelde stroomsnelheid bij eb (avg_eb)
- Maximale stroomsnelheid bij eb ("max_eb")
- Gemiddelde stroomsnelheid bij vloed ("avg_vl")
- Maximale stroomsnelheid bij vloed ("max_vl")

De (potentiële) verklarende variabelen werden getransformeerd om bij elk een verdeling te verkrijgen die een normaalverdeling zo goed mogelijk benaderde.

Selectie van de omgevingsvariabelen gebeurde in eerste instantie door een visuele inspectie met een correlatiematrix. De stroomsnelheidsvariabelen gebaseerd op het NEVLA en het SCALDIS model waren sterk gecorreleerd (alle $r > 0.85$, $P < 0.001$), alsook bepaalde stroomsnelheidsvariabelen onder elkaar. Daarom werd een multivariate analyse (PCA)

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

2.2 ALGEMENE KENMERKEN HYPERBENTHOS

Tabel 2-2 toont de aangetroffen soorten in de meetcampagnes. De verschillende taxa vallen grotendeels samen met de functionele groepen. Mysids of aasgarnalen zwerven in wolven in het water en behoren typisch tot het hyperbenthos (Van de Meutter *et al.* 2019b, De Neve *et al.* 2020). De Decapoden of garnaalachtigen (grijze en steurgarnaal) zijn opportunistische predatoren van bijvoorbeeld aasgarnalen of oligochaeten. Garnalen leven hoofdzakelijk net boven de bodem en vertonen een epibenthische levensstijl. De vissen (*Pisces*) die in deze studie werden gevangen waren altijd juvenielen en er waren zowel epibenthische als hyperbenthische soorten, alsook soorten die beide levensstijlen hanteren (Van den Bergh *et al.* 2018). Amphipoda of vlokreeftjes zijn detritivoren en zijn typische bodemdieren die slechts een deel van hun levenscyclus als epibenthos doorbrengen.

Tabel 2-2: Hyper (H)- en epibenthos (E) soortenoverzicht uit de meetcampagnes (drempel van minstens in 2 stalen (3%) aangetroffen). Modelsoorten zijn vetgedrukt. MH = mesohalien; OH = oligohalien; ZL = zoet met lange verblijftijd; ZK zoet met korte verblijftijd; R Rupel.

Hoger taxon	Soort		E/H	M	O	ZL	ZK	R	gemiddelde biomassa (ind/100m³)	% staler aan- wezig
	Wetenschappelijk	Nederlands								
Garnaal- achtigen (Decapoda)	<i>Crangon crangon</i>	Grijze garnaal	E	17	8	0	0	0	463	51
	<i>Palaemon longirostris</i>	Langneussteurgarnaal	E	12	7	14	8	5	181	78
	<i>Palaemon macrodactylus</i>	Rugstreepgarnaal	E	0	2	0	0	0	8	3
	<i>Eriocheir sinensis</i>	Chinese wolhandkrab	E	1	0	1	0	0	4	3
Aasgarnalen (Mysida)	<i>Mesopodopsis slabberi</i>	Steeloog-aasgarnaal	H	19	0	0	0	0	4565	36
	<i>Neomysis integer</i>	Brakwater-aasgarnaal	H	13	7	14	6	4	883	75
	<i>Neomysis americana</i>		H	9	0	0	1	0	88	17
Vissen (Pisces)	<i>Pomatoschistus microps</i>	Brakwatergrondel	E	17	7	15	8	4	234	86
	<i>Osmerus eperlanus</i>	Spiering	H	8	7	13	4	3	33	59
	<i>Dicentrarchus labrax</i>	Zeebaars	E/H	10	7	10	8	3	19	64
	<i>Abramis brama</i>	Brasem	E	2	2	6	0	3	17	22
	<i>Gasterosteus aculeatus</i>	Stekelbaars	H	1	2	2	4	1	7	17
	<i>Platichthys flesus</i>	Bot	E	6	1	4	4	1	4	27
	<i>Pseudorasbora parva</i>	Blauwbandgrondel	E/H	1	2	4	2	2	4	19
	<i>Clupea harengus</i>	Haring	H	3	0	0	0	0	3	5
	<i>Cyprinus carpio</i>	Karper	E/H	0	1	1	1	1	3	7
	<i>Syngnathus rostellatus</i>	Kleine zeenaald	E	3	0	0	0	0	3	5
Vlokreeftjes	<i>Gammarus zaddachi</i>		E	10	2	11	5	3	33	54

Hoger taxon	Soort		E/H	M	O	ZL	ZK	R	gemiddelde biomassa (ind/100m ³)	% stalen aan- wezig
	Wetenschappelijk	Nederlands								
(Amphipoda)	<i>Incisocalliope aestuarius</i>		E	5	0	0	0	0	39	8
	<i>Corophium volutator</i>	Wadkreeftje	E	10	0	0	0	1	36	19
	<i>Gammarus tigrinus</i>		E	0	0	5	3	2	17	17
	<i>Apocorophium lacustre</i>		E	1	0	2	0	2	11	8
	<i>Bathyporeia pilosa</i>	Knipsprietkreeftje	E	0	0	1	0	1	6	3
Pissebedden (Isopoda)	<i>Eurydice pulchra</i>		E	2	0	0	0	0	41	3
	<i>Synidotea laticauda</i>		E	6	0	0	0	0	30	10
	<i>Cyathura carinata</i>		E	2	0	0	0	0	11	3
Neteldieren (Cnidaria)	<i>Nemopsis bachei</i>		E	3	0	0	0	0	42	5
Pijlwormen (Chaetognat ha)	<i>Chaetognatha sp.</i>		E	3	0	0	0	0	26	5

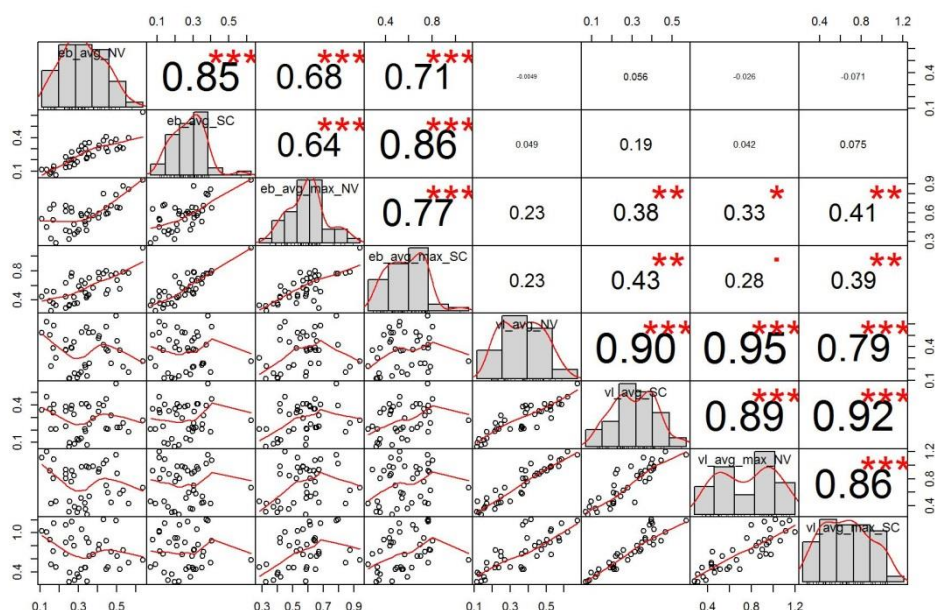
2.3 HYPER- EN EPIBENTHOS ANALYSE

2.3.1 Verkennende analyses

2.3.1.1 Vergelijking van variabelen tussen stroomsnelheidsmodellen

De stroomsnelheidvariabelen uit het NEVLA en SCALDIS model waren voor de zones waar met het net gesleept werd bij de hyperbenthosstaalname sterk met elkaar gecorreleerd (Figuur 2-2). Aangezien het SCALDIS model het meest recent numeriek model is met een fijnere gridgrootte ter hoogte van de slikken in vergelijking met het NEVLA model, is geopteerd om voor de verder analyses steeds SCALDIS-stroomsnelheden en afgeleiden te gebruiken. De correlatiematrix toont dat ook gemiddelde en maximale stroomsnelheden (m/sec) bij zowel eb als vloed aanzienlijk met elkaar gerelateerd zijn.

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



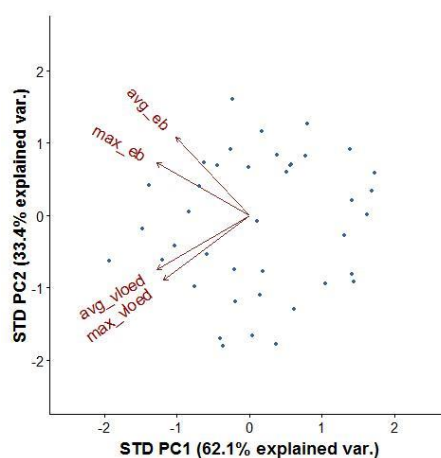
Figuur 2-2: Correlatiematrix van de verschillende stroomsnelheidsvariabelen (m/sec) berekend volgens het NEVLA (NV) en SCALDIS (SC) numeriek model. Gemiddelde stroomsnelheid bij eb (eb_avg_NV, eb_avg_SC), gemiddelde maximale stroomsnelheid bij eb (eb_avg_max_NV, eb_avg_max_SC), gemiddelde stroomsnelheid bij vloed (vl_avg_NV, vl_avg_SC) en gemiddelde maximale stroomsnelheid bij vloed.

Een PCA-analyse op de gemiddelde stroomsnelheid en gemiddelde maximale stroomsnelheid bij eb en vloed resulteerde in 2 PC-assen die samen 95.46% van de variatie in de 4 variabelen verklaarden. De eerste as was gecorreleerd met de 4 stroomsnelheidmetingen (Figuur 2-3) en verklaart dus voornamelijk variatie in gemiddelde stroomsnelheid over een volledige tijdcyclus tussen locaties. De tweede as geeft de verhouding tussen eb- en vloedstroomsnelheid weer. Zoals verwacht was er een sterke overlap in hydrodynamiek tussen saliniteitszones (Figuur 2-4), maar worden vloed- en ebgedomineerde locaties mooi gescheiden op basis van de PC-assen.

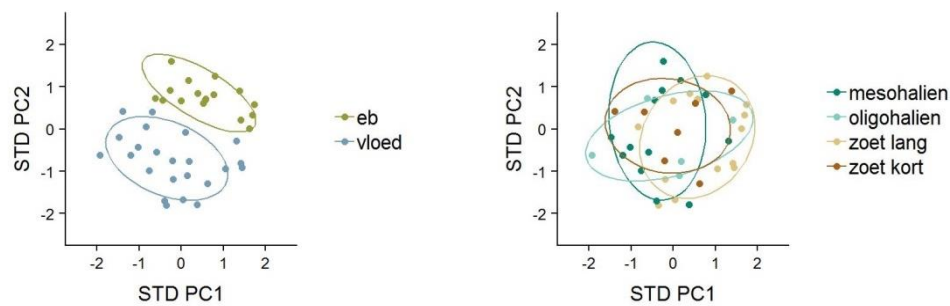
A.

	PC1	PC2
avg_eb	-0,42	0,62
max_eb	-0,53	0,41
avg_vloed	-0,53	-0,43
max_vloed	-0,49	-0,51

B.



Figuur 2-3: A. Factor loadings van de twee resulterende assen uit de PCA-analyse. B. Biplot van de eerste en tweede PC-as en de relatie met stroomsnelheden bij eb en vloed.

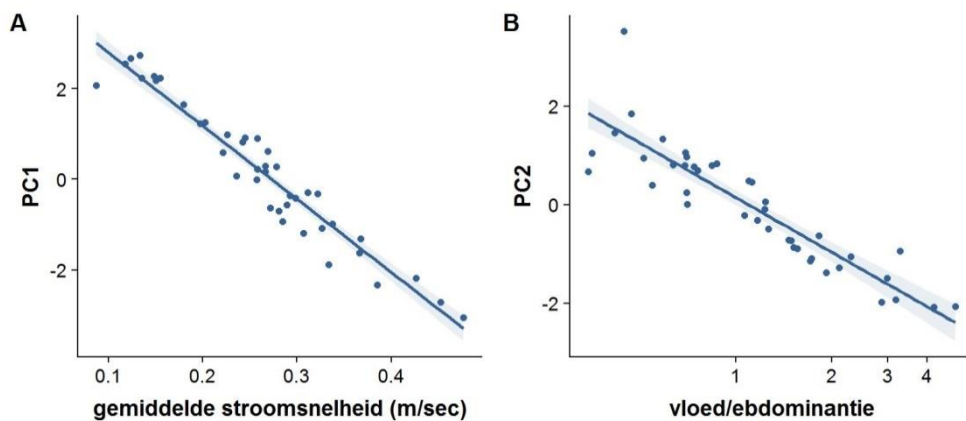


Figuur 2-4: Biplots gebaseerd op de PC-assen met visualisatie van vloed- en ebgedomineerde locaties en saliniteitszones.

De interpretatie van de verschillende stroomsnelheidsvariabelen kan dus samengevat worden in twee variabelen, die ook rechtstreeks uit de data kunnen worden berekend:

- gemiddelde stroomsnelheid = (gemiddelde stroomsnelheid bij eb + gemiddelde stroomsnelheid bij vloed)/2
- vloed-/ebdominantie = gemiddelde stroomsnelheid bij vloed/ gemiddelde stroomsnelheid bij eb

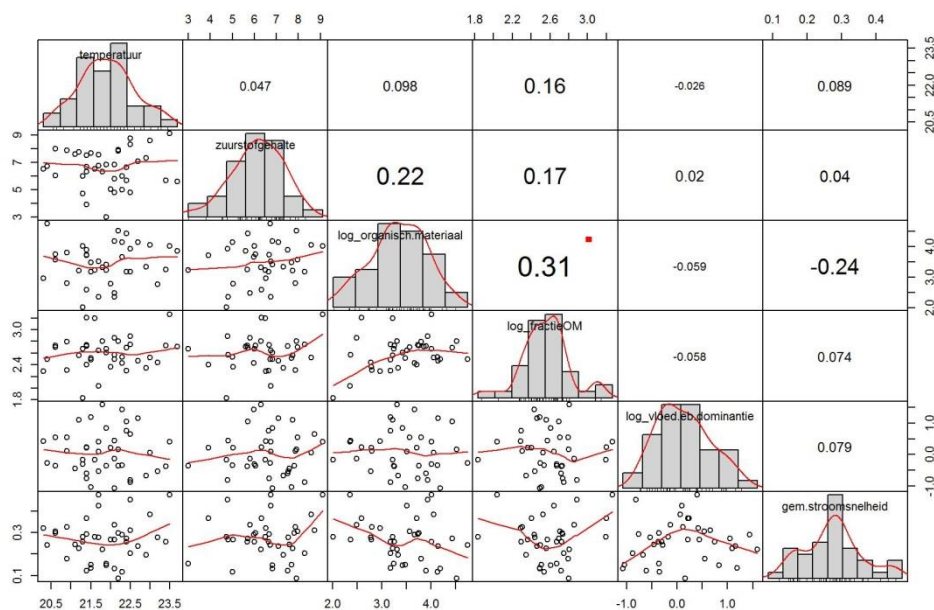
Deze interpretatie van de assen wordt gestaafd door een lineaire regressie van PC1 en de gemiddelde stroomsnelheid (Figuur 2-5-A) en van PC2 en vloed-/ebdominantie (Figuur 2-5B), waardoor voor de verdere analyses rechtstreeks met de data kan gewerkt worden in plaats van met de PC-assen.



Figuur 2-5: Pearson correlatie tussen **A.** gemiddelde stroomsnelheid en PC1. **B.** vloed-/ebdominantie en PC2.

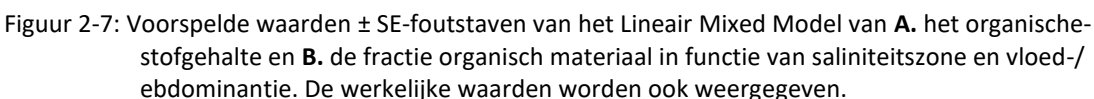
2.3.1.2 Abiotiek in relatie tot vloed-/ ebdominantie

Temperatuur, zuurstofgehalte en gemiddelde stroomsnelheid benaderden een normaal verdeling. Het organisch materiaal, de fractie organisch materiaal en de vloed-ebdominantie werden log getransformeerd. Behalve een positieve tendens tussen het gehalte aan organisch materiaal en de fractie organisch materiaal, toont de correlatiematrix van de verschillende omgevingsfactoren geen significante verbanden (Figuur 2-6).

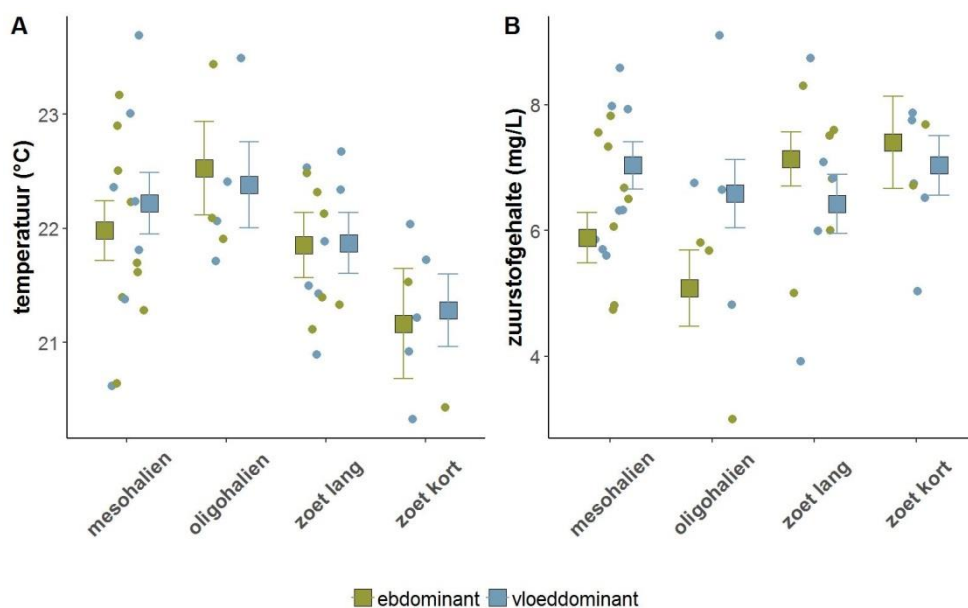


Figuur 2-6: Correlatiematrix van de verschillende omgevingsvariabelen

Zowel het totaal organisch materiaal als de fractie organisch materiaal vertoonden een significante interactie tussen saliniteitszone en vloed-/ebdominantie (LMM, $\chi^2(3) > 7.71$, $P < 0.05$, Figuur 2-7). Op ebgedomineerde locaties stijgt het totaal organisch materiaal vanaf de oligohaliene zone stroomopwaarts, maar de fractie organisch materiaal lijkt af te nemen. In de mesohaliene zone waren zowel het totaal organisch materiaal als de fractie organisch materiaal lager op eb- dan op vloedgedomineerde locaties, terwijl dit in de andere saliniteitszones een omgekeerde tendens was.

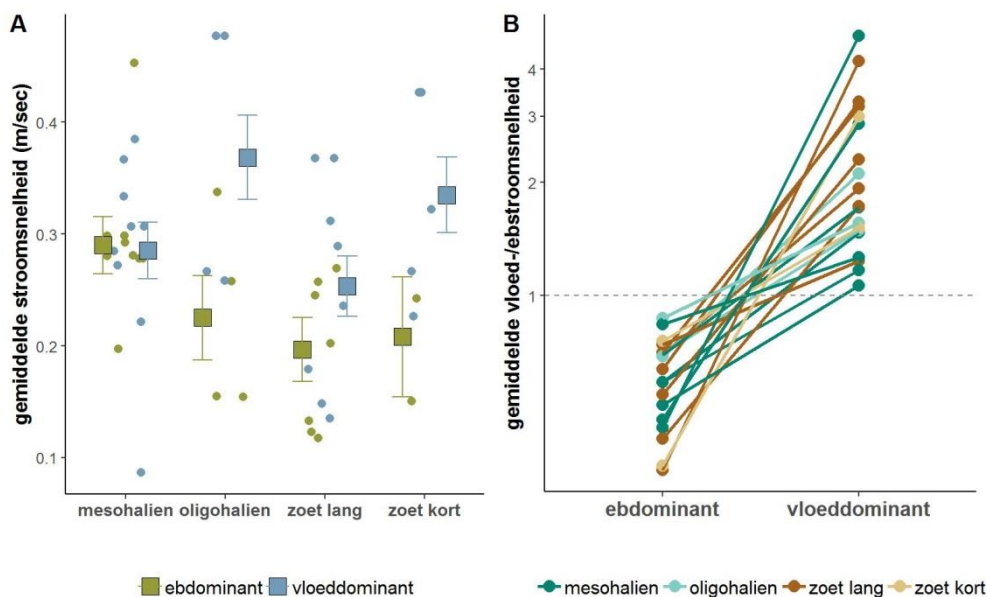


Pagina 110 van 157 doi.org/10.21436/inbor.18643770 www.vlaanderen.be/inbo



Figuur 2-8: Voorspelde waarden $\pm$ SE-foutstaven van het Lineair Mixed Model van **A.** de watertemperatuur **B.** het zuurstofgehalte in functie van saliniteitszone en vloed-/ebdominantie. De werkelijke waarden worden ook weergegeven.

Het linear mixed model met gemiddelde stroomsnelheid resulteerde in een niet significante interactie tussen saliniteitszone en vloed-/ebdominantie (LMM, χ^2 (3)= 7.03, $P = 0.071$, Figuur 2-9-B). De gemiddelde stroomsnelheid verminderde op ebgedomineerde locaties stroomopwaarts, daar waar geen duidelijk verband bestond op vloedge-domineerde locaties. Vloedge-domineerde locaties hadden een hogere gemiddelde stroomsnelheid dan ebgedomineerde locaties, behalve in het mesohalies deel van de Zeeschelde. De mate van vloed-/ebdominantie was gelijkaardig tussen saliniteitszones, maar was logischerwijs hoger op vloedge-domineerde locaties dan op ebgedomineerde locaties (χ^2 (1)= 105.9, $P < 0.001$), al blijft er behoorlijk wat variatie tussen locaties.



Figuur 2-9: **A.** Voorspelde waarden $\pm$ SE foutstaven (LMM) van gemiddelde stroomsnelheid (m/sec) in functie van saliniteitszone en vloed-/ ebdominantie. **B.** Waarden van de gemodelleerde gemiddelde vloed-/ebstroomsnelheid op gekoppelde eb- en vloedgedomineerde locaties. Locaties met vloed-/ebdominantie hoger dan één (horizontale lijn) zijn vloedgedomineerd.

2.3.1.3 Selectie van omgevingsvariabelen: conclusie

Alle gemeten omgevingsvariabelen, behalve de watertemperatuur, vertoonden een trend of varieerden significant in relatie tot saliniteitszone en vloed-/ ebdominantie. Ebgedomineerde locaties liggen typisch dicht bij de vaargeul en het valt ook op dat de omgevingsvariabelen sterker fluctueerden op deze locaties. Aangezien temperatuur enkel varieerde met saliniteitszone wordt deze verder niet meegenomen in deze analyse van aantallen en biomassa van hyper- en epibenthos, al is deze variabele uiteraard wel belangrijk in het seizoensaal spreidingspatroon (De Neve et al. submitted.). Aangezien de mate van vloed-/ebdominantie (Figuur 2-8) ruime variatie toont tussen locaties is gekozen om de continue variabele in plaats van de discrete variabele mee te nemen bij het modelleren van aantallen en biomassa.

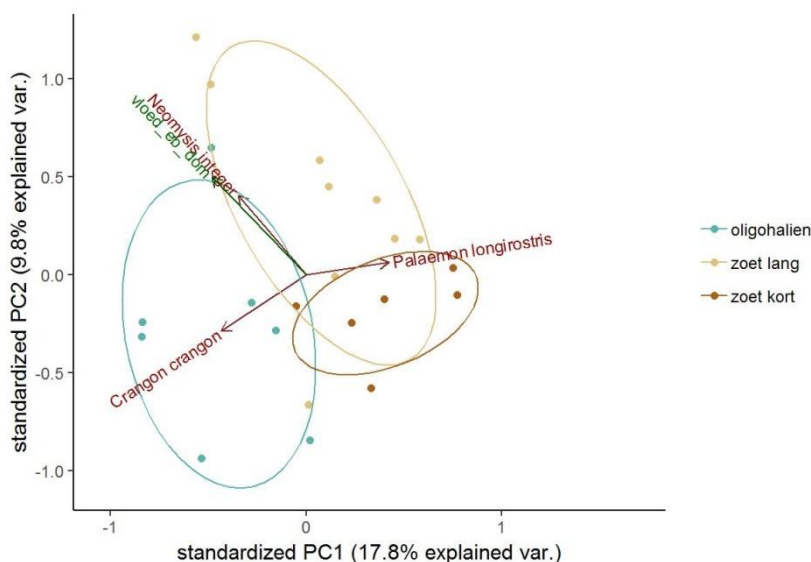
Omdat gemeenschappen sterk verschillen volgens saliniteitszones zou testen of verbanden met abiotiek verschillen tussen saliniteitszones interessant zijn. Echter, gezien de beperkte steekproefgrootte, is het onmogelijk om alle interacties tussen het groot aantal omgevingsparameters en saliniteitszone (met 4 niveaus) toe te voegen aan het model. De verkennende analyses tonen dat de zones 'zoet met lange verblijftijd' en 'zoet met korte verblijftijd' gelijkaardig zijn qua gemeenschapssamenstelling en abiotiek. Daarom worden de zones 'zoet lang' en 'zoet kort' als 1 saliniteitszone 'zoet' beschouwd. De interacties tussen saliniteitszone en de respectieve omgevingsparameters werden eerst in aparte modellen getest en vervolgens werden enkel significante interacties getest in het maximaal model.

Als gevolg werd gekozen voor volgend maximaal model:

- Aantallen of Biomassa $\sim$ gemiddelde stroomsnelheid + mate van vloed-/ebdominantie + zuurstofgehalte + organische-stof gehalte + fractie organisch materiaal + saliniteitszone + jaar + significante interacties met saliniteitszone

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

(*Palaemon longirostris*) werd in alle zones aangetroffen, maar was beduidend talrijker en dus kenmerkend voor het zoet deel van de Zeeschelde. De brakwater-aasgarnaal (*Neomysis integer*) is een dominante soort van het hyperbenthos en vertoonde, net als de grijze garnaal, een voorkeur voor vloedgedomineerde locaties (zie ook resultaten uit lineaire modellen per soort, 2.3.5).



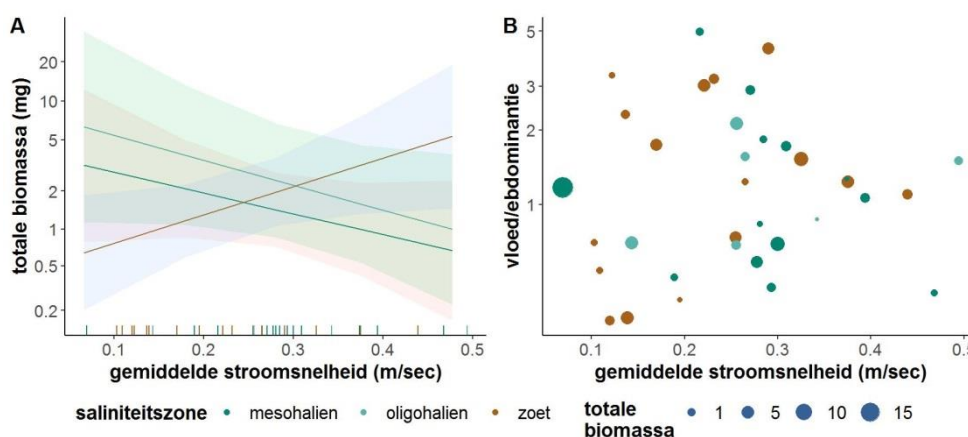
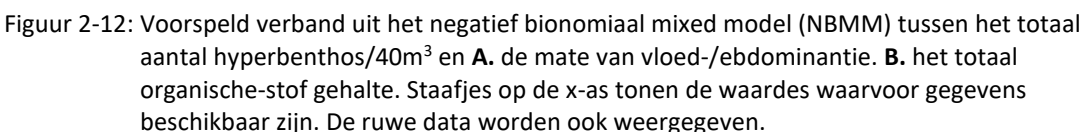
Figuur 2-11: Resultaten van RDA-analyse op biomassa van hyperbenthos met aanduiding van de verschillende saliniteitszones. De afstand tussen de staalnamelocaties (punten) weerspiegelt de onderlinge verschillen in soortensamenstelling. De soorten die meest het verschil in gemeenschappen markeren worden ook weergegeven. De hoek tussen soorten onderling weerspiegelt de correlatie (hoeken kleiner dan 90° = positieve correlatie, hoeken groter dan 90° = negatieve correlatie). De groene pijl geeft de invloed van vloed-/ebdominantie weer.

2.3.3 Totale aantallen en biomassa hyper- en epibenthos

2.3.3.1 Totale aantallen

De totale aantallen epi- en hyperbenthos (verder als hyperbenthos benoemd) verschilden naargelang de saliniteitszone en waren het hoogst in het mesohalies deel van de Zeeschelde (NBMM, $\chi^2(2) = 11.42$, $P = 0.0032$, -A).

Het totaal aantal hyperbenthos was hoger naargelang de locatie meer vloed-gedomineerd was (Negative Binomial Mixed Model (NBMM) $z = 4.12$, $P < 0.001$, Figuur 2-12 -A). Er was ook een eenduidig positief verband tussen het totaal aantal hyperbenthos en het gehalte aan organisch materiaal (NBMM, $z = 4.78$, $P < 0.001$, Figuur 2-12-B).



Figuur 2-13: A. Voorspeld verband uit het linear mixed model tussen de totale biomassa (mg/40m³) en gemiddelde stroomsnelheid in de verschillende saliniteitszones. Staafjes op de x-as tonen de waarden waarvoor gegevens over biomassa beschikbaar zijn. B. De totale biomassa in relatie tot gemiddelde stroomsnelheid en de mate van vloed/ebdominantie in de verschillende saliniteitszones.

fractie organisch materiaal (%)

gehalte organisch materiaal (mg/L)

totale biomassa

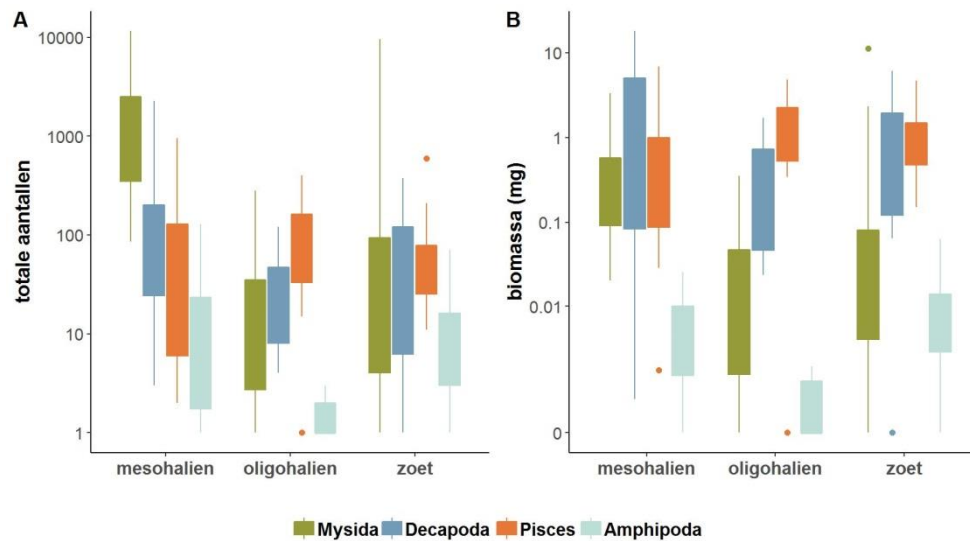
- 1
- 5
- 10
- 15

saliniteitszone

- mesohalien
- oligohalien
- zoet

2.3.4 Aantal en biomassa per hoger taxon van het hyper- en epibenthos

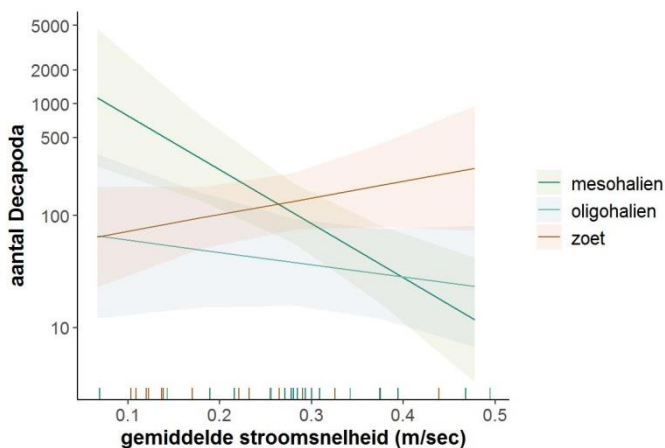
De hoogste aantallen hyper- en epibenthos werden aangetroffen in het mesohalien deel van de Zeeschelde, wat voornamelijk veroorzaakt werd door een hoger aantal aasgarnalen (*Mysida*) dan in de andere saliniteitszones. Vissen (Pisces) en garnaalachtigen (Decapoda) droegen het meest bij aan de biomassa van het hyper- en epibenthos in de Zeeschelde. Vlokreeftjes (Amphipoda) waren de groep die het minst talrijk voorkwam in de Zeeschelde, en ook duidelijk de laagste biomassa vertegenwoordigden.



Figuur 2-15: Boxplot van **A.** aantal en **B.** biomassa van de meest dominante taxa van epi-enhyperbenthos in de verschillende saliniteitszones van de Zeeschelde.

2.3.4.1 Garnaalachtigen (Decapoda)

Noch het aantal noch de biomassa van Decapoda verschild significant tussen saliniteitszones (beide modellen, $P > 0.22$). De aantallen van de garnaalachtigen vertoonden een sterk negatief verband met de gemiddelde stroomsnelheid in het mesohalies deel van de Zeeschelde, maar verder stroomopwaarts verdween dit verband, of werd het zelfs positief (NBMM, interactie saliniteitszone en stroomsnelheid: $\chi^2 (2) = 13.69$, $P = 0.001$, Figuur 2-16).

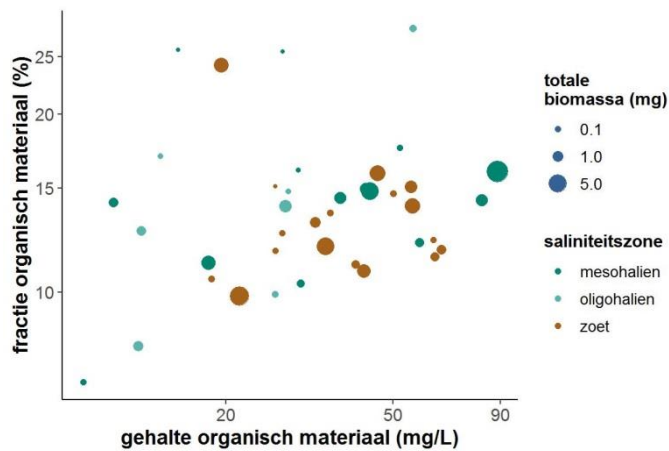


Figuur 2-16: Voorspeld verband uit het negatief binomiaal mixed model tussen de gemiddelde stroomsnelheid en het totaal aantal Decapoda in de verschillende saliniteitszones.

De biomassa was algemeen positief gerelateerd aan het gehalte organisch materiaal (LMM, $\chi^2 (1) = 4.66$, $P = 0.031$) en negatief aan de fractie organisch materiaal (LMM, $\chi^2 (1) = 6.29$, $P =$

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

0.012, Figuur 2-17). De andere omgevingsvariabelen of interacties met saliniteitszone werden niet weerhouden in de modellen.

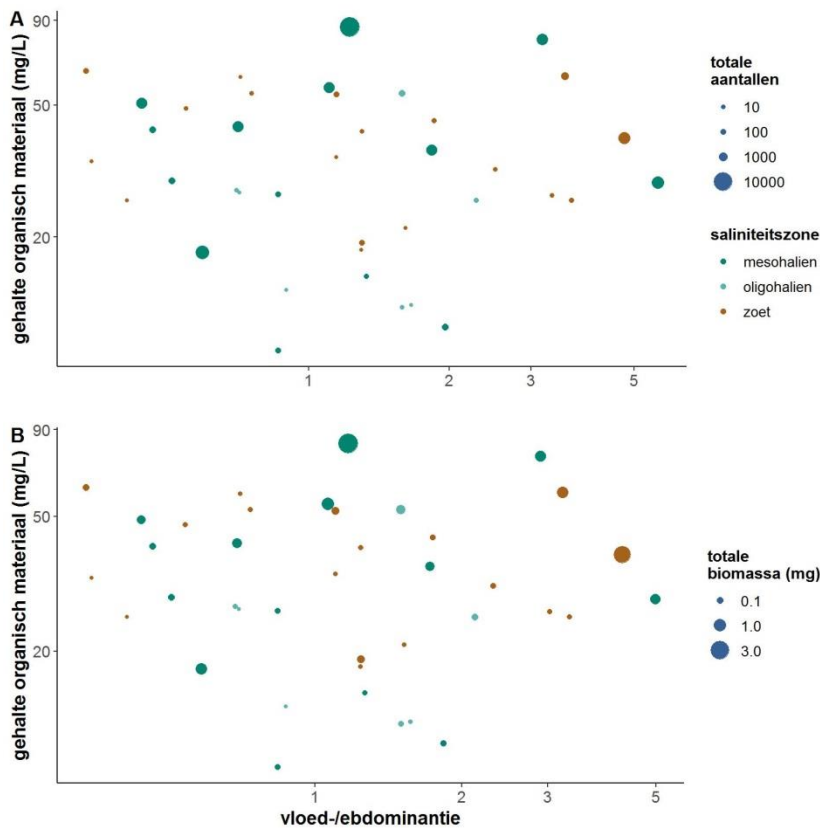


Figuur 2-17: Voorspeld verband uit Lineair Mixed Model (LMM) tussen de totale biomassa van garnaalachtigen (Decapoda) en **A.** de fractie aan organisch materiaal **B.** het gehalte aan organisch materiaal. Staafjes op de x-as tonen de waardes waarvoor gegevens beschikbaar zijn. De ruwe data worden ook weergegeven.

2.3.4.2 Hyperbenthos van de aasgarnalen (Mysida)

Het mesohalien deel van de Zeeschelde herbergde de hoogste aantallen en biomassa van aasgarnalen of *Mysida* (beide modellen, $P < 0.001$, Figuur 2-18).

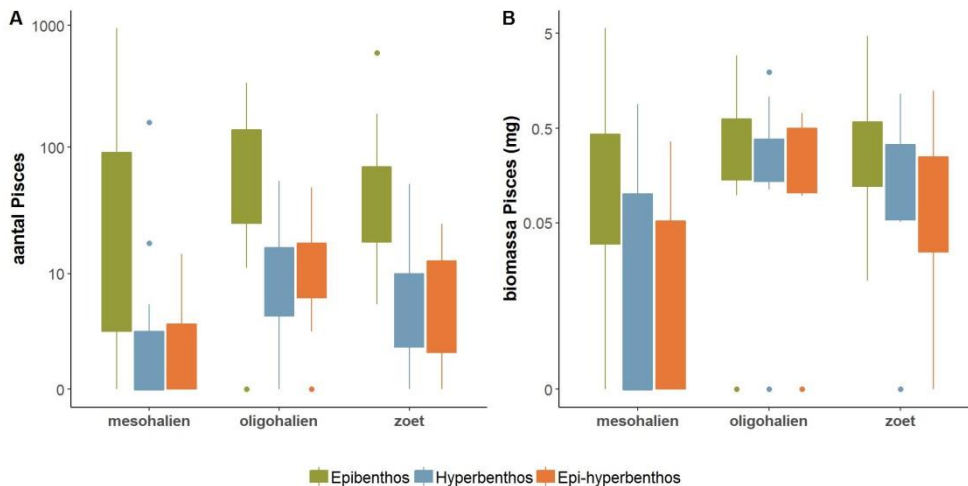
Locaties met een sterkere vloed-/ebdominantie herbergden hogere aantallen en een hogere biomassa van aasgarnalen of *Mysida* (beide modellen $P < 0.001$). Zowel het aantal als de biomassa van *Mysida* vertoonde ook een algemeen positief verband met het gehalte aan organisch materiaal (beide modellen $P < 0.001$). De aantallen *Mysida* vertoonden ook een licht positief verband met de gemiddelde stroomsnelheid (NBMM, $z = 2.54$, $P = 0.011$).



Figuur 2-18: **(A)** Het totaal aantal en **(B)** de totale biomassa van aasgarnalen of Mysida in relatie tot de mate van vloed-/ebdominantie en het gehalte organisch materiaal.

2.3.4.3 Vissen (Pisces)

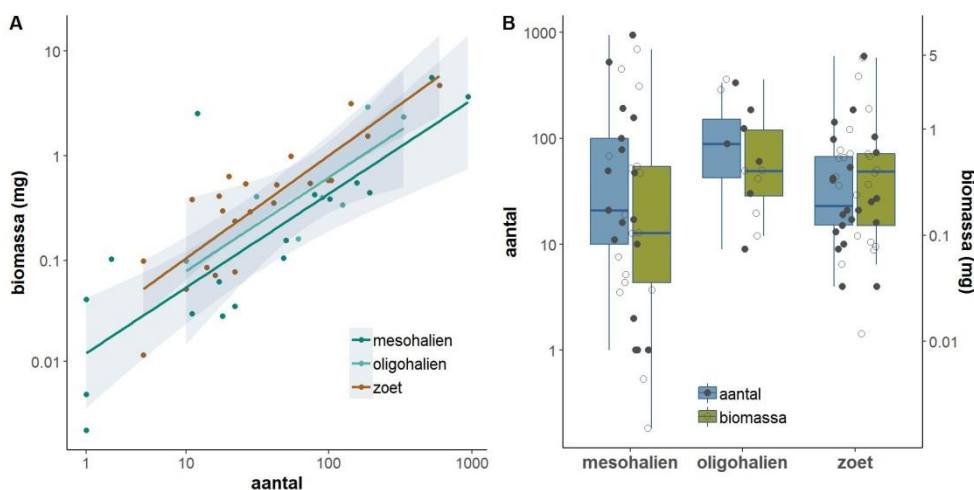
Juveniele epibenthische vissen, zoals brakwatergrondel en brasem, waren over het algemeen talrijker dan juveniele hyperbenthische vis (vb. spiering en stekelbaars) of juveniele epi/hyperbenthische vissen (vb. zeebaars) (Figuur 2-19, Tabel 2-2). In het oligohalies en zoet deel van de Zeeschelde vertoonden hyper- en epi/hyperbenthische vissen lagere aantallen dan epibenthische vissen, maar hun biomassa verschilde niet noemenswaardig. In het mesohalies deel waren zowel aantal en biomassa van hyper- en epi/hyperbenthische vissen lager dan dat van epibenthische vissen.



Figuur 2-19: Boxplot van **A.** het aantal vissen en **B.** de biomassa van vissen volgens functionele groep en saliniteitszone.

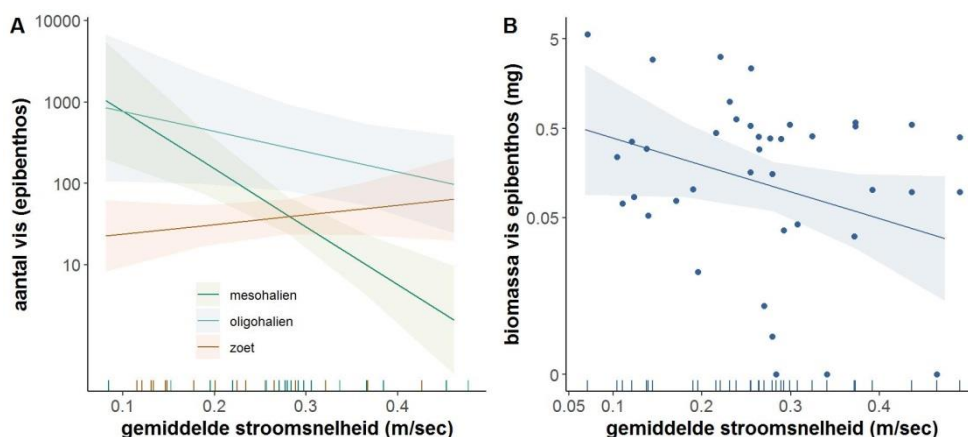
Epibenthische vissen

De biomassa en aantallen van juveniele epibenthische vissen zoals brakwatergrondel en brasem waren in alle saliniteitszones sterk gecorreleerd met elkaar (Figuur 2-20-A). Noch aantal noch biomassa verschilde significant tussen saliniteitszones, al blijkt uit Figuur 2-20-B dat in de oligohaliene zone hogere aantallen en biomassa gevonden werden dan in de andere zones.



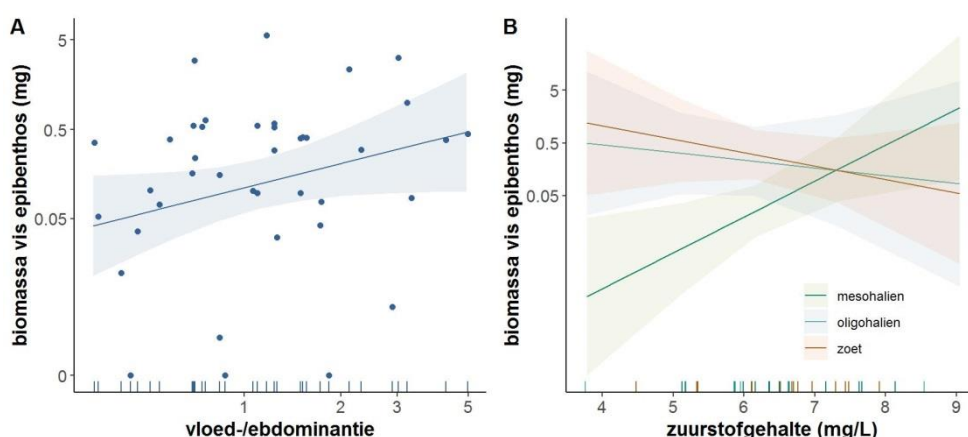
Figuur 2-20: **A.** Het verband tussen aantal en biomassa epibenthische vis in de verschillende saliniteitszones. **B.** Boxplot van het aantal en de biomassa van epibenthische vis in de verschillende saliniteitszones van de Zeeschelde. Ruwe aantallen (opgevulde punten) en biomassa (open punten) worden ook weergegeven.

De gemiddelde stroomsnelheid toonde verbanden met zowel aantallen en biomassa van epibenthische vis. Er bestond een algemeen negatief verband tussen gemiddelde stroomsnelheid en de biomassa (LMM, χ^2 (1)= 3.63, P = 0.057, Figuur 2-21-B). Het verband met aantallen was ook negatief in het mesohalien deel van de Zeeschelde, maar werd onbestaande verder stroomopwaarts (NBMM, interactie saliniteitszone en stroomsnelheid, χ^2 (2)= 15.11, P = 0.0052, Figuur 2-21-A).



Figuur 2-21: Voorspeld verband tussen de gemiddelde stroomsnelheid (m/sec) en **A.** het aantal epibenthische vis **B.** de biomassa van epibenthische vis. Staafjes op de x-as tonen de waarden waarvoor gegevens beschikbaar zijn.

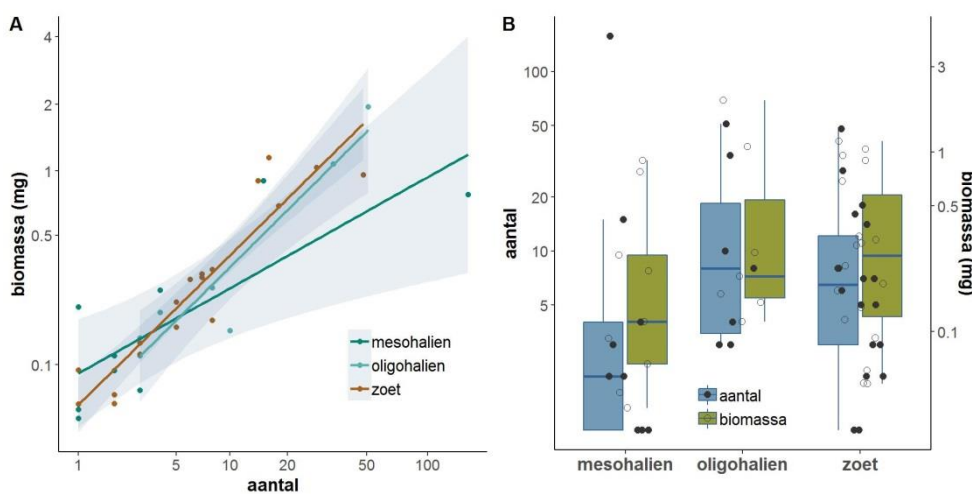
De biomassa was positief gecorreleerd met de mate van vloed-/ebdominantie (LMM, χ^2 (1)= 3.91, P = 0.038, Figuur 2-22-A). Enkel in het mesohalien deel was er ook een positief verband tussen biomassa en het zuurstofgehalte in het water (LMM, interacties saliniteitszone en zuurstofgehalte, χ^2 (2)= 8.71, P = 0.013, Figuur 2-22-B).



Figuur 2-22: Voorspeld verband tussen de biomassa van epibenthische vis en **A.** de mate van vloed-/ebdominantie **B.** het zuurstofgehalte (mg/L). Staafjes op de x-as tonen de waarden waarvoor gegevens beschikbaar zijn.

Hyperbenthische vissen

Juveniele hyperbenthische vissen zoals spiering, stekelbaars en haring waren minder talrijk in het mesohalien deel van de Zeeschelde in vergelijking met de stroomopwaarts liggende locaties (NBMM, χ^2 (2) = 5.03, $P = 0.081$), en de biomassa volgde dezelfde trend (Figuur 2-23-B). De correlatie tussen aantal en biomassa was sterker in het oligohalien en zoet deel van Zeeschelde dan in het mesohalien deel (Figuur 2-23-A), al kan dit laatste verband mogelijk gedreven zijn door 1 staal met hoge aantallen hyperbenthische vis. Geen enkele omgevingsvariabele verklaarde significante variatie in aantallen of biomassa van hyperbenthische vis.

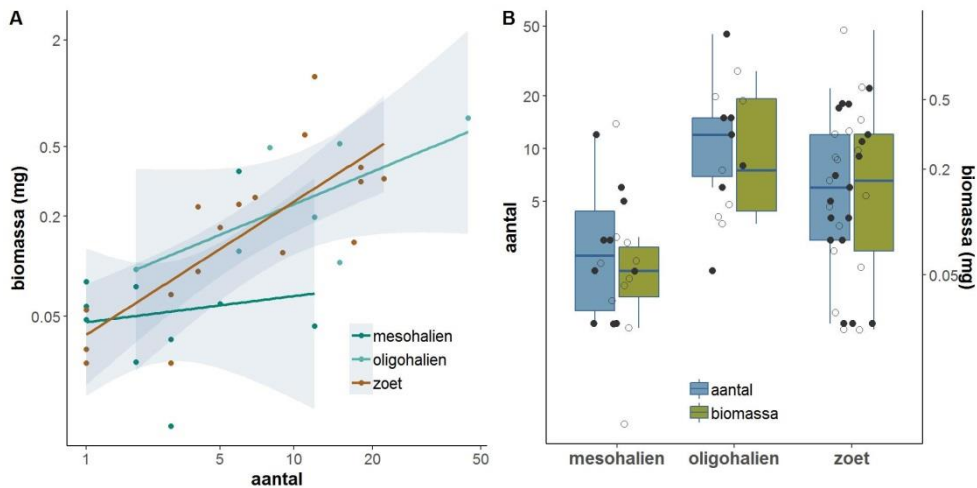


Figuur 2-23: **A.** Het verband tussen aantal en biomassa epibenthische vis in de verschillende saliniteitszones. **B.** Boxplot van het aantal en de biomassa van epibenthische vis in de verschillende saliniteitszones van de Zeeschelde. Ruwe aantallen (opgevulde punten) en biomassa (open punten) worden ook weergegeven.

Epi-hyperbenthische vissen

Juveniele epi/hyperbenthische vissen zoals zeebaars waren minder talrijk en hadden een lagere biomassa in het mesohalien deel van de Zeeschelde (beide modellen, $P < 0.02$, Figuur 2-24). De aantallen en biomassa van epi/hyperbenthische vis waren minder sterk met elkaar gecorreleerd dan in de andere functionele groepen juveniele vissen. In het mesohalien deel van de Zeeschelde was dit verband zelfs onbestaande. Dit wil zeggen dat epi/hyperbenthische vissen vrij sterk varieerden in grootte, wat kan veroorzaakt worden door een grootteverschil tussen soorten of door een grootteverschil qua leeftijd.

Geen enkele van de opgemeten omgevingsvariabelen verklaarde variatie in aantallen of biomassa van epi/hyperbenthische vissen.

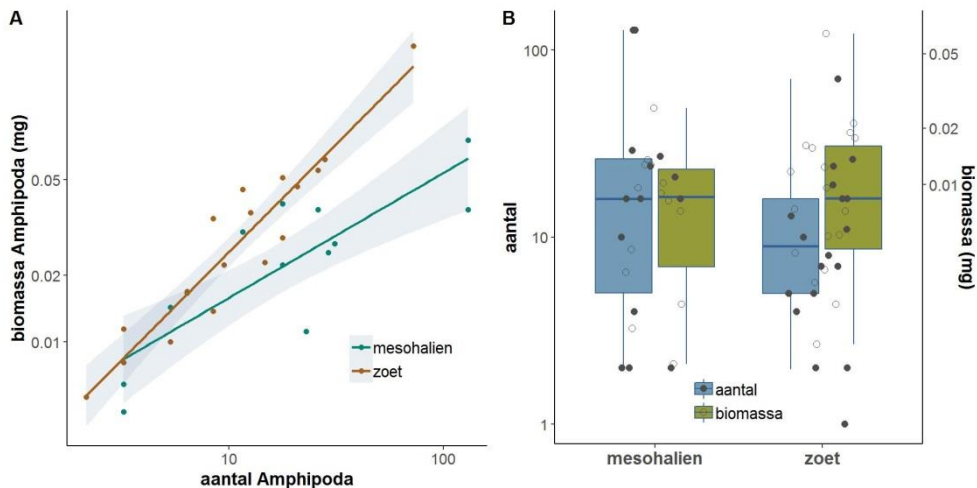


Figuur 2-24: **A.** Het verband tussen aantal en biomassa epi-hyperbenthische vis in de verschillende saliniteitszones. **B.** Boxplot van het aantal en de biomassa van epibenthische vis in de verschillende saliniteitszones van de Zeeschelde. Ruwe aantallen (opgevulde punten) en biomassa (open punten) worden ook weergegeven.

2.3.4.4 Vlokreeften (Amphipoda)

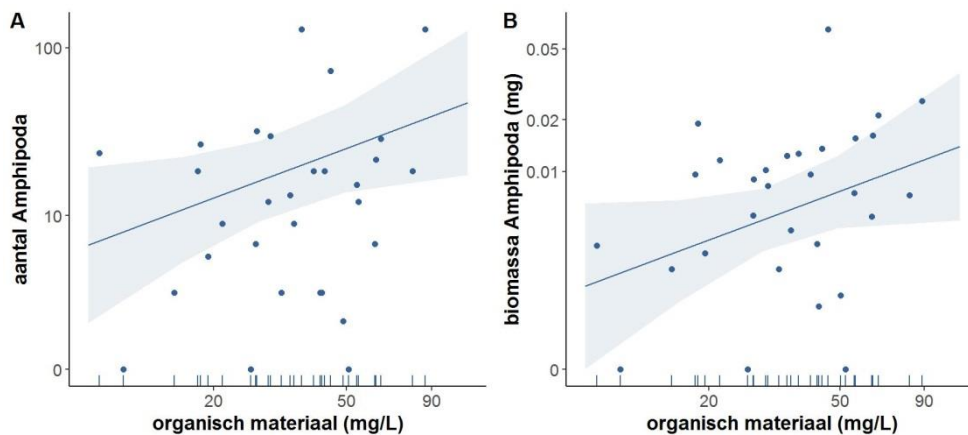
De vlokreeftjes of Amphipoda vertonen slechts in een deel van hun levenscyclus een epibenthisch levenswijze. Bij het modelleren van deze vlokreeftjes werd de oligohaliene zone weggelaten (slechts 2 stalen met 1 *Corophium*, zie Tabel 2-2, Figuur 2-25) en bleek er geen enkele interactie met saliniteitszone significant.

De correlatie tussen aantal en biomassa van vlokreeften was sterker in het zoete deel dan in het mesohaliene deel van de Zeeschelde, wat wil zeggen dat de vlokreeftjes in het zoete deel groter waren dan in het oligohaliene deel (LMM, : $\chi^2(2) = 10.68$, $P = 0.001$, Figuur 2-25-A). Vlokreeftjes waren iets talrijker in het mesohalies deel van de Zeeschelde, maar qua biomassa was er geen verschil tussen saliniteitszones (Figuur 2-25-B).



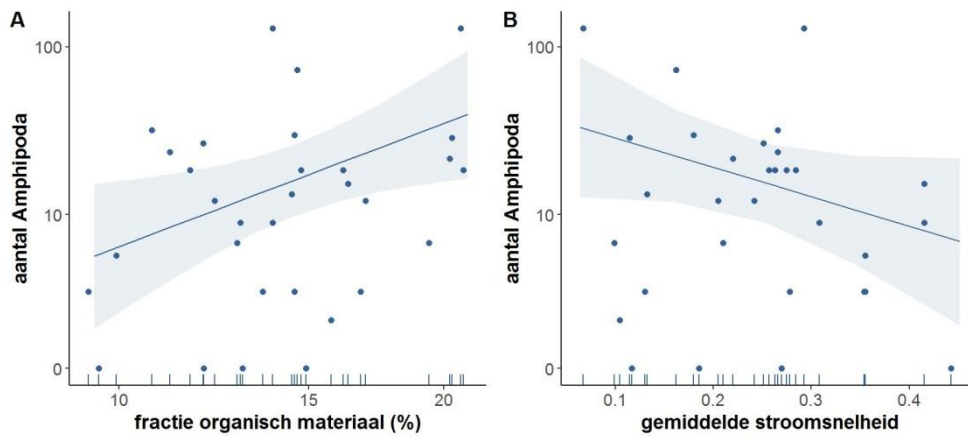
Figuur 2-25: **A.** Het verband tussen het aantal en de biomassa van vlokreeftjes (Amphipoda) in de verschillende saliniteitszones. **B.** Boxplot van het aantal en de biomassa van Amphipoda in de verschillende saliniteitszones van de Zeeschelde. Ruwe data, aantallen (opgevulde punten) en biomassa (open punten), worden ook weergegeven.

Zowel het aantal als de biomassa vertoonde een algemeen positief verband met het gehalte organische materiaal (beide modellen $P < 0.04$).



Figuur 2-26: Voorspeld verband tussen het gehalte aan organisch materiaal (mg/L) en **A.** het aantal vlokreeften (Amphipoda) **B.** de biomassa van Amphipoda. Staafjes op de x-as tonen de waarden waarvoor gegevens beschikbaar zijn.

De aantallen, maar niet de biomassa, van vlokreeften waren ook positief gecorreleerd met de fractie organisch materiaal (NBMM, $z = 2.47$, $P = 0.014$, Figuur 2-26 -A) en negatief met de gemiddelde stroomsnelheid (NBMM, $z = -2.49$, $P = 0.012$, Figuur 2-27-B).

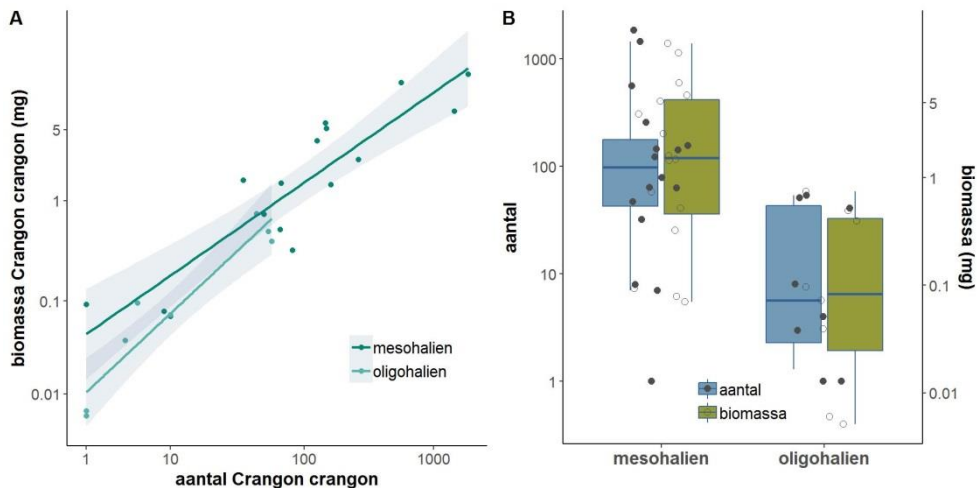


Figuur 2-27. Het voorspeld verband tussen het aantal vlokreeften en **A.** de fractie organisch materiaal en **B.** de gemiddelde stroomsnelheid. Staafjes op de x-as tonen de waarden waarvoor gegevens beschikbaar zijn.

2.3.5 Aantal en biomassa per soort hyper- en epibenthos

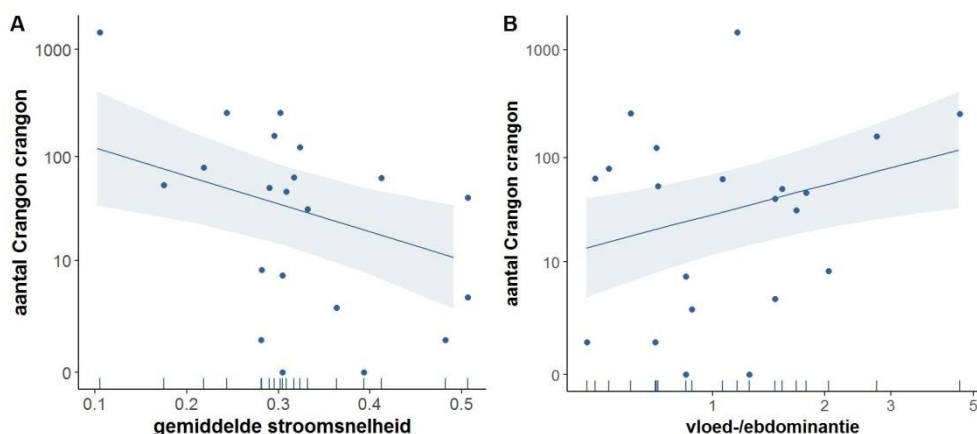
2.3.5.1 Grijze garnaal (*Crangon crangon*, Decapoda)

Crangon crangon (grijze garnaal) kwam voor in 51% van de stalen en was het talrijkst in het mesohalien deel van de Zeeschelde (Figuur 2-28). Het aantal en de biomassa van grijze garnalen waren sterk gecorreleerd, maar resulteerden wel in verschillende verbanden met de omgevingsvariabelen.



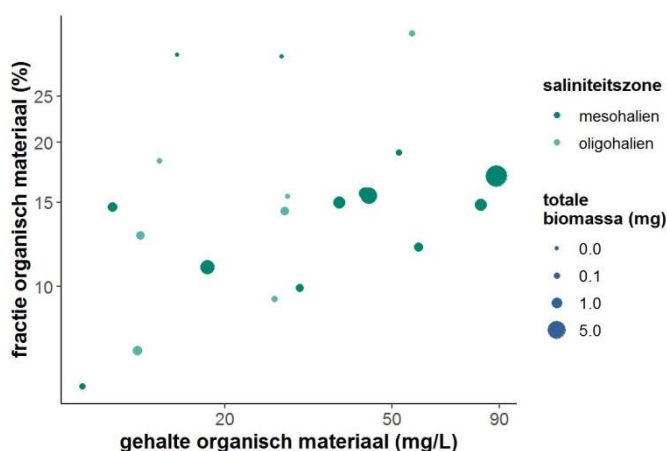
Figuur 2-28: **A.** Het verband tussen het aantal en de biomassa van grijze garnalen (*Crangon crangon*) in de verschillende saliniteitszones. **B.** Boxplot van het aantal en de biomassa van grijze garnalen in de verschillende saliniteitszones van de Zeeschelde. Ruwe data, aantallen (opgevulde punten) en biomassa (open punten), worden ook weergegeven.

Het aantal grijze garnalen was hoger op locaties met een lage gemiddelde stroomsnelheid (NBMM, $z = -3.13$, $P = 0.0019$, Figuur 2-29) en op meer vloedgedomineerde locaties (NBMM, $z = 2.89$, $P = 0.0038$).



Figuur 2-29: Het voorspeld verband tussen het aantal grijze garnalen (*Crangon crangon*) en **A.** de gemiddelde stroomsnelheid en **B.** de mate van vloed-/ebdominantie. Staafjes op de x-as tonen de waarden waarvoor gegevens beschikbaar zijn.

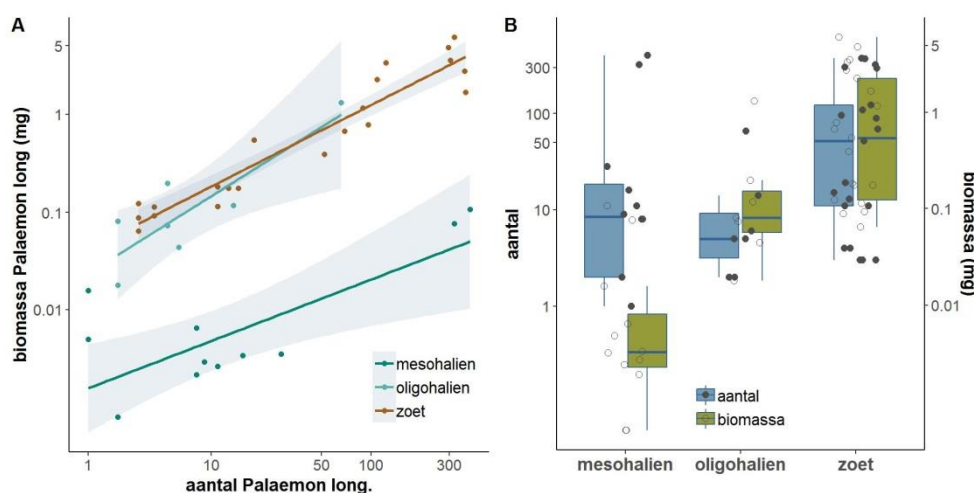
Anderzijds correleerde de biomassa van grijze garnalen negatief met de fractie aan organisch materiaal (LMM, : χ^2 (1)= 38.6, $P < 0.0001$) en positief met het gehalte aan organisch materiaal (LMM, : χ^2 (1)= 9.46, $P = 0.002$, Figuur 2-30).



Figuur 2-30: Het verband tussen de biomassa van grijze garnalen (*Crangon crangon*) en de fractie en het gehalte organisch materiaal.

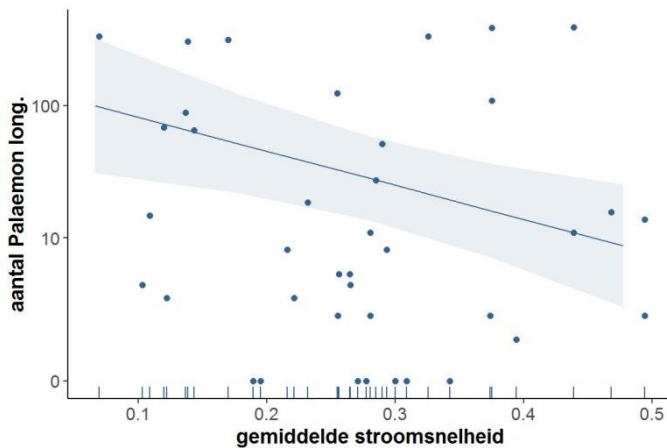
2.3.5.2 *Langneus-steurgarnaal (Palaemon longirostris, Decapoda)*

Palaemon longirostris (langneus-steurgarnaal) kwam voor in 78% van de stalen en was verspreid over alle saliniteitszones van de Zeeschelde. Het verband tussen biomassa en aantallen verschilde echter volgens saliniteitszone (LMM, χ^2 (2) = 14.13, $P = 0.0082$, Figuur 2-31-A). In het mesohalien deel werden de kleinste langneus-steurgarnalen aangetroffen omdat de biomassa lager was dan verwacht op basis van de aangetroffen aantallen (Figuur 2-31 -B) en het verband tussen aantal en biomassa was zwakker. Zowel biomassa als aantallen waren hoogst in het zoet deel van de Zeeschelde.



Figuur 2-31: **A.** Het verband tussen het aantal en de biomassa van langneus-steurgarnalen (*Palaemon longirostris*) in de verschillende saliniteitszones. **B.** Boxplot van het aantal en de biomassa van langneus-steurgarnalen in de verschillende saliniteitszones van de Zeeschelde. Ruwe data, aantallen (opgevulde punten) en biomassa (open punten), worden ook weergegeven.

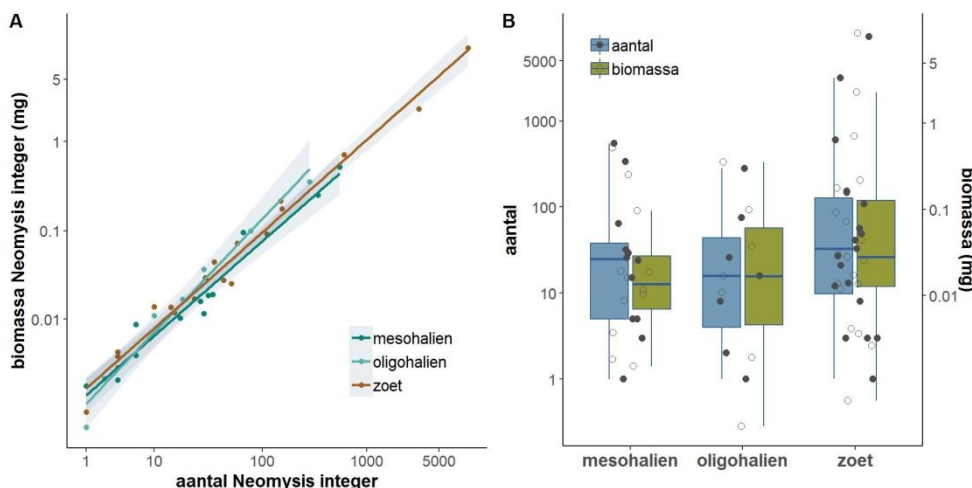
Geen enkele van de gemeten abiotische factoren bleek echter variatie in de biomassa van *Palaemon longirostris* te verklaren (LMM, alle $P \geq 0.14$). De aantallen vertoonden een negatief verband met gemiddelde stroomsnelheid (NBMM, $z = -2.93$, $P = 0.0034$, Figuur 2-32).



Figuur 2-32: Het voorspeld verband uit het Negatief bionimaal mixed model (NBMM) tussen gemiddelde stroomsnelheid en het aantal langneus-steurgarnaal (*Palaemon longirostris*).

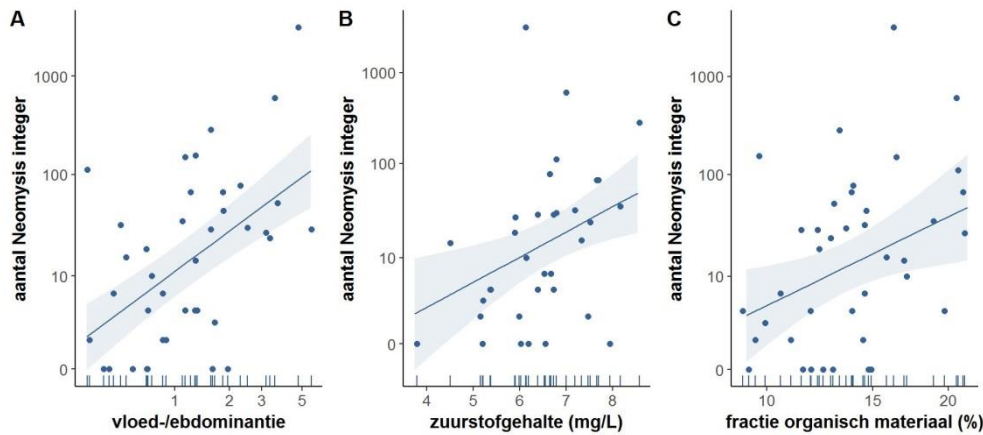
2.3.5.3 Brakwater-aasgarnaal (*Neomysis integer*, Mysida)

Neomysis integer (brakwater-aasgarnaal) werd aangetroffen in 75% van de stalen, verspreid over alle saliniteitszones van de Zeeschelde (Figuur 2-33). Noch aantal noch biomassa verschilde tussen saliniteitszones. Het aantal en de biomassa van *Neomysis integer* waren heel sterk gecorreleerd ($r=0.98$, $P < 0.0001$), en beide variabelen resulteerden in dezelfde verbanden met de omgevingsvariabelen (resultaten met aantallen worden getoond).



Figuur 2-33: **A.** Het verband tussen het aantal en de biomassa van de brakwater-aasgarnaal (*Neomysis integer*) in de verschillende saliniteitszones. **B.** Boxplot van het aantal en de biomassa van de brakwater-aasgarnaal in de verschillende saliniteitszones van de Zeeschelde. Ruwe data, aantallen (opgevulde punten) en biomassa (open punten), worden ook weergegeven.

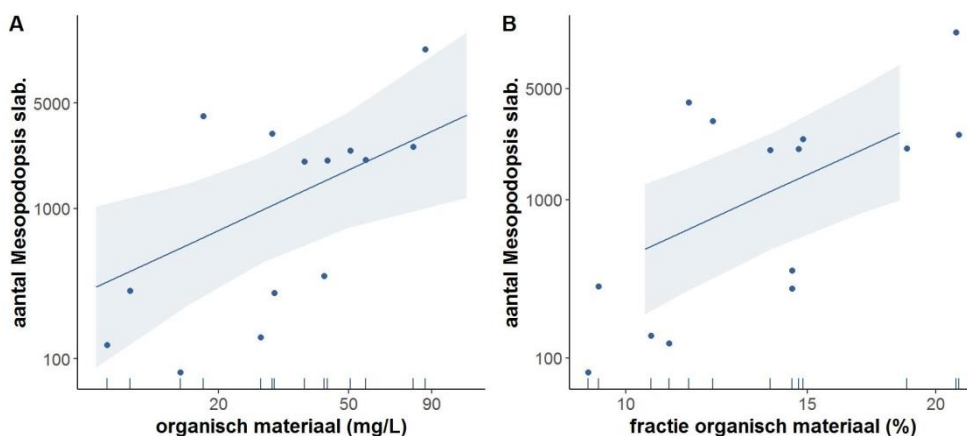
Het voorkomen van *Neomysis integer* was positief gerelateerd met de mate van vloed/ebdominantie (NBMM, $z = 6.98$, $P < 0.0001$, Figuur 2-34-A), het zuurstofgehalte in het water (NBMM, $z = 2.97$, $P = 0.003$) en de fractie aan organisch materiaal (NBMM, $z = 2.57$, $P = 0.01$, Figuur 2-34-C).



Figuur 2-34: Het voorspeld verband tussen het aantal brakwater-aasgarnalen (*Neomysis integer*) en **A.** de mate van vloed-/ebdominantie **B.** het zuurstofgehalte in het water en **C.** de fractie aan organisch materiaal. Staafjes op de x-as tonen de waardes waarvoor gegevens beschikbaar zijn.

2.3.5.4 Steeloog-aasgarnaal (*Mesopodopsis slabberi*, Mysida)

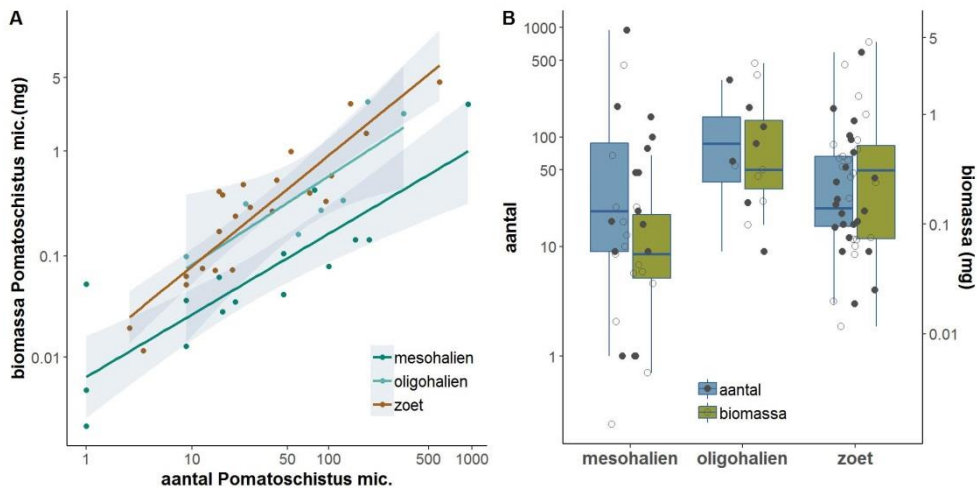
Mesopodopsis slabberi (steeloog-aasgarnaal) kwam voor in 36% van de stalen en was ruimtelijk beperkt tot het mesohalien deel van de Zeeschelde (zie Tabel 2-2). De aantallen en biomassa van de steeloog-aasgarnaal waren heel sterk met elkaar gecorreleerd ($r=0.97$, $P < 0.0001$) en beide variabelen resulteerden in dezelfde verbanden met de omgevingsvariabelen (resultaten met aantallen worden getoond). Het voorkomen van *Mesopodopsis slabberi* was positief gerelateerd aan het gehalte organisch materiaal (NBMM = 3.01, $P = 0.0026$, Figuur 2-35) en aan de fractie organisch materiaal (NBMM, $z = 3.79$, $P = 0.0001$).



Figuur 2-35: Het voorspeld verband tussen het aantal steeloog-aasgarnalen (*Mesopodopsis slabberi*) en **A.** de het gehalte aan organisch materiaal en **B.** de fractie aan organisch materiaal.

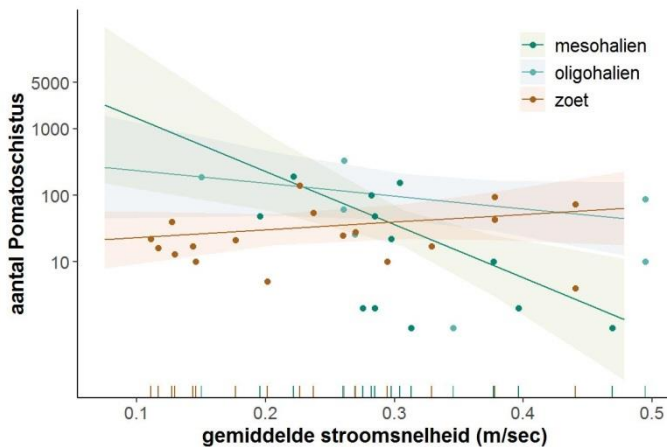
2.3.5.5 Brakwatergrondel (*Pomatoschistus microps*, Piscis)

Pomatoschistus microps (brakwatergrondel) kwam voor in 86% van de stalen verspreid over alle saliniteitszones (Figuur 2-36). Het betreft voornamelijk juveniele vissen, al kon in veel gevallen niet bepaald worden of de vissen al dan niet reeds volwassen waren. Het verband tussen aantal en biomassa verschilde niet significant tussen saliniteitszones. Brakwatergrondels hadden de laagste biomassa in het mesohalien deel van de Zeeschelde, en waren het talrijkst in het oligohalien deel. De juveniele vissen waren het grootst in het zoet deel van de Zeeschelde (hogere biomassa dan verwacht volgens aantal).



Figuur 2-36: **A.** Het verband tussen het aantal en de biomassa van de brakwatergrondel (*Pomatoschistus microps*) in de verschillende saliniteitszones. **B.** Boxplot van het aantal en de biomassa van de brakwatergrondel in de verschillende saliniteitszones van de Zeeschelde. Ruwe data, aantallen (opgevulde punten) en biomassa (open punten), worden ook weergegeven.

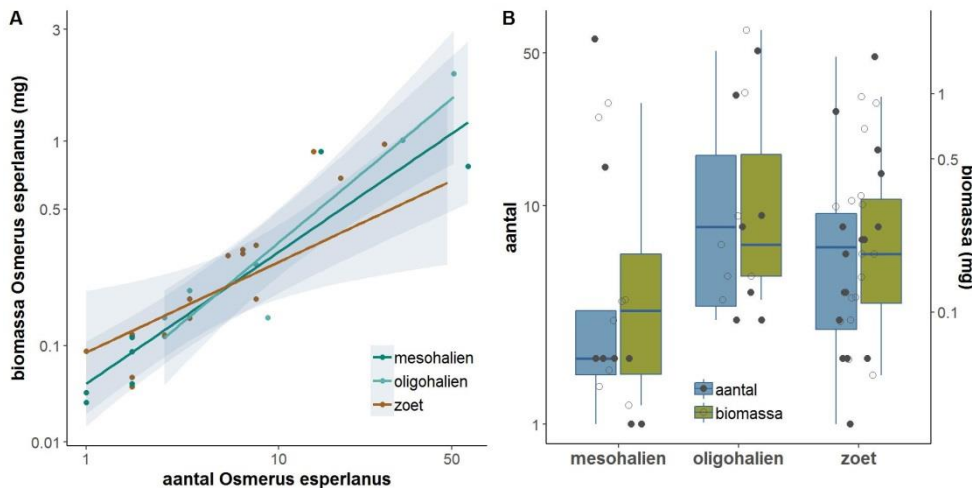
Het voorkomen van brakwatergrondel was negatief gecorreleerd met de gemiddelde stroomsnelheid in het mesohalien deel van de Zeeschelde, maar vertoonde geen verband met stroomsnelheid in het zoet deel ($\chi^2(2) = 8.76$, $P = 0.012$, Figuur 2-37). De biomassa vertoonde echter geen verbanden met de gemeten abiotische factoren.



Figuur 2-37: Het voorspeld verband (NBMM) tussen het aantal brakwatergrondels (*Pomatoschistus microps*) en de gemiddelde stroomsnelheid, in de verschillende saliniteitszones.

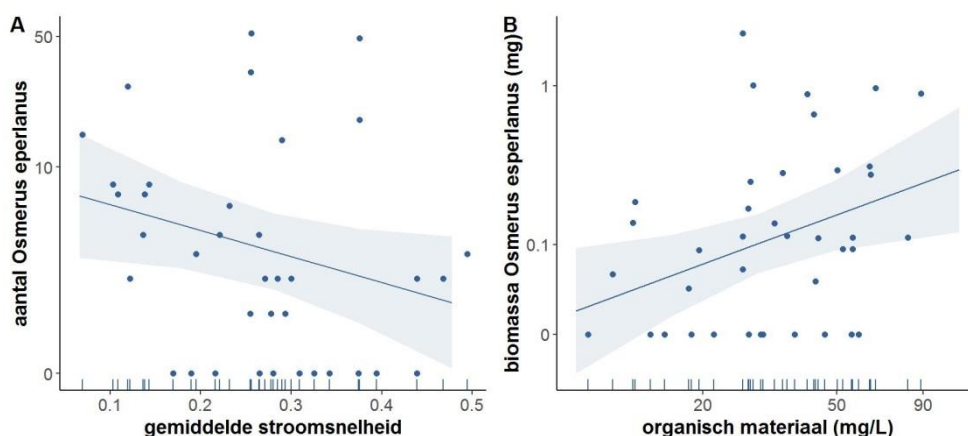
2.3.5.6 Spiering (*Osmerus eperlanus*, Piscis)

Osmerus eperlanus (spiering) werd aangetroffen in 59% van de stalen en het betreft voornamelijk juveniele vissen, al werden soms ook volwassen vissen aangetroffen. De spiering was het minst talrijk en had de laagste biomassa in stalen uit het mesohalien deel van de Zeeschelde (beide $P < 0.07$, Figuur 2-38). Het verband tussen aantal en biomassa verschilde niet volgens saliniteitszone.



Figuur 2-38: **A.** Het verband tussen het aantal en de biomassa van de spiering (*Osmerus eperlanus*) in de verschillende saliniteitszones. **B.** Boxplot van het aantal en de biomassa van de spiering in de verschillende saliniteitszones van de Zeeschelde. Ruwe data, aantallen (opgevulde punten) en biomassa (open punten), worden ook weergegeven.

De gemiddelde stroomsnelheid vertoonde een negatief verband met het aantal spieringen (NBMM, $z = -2.11$, $P = 0.034$, Figuur 2-39 -A), en de biomassa spieringen was positief gerelateerd aan het totaal gehalte organisch materiaal (LMM, $\chi^2(1) = 6.74$, $P = 0.009$, Figuur 2-39-B).



Figuur 2-39: Het voorspeld verband tussen **A.** het aantal spieringen (*Osmerus eperlanus*) en de gemiddelde stroomsnelheid en **B.** de biomassa van spieringen en het gehalte aan organisch materiaal.

2.4 DISCUSSIE EN CONCLUSIE HYPER- EN EPIBENTHOS

2.4.1 Samenvattende tabel hyper- en epibenthos

Alle gevonden verbanden tussen abiotiek en aantal/biomassa van het hyper- en epibenthos worden weergegeven in Tabel 2-3.

Tabel 2-3: Samenvattende tabel van gevonden verbanden tussen aantallen (Negatief Binomiaal Mixed Model) en de biomassa (Lineair Mixed Model) van het hyper- en epibenthos. Uitleg over de variabelen en modelselectie kan terug gevonden worden in 2.3.4 en 3.3.2.4. **Belang variabele:** fractie van de getoonde modellen waarvoor een variabele significant bijdraagt. Enkel variabelen die een belang van >10% hadden worden weergegeven. Salzone (M=mesohalien, O = oligohalien, Z=zoet), S*stroomsnelheid (interactie tussen salzone en stroomsnelheid).

*** $p \leq 0.001$; ** $p = 0.001-0.01$; * $p = 0.01-0.05$; ns = niet significant ($p = 0.05-0.1$); blanco = $p > 0.1$.

‘+/-/~’ aard van het verband (stijgend/ dalend/geen verband).

Taxon	Type	Salzone	vloed/ eb	Stroom- snelheid	S*stroom- snelheid	% org. materiaal	Gehalte org. mat.
Alle soorten	aantal	**	+/**				+/**
	biomassa				* M-/O -/Z +	-/ns	+/**
garnaalachtigen (Decapoda)	aantal				** M-/O~/Z+		
	biomassa					-/ns	+/*
Aasgarnalen (Mysida)	aantal	***					+/**
	biomassa	M<O≈Z ***					+/**
epibenthische vissen (Pisces epi)	aantal	Ns M<O>Z			** M-/O~/Z~		
	biomassa	Ns M<O≈Z	+/*	-/*			
hyperbenthische vissen (Pisces hyper)	aantal	NsM<O≈ Z					
	biomassa	** M<O≈Z					
epi-&hyper- benthische vissen (Pisces epi-hyper)	aantal	Ns M<O≈Z					
	biomassa	** M<O≈Z					
Vlokkreeften (Amphipoda)	aantal	Ns M > O		-/*		+/*	+/*
	biomassa						+/*
garnaalachtigen Decapoda	Grijze garnaal/ Crangon crangon	*** M>O	+/**	-/**			
		*** M>O				-/**	+/**
	Langneus- steurgarnaal/ Palaemon longirostris	*** M≈O<Z		-/**			
		*** M<O<Z					
Aasgarnalen Mysida	Neomysis integer/ brakwater- aasgarnaal		+/**			+/**	
	Mesopodopsis slabberi/ steeloog- aasgarnaal	M				+/**	

De gemiddelde vloeddominantie (vloed-/ebstroomsnelheid) verschilde niet tussen saliniteitszones en bleek geen verband te tonen met de biomassa of aantallen van de meeste taxa afzonderlijk, maar wel met de totale aantallen epi- en hyperbenthos indien alle taxa werden samen genomen (Tabel 2-3). Opvallend was dat zowel de epibenthische grijze garnaal (*Crangon crangon*) als de veel voorkomende hyperbenthische brakwater-aasgarnaal (*Neomysis integer*) beduidend talrijker voorkwamen op meer vloedgedomineerde locaties, die voor deze soorten dus een beter habitat lijken te vormen. De brakwater-aasgarnaal werd in alle saliniteitszones aangetroffen, en noch aantallen noch biomassa verschilden tussen zones (Figuur 2-36). Geen enkele van de gemeten omgevingsvariabelen was over alle saliniteitszones heen hoger of lager op vloedgedomineerde locaties. Het blijft dus onduidelijk wat de drijvende factor kan zijn voor dit positief verband tussen epi- en hyperbenthos met de mate van vloed-ebdominantie. In het mesohalien deel van de Zeeschelde is de steeloog-aasgarnaal dominant, maar deze vertoonde dan weer geen verband met de mate van vloed-ebdominantie. Een mogelijke verklaring kunnen de gekende seizoenale migratiepatronen zijn, waarbij de dominante crustaceeënsoorten zich 's zomers stroomopwaarts verplaatsen bij vloed en vervolgens bij eb zich ter plaatse trachten te handhaven (Decapoda – Henderson & Holmes 1987, Mysida – bv. Hough & Naylor 1992; Mees et al. 1993).

Naast stroomsnelheidsgegevens werd ook het zwevendestofgehalte op de staalnamelocatie gemeten. Na wegen en drogen kon hieruit de fractie organisch materiaal alsook het gehalte aan organisch materiaal berekend worden. Mysida voeden zich voornamelijk met mesozoöplankton en organisch materiaal (Fockedey 2005, Van de Meutter *et al.* 2019a) en ook Amphipoda zijn grotendeels detrivoren. Daarom kan het gehalte aan organisch materiaal (mg/L) gezien worden als een maat voor voedselbeschikbaarheid en de fractie organisch materiaal (% organisch materiaal in het zwevende-stofgehalte) als een proxy voor de voedseltoegankelijkheid voor deze 2 hogere taxa. Zoals verwacht waren zowel de fractie als het gehalte organisch materiaal inderdaad positief gerelateerd aan de aantallen en/of biomassa van Mysida en Amphipoda. Dit positief verband werd niet op alle niveaus significant bevonden (Tabel 2-3), maar Mysida en Amphipoda vertoonden in ieder geval nooit een negatief verband noch met de fractie noch met het gehalte aan organisch materiaal. Opmerkelijk was dat de biomassa van grijze garnalen, die zich waarschijnlijk voeden met

gekend is, mogelijk omdat de in het slib weggedoken wormen niet efficiënt kunnen gevangen worden door de garnalen. Alleszins wijzen deze resultaten erop dat foerageermogelijkheden voor epi/hyperbenthos op slik belangrijk zijn voor hun voorkomen. Voor de soorten waarvoor dit foerageren vooral op macrobenthos gebeurt zijn de beste foerageerplaatsen bovenaan het slik, wat betekent dat het verblijf aan de laagwaterlijn eerder als een tijdelijke rustplaats geldt, die dan best dicht bij de foerageergronden gelegen is. Hyperbenthos (cf. aasgarnalen) foerageren wellicht vooral op klein zoöplankton en POM (*particulate organic matter*). De distributie en concentratie hiervan wordt vooral door waterstromingen bepaald. Bovendien is hyperbenthos zelf onderhevig aan waterstromingen en loopt het gevaar om door sterke stromingen (hoge afvoer) “geflusht” te worden (De Neve et al. 2020). Dit doet vermoeden dat epi- en hyperbenthos andere eisen stelt aan zijn omgeving, en dat een laagwatervangst van hyperbenthos een ander aspect van gedrag weerspiegelt.

2.4.3 Conclusies

Taxa verkiezen verschillende habitats bij laagwater in de zomer (maand augustus) die soms verschillen tussen saliniteitzones.

- *saliniteit* (en watertemperatuur) speelt een doorslaggevende rol met vorming van 3 epi- en hyperbenthische gemeenschappen in de zomer (maand augustus):
 - mesohaliene gemeenschap: typerend door de hoge aantallen van de steeloog-aasgarnaal (*Mesopodopsis slabberi*), hogere aantallen grijze garnalen (*Crangon crangon*) dan in het oligohalien en kleinere aantallen langneus-steurgarnalen (*Palaemon longirostris*);
 - oligohaliene gemeenschap gekenmerkt door afwezigheid van steeloog-aasgarnaal, gemiddelde aantallen grijze garnaal en langneus-steurgarnalen;
 - zoete gemeenschap met hogere aantallen langneus-steurgarnaal en de afwezigheid van de grijze garnaal.
- hoge *gemiddelde stroomsnelheden* beïnvloedt aantallen negatief, maar niet biomassa van epibenthische of nabij de bodem levende soorten (zoals garnalen, vlokreeftjes en epibenthische vissen, Tabel 2-3), echter soms enkel in de mesohaliene zone. Hyperbenthische soorten (juist boven de bodem) vertoonden geen verband met de gemodelleerde stroomsnelheden.
- *gemiddelde vloeddominantie* (vloed-/ebstroomsnelheid) verschilde niet tussen saliniteitszones en vertoonde geen verband met biomassa of aantallen van de meeste taxa afzonderlijk, maar wel met de totale aantallen epi- en hyperbenthos.
 - zowel epibenthische grijze garnaal (*Crangon crangon*) als de veel voorkomende hyperbenthische brakwater-aasgarnaal (*Neomysis integer*) kwamen beduidend talrijker voor op meer vloedgedomineerde locaties;
 - de drijvende factor voor dit positief verband tussen totale aantallen en vloeddominantie is nog onduidelijk, mogelijk een migratiefunctie;
 - abiotische condities in ebgedomineerde locaties (nabij de vaargeul) fluctueren sterker dan in vloedgedomineerde locaties (o.a. O₂, zie 2.3.1).
- gemeten *fractie organisch materiaal* en het *gehalte aan organisch materiaal*, een proxy voor voedseltoegankelijkheid voor *Mysida* en *Amphipoda*, is positief gerelateerd aan aantallen en/of biomassa van deze 2 taxa. Verband is wel niet op alle niveaus

- verband met *zuurstof* minder duidelijk maar soms positief zoals voor *Neomysis integer* en epibenthische vissen.

Vloeddominante ondiepwater- en slikplaten lijken belangrijker dan ebgedomineerde slikplaten voor bepaalde soorten en in specifieke periode (binnen seizoenale migratiepatronen). De reden van deze voorkeur is nog niet goed gekend, mogelijks functioneren ze als stapstenen in de opwaartse migratie. Hiervoor is meer bijkomend onderzoek nodig naar het ruimtelijke gedrag van hyperbenthos dwars op de rivier (ifv overspoelingsduren) en in specifieke perioden die door voorgaand temporeel onderzoek beter in kaart is gebracht (De Neve et al. 2020).

Uiteindelijk is het doel om een ecologisch waardevolle kaartlaag voor het hyper- en epibenthos te ontwikkelen die bovenop de ecotopenkaart een beeld geeft van de evolutie van de ecologisch belangrijkste habitats voor hyper- en epibenthos in de Zeeschelde.



Foto 13: Hyperbenthosonderzoek in het veld met bongonet, meettoestellen voor waterstaal aan het slik van Weert.

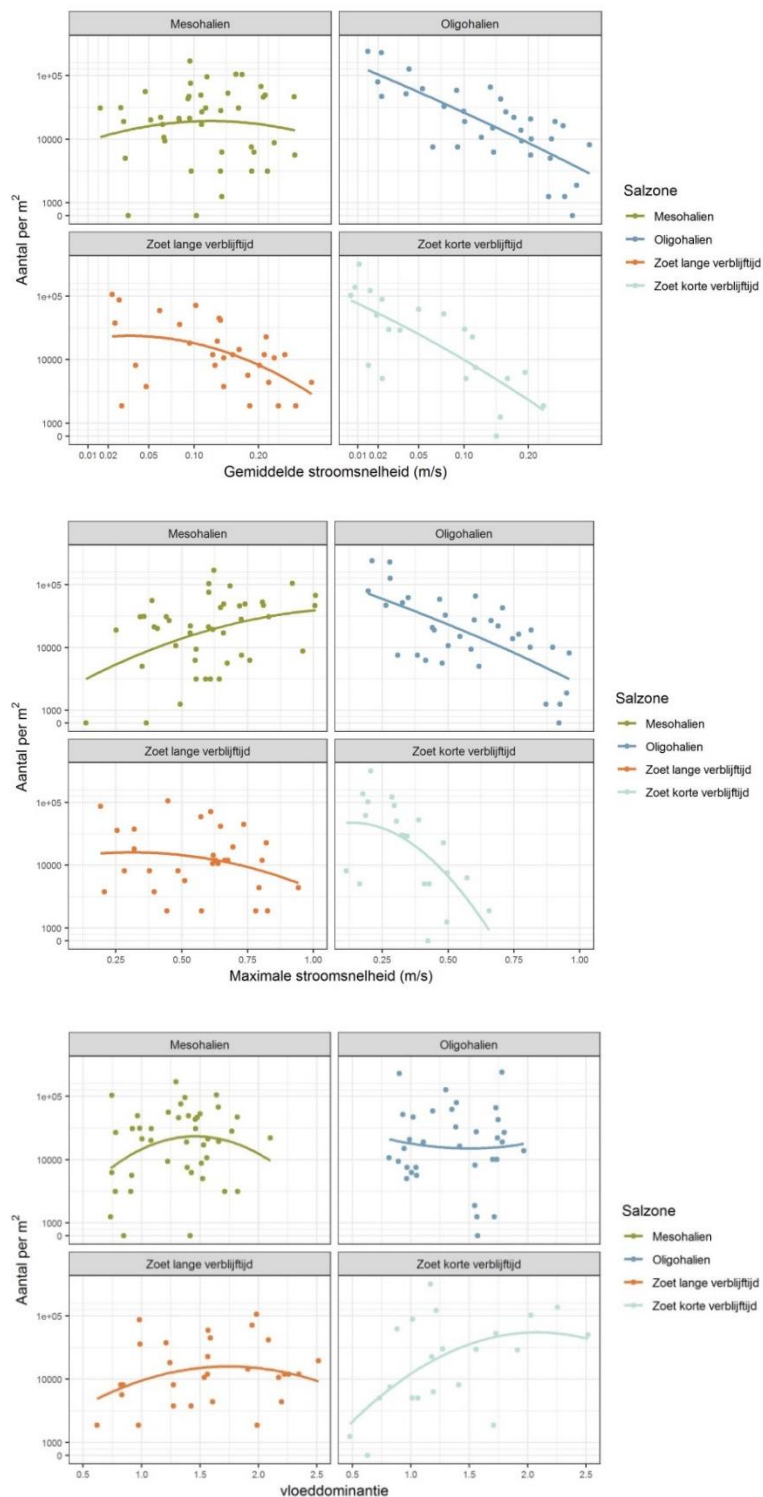
Referenties

- David V., Selleslagh J., Nowaczyk A., Dubois S., Bachelet G., Blanchet H., Gouillieux B., Lavesque N., Leconte M., Savoye N., Sautour B., Lobry J. (2016) Estuarine habitats structure zooplankton communities: Implications for the pelagic trophic pathways. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 179: 99–111.
- De Neve L., Van Ryckegem G., Vanoverbeke J., Van de Meutter F., Van Braeckel A., Van den Bergh E., Speybroeck J. (2020). Hyperbenthos in the upper reaches of the Scheldt estuary (Belgium): spatiotemporal patterns and ecological drivers of a recovered community. *Estuarine and Coastal Shelf Sciences*. 245:109667
- Fockedey N. (2005). Dieet en groei van *Neomysis integer* (Leach, 1814) (Crustacea, Mysidacea) = Diet and growth of *Neomysis integer* (Leach, 1814) (Crustacea, Mysidacea). PhD Thesis. Universiteit Gent. Vakgroep Biologie, sectie Mariene Biologie: Gent. 297 pp.
- Henderson P., & Holmes R. (1987). On the population biology of the common shrimp *Crangon crangon* (L.) (Crustacea: Caridea) in the Severn Estuary and Bristol Channel. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 67: 825-847.
- Hough A., & Naylor E. (1992). Distribution and position maintenance behaviour of the estuarine mysid *Neomysis integer*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 72: 869-876.
- Oh. C.W., Hartnoll, R.G., Nash R. D. M. 2001. Feeding ecology of the common shrimp *Crangon crangon* in Port Erin Bay, Isle of Man, Irish Sea. *Marine Ecology Progress Series* 214, 211-223.
- Mees J., Dewicke A., Hamerlynck O. (1993). Seasonal composition and spatial distribution of hyperbenthic communities along estuarine gradients in the Westerschelde. *Netherland Journal of Aquatic Ecology*, 27: 359-376.
- Seys J., Vincx M., & Meire P. (1999). Macrobenthos van de Zeeschelde, met bijzonder aandacht voor het voorkomen en de rol van Oligochaeta. Rapport Instituut voor Natuurbehoud 99/4, Rapport Universiteit Gent, Brussel.
- Smolders S., Maximova T., Vanlede J., Plancke, Y., Verwaest T., Mostaert, F. (2016). Integraal Plan Bovenzeeschelde: Subreport 1 – SCALDIS: a 3D Hydrodynamic Model for the Scheldt Estuary. Version 5.0. WL Rapporten, 13_131. Flanders Hydraulics Research: Antwerp, Belgium.
- Ysebaert T., Craeymeersch J., vanderWal D. (2016). De relatie tussen bodemdieren en hydro- en morfodynamiek in het sublitoraal en litoraal vn de Westerschelde. Wageningen, IMARES Wageningen UR (University & Research centre) en Nederlands Instituut voor oOnderzoek derZee (NIOZ). IMARES rapport C066/16.
- Van Braeckel A., Piesschaert F., & Van den Bergh E. (2006). Historische analyse van de Zeeschelde en haar getijgebonden zijrivieren. 19e eeuw tot heden. Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, Brussel.
- Van Braeckel A., Vanoverbeke J., Elsen R. & Van Ryckegem G. (2019). Modelinstrumentarium voor het voorspellen van habitats in de Boven-Zeeschelde. Deelrapport voor het Integraal plan Boven-Zeeschelde.

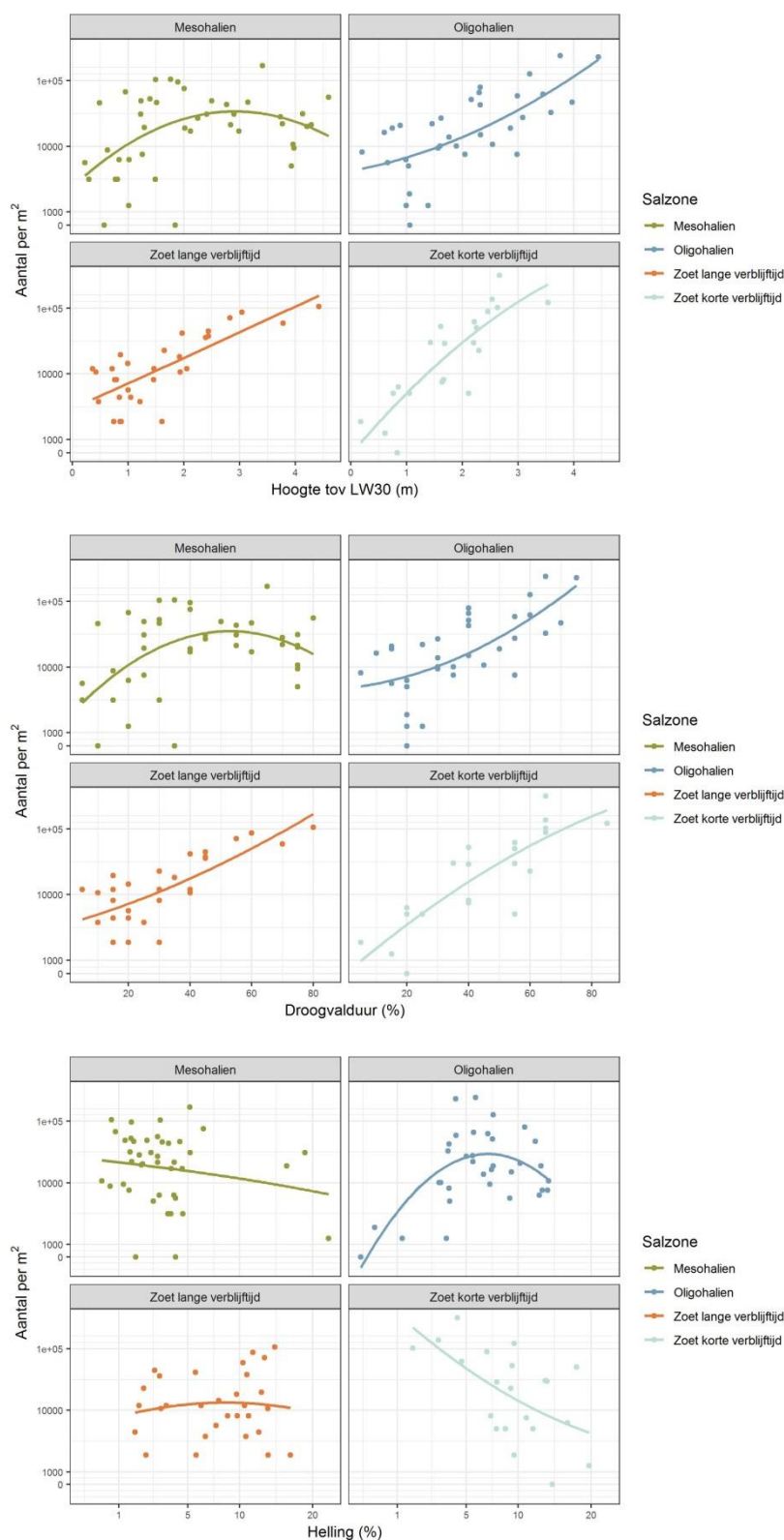
Bijlagen

Bijlage 1: Relatie tussen biotische variabelen en potentieel verklarende variabelen

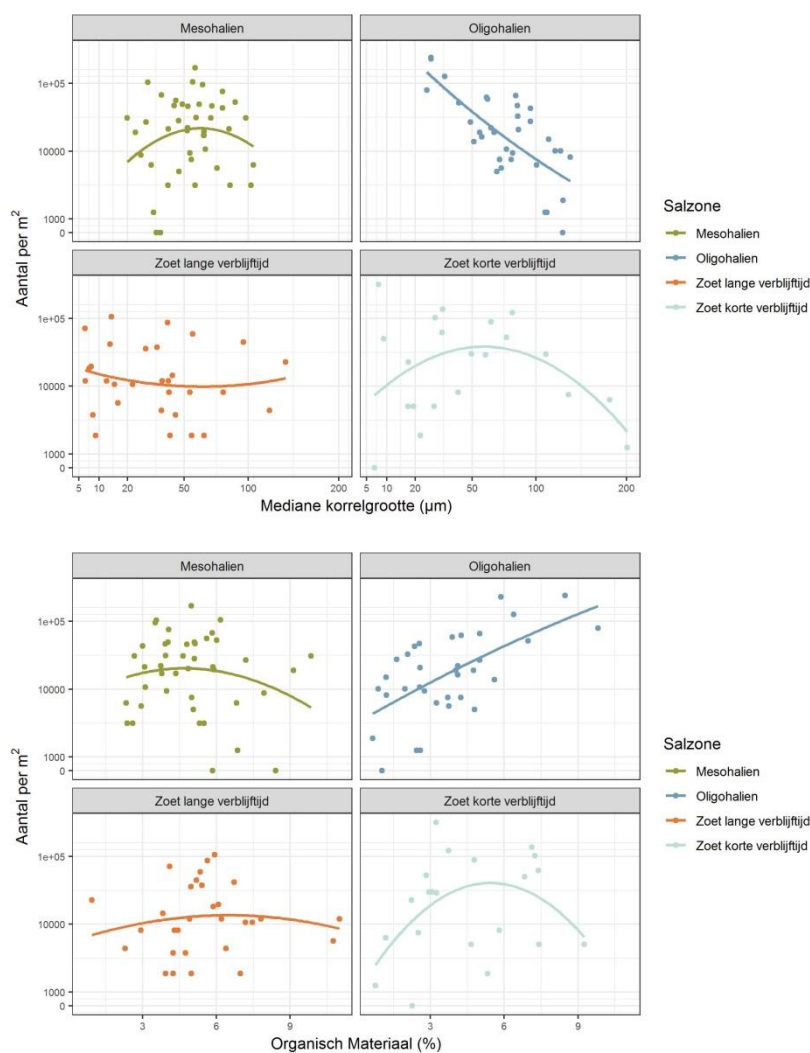
Bijlage 1A Relaties met de totale aantallen uit de HM14-dataset



Figuur A 1: Stroomsnelheidsvariabelen

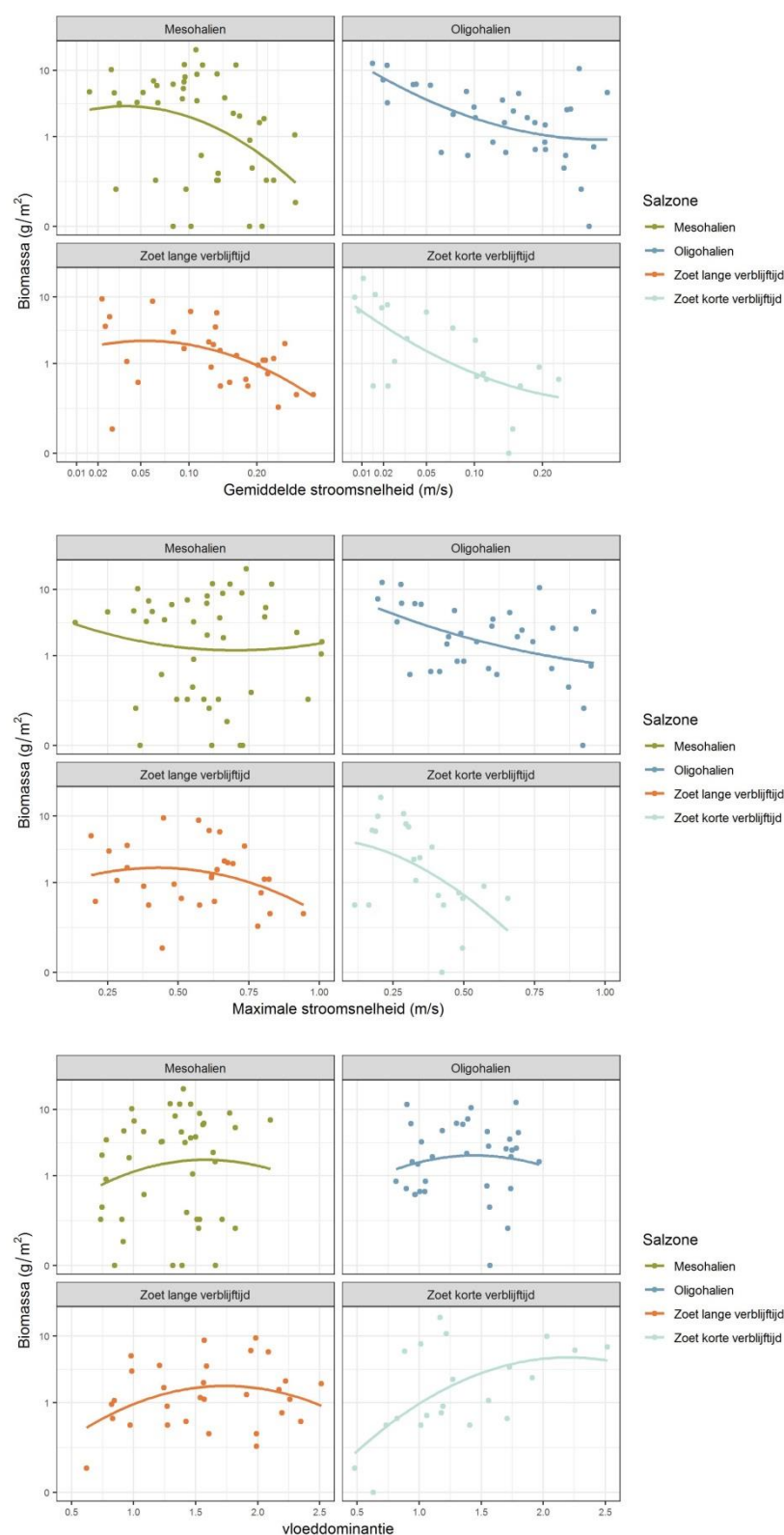


Figuur A 2: Topologievariabelen

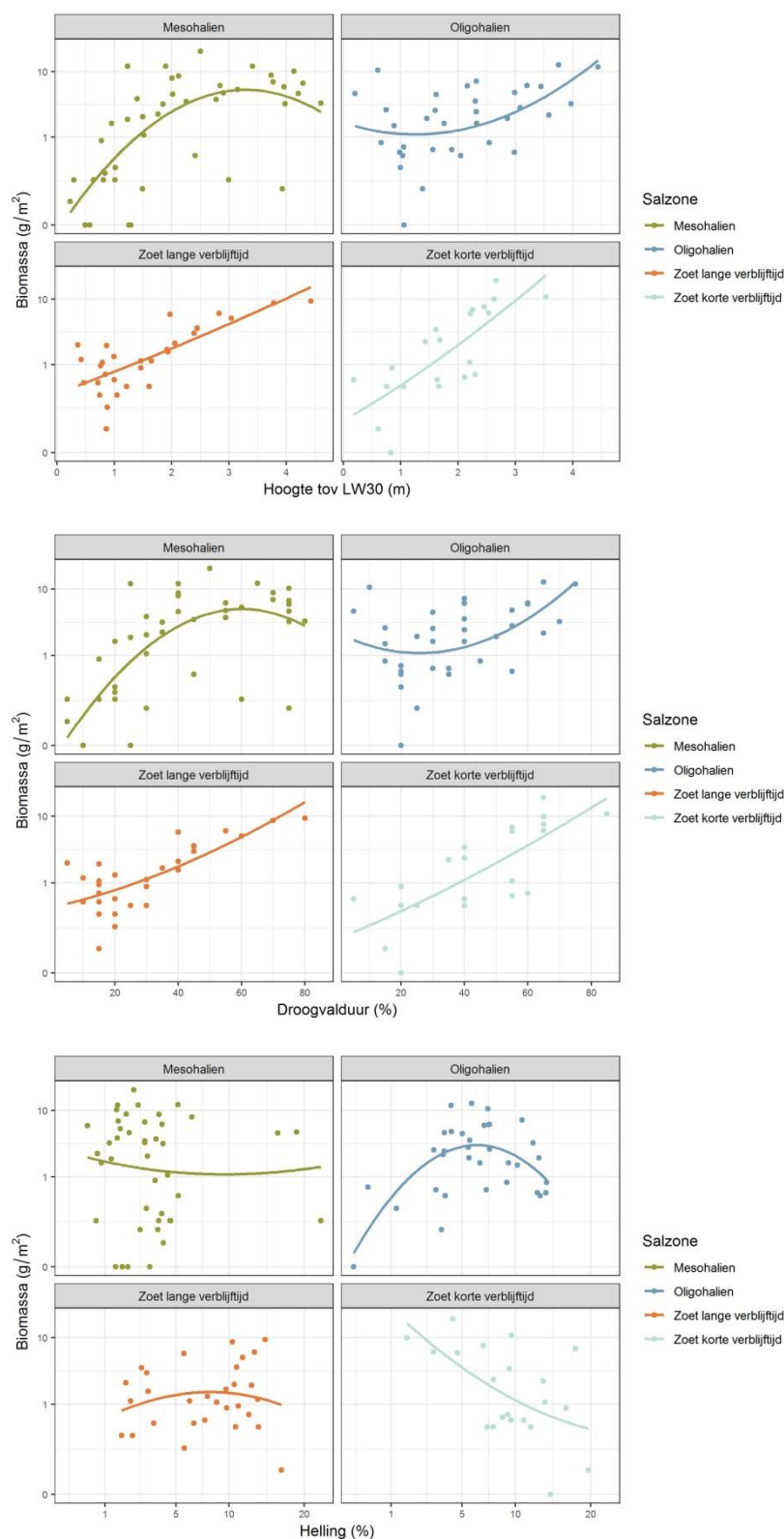


Figuur A 3: Sedimenteigenschappen

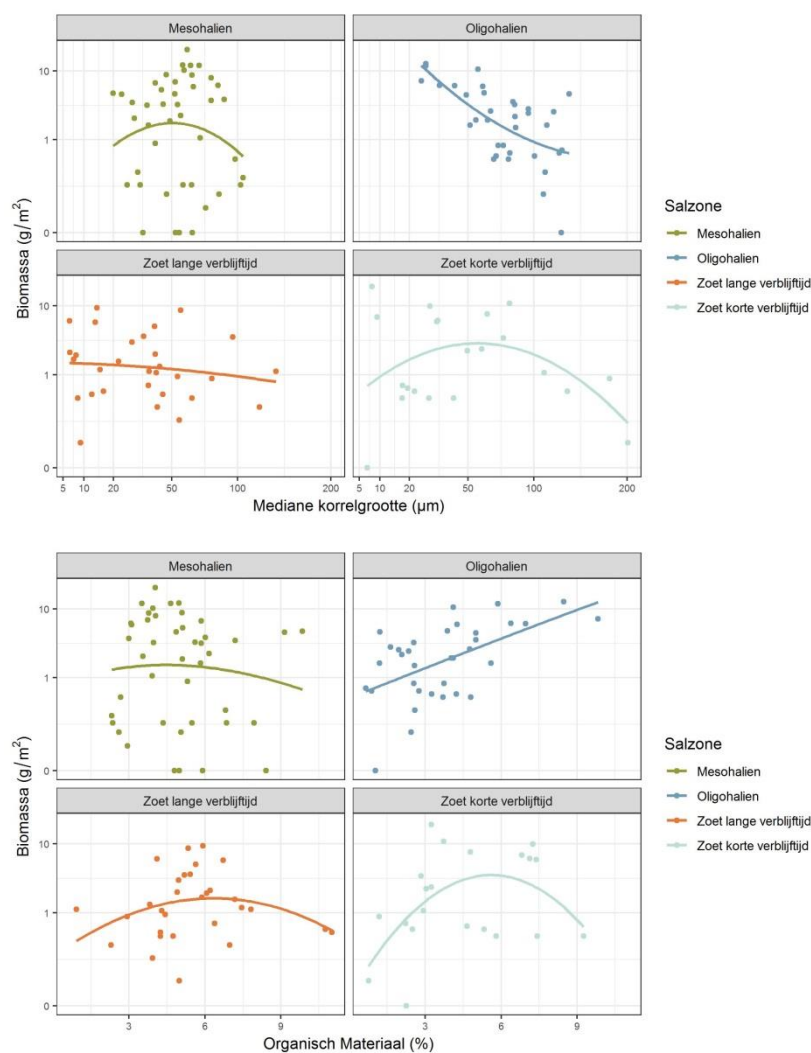
Bijlage 1B Relaties met de totale biomassa uit de HM14-dataset



Figuur A 4: Stroomsnelheidsvariabelen



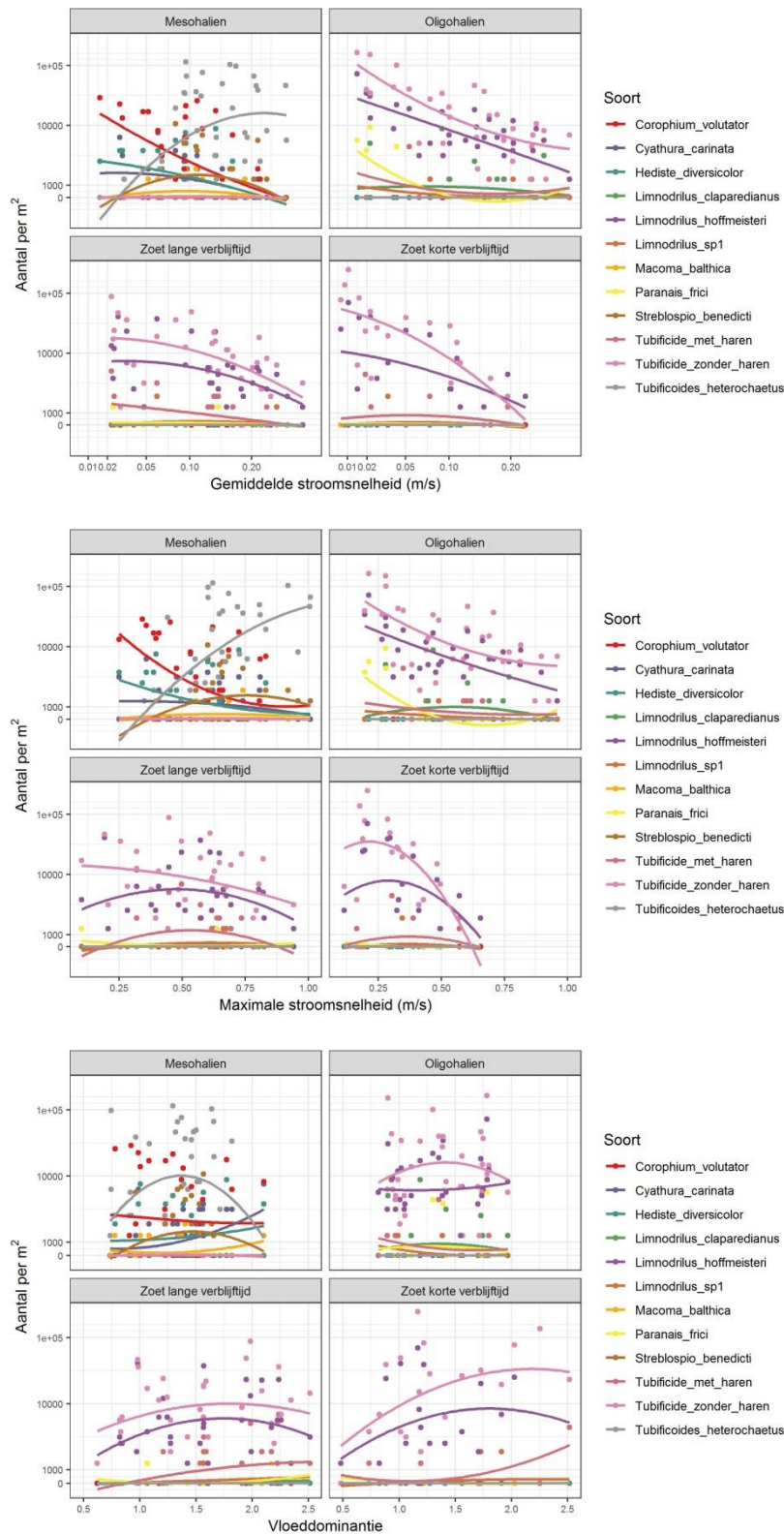
Figuur A 5: Topologievariabelen



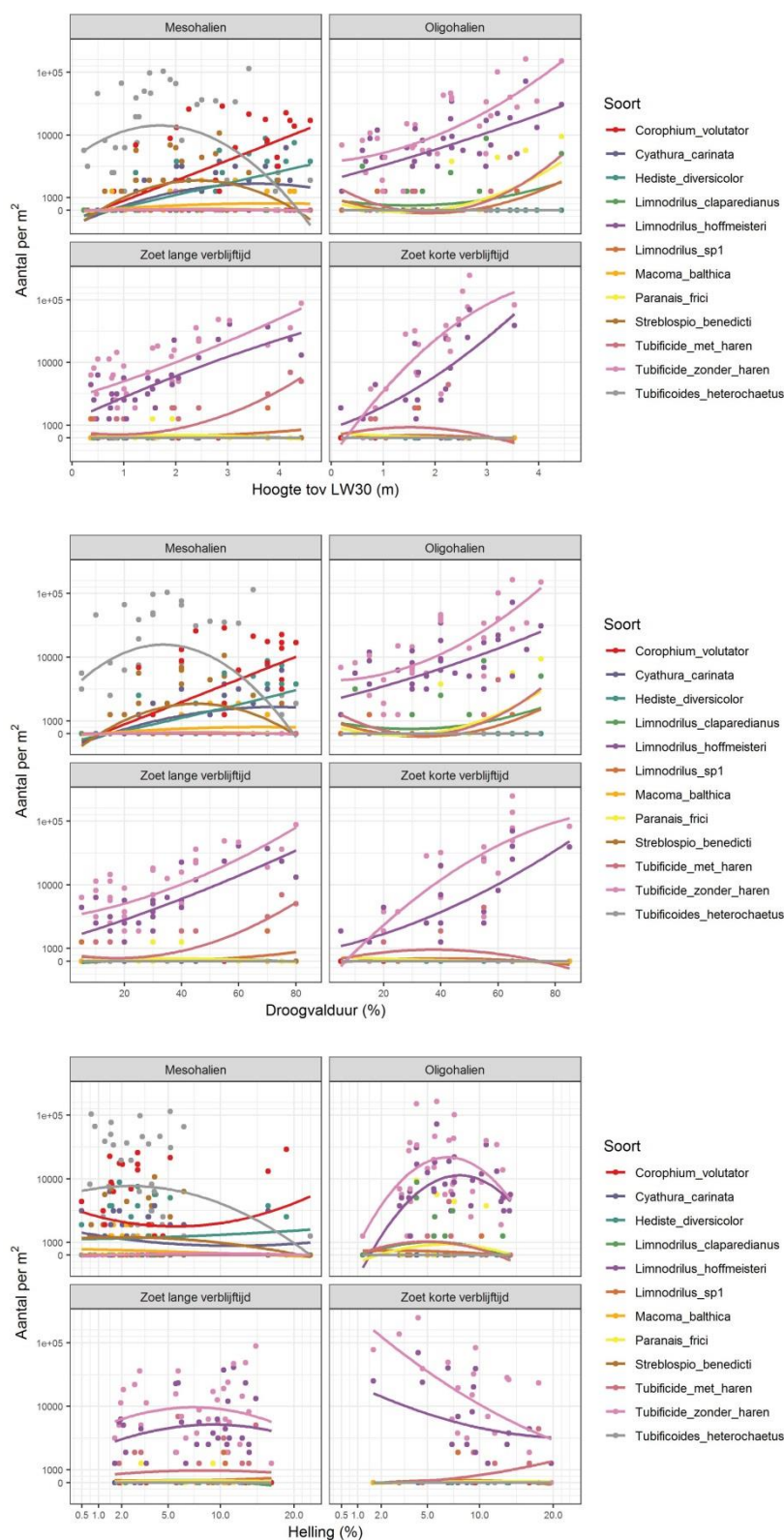
Figuur A 6: Sedimenteigenschappen

Bijlage 1C Relaties met de aantallen per soort uit de HM14-dataset

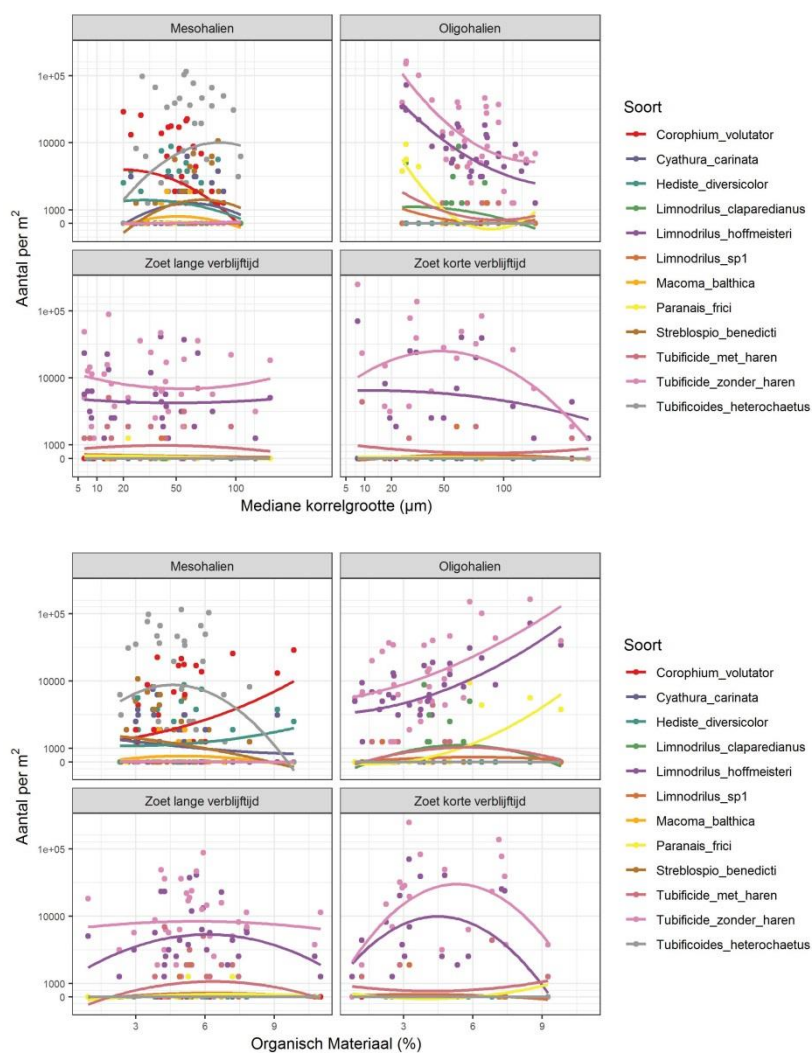
Enkel soorten die in 5% of meer van de stalen voorkomen worden weergegeven.



Figuur A 7: Stroomsnelheidsvariabelen

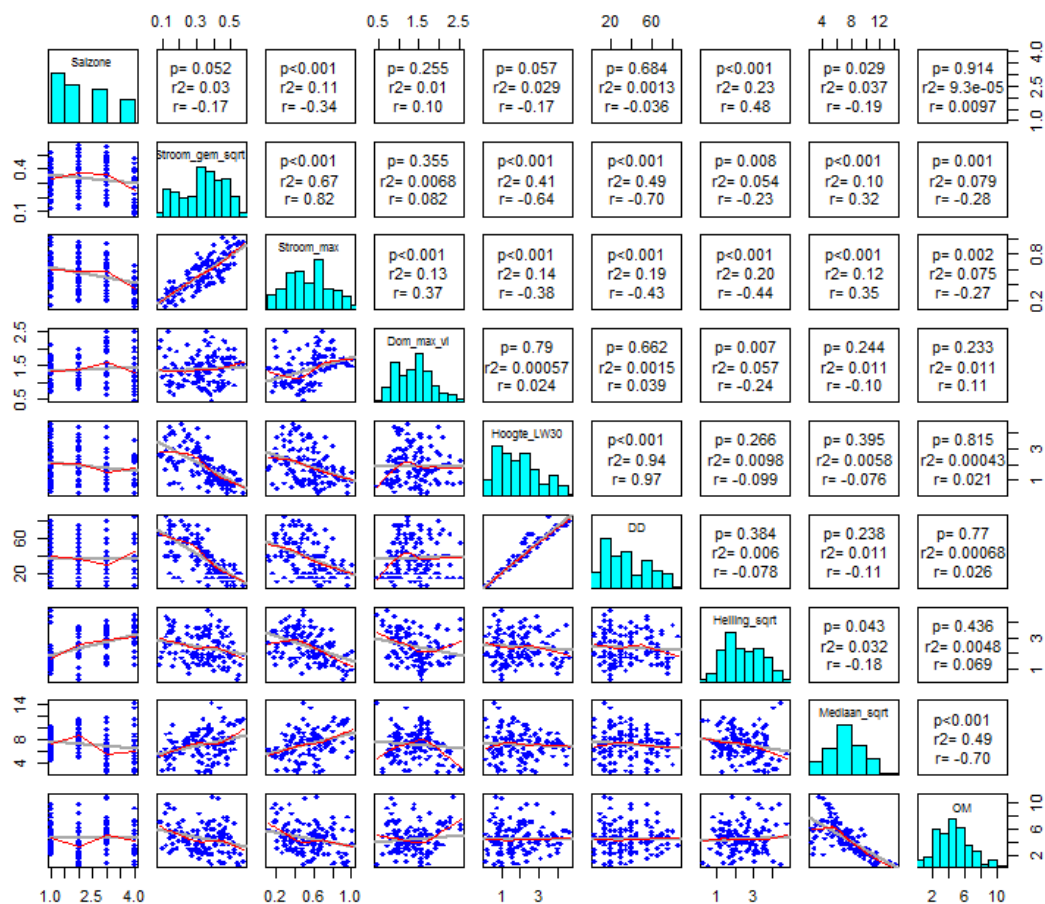


Figuur A 8: Topologievariabelen



Figuur A 9: Sedimenteigenschappen

Bijlage 2: Paarsgewijze correlaties en Variance inflation factors voor alle potentiële abiotische variabelen gebruikt bij de macrobenthosanalyse in HM14

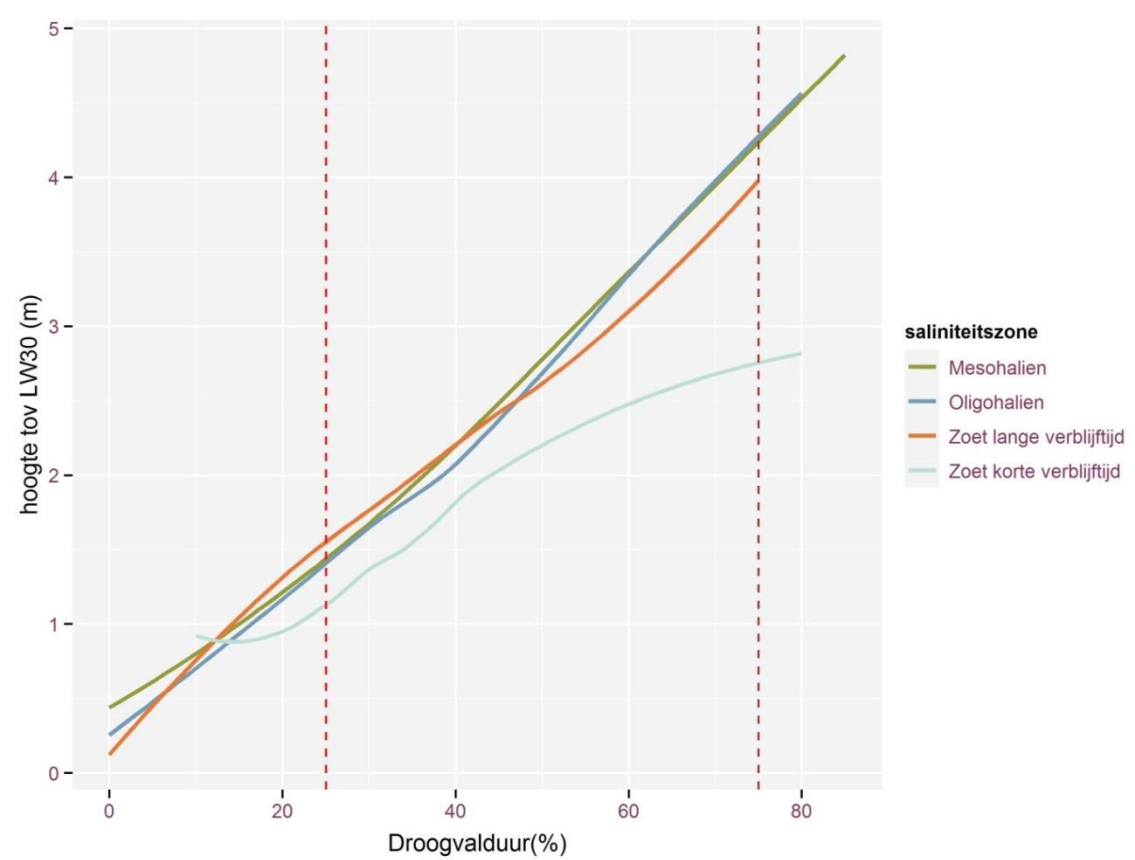


Figuur A 10: Paarsgewijze correlaties voor alle potentieel verklarende variabelen

Tabel A 1: Variance inflation factors (GVIF) voor alle potentiële variabelen. Vergelijking met categorische variabele (Salzone) gebeurd aan de hand van $GVIF_{adj} = [GVIF^{1/(2 \cdot df)}]^2$.

	GVIF	Df	GVIF _{adj}
Salzone	7.56	3	1.96
Sqrt(Stroom_gem)	7.31	1	7.31
Stroom_max	6.64	1	6.64
Dom_max_vl	1.89	1	1.89
Hoogte_LW30	56.02	1	56.02
DD	59.17	1	59.17
Sqrt(Helling)	1.78	1	1.78
Sqrt(Mediaan)	2.42	1	2.42
OM	2.23	1	2.23

**Bijlage 3: Relatie tussen hoogte tot de Laagwater (LW30)(meter tov 30%-
frequentie van de laagwaters) en droogvalduur op basis van SP0816
dataset**

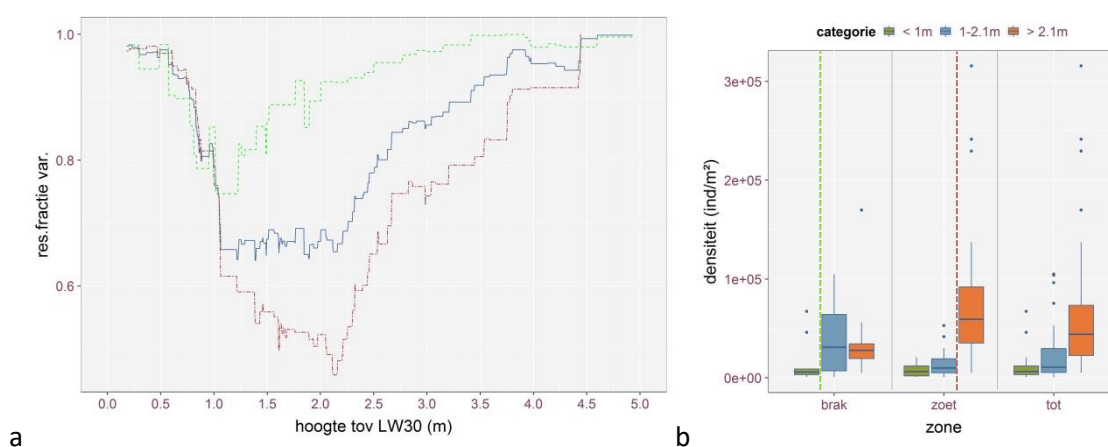


Figuur A 40 Relatie tussen droogvalduurpercentage (%) en hoogte tov LW30 (m) in de 4 saliniteitszones

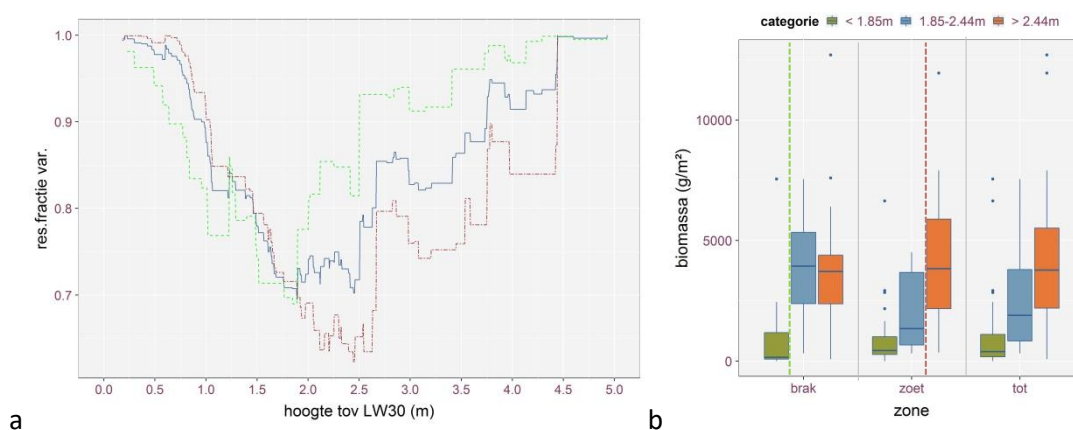
Bijlage 4: Opsplitsingsanalyses voor Hoogte tov laagwaterlijn (LW30) van het slik

Bijlage 4A voor de HM14 dataset

Uit de analyse voor hoogte ten opzichte van de Laagwater (LW30) blijkt zowel op basis van de densiteit (Figuur A 41) als de biomassa (Figuur A 42) voor de brakke zone een lagere grenswaarde dan voor de zoete zones. De grenswaarde is geassocieerd met een een sterker verschil tussen hoge en lage waarden in de zoete zone. De resultaten voor de totale Zeeschelde vertoont een grote range aan kleine residuele fracties, zodat hier veel moeilijker 1 grenswaarde kan bepaald worden. Dit pleit, naast het gevonden verschil in benthosgemeenschap, nogmaals voor een aparte analyse van de brakke en zoete zone. Voor macrobenthosdensiteit ligt de ecotoopgrens tussen de 1 en 1.2m voor de brakke zone en rond de 2.1m voor de zoete zone (Figuur A 41b), voor biomassa op 1.5-1.85m voor brak en voor de zoete zone duidelijk hoger rond de 2.5 m. Dezelfde conclusies over een driedeling van de slikhabitat die we noteerden bij droogvalduur gelden ook hier.



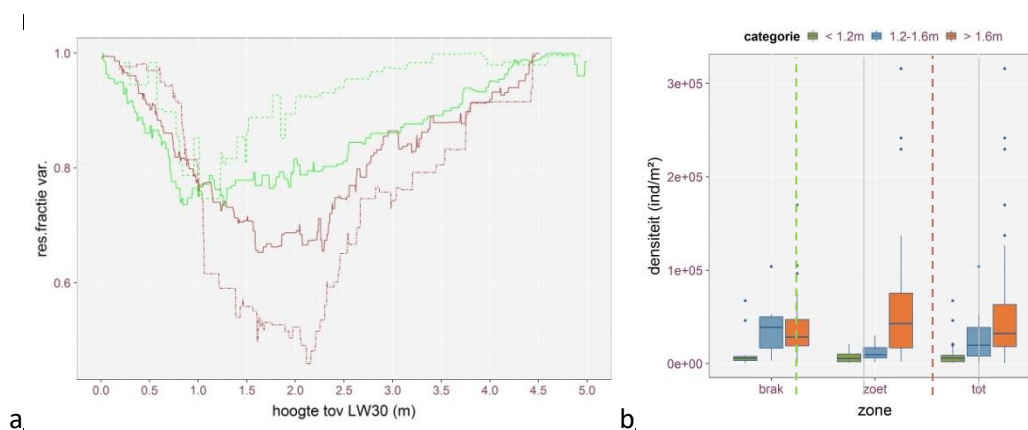
Figuur A 41 a) Residueel aandeel van de totale variantie aan macrobenthosdensiteit bij verschillende opsplitsingen op basis van hoogte tov LW30 (m) voor habitatmapping Zeeschelde dataset (blauw volle lijn), brak(groene stippellijn) en zoet (bruine stippellijn) ($n_{\text{totaal}}: 132$, $n_{\text{brak}}: 44$, $n_{\text{zoet}}: 88$) b) verdeling van de densiteiten tussen relevante grenswaarden.



Figuur A 42 a) Residueel aandeel van de totale variantie aan macrobenthosbiomassa bij verschillende opsplitsingen op basis van hoogte tov LW30 (m) voor HM14 dataset (blauw volle lijn), brak (groene stippellijn) en zoet (bruine stippellijn); b) verdeling van de biomassa's tussen relevante grenswaarden.

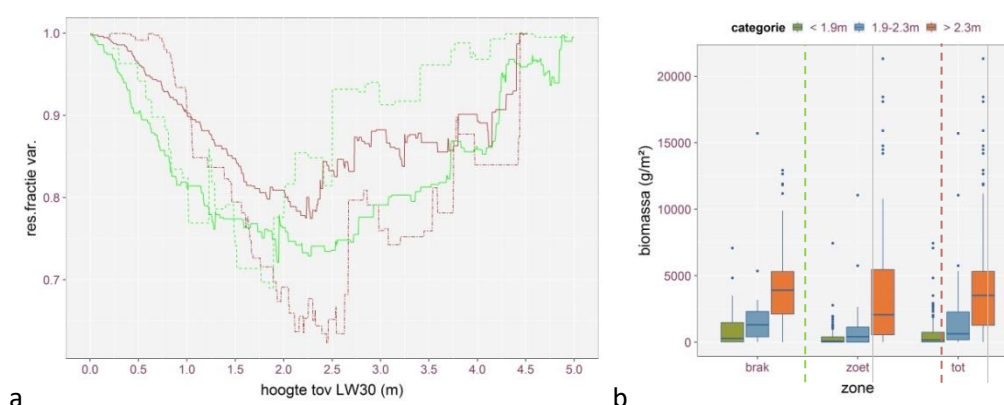
Bijlage 4B voor de SP0816 dataset

Een optimale grens tussen een lage en hoge dichtheitsklasse op basis van hoogte tov LW30 voor de *brakke zone* is iets minder duidelijk afgelijnd voor SP0816 en ligt ergens tussen 0.8 en 1.3m boven LW30 tegenover 1 en 1.2m boven LW30 voor HM14. In de *zoete zone* lag de grens rond de 2.1m boven LW30 voor HM14. Voor de SP0816data is de scheiding niet zo sterk en ligt ze eerder lager maar met een brede range tussen 1.6 en 2.2m boven de LW30-slikwatergrens.



Figuur A 43 a) Residueel aandeel van de totale variantie aan macrobenthosdichtheid bij verschillende opsplitsingen op basis van één variabele hoogte tov LW30 (m) voor de brakke zone (groen) en zoete zone (bruin) op basis van SP0816-dataset (volle lijn, n_{totaal} : 304, n_{brak} : 147, n_{zoet} : 157) en HM14-data (stippellijn); b) verdeling van de dichtheiten uit de SP0816-dataset tussen relevante grenswaarden.

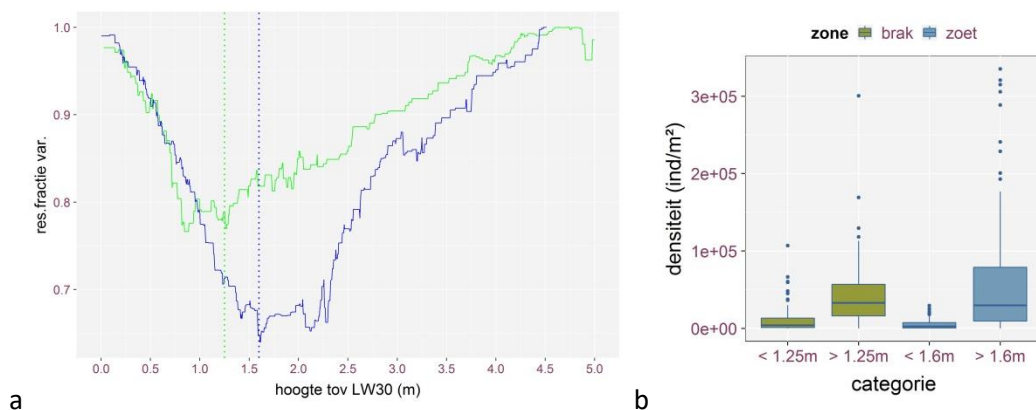
Een optimale slikhoogtegrens op basis van biomassa ligt hoger dan op basis van dichtheiten. Voor het *brakke* deel van de Zeeschelde ligt deze grens bij HM14 duidelijk rond 1.85m boven LW30 terwijl deze voor SP0816 veel minder duidelijk bepaald is met een bredere range aan mogelijke waarden maar met een minimum bij 1.94 m. In de *zoete zone* is op basis van de SP0816 data de scheiding minder sterk dan voor de HM14 data en situeert zich rond 2.35m boven de Laagwater (LW30) tegenover de 2.2-2.6 (2.45) m boven LW30 voor HM14. In conclusie kunnen we voor de variabele hoogte stellen dat de validatie positief is. Er zijn kleine afwijkingen en ook wat minder duidelijke potentiële ecotoopgrenzen in de spatial SP0816 dataset in vergelijking met de HM14 studiedata. De data zijn onder nog meer verschillende omstandigheden en in verschillende jaren genomen, wat dit kan verklaren. Toch blijken de HM14 data vrijwel steeds mooi binnen de range te liggen van de SP0816 data.



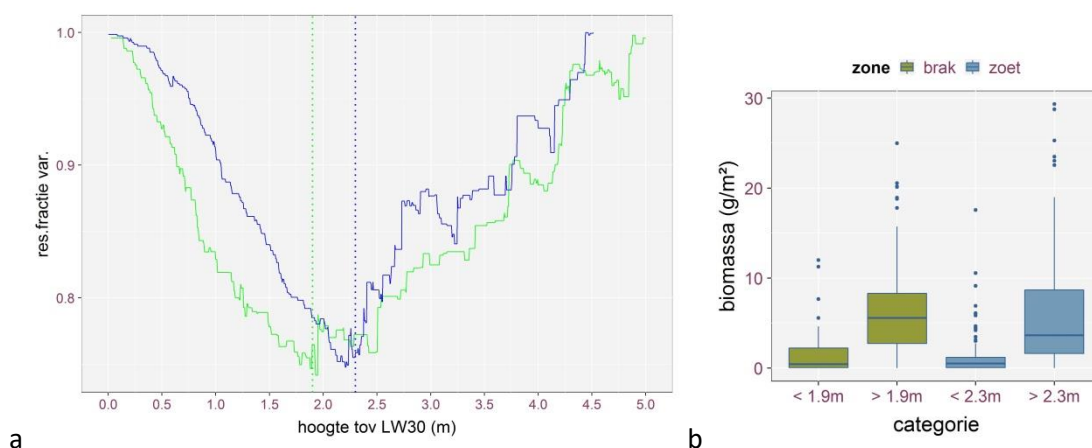
Figuur A 44 a) Residueel aandeel van de totale variantie aan macrobenthosdichtheid bij verschillende opsplitsingen op basis van droogvalduurpercentage voor de brakke zone (groen) en zoete zone (bruin) op basis van SP0816-dataset (volle lijn; n_{totaal} : 321, n_{brak} : 155, n_{zoet} : 166) en HM14-data (stippellijn); b) verdeling van de biomassa's uit de SP0816-dataset tussen relevante grenswaarden.

Bijlage 4C Opdeling slikecotopen op basis van de LW30-slikwatergrens voor de totale dataset

Een belangrijk voordeel van een ecotopenafleiding op basis van de hoogte tov de Laagwater (LW30) is dat zowel het subtidaal (waar droogvalduur niet toepasbaar is) als het slik samen in één beweging zou kunnen afgeleid worden. De bekomen grenswaarde bij deze opdeling blijkt echter niet zo stabiel bij verschillende datasets in vergelijking met droogvalduur, deels ten gevolge van het ruimtelijk variërend tijverskil (Bijlage 5).



Figuur A 45: a) Residueel aandeel van de totale variantie aan macrobenthosdensiteit bij verschillende opsplitsingen op basis van droogvalduurpercentage voor de totale dataset voor de brakke zone (groene lijn) en de zoet zone (bruine lijn) (nbrak:190, nzoet:242); b) verdeling van de densiteit uit de totale dataset bij de relevante grenswaarde voor brak en zoet.



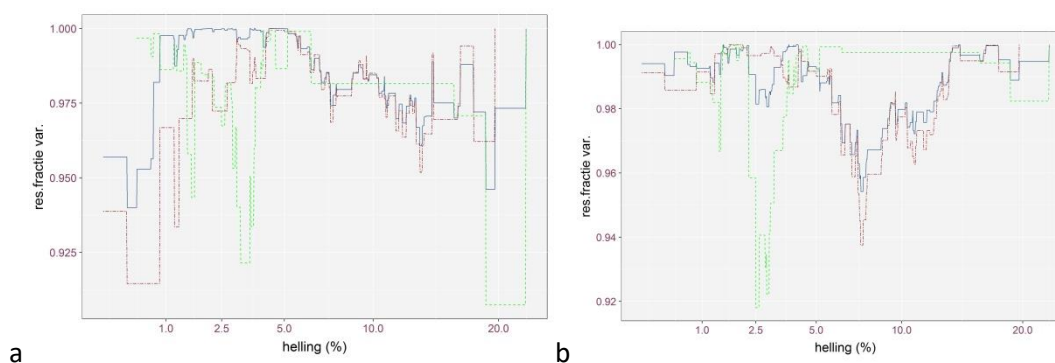
Figuur A 46: a) Residueel aandeel van de totale variantie aan macrobenthosbiomassa bij verschillende opsplitsingen op basis van droogvalduurpercentage voor de totale dataset voor de brakke zone (groene lijn) en de zoet zone (bruine lijn) (nbrak:190, nzoet:242); b) verdeling van de biomassa's uit de totale dataset bij de relevante grenswaarde voor brak en zoet.

Bijlage 5: Opsplitsingsanalyses voor Organisch materiaal percentage in slik en slikhelling

Bijlage 5A voor de HM14 dataset

Helling (%)

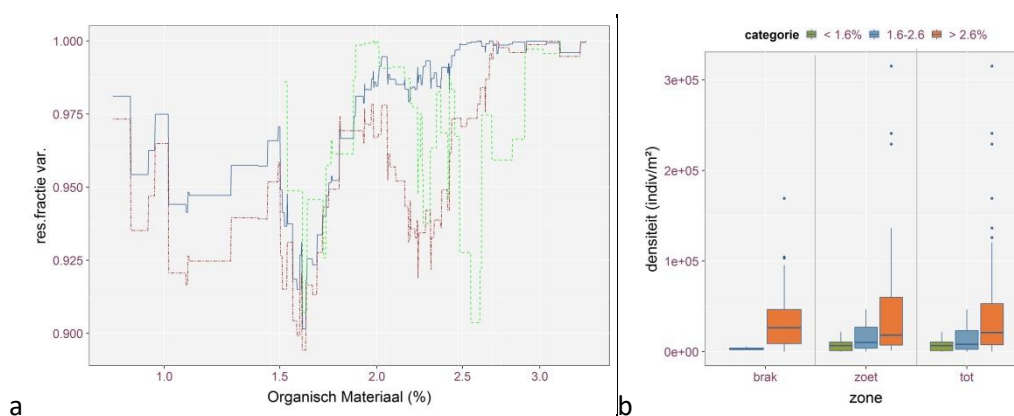
Naast hoogteligging en maximale stroomsnelheid kon een klein deel van de variatie in macrobenthosdensiteit en -biomassa toegewezen worden aan helling. Om een hellingsklasse met hogere densiteiten af te scheiden bleek zowel de univariate analyse met één splitsing als unimodale opsplitsing met een onder- en bovengrens geen zinvol resultaat te geven (residuele fractie van de variantie > 0.9 of 90%).



Figuur A 47 Verklaarde variantie aan a) densiteit aan macrobenthos en b) biomassa bij verschillende opsplitsingen op basis van droogvalduurpercentage voor HM14 dataset (blauw volle lijn), brak(groene stippellijn) en zoet (bruine stippellijn).

Organisch materiaal (%)

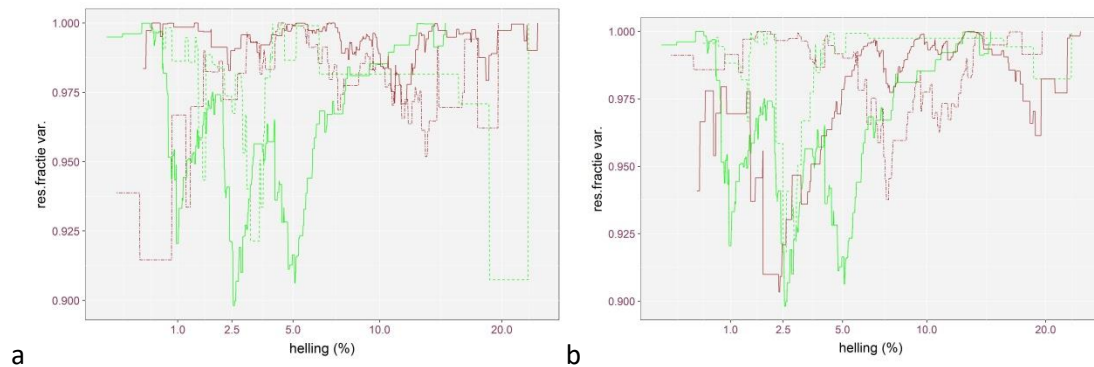
Ook organische stof verklaarde een deel van de totale variatie van de brakke soortengemeenschap en totale densiteiten in de zoete zone. Ook hier blijkt het verschil in variantie tussen de groepen te klein (>0.9). Opsplitsingen op basis van biomassa bleven ook boven de 0.9 en worden niet besproken.



Figuur A 48 a) Verklaarde variantie aan macrobenthosdensiteit bij verschillende opsplitsingen op basis van organische materiaal (%) voor HM14 dataset (blauw volle lijn), brak(groene stippellijn) en zoet (bruine stippellijn) (n_{totaal} : 321, n_{brak} :155, n_{zoet} :166; b) verdeling van de densiteiten tussen relevante grenswaarden.

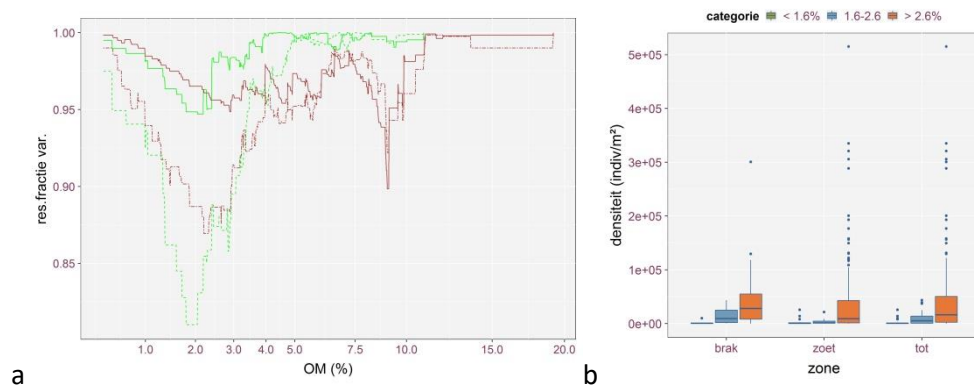
Bijlage 5B voor de SP0816 dataset

Helling (%)

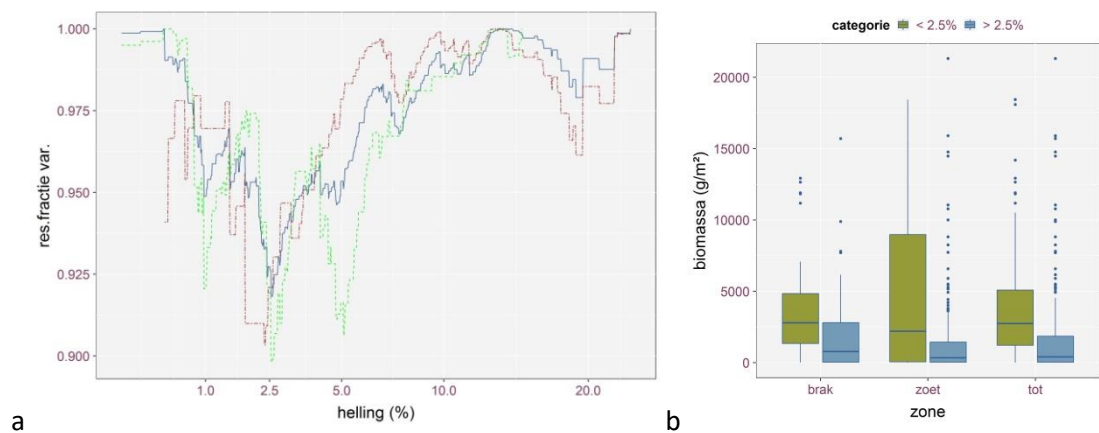


Figuur A 49 Verklaarde variantie aan a) macrobenthosdensiteit en b) -biomassa bij verschillende opsplitsingen op basis van helling voor de brakke (groen) en zoete (bruin) zone in de SP0816 dataset (volle lijn) en HM14 data (onderbroken lijn).

Organisch materiaal (%)



Figuur A 50 a) Verklaarde variantie aan macrobenthosdensiteit bij verschillende opsplitsingen op basis van organische materiaal (%) voor SP0816 dataset (blauw volle lijn), brak(groene stippellijn) en zoet (bruine stippellijn) (n_{totaal} : 321, n_{brak} :155, n_{zoet} :166) b) verdeling van de densiteiten uit de SP0816-dataset tussen relevante grenswaarden.



Figuur A 51 a) Verklaarde variantie aan macrobenthosdensiteit bij verschillende opsplitsingen op basis van helling (%) voor SP0816 dataset (blauw volle lijn), brak(groene stippellijn) en zoet (bruine stippellijn) (n_{totaal} : 321, n_{brak} :155, n_{zoet} :166); b) verdeling van de biomassa's uit de SP0816-dataset tussen relevante grenswaarden.