



**Vlaanderen**  
is wetenschap








# Effecten van sedimentatie en erosie op macrozoöbenthos in de Zeeschelde

## Resultaten na 3 jaar onderzoeksmonitoring

Frank Van de Meutter, Joost Vanoverbeke, Gunther Van Ryckegem, Olja Bezdenjesnji, Dimitri Buerms, Vincent Smeekens, Charles Lefranc, Jan Soors, Alexander Van Braeckel

**INSTITUUT  
NATUUR- EN BOSONDERZOEK**

**Auteurs:**

Frank Van de Meutter  Joost Vanoverbeke , Gunther Van Ryckegem , Olya Bezdenjesnji, Dimitri Buerms, Vincent Smeekens , Charles Lefranc, Jan Soors, Alexander Van Braeckel   
*Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek*

**Reviewers:**

Erika Van den Bergh

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

**Vestiging:**

Herman Teirlinckgebouw  
INBO Brussel  
Havenlaan 88 bus 73, 1000 Brussel  
[vlaanderen.be/inbo](https://vlaanderen.be/inbo)

**e-mail:**

[Frank.Vandemeutter@inbo.be](mailto:Frank.Vandemeutter@inbo.be)

**Wijze van citeren:**

Van de Meutter F., Vanoverbeke J., Van Ryckegem G., Bezdenjesnji O., Buerms D., Smeekens V., Lefranc C., Soors J., Van Braeckel A. (2023). Effecten van sedimentatie en erosie op macrozoöbenthos in de Zeeschelde. Resultaten na 3 jaar onderzoeksmonitoring. Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek 2023 (40). Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, Brussel.  
DOI: [doi.org/10.21436/inbor.97794505](https://doi.org/10.21436/inbor.97794505)

**D/2023/3241/332**

**Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek 2023 (40)**

**ISSN: 1782-9054**

**Verantwoordelijke uitgever:**

Hilde Eggermont

**Foto cover:**

Staalname van macrobenthos op slikken van de Zeeschelde bij Lillo



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

## **EFFECTEN VAN SEDIMENTATIE EN EROSIE OP HET MACROZOÖBENTHOS IN DE ZEESCHELDE**

### **Resultaten na 3 jaar onderzoeksmonitoring**

**Van de Meutter Frank, Joost Vanoverbeke, Gunther Van Ryckegem, Olja  
Bezdenjesnji, Dimitri Buerms, Vincent Smeekens, Charles Lefranc, Jan Soors,  
Alexander Van Braeckel**

[doi.org/10.21436/inbor.97794505](https://doi.org/10.21436/inbor.97794505)

## Dankwoord/Voorwoord

In de eerste plaats een dankwoordje en een eresaluut aan onze betreurde collega Ruben Elsen die nauw betrokken was bij het opstarten van het project rond benthosraaien. Alle medewerkers van het veldteam (Joram!) en alle studenten die hielpen bij het verzamelen en verwerken van de data: dikke merci!



## Samenvatting

Sinds 2018 voert het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, team Estuaria een jaarlijkse onderzoeksmonitoring uit op vaste punten langsheen 34 “benthosraaien”, verspreid over de Zeeschelde. Het doel is om lokale veranderingen in abiotiek, zoals hoogteligging en sedimenteigenschappen, doorheen de tijd te evalueren en de invloed daarvan op het macrozoöbenthos op te volgen.

In een eerste rapport analyseerden we hoe plaatselijk netto hoogteveranderingen door sedimentatie en erosie samengaan met veranderingen in granulometrie en organisch stofgehalte van het sediment (Van de Meutter et al., 2022). De studie toonde aan dat netto hoogteveranderingen geen of verwaarloosbaar kleine directe invloed hebben op onderzochte granulometrische karakteristieken (mediane korrelgrootte, slibpercentage) en organisch stofgehalte die potentieel mee sturend zijn voor het macrobenthos.

In dit tweede rapport onderzoeken we hoe netto sedimenthoogteveranderingen over 1 jaar het macrobenthos beïnvloeden in de Zeeschelde. De resultaten zijn variabel, maar de meest opvallende respons was een toename van de macrobenthosbiomassa, met name van de Oligochaeta, bij een grote sedimentatie (>20cm). Een deel van deze toename past in de aanpassing van de gemeenschap aan de (zeker voor Oligochaeta gunstigere) omstandigheden hoger op de slikgradiënt. De waargenomen toename bleek dikwijls nog sterker te zijn dan verwacht. Waarschijnlijk wijst dit op een opportunistische respons na verstoring: de benthosgemeenschap wordt dermate verarmd (mortaliteit) door de begraving dat opportunistische soorten de kans krijgen om plots sterk in aantal toe te nemen. We vonden dit patroon enkel terug voor de als erg opportunistisch te boek staande Oligochaeta, of voor de totaal macrozoöbenthos in de zones waar Oligochaeta het overgrote deel uitmaken van het macrozoöbenthos. De data laten niet toe om voor het andere (niet-opportunistische) macrobenthos of voor soortenrijkdom en -diversiteit effecten van sedimentatie te onderzoeken. Als deze overige soorten ook mortaliteit ondervinden als gevolg van grote sedimentatie (wat het optreden van een opportunistische respons bij Oligochaeta lijkt te suggereren) dan kan voor deze soorten een netto negatieve respons verwacht worden, omdat ze ecologisch vaak minder goed in staat zijn om een snelle opportunistische respons te vertonen. Verder onderzoek hieromtrent is aangewezen. Belangrijke kanttekeningen hierbij zijn dat een opportunistische respons op een verstoring een tijdelijk fenomeen is (de benthosbiomassa zal weer dalen) maar ook dat een opportunistische respons vaak een aanwijzing is dat de ecosysteemfunctie van het ecosysteem gecompromitteerd is, doordat de diversiteit aan soorten (tijdelijk) ontbreekt die nodig zijn om de ecologische processen te onderhouden.

Opvallend is de afwezigheid van duidelijke effecten van erosie op het macrobenthos. De hoeveelheid grote erosie-events was aan de lage kant in de dataset, wat de kracht van de analyses beperkte. Anderzijds kan ook na een erosie een opportunistische respons volgen van Oligochaeta, waardoor het verwachte netto-effect (een daling van densiteiten en biomassa) klein blijft. Zowel voor sedimentatie als erosie geldt dat onze resultaten enkel gelden voor de in deze studie aangetroffen grootteordes van sedimentatie en erosie, die enkele uitbijters daargelaten, zelden groter was dan 30-40cm.



## Betekenis voor beheer en/of beleid

Lokale hoogteveranderingen van het sediment, als gevolg van sedimentatie en erosie, kunnen de biomassa van het macrobenthos op het slik in de Zeeschelde beïnvloeden. Beleid- en beheermaatregelen met directe of indirecte gevolgen voor sedimentatie en erosie op het slik moeten zich daarvan rekenschap geven.

- Opportunistische soorten zoals de Oligochaeta kunnen tijdelijk toenemen door sedimenthoogteveranderingen (SHV), maar zeer waarschijnlijk ondervinden andere soorten nadeel. In de brakke zone (zone met sterke saliniteitsgradiënt) leven vooral andere soorten dan Oligochaeta, maar waren er te weinig data om effecten van SHV te bestuderen.
- De macrobenthosbiomassa is doorgaans het grootst in het hoge slik, daardoor hebben sedimenthoogteveranderingen op middelhoog en hoog slik meer impact op de totale systeembiomassa van bodemdieren.
- Precieze oorzaak-gevolg relaties en de duur van deze effecten zijn voorlopig niet echt duidelijk en vereisen uitgebreider studiewerk. Vanuit de literatuur volgt dat herstel meerdere jaren kan duren als de verstoring ingrijpend is, en dat gedurende de herstelfase het ecosysteemfunctioneren suboptimaal is.

Gezien het grote belang van de systeembiomassa macrobenthos voor de werking van het Zeeschelde-ecosysteem pleiten we voor aanvullend onderzoek, vooral naar omstandigheden waaronder en soorten waarvoor er negatieve effecten voor de macrobenthosbiomassa optreden.

.





## English abstract

Since 2018, the Estuaries team of the Institute for Nature and Forest Research, has been performing annual research monitoring at fixed points along 34 "benthos transects" spread across the Zeeschelde. The aim is to evaluate local changes in abiotics, such as elevation and sediment properties, over time and to monitor their impact on macrozoobenthos.

In a first report, we analysed how local net elevation changes due to sedimentation and erosion correlate with changes in granulometry and sediment organic matter content (Van de Meutter et al., 2022). The study showed that net elevation changes have no or negligible direct impact on studied granulometric characteristics (median grain size, silt percentage) and organic matter content that potentially co-direct macrobenthos.

In this second report, we investigate how net sediment elevation changes over 1 year affect macrobenthos in the Zeeschelde. The results are variable, but the most striking response was an increase in macrobenthos biomass, especially of Oligochaeta, at high sedimentation (>20cm). Part of this increase fits with the adaptation of the community to the (certainly for Oligochaeta more favourable) conditions higher up the mudflat gradient. The observed increase of macrobenthos biomass was often found to be even stronger than expected. Possibly, this points to an opportunistic response after disturbance: the benthos community is impoverished (by mortality) by burial to such an extent that opportunistic species have the opportunity to suddenly increase in number. We found this pattern only for Oligochaeta, which are considered to be very opportunistic, or for the total sum of macrozoobenthos in the zones where Oligochaeta make up the bulk of the macrozoobenthos. The data do not allow to investigate effects of sedimentation for the other (non-opportunistic) macrobenthos species or for species richness and diversity. If these other species also experience mortality as a result of large sedimentation (which is suggested by the occurrence of an opportunistic response in Oligochaeta) then a net negative response can be expected for these species, as they are often ecologically less capable of a rapid opportunistic response. Further research on this topic is warranted. Important notes here are that an opportunistic response after a disturbance is a temporary phenomenon (the benthos biomass will decrease again) but also that an opportunistic response is often an indication that the ecosystem function of the ecosystem is compromised, due to the (temporary) lack of species diversity needed to maintain ecological processes. The absence of clear effects of erosion on the macrobenthos is striking. The amount of large erosion events was on the low side in the dataset, which limited the power of the analyses. On the other hand, an opportunistic response by Oligochaeta may also follow erosion, leaving the expected net effect (a decrease in densities and biomass) small. For both sedimentation and erosion, our results are valid only for the orders of magnitude of sedimentation and erosion found in this study, which apart from a few outliers, was rarely larger than 30-40cm.

## Inhoudstafel

Dankwoord/Voorwoord .....	2
Samenvatting .....	3
Betekenis voor beheer en/of beleid .....	4
English abstract .....	5
Lijst van figuren .....	7
Lijst van tabellen .....	8
1 Inleiding.....	9
2 Materiaal & Methode.....	11
2.1 Studie design en dataverzameling .....	11
2.2 Analyses.....	12
3 Resultaten .....	16
3.1 Biomassa alle macrobenthos .....	16
3.1.1 SVH en effectieve verschilwaarden van de totale macrobenthosbiomassa .....	16
3.1.2 SVH en absoluut verschil in totale macrobenthosbiomassa .....	19
3.1.3 SVH en relatief verschil in totale macrobenthosbiomassa .....	21
3.2 Biomassaverschil van Oligochaeta .....	22
3.2.1 SHV en effectief biomassaverschil van Oligochaeta .....	22
3.2.2 SHV en absoluut verschil van Oligochaeta biomassa .....	25
3.2.3 SHV en relatief verschil van de Oligochaeta biomassa .....	27
3.3 Biomassa macrobenthos zonder Oligochaeta.....	29
3.4 De relatie tussen benthosbiomassa en hoogte op het slik .....	30
4 Discussie.....	33
4.1 Effecten van sedimenthoogteverandering op macrobenthos: patronen .....	33
4.2 Effecten van sedimenthoogteverandering op macrobenthos: mogelijke verklaringen	34
4.3 Toepasbaarheid van onze resultaten .....	36
4.4 Conclusie .....	37
Referenties .....	39





## Lijst van figuren

Figuur 1: Overzicht van de Zeeschelde met kleuraanduiding van de verschillende saliniteitszones en de ligging van de benthosraaien. De aangeduide zones komen ook overeen met de afbakening van KRW waterlichamen.	11
Figuur 2: Correllogram van de vier beschikbare abiotische variabelen die sterk met hoogte op het slik correleren. (DD: Droogvalduur, D50: mediane korrelgrootte, Dry_Bulk: Bulk Density, Omperc: gehalte organisch materiaal in %). De getoonde dataset is voor de totaalsom van alle macrobenthos. De andere afgeleide datasets met een selectie van datapunten vertoonden zeer vergelijkbare distributies en relaties.	14
Figuur 3: Regressies tussen sedimenthoogteverandering en verschil in totale benthosbiomassa per KRWzone voor de periode 2018-2019. De y-as is herschaald naar de derdemachtswortel. Regressielijnen zijn puur illustratief en geven geen significante verbanden weer.	16
Figuur 4: Regressies tussen sedimenthoogteverandering en verandering in totale benthosbiomassa per KRWzone voor de periode 2019-2020. De y-as is herschaald naar de derdemachtswortel.	17
Figuur 5: Regressies tussen sedimenthoogteverandering en verandering in totale benthosbiomassa per KRWzone voor de periode 2019-2020 voor een gereduceerde range van SHV verandering (-20 cm tot +20cm). Regressielijnen zijn puur illustratief en zijn geen significante verbanden. De y-as is herschaald naar de derdemachtswortel.	18
Figuur 6: Regressie tussen sedimenthoogteverandering en de absolute verandering in totale benthosbiomassa voor de periode 2019-2020. De y-as is herschaald naar de derdemachtswortel. De kleur van de punten is gebaseerd op de droogvalduur in 2020 (DD_2020).	20
Figuur 7: Correlaties tussen sedimenthoogteverandering en relatieve verandering in totale benthosbiomassa per KRWzone voor de periode 2019-2020.	22
Figuur 8: Correlaties tussen sedimenthoogteverandering en verandering in Oligochaeta biomassa per KRWzone voor de periode 2018-2019. De y-as is herschaald naar de derdemachtswortel.	23
Figuur 9: Regressies tussen sedimenthoogteverandering en verandering in Oligochaeta biomassa per KRWzone voor de periode 2019-2020. De y-as is herschaald naar de derdemachtswortel.	24
Figuur 10: Regressies tussen sedimenthoogteverandering (SHV) en verandering in Oligochaeta biomassa per KRWzone voor de periode 2019-2020 voor een gereduceerde range van SHV (-20 cm tot +20cm). Regressielijnen zijn puur illustratief en zijn geen significante regressielijnen. De y-as is herschaald naar de derdemachtswortel.	24
Figuur 11: Regressie tussen sedimenthoogteverandering en de absolute verandering in Oligochaeta biomassa voor de periode 2019-2020. De y-as is herschaald naar de derdemachtswortel. Kleuren geven de droogvalduur aan.	26
Figuur 12: Regressie per KRWzone tussen sedimenthoogteverandering en de absolute verandering in Oligochaeta biomassa voor de periode 2019-2020. De y-as is herschaald naar de derdemachtswortel. De regressielijnen per KRWzone zijn ter illustratie weergegeven; ze verschillen onderling niet zodat in feite slechts 1 algemeen verband tussen SHV en absolute biomassaverandering bestaat.	26



Figuur 13: Correlaties tussen sedimenthoogteverandering en relatieve verandering in Oligochaeta biomassa per KRWzone voor de periode 2019-2020.	28
Figuur 14: Relatie tussen benthosbiomassa (alle soorten) en hoogte (m) ten opzichte van de 5% droogvalduurhoogte. Stalen waarvoor de SHV groter was dan 0.2m zijn rood gekleurd. Alleen de gegevens van 2019 en 2020 worden getoond. De smoother is illustratief en gebaseerd op alle punten (dus ook met grote SHV).	31

## Lijst van tabellen

Tabel 1: Resultaten van Lineaire regressie modellen voor effecten van sedimenthoogteverandering (SHV), KRWzone, abiotische variabelen en hun interacties op de verandering in totale benthosbiomassa tussen 2018-2019 en 2019-2020. Waar toepasbaar worden analyseresultaten voor de volledige range aan SHV en een restrictieve range (-20 tot +20cm) gegeven.	18
Tabel 2: Resultaten van Lineaire regressie modellen voor effecten van sedimenthoogteverandering (SHV), KRWzone, abiotische variabelen en hun interacties op de absolute verandering in totale benthosbiomassa tussen 2018-2019 en 2019-2020. Waar toepasbaar worden analyseresultaten voor de volledige range aan SHV en een restrictieve range (-20 tot +20cm) gegeven.	20
Tabel 3: Resultaten van Lineaire regressie modellen voor effecten van sedimenthoogteverandering (SHV), KRWzone, abiotische variabelen en hun interacties op de (log van de) relatieve verandering in totale benthosbiomassa tussen 2018-2019 en 2019-2020.	21
Tabel 4: Resultaten van Lineaire regressie modellen voor effecten van sedimenthoogteverandering (SHV), KRWzone, abiotische variabelen en hun interacties op de verandering in biomassa Oligochaeta tussen 2018-2019 en 2019-2020. Waar relevant worden analyses voor de volledige range aan SHV en een restrictieve range (-20 tot +20cm) gegeven. Significante p-waardes staan in vetgedrukte tekst aangeduid.	25
Tabel 5: Resultaten van Lineaire regressie modellen voor effecten van sedimenthoogteverandering (SHV), KRWzone, abiotische variabelen en hun interacties op de absolute verandering in biomassa Oligochaeta tussen 2018-2019 en 2019-2020. Waar relevant worden analyses voor de volledige range aan SHV en een restrictieve range (-20 tot +20cm) gegeven. Significante p-waardes staan in vetgedrukte tekst aangeduid.	27
Tabel 6: Resultaten van Lineaire regressie modellen voor effecten van sedimenthoogteverandering (SHV), KRWzone, abiotische variabelen en hun interacties op de logaritme van de relatieve verandering in biomassa Oligochaeta tussen 2018-2019 en 2019-2020. Waar relevant worden analyses voor de volledige range aan SHV en een restrictieve range (-20 tot +20cm) gegeven. Significante p-waardes staan in vetgedrukte tekst aangeduid.	28
Tabel 7: Resultaten van de Generalized mixed model analyse met benthosbiomassa (alle soorten en enkel Oligochaeta) als afhankelijke variabele.	31

# 1 INLEIDING

Voorliggend rapport is het tweede deel van het onderzoek naar de effecten van sedimentatie en erosie op de eigenschappen van sediment en bodemdiergemeenschappen op vaste punten langsheen 34 dwarse onderzoeksraaien, de zogenaamde benthosraaien, in de Zeeschelde. In het eerste deel (Van de Meutter et al. 2022) werd gefocust op de abiotische effecten van sedimentatie-erosie terwijl in dit tweede deel de effecten op biota nader bekeken worden.

Dit onderzoek kadert in de groeiende bezorgdheid over de gevolgen voor bodemorganismen en hun leefomgeving in de Zeeschelde van antropogeen verhoogde sedimentdynamiek als gevolg van tijdelijke en permanente aanpassingen van de bathymetrie en vorm van het estuarium door verruiming, baggeren en storten, oeververdediging, bochtafsnijding, haven ontwikkeling,... . Ook wereldwijd stelt zich deze vraag naar aanleiding van verwachte toename van sedimentdynamiek in estuaria en kustgebieden, niet alleen door fysische ingrepen, maar ook door zeespiegelstijging, stormen en plotse extreme piekdebieten ten gevolge van de algemene klimaatverandering.

In wetenschappelijke literatuur ging de afgelopen decennia heel wat aandacht naar effecten van sedimenthoogteveranderingen op ongewervelde dieren in het estuariene en maritieme milieu, tot in de diepzee toe. Sedimentatie en erosie zijn natuurlijke processen in rivieren, estuaria en kustgebieden. Organismen die in het sediment leven hebben vaak aanpassingen om hiermee om te gaan, zoals verticale migratie bij sedimentatie (Miller et al., 2002; Bolam, 2011; Hutchison et al., 2020). Niet alleen de evident mobiele taxa zoals Oligochaeta, Polychaeta en vele Amphipoda, maar ook verschillende gewoonlijk sedentaire taxa zoals de gewone mossel *Mytilus edulis* vertonen deze verticale migratie na sedimentatie (Hutchison et al., 2020). Er bestaan echter grote verschillen in de mate waarin benthostaxa gevoelig zijn aan of een respons kunnen vertonen op sedimentdynamiek. Er wordt zelfs geopperd dat de algemeen aanvaarde relatie tussen sediment korrelgrootte en de samenstelling van de benthosgemeenschap te wijten is aan verschillen in dynamiek tussen de sedimenttypes (zandiger: meer dynamiek, slibbig: minder dynamiek) en de mate waarin taxa hiertegen bestand zijn (Snelgrove & Butman, 1994).

Sedimentdynamiek kan dus een sturend effect hebben op het benthos, ook op soorten die daar in zekere mate aan aangepast zijn. Bij sedimenthoogteverandering spelen zowel de omvang als de snelheid een rol (Essink, 1999; Miller et al., 2002). De mate waarin soorten met plotse sedimentatie kunnen omgaan, wordt uitgedrukt als de fatale begravingsdiepte. Deze varieerde van 2 tot bijna 90 cm voor een serie van 22 Nederlandse macrobenthossoorten (Essink, 1999). Ook de frequentie waarmee sedimentdynamiek plots verandert is belangrijk. De tijd nodig voor herstel na een catastrofale gebeurtenis (bv. plots sterke sedimentatie) hangt af van de schadelijkheid, bijvoorbeeld de afstand tot de lethale begravingsdiepte, en van de soortspecifieke snelheid en timing van reproductie. Soorten met een korte levenscyclus en veel nakomelingen (grote reproductiesnelheid) kunnen snel herstellen van een catastrofale sedimenthoogteverandering. Soorten met een langere levenscyclus, die seizoenaal verankerd is hebben soms meerdere jaren nodig om te herstellen, afhankelijk van het tijdstip van de catastrofe. De tweekleppige het Nonnetje (*Macoma balthica*) bijvoorbeeld is pas sexueel matuur vanaf het tweede levensjaar en de spat productie gebeurt hoofdzakelijk van eind februari tot en met april (Chambers & Milne, 1975). Het herstel van een reproductieve populatie kan daarom vaak meer dan 2 jaar duren. Een vuistregel is dat herstel van een



macrobenthos populatie onvolledig is wanneer die meerdere keren per jaar een lethale dynamiek te verwerken krijgt (Essink, 1999). Meer algemeen is vastgesteld dat de tijd tot herstel van een macrobenthosgemeenschap korter is in zandig sediment dan in slibbig sediment. Dit versterkt opnieuw de theorie dat verschillen in benthosgemeenschappen tussen sedimenten met verschillende korrelgrootte in feite te wijten zijn aan verschillen in weerbaarheid tegen sedimentatie en erosie (Dernie et al., 2003).

Op de vaste punten langs de benthosraaien in de Zeeschelde is er frequent 20 cm of meer netto sedimentatie, maar veel minder erosie, over een jaar, met enkele uitschieters tot meer dan een halve meter (Van de Meutter et al. 2022). Op schaal van het Zeeschelde systeem houden sedimentatie en erosie elkaar ongeveer in evenwicht waardoor de gemiddelde hoogteveranderingen berekend overheen al onze benthosraaien op jaarbasis miniem zijn. De waargenomen sedimentatie en erosie gaan niet significant gepaard met veranderingen in cruciale bodemcondities, zoals korrelgrootteverdeling of het gehalte organische stof. Dit is erg belangrijk in het kader van deze studie naar biotische effecten van sedimentatie en erosie, omdat we zo autocorrelatie vermijden tussen sedimenthoogteverandering veranderingen en ander factoren die de leefomgeving bepalen. De eventueel gevonden verbanden zijn daardoor eenduidiger toe te wijzen aan het fysische aspect van sedimentdynamiek zelf.

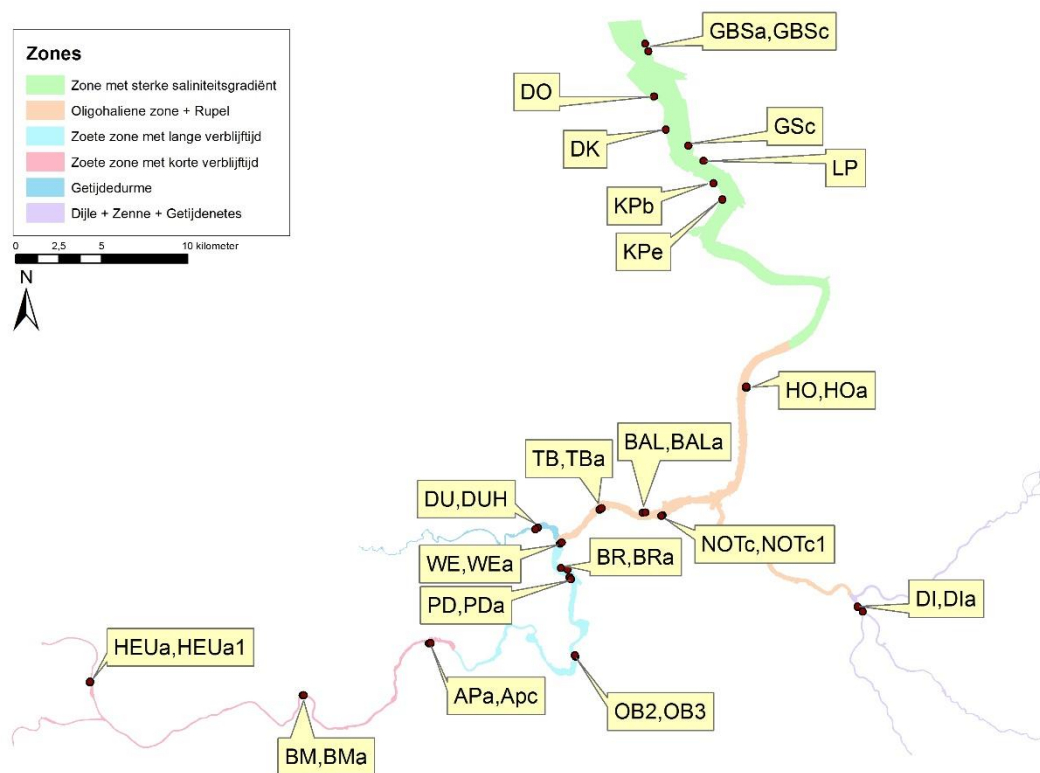
Het studiedesign, met jaarlijks herhaalde metingen op dezelfde plaatsen, is een zeer conservatieve benadering om effecten van sedimenthoogteveranderingen op benthos te bestuderen. Het is een erg ruwe benadering van de effectieve sedimentdynamiek omdat de perioden van sedimentatie, erosie en herstel tussen twee metingen niet gekend zijn. Bovendien is de antropogeen verhoogde sedimentdynamiek in de Zeeschelde geen nieuw fenomeen. Gemeenschappen zijn daaraan dus al aangepast, eventueel verarmd, waardoor we de impact onderschatten. In de discussie wordt hierop teruggekomen.

Toch is het belangrijk om te weten hoe de huidige sedimentdynamiek in het huidige ecosysteem het benthos beïnvloedt. Het kan aangeven in welke richting het ecologisch systeem zal bewegen als sedimentdynamiek verandert. Kennis over de evolutie van het macrobenthos is cruciaal onder meer omdat het de basis vormt van een deel van het voedselweb en zodoende de reproductie van vis en hyperbenthos en de overwintering van watervogels kan beïnvloeden (Van de Meutter et al., 2019a, 2021b, 2021a).

## 2 MATERIAAL & METHODE

### 2.1 STUDIE DESIGN EN DATAVERZAMELING

Het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek startte in 2018 met het onderzoek op vaste punten langsheen 34 benthosraaien verdeeld over de gehele Zeeschelde (Figuur 1). De raaien liggen telkens in paren op hetzelfde slik of indien slikken erg klein zijn op erg nabije slikken. De raaien zijn beperkt tot natuurlijke slikken, met een onverharde slik-schor gradiënt. Er is geprobeerd om de ruimtelijke spreiding van de raaien zoveel mogelijk te stratificeren overheen saliniteitszones en vloeddominantie klassen. Voor meer details, zie Van de Meutter et al. (2022).



Figuur 1: Overzicht van de Zeeschelde met kleuraanduiding van de verschillende saliniteitszones en de ligging van de benthosraaien. De aangeduide zones komen ook overeen met de afbakening van KRW waterlichamen.

#### *Abiotische variabelen*

Voor de meetwijze van de abiotische factoren korrelgrootteverdeling, en gehalte organische stof verwijzen we naar Van de Meutter et al. (2022). Bulk density werd bepaald door wegen en drogen (48h-72h, 65°C) van sedimentstalen genomen met een Kopecki ring.

Hoogtemetingen voor de berekening van sedimenthoogteveranderingen gebeurden gebruik makend van een RTK-DGPS\_Trimble R8 waarbij zowel GPS- en GLONASS-satellietsignalen ontvangen kunnen worden. De ingestelde maximale foutenmarge voor een meting van de z-waarde (hoogte) is 2 cm maar ligt gemiddeld rond  $\pm 1$  cm. Bij elke nieuwe meetcampagne wordt een eerdere meetreeks (1 jaar eerder) in de RTK-GPS ingelezen. In het veld wordt vervolgens naar elk gemeten punt van de raai teruggaan. Zodoende kunnen op een efficiënte manier de raaien opnieuw ingemeten worden met een minimale horizontale afwijking. Voor 2018 zijn toch op 7 raaien voor in totaal 46 punten afwijkingen opgemerkt van de xy-ligging ten opzichte van latere metingen, wat vaak samenging met onverwachte verschillen in de gemeten hoogte. We vermoeden daarom dat de metingen effectief op een afwijkende xy-locatie gebeurde (geen technische maar een reële xy meetfout) en deze punten zijn weggelaten in de verdere analyses. Voor elke meting van een hoogteligging (z-waarde) is nadien de droogvalduurklasse bepaald (toewijzing aan 5% interval). Droogvalduurgegevens zijn gebaseerd op interpolaties voor de hele Zeeschelde van het 4 jarig gemiddelde (eindjaar: jaar van staalname) van waargenomen waterstanden.

#### *Biotische variabelen: macrobenthosbiomassa*

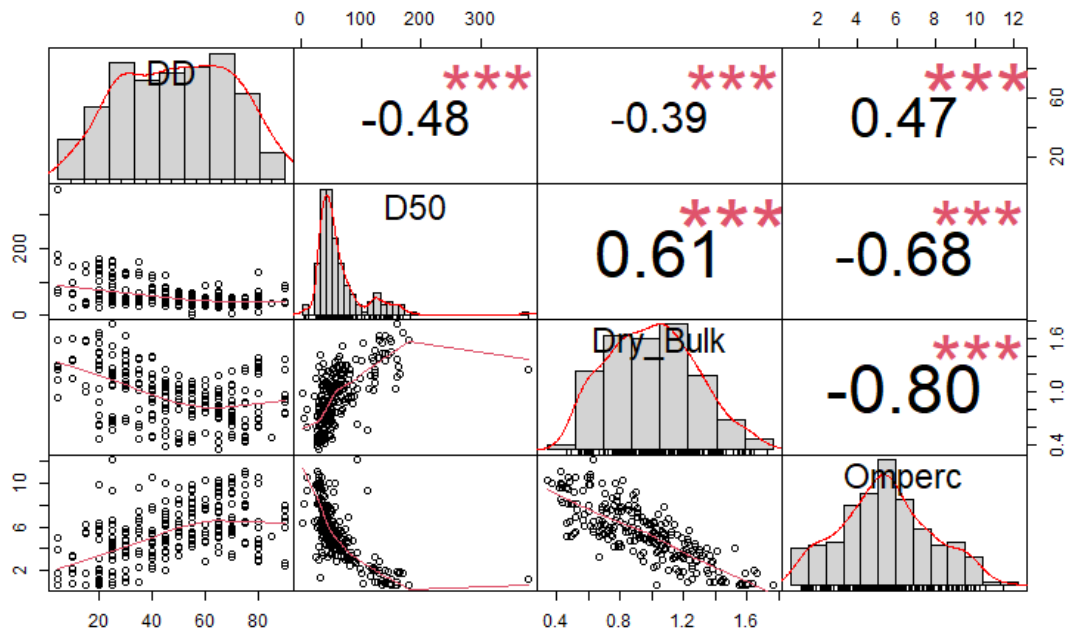
De staalname en staalverwerking van het macrobenthos volgde het standaard MONEOS protocol (Van Ryckegem et al., 2021). Een steekbuisstaal wordt genomen door een metalen steekbuis (diameter: 4,5cm) tot op een diepte van 15 cm in het slik te duwen. De genomen sediment core wordt ter plaatse gefixeerd (F-Solv 50%). Het staal wordt in het labo gespoeld en gezeefd over twee zeven met maaswijdtes 1 mm en 500  $\mu$ m. Van elke fractie wordt vervolgens het macrobenthos getrieerd, gedetermineerd tot op het laagst mogelijke taxonomische niveau en geteld. Nadien volgt de bepaling van het asvrij drooggewicht als maat voor de organische biomassa (AFDW= *Ash Free Dry Weight*) door verassing (*loss on ignition*). Per taxon worden de individuen per staal gedroogd (12h bij 105°C) en vervolgens verast (12h bij 550°C). Het verschil tussen het drooggewicht en het asgewicht is het asvrij drooggewicht (AFDW).

## 2.2 ANALYSES

Met de analyses willen we de vraag kunnen beantwoorden: wat is het effect van jaar op jaar sedimenthoogteveranderingen op het macrobenthos in de Zeeschelde? De analyses proberen dus een relatie te vinden tussen veranderingen in sedimenthoogte en veranderingen in de benthosbiomassa per staalnamepunt tussen twee opeenvolgende jaren. We bekijken daarbij drie aspecten van effecten op de benthosbiomassa: ten eerste de netto verandering in benthosbiomassa (het verschil tussen twee jaren), ten tweede de absolute verandering in benthos biomassa (dus elke verandering is een positief getal; de absolute waarde van het verschil), en ten derde de relatieve verandering (verhouding tussen twee jaren, via log-transformatie). Voor aanvang van de analyses werd voor beide jaarperiodes de afgeleide (verschil)variabelen berekend. In dit rapport veronderstellen we dat de gemeten sedimenthoogteverschillen tussen jaren quasi volledig toe te wijzen zijn aan sedimentatie en erosie. Compactie/decompactie veronderstellen we als heel beperkt. Voor de analyse maakten we gebruik van lineaire regressie.

Sedimentatie en erosie leggen een sterk verschillend soort van omgevingsstress op aan biota en vereisen mogelijk verschillende responsen. Het is daarom niet zeker dat de waargenomen respons van het benthos op sedimentatie enerzijds en erosie anderzijds in elkaars verlengde liggen, en zich door één verband laten vatten. Omdat het voor de statistische modellen die we gebruiken evidentier is om met sedimenthoogteverandering (dus zowel sedimentatie als erosie) als 1 variabele te werken (met symmetrische verdeling) gebruiken we deze toch in de analyses, tenzij er heel duidelijk aanwijzingen zijn om dat niet te doen.

De samenstelling van de macrobenthosgemeenschap in de Zeeschelde wordt vooral bepaald door haar ligging in het estuarium en de hoogteligging op de slikoever. Met betrekking tot de ligging in het estuarium is er een groot onderscheid in soortensamenstelling tussen de zone met sterke saliniteitsgradiënt (Zeeschelde IV) tussen Antwerpen en de Nederlandse grens en de overige drie zones (Oligohalinen, Zoete zone korte verblijftijd, Zoete zone lange verblijftijd). Omdat verschillende soorten benthos een verschillende respons kunnen vertonen op sedimenthoogteveranderingen (zie 1 Inleiding), werd ligging in het estuarium in elk model meegenomen als covariabele. We gebruikten daarvoor de categorische variabele “KRWzone” die aangeeft in welke van de vier KRWzones de stalen genomen zijn. Naast ligging in het estuarium is hoogte op het slik een belangrijke bepalende factor van de samenstelling van de benthosgemeenschap. De hoogteligging op de slikoever is onderdeel van een cluster van variabelen die allemaal sterk onderling gecorreleerd zijn: droogvalduur, het gehalte organische stof, korrelgrootte en bulk density (Figuur 2). Wanneer we *variance inflation factors* (VIF) berekenen voor deze variabelen in de statistische basismodellen (zie verder) dan zijn deze in de range 2.3 tot 3.8, wat op een hoge collineariteit wijst. Na weglaten van de meest collineaire factoren blijven steeds droogvalduur en percentage organisch materiaal over als variabelen met een lage VIF (<1.5). Ook de cruciale variabele sedimenthoogteverandering (SHV) was slechts beperkt gecorreleerd met deze omgevingsvariabelen en had een lage VIF score (1.01) zodat ze steeds samen met de andere abiotisch variabelen kon gebruikt worden.





Figuur 2: Correllogram van de vier beschikbare abiotische variabelen die sterk met hoogte op het slik correleren. (DD: Droogvalduur, D50: mediane korrelgrootte, Dry\_Bulk: Bulk Density, Omperc: gehalte organisch materiaal in %). De getoonde dataset is voor de totaalsom van alle macrobenthos. De andere afgeleide datasets met een selectie van datapunten vertoonden zeer vergelijkbare distributies en relaties.

- Analysestrategie

Statistische modellen vereisen voldoende en goed verdeelde data om robuuste analyses te kunnen maken. Veel macrobenthos soorten komen echter in lage dichtheden voor, waardoor er een zeer grote toevalsfactor is om ze aan te treffen (lastige verdeling van de data) en er een laag aantal data van beschikbaar is. Dit is extra lastig om het jaar op jaar verschil voor deze soorten te berekenen, met veel toevallige toenames, afnames en vaak zeer veel nulwaardes (niet aanwezig in beide jaren). Daarom voerden we enkel analyses uit voor 3 groepen met voldoende en redelijk robuuste data. Bovendien zijn dit ook systeemecologisch (trofisch) gezien de meest relevante groepen macrobenthos in de slikken. De drie groepen waren (1) de totale biomassa van alle macrobenthossoorten, (2) de aquatische Oligochaeta (kleine borstelarme wormen), die veruit de talrijkste groep zijn in met name het zoete en oligohaliene deel van de Zeeschelde, en (3) alle macrobenthos soorten samen zonder de Oligochaeta (niet-Oligochaeta).

Analysemodellen bestonden in eerste instantie uit het netto verschil in benthosbiomassa, het absolute verschil in benthosbiomassa of het relatieve verschil in benthosbiomassa tussen jaren als afhankelijke variabele, en sedimenthoogteverandering (SHV), KRWzone en verschilperiode (2020-2019 of 2019-2018) en hun driewegsinteractie als onafhankelijke variabelen en raacode als random variabele. Raacode groepeerde variabelen die tot dezelfde raai behoren en brengt deze afhankelijkheidsstructuur mee in het model. Wanneer een van de interacties met verschilperiode significant was, werden aparte modellen per verschilperiode gemaakt. Indien dit niet het geval was, dan bleef het model behouden maar zonder verschilperiode in de interactie (als eerste stap in de *backward selection*, zie verder). Aan deze modellen werden droogvalduur en percentage organisch materiaal van het eindjaar als *main effects* toegevoegd. Modellen werden vervolgens sequentieel afgebouwd waarbij niet significante variabelen één voor één uit het model gelaten werden (*backward selection*). We gebruikten voor droogvalduur, gehalte organische stof en mediane korrelgrootte steeds de waardes van het eindjaar (bv. voor de verschilperiode 2020-2019 de waardes voor 2020).

Voor het nettoverschil in benthosbiomassa werd het verschil gemaakt tussen benthosbiomassa (jaar+1) – benthosbiomassa (jaar), voor het absolute verschil werd de absolute waarde van dit verschil bepaald  $\text{abs}(\text{biomassa}(\text{jaar}+1) - \text{biomassa}(\text{jaar}))$  en voor het relatieve verschil bepaalden we  $\log(\text{biom}_{\text{jaar}+1}) - \log(\text{biom}_{\text{jaar}})$  wat gelijk staat aan  $\log(\text{biom}_{\text{jaar}+1}/\text{biom}_{\text{jaar}})$ .

De netto en absolute benthosbiomassa variabelen werden getransformeerd volgens hun derdemachtswortel om problemen met normaliteit en heteroscedasticiteit van de residuen te verhelpen. Voor de relatieve verhouding is de log-transformatie ingebouwd in de formule. Omdat de log-transformatie niet kan omgaan met nulwaarden werd bij elke verschilwaarde de kleinste verschilwaarde in de dataset groter dan nul (0.001) opgeteld. Enkele zeer invloedrijke datapunten met absolute verschilwaarden >0.5 werden weggelaten (2 of 3 punten per jaarverschil). Nulwaarden, wanneer in beide jaren geen benthos is aangetroffen werden behouden in de dataset omdat ze mogelijk informatief zijn.

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

Alle analyses werden uitgevoerd met de functie 'lme4' (Bates et al., 2015) in Rstudio (R Core Team, 2018).

- De relatie met hoogte

Sedimentatie en erosie veroorzaken een verschuiving van een staalnamepunt in het getijvenster (~droogvalduur). Droogvalduur (en hoogte ten opzichte van laag water) heeft een sterk effect op de macrobenthos biomassa en densiteiten. In de bovenstaande analyses bekijken we de respons van macrobenthos op sedimenthoogteverandering; daarbij zit zowel het effect van de fysische verstoring (het sedimentatie-erosie proces) als van de veranderde hoogte in het getijvenster. Beide kunnen immers een effect hebben. In voorgaande analyses gebaseerd op de SHV kunnen we niet corrigeren voor het effect van een veranderde hoogte.

We probeerden daarom ook een andere analysetechniek aan de hand van *generalized mixed models* ("glmer"). Daarbij werden enkel data gebruikt waarvoor zowel een hoogte (m TAW) als een verschilhoogte (SHV, dus enkel voor de jaren 2019 en 2020) beschikbaar was. Omdat hoogte TAW een andere ecologisch betekenis heeft doorheen het estuarium, en omdat droogvalduur (nochtans een ideale variabele met een ongeveer gelijk ecologische betekenis doorheen het estuarium) slechts in intervallen van 5% beschikbaar is, werd een relatieve hoogte berekend ten opzichte van de 5% droogvalduurhoogte. Deze benadering komt sterk overeen met het gebruik van de hoogte ten opzichte van LW30 door Van Braeckel et al. (2021).

In de analyse is benthosbiomassa de afhankelijke variabele, en bevat de interactieterm `hoogte_bovenDD5*SHV*KRWzone` de verklarende variabelen, en is de raaicode de random variabele. We veronderstelden een gamma distributie met log link. Omdat nulwaarden niet toegelaten zijn werd bij elke benthosbiomassa de kleinste waarde in de dataset (niet 0) toegevoegd. Een model met ook jaar in het model kon niet convergeren. Daarom tonen we enkel indicatief de resultaten voor het model zonder jaar, met data van beide jaren.

De analyses in verband met de relatie met hoogte werden uitgevoerd met de functie 'glmmTMB' (Brooks et al., 2017) in Rstudio (R Core Team, 2018).



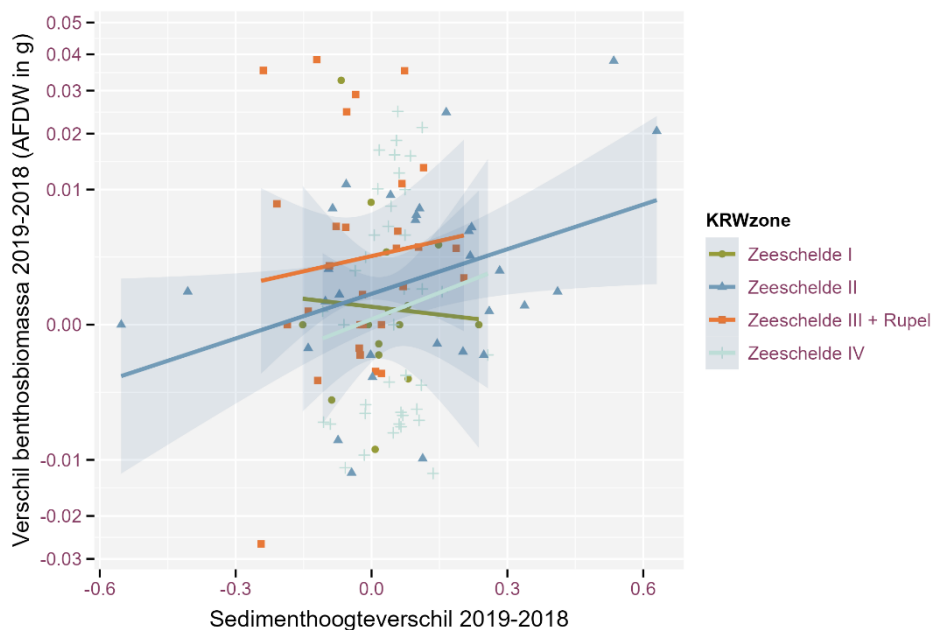
## 3 RESULTATEN

### 3.1 BIOMASSA ALLE MACROBENTHOS

#### 3.1.1 SVH en effectieve verschilwaarden van de totale macrobenthosbiomassa

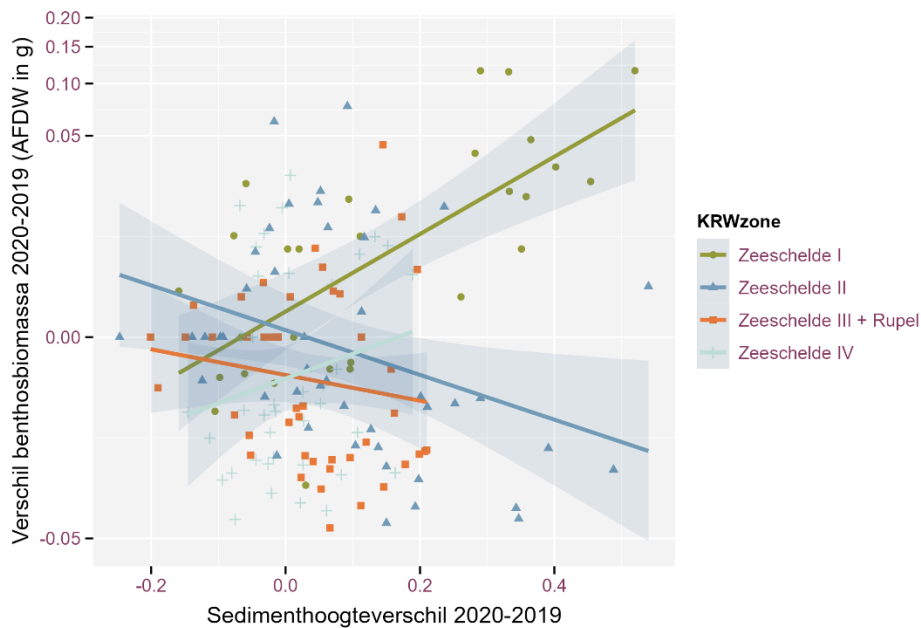
De sedimenthoogteverandering (verder SHV) had een marginaal significant effect op de (derdemachtswortel van) het verschil in benthosbiomassa, afhankelijk van de verschilperiode (driewegsinteractie,  $p=0.062$ ). De verdere analyse werd daarom opgesplitst per verschilperiode.

Voor de periode 2018-2019 vonden we een positief verband tussen benthosbiomassa en SHV (hellingscoëfficiënt 0.095,  $p=0.046$ ). Deze relatie werd echter sterk beïnvloed door enkele zeer invloedrijke waarnemingen bij hoge SHV (Figuur 3). Wanneer we de SHV range beperken tot  $\pm 0.2m$  steeg de  $p$ -waarde tot 0.34 (niet getoond).



Figuur 3: Regressies tussen sedimenthoogteverandering en verschil in totale benthosbiomassa per KRWzone voor de periode 2018-2019. De y-as is herschaald naar de derdemachtswortel. Regressielijnen zijn puur illustratief en geven geen significante verbanden weer.

Voor de periode 2019-2020 werd een afgebouwd model geselecteerd met daarin sedimenthoogteverandering (SHV), KRWzone en hun interactie en droogvalduur (Tabel 1).



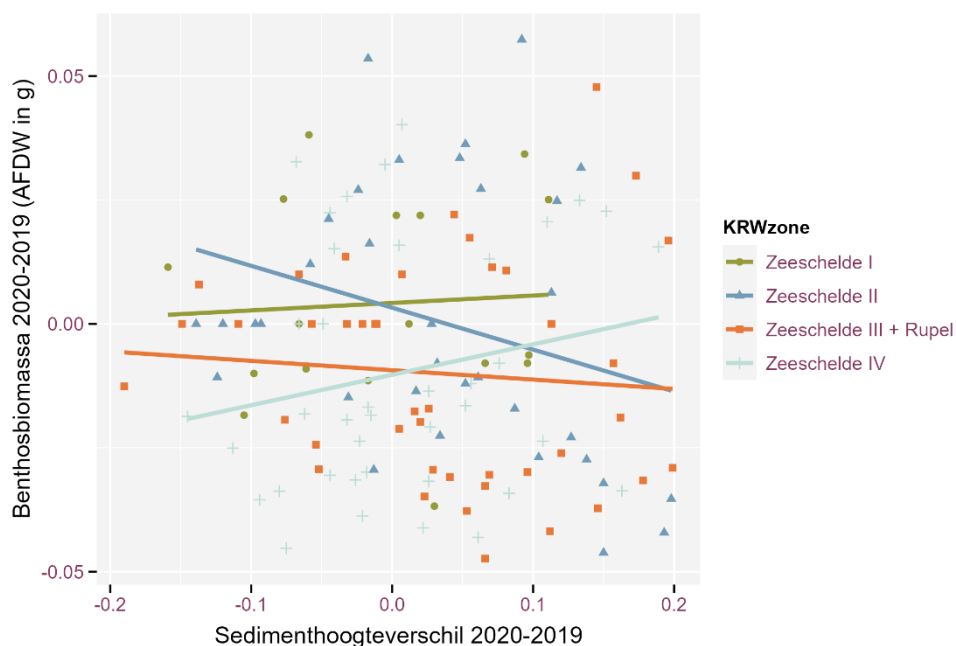
Figuur 4: Regressies tussen sedimenthoogteverandering en verandering in totale benthosbiomassa per KRWzone voor de periode 2019-2020. De y-as is herschaald naar de derdemachtswortel.

Dit model toont aan dat er een significant verband is tussen SHV en verandering in benthosbiomassa, maar dat dit afhangt van de KRW zone. In Figuur 4 is te zien dat er in Zeeschelde I een sterk positief verband is tussen SHV en verandering in benthosbiomassa, maar in de andere zones is er vrijwel geen verband of eerder een negatief verband. Aparte analyses geven aan dat het positief verband in Zeeschelde I significant is ( $p=0.012$ ), maar het negatief verband in Zeeschelde II niet ( $p=0.17$ ). Uit deze figuur is ook op te maken dat grote wijzigingen in de benthosbiomassa vooral gebeuren bij grote positieve SHV veranderingen (hoewel deze soms positief en soms negatief kunnen zijn). Dergelijke grote SHV (meer dan 20 cm) waren beperkt tot Zeeschelde I en Zeeschelde II en waren er enkel voor sedimentatie (+) maar niet voor erosie (-).

We voerden daarom ook een analyse uit met een gereduceerde SHV verandering range (-20 cm tot + 20cm). Inderdaad valt het (lokaal) verband tussen SHV verandering en verandering in benthosbiomassa dan weg (Tabel 1, Figuur 5). Dit geeft ook aan dat de afwezigheid van significante correlaties voor erosie (die in onze data bijna nooit meer dan -20cm bedraagt) en de afwezigheid van significante correlaties in Zeeschelde III + Rupel en Zeeschelde IV (met een kleinere sedimentatie-erosie range dan de andere zones) met enige voorzichtigheid en binnen de hier bestudeerde range begrepen moet worden. Bijvoorbeeld, de conclusie dat er geen aantoonbaar effect is van erosie op het macrozoöbenthos geldt enkel voor erosie minder dan 20 cm op jaarbasis.

In het model waren de variabelen droogvalduur en de fractie organisch materiaal in het slik sterk gecorreleerd. Wanneer we droogvalduur door organisch materiaal vervangen, toonde deze ook een positief verband met een toename in benthosbiomassa. In de Zeeschelde is er een positief verband tussen organisch materiaal en de biomassa van het benthos (collineair met droogvalduur, mediane korrelgrootte en bulk density), maar nu dus ook een verband met de *verandering* in benthosbiomassa (Van Braeckel et al., 2020). Wellicht komt dit – net als bij droogvalduur – doordat organisch materiaal sterk positief correleert met benthosbiomassa, en

omdat een grotere netto benthosbiomassaverandering vooral voorkomt wanneer er een grote benthosbiomassa is.



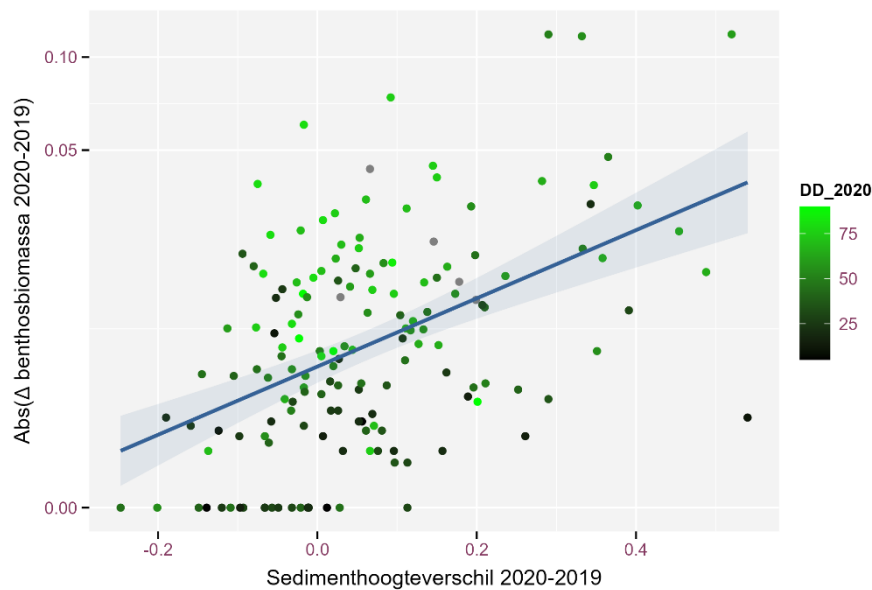
Figuur 5: Regressies tussen sedimenthoogteverandering en verandering in totale benthosbiomassa per KRWzone voor de periode 2019-2020 voor een gereduceerde range van SHV verandering (-20 cm tot +20cm). Regressielijnen zijn puur illustratief en zijn geen significante verbanden. De y-as is herschaald naar de derdemachtswortel.

Tabel 1: Resultaten van Lineaire regressie modellen voor effecten van sedimenthoogteverandering (SHV), KRWzone, abiotische variabelen en hun interacties op de verandering in totale benthosbiomassa tussen 2018-2019 en 2019-2020. Waar toepasbaar worden analyseresultaten voor de volledige range aan SHV en een restrictieve range (-20 tot +20cm) gegeven. (df=degrees of freedom, F=F-statistiek, P=p-waarde)

	df	F	P
Verschilperiode : 2018-2019			
<i>Volledige SHV range</i>			
SHV	1	4.08	<b>0.046</b>
KRWzone	3	1.23	0.32
Droogvalduur	1	3.66	0.058
<i>SHV range: -0.2 m tot +0.2 m</i>			



effect van SHV op absolute verandering in benthosbiomassa ( $p=0.096$ , resultaten niet getoond).



Figuur 6: Regressie tussen sedimenthoogteverandering en de absolute verandering in totale benthosbiomassa voor de periode 2019-2020. De y-as is herschaald naar de derdemachtswortel. De kleur van de punten is gebaseerd op de droogvalduur in 2020 (DD\_2020).

Tabel 2: Resultaten van Lineaire regressie modellen voor effecten van sedimenthoogteverandering (SHV), KRWzone, abiotische variabelen en hun interacties op de absolute verandering in totale benthosbiomassa tussen 2018-2019 en 2019-2020. Waar toepasbaar worden analyseresultaten voor de volledige range aan SHV en een restrictieve range (-20 tot +20cm) gegeven. (df=degrees of freedom, F=F-statistiek, P=p-waarde)

	df	F	P
Verschilperiode : 2018-2019			
SHV	1	2.82	0.096
Droogvalduur	1	33.54	<0.001
Verschilperiode : 2019-2020			
SHV	1	23.80	<0.001
Droogvalduur	1	69.30	<0.001



### 3.1.3 SVH en relatief verschil in totale macrobenthosbiomassa

Een derde manier om naar veranderingen in benthosbiomassa in relatie tot SHV te kijken is om relatieve biomassaveranderingen te bestuderen, in plaats van de verschillen tussen de biomassawaardes van opeenvolgende jaren. Het belangrijke verschil zit in het woord “relatief”: door de ratio te nemen tussen twee jaren ( $\text{biomassa}_{\text{eindjaar}}/\text{biomassa}_{\text{beginjaar}}$ ) wordt de verandering onafhankelijk van de absolute waardes. Met deze variabele kijken we dus minder naar totale biomassaverandering in het systeem (die vooral bepaald wordt door veranderingen op plaatsen waar veel macrobenthos zit) maar kijken we meer fundamenteel naar het effect van SHV op benthosbiomassa, ongeacht of er nu weinig of veel benthos aanwezig is. We willen niet weten hoeveel de biomassa toenam of verminderde, maar met welke factor de biomassa afnam of toenam.

De analysestrategie is vergelijkbaar met deze voor de absolute en effectieve waardes.

Een analyse waarin alle onderzoeksjaren gecombineerd worden geeft een sterke jaarafhankelijkheid aan van de interactie tussen SHV en KRWzone op de relatieve verandering in benthosbiomassa ( $p=0.01$ ). We splitsen de analyses daarom verder op per verschilperiode.

Tabel 3: Resultaten van Lineaire regressie modellen voor effecten van sedimenthoogteverandering (SHV), KRWzone, abiotische variabelen en hun interacties op de (log van de) relatieve verandering in totale benthosbiomassa tussen 2018-2019 en 2019-2020. (df=degrees of freedom, F= F-statistiek, P=p-waarde)

	df	F	P
Verschilperiode : 2018-2019			
SHV	1	5.27	<b>0.024</b>
Verschilperiode : 2019-2020			
SHV	1	1.16	0.29
Droogvalduur	1	2.98	0.086
KRWzone	3	4.97	<b>0.0075</b>
SHV*KRWzone	3	3.80	<b>0.014</b>

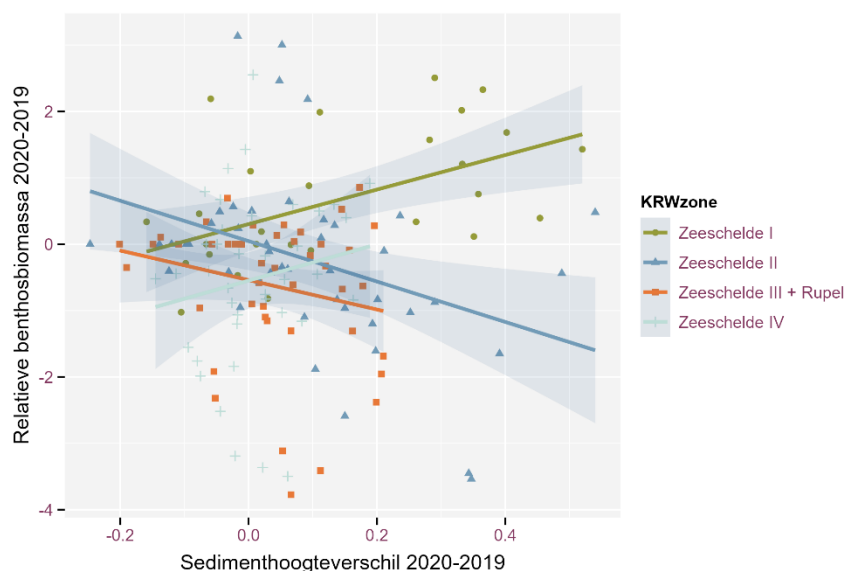
Voor de periode 2018-2019 vinden we dat de relatieve biomassaverandering tussen jaren positief correleert met SHV ( $p=0.024$ , Tabel 3). Geen enkele andere factor had een significante relatie met de relatieve verandering in benthosbiomassa.

Voor de periode 2019-2020 vinden we dat de relatieve biomassaverandering tussen jaren afhangt van SHV op een manier die verschilt tussen de KRWzones. Er is echter geen algemeen verband tussen relatieve biomassaverandering en SHV (Tabel 3). De figuur (Figuur 7)



suggereert eventueel een positief verband tussen SHV en de relatieve biomassaverandering in Zeeschelde I en een negatief verband in Zeeschelde II, net zoals we dat vonden voor de verschilwaarden (zie 3.1.1). De positieve trend in Zeeschelde I is echter niet significant ( $p > 0.097$ ), terwijl de negatieve trend in Zeeschelde II dat wel is ( $p = 0,009$ ), omgekeerd aan de bevindingen voor verschilwaarden.

Voor beide periodes vinden we geen significante effecten van SHV wanneer we de range beperken tot  $\pm 20$ cm.



Figuur 7: Correlaties tussen sedimenthoogteverandering en relatieve verandering in totale benthosbiomassa per KRWzone voor de periode 2019-2020.

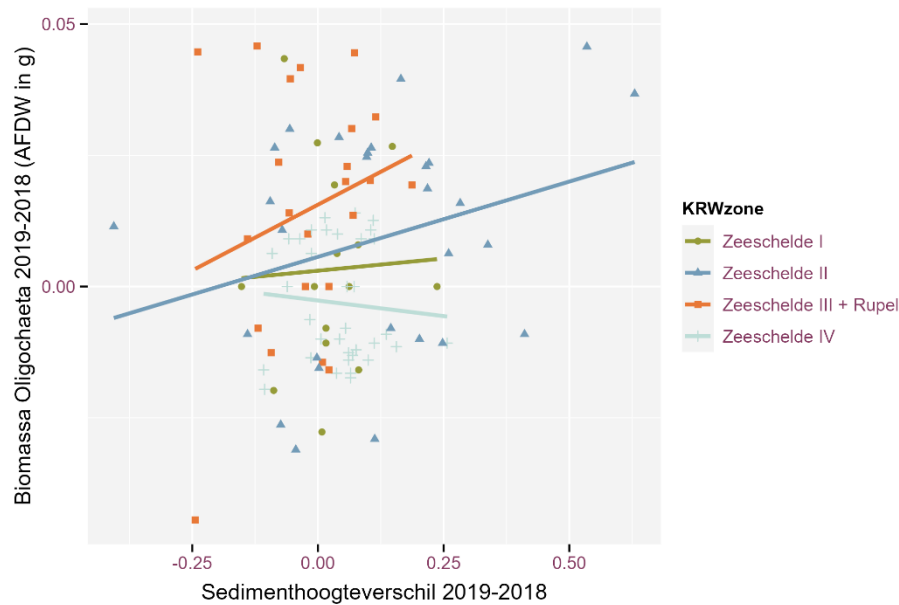
## 3.2 BIOMASSAVERSCHIL VAN OLIGOCHAETA

De benthosbiomassa in Zeeschelde I, II en III+Rupel wordt grotendeels bepaald door Oligochaeta. De patronen die we vinden bij de Oligochaeta lopen dan ook grotendeels gelijk met die van de totale benthosbiomassa.

### 3.2.1 SHV en effectief biomassaverschil van Oligochaeta

De SHV had een significant effect op de (derdemachtswortel van) verandering in benthosbiomassa, afhankelijk van de verschilperiode ( $p = 0.03$ ). De analyse werd daarom opgesplitst per verschilperiode.

Voor de periode 2018-2019 werd een model geselecteerd met significante effecten van droogvalduur, KRWzone en sedimenthoogteverandering (geen interacties) op de verandering in de biomassa van Oligochaeta (derdemachtswortel transformatie) (Tabel 4). Er was een algemeen positief verband (geen significante interactie met KRWzone) tussen sedimenthoogteverandering en een toename in benthosbiomassa (in de figuur wordt het verband per KRWzone getoond ter info, Figuur 8). Verder was er een licht positief verband tussen droogvalduur en een toename in Oligochaeta biomassa.



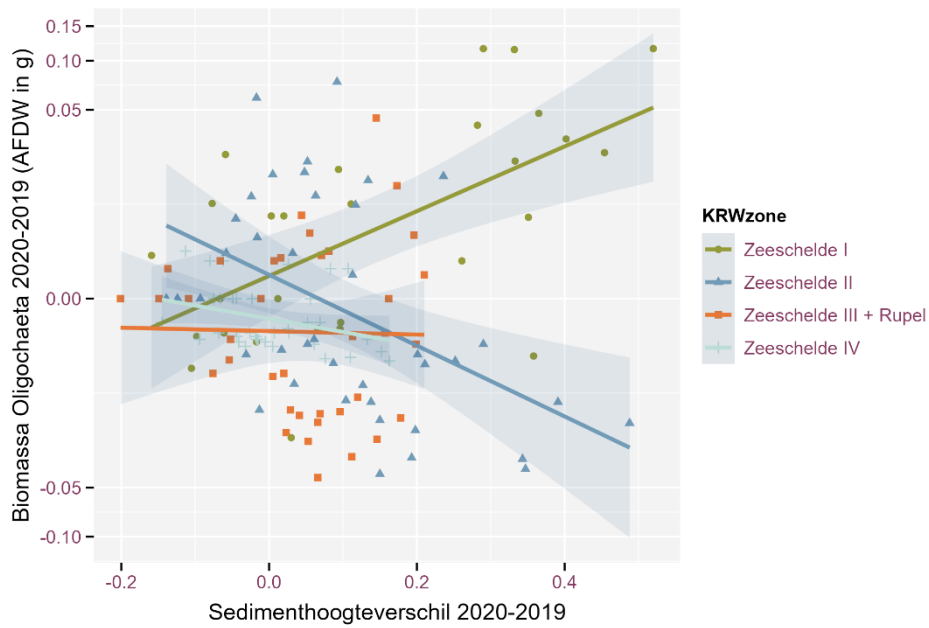
Figuur 8: Correlaties tussen sedimenthoogteverandering en verandering in Oligochaeta biomassa per KRWzone voor de periode 2018-2019. De y-as is herschaald naar de derdemachtswortel.

Voor de periode 2019-2020 werd een afgebouwd model geselecteerd (derdemachtswortel transformatie van verandering in Oligochaeta biomassa tussen jaren) met daarin sedimenthoogteverandering (SHV), KRWzone en hun interactie (Tabel 4).

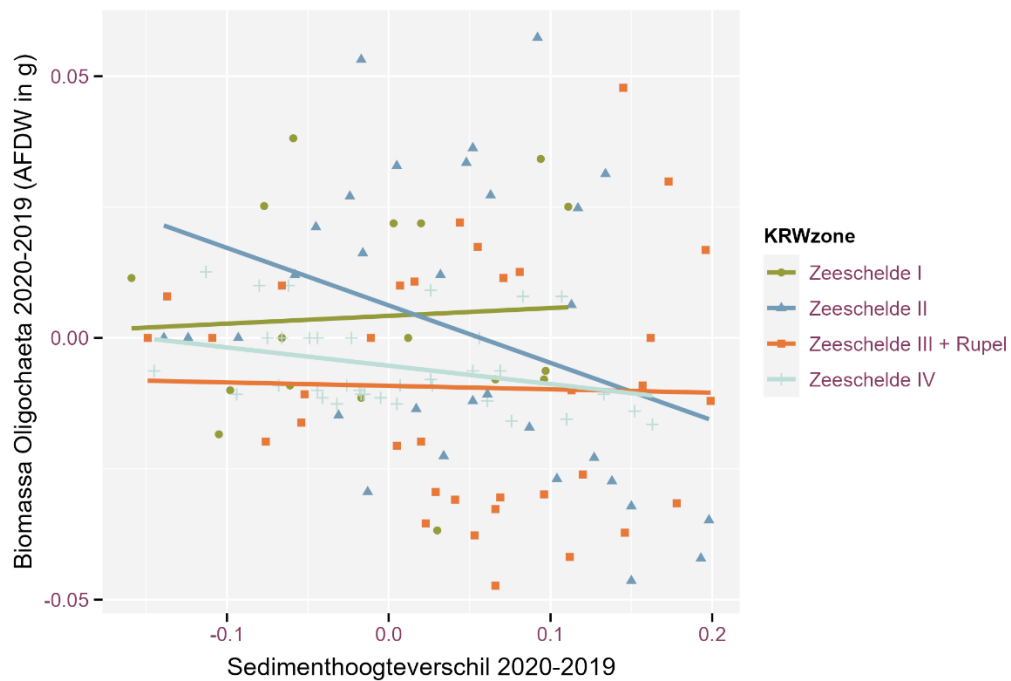
Dit model toont aan dat er een significant verband is tussen SHV en verandering in de biomassa van Oligochaeta, maar alleen in bepaalde KRW zones. In Figuur 9 is te zien dat er in Zeeschelde I een sterk positief verband is tussen SHV en de verandering in Oligochaeta biomassa, terwijl in Zeeschelde II er een negatief verband is en in de andere zones vrijwel geen verband. Zowel het positieve verband in Zeeschelde I ( $p=0.018$ ) als het negatieve verband in Zeeschelde II ( $p=0.007$ ) zijn significant wanneer deze apart getest werden. Deze patronen suggereren dat grote wijzigingen in de benthosbiomassa vooral gebeuren bij grote SHV veranderingen. Dergelijke grote sedimenthoogteverandering (meer dan 20 cm) waren beperkt tot Zeeschelde I en Zeeschelde II en waren er enkel voor sedimentatie (+) maar niet voor erosie (-). Dat significante verbanden net optreden bij een grotere range aan sedimenthoogteverandering kan de reden zijn dat we in bepaalde gebieden wél een verband tussen sedimenthoogteverandering en benthosbiomassa verandering vonden en in andere gebieden niet.

Om dit te verifiëren voerden we ook een analyse uit met een gereduceerde SHV range (-20 cm tot + 20cm). Zoals verwacht valt het lokaal verband tussen sedimenthoogteverandering en verandering in de biomassa van Oligochaeta dan weg (Tabel 4, Figuur 10). Dit geeft ook aan dat de afwezigheid van significante correlaties voor erosie (nooit meer dan -20cm) en de afwezigheid van significante correlaties in Zeeschelde III + Rupel en Zeeschelde IV met enige voorzichtigheid en niet los van de hier bestudeerde range geïnterpreteerd moet worden.





Figuur 9: Regressies tussen sedimenthoogteverandering en verandering in Oligochaeta biomassa per KRWzone voor de periode 2019-2020. De y-as is herschaald naar de derdemachtswortel.



Figuur 10: Regressies tussen sedimenthoogteverandering (SHV) en verandering in Oligochaeta biomassa per KRWzone voor de periode 2019-2020 voor een gereduceerde range van SHV (-20 cm tot +20cm). Regressielijnen zijn puur illustratief en zijn geen significante regressielijnen. De y-as is herschaald naar de derdemachtswortel.

Tabel 4: Resultaten van Lineaire regressie modellen voor effecten van sedimenthoogteverandering (SHV), KRWzone, abiotische variabelen en hun interacties op de verandering in biomassa Oligochaeta tussen 2018-2019 en 2019-2020. Waar relevant worden analyses voor de volledige range aan SHV en een restrictieve range (-20 tot +20cm) gegeven. Significante p-waardes staan in vetgedrukte tekst aangeduid. (df=degrees of freedom, F= F-statistiek, P=p-waarde)

	df	F	P
<b>Verschilperiode : 2018-2019</b>			
SHV	1	4.44	<b>0.038</b>
KRWzone	3	4.52	<b>0.016</b>
Droogvalduur	1	3.95	<b>0.05</b>
<b>Verschilperiode : 2019-2020</b>			
<i>Volledige SHV range</i>			
SHV	1	0.0	0.97
KRWzone	3	7.35	<b>0.0012</b>
SHV*KRWzone	3	9.11	<b>&lt;0.0001</b>
<i>SHV range: -02 tot +0.2 m</i>			
SHV	1	2.59	0.11
Droogvalduur	1	1.29	0.26

### 3.2.2 SHV en absoluut verschil van Oligochaeta biomassa

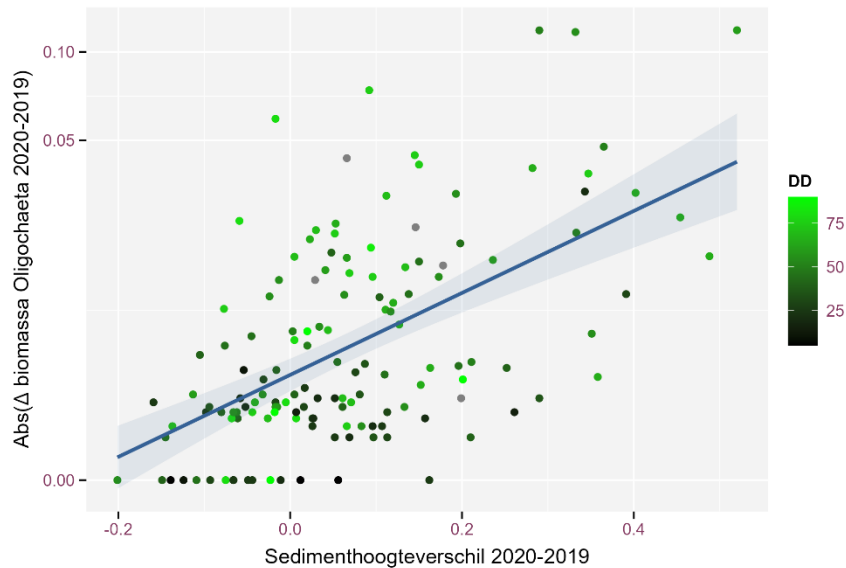
Een analyse waarin alle onderzoeksjaren gecombineerd worden geeft een sterke jaarafhankelijkheid aan van het effect van SHV op de absolute verandering in Oligochaeta biomassa ( $p < 0.0001$ ). We splitsen de analyses daarom verder op per verschilperiode.

Voor de periode 2018-2019 vonden we geen significant effect van SHV op de absolute verandering in Oligochaeta biomassa (Tabel 2). Wel was er een sterk positief verband met droogvalduur en verschilde de absolute biomassaverandering tussen KRWzones (niet getoond).

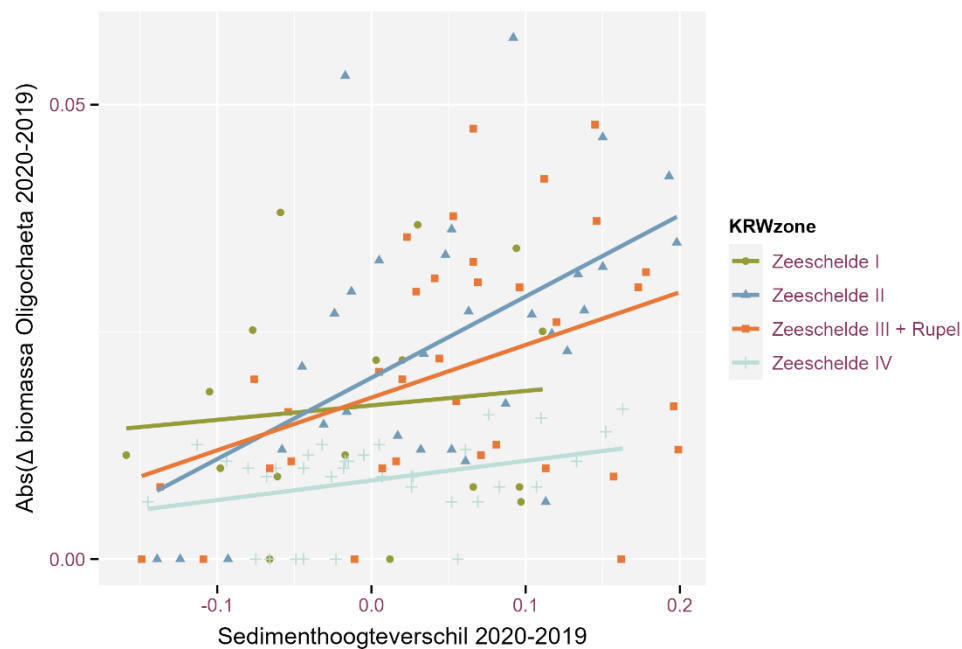
Voor de periode 2019-2020 bekomen we een afgebouwd model met daarin droogvalduur en SHV (Tabel 2). Beide factoren zijn sterk significant. Sedimenthoogteverandering heeft een sterk positief effect op veranderingen in de benthosbiomassa (Figuur 11). Het sterk positieve effect

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

van droogvalduur is zoals verwacht. Er is immers een sterke toename in biomassadichtheden op slikken met toenemende droogvalduur, waardoor ook verschillen tussen jaren hier hoger uitvallen. Bij een gereduceerde SHV range (-20cm tot +20cm) blijft het positief verband tussen SHV en absolute biomassaverandering bestaan (Figuur 12). De absolute biomassaverandering is verder ook veel groter bij een grotere droogvalduur en verschilt tussen KRWzones (Tabel 5).



Figuur 11: Regressie tussen sedimenthoogteverandering en de absolute verandering in Oligochaeta biomassa voor de periode 2019-2020. De y-as is herschaald naar de derdemachtswortel. Kleuren geven de droogvalduur aan.



Figuur 12: Regressie per KRWzone tussen sedimenthoogteverandering en de absolute verandering in Oligochaeta biomassa voor de periode 2019-2020. De y-as is herschaald naar de derdemachtswortel. De regressielijnen per KRWzone zijn ter illustratie weergegeven; ze verschillen onderling niet zodat in feite slechts 1 algemeen verband tussen SHV en absolute biomassaverandering bestaat.

Tabel 5: Resultaten van Lineaire regressie modellen voor effecten van sedimenthoogteverandering (SHV), KRWzone, abiotische variabelen en hun interacties op de absolute verandering in biomassa Oligochaeta tussen 2018-2019 en 2019-2020. Waar relevant worden analyses voor de volledige range aan SHV en een restrictieve range (-20 tot +20cm) gegeven. Significante p-waardes staan in vetgedrukte tekst aangeduid. (df=degrees of freedom, F= F-statistiek, P=p-waarde)

	df	F	P
<b>Verschilperiode : 2018-2019</b>			
SHV	1	1.91	0.17
KRWzone	3	6.25	<b>0.004</b>
Droogvalduur	1	20.21	<b>&lt;0.0001</b>
<b>Verschilperiode : 2019-2020</b>			
<i>Volledige SHV range</i>			
SHV	1	31.82	<b>&lt;0.0001</b>
KRWzone	3	8.04	<b>0.0006</b>
Droogvalduur	1	43.41	<b>&lt;0.0001</b>
<i>SHV range: -02 tot +0.2 m</i>			
SHV	1	13.08	<b>0.0005</b>
KRWzone	3	12.44	<b>&lt;0.0001</b>
Droogvalduur	1	65.14	<b>&lt;0.0001</b>

### 3.2.3 SHV en relatief verschil van de Oligochaeta biomassa

Een analyse waarin alle onderzoeksjaren gecombineerd worden geeft een jaarafhankelijkheid aan van de interactie tussen SHV en KRWzone op de relatieve verandering in de biomassa Oligochaeta (p=0.036). We splitsen de analyses daarom verder op per verschilperiode.

Voor de periode 2018-2019 vinden we dat de relatieve biomassaverandering tussen jaren niet correleert met SHV (p=0.16, Tabel 6). Verder was er enkel een licht positief verband met droogvalduur.

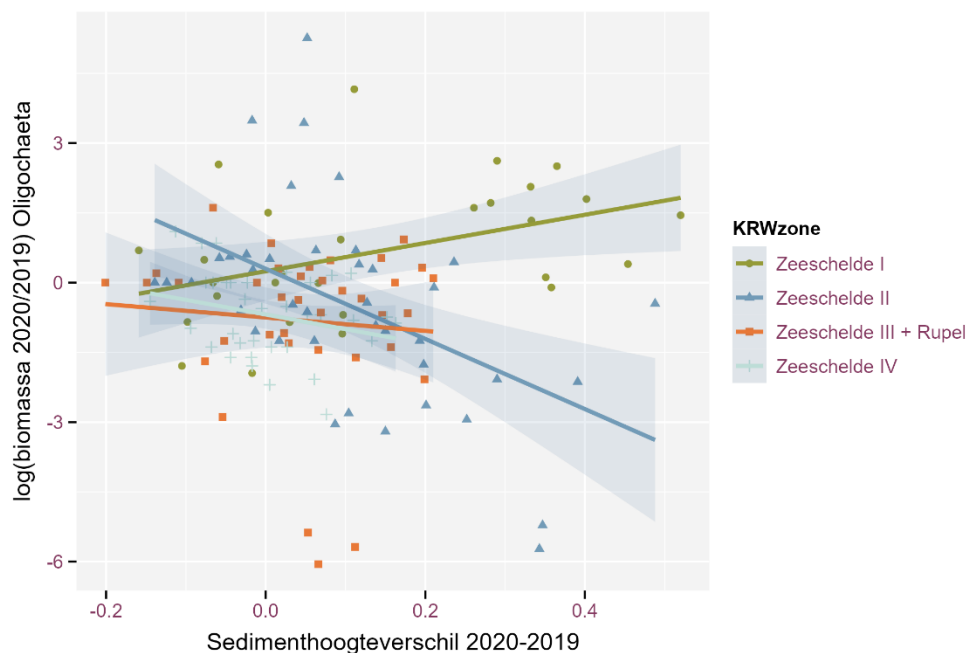
Voor de periode 2019-2020 vinden we resultaten die heel vergelijkbaar zijn met die voor relatieve biomassaverandering voor het totale macrobenthos. Bij Oligochaeta hangt de relatieve biomassaverandering tussen jaren af van SHV op een manier die verschilt tussen de KRWzones. Er is echter geen algemeen verband tussen relatieve biomassaverandering en SHV





(Tabel 6). De figuur (Figuur 13) suggereert eventueel een positief verband tussen SHV en de relatieve biomassaverandering in Zeeschelde I en een negatief verband in Zeeschelde II. De positieve trend in Zeeschelde I is echter niet significant ( $p=0.13$ ), terwijl de negatieve trend in Zeeschelde II dat wel is ( $p=0.005$ ).

Voor een dataset van gereduceerde SHV (-20 tot + 20cm) vonden we geen significant verband tussen biomassaverandering en SHV noch met andere variabelen (Tabel 6).



Figuur 13: Correlaties tussen sedimenthoogteverandering en relatieve verandering in Oligochaeta biomassa per KRWzone voor de periode 2019-2020.

Tabel 6: Resultaten van Lineaire regressie modellen voor effecten van sedimenthoogteverandering (SHV), KRWzone, abiotische variabelen en hun interacties op de logaritme van de relatieve verandering in biomassa Oligochaeta tussen 2018-2019 en 2019-2020. Waar relevant worden analyses voor de volledige range aan SHV en een restrictieve range (-20 tot +20cm) gegeven. Significante p-waardes staan in vetgedrukte tekst aangeduid. (df=degrees of freedom, F= F-statistiek, P=p-waarde)

	df	F	P
Verschilperiode : 2018-2019			
SHV	1	2.04	0.16
KRWzone	3	1.96	0.16
Droogvalduur	1	4.15	<b>0.044</b>
Verschilperiode : 2019-2020			

<i>Volledige SHV range</i>			
SHV	1	2.56	0.12
KRWzone	3	6.11	<b>0.003</b>
SHV*KRWzone	3	7.46	<b>0.0004</b>
Droogvalduur	1	1.47	0.23
<i>SHV range: -02 tot +0.2 m</i>			
SHV	1	2.28	0.14
KRWzone	3	2.51	0.084
Droogvalduur	1	1.45	0.23

### 3.3 BIOMASSA MACROBENTHOS ZONDER OLIGOCHAETA

De dataset zonder Oligochaeta bevatte een groot aantal nulwaardes, records waarvoor in beide jaren geen niet-Oligochaeta aanwezig waren in de stalen. Heel vaak gaat het om stalen die gelegen zijn in gebieden of hoogtezones waar bijna nooit niet-Oligochaeta voorkomen. Vanuit die logica zijn deze stalen uit de analyse weggelaten. We wensen namelijk effecten van SHV op (groepen van) macrobenthos te onderzoeken, en dan zijn records uit zones waar deze specifieke soorten niet zitten weinig zinvol.

De dataset zonder de nulwaarden bevat 120 records waarvan 73 records uit Zeeschelde IV, de KRWzone waarin de meeste niet-Oligochaeta taxa voorkomen. We gebruikten de derdemachtswortel van de niet-Oligochaeta benthosbiomassa als afhankelijke variabele. De algemene analyse vertoonde geen significante interacties met het jaar-effect (alle  $p > 0.48$ ). Ook de interactie tussen KRWzone en SHV was niet significant ( $p = 0.11$ ). Na sequentieel afbouwen van het model bleef enkel de variabele jaar-effect over ( $p = 0.008$ ) wat erop wijst dat de verandering in benthosbiomassa van niet-Oligochaeta anders was in de twee bestudeerde jaarperiodes (2018-2019 en 2019-2020). In 2020 was er een licht positief maar niet significant positief verband tussen SHV en biomassatoename van het niet-Oligochaeta macrobenthos, maar in 2019 was er een nulverband.

Wanneer we de absolute verandering van de biomassa bestuderen dan vinden we geen effect van SHV ( $p = 0.52$ ) maar wel een significant effect van KRWzone, met een veel hogere biomassa macrobenthos zonder Oligochaeta in Zeeschelde IV.

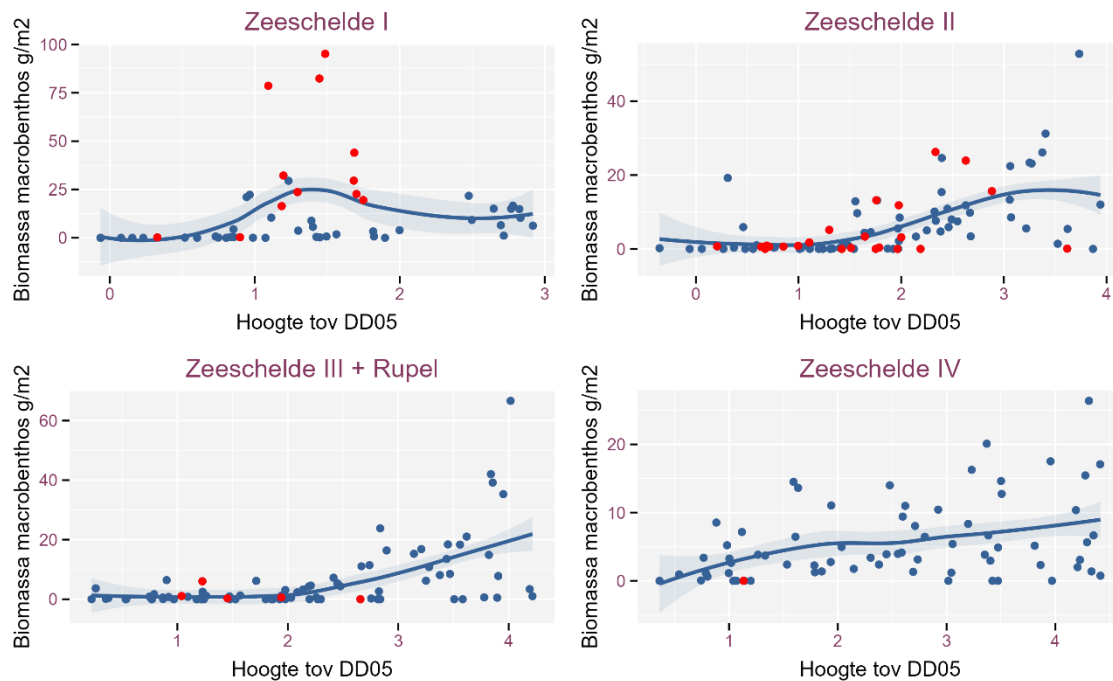
Wanneer we de relatieve verandering van de biomassa bestuderen dan vinden we geen significant effect van SHV ( $p = 0.41$ ) noch van KRWzone ( $p = 0.72$ ).



### 3.4 DE RELATIE TUSSEN BENTHOSBIOMASSA EN HOOGTE OP HET SLIK

Het macrobenthos in het slik in een getijdesysteem vertoont een sterke relatie met de hoogte, wellicht door graduele verschillen in overspoelingsduur, sedimentsamenstelling etc. (Van de Meutter et al., 2019a). In de Zeeschelde nemen de densiteit en de biomassa van macrobenthos sterk toe van onderaan tegen de laagwaterlijn tot bovenaan het slik (Van Braeckel et al., 2021), maar deze relatie verschilt sterk tussen de verschillende KRW zones. Dit verschil wordt wellicht voornamelijk aangestuurd door de veranderende getijamplitude langsheen de Zeeschelde, en de veranderende relatie tussen hoogte en droogvalduur.

Voor de benthosraaien is de relatie tussen benthosbiomassa (alle soorten) en hoogte (m) boven de % droogvalduurhoogte per KRWzone weergegeven in Figuur 14. In de figuur is goed te zien dat grotere SHV van 0.2m en meer vooral in Zeeschelde I en II voorkwamen. Overall is er een stijgend verband tussen biomassa en hoogte boven de 5% droogvalduurhoogte merkbaar. Dit verband topt soms af of daalt soms zelf. Dit vonden we eerder ook al in Van Braeckel et al. (2021) en wordt geweten aan punten die in de overgang van slik naar schor liggen, of in tijdelijke pionierschor. Verschillend met Van Braeckel et al. (2019) is de vorm van het verband. Gemiddeld verloopt de relatie tussen benthosbiomassa en hoogte (droogvalduur) exponentieel (Van de Meutter et al., 2019a, 2019b; Van Braeckel et al., 2021). Onderaan het slik zit er vaak erg weinig macrobenthos maar vanaf een bepaalde hoogte neemt het dit plots sterk toe. Deze plotse overgangzone werd gebruikt om de grens tussen laag slik en middelhoog slik te definiëren (Van Braeckel et al., 2021). Hoewel het stijgend verband doorgaans exponentieel is zien we hier eerder lineaire stijgingen van de benthosbiomassa met hoogte. Verder zien we dat vooral in Zeeschelde I veel van de punten met een grote SHV een hogere biomassa hebben dan locaties in dezelfde KRWzone met vergelijkbare hoogteligging. Dit suggereert al dat SHV niet alleen een effect heeft op benthosbiomassa door een veranderde hoogteligging, maar dat surplus er wellicht nog een effect speelt van de fysische verstoring. De figuur voor *Oligochaeta* biomassa (niet getoond) vertoont een quasi identiek patroon, behalve voor KRWzone IV waar er maar weinig *Oligochaeta* zijn.



Figuur 14: Relatie tussen benthosbiomassa (alle soorten) en hoogte (m) ten opzichte van de 5% droogvalduurhoogte. Stalen waarvoor de SHV groter was dan 0.2m zijn rood gekleurd. Alleen de gegevens van 2019 en 2020 worden getoond. De smoother is illustratief en gebaseerd op alle punten (dus ook met grote SHV).

Het resultaat van het model met de interactieterm tussen hoogte boven 5% droogvalduur, SHV en KRWzone staat in Tabel 7. De drieweginteractie is significant. Benthosbiomassa verandert dus met hoogte op het slik, maar op een andere manier wanneer ze een andere SHV heeft. Deze interactie verschilt tussen KRWzones en is dus mogelijk geen algemeen effect dat overal optreedt. Belangrijk is dat er op z'n minst lokaal wellicht wel een effect is van SHV, bovenop het effect van hoogte. Voor Oligochaeta vinden we de drieweginteractie niet, maar is de interactie tussen SHV en hoogte boven 5% droogvalduur bijna significant, wat er opnieuw op wijst dat er een SHV effect is bovenop een hoogte effect (en ditmaal niet lokaal maar overal). We hebben beide testen herhaald met weglating van enkele raaien met zeer hoge SHV, en weglating van KRWzone Zeeschelde IV (verschilt sterk in macrobenthos samenstelling van de andere zones). De resultaten bleven daarbij ongeveer behouden, met voor de belangrijkste bovenvermelde interacties p-waardes significant bleven of in sommige gevallen iets stegen (altijd <0.1).

Tabel 7: Resultaten van de Generalized mixed model analyse met benthosbiomassa (alle soorten en enkel Oligochaeta) als afhankelijke variabele. (df=degrees of freedom, F= F-statistiek, P=p-waarde)

variabele	Chisq	df	p
Alle macrobenthos			
Hoogte_DD5	332.60	1	<0.001
SHV	3.93	1	0.047



## 4 DISCUSSIE

### 4.1 EFFECTEN VAN SEDIMENTHOOGTEVERANDERING OP MACROBENTHOS: PATRONEN

Deze studie wil de effecten nagaan van sedimentdynamiek (SDH), gemeten als de jaar-op-jaar verandering in sedimenthoogte, op het voorkomen van macrobenthos. We gebruiken daarvoor de monitoringdata op benthosraaien, een door inbo uitgezette set van 34 dwarsraaien op slikken in de Zeeschelde. We analyseren hier de gegevens van de eerste drie jaren (2018-2020). We veronderstellen voor deze studie dat de waargenomen sedimenthoogteveranderingen op de benthosraaipunten hoofdzakelijk te wijten zijn aan sedimentatie en erosie en dat compactie/decompactie een relatief minder belangrijke rol speelden.

Veel benthossoorten komen enkel in lage dichtheden voor en/of zijn beperkt tot een deel van het estuarium. Daardoor vinden we ze in te weinig stalen of is hun aanwezigheid in de stalen teveel aan het toeval te wijten om er zinvolle statistische analyses op te kunnen doen. We beperkten het onderzoek daarom tot de studie van effecten op de totale macrobenthosbiomassa. Enkel het taxon Oligochaeta (meerdere soorten) is voldoende wijd verspreid en talrijk om er ook afzonderlijke analyses op uit te voeren. Daarnaast werd ook de groep macrobenthische soorten die niet tot de Oligochaeta behoren (niet-Oligochaeta) samen genomen en apart bestudeerd.

We kozen als analysevariabele voor de biomassa, omdat deze systeemecologisch een belangrijker en stabielere parameter is dan aantallen. Om aan de analysevoorwaarden te voldoen werd het biomassaverschil getransformeerd volgens een derdemachtswortel. We bestudeerden zowel de effectieve biomassaverandering, de absolute biomassaverandering als de relatieve biomassaverandering. De absolute biomassaverandering geeft de mate weer waarin de macrobenthosbiomassa verandert terwijl de relatieve biomassaverandering rekening houdt met de initieel aanwezige biomassa. Op plaatsen met een grote benthosbiomassa kan je immers een grotere verandering in biomassa verwachten, ook wanneer de verandering relatief toch klein is. De relatieve biomassaverandering brengt dit in rekening.

Onze studie toont aan dat SHV in de Zeeschelde een effect kunnen hebben op de macrobenthosbiomassa. Patronen voor effectieve en relatieve verandering in biomassa waren doorgaans gelijklopend.

Grotere sedimenthoogteveranderingen kunnen tot grotere veranderingen in de biomassa van het macrobenthos leiden, maar niet altijd. Dit effect is vooral in de periode 2019-2020 gezien en was zelfs dan niet overal duidelijk. Effecten op benthosbiomassa waren vaak pas duidelijk bij SHV groter dan 20cm. Dit biedt meteen een mogelijke verklaring waarom we dit effect niet overal konden waarnemen: SHVs van deze grootteorde zijn vrij zeldzaam en komen niet altijd en overal in voldoende aantal voor om het effect ervan te zien. De waargenomen effecten betreffen steeds effecten van sedimentatie. Voor erosie waren er geen aantoonbare effecten op macrobenthosbiomassa. Het is wel zo dat de amplitude van erosie kleiner was (bijna nooit meer dan 20cm) dan deze van sedimentatie.



De grootte van de (absolute) macrobenthos biomassaverandering hing vaak sterk samen met droogvalduur. Bij een grotere droogvalduur (bovenaan het slik dus) werden grotere biomassaveranderingen vastgesteld. Dit effect viel bijna altijd weg wanneer we naar relatieve biomassaverandering keken. Dit maakt duidelijk dat dit verband vooral te maken heeft met de grotere biomassadichtheid van het macrobenthos bij grotere droogvalduur. Sedimenthoogteveranderingen hoger op het slik hebben daardoor een grotere impact op de systeembiomassa van intertidaal macrobenthos in de Zeeschelde.

De hierboven besproken effecten op het totale macrobenthos vinden we ook terug bij de Oligochaeta. Oligochaeta zijn dermate talrijk in de Zeeschelde dat ze de macrobenthosbiomassa's domineren en dus wellicht het gedrag ervan (bijvoorbeeld hoe deze reageert op SHV) sturen. We moeten dus opletten dat we de effecten die we waarnemen op totale benthosbiomassa niet echt kunnen veralgemenen naar andere taxa dan de Oligochaeta. Bovendien bestaat de groep van de Oligochaeta hoofdzakelijk uit één dominant taxon in de Zeeschelde (*Limnodrilus hoffmeisteri*) dat gekend is als ecologisch erg veerkrachtig en weerbaar, dat kan omgaan met grote fysicochemische stress en snel kan reageren op veranderende omstandigheden (Verdonschot et al., 2004; Liu et al., 2017). Een soort met dergelijke eigenschappen is van nature aangepast om snel en positief te reageren op veranderingen. De snelle en vaak positieve respons van totale macrobenthosbiomassa kan dus misleidend zijn, en niet representatief voor de andere soorten.

We vonden inderdaad geen (positieve noch negatieve) effecten van SHV voor het macrobenthos zonder de Oligochaeta. Grote densiteiten van andere taxa dan de Oligochaeta vinden we vooral in de brakke zone (ook wel zone met sterke saliniteitsgradiënt genoemd) tussen de Nederlandse grens en de Antwerpen, maar net hier bleven de SHV een stuk onder de 20 cm. Bovendien gaat het om een taxonomisch zeer heterogene groep van soorten zodat het effect van SHV sterk onderling kan verschillen. Wel is het zo dat het gaat vaak om minder opportunistische en minder veerkrachtige soorten die meer tijd nodig hebben om te herstellen van verstoring. Meer data en verder onderzoek is hier aangewezen om uitspraken te kunnen doen.

## 4.2 EFFECTEN VAN SEDIMENTHOOGTEVERANDERING OP MACROBENTHOS: MOGELIJKE VERKLARINGEN

De respons van macrobenthos op een SHV kan zowel een aanpassing zijn van de gemeenschap aan de nieuwe hoogteligging in het getijdenster (met andere milieuomstandigheden bv. meer/minder voedsel cf. organisch materiaal, een andere korrelgroottesamenstelling, ...) of een reactie op een zware verstoring van de gemeenschap (een verstoringsreactie na reset/mortaliteit van de gemeenschap). We bespreken hieronder deze mogelijkheden.

In de Zeeschelde, en in de meeste estuariene slikgebieden, zijn droogvalduur, het gehalte organisch materiaal in het slik en de korrelgroottesamenstelling sterk gerelateerd (Van de Meutter et al., 2019a, 2022; Van Braeckel et al., 2020). Daardoor kan de onafhankelijke bijdrage van deze factoren niet onderscheiden worden. Wat wel zeker is, is dat deze samengestelde gradiënt in zeer sterke mate de densiteiten en biomassa van macrobenthos, en bij uitstek van Oligochaeta, bepaalt (Van de Meutter et al., 2019a; Van Braeckel et al., 2020). Wanneer een SHV optreedt, dan verschuift de positie van het macrobenthos (gesteld dat ze de SHV kan volgen en steeds even diep in het sediment zit) langsheen deze gradiënt, en zal naar verwachting de gemeenschap zich aanpassen aan de milieuomstandigheden van de nieuwe hoogteligging. De waargenomen responsen van macrobenthos op SHV, vooral deze bij



sedimentatie, volgen inderdaad het verwachte patroon volgens deze gradiënt (toename van Oligochaeta bij sedimentatie). De waargenomen toename van macrobenthos, met name van de Oligochaeta, bij (grote) sedimentatie is dus waarschijnlijk mee het gevolg van de veranderde positie in de hoogtegradiënt. Dat we geen effect zagen van erosie valt dan weer moeilijker te rijmen met de positie in de hoogtegradiënt. Ofwel zijn onze data ontoereikend om effecten van erosie te zien, ofwel speelt hier nog een ander type ecologische respons (zie verder).

Een SHV betekent naast een verandering in de positie langs de hoogtegradiënt ook een verstoring van de omgevingskwaliteit en de gemeenschap. Hoe groter de SHV, hoe sterker waarschijnlijk ook de verstoring (Essink, 1999; Miller et al., 2002). Een veranderde positie langs de hoogtegradiënt als gevolg van SHV is op zich al een verstoring (verandering) waaraan het macrobenthos zich moet aanpassen. Onze analyse toont echter dat er meer aan de hand is: de respons van het macrobenthos overtreft wat we verwachten op basis van de hoogteverandering. Mogelijk wijst dit op een typische toename-na-verstoring respons (Norkko et al., 2006). Daarbij treedt er een tijdelijk *overshoot* op van benthosaantallen en – biomassa vroeg in successie die volgt op een verstoring. Een dergelijk *overshoot* van Oligochaeta vonden we eerder ook terug bij een studie op de Zeescheldeslikken van de Notelaer (Bornem), waar aantallen en biomassa Oligochaeta sterk toenamen na toegenomen sedimentatie (ca. +10cm), als gevolg van het plaatsen van (halfopen) kooistructuren (Van de Meutter et al., 2019a). De toename was veel sterker dan verwacht op die positie langs de hoogtegradiënt. Er zijn verschillende mogelijk oorzaken om deze *overshoot* te verklaren. Mogelijk is een recent verstoord sedimentlaag fysicochemisch verschillend van een oudere geconsolideerde laag. In ons vorige rapport over de abiotiek van de benthosraaien (Van de Meutter et al., 2022) werden effecten van SHV bekeken op eigenschappen van het sediment, maar niet relatief tot hun positie langs de hoogtegradiënt. We voerden daarom een extra analyse uit (niet getoond) naar analogie met de in 3.4 besproken analyse voor macrobenthos, en stelden vast dat voor de mediane korrelgrootte er geen extra effect van de SHV was. Voor organische stof was er een lichte trend tot meer organische stof na een SHV dan normaal voor de betreffende positie langs de hoogtegradiënt, maar dit effect was klein en eerder lokaal. Vaak heeft de *overshoot* van het macrobenthos echter te maken met een wijziging in de biologische omstandigheden. Van Colen et al. (2010) toonden aan dat de populatietoename van enkele macrobenthische soorten na een verstoring door hypoxia wellicht te maken had met een tijdelijke toename van hun voedsel (benthische algen). Een toename in algen heeft waarschijnlijk te maken met het wegvallen van competitie met andere algen-etende benthische soorten. De door ons vastgestelde lichte toename van organisch materiaal na SHV wijst mogelijk ook op een toename van benthische algen. Zoals van Colen et al. (2010) aantoonden konden niet alle soorten snel herstellen van de verstoring. Soorten die een *overshoot* vertonen hebben een typisch profiel: het zijn vrij opportunistische soorten met een korte levenscyclus. Een andere belangrijke vaststelling was dat de het ecosysteemfunctioneren - -diensten vaak voor langere tijd gecompromitteerd waren. Er kan dus snel een herstel van biomassa en densiteiten optreden, maar dat wil niet zeggen dat het ecosysteem en de gemeenschap hersteld zijn.

Bij een sterke verstoring verwachten we een daling van de dichtheid en biomassa van macrobenthos; gevolgd door een herstel en mogelijk een *overshoot*. Aangezien we voor onze benthosraaien niet weten wanneer de SHV gebeurde, weten we niet in welke fase van het herstel de gemeenschap is. Mogelijk verklaart dit waarom we de *overshoot* niet altijd konden vaststellen (cf. verschillen tussen jaren). Ook weten we niet hoe lang de fase van *overshoot* aanhoudt. Wat erosie betreft ten slotte, vonden we geen duidelijk negatieve effecten op het macrobenthos. Mogelijk wordt de verwachte daling in macrobenthos (dichtheid, biomassa)



door een verlaagde ligging op de hoogtegradiënt, (tijdelijk) teniet gedaan door een toename-na-verstoring respons.

### 4.3 TOEPASBAARHEID VAN ONZE RESULTATEN

Onze resultaten tonen een overwegend positief beeld van de effecten van sedimentatie en erosie op het macrobenthos. Toch verdient dit beeld de nodige nuance. Door een gebrek aan data konden we enkel voor alle macrobenthos samen en voor de Oligochaeta apart de effecten nagaan. Voor de tientallen andere taxa hebben we dus geen idee wat de effecten zijn. Uit eerder onderzoek weten we dat het net typisch is dat enkele opportunistische soorten wel goed met dit type verstoring kunnen omgaan, terwijl andere soorten er onder te lijden hebben (Miller et al., 2002; Van Colen et al., 2010). De Oligochaeta zijn zo een opportunistische groep, en omdat ze zo dominant zijn in de Zeeschelde bepalen ze ook voor een groot deel de effecten op alle macrobenthos samen. De positieve effecten die we vinden zijn dus vooral terug te leiden op die ene groep van de Oligochaeta. Bovendien bestudeerden we enkel effecten op biomassa en densiteiten, terwijl net vooral soortenrijkdom en soortendiversiteit naar verwachting meer gevoelig zijn aan effecten van SHV. Dit is erg relevant, aangezien de ecosysteemfunctie, zoals nutriëntenrecyclage en sedimentomwerking, vaak afhankelijk zijn van een functioneel diverse macrobenthosgemeenschap.

Omdat Oligochaeta een zeer dominant onderdeel van het macrozoöbenthos zijn in de zoete delen en in het oligohaliene deel van de Zeeschelde zijn onze resultaten daar vooral relevant. Positieve effecten stelden we voornamelijk vast bij sedimentatie groter dan 20cm. Dat wil niet zeggen dat een grotere sedimentatie beter is. Zeer waarschijnlijk staat er een limiet op de grootte van SHV waarbij er een (snel) herstel mogelijk is.

Erg belangrijk is waarschijnlijk ook de frequentie van verstoring (SHV) maar daarover laat onze studie-opzet niet toe om uitspraken te doen. Netto sedimenthoogteveranderingen over een tijdsinterval van 1 jaar kunnen zich in de loop van dat jaar geleidelijk opgebouwd hebben, of kunnen het gevolg zijn van één enkele gebeurtenis of de optelsom van afwisselende sedimentatie en erosie. De werkelijke sedimentdynamiek kan dus vele malen groter zijn dan de waargenomen netto sedimenthoogteverandering over 1 jaar. Elke aparte sedimenthoogteverandering kan een effect op het macrobenthos hebben, waarna het macrobenthos telkens een respons kan vertonen.

De door ons gemeten respons op één tijdstip is dus erg afhankelijk van het punt in deze cyclus waarop er gemeten is. Omdat we niet weten wanneer en hoe de sedimenthoogteverandering verlopen is, hebben we geen idee waar in die herstelcyclus we ons bevinden. Dit is een mogelijke verklaring voor de verschillen tussen jaren en locaties in de respons van het macrobenthos. Ook de overheersende positieve respons van macrobenthosbiomassa op sedimentatie is vrijwel zeker een tijdelijk fenomeen. Na de fase van toename van macrobenthosbiomassa, zal deze waarschijnlijk weer dalen (anders zou de macrobenthosbiomassa in de Zeeschelde steeds blijven toenemen). Omdat we geen tussentijdse metingen hebben van sedimenthoogte noch van benthosbiomassa hebben we geen idee van het precieze verloop. Omdat onze metingen niet in een experimentele setting maar tijdens een veldmonitoring gebeurden kunnen we langere termijn evoluties niet precies opvolgen. Er treden immers steeds weer opnieuw sedimenthoogteveranderingen op.



De effectieve sedimentdynamiek doorheen het jaar kan opgevolgd worden met Surface Elevation Dynamic (SED) sensoren. Deze techniek wordt momenteel op grote schaal gebruikt door het NIOZ (onderzoek door Tim Grandjean) en lijkt zeer goede resultaten op te leveren. De effectieve sedimentdynamiek wordt berekend als een index en deze heeft een grote voorspellende waarde voor het voorkomen van macrobenthos (VNSC & WL, 2022). We kunnen inzicht in effecten van sedimentdynamiek op macrobenthosgemeenschappen in de Zeeschelde verdiepen door dit SED sensoren uit te zetten binnen een onderzoeksopzet. Een monitoringnetwerk uitrollen op grote schaal zou echter een zeer grote inzet van middelen en verwerkingstijd vergen.

#### 4.4 CONCLUSIE

Sedimenthoogteveranderingen (SHV), ofwel sedimentatie en erosie, beïnvloeden de macrobenthosgemeenschappen in de Zeeschelde. Duidelijke effecten op macrobenthosbiomassa treden meestal pas op bij een netto sedimentatie overheen een jaar die groter is dan 20 cm. De macrobenthosbiomassa neemt doorgaans toe bij sedimentatie van die omvang. We vonden geen duidelijke effecten van erosie op de macrobenthosbiomassa. De waargenomen erosie binnen de studieperiode was echter beperkt, kleiner dan de sedimentatie en zelden meer dan 20 cm.

Effecten op totale macrobenthosbiomassa waren grotendeels dezelfde als deze voor de Oligochaeta biomassa. Deze taxonomische groep is zeer dominant in het macrobenthos van de zoete en oligohaliene Zeeschelde en is daardoor ook sturend voor de gehele macrobenthosbiomassa in grote delen van de Zeeschelde.

Onze dataset heeft een aantal beperkingen die nopen tot nuance bij de bovenstaande resultaten. Van de vele tientallen soorten macrobenthos die in de Zeeschelde voorkomen konden we alleen voor de groep van de Oligochaeta het effect van SHV nagaan (gebrek aan data). We konden geen analyses doen op soortenrijkdom en soortendiversiteit, twee erg belangrijk parameters van ecologische en functionele integriteit van het slikecosysteem. Onze resultaten zijn nu grotendeels gebaseerd op Oligochaeta (omdat deze een dominante groep zijn binnen het macrobenthos), maar dit is een typisch erg veerkrachtige en opportunistische groep, die goed kan omgaan met omgevingsdrukken en verandering. We kunnen de resultaten voor de Oligochaeta daarom niet veralgemenen naar het andere macrobenthos. Voor andere soorten verwachten we zelfs eerder een negatieve respons: indien ze mortaliteit ondergingen als gevolg van de SHV, dan zijn ze niet in staat tot een opportunistische (herstel)respons en nemen een langere tijd om te herstellen.

De toename van macrobenthos, en met name van de Oligochaeta, na een sterke sedimentatie, volgt het patroon van een toename-na-verstoring respons (ook wel: opportunistische respons). Daarbij neemt het macrobenthos tijdelijk toe tot hogere densiteiten en biomassa dan vóór de verstoring. Dit patroon wordt typisch vastgesteld bij eerder kortlevende en opportunistische soorten, zoals Oligochaeta. De vraag blijft of en hoe andere taxa met een ander ecologisch profiel met een (grote) SHV kunnen omgaan. Dit is geen louter fundamenteel theoretische bespiegeling, maar heeft consequenties naar het functioneren van het estuarien slikecosysteem (Van Colen et al., 2010) en verdient dus de nodige aandacht en nuance.

De respons van de macrobenthosbiomassa in Zeeschelde I en Zeeschelde II verschilde onderling sterk in de periode 2019-2020. In deze periode gebeurden er grootschalige



baggerwerken in Zeeschelde II, wat mogelijk gevolgen heeft voor sedimentdynamiek en de kwaliteit van het nieuwe afgezette sediment, wat nader onderzoek vergt. Ook een verschil in de timing van de SHV kan aan de basis liggen van een verschillen tussen gebieden. In een continue verbonden systeem als de Zeeschelde zijn dergelijke verschillen op relatief korte afstand weinig waarschijnlijk, maar het moet verder bekeken worden in hoeverre baggerwerken hier een invloed op kunnen hebben.

Ondanks waardevolle inzichten in de effecten van sedimentatie en erosie op het macrobenthos in de Zeeschelde zijn er duidelijk een aantal beperkingen aan de huidige dataset, die voornamelijk te maken hebben met het vrij beperkt aantal benthosraaipunten met een grote (>20cm) SHV. INBO beschikt nog over twee extra monitoringsjaren voor de benthosraaien, maar door tijdsgebrek werden deze stalen tot dusver niet verwerkt. Indien deze stalen wel verwerkt worden, dan verdubbelt de hoeveelheid data. Hierdoor ontstaat de kans om:

- statistische modellen die nu niet uitvoerbaar zijn wel te gebruiken;
- meer inzicht verwerven in waarom effecten van SHV op benthos soms positief en soms negatief kunnen zijn;
- met name erosie-effecten op macrobenthos beter in te schatten, daarvoor zijn de huidige data ontoereikend
- mogelijk ook voor andere taxa dan de Oligochaeta aparte analyses te doen, wanneer meer data beschikbaar komen, evenals voor soortenrijkdom en -diversiteit
- cumulatieve effecten van sedimentatie en erosie te bestuderen.

Het gebruik van een dataset op basis van toevallige sedimentatie en erosie op benthosraaien heeft ook zijn beperkingen, bijvoorbeeld het relatief weinig voorkomen van grotere sedimentatie en erosie. Aanvullend onderzoekswerk kan vaak meer gericht een antwoord bieden op bepaalde vraagstellingen. Voorbeelden zijn:

- Voor gekende zones met grote sedimentatie (op basis van bathymetrie) een analyse doen van de beschikbare monitoringsdata van het benthosonderzoek (jaarlijkse SPATIAL). Het succes van een dergelijke aanpak is in grote mate afhankelijk van het aantal en de goede spreiding over de hoogtegradiënt van de monitoringspunten;
- Een hoogfrequente opvolging van een benthosraai, gekoppeld aan monitoring van sedimentdynamiek door SED sensoren;

## Referenties

Bates, D., M. Maechler, B. Bolker, & S. Walker, 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software* 67: 1–48. DOI: 10.18637/jss.v067.i01.

Bolam, S. G., 2011. Burial survival of benthic macrofauna following deposition of simulated dredged material. *Environmental Monitoring and Assessment* 181: 13–27. DOI: 10.1007/s10661-010-1809-5.

Brooks, M. E., K. Kristensen, K. J. van Benthem, A. Magnusson, C. W. Berg, A. Nielsen, H. J. Skaug, M. Maechler, & B. M. Bolker, 2017. glmmTMB Balances Speed and Flexibility Among Packages for Zero-inflated Generalized Linear Mixed Modeling. *the R journal* 9: 378–400.

Chambers, M. R., & H. Milne, 1975. The production of *Macoma balthica* (L.) in the Ythan Estuary. *Estuarine and Coastal Marine Science* 3: 443–455. DOI: 10.1016/0302-3524(75)90044-4.

Dernie, K. M., M. J. Kaiser, & R. M. Warwick, 2003. Recovery rates of benthic communities following physical disturbance. *Journal of Animal Ecology* 72: 1043–1056. DOI: 10.1046/j.1365-2656.2003.00775.x.

Essink, K., 1999. Ecological effects of dumping of dredged sediments; options for management. *Journal of Coastal Conservation* 5: 69–80.

Hutchison, Z. L., D. H. Green, M. T. Burrows, A. C. Jackson, B. Wilson, & K. S. Last, 2020. Survival strategies and molecular responses of two marine mussels to gradual burial by sediment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology Elsevier* 527: 151364. DOI: 10.1016/j.jembe.2020.151364.

Liu, Y., S. V. Fend, S. Martinsson, & C. Erséus, 2017. Extensive cryptic diversity in the cosmopolitan sludge worm *Limnodrilus hoffmeisteri* (Clitellata, Naididae). *Organisms Diversity and Evolution Organisms Diversity & Evolution* 17: 477–495. DOI: 10.1007/s13127-016-0317-z.

Miller, D. C., C. L. Muir, & O. A. Hauser, 2002. Detrimental effects of sedimentation on marine benthos: What can be learned from natural processes and rates?. *Ecological Engineering* 19: 211–232. DOI: 10.1016/S0925-8574(02)00081-2.

Norkko, A., R. Rosenberg, S. F. Thrush, & R. B. Whitlatch, 2006. Scale- and intensity-dependent disturbance determines the magnitude of opportunistic response. *330*: 195–207. DOI: 10.1016/j.jembe.2005.12.027.

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

Snelgrove, P. V. R., & C. A. Butman, 1994. Animal Sediment Relationships Revisited – Cause Versus Effect. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 32: 111–177.

Van Braeckel, A., J. Vanoverbeke, F. Van de Meutter, L. De Neve, J. Soors, J. Speybroeck, G. Van Ryckegem, & E. Van den Bergh, 2020. Habitatmapping Zeeschelde slik: 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.

Van Braeckel, A., J. Vanoverbeke, F. Van de Meutter, L. De Neve, J. Soors, J. Speybroeck, G. Van

Ryckegem, & E. Van den Bergh, 2021. Habitatmapping Zeeschelde slik. Ecologie en ecotopen van de slikken. Brussel.

Van Colen, C., F. Montserrat, M. Vincx, P. M. J. Herman, T. Ysebaert, & S. Degraer, 2010. Macrobenthos recruitment success in a tidal flat: Feeding trait dependent effects of disturbance history. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 385: 79–84. DOI: 10.1016/j.jembe.2010.01.009.

Van de Meutter, F., O. Bezdenjesnji, D. Buerms, J. De Beukelaer, N. De Regge, J. Soors, J. Speybroeck, T. Terrie, J. Vanoverbeke, A. Van Braeckel, B. Vandevoorde, E. Van den Bergh, & G. Van Ryckegem, 2019a. Onderzoek naar trofische relaties in de Zeeschelde. Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek. Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek 2019 (1). Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, Brussel. DOI: doi.org/10.21436/inbor.15785103.

Van de Meutter, F., O. Bezdenjesnji, D. Buerms, J. De Beukelaer, N. De Regge, A. Van Braeckel, B. Vandevoorde, E. Van den Bergh, & G. Van Ryckegem, 2021a. Trofische relaties tussen oligochaeten en epibenthische predatoren op slikken in de Zeeschelde. Tweedelijnsanalyse. Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek 2021 (23). Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, Brussel.

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

Van de Meutter, F., N. De Regge, & O. Bezdenjesnji, 2021b. Dieetaanalyse van hogere trofische niveaus in de Zeeschelde : deel vissen. Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, Brussel.

Van de Meutter, F., V. Smeekens, & D. Buerms, 2022. Beschrijvend datarapport : sedimentkarakteristieken en sedimentatie-erosie langsheen vaste raaien voor benthosmonitoring in de Zeeschelde 2018-2020. Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek jaar (34). Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, Brussel.

Van Ryckegem, G., J. Vanoverbeke, A. Van Braeckel, F. Van de Meutter, W. Mertens, A. Mertens, & J. Breine, 2021. MONEOS - Datarapport INBO : toestand Zeeschelde 2020. Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, Brussel.

Verdonschot, P. F. M., H. Wang, A. Pinder, & R. C. Nijboer, 2004. Aquatic Oligochaete Biology IX: Selected Papers from the 9th Symposium on Aquatic Oligochaeta, 6–10 October 2003, Wageningen, The Netherlands.

VNSC, & WL, 2022. Wetenschappelijk Scheldesymposium November 2022. Book of Abstracts. pp 38.

