



Vlaanderen
is wetenschap



Foeragegedrag en het bepalen van draagkracht van wintertaling in de Zeeschelde

Frank Van de Meutter, Nico De Regge, Jan Soors, Olja Bezdenjesnji, Dimitri Buerms,
De Beukelaer Joram, Vanoverbeke Joost, Van den Bergh Erika, Van Ryckegem Gunther

INSTITUUT
NATUUR- EN BOSONDERZOEK

Auteurs:

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

Reviewers:

Alexander Van Braeckel

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

Wijze van citeren:

Van de Meutter F., De Regge N., Soors, J., Bezdenjesnji O., Buerms D., De Beukelaer J., Vanoverbeke J., Van den Bergh E., Van Ryckegem G. (2023). Foerageergedrag en het bepalen van draagkracht van wintertaling in de Zeeschelde. Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek 2023 (55). Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, Brussel.
DOI: doi.org/10.21436/inbor.100226401

D/2023/3241/426

Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek 2023 (55)

ISSN: 1782-9054

Verantwoordelijke uitgever:

Hilde Eggermont

Foto cover:

Wintertaling (*Anas crecca*) (Y. Adams/Vilda)

Dit onderzoek werd uitgevoerd als:

onderdeel van de RO met dep. Mobiliteit en Openbare werken afdeling Maritieme Toegang.
Thonetlaan 102, 2050 Antwerpen.



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

**VAN FOERAGEERGEDRAG TOT DE BEPALING
VAN DRAAGKRACHT VAN WINTERTALING IN DE
ZEESCHELDE**

**Van de Meutter Frank, De Regge Nico, Soors Jan, Bezdenjesnji Olja, Buerms
Dimitri, De Beukelaer Joram, Vanoverbeke Joost, Van den Bergh Erika, Van
Ryckegem Gunther**

doi.org/10.21436/inbor.100226401

Dankwoord/Voorwoord

Dit ambitieuze onderzoek kon alleen maar tot stand komen met de hulp en inzet van bijna het voltallige team Estuaria van INBO. Daarom een grote dankjewel aan iedereen die van ver of nabij dit onderzoek gesteund, geïnspireerd, uitgevoerd of opgevolgd heeft! En graag zeker ook een dank aan Frederik Roose voor het vertrouwen in inbo om dit onderzoek op te zetten en uit te voeren!



Samenvatting

De wintertaling is een van de talrijkste overwinterende eenden in de Zeeschelde. We willen de verspreiding en de verandering van de overwinterende aantallen van de wintertaling beter begrijpen. Daarom voerden we een gedetailleerd veldonderzoek uit van het foerageergedrag en het voorkomen van mogelijke prooien in het studiegebied de Notelaer en Ballooi. We vergelijken de resultaten met een studie van Dethier (1997) op dezelfde plaats. Deze studie dateert van vóór de crash in de aantallen overwinterende wintertaling in de Zeeschelde (ca. 2006-2007)

We vonden een heel duidelijk verband tussen foerageeractiviteit van wintertaling en de biomassadichtheid van macrobenthos (in dit geval Oligochaeta, een groep van wormen) in de Zeeschelde. De wintertaling steekt bij het fourageren de snavel onder een hoek van ca. 30° in het slik omdat het slik te filteren. Ze zoekt haar voedsel dus niet op de oppervlakte maar in het slik, wat een zeer sterke aanwijzing is dat overwinterende wintertaling hier leeft van het macrobenthos, minstens in de zone waar de Oligochaete wormen het dominante dierlijke macrobenthos zijn. Wintertaling kiest daarbij slikken met een biomassadichtheid van Oligochaeta die hoger is dan 1.35 g AFDW macrobenthos/m². Dit is de ondergrens waarbij het foerageren start; maximale foerageeractiviteit wordt pas bereikt bij een 12 maal hogere biomassadichtheid (15.6 g AFDW/m² Oligochaeta). Halfweg de jaren '90 van de vorige eeuw foerageerde wintertaling overheen de hele slikgradiënt van de laagwaterlijn tot bovenaan de schorgrens (Dethier 1997) terwijl ze nu enkel de bovenste helft van het slik gebruikt. De reden daarvoor blijkt uit de spreiding van het macrobenthos: vroeger was de biomassadichtheid Oligochaeta overal boven de kritische grens, nu enkel nog in de bovenste helft van het slik.

Als we de kritische grenswaarden voor ons studiegebied toepassen op de hele Zeeschelde waar Oligochaeta het dominante macrobenthos zijn (zoete en oligohaliene deel, zie Figuur 28) dan blijkt dat de helft van het middelhoog en hoog slik niet in aanmerking komt als foerageergebied, en 90% van het laag slik. Lokaal vinden we nog slikken die overheen de hele hoogtegradiënt geschikt zijn, bijvoorbeeld in het traject Melle-Gentbrugge, en in ontpolderingen. Dit zijn inderdaad gebieden waar we de hoogste dichtheden overwinterende wintertaling vinden.

Onderzoek van Vanoverbeke et al. (2019) suggereert dat naast de kritische biomassadichtheid nog andere aspecten dan voedselbeschikbaarheid mee de draagkracht voor wintertaling bepalen. Naast de absolute biomassadichtheid van macrobenthos (g AFDW/m², deze studie) zijn ook slikhelling en spreiding in droogvalduur zeer belangrijk. We vermoeden dat dit komt doordat ook bij hoge prooidichtheden wintertalingen verscheidene uren moeten foerageren vooraleer ze aan hun dagelijkse energiebehoefte kunnen voldoen. Omdat de voedselgronden in een getijdsysteem maar beperkt in de tijd toegankelijk zijn, is het belangrijk dat ze zoveel mogelijk op één plek kunnen foerageren, want er is geen tijd voor verplaatsingen. Een grote slikoppervlakte met hoge prooidichtheden waar lang aaneensluitend kan gefoerageerd worden vinden we enkel bij een grote spreiding van de droogvalduur, met name dan in de bovenste helft van het slik (bolle slikken, ontpolderingen).

De crash van de populatie overwinterende wintertaling viel samen met een sterke afname van labiel koolstof in het particulier organisch materiaal (door een toename van het zuurstofgehalte) en de terugkeer van vissen en garnaalachtigen. Eerder onderzoek toonde aan dat beiden een rol speelden in de crash van de wintertalingpopulatie. Uit de vergelijking van onze studie met Dethier (1997) blijkt dat de biomassadichtheid Oligochaeta vooral in de onderste helft van het slik sterk afnam, en dat dit deel daardoor ongeschikt werd als



foerageergebied. Die verandering in de biomassadichtheid-gradiënt Oligochaeta kan het best verklaard worden door de opkomst van onderwaterpredatoren zoals vissen en garnalen. Hierdoor is de oppervlakte foerageerhabitat voor de wintertaling in de Zeeschelde drastisch afgenomen. Ook kan op slikken waar de biomassadichtheid nog deels boven deze grenswaarde ligt, de spreiding van de geschikte foerageerzones te kort geworden zijn, waardoor dit slik niet meer de nodige energiebehoefte kan leveren. Op die manier is de oppervlakte geschikt foerageerhabitat in de Zeeschelde wellicht gedecimeerd.

Wintertaling foerageert op slikken in de Zeeschelde veel meer na laag water dan voor laag water. Ons onderzoek toont aan dat er aanzienlijk meer Oligochaeta aanwezig zijn in de 2 cm toplaag van het slik na laag water dan voor laag water, vermoedelijk door verticaal migratiegedrag. Hoewel de biomassadichtheid macrobenthos in het slik hetzelfde blijft, verandert het beschikbare deel ervan afhankelijk van het tijdstip in de getijfase., waardoor de oppervlakte slik dat voldoet als foerageerhabitat verandert. Dit lijkt de meest voor de hand liggende verklaring voor het getijfase-afhankelijk foerageergedrag van de wintertaling.



Betekenis voor beheer en/of beleid

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

In de zoete en zwak brakke zone is wintertaling meest talrijk. Voor deze soort trachten we het gedrag en de evolutie van de aantallen zo goed mogelijk te begrijpen zodat we op basis van onze inzichten de gevolgen van inrichtingsscenario's voor overwinterende eenden zo goed mogelijk kunnen inschatten.

Deze detailstudie op Notelaer-Ballooi bouwt verder op eerdere bevindingen en open vragen en bracht nieuwe inzichten bij met betrekking tot foerageergedrag en bouwstenen van draagkracht voor wintertalingen in de Zeeschelde:

- Wintertalingen eten Oligochaeta in de zoete en zwak brakke zone van de Zeeschelde.
- We kennen de grenswaarden van voedseldichtheid voor geschikt en voor optimaal foerageerhabitat voor de wintertaling in de Zeeschelde.
- Voor de crash van de aantallen overwinteraars (2007-2008) was alle slik in de Zeeschelde geschikt foerageerhabitat en foerageerden wintertalingen op elke slikhoogte. Na de crash vinden we dit geschikt en optimaal habitat voornamelijk op middelhoog en hoog slik in de Zeeschelde. De oppervlakte geschikt foerageerhabitat is verminderd, enerzijds doordat algemeen de hoeveelheid labiele koolstof, voedselbron voor Oligochaeta, in het systeem verminderde en anderzijds door voedselconcurrentie met onderwaterpredatoren. De foerageertijd voor onderwaterpredatoren op het slik vermindert met de hoogte, het is dus vooral bovenaan het slik dat er nog voldoende overblijft voor de watervogels.
- We kennen de huidige hoogten in het getijdenster waarbij de geschikte en optimale voedseldichtheid nog aanwezig zijn, we kunnen dus ook berekenen hoeveel foerageerhabitat er theoretisch aanwezig is. Deze relatie tussen hoogte en voedseldichtheid kan uiteraard veranderen in de tijd naargelang de samenstelling van het voedselweb en de input in het ecosysteem. Onze huidige kennis laat toe om te berekenen welke impact dit heeft op het foerageerhabitatareaal, een proxy van de draagkracht van het systeem, van wintertaling in de Zeeschelde.
- Wintertalingen foerageren bij de waterlijn bij opkomend tij omdat er daar en dan meer Oligochaeta zitten in de bovenste 2 cm van het slik, de bereikbare range voor hun snavel om het slik te filteren. Dat betekent dat de geschiktheid van een slik om te foerageren varieert in de tijd. Dat wil niet zeggen dat de lagere delen van het slik, die niet als foerageergrond gebruikt worden, geen belang hebben. Onze studie én de studie van Dethier (1997) tonen beiden aan dat de Ballooi als rustgebied fungeert binnen de constellatie Ballooi-Notelaer, met relatief meer rustende eenden tijdens laag water, terwijl foerageren net meer gebeurde op de Notelaer. Dit toont aan dat een geschikt overwinteringsgebied uit meer moet bestaan dan enkel uit goed foerageerhabitat, en er dus ook nood is aan, met name in ons geval, de grote zandige platen waar de eenden rond laag water rusten.

Aanbevelingen voor beheer en/of beleid

Geschikt foerageerhabitat voor wintertalingen en andere benthivore vogelsoorten bevindt zich vooral waar er minder foerageerdruk van onderwaterpredatoren is: op de hogere delen van slikken. Middelhoge en hoge slikken zijn dus van groot belang voor de bescherming van watervogelpopulaties die hier komen overwinteren.

In een getijgebied is het belangrijk dat watervogels binnen één getijcyclus voldoende voedsel kunnen opnemen in één gebied. De bereikbaarheid van geschikt foerageerhabitat is beperkt in de tijd: langs de waterlijn bij opkomend tij. Er is dus geen tijd om binnen die getijcyclus naar een ander gebied te verhuizen. Daarom zijn brede bolle slikken met een goede spreiding in droogvalduur belangrijk. Ook ontpolderingen, GGG's en tijarmen voldoen in de Zeeschelde aan die voorwaarden.

Dat betekent niet dat de lagere delen van het slik die niet als foerageergrond gebruikt worden geen functie hebben voor overwinterende watervogels. Een geschikt overwinteringsgebied moet uit meer bestaan dan enkel goed foerageerhabitat:

- Onze studie én de studie van Dethier (1997) tonen beiden aan dat de Ballooi als rustgebied fungeert, met relatief meer rustende eenden tijdens laag water, terwijl op de Notelaer meer gefoerageerd wordt. Er is dus ook nood aan, ons geval, de grote zandige platen waar de eenden rond laag water rusten.
- De grootste concentraties wintertalingen bevinden zich in de Zeeschelde ook op de grotere slikken waar ook meestal grote schorgebieden achterliggen als buffer tegen verstoring van landzijde. Afwezigheid van verstoring is eveneens belangrijk.

Deze studie laat ons voor het eerst toe om (veranderingen in) draagkracht van de Zeeschelde voor overwinterende watervogels, in dit geval wintertaling, te kwantificeren. Er zijn nog een aantal evidente verbetermogelijkheden aan deze belangrijke eerste stap. Een waardevolle volgende stap is het modelinstrumentarium van Vanoverbeke et al. (2019) uitbreiden en verfijnen, met input van deze nieuwe bevindingen met betrekking tot foerageergedrag, vereisten voor voedseldichtheid, gekende biomassadichtheden van het macrobenthos en de benodigde ruimtelijke combinatie van voedsel, rust en ruimte. Het resultaat is een meer precieze oppervlaktemaat van draagkracht voor wintertaling. Ten slotte kan (correlatief) verkend worden of een directe link tussen foerageeroppervlakte en voedseldichtheden enerzijds en aantallen overwinterende wintertaling kan worden gelegd. Wintertaling staat in dit alles slechts model voor een grotere groep overwinterende (benthivore) eenden in de Zeeschelde. Eens een model voor de ene soort op punt staat, kan een gelijkaardige aanpak versneld tot draagkrachtmodellen voor meerdere soorten leiden.



English abstract

The European teal is one of the most numerous wintering ducks in the Sea Scheldt. To better understand the distribution and change in wintering numbers of European teal, we conducted a detailed field survey of foraging behaviour and the occurrence of potential prey in the Notelaer and Ballooi study area. The results are compared with a study by Dethier (1997) at the same location. This study predates the crash in numbers of wintering European teal in the Sea Scheldt (ca. 2006-2007)

We found a very clear relationship between foraging activity of European teal and biomass density of macrobenthos (in casu Oligochaeta) in the Zeeschelde. This is a very strong indication that wintering European teal on the mudflats of the Zeeschelde feeds on the macrobenthos, at least in the zone where Oligochaeta is the dominant zoobenthic taxon. European teal select mudflats with a biomass density of Oligochaeta greater than 1.35 g AFDW macrobenthos/m². This is the lower limit at which foraging starts; maximum foraging activity is reached only at 12x higher biomass density (15.6 g AFDW/m² Oligochaeta). In the mid-1990s, European teal foraged over the entire mudflat gradient (Dethier 1997) while now they only use the upper half of the mudflat. The reason for this is evident from the distribution of the macrobenthos: the biomass density of Oligochaeta used to be above the critical limit over the whole mudflat gradient, while now only in the upper half.

Applying the critical limits of biomass density of macrobenthos for our study area to the whole of the Sea Scheldt where Oligochaeta are the dominant taxon (fresh and oligohaline part) shows that half of the middle-high and high mudflats do not qualify as foraging habitat, and 90% of the low mudflats. Locally, we find mudflats that are suitable across their entire height gradient, for example in the Melle-Gentbrugge trajectory, and in depoldered areas. Indeed, these are areas where we find the highest densities of wintering European teal.

Research by Vanoverbeke et al. (2019) suggests that in addition to critical biomass density, other aspects of food availability help determine the carrying capacity for European teal in the Sea Scheldt. Besides the absolute biomass density of macrobenthos (g AFDW/m², this study), mud slope and the equal distribution of mudflat zones with a different exposure duration at low tide are also very important. We suspect this is because even at high prey densities European teal need to forage for several hours before they can meet their daily energy requirements. Because the food grounds in a tidal system are only accessible for a limited period of time, it is important that they can forage in one place as much as possible, because there is no time for moving between mudflat areas. A large mudflat area with high prey densities can only be found the upper half of concave mudflats and in depoldered areas.

The crash of the wintering European teal population coincided with a sharp decrease in labile carbon in the detritus (due to an increase in oxygen content) and the return of fish and shrimps. Previous research showed that probably both played a role in the crash of the European teal population. The comparison of our study with Dethier (1997) shows that the biomass density of Oligochaeta decreased significantly especially in the lower half of the mudflats, making this part now unsuitable as a foraging area. This change in the biomass density gradient of Oligochaeta is best explained by the rise of underwater predators such as fish and shrimp. This has drastically reduced the area of foraging habitat for European teal in the Sea Scheldt. Also, on mudflats where the biomass density is still locally above this limit, the time and space available to forage may have become too short (e.g. on convex mudflats), preventing this mudflat from providing the necessary energy requirements. Thus, the area of



suitable foraging habitat in the Sea Scheldt may have been decimated since the teal population crash.

European teal forages on mudflats in the Zeeschelde much more after low tide than before low tide. Our study shows that significantly more Oligochaeta are present in the 2 cm top layer of the mudflats after low tide than before low tide, presumably due to vertical migratory behaviour. Although the biomass density of macrobenthos in the mudflat remains the same, its available fraction changes depending on the time in the tidal phase, changing the area of mudflat that meets the requirements as foraging habitat. This seems the most obvious explanation for the tidal phase-dependent foraging behaviour of the European teal.



Inhoudstafel

| | |
|--|----|
| Dankwoord/Voorwoord | 2 |
| Samenvatting | 3 |
| Betekenis voor beheer en/of beleid | 5 |
| Aanbevelingen voor beheer en/of beleid | 6 |
| English abstract | 7 |
| Lijst van figuren | 11 |
| Lijst van tabellen | 13 |
| 1 Inleiding..... | 14 |
| 2 Doelstellingen..... | 17 |
| 3 Materiaal en methode | 18 |
| 3.1 Studiegebied en studiedesign | 18 |
| 3.2 Ruimtelijk en temporeel foerageergedrag van wintertaling in relatie tot het voorkomen van macrobenthos | 19 |
| 3.2.1 Staalname en -verwerking van het macrobenthos (Oligochaeta) | 19 |
| 3.2.2 Tellingen en observaties van wintertaling | 21 |
| 3.3 hypothese-onderzoek getij-afhankelijk foerageergedrag van wintertaling | 23 |
| 3.3.1 Schepstalen | 23 |
| 3.3.2 Waterstalen..... | 24 |
| 4 Resultaten | 25 |
| 4.1 Wintertaling | 25 |
| 4.1.1 Patronen van aantallen en waarnemingen | 25 |
| 4.1.2 Patronen van gedragingen | 28 |
| 4.2 Macrozoöbenthos: Oligochaeta | 31 |
| 4.2.1 Macrobenthosraaien | 31 |
| 4.2.2 Schepstalen | 33 |
| 5 Studie Dethier (1996-1997)..... | 35 |
| 5.1 Materiaal en methode | 35 |
| 5.2 Resultaten | 36 |
| 5.2.1 Wintertaling | 36 |
| 5.2.2 Macrobenthos | 40 |
| 6 Drempelwaarden voor foerageren van wintertaling | 44 |
| 6.1 Drempelwaarden voor foerageren van wintertaling in de Zeeschelde | 44 |
| 6.1.1 Theorie | 44 |
| 6.1.2 Toepassing..... | 45 |
| 6.1.3 Mogelijke drempelwaarden | 46 |

//

| | | |
|-------|--|----|
| 6.2 | Vergelijking met Dethier (1997) | 47 |
| 6.2.1 | Foerageergedrag wintertaling..... | 47 |
| 6.2.2 | Toetsen van de drempelwaarden van foerageerhabitat | 49 |
| 7 | Discussie..... | 52 |
| 7.1 | Foerageergedrag en dieet van de wintertaling in de Zeeschelde (Doelstelling 1)..... | 52 |
| 7.2 | Wat is foerageerhabitat voor de wintertaling en wat niet? drempelwaarden (Doelstelling 2): | 53 |
| 7.3 | Validatie van drempelwaarden op basis van studie Dethier (1997) (Doelstelling 3).. | 54 |
| 7.4 | Foerageerhabitat voor wintertaling in de Zeeschelde anno 2023 (Doelstelling 4)..... | 55 |
| 7.5 | Verschillen in gebruik door wintertaling tussen gebieden langsheen de Zeeschelde (Doelstelling 5) | 58 |
| 7.6 | De historische shift in de ecosysteemtoestand van de Zeeschelde en de crash van de overwinterende eendenpopulatie: nieuwe inzichten (Doelstelling 6) | 59 |
| 7.7 | Verschillen in foerageerintensiteit van wintertaling bij en vloed (vóór en na laag water) (Doelstelling 7) | 62 |
| 8 | Conclusies..... | 63 |
| | Referenties | 65 |
| | Bijlage | 69 |



Lijst van figuren

| | |
|--|----|
| Figuur 1: Wintermaandgemiddelde (oktober-maart) voor alle telseizoenen voor de som van de 5 talrijkste overwinterende eenden in de Zeeschelde. De figuur toont de maandgemiddeldes voor Zeeschelde III - dit was de belangrijkste zone waar eenden overwinterden. | 14 |
| Figuur 2: Wintermaandgemiddelde (oktober-maart) voor alle telseizoenen voor de wintertaling in de KRWzone Zeeschelde III + Rupel. | 15 |
| Figuur 3: Situering van het studiegebied (zwarte pijl) in de Zeeschelde. Dit gebied ligt in het bovenste deel van de KRW zone Zeeschelde III + Rupel (in de Saliniteitszone-terminologie is dit de Oligohaliene zone). | 18 |
| Figuur 4: De studiegebieden Ballooi en Notelaer. Op de figuur zijn de verschillende ecotopen ingekleurd (legende: zie figuur). Verder toont de figuur de verschillende telzones per slikgebied (omkaderd en genummerd) en de verschillende raaien (elke raai bestaat uit 5-7 punten a-g die op vaste hoogtes liggen, zie bijlage 1). In zone 1 van de Notelaer liggen twee raaien. De oostelijke raai van het paar is een vaste raai die al langere tijd opgevolgd wordt (Not1_ref). | 19 |
| Figuur 5: Foerageerwijze van wintertaling op Scheldeslikken. De snavel wordt onder een hoek van ongeveer 30° in de toplaag van het slik heen weer bewogen. Een wintertaling snavel is ongeveer 4 cm lang. Dat betekent dat wintertalingen foerageren in de bovenste 2 cm van het slik. | 23 |
| Figuur 6: Staalname van de waterlijn ter hoogte van de Notelaer. De grijze bak werd gebruikt om water te scheppen, de witte ton werd gevuld met dit water. Wanneer de ton gevuld was, werd dit water gezeefd op een zeef van 250µm. | 24 |
| Figuur 7: Aantal wintertalingen in de telgebieden Ballooi en Notelaer op de verschillende teldagen weergegeven als tijd voor of na laag water. | 26 |
| Figuur 8: Som van het aantal wintertalingen overheen alle tellingen per hoogte en vóór en na laag water. Elke waarneming is daarbij toegewezen aan de dichtstbijzijnde hoogte (A-G) of tussenhoogte (bv. A_B en B_C) die hier als hoogte in m TAW wordt weergegeven. | 27 |
| Figuur 9: Gemiddelde van het aantal wintertalingen overheen alle tellingen per hoogte en vóór en na laag water. Elke waarneming is daarbij toegewezen aan de dichtstbijzijnde hoogte (A-G) of tussenhoogte (bv. A_B en B_C) die hier als hoogte in m TAW wordt weergegeven. | 27 |
| Figuur 10: Gemiddeld aantal rustende wintertalingen in de Ballooi en de Notelaer tijdens de winter 2019-2020 voor en na laag water en in relatie tot hoogte op het slik. | 29 |
| Figuur 11: Gemiddeld aantal foeragerende wintertalingen in de Ballooi en de Notelaer tijdens de winter 2019-2020 vóór en na laag water en in relatie tot hoogte op het slik. | 29 |
| Figuur 12: Percentage rustende wintertalingen op de Ballooi en de Notelaer tijdens de winter 2019-2020 vóór en na laag water en in relatie tot hoogte op het slik. | 30 |
| Figuur 13: Percentage foeragerende wintertalingen op de Ballooi en de Notelaer tijdens de winter 2019-2020 vóór en na laag water en in relatie tot hoogte op het slik. | 31 |
| Figuur 14: Densiteiten van Oligochaeta in relatie tot de hoogtegradiënt (m TAW) voor enkele telgebieden (nummering) in de studiegebieden Ballooi (BAL) en de Notelaer (NOT). De staalnames van januari (1) en februari (2) 2020 worden | |

| | |
|--|----|
| Figuur 26: Het percentage foeragerende wintertalingen in functie van hoogte op het slik (m TAW) vóór en na laag water voor de gebieden Ballooi en Notelaer. Volle lijnen: deze studie. Streepjeslijn: studie Dethier data van na de koudegolf . | 49 |
| Figuur 27: Verdeling van de biomassa Oligochaeta (g AFDW/m ²) overheen de slikhoogtegradiënt met aanduiding van de drempelwaarden voor foerageren zoals we in deze studie definieerden (horizontale en verticale lijnen). Donkerblauwe lijn: resultaten van onze studie (Ballooi en Notelaer vergelijkbaar en weergegeven als 1 patroon). Groene en lichtblauwe lijn: resultaten van Dethier (1997) voor de Ballooi en de Notelaer. Onderbroken lijn: oktober; volle lijn: april (moeilijk zichtbaar – valt gelijk met ondergrens foerageerhabitat). | 51 |
| Figuur 28: Aandeel Oligochaeta (%) in de biomassa van macrobenthosstalen genomen tijdens de MONEOS campagne 2008-2022 | 53 |
| Figuur 29: Procentueel aandeel van de staalnamepunten per ecotoop en per KRWzone dat voldoet aan de grenswaarden van de verschillende gedefinieerde types foerageerhabitat (“thresholds”, legende, in g AFDW Oligochaeta /m ²) voor foerageerhabitat van wintertaling in 2016-2020 voor de drie KRWzones van de Zeeschelde in strikte zin. | 56 |
| Figuur 30: Procentueel aandeel van de staalnamepunten per ecotoop en per KRWzone dat voldoet aan de verschillende grenswaarden (“thresholds”, legende, in g AFDW Oligochaeta /m ²) voor foerageerhabitat van wintertaling in 2016-2020 voor drie randgebieden van het Zeeschelde-estuarium (Getijdedurme, GetijdeZenne, tijarm Gent-Melle). | 58 |

Lijst van tabellen

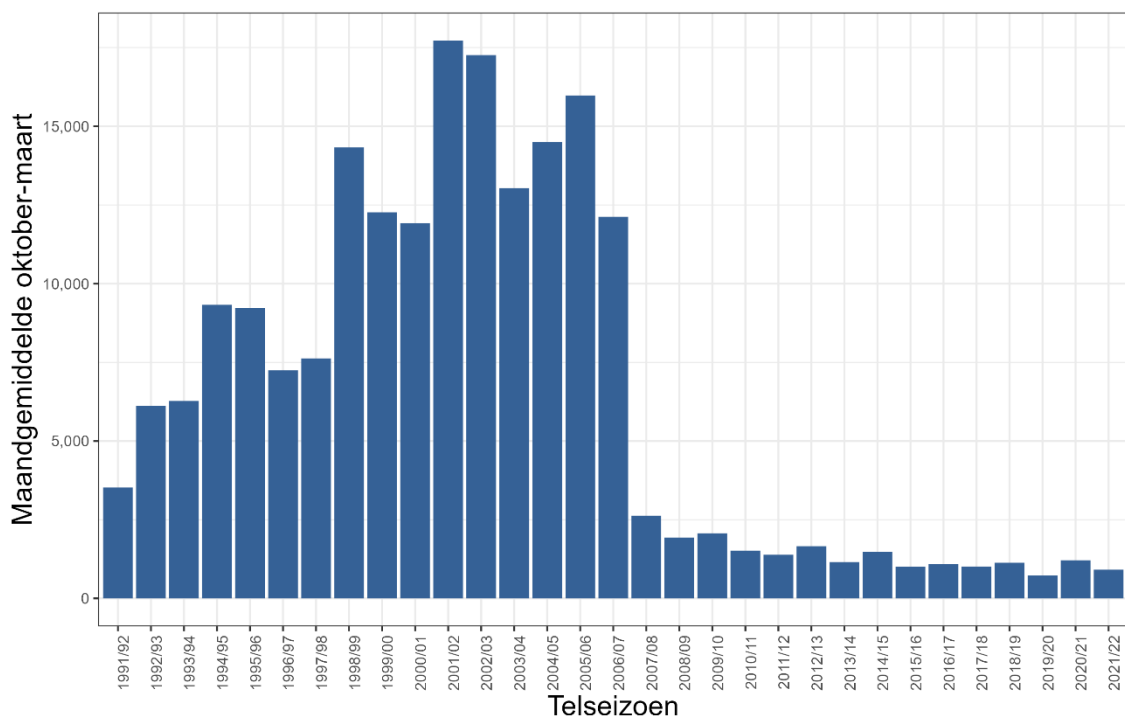
| | |
|---|----|
| Tabel 1: Staalnames van macrobenthos en waterstalen voor analyse van zwevend materiaal nabij de waterlijn tijdens de winter 2019-2020 op de Ballooi en de Notelaer. | 20 |
| Tabel 2: Tellingen en observaties van het gedrag van overwinterende eenden op de Notelaer en de Ballooi in de winter 2019-2020. Voor elke telling wordt de datum, het begin- en einduur van de telling en de hoogtezone waar de telling begon en waar deze eindigde (opgesplitst volgens afgaan en opkomend getij). | 21 |
| Tabel 3: Het aantal waarnemingen van eendengedragingen per soort eend in deze studie (combinatie eendensoort x datum x tijdstip x aantal eenden waarvoor gedrag is genoteerd). | 25 |
| Tabel 4: Aantal wintertaling waarnemingen per gedrag in de beide telgebieden samen. Het aantal is ruimtelijk opgesplitst tussen wintertalingen langs de waterlijn en wintertalingen niet langs de waterlijn. De laatste kolom geeft het % wintertaling voor een bepaald gedrag dat bij de waterlijn aanwezig was. | 28 |
| Tabel 5: Overzicht van de verwerkte schepstalen. Voor elk staal wordt het aantal en de <i>ash free dry weight</i> (AFDW) van de Oligochaeta in het schepstaal (volume: 2l) gegeven. Stalen die op dezelfde plek genomen zijn en tot een paar behoren hebben hetzelfde paarnummer. | 34 |



1 INLEIDING

Estuaria zijn sleutelgebieden binnen de levenscyclus van migrerende watervogels omdat ze grote densiteiten voedsel bevatten (Tweedley et al., 2016). Die grote voedseldensiteit laat de vogels toe om op korte termijn op te vetten. Dit is cruciaal voor een grotere overlevingskans tijdens de winter en de daaropvolgende trek. Een goede conditie vergroot bovendien het voortplantingssucces. Dit is de hoofdreden waarom de meeste Europese estuaria beschermd zijn onder de Vogelrichtlijn (Adriaensen et al., 2005; Meire & Maris, 2008).

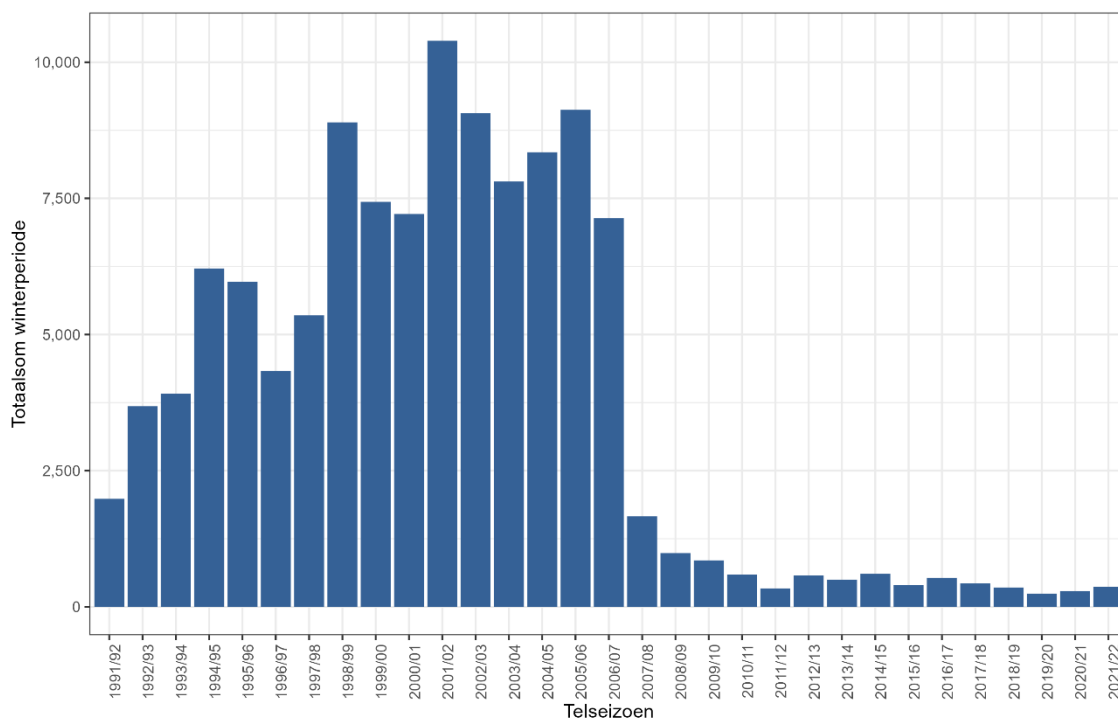
Omwille van dit grote ecologisch belang en de grote beleidsaandacht zijn (overwinterende) watervogels belangrijk bij het bepalen van de ecologische toestand van het Zeeschelde ecosysteem (Meire & Maris, 2008). Daarom worden watervogels in de Zeeschelde sinds 1991 maandelijks geteld door het INBO (Van Ryckegem et al., 2021). In de Zeeschelde, uitgezonderd de zone met saliniteitsgradiënt tegen de Nederlandse grens, vinden we tijdens de winter voornamelijk een variatie aan eendensorten (Ysebaert et al., 2000; Van den Bergh et al., 2005a, 2005b; Van Ryckegem, 2012; Van Ryckegem et al., 2021): wilde eend, wintertaling, krakeend, pijlstaart en tafeleend zijn of waren hier talrijk aanwezig. De recente geschiedenis van de overwinterende eenden in de Zeeschelde wordt gekenmerkt door een duidelijke terugval in de aantallen. (Figuur 1).



Figuur 1: Wintermaandgemiddelde (oktober-maart) voor alle telseizoenen voor de som van de 5 talrijkste overwinterende eenden in de Zeeschelde. De figuur toont de maandgemiddeldes voor Zeeschelde III - dit was de belangrijkste zone waar eenden overwinterden.

Vanaf de eerste tellingen in 1991 volgde er een gestage toename in de aantallen overwinterende eenden in de Zeeschelde (de figuur toont het patroon voor de zone Zeeschelde III. Dit is het traject tussen de Durmemonding en de Kennedytunnel). Deze

toename eindigde in een piekperiode tijdens de winters van 1998-1999 tot en met 2007-2008 met de hoogste aantallen rond de millenniumwisseling. Vanaf de winter 2007-2008 was er een plotse en drastische terugval, waarbij de aantallen terugvielen tot amper 5% van de recordaantallen van enkele jaren eerder. De talrijkste eend op het moment van de piekperiode was de wintertaling (*Anas crecca*). Er verbleef toen maximaal 7% van de West-Europese “flyway” in de Zeeschelde (Van Ryckegem et al., 2016). De Zeeschelde was toen van uitzonderlijk Europees belang voor deze soort. Veruit de belangrijkste zone voor overwinterende wintertaling in de Zeeschelde was Zeeschelde III, met name de grotere slikken nabij de Rupelmonding. Het verloop van de aantallen wintertaling in deze zone staat in Figuur 2. Het patroon is sterk vergelijkbaar met dat voor alle eenden samen, doordat wintertaling de talrijkste soort was.



Figuur 2: Wintermaandgemiddelde (oktober-maart) voor alle telseizoenen voor de wintertaling in de KRWzone Zeeschelde III + Rupel.

Er is sindsdien al veel gespeculeerd over het waarom van dit bijzondere verloop van aantallen overwinterende eenden in de Zeeschelde. De vaakst aangehaalde verklaring linkt de toename van overwinterende eenden in de jaren 90' aan een geleidelijke toename van macrobenthos (infauna), met name van de Oligochaeta. Oligochaeta profiteerden waarschijnlijk van het verbeteren van de waterkwaliteit wat leidde tot spectaculaire densiteiten van deze wormen rond de millenniumwisseling. De stapsgewijs verbeterende waterkwaliteit benaderde na de millenniumwisseling de tolerantiegrens voor de groei van algen (fytoplanton) die zelf zuurstof produceren en zo een versnelde omslag in gang zetten (Cox et al., 2009) waardoor het systeem omsloeg van een anoxisch naar een niet langer door zuurstof gelimiteerd ecosysteem. Dit omslagmoment is goed bestudeerd en onderbouwd en gebeurde in 2007, samenvallend met het sterk verminderen van de vuilvracht vanuit Brussel naar de Schelde. Vissen en

hyperbenthos koloniseerden onmiddellijk de voorheen anoxische delen van de Zeeschelde (Breine et al., 2011; De Neve et al., 2020). Tegelijkertijd vielen de densiteiten van macrobenthos sterk terug, waarschijnlijk door een combinatie van predatie en een lagere voedselbeschikbaarheid.

Hoewel dit verhaal ervan uitgaat en er ook sterke correlatieve aanwijzingen zijn dat eenden in de Zeeschelde leven van Oligochaeta, is dit nooit echt hard gemaakt. Er zijn verschillende studies gebeurd naar foerageren en foerageergedrag van overwinterende eenden, de meeste daarvan zijn samengevat in Van Ryckegem et al. (2006). Elk van de vijf in Figuur 1 weergegeven eendensoorten staat erom bekend een opportunistisch dieet te hebben waarbij gewisseld wordt tussen plantaardig en dierlijk voedsel, en er vaak gebruik wordt gemaakt van abundant gelegenheidsvoedsel (Van Ryckegem et al., 2006). Voor twee soorten, de tafeleend en de wintertaling, is er een ruimtelijke verband gevonden tussen concentraties foeragerende eenden en de densiteiten van Oligochaeta (Dethier 1997, Tessens 2006), terwijl er nauwelijks andere voedselbronnen aanwezig waren. Beide soorten vertoonden ruimtelijk gescheiden foerageerzones. Tafeleenden foerageerden door te duiken vanop het water vooral tijdens eb in de geul; wintertalingen foerageerden op de oever door slib te zeven tegen de waterlijn aan. Meer recent gebeurde er in het kader van het habitatmapping onderzoekskader onderzoek naar het foerageren van overwinterende eenden op de slikken van de Zeeschelde (Van Ryckegem et al., 2017; Vanoverbeke et al., 2021). Deze studie op basis van observaties en tellingen vanop een boot toonden een statistische verband aan tussen gemodelleerde densiteiten van Oligochaeta en densiteiten van foeragerende wintertalingen, maar dit verband bleek vooral tussen gebieden te spelen, en niet binnen gebieden. Wel toonde deze studie voor het eerst een opmerkelijk verschil aan in foerageerintensiteit vóór laag water (weinig) en na laag water (veel). Dit patroon was zowel aanwezig in de eigen dataset, als in een oudere dataset van Caremans (1999) die dateert uit 1998. Opmerkelijk is dat in de dataset van Caremans dit patroon enkel in Temse aanwezig was, en niet in Burcht en Kallo. In Temse zijn Oligochaeta de vrijwel enige mogelijke voedselbron; in Burcht en zeker in Kallo zijn wellicht andere benthossoorten dominant. Een echte verklaring voor dit (minstens in de zoete en oligohaliene zones) getij-afhankelijk foerageergedrag is nooit gevonden.

De habitatmapping studie kende enkele tekortkomingen die mogelijk van invloed waren op de resultaten. Zo was er de indruk dat het gedrag van de eenden voor een deel beïnvloed werd door de tellers op de boot. Het foerageergedrag was daardoor mogelijk niet helemaal natuurlijk. Verder was de random macrobenthos sampling van de slikken mogelijk ontoereikend om de gradiënten in densiteiten van Oligochaeta goed weer te geven, wat het verband met foerageergedrag mogelijk compromitteerde. Doordat de daglengte vaak te kort was, duurden de tellingen vaak een stuk minder lang dan een getijcyclus, waardoor met name het foerageren op de hogere delen van de slikken (wanneer de waterlijn zich hier bevindt) sterk ondervertegenwoordigd was in de data. Net daar vinden we nochtans de hoogste densiteiten aan Oligochaeta (Van de Meutter et al., 2019a, 2021; Van Braeckel et al., 2020).

Daarom werd beslist om een detailstudie uit te voeren naar het foerageergedrag van wintertaling die rekening houdt met bovenstaande bekommernissen. We kozen voor de wintertaling omdat deze soort duidelijk op de slikken foerageert (Van Ryckegem et al., 2006) en dus waarschijnlijk een link met macrobenthos vertoont en makkelijker bestudeerbaar is dan een grondelende of duikende eend. Als studiegebied kozen we voor de vroegere *hotspot* van het voorkomen van de wintertaling in de Zeeschelde (10-20% van de Zeeschelde populatie, Dethier, 1997), het slik van de Notelaer (Bornem) en het tegenoverliggend slik van de Ballooï (Temse), waar ook nu nog enkele tientallen tot enkele honderden wintertalingen overwinteren.

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

2 DOELSTELLINGEN

Deze studie had enkele specifieke doelstellingen.

1. a/ In detail het voorkomen van Oligochaeta langs hoogteraaian op de Ballooi en de Notelaer in kaart brengen tijdens de winterperiode. b/ In detail het gedrag van wintertalingen op de Notelaer en de Ballooi in de ruimte en tijd in kaart brengen, door tellingen vanop grote afstand vanop de oever (geen verstoring) en over de hele periode dat het slik vrij ligt. c/ Door combinatie van bovenstaande data de ruimtelijke associatie tussen benthosdichtheiden en foerageeractiviteit van wintertaling onderzoeken als aanwijzing dat wintertaling in de Zeeschelde foerageert op het macrobenthos.
2. Indien het verband in (1c) aanwezig is, onderzoeken of er een kritische biomassadichtheid Oligochaeta nodig is voor foerageren van de wintertaling (drempelwaarden). Deze oefening baseert zich op afgeleide voorspellingen uit de *Optimal Foraging Theory* (Krebs, 1980).
3. Indien we inderdaad zo een drempelwaarden van biomassadichtheid macrobenthos vinden, deze resultaten toetsen aan deze van een vergelijkbare studie door Dethier (1997) in de winter van 1996-1997 als validatieoefening.
4. Indien de drempelwaarden van biomassadichtheid macrobenthos voor het foerageren van wintertaling overeind blijven, deze toepassen op de recente beschikbare datasets van macrobenthos in de Zeeschelde. Op die manier meer en minder geschikte foerageergebieden voor wintertaling in de Zeeschelde identificeren.
5. Onze resultaten op basis van gedragsonderzoek toetsen aan het voorspellend modelinstrumentarium voor de verspreiding van overwinterende wintertaling in de Zeeschelde (op basis van wintertellingen bij laag water) door Vanoverbeke et al. (2019).
6. Vanuit al de hierboven vernoemde resultaten, onderzoeken of er nieuwe of verfijnde inzichten volgen die de plotse crash van de aantallen overwinterende watervogels in de Zeeschelde (inclusief de wintertaling) kunnen verklaren.
7. Ten slotte willen we een eigenaardigheid van het foerageergedrag van wintertaling in de Zeeschelde beter begrijpen, namelijk dat foerageeractiviteit voor en na laag water sterk verschilt. We wensen 2 hypothesen te onderzoeken:
 - a. Densiteit van wormen in toplaag van het slik vergelijken voor en na laag water.
 - b. Bemonsteren van het water tegen de waterlijn voor en na laag water. Op die manier hoeveelheid eetbaar materiaal (zaden, organismen) in kaart brengen.

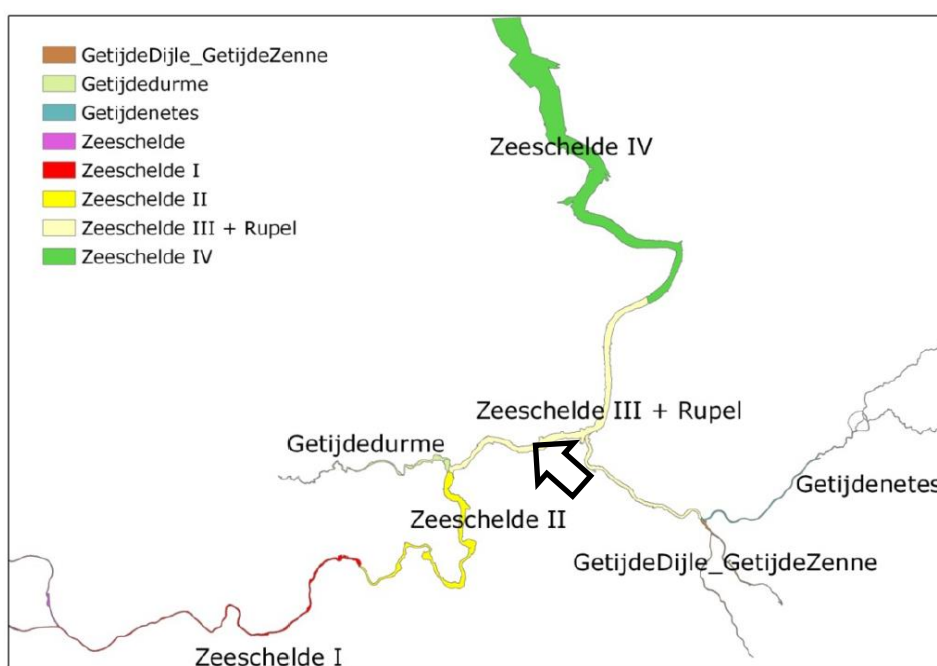
Bovenstaande doelstellingen passen in de ruimere doelstelling binnen de werkgroep onderzoek en monitoring van de Vlaams Nederlandse Schelde Commissie (VNSC) rond draagkracht van het ecosysteem. Door beter te begrijpen wat de link met macrozoöbenthos (Oligochaeta) is en hier grenswaarden voor te bepalen, kunnen we habitatgeschiktheid en oppervlakte foerageerhabitat bepalen (bv. doelstelling 4).

3 MATERIAAL EN METHODE

De algemene opzet van onze studie is in grote mate gelijk aan deze in Dethier (1997). Dit laat ook vergelijkingen toe tussen beide onderzoeksperiodes (winter 1996-1997 versus winter 2019-2020, een verschil van 23 jaar). Waar nuttig wordt een verwijzing naar deze studie gemaakt om de gelijkenissen en verschillen te duiden. Meer details over de studie van Dethier (1997) zijn te vinden onder 5.2.

3.1 STUDIEGEBIED EN STUDIEDESIGN

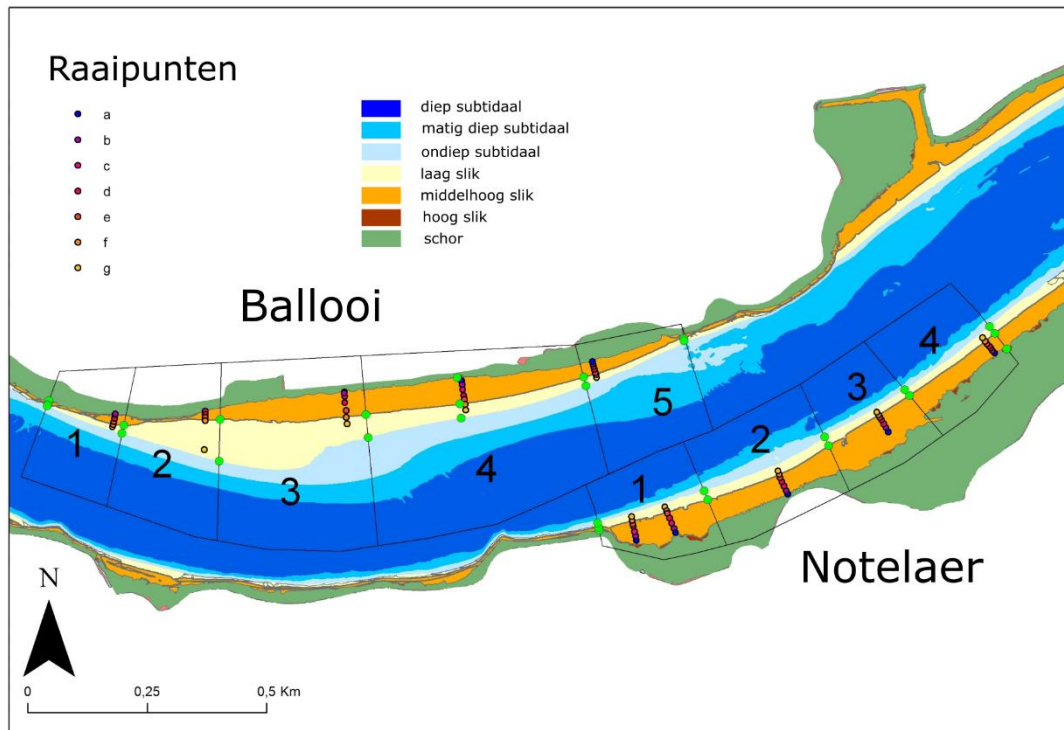
Deze studie werd uitgevoerd tijdens de winter 2019-2020 op de slik- en schorgebieden de Notelaer (Bornem) en de Ballooi (Temse). Beide gebieden behoren tot de grootste slikken en schorren in de oligohaliene tot en met zoete delen van het Zeeschelde-estuarium. Beide gebieden liggen in de oligohaliene zone van het estuarium, ongeveer centraal tussen de monding van de Durme en de Rupel. Ze liggen schuin tegenover elkaar (Figuur 4). De Zeeschelde is hier ongeveer 350 meter breed.



Figuur 3: Situering van het studiegebied (zwarte pijl) in de Zeeschelde. Dit gebied ligt in het bovenste deel van de KRW zone Zeeschelde III + Rupel (in de Saliniteitszone-terminologie is dit de Oligohaliene zone).

Eén van de doelstellingen van de studie is om een ruimtelijk verband te zoeken tussen de foerageerintensiteit van wintertaling en de densiteit van Oligochaeta in het slik. We deelden de slikgebieden Ballooi en Notelaer op in respectievelijk 5 en 4 telzones. In elke telzone werden 1 of 2 raaien gelegd waarlangs we macrobenthos bemonsterden. Elke raai bestond theoretisch uit 7 punten (a-g) op vaste hoogtes (zie Bijlage 1). In deze zone is er nauwelijks

hoog slik aanwezig (figuur 4). De raaipunten liggen dus gelijk verspreid over het middelhoog en laag slik. Op de stroomopwaartse raaien van Ballooi vielen bovendien de hoogste raaipunten weg omdat ze in het schor of op breuksteen lagen. Deze raaien bevatten dus minder punten (zie Bijlage 1).



Figuur 4: De studiegebieden Ballooi en Notelaer. Op de figuur zijn de verschillende ecotopen ingekleurd (legende: zie figuur). Verder toont de figuur de verschillende telzones per slikgebied (omkaderd en genummerd) en de verschillende raaien (elke raai bestaat uit 5-7 punten a-g die op vaste hoogtes liggen, zie bijlage 1). In zone 1 van de Notelaer liggen twee raaien. De oostelijke raai van het paar is een vaste raai die al langere tijd opgevolgd wordt (Not1_ref).

3.2 RUIMTELIJK EN TEMPOREEL FOERAGEERGEDRAG VAN WINTERTALING IN RELATIE TOT HET VOORKOMEN VAN MACROBENTHOS

3.2.1 Staalname en -verwerking van het macrobenthos (Oligochaeta)

Voor de staalname van het macrobenthos werd het MONEOS protocol voor staalname van het macrobenthos in de Zeeschelde toegepast (zie Van Ryckegem et al., 2021). Met een metalen steekbuis van 4.5 cm diameter wordt een sedimentstaal genomen van 15 cm diepte. Dit staal wordt bewaard op 40% F-solv. Macrobenthosstalen werden maandelijks (N=4) genomen bij springtij, wanneer het slik maximaal vrij komt. Interferentie met vogelobservaties werd vermeden door staalnames tijdens een ander springtij uit te voeren of na de tellingen (voor tel- en staalnamedata, zie Tabel 1 en Tabel 1).

Tabel 1: Staalnames van macrobenthos en waterstalen voor analyse van zwevend materiaal nabij de waterlijn tijdens de winter 2019-2020 op de Ballooi en de Notelaer.

| Datum | Type staal | Locatie |
|--|--------------------------|----------|
| <i>Staalname Benthosraaien</i> | | |
| 14/11/2019 | Benthosraai | Notelaer |
| 15/11/2019 | Benthosraai | Ballooi |
| 10/12/2019 | Benthosraai | Notelaer |
| 11/12/2019 | Benthosraai | Ballooi |
| 10/01/2020 | Benthosraai | Ballooi |
| 13/01/2020 | Benthosraai | Notelaer |
| 10/02/2020 | Benthosraai | Notelaer |
| 14/02/2020 | Benthosraai | Ballooi |
| | | |
| <i>Staalname 2cm toplaag macrobenthos</i> | | |
| 10/12/2019 | Toplaag benthos afgaand | Notelaer |
| 11/12/2019 | Toplaag benthos afgaand | Ballooi |
| 19/12/2020 | Toplaag benthos opkomend | Notelaer |
| 20/12/2020 | Toplaag benthos opkomend | Ballooi |
| 8/01/2020 | Toplaag benthos opkomend | Notelaer |
| 10/01/2020 | Toplaag benthos opkomend | Ballooi |
| 17/01/2020 | Toplaag benthos afgaand | Notelaer |
| 16/01/2020 | Toplaag benthos afgaand | Ballooi |
| 10/02/2020 | Toplaag benthos opkomend | Notelaer |
| 15/02/2020 | Toplaag benthos afgaand | Notelaer |
| 6/02/2020 | Toplaag benthos opkomend | Ballooi |
| 17/02/2020 | Toplaag benthos afgaand | Ballooi |
| | | |
| <i>Waterstalen zwevend materiaal waterlijn</i> | | |
| 10/12/2019 | Waterlijn staal afgaand | Notelaer |
| 11/12/2019 | Waterlijn staal opkomend | Ballooi |
| 19/12/2020 | Waterlijn staal afgaand | Notelaer |
| 20/12/2020 | Waterlijn staal opkomend | Ballooi |
| 8/01/2020 | Waterlijn staal opkomend | Notelaer |
| 10/01/2020 | Waterlijn staal opkomend | Ballooi |
| 17/01/2020 | Waterlijn staal afgaand | Notelaer |
| 16/01/2020 | Waterlijn staal afgaand | Ballooi |
| 10/02/2020 | Waterlijn staal opkomend | Notelaer |
| 6/02/2020 | Waterlijn staal opkomend | Ballooi |
| 14/02/2020 | Waterlijn staal afgaand | Ballooi |



| | | |
|------------|-------------------------|----------|
| 15/02/2020 | Waterlijn staal afgaand | Notelaer |
|------------|-------------------------|----------|

Bij de verwerking werd licht afgeweken van de INBO standaard analyse procedure¹ voor MONEOS macrobenthos monitoring (Van Ryckegem et al., 2021). De stalen werden zoals gebruikelijk gezeefd over 1000µm en 500µm, maar daarna ook 250 µm, om de ware voedselbeschikbaarheid voor foeragerende wintertaling in kaart te brengen. De kleinste afstand tussen de snavellamellen van de wintertaling bedraagt 290 +/- 30 µm (Van Ryckegem et al., 2006). Door het toevoegen van een fijnere zeeffractie van 250µm benaderen we dus beter het voor wintertaling beschikbare benthos.

Verder volgde de verwerking de standaard analyse procedure (Van Ryckegem et al., 2021). Elk van de zeeffracties werd getrieerd en alle macrobenthos per taxon getrieerd, geteld en uitgepikt. Daarna werd het macrobenthos gedroogd (65°C) en verast (550°C) om het asvrij drooggewicht (AFDW, *ash free dry weight*) te bepalen. Asvrij drooggewicht geeft een betere inschatting van de voedselbeschikbaarheid van benthos dan het drooggewicht, omdat zo de harde onverteerbare delen niet worden meegerekend.

3.2.2 Tellingen en observaties van wintertaling

De opzet van de studie was om gedrag van wintertaling te observeren gedurende een volledige getijcyclus waarbij er slik vrij ligt. Deze periode duurt in onze studiegebieden gemiddeld ongeveer 8 uur. Het is erg moeilijk gebleken om een telling van een volledige tijcyclus op 1 dag te doen tijdens de wintermaanden. Daarom werd telkens tijdens een volledig afgaand of opkomend tij geteld. De tellingen gebeurden wekelijks in de gekende periode met de grootste aantallen wintertaling in het gebied: tussen 12 november en 13 februari, met een onderbreking tussen 18 december en 7 januari. Alle teldagen zijn, per gebied, opgesomd in Tabel 2, met startuur, einduur en het getelde hoogteverloop op het slik. In totaal waren er 13 observatiesessies op de Notelaer en 11 op de Ballooi. Er werd ongeveer evenveel geteld bij afgaand als bij opkomend tij. Op 15 januari werd op de Notelaer een volledige getijcyclus geteld met zowel afgaand als opkomend getij). Op sommige teldagen ontbreken bepaalde hoogtes, omdat het getij afweek van de voorspellingen, door mist of door vertragingen van de waarnemers tijdens verplaatsingen (overmacht).

Tabel 2: Tellingen en observaties van het gedrag van overwinterende eenden op de Notelaer en de Ballooi in de winter 2019-2020. Voor elke telling wordt de datum, het begin- en einduur van de telling en de hoogtezone waar de telling begon en waar deze eindigde (opgesplitst volgens afgaan en opkomend getij).

| Gebied | Maand | datum | startuur | einduur | afgaand | opkomend |
|----------|----------|------------|----------|---------|---------|----------|
| Notelaer | Oktober | 31/10/2019 | 9:46 | 16:47 | C_D:LW | LW:A |
| Ballooi | November | 12/11/2019 | 9:27 | 14:44 | | G:A |
| Notelaer | November | 12/11/2019 | 7:33 | 14:44 | D:LW | LW:A |
| Notelaer | November | 19/11/2019 | 9:24 | 12:08 | A:LW | LW:D |

¹ Team estuaria SOP_002



| | | | | | | |
|----------|----------|------------|-------|-------|------|------------|
| Ballooi | November | 27/11/2019 | 11:41 | 15:11 | | LW:A |
| Notelaer | November | 27/11/2019 | 11:41 | 15:11 | | LW:A |
| Notelaer | December | 3/12/2019 | 11:14 | 13:51 | B:LW | |
| Ballooi | December | 4/12/2019 | 9:30 | 14:30 | A:G | |
| Ballooi | December | 9/12/2019 | 9:05 | 11:40 | | E:A |
| Notelaer | December | 9/12/2019 | 9:01 | 11:20 | | E:A |
| Ballooi | December | 18/12/2019 | 9:00 | 11:36 | A:D | |
| Notelaer | December | 18/12/2019 | 8:56 | 12:32 | A:E | |
| Ballooi | Januari | 7/01/2020 | 9:00 | 10:00 | | E:C (mist) |
| Notelaer | Januari | 7/01/2020 | 8:14 | 11:36 | | F:A (mist) |
| Ballooi | Januari | 15/01/2020 | 8:45 | 13:00 | A:LW | |
| Notelaer | Januari | 15/01/2020 | 8:27 | 13:00 | A:LW | LW:A |
| Notelaer | Januari | 24/01/2020 | 10:58 | 15:00 | | LW:A |
| Ballooi | Januari | 24/01/2020 | 9:25 | 15:00 | F:LW | LW:A |
| Ballooi | Januari | 31/01/2020 | 9:00 | 14:06 | A:LW | |
| Notelaer | Januari | 31/01/2020 | 8:25 | 14:06 | A:LW | |
| Ballooi | Februari | 7/02/2020 | 9:15 | 13:42 | | LW:A |
| Notelaer | Februari | 7/02/2020 | 9:24 | 13:42 | | LW:A |
| Ballooi | Februari | 13/02/2020 | 9:00 | 13:45 | A:LW | |
| Notelaer | Februari | 13/02/2020 | 8:17 | 12:45 | A:LW | |

Observaties van wintertaling op Ballooi en Notelaer werden uitgevoerd vanop de tegenoverliggende oever met een telescoop met 30x vergroting. De waarnemer was niet zichtbaar voor de eenden op het slik van de eigen oever, en er werd op geen enkel ogenblik verstoring door de waarnemers vastgesteld. Het vermijden van verstoring door de waarnemers was een specifiek aandachtspunt van deze studie (zie ook Dethier, 1997).

Elke observatiesessie bestond eruit dat ongeveer om de 15 minuten alle eenden geteld werden op het slik. Bij elke telling werd voor elke individuele eend gedrag (rustend/foeragerend/ zwemmend/ baltsend/ poetsend), telzone (zie Figuur 4) en hoogte op het slik genoteerd. De hoogte werd afgeleid van gekleurde stokken op het slik die voorafgaand aan de tellingen aan de rand van elke telzone en op elke hoogtezone (A-G) geplaatst werden. Door de relatieve positie ten opzichte van deze stokken te bepalen, konden ook "tussenhoogtes" bepaald worden. Bijvoorbeeld, een eend die halfweg tussen hoogte A en B zat werd genoteerd op hoogte A_B. Voor eenden die tegen de waterlijn aan zaten (vaak het grootste deel) werd

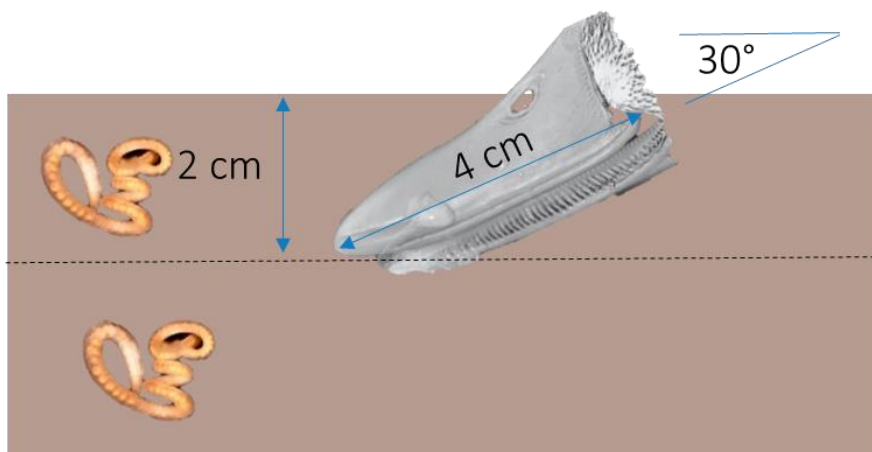


“waterlijn” genoteerd. Hun precieze hoogte op het slik werd nadien berekend door het tijdstip en de datum van waarnemen te linken aan de waarnemingen van het waterpeil te Temse (beschikbaar via waterinfo.be).

3.3 HYPOTHESE-ONDERZOEK GETIJ-AFHANKELIJK FOERAGEERGEDRAG VAN WINTERTALING

3.3.1 Schepstalen

Om een verklaring te vinden voor het verschil in foerageeractiviteit voor en na laagwater (Doelstelling 6, Van Ryckegem et al., 2017; Vanoverbeke et al., 2021), werden extra stalen genomen van macrobenthos net boven de waterlijn zowel bij opkomend als bij afgaand getij. Deze staalname gebeurde op een vaste raai op de Ballooi (telzone 3) en de Notelaer (raai Notc1, telzone 2) voor de hoogtes A-D, waar het meeste macrobenthos voorkomt (Van de Meutter et al., 2019a). We wilden specifiek het voor de wintertaling beschikbare voedsel bemonsteren. Uit observaties van foerageergedrag van wintertaling op slikken in de Schelde bleek dat deze de snavel onder een hoek van ongeveer 30° in de modder heen en weer beweegt en daarbij het slib filtert door de snavellamellen. Een wintertalingsnavel is ongeveer 4 cm lang. Dat betekent dat wintertalingen foerageren in de bovenste 2 cm van het slik (Figuur 5). Onze staalname bestond er daarom in om met een kolenschupje in 1 snelle beweging de 2cm toplaag van het sediment af te scheppen. Op deze manier werden 2 potten van 2l gevuld (4l topsediment). De snelle schepbeweging is nodig om te vermijden dat wormen de tijd hebben zich dieper in het sediment terug te trekken. Deze 4l sediment werd ter plaatse gezeefd op een zeef van 250µm. De zeeffractie werd nadien gefixeerd en bewaard op 40% F-solv. Een overzicht van deze staalnames staat in Tabel 1. De verwerking van de stalen was identiek aan deze van de raastalen, behalve dat de stalen niet meer gezeefd werden maar direct getrieerd werden (zie 2.2). Door tijdsgebrek zijn tot nu toe slechts 10 stalen uitgeteld, telkens vijf gepaarde stalen bestaande uit een staal bij opkomend en een bij afgaand tij op dezelfde plaats en in dezelfde periode (ongeveer 1 week verschil). Hierdoor zijn dus vijf vergelijkingen mogelijk van macrobenthosdensiteiten en -biomassa's in de bovenste 2 cm van het slik tussen voor en na laag water.



Figuur 5: Foerageerwijze van wintertaling op Scheldeslikken. De snavel wordt onder een hoek van ongeveer 30° in de toplaag van het slik heen en weer bewogen. Een wintertaling snavel is ongeveer 4 cm lang. Dat betekent dat wintertalingen foerageren in de bovenste 2 cm van het slik.

3.3.2 Waterstalen

Een alternatieve hypothese waarom wintertaling getij-afhankelijk foeragegedrag tegen de waterlijn aan vertoont, is dat voedsel, zowel van plantaardige als dierlijke oorsprong, mogelijk accumuleert in de vloedlijn, afhankelijk van de fase van het getij. Voedselpartikels bewegen daarbij mogelijk mee opwaarts maar minder neerwaarts (door achterblijven in het vloedmerk) met het getij, wat aanleiding kan geven tot een getijfase-afhankelijk aanbod van voedsel. Wintertaling is vooral gekend als herbivoor (Van Ryckegem et al., 2006) en vooral voedzame plantenzaden in de vloedlijn kunnen effectief een voedselbron zijn. Eerder onderzoek keek hier al naar en vond dat de concentratie zaden wellicht te laag was om als voedselbron te kunnen dienen (Dethier, 1997), maar de verbetering van de kwaliteit van het Scheldewater (Cox et al., 2009) en veranderingen in de schorsamenstelling (Van Ryckegem et al., 2018) in de laatste 25 jaar hebben dit beeld mogelijk veranderd.

De timing en locatie van deze waterstalen was ongeveer gelijklopend met deze van de schepstalen (Tabel 1). De staalname gebeurde door in één vloeiende beweging met een bak water te scheppen in het zeer ondiep water tegen de waterlijn aan. Op die manier werd een ton gevuld tot een vast volume (50l, figuur 6). Dit water werd nadien gezeefd over een zeef van 250µm en de restfractie gefixeerd en bewaard op 40% F-solv. Door tijdsgebrek zijn deze stalen nog niet verwerkt. De methode en rationale van deze bemonstering wordt in dit rapport gedocumenteerd zodat deze stalen later nog bestudeerd kunnen worden.



Figuur 6: Staalname van de waterlijn ter hoogte van de Notelaer. De grijze bak werd gebruikt om water te scheppen, de witte ton werd gevuld met dit water. Wanneer de ton gevuld was, werd dit water gezeefd op een zeef van 250µm.



4 RESULTATEN

4.1 WINTERTALING

4.1.1 Patronen van aantallen en waarnemingen

Een deelvraagstuk van deze studie was in hoeverre wintertalingen de telzones met de hoogste dichtheden macrobenthos (Oligochaeta) zouden selecteren om te foerageren. Daarom werden de studiegebieden opgedeeld in telgebieden, werden wintertalingen geteld per telgebied en werd in elk telgebied apart macrobenthos bemonsterd. Omdat de macrobenthosstalen niet volledig konden verwerkt worden, en er dus geen macrobenthosgegevens per telgebied zijn, vervalt dit vraagstuk. We geven daarom hierna de aantallen en patronen per studiegebied en niet per telgebied.

Het aantal individuele (niet onafhankelijke!) waarnemingen van eendengedragingen per soort eend (combinatie eendesoort x datum x tijdstip x aantal eenden waarvoor gedrag is genoteerd) is het hoogste voor wilde eend en wintertaling, met ongeveer 15.000 waarnemingen.

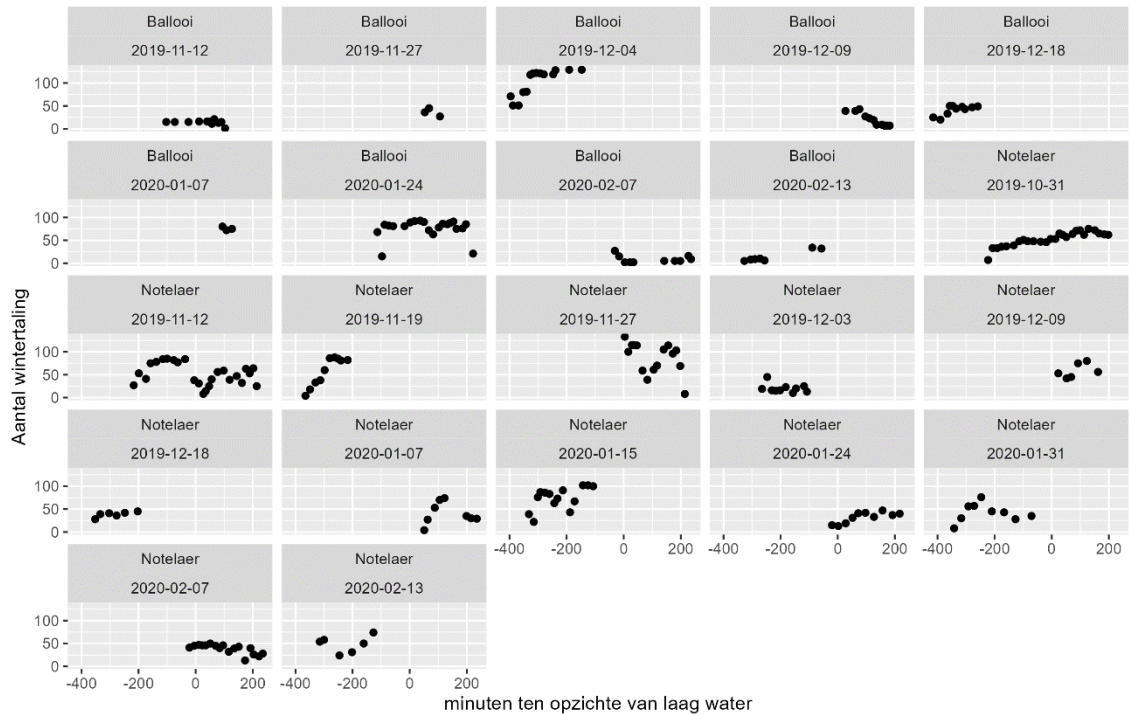
Tabel 3: Het aantal waarnemingen van eendengedragingen per soort eend in deze studie (combinatie eendesoort x datum x tijdstip x aantal eenden waarvoor gedrag is genoteerd).

| Soort | # waarnemingen |
|---------------|----------------|
| Wilde eend | 15370 |
| Wintertaling | 14771 |
| Bergeend | 1042 |
| Krakeend | 907 |
| Mandarijneend | 20 |

Het maximale aantal wintertalingen dat in 1 telgebied aanwezig was bedroeg 133 exemplaren op 27 november in de Notelaer. In de Ballooi was het hoogste aantal 129 exemplaren op 4 december. In beide gebieden samen bedroeg de overwinterende populatie tijdens de winter 2019-2020 ongeveer 100 tot maximaal 200 wintertalingen.

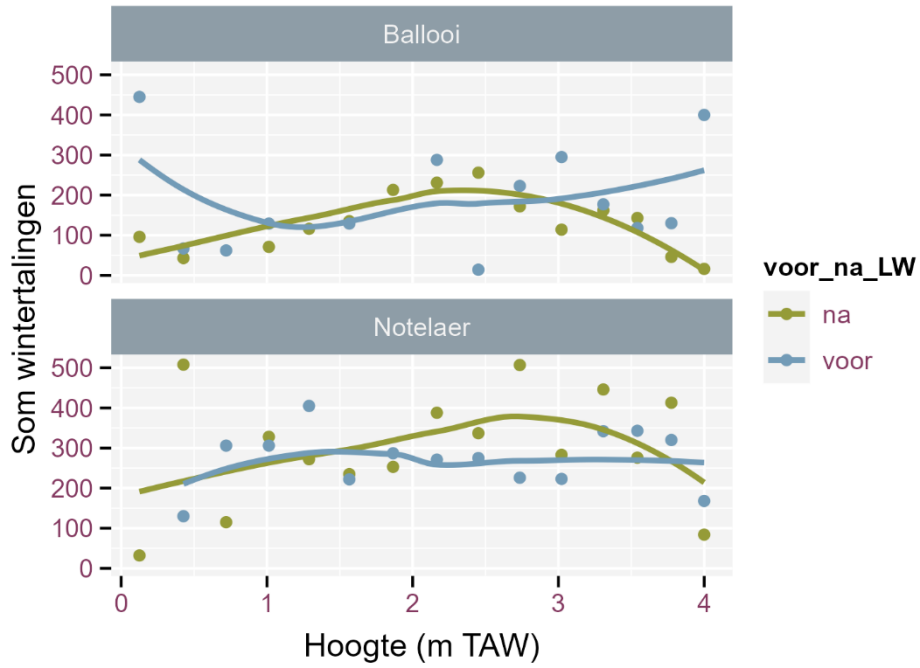
De vogelobservaties omvatten vaak niet een volledige slikgradiënt. Bij dood tij, grote bovenafvoer en/of NW wind gaat het water niet lager dan zone E of F. Mistbanken verhinderden soms enige tijd het zicht. Er zijn dus ontbrekende gegevens (*missing data*) (Figuur 7). Bovendien kunnen aantallen in een telgebied soms plots veranderen tijdens een telling (Figuur 7) door externe omstandigheden zoals verstoring, meestal door bootverkeer. Vogels vervlieden dan of veranderen tijdelijk hun gedrag ter plaatse. Ze kunnen bijvoorbeeld stoppen met foerageren en tijdelijk rusten op het water.



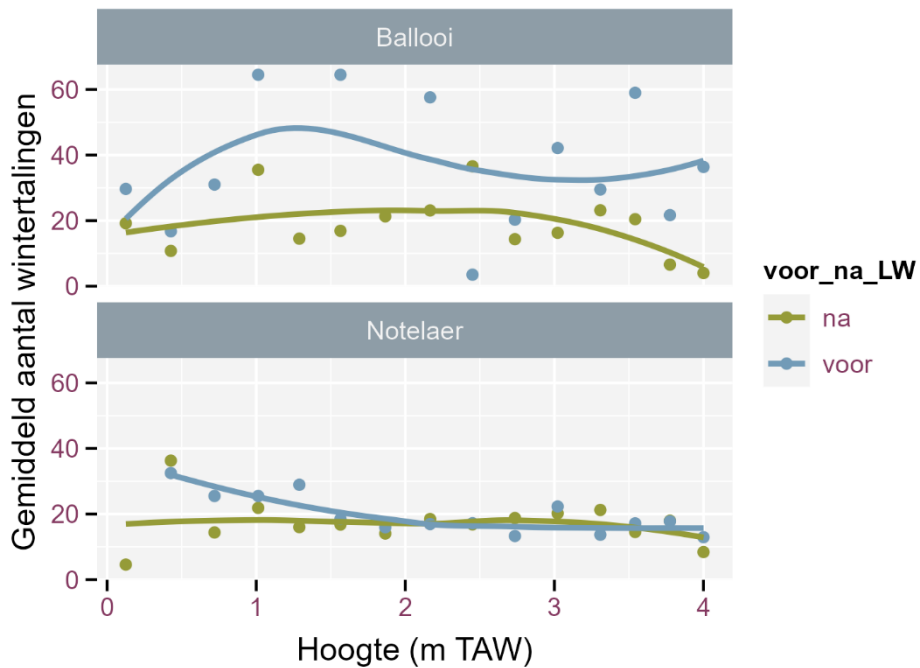


Figuur 7: Aantal wintertalingen in de telgebieden Ballooi en Notelaer op de verschillende teldagen weergegeven als tijd voor of na laag water.

De primaire ecologische patronen die we willen bestuderen zijn dus deels verstoord, teldagen kunnen moeilijk onderling vergeleken worden en het aantal wintertalingen is niet langer altijd een goede maatstaf voor het verloop in ruimte en tijd van het foerageergedrag van de wintertaling. Dit is te zien in de vergelijking van Figuur 8 en Figuur 9. De eerste geeft de optelsom van de aantallen wintertaling per telgebied en per hoogte en toont een unimodaal patroon met uitbijters aan beide kanten. Dit patroon is in grote mate gestuurd door het groter aantal tellingen voor de zones halverwege het slik dan voor de zones bovenaan en onderaan het slik. Daarnaast worden aan de randen onderaan en helemaal bovenaan het slik de aantallen samen genomen van observaties die strikt genomen buiten de gradiënt vallen, zodat totalen hier hoger uitvallen. In Figuur 9 is het gemiddelde berekend per hoogte, en oogt het patroon helemaal anders. De aantallen zijn nu veel egaler gespreid over de hoogtegradiënt. Bovendien valt op dat de gemiddelde aantallen een stuk hoger zijn op de Ballooi, vooral vóór laag water. Werken met gemiddelde aantallen verhelpt grotendeels het probleem van ontbrekende gegevens. Het effect van verstoringen op de gegevens valt zo niet te verhelpen.



Figuur 8: Som van het aantal wintertalingen overheen alle tellingen per hoogte en vóór en na laag water. Elke waarneming is daarbij toegewezen aan de dichtstbijzijnde hoogte (A-G) of tussenhoogte (bv. A_B en B_C) die hier als hoogte in m TAW wordt weergegeven.



Figuur 9: Gemiddelde van het aantal wintertalingen overheen alle tellingen per hoogte en vóór en na laag water. Elke waarneming is daarbij toegewezen aan de dichtstbijzijnde hoogte (A-G) of tussenhoogte (bv. A_B en B_C) die hier als hoogte in m TAW wordt weergegeven.

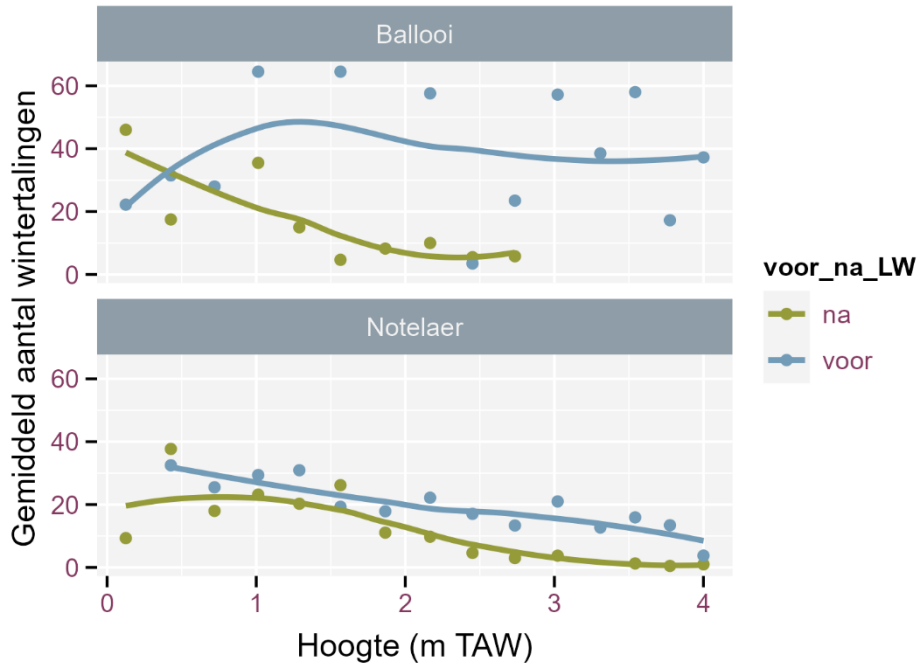
4.1.2 Patronen van gedragingen

De belangrijkste gedragingen die wintertalingen op de slikken van de Notelaer en de Ballooi vertoonden waren rusten, poetsen, zwemmen en foerageren, maar rusten en foerageren waren het meest frequent en maakten meer dan 94% van alle gedragingen uit (Tabel 4). Er is een duidelijk verschil in de ruimte in het uitoefenen van een bepaald gedrag: foerageren gebeurt in bijna 80% van de gevallen tegen de waterlijn aan, rusten en poetsen in slechts 33% en 22% van de gevallen.

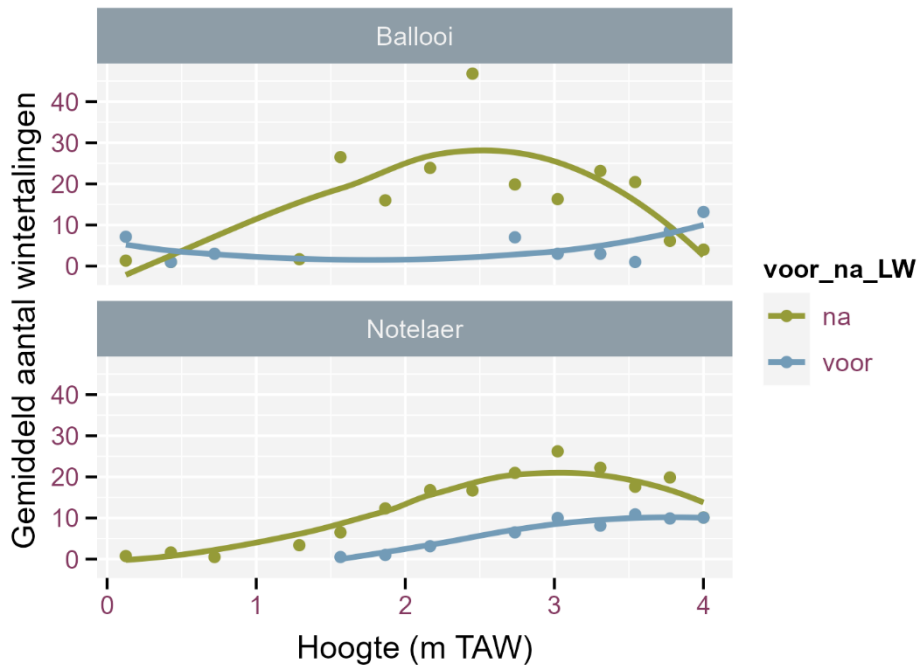
Tabel 4: Aantal wintertaling waarnemingen per gedrag in de beide telgebieden samen. Het aantal is ruimtelijk opgesplitst tussen wintertalingen langs de waterlijn en wintertalingen niet langs de waterlijn. De laatste kolom geeft het % wintertaling voor een bepaald gedrag dat bij de waterlijn aanwezig was.

| gedrag | niet_waterlijn | waterlijn | %waterlijn |
|------------|----------------|-----------|------------|
| foerageren | 946 | 3706 | 79,7 |
| poetsen | 276 | 80 | 22,5 |
| rusten | 4807 | 2439 | 33,7 |
| zwemmen | 6 | 332 | 98,2 |

Rustende wintertalingen (Figuur 10) waren talrijker vóór dan na laag water, maar dit verschil was vooral duidelijk op de Ballooi. Op de Ballooi zijn vóór laag water de aantallen rustende wintertaling ook een stuk hoger dan op de Notelaer. Deze figuur toont aan dat de Ballooi als rustgebied fungeert, met name vóór en tijdens laag water. Het gemiddeld aantal rustende eenden neemt af naar boven het slik toe, maar dit lijkt vooral na laag water het geval en in mindere mate vóór laag water. Foeragerende wintertalingen vertonen een heel ander patroon (Figuur 11). Foerageren is in beide gebieden veel frequenter na laag water dan vóór laag water. Het gemiddeld aantal foeragerende wintertalingen na laag water neemt toe tot ongeveer 3m TAW waarna het niet verder stijgt of zelfs duidelijk afneemt (Ballooi). Vóór laag water is het patroon veel minder sterk en loopt de toename meer door tot bovenaan het slik.



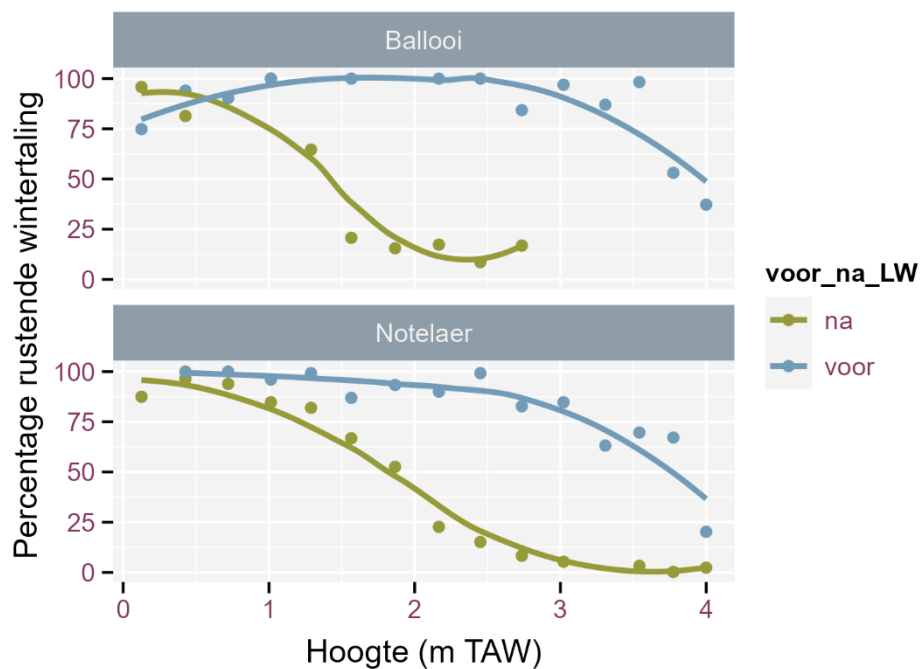
Figuur 10: Gemiddeld aantal rustende wintertalingen in de Ballooi en de Notelaer tijdens de winter 2019-2020 voor en na laag water en in relatie tot hoogte op het slik.



Figuur 11: Gemiddeld aantal foeragerende wintertalingen in de Ballooi en de Notelaer tijdens de winter 2019-2020 vóór en na laag water en in relatie tot hoogte op het slik.

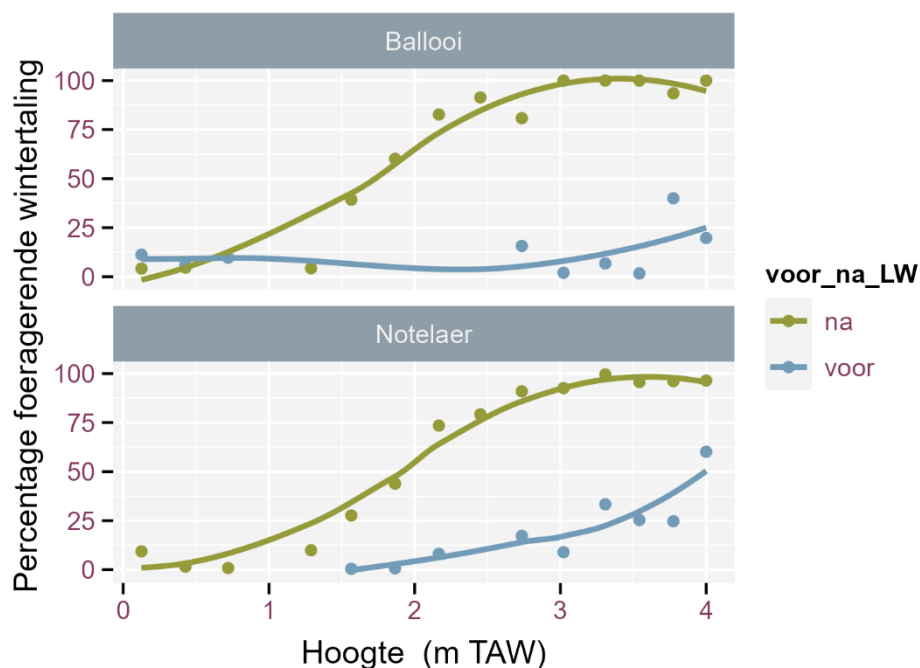
Een manier om het patroon-verstorend effect van variabele aantallen tussen dagen en doorheen eenzelfde telling te omzeilen is door het gedrag uit te drukken als een *percentage* van de aanwezige eenden. Een percentage is weinig afhankelijk van het aantal eenden, zolang er maar voldoende eenden aanwezig zijn, en dat is het geval wanneer we de seizoensom maken. Daarbij veronderstellen we wel dat het gedrag hetzelfde blijft doorheen het winterseizoen. Hierna drukken we dus het aandeel wintertalingen dat een bepaald gedrag vertoont uit als een percentage van de seizoensom (som van al onze tellingen tijdens de herfst-winter) en dit voor elk van de hoogtes op het slik (Figuur 12, Figuur 13).

Wat meteen opvalt is dat de patronen een veel duidelijker en geleidelijker verloop vertonen, en dat ze ook veel meer gelijkend zijn tussen de beide studiegebieden. Dit is in overeenstemming met het beoogde doel bij het nemen van percentages en is ook wat we verwachten als er een gemeenschappelijk onderliggend ecologisch principe speelt. Voor het percentage rustende wintertaling (Figuur 12) zien we dat vóór laag water de wintertalingen bijna allemaal rusten. Enkel op het hoogste deel van het slik, vanaf ongeveer 3m TAW daalt het percentage tot ongeveer 25%. Na laag water blijven de wintertalingen nog even allemaal rusten maar worden geleidelijke actiever boven 1m TAW en rustgedrag valt terug tot minder dan 25% boven de 2m TAW. Vanaf 2.5-3m TAW wordt er vrijwel niet meer gerust.



Figuur 12: Percentage rustende wintertalingen op de Ballooi en de Notelaer tijdens de winter 2019-2020 vóór en na laag water en in relatie tot hoogte op het slik.

Bij foerageergedrag zijn de percentages vrijwel tegenovergesteld aan deze van rustgedrag (Figuur 13). Vóór laag water is foerageergedrag marginaal aanwezig behalve boven de 3m TAW waar een klein percentage wintertalingen (10% tot maximaal 50% helemaal bovenaan) foerageert. Na laag water neemt foerageren duidelijk en snel toe vanaf ongeveer 1.5m TAW. Bij 2m TAW foerageert al 75% van de aanwezige wintertalingen en vanaf 3m TAW is dit bijna 100%.



Figuur 13: Percentage foeragerende wintertalingen op de Ballooi en de Notelaer tijdens de winter 2019-2020 vóór en na laag water en in relatie tot hoogte op het slik.

4.2 MACROZOÖBENTHOS: OLIGOCHAETA

4.2.1 Macrobenthosraaien

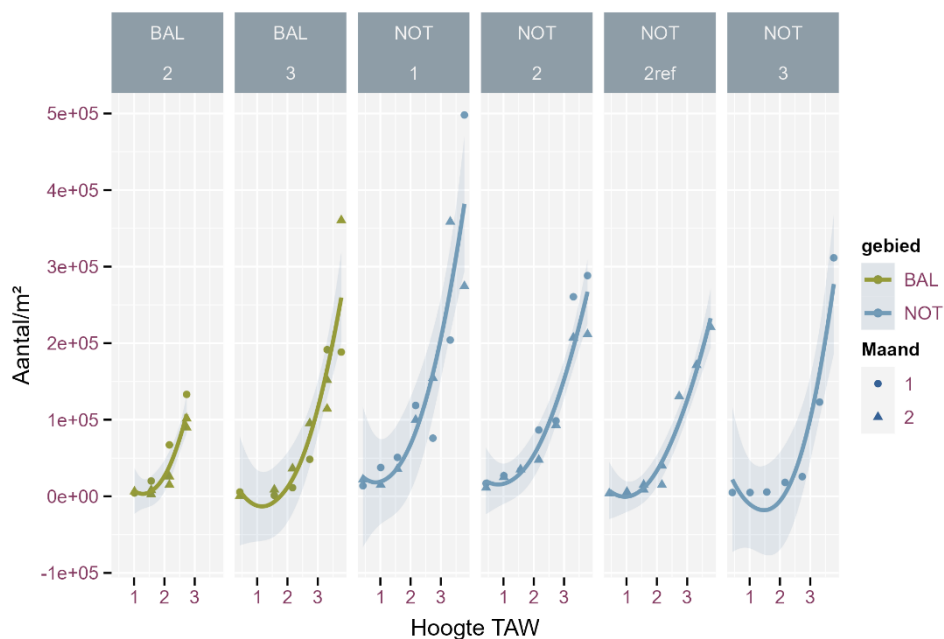
Wegens tijdsgebrek zijn niet alle macrobenthos raaijsten geteld. Er is beslist om voor twee datums in beide studiegebieden (Ballooi: 10 januari en 13 februari 2020, Notelaer: 13 januari en 10 februari 2020) de stalen te analyseren enkel van raaien in telgebieden waarin de hoofdmacht van de wintertalingen gezien werden (Ballooi: telgebieden 2 en 3; Notelaer: telgebieden 1-3). Deze stalen laten toe om de hoogtegradiënt in de densiteiten van macrobenthos in de studiegebieden te kwantificeren voor de periode waarin de hoogste aantallen overwinterende wintertalingen aanwezig zijn (januari-februari). Selectiviteit in het foerageren van wintertalingen tussen telgebieden in relatie tot het voorkomen van macrobenthos kunnen we hiermee niet onderzoeken.

In de macrobenthos stalen vonden we negen verschillende taxa macrobenthos: Acari (watermijten), *Bathyporeia pilosa*, Collembola, Copepoda, Dolichopodidae, de polychaet *Hediste diversicolor*, Nematoda, Oligochaeta en een onbekende platworm. De gammaride *B. pilosa*, een soort die doorgaans in het subtidaal van de Zeeschelde gevonden wordt, kwam in onze studiegebieden op de laagste hoogtes F en G voor in kleine aantallen (0-7 exs.). Oligochaeta waren veruit de belangrijkste groep met 99.2% van de totale biomassa. In nogal wat stalen waren tot maximum 66 Nematoda (kleine rondwormen) aanwezig. Doordat ze zo klein zijn, dragen ze nauwelijks bij tot de biomassa van het macrobenthos. De andere taxa waren eerder accidenteel aanwezig.

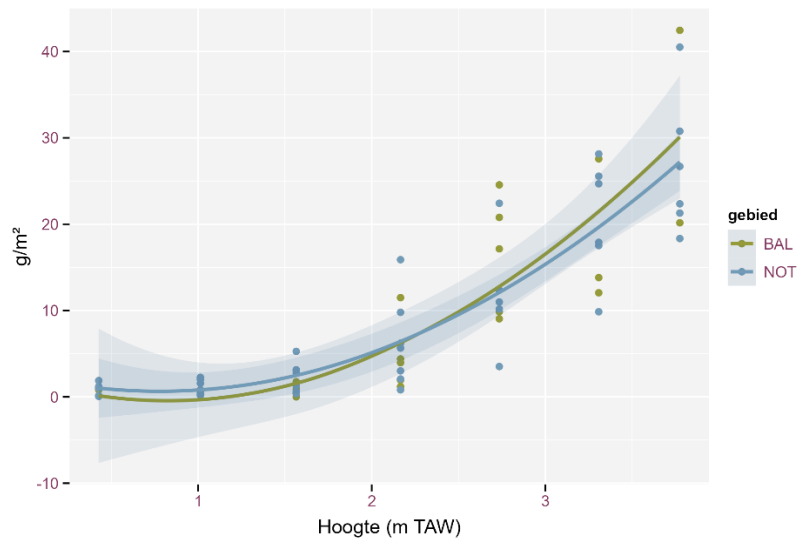
De densiteiten (aantal per m²) van Oligochaeta langsheen de slikgradiënt voor de verschillende telgebieden staat weergegeven in Figuur 14. Hoewel er wat verschil zit op de aantallen, is het

patroon in grote mate hetzelfde langsheen alle raaien. De wormenaantallen zijn laag onderaan het slik en hoog bovenaan het slik. De toename start ongeveer bij 1.5-2m TAW en neemt vanaf dan bijna exponentieel toe (verdubbeling bij elke stap). Wanneer we de gezamenlijke gradiënt van wormenbiomassa per studiegebied bekijken, dan zien we dat die vrijwel een identiek verloop kent (Figuur 15). Een zeer gelijkaardig patroon vonden we ook tijdens de winter 2017-2018 op de Not1_ref raai (Van de Meutter et al., 2019). In Figuur 16 wordt de gradiënt van wormenbiomassa uit Van de Meutter et al. (2019) op de huidige resultaten geplot voor het begin (oktober 2017), het midden (januari 2018) en het einde (april 2018) van de overwinteringsperiode van de wintertaling.

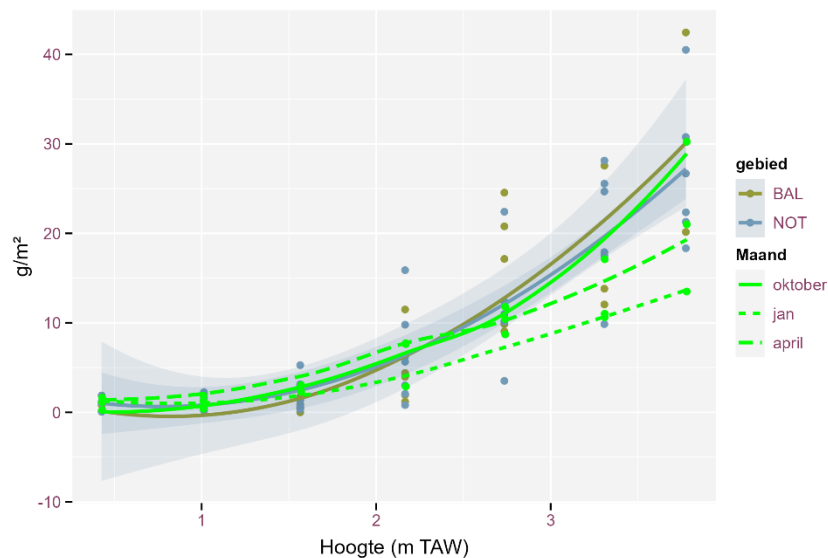
In alle gevallen is de biomassa onder de 1.5m TAW zeer laag (<2.5 g AFDW/m², meestal nog merkkelijk lager) waarna een exponentiële toename naar boven toe volgt. De wintergemiddelde waarden van deze studie zijn opmerkelijk hoog in vergelijking met deze op de Notelaer in 2017, en eerder vergelijkbare met deze van oktober (doorgaans de maand waarin Oligochaeta op slikken in de Zeeschelde hun jaarlijks maandmaximum bereiken).



Figuur 14: Densiteiten van Oligochaeta in relatie tot de hoogtegradiënt (m TAW) voor enkele telgebieden (nummering) in de studiegebieden Ballooi (BAL) en de Notelaer (NOT). De staalnames van januari (1) en februari (2) 2020 worden met aparte symbolen weergegeven. De trendlijnen zijn gebaseerd op lokaal gewogen gemiddeldes (LOESS).



Figuur 15: Biomassa van Oligochaeta in relatie tot de hoogtegradiënt (m TAW) voor de studiegebieden Ballooi en Notelaer. De trendlijn is een indicatieve smoother $x \sim y$.



Figuur 16: Relatie tussen biomassa (g AFDW/m²) en de hoogte op het slik (in m TAW) tijdens januari-februari 2020 voor een set raaien op de Ballooi en de Notelaer in deze studie (gebied: BAL en NOT) en dezelfde relatie voor de raai Not1_ref op de Notelaer voor oktober, januari en april 2017-2018. De trendlijn is een indicatieve smoother $x \sim y$.

4.2.2 Schepstalen

De grote schepstalen van de 2 cm toplaag van het sediment zijn slechts deels verwerkt. Er zijn 4 gepaarde stalen van de Notelaer en 1 gepaard staal van de Ballooi uitgeteld (Tabel 5). Gepaarde stalen zijn meestal verzameld met 1 week verschil. Voor alle 5 gepaarde stalen vinden we een duidelijk groter aantal en een grotere biomassa Oligochaeta bij vloed dan bij eb. Vanuit de gedragsobservaties van de wintertalingen, waarbij er minder wintertalingen foerageren tijdens eb dan tijdens vloed, formuleerden we de hypothese dat er mogelijk minder wormen bereikbaar zijn tijdens de ebfase dan tijdens de vloedfase. Hoewel we slechts vijf gepaarde stalen hebben is de veldtest van deze hypothese significant (Wilcoxon ranked test,

$p=0.031$). Er zijn dus minder wormen aanwezig in het deel van het slik waar wintertaling foerageert (de 2 cm toplaag) tijdens eb dan tijdens vloed. De meest voor de hand liggende verklaring is dat Oligochaeta een op het getij afgestemd verticaal migratiegedrag vertonen.

Tabel 5: Overzicht van de verwerkte schepstalen. Voor elk staal wordt het aantal en de *ash free dry weight* (AFDW) van de Oligochaeta in het schepstaal (volume: 2l) gegeven. Stalen die op dezelfde plek genomen zijn en tot een paar behoren hebben hetzelfde paarnummer.

| Paarnummer | Locatie | datum | getijfase | aantal | AFDW (g/2l) |
|------------|---------|------------|-----------|--------|-------------|
| 1 | NOTC | 10/02/2020 | vloed | 1679 | 0.1484 |
| 1 | NOTC | 15/02/2020 | eb | 1167 | 0.067 |
| 2 | NOTB | 10/02/2020 | vloed | 3675 | 0.391 |
| 2 | NOTB | 15/02/2020 | eb | 2342 | 0.2818 |
| 3 | NOTA | 10/02/2020 | vloed | 4518 | 0.4106 |
| 3 | NOTA | 15/02/2020 | eb | 3969 | 0.2852 |
| 4 | NOTB | 08/01/2020 | vloed | 8267 | 0.538 |
| 4 | NOTB | 17/01/2020 | eb | 3560 | 0.1303 |
| 5 | BALLB | 10/01/2020 | vloed | 5611 | 0.1835 |
| 5 | BALLB | 16/01/2020 | eb | 4062 | 0.1650 |

5 STUDIE DETHIER (1996-1997)

Tijdens de winter van 1996-1997 werd op de Notelaer en de Ballooi een zeer vergelijkbare studie als de onze uitgevoerd. Deze studie was een masterthesis uitgevoerd door Katleen Dethier (promotor Magda Vincx, begeleider Jan Seys) aan de vakgroep morfologie, systematiek en ecologie – Mariene biologie van de Universiteit Gent.

De data uit deze studie vormen een unieke opportuniteit om foerageergedrag van wintertaling onder verschillende omstandigheden (verschillende toestand van het Zeeschelde ecosysteem) te vergelijken. Deze data kunnen bovendien gebruikt worden als een validatie van de resultaten die we voor de huidige periode met onze eigen studie bekomen hebben. De ruwe data van de studie van Dethier werd niet gebruikt, maar ons baserend op de digitale versie van deze master thesis, werd via de online applicatie Plotdigitizer.com de data in de verschillende relevante figuren uitgelezen en gedigitaliseerd. Het is op basis van deze synoptische data (meestal gemiddeldes) dat we hier een aantal figuren van deze oude data reproduceren zodat we ze gemakkelijker met de eigen data kunnen vergelijken.

5.1 MATERIAAL EN METHODE

Een uitgebreide versie van de materiaal en methode is uiteraard te vinden in Dethier (1997). We geven hier kort wat context en de relevante essentie die toelaten om deze data te interpreteren.

De winter 1996-1997 was de koudste winter van de laatste 40 jaar, in die mate dat dat jaar de tot nu toe laatste elfstedentocht kon gereden worden in Nederland. De gemiddelde temperatuur bleef maar liefst drie weken onder 0 (van 22 december tot en met 11 januari), waarvan 15 dagen onder de -5°C en 2 dagen onder de -10°C. Het resultaat was dat rivieren - waaronder ook de Schelde - deels dichtvroren. Grote ijsschotsen werden door het getij afgezet in de intertidale zone en de delen van de slikken die langere tijd droog lagen, bevroren. Uiteraard had dit een enorm effect op de aanwezigheid en het foerageergedrag van wintertaling. Het foerageren van wintertaling veranderde helemaal en concentreerde zich tijdens de koudegolf zeer sterk na hoog water wanneer de slikken net vrij komen, waarschijnlijk omdat bij overspoeling de bovenlaag dooide door het warmere scheldewater, maar enkele uren later bij eb al snel weer bevroor. Na laag water bij opkomend getij was het slik verijst en was foerageren niet of nauwelijks mogelijk. Ook de aantallen wintertalingen veranderden sterk door de koudegolf. In de studie worden de resultaten van de gedragsobservaties daarom terecht opgesplitst in drie periodes: vóór de koudegolf, tijdens de koudegolf, en na de koudegolf. Hieronder bekijken we enkel de resultaten van vóór en na de koudegolf, omdat deze omstandigheden beter vergelijkbaar zijn met onze studie.

Wintertaling

Tellingen en gedragsobservaties (frequentie: elke 15 minuten) van wintertalingen gebeurden van 13 november 1996 tot en met 7 april 1997. Bij gedragingen werd onderscheid gemaakt tussen foerageren, rusten en poetsen. Er gebeurden twee types observaties: in onderzoeksplots (2.2ha en 2.6 ha groot) en in het volledige gebied (Ballooi en Notelaer). De bedoeling van de onderzoeksplots was om van dicht en met meer detail het gedrag te kunnen observeren, maar dit leverde uiteindelijk vergelijkbare data op als de



gebiedsobservaties. Observaties in onderzoeksplots gebeurden vanop de dijk naar het voorliggend slik (dus op dezelfde oever) vanuit een vast gebouw of een schuilhut. Na de eerste maand is de optie van de schuilhut verlaten omdat dit toch tot verstoring leidde. Er werd dan vanop de andere oever of vanuit een vast gebouw geobserveerd. Totaaltellingen (frequentie 30min – 1h) gebeurden wel altijd vanaf de tegenoverliggende dijk.

Tellingen gebeurden tweewekelijks. Er zijn 5 tellingen gebeurd vóór de koudegolf en 9 tellingen erna. Een aantal tellingen werd tegelijk in beide gebieden uitgevoerd, maar op sommige dagen is maar één gebied geteld. Tellingen gebeurden doorgaans afwisselend tussen de onderzoeksplots en het gehele gebied; uitzonderlijk werden ze toch gelijk geteld.

Bij elke observatie werd genoteerd waar op het slik de eend zich bevond. Op het slik stonden herkenningspunten die de verschillende hoogtes op het slik markeerden. Voor eenden die tegen de waterlijn aan gezien werden, is naderhand de hoogte op het slik bepaald door het tijdstip van de observatie te koppelen aan de lokale geobserveerde getijcurve.

Macrobenthos

Om geen verstoring van de eenden te veroorzaken werd macrobenthos enkel vóór en na de telperiode bemonsterd, namelijk begin oktober en begin april op de Ballooi en begin september en begin april op de Notelaer. Het macrobenthos werd bemonsterd volgens een hoogteraaï met 6 gelijk verdeelde punten op de Ballooi en 3 gelijk verdeelde punten op de Notelaer. De bemonstering gebeurde met een steekbuis van 3.5 cm diameter tot een diepte van 10 cm. De stalen werden verwerkt in 3 fracties: 1000, 500 en 250 µm. Wormen werden geteld en gewichtsbepaling volgde de vaste procedure voor asvrij drooggewicht die nu nog door INBO gebruikt wordt.

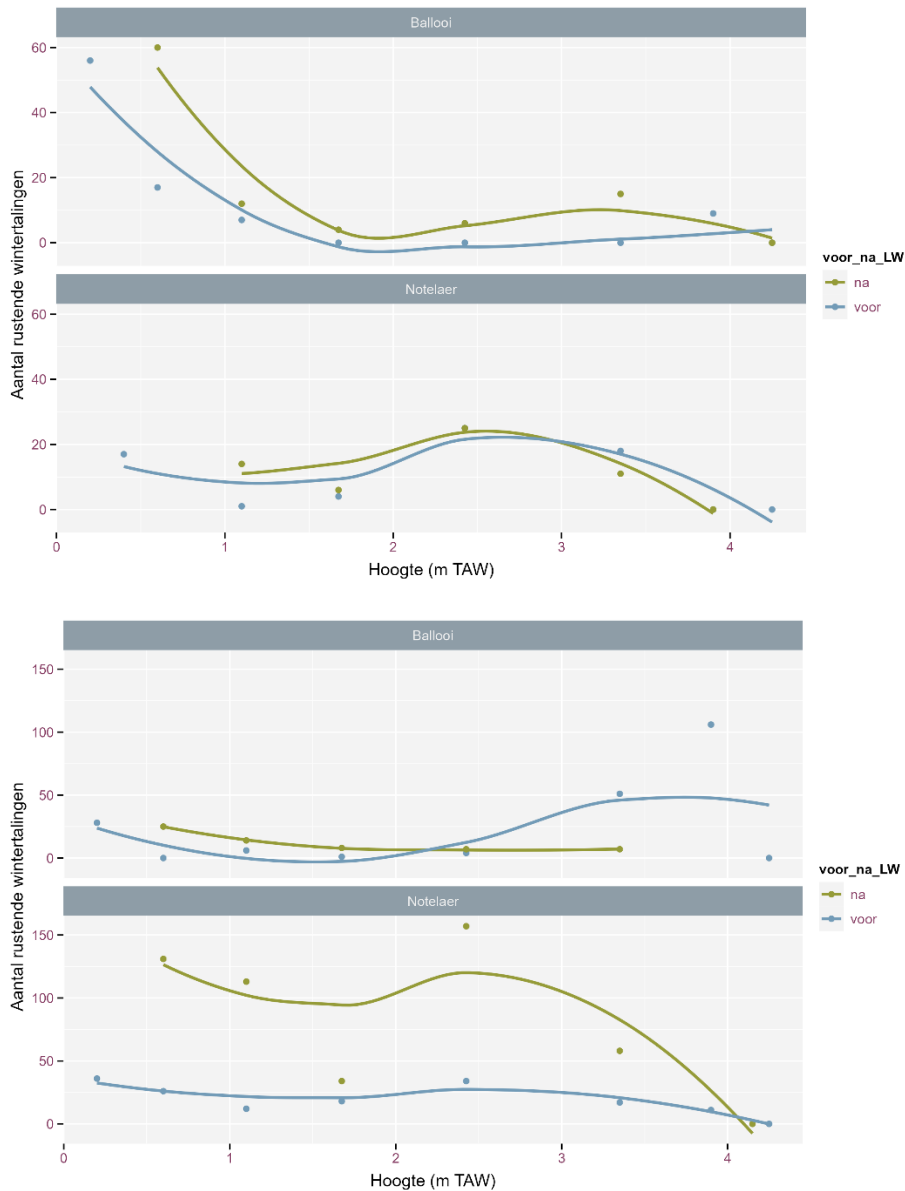
5.2 RESULTATEN

5.2.1 Wintertaling

Aantallen

Het aantal (som) rustende wintertalingen op de Ballooi en de Notelaer vóór en na de koudegolf staat in Figuur 17. Er wordt ongeveer evenveel gerust vóór als na laag water, behalve in de Notelaer na de koudegolf waar er veel meer gerust wordt na laag water. Er zit niet echt één patroon in de relatie tussen aantal rustende wintertalingen en hoogte op het slik: het patroon is periode- en gebiedsspecifiek. Enkel op de Ballooi is er duidelijk een piek in aantallen rustende wintertalingen laag op het slik, dus rond laag water, maar enkel vóór de koudegolf.

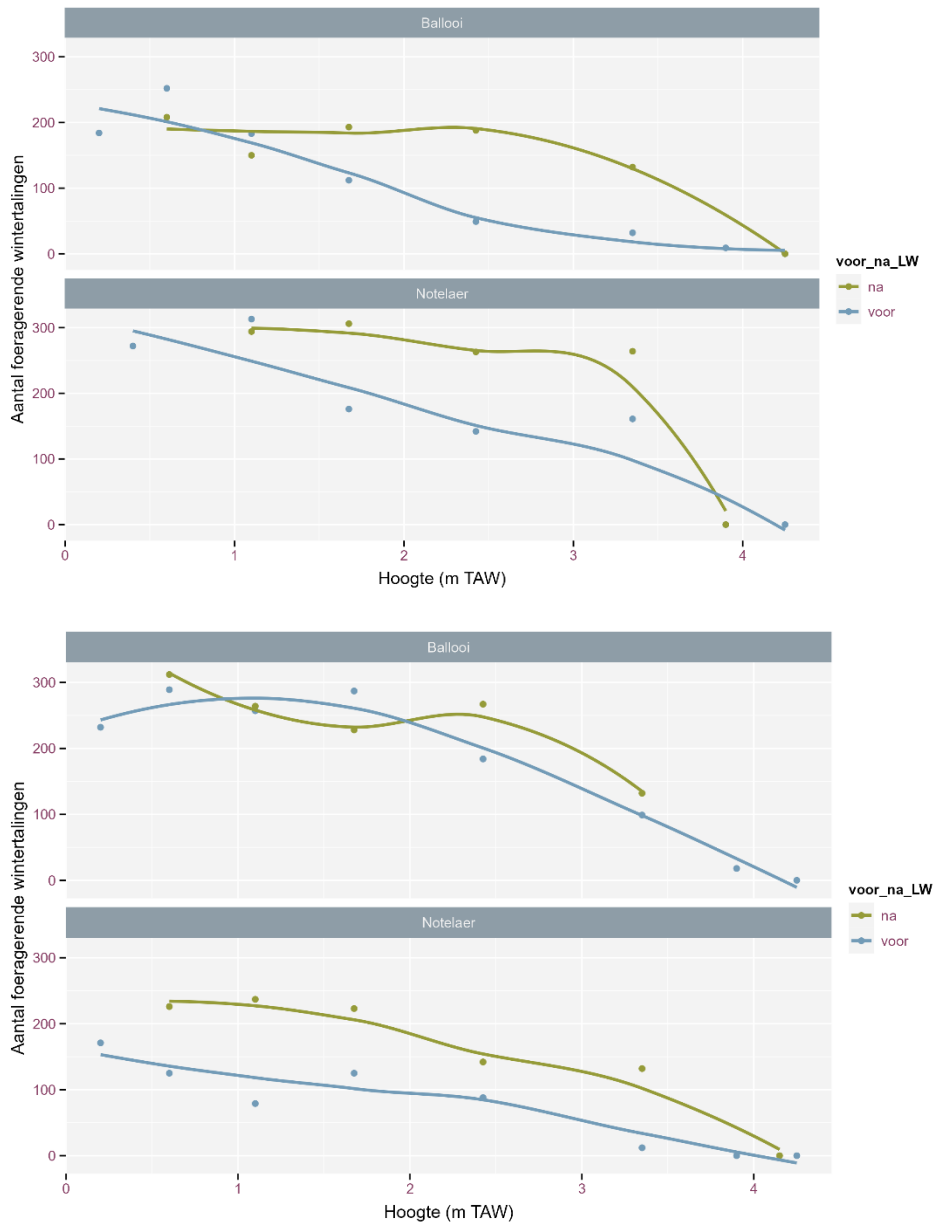




Figuur 17: Het aantal rustende wintertalingen in functie van hoogte op het slik (m TAW) vóór en na laag water voor de gebieden Ballooi en Notelaer. Boven: patronen vóór de koudegolf (november-half december) in de onderzoeksplot (ca. 2.5ha slik). Onder: patronen na de koudegolf (eind januari-begin april) voor de volledige gebieden.

Het aantal foeragerende wintertalingen in relatie tot hoogte op het slik staat weergegeven in Figuur 18. Twee zaken vallen op. Het aantal foeragerende wintertalingen is het hoogst op het laag slik en neemt geleidelijk af hoger op het slik. Daarnaast is dit patroon minder uitgesproken na laag water, dan vóór laag water, doordat de afname pas intreedt hoger op het slik. Het gevolg daarvan is dat er meer foeragerende wintertalingen zijn na laag water dan voor laag water.

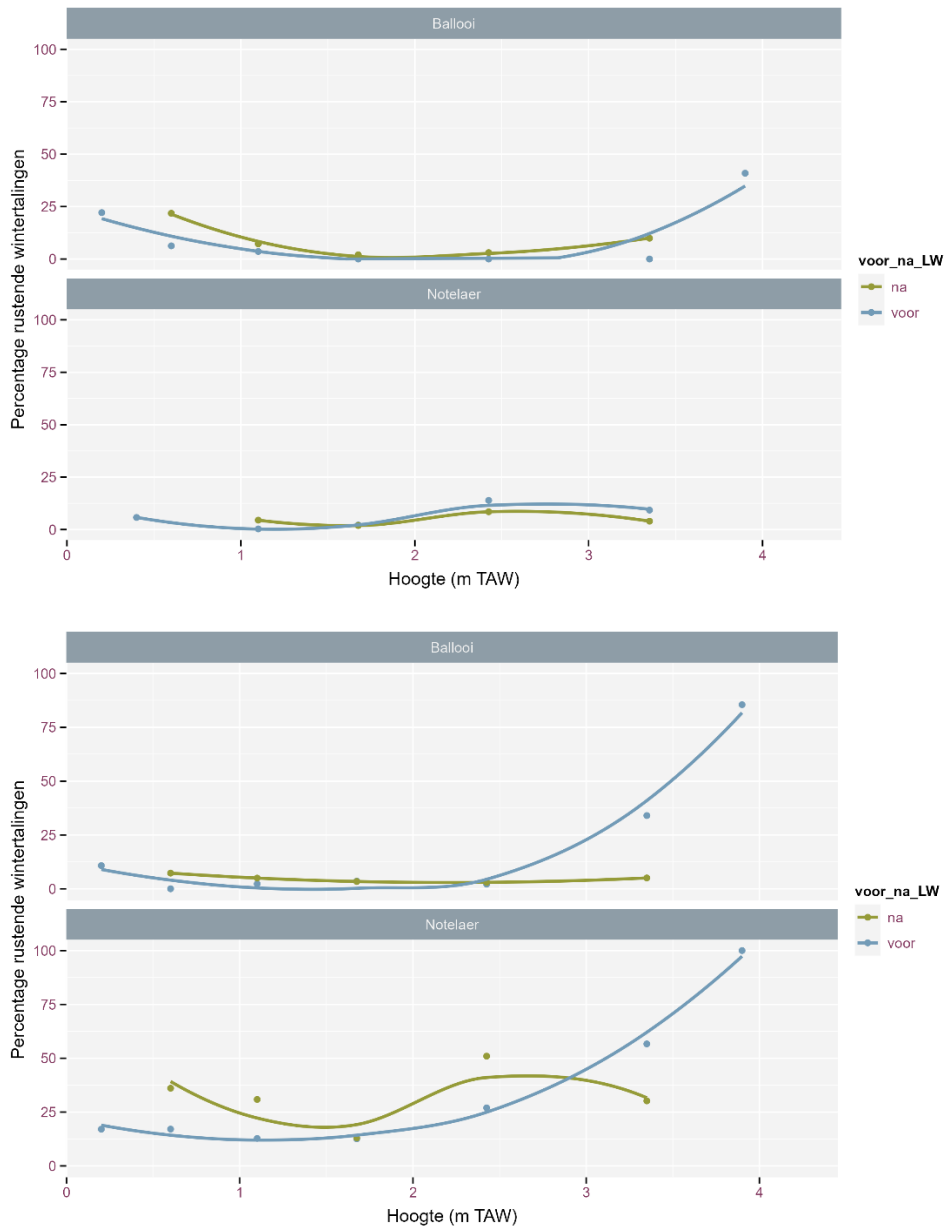




Figuur 18: Het aantal foergerende wintertalingen in functie van hoogte op het slik (m TAW) vóór en na laag water voor de gebieden Ballooi en Notelaer. Boven: patronen vóór de koudegolf (november-half december) in de onderzoeksplot (2.3ha slik). Onder: patronen na de koudegolf (eind januari-begin april) voor de volledige gebieden.

Percentages

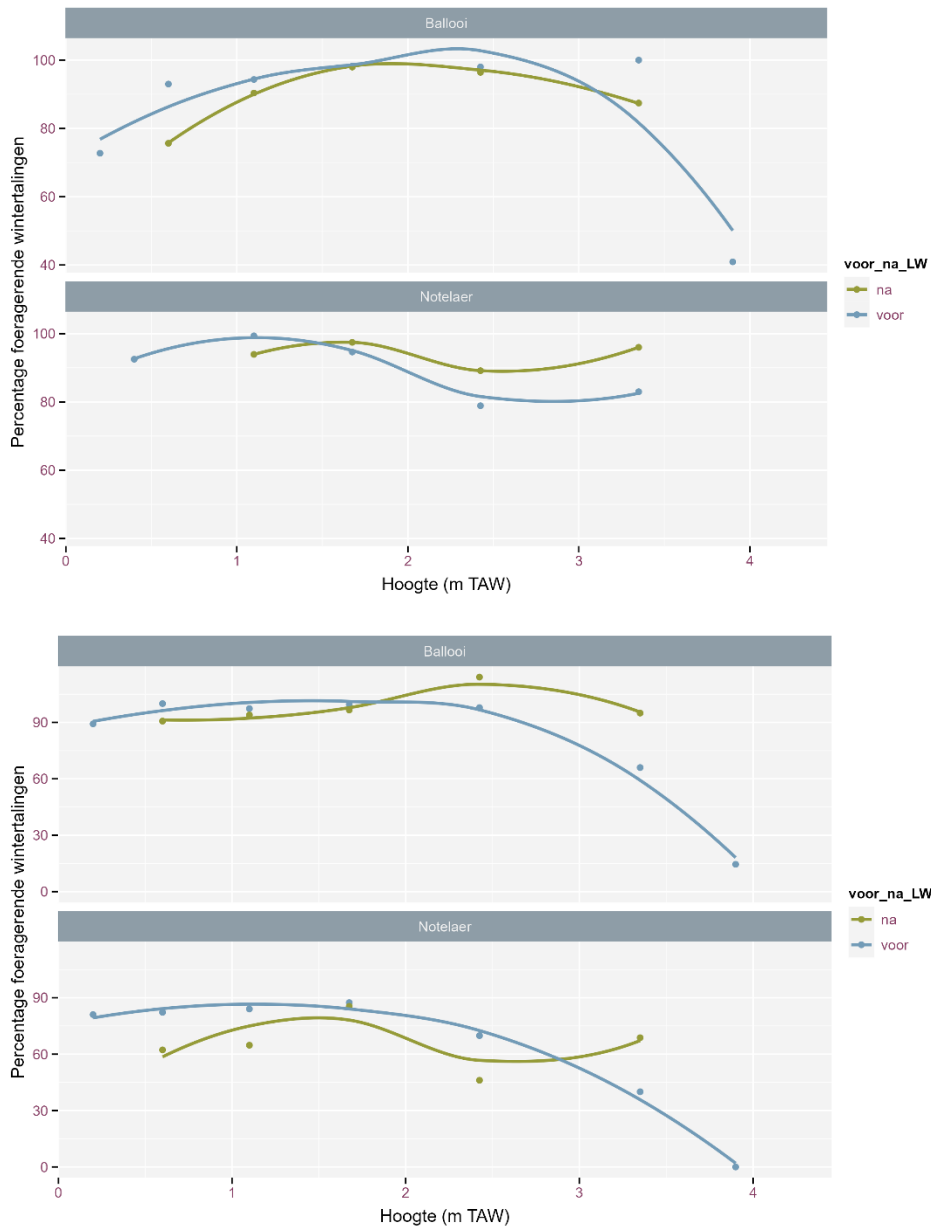
De percentages rustende wintertalingen in relatie tot de hoogte op het slik staan in de Figuur 19. In de meeste gevallen neemt het percentage rustende wintertalingen toe boven de 3m TAW, al is dat vooral vóór laag water. Dit percentage is vooral hoog na de koudegolf. Soms is er ook onderaan het slik een hoger percentage rustende wintertalingen, maar dat patroon is vaak wat minder uitgesproken en het percentage minder groot.



Figuur 19: Het percentage rustende wintertalingen in functie van hoogte op het slik (m TAW) vóór en na laag water voor de gebieden Ballooi en Notelaer. Boven: patronen vóór de koudegolf (november-half december) in de onderzoeksplot (2.3ha slik). Onder: patronen na de koudegolf (eind januari-begin april) voor de volledige gebieden.

De percentages foeragerende wintertalingen in relatie tot de hoogte op het slik staan in de Figuur 20. Het percentage foeragerende wintertalingen is zeer hoog (meestal 75-100%) overheen de hele hoogtegradiënt op het slik, behalve boven de 3.5-4m TAW waar het sterk daalt. In tegenstelling tot de figuur voor de aantallen foeragerende wintertalingen (Figuur 18), zien we voor de percentages van foerageergedrag een vrij consistent patroon vóór en na laag water, vóór en na de koudegolf en voor beide gebieden.





Figuur 20: Het percentage foeragerende wintertalingen in functie van hoogte op het slik (m TAW) vóór en na laag water voor de gebieden Ballooi en Notelaer. Boven: patronen vóór de koudegolf (november-half december) in de onderzoeksplot (2.3ha slik). Onder: patronen na de koudegolf (eind januari-begin april) voor de volledige gebieden.

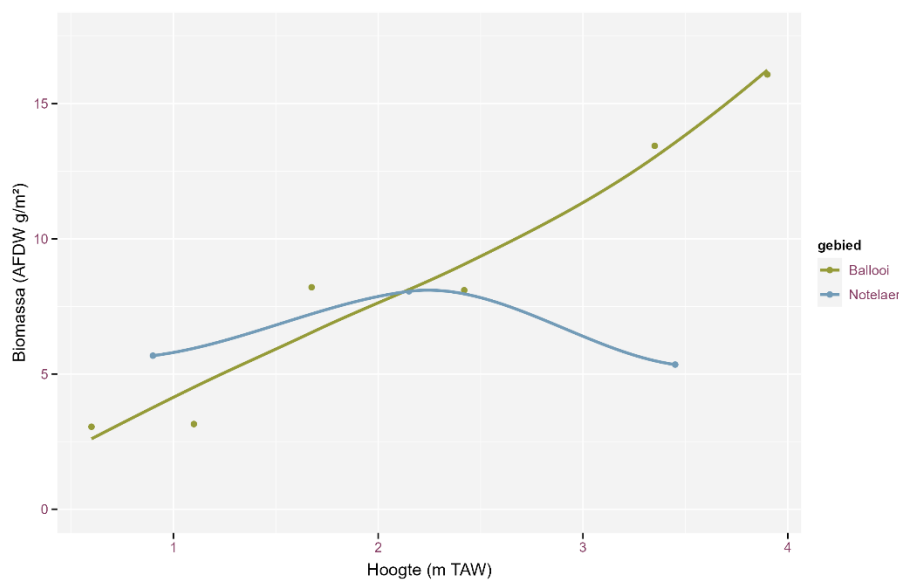
5.2.2 Macrobenthos

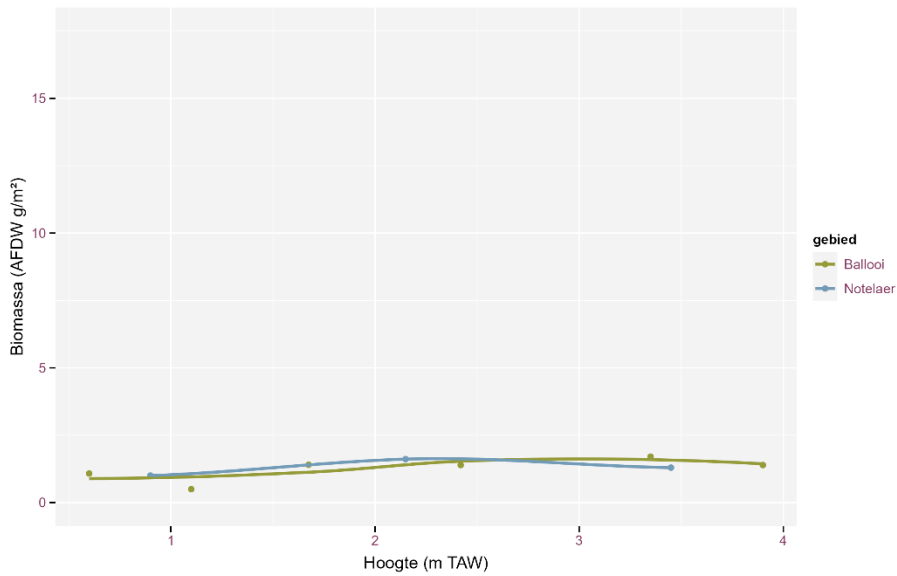
Macrobenthos werd bemonsterd vóór en na de studieperiode van het vogelgedrag. Deze benadering is anders dan de onze en geeft een minder precies beeld van het beschikbare voedsel tijdens de periode dat wintertalingen foerageerden. De najaarsbiomassa van Oligochaeta kende op de Ballooi een typisch verloop van lage biomassa tegen de laagwaterlijn en hoge biomassa hoog op het slik. Wel is de biomassa tegen de laagwaterlijn nog heel aanzienlijk, met ca. 4 g/m² AFDW terwijl ze bovenaan maar een factor 4 hoger is en dus minder hoog dan in 2020. Op de Notelaer is er geen toename van de biomassa overheen de

slikhoogtegradiënt. Wel is de biomassa onderaan het slik hoog te noemen naar hedendaagse standaarden met ongeveer 6 g/m² AFDW, terwijl ze bovenaan net laag is. In het voorjaar is het beeld radicaal verschillend. De biomassa per m² is nergens groter dan 1.75 g AFDW. Er is wel een toename naar het hoge slik toe in beide gebieden, maar die is redelijk beperkt (gemiddeld ca. 50%).

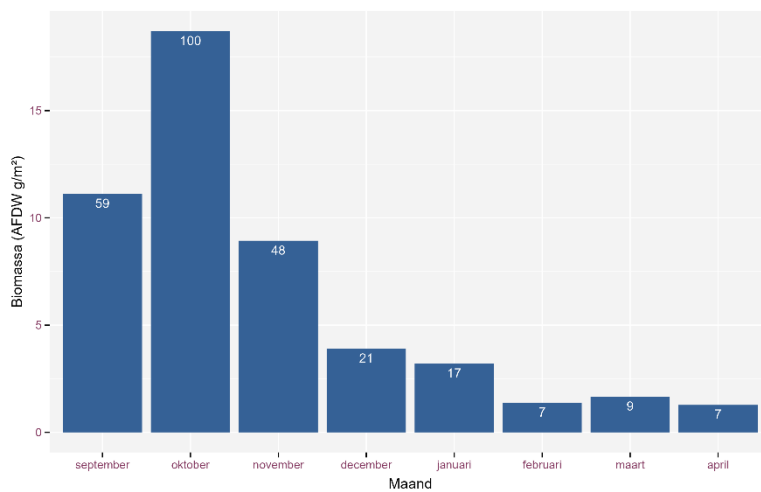
Door Seys (1999) werd op de Ballooi maandelijks één station bemonsterd in de periode januari 1996 – februari 1997. Het bemonsteringspunt lag halverwege het slik op 2.1 m TAW. Het verloop van de biomassa in AFDW per m² op dit station staat weergegeven in Figuur 22. De piek in de biomassa Oligochaeta overheen een jaar lag net zoals nu nog in oktober. De biomassa op dit station is opvallend bijna dubbel zo hoog als bij de bemonstering door Dethier (1997) voor deze hoogte (zie Figuur 21). Na oktober neemt de biomassa snel af en is nog slechts 7% van het oktobermaximum in februari, waarna ze stabiel blijft. Dethier (1997) en Seys (1999) tonen ook het verloop doorheen de winter van densiteiten Oligochaeta (niet getoond hier), waarbij de afname nog een stuk sterker is (terugval in februari tot ca. 2% van de densiteiten in oktober).

Een recente studie naar het jaarverloop van de biomassa langsheen een hoogtegradiënt op slikken van de Notelaer (Van de Meutter et al., 2019a) toonde een veel kleinere seizoenale variatie in biomassa. Wanneer we het biomassaverloop doorheen het winterhalfjaar van het raai punt uit Van de Meutter et al. (2019a) vergelijken met dat van Seys (1999) op vergelijkbare hoogte (2.1 vs. 2.17m TAW), dan daalde de biomassa recent met een factor 2.5 terwijl deze bij Seys (1999) daalde met een factor 15 (de maandelijkse biomassa per raaihoogte staat in Figuur 23). Wanneer we de biomassa-afname doorheen het winterhalfjaar voor de andere punten op de raai bekijken, dan is die bovenaan het slik groter, en lager op het slik relatieve kleiner.

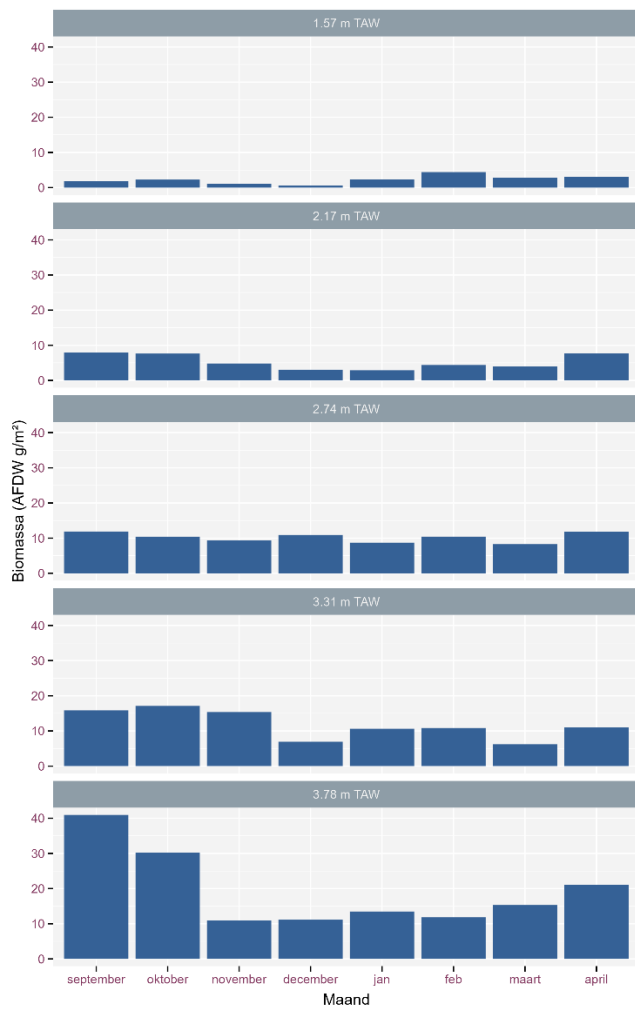




Figuur 21: Biomassa van Oligochaeta in relatie tot de hoogtegradiënt (m TAW) voor de studiegebieden Ballooi en Notelaer. De trendlijn is een indicatieve smoother $x \sim y$. Boven: vóór de koudegolf (Notelaer: begin september 1996, Ballooi: begin oktober 1996). Onder: na de koudegolf (beide gebieden begin april).



Figuur 22: Maandelijkse biomassa g/m² AFDW van Oligochaeta tijdens september-april op een vast station op de Ballooi, gelegen op 2.1m TAW (gegevens afkomstig uit Seys et al., 1999). Per maand wordt met een getal aangeduid welk percentage van het maximum (in oktober) er die maand aanwezig is. (maart en april zijn het jaar 1997, andere maanden zijn 1996).



Figuur 23: Maandelijke gemiddelde biomassa (g AFDW/m²) per hoogte (gebaseerd op 4 replica) voor een hoogterraai op het slik van de Notelaer in 2017-2018 (zie Van de Meutter et al., 2019).



6 DREMPELWAARDEN VOOR FOERAGEREN VAN WINTERTALING

6.1 DREMPELWAARDEN VOOR FOERAGEREN VAN WINTERTALING IN DE ZEESCHELDE

6.1.1 Theorie

De *Ideal Free Distribution* (IFD) is een ecologische theorie die stelt dat organismen zich op zo een manier verspreiden over hun omgeving dat ze interferentie en competitie voor voedsel minimaliseren en de eigen fitness maximaliseren (Begon et al., 2005). Daardoor zal doorgaans het aantal individuen dat zich op verschillende plekken ophoudt proportioneel zijn tot de hoeveelheid voedsel op deze plekken. *Optimal foraging theory* (OFT) is meer specifiek gericht op foerageren en kijkt naar hoe een individu zijn foerageergedrag kan optimaliseren door een keuze voor een bepaald voedseltype, een bepaalde foerageermethode of bepaalde foerageerlocatie (Pyke, 1984; Krebs et al., 2012). *Optimal foraging theory* doet onder andere voorspellingen over de effecten van habitatkwaliteit en dieetkeuze op de ruimtelijke verspreiding van organismen. OFT maakt gebruik van bio-energetische modellen waarin kosten en winsten van foerageren gebalanceerd worden en geven zo aanleiding tot het formuleren van de ondergrens waarboven foerageren batig is (vaak in praktijkonderzoek gelijk gesteld aan de *giving-up density*, ofwel de voedseldensiteit waarbij individuen een foerageerplaats verlaten. Dit is sterk verwant aan de “*law of diminishing returns*” waarbij een locatie verlaten wordt als er gradueel steeds minder voedsel gevonden wordt). Hoewel in de praktijk deze ondergrens soms niet de belangrijkste factor blijkt om de aanwezigheid van foeragerende eenden te verklaren (Hagy & Kaminski, 2015; Hagy et al., 2017), geeft ze wellicht wél de basisvoorwaarden waardoor een gebied in aanmerking komt als een foerageergebied (Hagy & Kaminski, 2015; Hagy et al., 2017). Predatierisico, de verwerkingstijd van prooitypes en andere kosten kunnen ervoor zorgen dat deze grenswaarde in de praktijk verschilt van de theorie, of ook verschilt tussen gebieden (Hagy & Kaminski, 2015; Hagy et al., 2017).

Onze gegevens zijn te beperkt om formeel bovenstaande theorieën te testen of toe te passen. Toch vormen ze een dankbaar uitgangspunt om aannames te maken die ons helpen om de ruimtelijke en temporele patronen van foerageren van wintertaling in de Zeeschelde te begrijpen.

Ons studiesysteem lijkt op het eerste zicht goed geschikt om deze theorie op toe te passen.

- a) Wintertaling foerageert duidelijk op de slikken en we weten dat hier maar 1 voedselbron echt belangrijk is (Oligochaeta).
- b) De verspreiding van Oligochaeta is niet vleksgewijs, maar eerder uniform (eigen bevindingen).
- c) Anderzijds zijn er wel duidelijk zones met veel en met weinig Oligochaeta, wat samen hangt met de hoogtegradiënt. Er is meestal een continue gradiënt van zones met veel en weinig voedsel van dezelfde voedselbron (Oligochaeta), waartussen wintertalingen kunnen kiezen, wat een ideale uitgangspositie is om een drempelwaarde te bepalen.
- d) Als we naar foerageeractiviteit van wintertaling kijken zien we ook heel duidelijke ruimtelijke verschillen in densiteiten en in foerageren. Overigens zijn deze verschillen ook temporeel heel uitgesproken. Wintertaling foerageert net boven de waterlijn waar het



sediment meer waterverzadigd is, waarschijnlijk omdat dit nodig is voor het filteren ervan doorheen de snavellamellen. Wat voor deze verklaring pleit is dat tijdens regenbuien de wintertaling vaak weg van de waterlijn foerageert (eigen waarnemingen). De efficiëntie van het verzamelen van prooi, die afhangt van het watergehalte van het sediment, bepaalt dus wellicht dat het ruimtelijk patroon in foerageren ook een temporeel patroon wordt. Beide patronen zijn heel sterk.

6.1.2 Toepassing

Omdat zowel foerageergedrag van wintertaling als de densiteit van de prooi Oligochaeta een zeer sterke hoogt gradiënt kennen, zullen we eerst een hoogt grens bepalen voor foerageergedrag van wintertaling, en vervolgens deze hoogt grens linken aan een densiteit van Oligochaeta. Op die manier bepalen we de drempelwaarde waarboven foerageren op de Zeeschelde slikken batig is. We hebben verschillende mogelijke variabelen om het foerageergedrag weer te geven: aantallen, gemiddelde aantallen en percentages. Omwille van eerder aangehaalde redenen zijn aantallen te variabel (zie 4.1.2). Gemiddelde aantallen en percentages geven een duidelijker beeld. Theoretisch zijn gemiddelde aantallen de te verkiezen variabele van deze twee (zie 6.1.1 theoretische formuleringen). Toch kiezen we hier voor de percentages omdat het onderliggend ecologisch patroon erin minder verstoord is. Ook gemiddelde aantallen (per hoogte of tijdstip) variëren immers té veel tussen teldagen (die niet gelijk gespreid zijn over telgebieden, tijdstip in de getijfase en tijdstip in het seizoen) of binnen eenzelfde telling door verstoringen. Percentages geven een veel geleidelijker en monotoner patroon weer (Figuur 12), omdat het de invloed van stochastische variabele aantallen op de relatie tussen wintertaling gedrag en macrobenthos biomassa weg filtert. Er schuilt wel een risico in deze methode, namelijk dat het deel van het ecologisch patroon dat tot uiting komt in absolute aantallen nu onzichtbaar wordt. Zo is het patroon van de afnemende aantallen foeragerende eenden hoger op het slik niet zichtbaar in de percentages maar mogelijk ook minder informatief in deze context. Wanneer wintertalingen bij opkomend getij (wanneer het meeste foerageren plaatsvindt) na verscheidene uren foerageren bovenaan het slik aankomen zijn ze mogelijk al verzadigd. We zagen inderdaad dat veel wintertalingen zich dan naar het schor verplaatsten om te poetsen en te rusten. Tegen de schorrand aan is er mogelijk ook een toenemende angst voor predatoren. Bovendien wordt aangenomen dat de hongerige eenden ook bij een lager rendement (in ons geval: een lagere voedseldensiteit en dus een lagere drempelwaarde) willen foerageren, terwijl bijna verzadigde eenden hogere eisen stellen aan hun foerageerhabitat (hogere voedseldensiteiten, dus een hogere drempelwaarde) (Krebs, 1980). Dit samen kan verklaren waarom aantallen tegen de schorrand weer afnemen, zonder dat dit met geschiktheid van de foerageerhabitat te maken heeft.

Eén van de meest opmerkelijke facetten aan het patroon van foerageren bij de wintertaling is het verschil tussen vóór en na laag water. Vóór laag water daalt de initiële foerageeractiviteit, die onmiddellijk start net nadat het slik begint vrij te komen, snel en stopt rond de 3m TAW (Figuur 13).

Na laag water is de situatie helemaal anders. Het percentage wintertalingen dat foerageert langsheen de dan stijgende waterlijn begint toe te nemen vanaf 1.25-1.5m en bereikt typisch ongeveer 50% rond de 1.75-1.9m TAW wanneer ze ook de steilste toename kent van haar sigmoïdaal verloop. Ongeveer 75% van de wintertalingen foerageert bij 2.25-2.5m TAW en 100% wordt bereikt rond de 3m TAW hoogtelijn (Figuur 13).

Het doel van onze studie is om een drempelwaarde van macrobenthosbiomassa te vinden waarboven wintertaling start met foerageren, maar het lijkt alsof die drempelwaarde verschilt



doorheen de tijd. Ons onderzoek naar de hoeveelheid wormen in de voor wintertaling bereikbare toplaag van het sediment (2cm) toont aan dat wintertaling mogelijk zelf wél een vaste drempelwaarde aanhoudt, maar dat de hoeveelheid beschikbare wormen in het sediment verandert met de getijfase. Onze standaardbemonstering van het macrobenthos tot op 15 cm diepte en de daaruit volgende macrobenthosbiomassa geeft een goed beeld van de totale voedselvoorraad (want 99% van de Oligochaeta komt voor in de bovenste 15 cm van het sediment, Seys et al., 1999), maar de daarvan beschikbare fractie verschilt doorheen de tijd. Als we een drempelwaarde willen formuleren op basis van de totale biomassa macrobenthos, dan moet deze verschillend zijn vóór en na laag water. Omdat dit erg onpraktisch is, kozen we ervoor om de nadruk te leggen op het patroon tijdens de vloedfase (na laag water), wanneer wintertaling het meest foerageert.

6.1.3 Mogelijke drempelwaarden

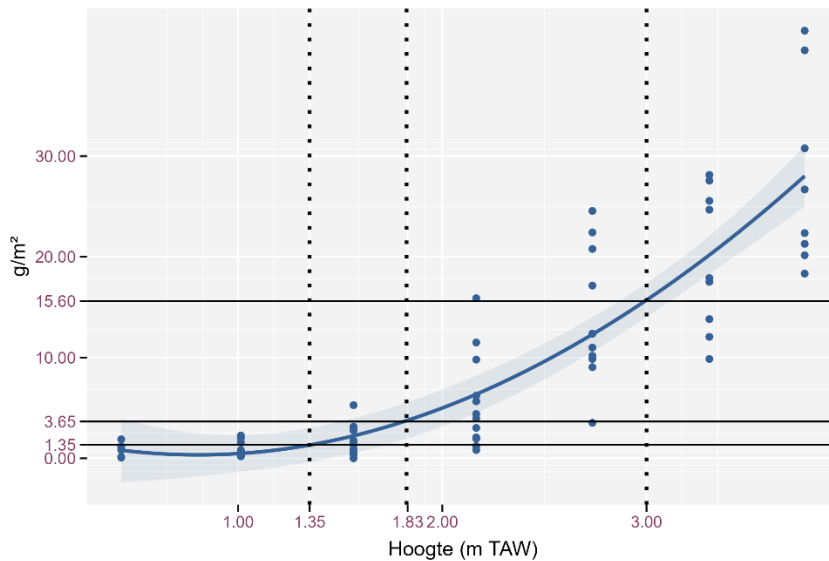
We veronderstellen in deze oefening dat de geschiktheid van een habitat om er te foerageren (hier gereduceerd tot één eigenschap ervan: de macrobenthosbiomassa) tot uiting komt in het percentage van de wintertalingen dat foerageert. We zoeken dus een link tussen macrobenthosbiomassa en het aandeel van de aanwezige wintertalingen dat foerageert. Hoe groter het aandeel wintertalingen dat foerageert, hoe geschikter de habitat. We baseren ons hoofdzakelijk op waarnemingen tijdens de vloedfase, maar maken waar mogelijk ook de link naar wat er gebeurt tijdens de eb fase. De geschiktheid van een habitat om er te foerageren kent gradaties, die tot uiting komen in het foerageerpercentage van wintertalingen. Volgens die gradatie onderscheiden we drie zones met elk een ondergrens.

- De ondergrens van 3m TAW komt in beide delen van de getijcyclus terug, zowel als ogenschijnlijke *giving-up density* bij afgaand tij als de drempel waarboven maximale foerageeractiviteit plaats vindt in de vloedfase (100 %). Volgens deze argumentatie kan **de zone boven de 3m TAW beschouwd worden als OPTIMAAL FOERAGEERHABITAT en is 3 m TAW (54 % Droogvalduur) de ondergrens van deze zone.**
- Tijdens de vloedfase (na laag water) gebeurt een belangrijk deel van het foerageergedrag op hoogtes lager dan 3m TAW. Het punt waarop de meeste wintertalingen overstag gaan en van rusten naar foerageren switchen is het steilste stuk van de sigmoïdale curve; dit is rond de 50% foerageeractiviteit. Dit punt zit tijdens de vloedfase rond 1.75 m TAW in Ballooi en 1.9 m TAW op de Notelaer. **We beschouwen de zone boven dit punt (tot 3m TAW) als GOED FOERAGEERHABITAT en nemen de gemiddelde hoogte 1.83 m TAW als ondergrens. Deze zone bevindt zich hier dus tussen 1.83-3m TAW (35-54 % Droogvalduur).**
- Ook onder de 1.83m TAW is er al een kleiner deel van de wintertalingen aan het foerageren tijdens de vloedfase. Theoretisch start de habitatgeschiktheid op het punt dat er eenden beginnen foerageren, maar de start van een sigmoïdale curve is erg vlak en het startpunt dus moeilijk te bepalen. We kozen daarom een duidelijker definieerbaar punt in de vlakke aanloop van de sigmoïdale curve waarop in de vloedfase 25% van de wintertalingen aan het foerageren zijn. **Dit punt ligt op 1.35 m TAW (27 % Droogvalduur) en wordt gezien als de absolute ondergrens van foerageerhabitat.**

De drempelwaarden in m TAW kunnen nu vertaald worden naar densiteiten van macrobenthos, in dit geval Oligochaeta omdat deze veruit het dominante taxon zijn. In dat



geval kunnen we de hoogtegrenzen (1.35 m TAW, 1.83 m TAW en 3 m TAW) in de figuur van het biomassa verloop van Oligochaeta uitzetten en bekomen we **de drempelwaarde van voedseldensiteit van 1.35, 3.65 en 15.6 g AFDW/m²**, respectievelijk (Figuur 24).



Figuur 24: Biomassa verloop (g/m²) van Oligochaeta voor beide studiegebieden en alle onderzochte raaien samen. De onderzochte drempelwaarden voor foerageren en de overeenkomstige biomassadensiteiten zijn aangeduid.

6.2 VERGELIJKING MET DETHIER (1997)

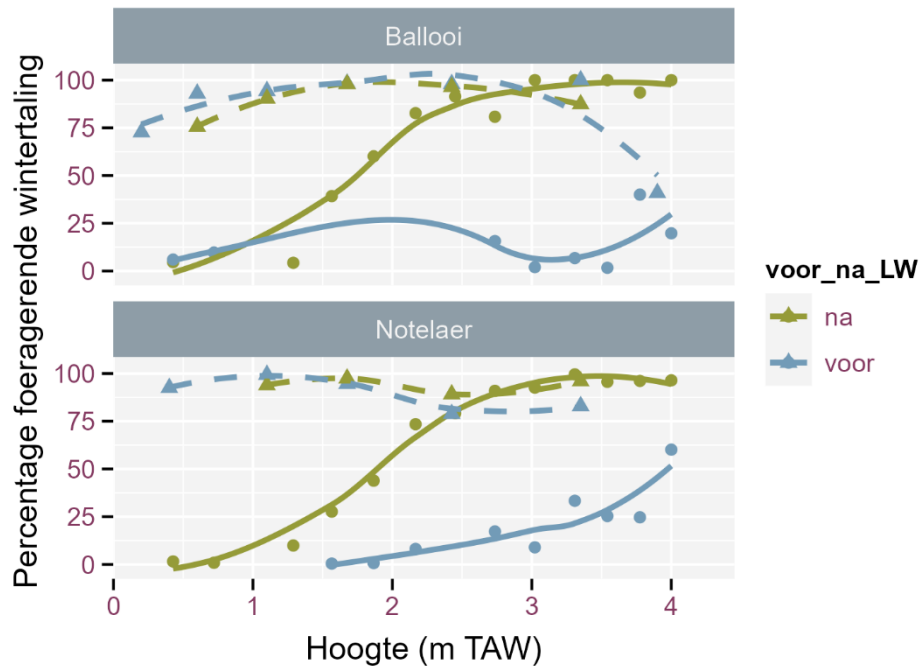
De theorie van *Optimal foraging Theory* doet uitspraken over hoe de keuze tussen twee foerageergronden beslist wordt en wanneer een foerageergrond verlaten wordt. In de Zeeschelde is de situatie vrij bijzonder doordat voedsel in gradiënten voorkomt en dus de opbrengst voor een predator verandert doorheen de tijd. Bovendien zijn de zones met verschillende voedseldensiteiten slechts beperkt in de tijd bereikbaar. Die tijdsbeperking en variabele prooiopbrengst hebben mogelijk een invloed op hoe wintertaling beslist om te foerageren. Onder die omstandigheden voorspelt OFT dat wintertaling meer in zones met een lagere opbrengst zou kunnen foerageren (Lucas, 1983). De studie van Dethier (1997) biedt de uitzonderlijke mogelijkheid om te testen of onze bevindingen stand houden wanneer hetzelfde gebied een andere prooiverdeling zou hebben. Bijna alle andere omstandigheden bleven identiek (zelfde prooigemeenschap, de manier van foerageren van wintertaling, de manier waarop de studie uitgevoerd werd) zodat we beide studies zonder voorbehoud kunnen vergelijken.

6.2.1 Foerageergedrag wintertaling

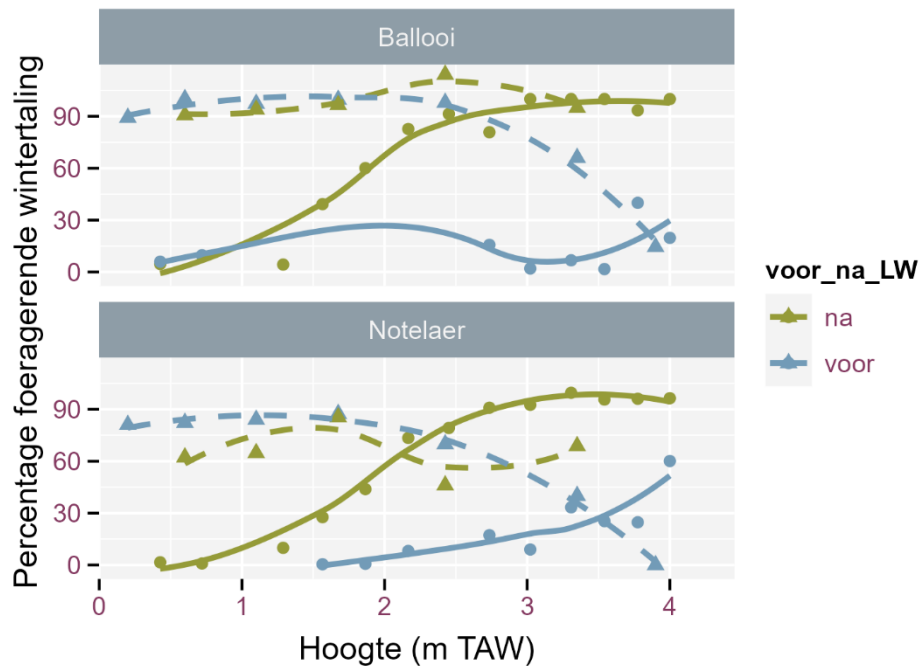
Een vergelijking van het aandeel (percentage) foeragerende wintertalingen tussen deze studie en Dethier (1997) op de slikken van de Ballooi en de Notelaer vóór en na laag water staat weergegeven in Figuur 25 (data Dethier van vóór de koudegolf) en Figuur 26 (data Dethier van na de koudegolf). Het is in beide figuren duidelijk dat het ruimtelijk én temporeel foerageergedrag van wintertaling totaal verschillend is anno 2020 in vergelijking met halfweg



de jaren '90 van vorige eeuw. Ten tijde van de studie van Dethier (1997) foerageerde wintertaling overheen de volledig droogvalperiode van de slikken én overheen de hele slikhoogtegradient. Na de koudegolf is er vóór laag water een lage foerageeractiviteit bovenaan het slik, maar deze neemt sterk toe onder de 2m TAW. Dit patroon is vrijwel omgekeerd aan het huidige patroon. De conclusie is dat ten tijde van Dethier (1997) het gehele slik, en minstens vóór de koudegolf ook de gehele droogvalperiode, gebruikt worden om te foerageren. Vanuit het foerageergedrag lijken er geen drempelwaarden aanwezig.



Figuur 25: Het percentage foeragerende wintertalingen in functie van hoogte op het slik (m TAW) vóór en na laag water voor de gebieden Ballooi en Notelaer. Volle lijnen: deze studie. Streepjeslijn: studie Dethier data van **voor koudegolf**.



Figuur 26: Het percentage foeragerende wintertalingen in functie van hoogte op het slik (m TAW) vóór en na laag water voor de gebieden Ballooi en Notelaer. Volle lijnen: deze studie. Streepjeslijn: studie Dethier data van **na de koudegolf**.

6.2.2 Toetsen van de drempelwaarden van foerageerhabitat

Bij de aanvang (oktober) van het overwinteringsseizoen 1996-1997 van de wintertaling, was de biomassa *Oligochaeta* onderaan het slik relatief veel hoger dan nu, terwijl deze bovenaan het slik veel minder veranderde. Daardoor is de biomassagradiënt van onderaan naar bovenaan het slik nu veel steiler dan 25 jaar geleden (Figuur 27). Over de absolute biomassa-dichtheid ten tijde van de studie van Dethier (1997) bestaat enige onzekerheid. Seys (1999) vond op een vast bemonsteringspunt halverwege het slik in dezelfde maand en in hetzelfde gebied (de Ballooi) een dubbel zo hoge biomassa *Oligochaeta* als Dethier (1997). Dit toont aan dat minstens op delen van de Ballooi er duidelijk hogere densiteiten wormen waren dan wat Dethier (1997) aangeeft.

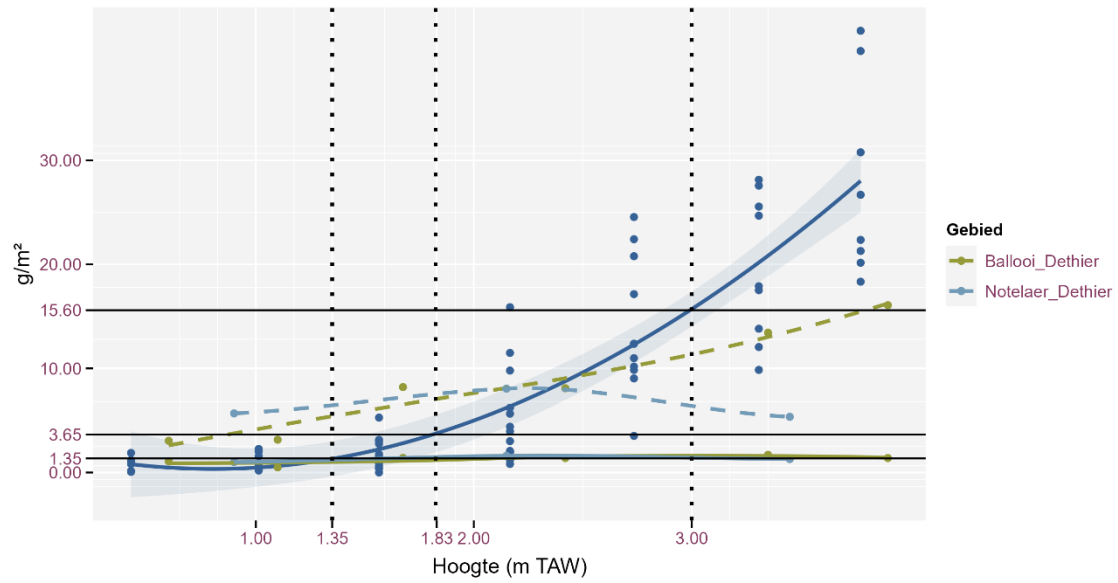
Niettegenstaande de onzekerheid in dichtheden en absolute biomassa van de *Oligochaeta* in Dethier (1997) en Seys (1999) staat vast dat de *Oligochaeta* biomassa op het slik minder snel daalde van hoog naar laag slik. Doordat de biomassa onderaan het slik toen hoger was, was de **biomassa van *Oligochaeta* toen overheen de hele slikgradiënt boven de ondergrens voor (goed) foerageerhabitat**, zoals we die op basis van onze eigen studie in 2019-2020 hebben afgeleid (zie Figuur 27). Opvallend is dat we volgens Dethier (1997) (maar wel volgens Seys (1999)) nergens de grens voor optimaal foerageerhabitat haalden: de densiteiten en biomassa die we nu nog vinden hoog op het slik zijn niet lager, zelfs eerder hoger (of vergelijkbaar cf. Seys 1999), dan in 1996-1997. Mogelijk was de beschikbare hoeveelheid *Oligochaeta* vroeger wel hoger (zie verder).

Heel anders is de situatie op het eind van de overwinteringsperiode van wintertaling. In april is de biomassa een factor 3 tot 11 lager in vergelijking met oktober (Figuur 27). Opvallend is dat

de biomassa bovenaan het slik meer lijkt afgenomen dan onderaan, waardoor de benthosbiomassa een veel minder steil verloop kent langs de slikhoogtegradiënt. De lage biomassa's Oligochaeta flirtten overal op het slik met de ondergrens voor foerageerhabitat en halen nergens de grenzen voor goed of optimaal habitat.

De observaties van de studie van Dethier (1997) situeren zich tussen deze 2 momentopnames van de toestand van het macrobenthos. Op basis van de Figuur 22 die de verandering doorheen de tijd geeft van de biomassa Oligochaeta op één punt halverwege het slik, kunnen we een inschatting proberen te maken van de biomassa in de tussenliggende periode.

In de periode vóór de koudegolf (tellingen in de periode 13 november-19 december) waren de densiteiten en biomassa van Oligochaeta al sterk gedaald tot de helft of zelfs een vijfde van het oktobermaximum. Wellicht zat toen al de biomassa Oligochaeta onder de grens van goed foerageerhabitat (maar nog wel boven de ondergrens voor foerageerhabitat) in het lagere deel van het slik en in een tweede deel van deze periode was dat wellicht over het grootste deel van het slik. Indien Dethier (1997) de biomassa onderschat en deze eerder aanleunt bij wat Seys (1999) vond, dan zullen grote delen van het slik nog steeds goed foerageerhabitat geweest zijn. In de periode na de koudegolf was de biomassa nog amper 7-17% van de waardes die aangetroffen zijn in oktober. Ze zijn dus mogelijk 2x hoger dan wat in Figuur 27 staat afgebeeld. Dat volstaat om de ondergrens van foerageerhabitat te halen, maar wellicht zaten de waardes nog onder de grens voor goed foerageerhabitat. Speybroeck et al. (2014) geven ecotoop-gemiddelde biomassadichtheid (AFDW per m²) voor alle KRWzones voor zover monitoringdata (met variabele methodes) dit toelaten. Deze data gaan terug tot 1999. In dat jaar (en in 2002) was de biomassa macrobenthos (in deze zone gelijk aan Oligochaeta) hoger in het laag slik dan in het middelhoog slik, al is het aantal stalen zeer beperkt. De biomassa is daarmee een stuk hoger dan Dethier (1997) in 1996-1997 vaststelde. Ook de absolute waarden waren hoger dan volgens Dethier (factor 2 tot 4). Tenslotte weten we weinig over de verticale verdeling van Oligochaeta in het slik doorheen de tijd. Wintertaling foerageert slechts op de bovenste 2 cm van het slik, dus van belang is welke proportie van de Oligochaeta bovenaan zit en zat. Mogelijk wordt deze verdeling beïnvloed door het gehalte zuurstof in het water (en het slik) en zaten wormen toen meer oppervlakkig (het slik was grotendeels anoxisch en mogelijk toxisch). Indirect zijn er ook andere aanwijzingen dat de fractie oppervlakkige wormen wellicht hoger was. Hoewel de biomassa Oligochaeta bij Dethier (1997) bovenaan het slik kleiner was dan in onze staalnames nu, vonden zij tot 3 maal hogere aantallen wormen. Waarschijnlijk was er dus een veel groter aandeel kleine wormen in die tijd en van die kleine wormen weten we dat ze een stuk dichterbij de toplaag van het slik verblijven (Seys et al., 1999).

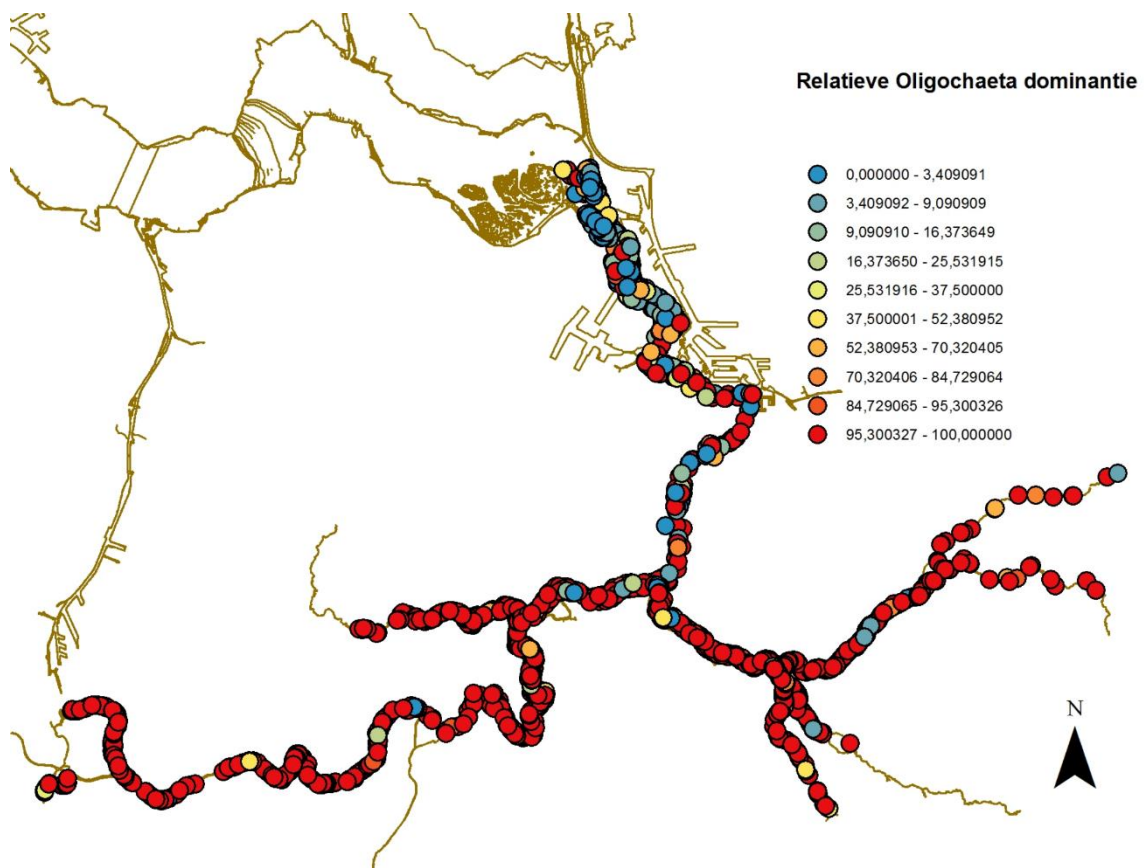


Figuur 27: Verdeling van de biomassa *Oligochaeta* (g AFDW/m²) overheen de slikhoogtegradiënt met aanduiding van de drempelwaarden voor foerageren zoals we in deze studie definieerden (horizontale en verticale lijnen). Donkerblauwe lijn: resultaten van onze studie (Ballooi en Notelaer vergelijkbaar en weergegeven als 1 patroon). Groene en lichtblauwe lijn: resultaten van Dethier (1997) voor de Ballooi en de Notelaer. Onderbroken lijn: oktober; volle lijn: april (moeilijk zichtbaar – valt gelijk met ondergrens foerageerhabitat).

7 DISCUSSIE

7.1 FOERAGEERGEDRAG EN DIEET VAN DE WINTERTALING IN DE ZEESCHELDE (DOELSTELLING 1)

Met deze gedetailleerde studie hebben we een heel duidelijk beeld kunnen genereren van het foerageergedrag van de wintertaling in de Zeeschelde. Eerder onderzoek door INBO hiernaar (Van Ryckegem et al., 2017; Vanoverbeke et al., 2021) gaf een minder duidelijk beeld, wellicht doordat de waarnemingsmethode verstoring veroorzaakte (zie ook Dethier, 1997; Vanoverbeke et al., 2021), doordat de tellingen niet de volledige slikgradiënt omvatten en mogelijk door verschillen tussen locaties. Wintertaling foerageert duidelijk meer hoger op het slik. Vooral het percentage foeragerende wintertalingen vertoont een mooie monotone, sigmoïdale toename met knikpunten rond 1.35m TAW en 3m TAW. Wintertaling foerageert bijna altijd tegen de waterlijn aan waar ze nat en slap slik filtert door de snavel schuin in deze modder te duwen en te filteren over de lamellen. Daaruit leiden we af dat wintertaling voedsel filtert dat in het slik leeft. Onderzoek naar de aanwezigheid van macrobenthos, de grotere organismen die in het slik leven en die op de lamellen van wintertaling weerhouden worden, toont aan dat hier vrijwel enkel Oligochaeta voorkomen, die 99.2% van de biomassa zoömacrobenthos uitmaken. Dit is de situatie in het grootste deel van de zoete en oligohaliene Zeeschelde (Figuur 28). Deze Oligochaeta vertonen zelf ook een sterke, exponentiële toename van onderaan (zeer weinig) tot bovenaan het slik (zeer veel). Door de manier van foerageren, en het ruimtelijk patroon van de foerageerintensiteit overheen het slik door de wintertaling te combineren met de samenstelling en het ruimtelijk patroon van het voorkomen van potentieel voedsel (macrobenthos) op het slik komen we tot de **conclusie dat Oligochaeta de voornaamste of wellicht zelfs de enige voedselbron zijn van wintertalingen die foerageren in de zoete en Oligohaliene delen van de Zeeschelde (doelstelling 1)**. Van Ryckegem et al. (2006) stelden dat er prioritair nood was aan bewijs over het dieet van overwinterende eenden in de Zeeschelde. Deze studie komt tot dusver het dichtst bij het aanleveren van bewijs dat Oligochaeta het voedsel vormen, al blijft er noodzaak aan direct bewijs (via isotopenonderzoek of maaganalyses) om dit te bevestigen. Zo weten we bijvoorbeeld niet of wintertaling niet ook andere aanvullende voedselbronnen gebruikt (met name 's nachts). Andere auteurs (samen gevat in Dethier, 1997; Van Ryckegem et al., 2006) die dieetkeuze van wintertaling in West-Europa onderzochten (meestal maaganalyses) vonden dat overwinterende wintertaling in estuaria doorgaans een herbivoor is (zaden van *Salicornia*, *Spartina*, *Halimione* in brakke gebieden; van *Ranunculus*, *Eleocharis*, *Carex*, *Rumex*, etc. en onderwaterplanten in zoetwatergebieden). Dierlijk voedsel is doorgaans een minderheid in het dieet en Oligochaeta zijn bijna nooit vertegenwoordigd (eenmaal 3% van het dieet). Een belangrijke bemerking is dat Oligochaeta in maaganalyses mogelijk onderschat worden omdat deze zeer snel verteren en onherkenbaar worden (Brush et al., 2012; Amundsen & Sánchez-Hernández, 2019; Van de Meutter et al., 2021).



Figuur 28: Aandeel Oligochaeta (%) in de biomassa van macrobenthosstalen genomen tijdens de MONEOS campagne 2008-2022

7.2 WAT IS FOERAGEERHABITAT VOOR DE WINTERTALING EN WAT NIET? DREMPELWAARDEN (DOELSTELLING 2):

Een cruciale vraagstelling van deze studie was of we (een) grenswaarde(n) kunnen vinden op basis van voedselbeschikbaarheid om foerageerhabitat van wintertaling te definiëren. Een grenswaarde voor foerageerhabitat gaat terug op het ecologisch principe dat de energiewinst door te foerageren hoger moet zijn dan de kosten (zoeken, verwerking, vertering, ...) van foerageren, en dat daarvoor een bepaalde prooidensiteit nodig is (Krebs et al., 2012). Zo een grenswaarde om habitatgeschiktheid te bepalen is bijzonder relevant voor beleid en beheer, omdat ze toelaat om zowel de huidige toestand als toekomstig beleid te evalueren, en essentieel is om de draagkracht van het ecosysteem te bepalen.

Onze studie toont aan dat er in de Zeeschelde inderdaad een ondergrens bestaat waaronder wintertaling nauwelijks foerageert. Als we deze grens gelijk stellen aan 25% foerageeractiviteit (wat gezien het sigmoïdaal verloop van de foerageeractiviteit dicht bij de ondergrens zit) dan stemt dit overeen met 1.35g AFDW macrobenthos per m². Deze drempelwaarde is wellicht specifiek voor habitats waarin Oligochaeta het dominante taxon is. Niet alle habitat met voedseldensiteiten boven deze ondergrenswaarde lijkt even geschikt: de foerageeractiviteit neemt nog sterk toe bij hogere voedseldensiteiten. Pas bij een ca. 3x hogere Oligochaeta biomassa in het slik (3.65 g AFDW/m²) stijgt de foerageeractiviteit van wintertaling tot 50%, en

pas bij een 12x hogere biomassa (15.6 g AFDW/m² Oligochaeta) foerageren alle wintertalingen. Naar verwachting neemt de energiewinst van foerageren toe met de toename van biomassadichtheid van de Oligochaeta, en mogelijk zijn dergelijke zones met hoge prooidichtheden noodzakelijk voor een succesvolle overwintering, trek en erop volgend broedseizoen van de wintertaling. De ondergrens die we bepaalden is in die zin een minimale benadering van habitatgeschiktheid.

7.3 VALIDATIE VAN DREMPELWAARDEN OP BASIS VAN STUDIE DETHIER (1997) (DOELSTELLING 3)

Om meer inzicht te krijgen in de relevantie van de verschillende grenswaarden, vergeleken we onze studie met een vrijwel identieke studie uitgevoerd door Dethier (1997) in hetzelfde gebied tijdens de winter 1996-1997. Het meest opvallend verschil is dat er in de winter 1996-1997 geen ondergrens was voor het foerageerhabitat in de Ballooi en de Notelaer. Foerageren gebeurde op alle hoogtes van het slik (Figuur 18, Figuur 20). Jammer genoeg hebben we geen precieze biomassa bepaling van Oligochaeta tijdens de overwintering van wintertaling (enkel ervoor en erna) in die periode. Wel is zeker dat het macrobenthos anders verdeeld was: er was relatief (en minstens in het najaar ook absoluut) veel meer macrobenthos op het lage slik tot tegen de laagwaterlijn (en waarschijnlijk ook lager in het subtidaal, Seys et al., 1999) terwijl de biomassa dichtheid bovenaan het slik ongeveer gelijk of zelfs kleiner was dan nu. Op die manier werd de drempelwaarde voor foerageren overal op het slik gehaald en was dus het gehele slikgebied van Ballooi en Notelaer geschikt foerageerhabitat. De bepaling van de biomassa macrobenthos in april (wanneer de meeste overwinterende wintertalingen al naar het noorden vertrokken zijn) gaf een waarde die net op de door ons bepaalde grenswaarde voor geschikt habitat lag. Anderzijds was de biomassa macrobenthos tijdens de overwintering van wintertaling (dus in de maanden vóór april) wellicht hoger dan in april en bovendien was de biomassa op de enige raai waarlangs Dethier (1997) macrobenthos biomassa bepaalde, de helft lager dan op een gelijktijdig bemonsterd punt door Seys (1999) zodat de reële biomassa's in het studiegebied als geheel mogelijk hoger waren. Onze biomassa grenswaarde is gebaseerd op een gefitte curve aan vijf raaien bemonsterd midden in de overwinteringsperiode (januari) en was bovendien gelijk voor de Ballooi en de Notelaer. Deze is dus een behoorlijk betrouwbaardere maat voor de biomassa van Oligochaeta in de foerageergebieden.

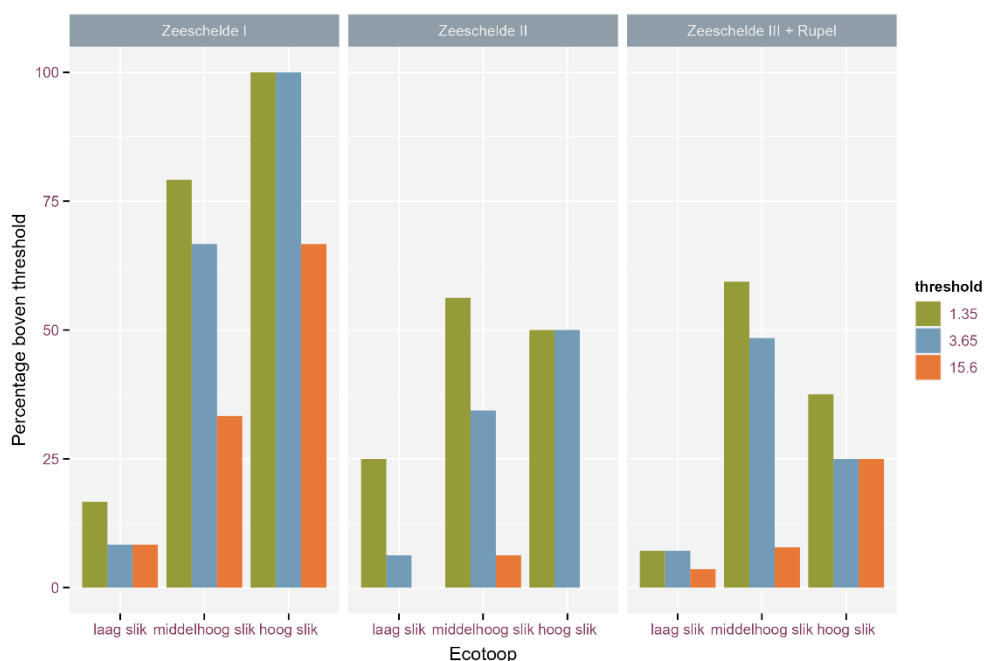
Samengevat lijken de door ons bepaalde grenswaarden waarschijnlijk betrouwbaarder dan deze in de studie van Dethier (1997). Daarnaast spreken de foerageerpatronen van wintertaling bij Dethier (1997) deze ondergrenswaarden niet tegen: het foerageergedrag – hoewel ruimtelijke en relatief tot het getij sterk verschillend van het foerageergedrag anno 2020 – kan perfect uitgelegd worden aan de hand van de door ons voorgestelde grenswaarden. De conclusie is dat de ondergrens van 1.35 g AFDW/m² voor geschikt foerageerhabitat de toets met data uit een andere periode doorstaat.

Volgens Hagy et al. (2015) is het bepalen van grenswaarden voor foerageerhabitat op basis van het aantal foeragerende eenden in het veld niet altijd werkbaar. Zo bleken eenden zich vaak niet volgens de *Ideal Free Distribution* te verspreiden over de foerageergebieden, en

de foerageergebieden vergeleken werden, vaak niet overeen met de (experimenteel bepaalde relatie met de) densiteit van hun voedsel. Zij vermoeden dat verschillen in predatie risico, in de conditie van de eenden of de beschikbaarheid van betere foerageergebieden in de nabijheid

begin oktober). We weten uit Van de Meutter et al. (2019a) dat de biomassa Oligochaeta in september-oktober ongeveer 2x hoger is dan in de winterperiode. Daarom werden de MONEOS biomassa's vervolgens gehalveerd.

Op deze set data bepaalden we vervolgens per KRWzone, getijafhankelijke zijrivier of tijarm, en per intertidaal ecotoop (laag, middelhoog, hoog slik) welk percentage van de stalen voldoet aan de verschillende grenswaarden voor potentieel foerageerhabitat. In Figuur 29 zien we dat in Zeeschelde I het grootste deel (75-100%) van het middelhoog en hoog slik voldoet aan de laagste grenswaarde (1.35 g AFDW/m²) die als meest waarschijnlijke ondergrens voor potentieel foerageerhabitat van wintertaling uit deze studie komt. In Zeeschelde II en Zeeschelde III + Rupel is dat aandeel ongeveer 50%. Het laag slik is meestal maar in 5-10% van de gevallen geschikt. Dit resultaat bevestigt en veralgemeent het patroon waarbij er bovenaan het slik doorgaans grote en voldoende biomassa Oligochaeta aanwezig is, maar onderaan het slik meestal te weinig Oligochaeta aanwezig zijn om als foerageerhabitat in aanmerking te komen. In Zeeschelde I is een groter aandeel van het slik geschikt als foerageerhabitat, maar in deze zone zijn slikken vaak veel kleiner, smaller en steiler. Uit de studie van Vanoverbeke (2019) bleek dat dit dan weer nefast is voor de kans op voorkomen van grote aantallen overwinterende wintertalingen (zie 6.5).



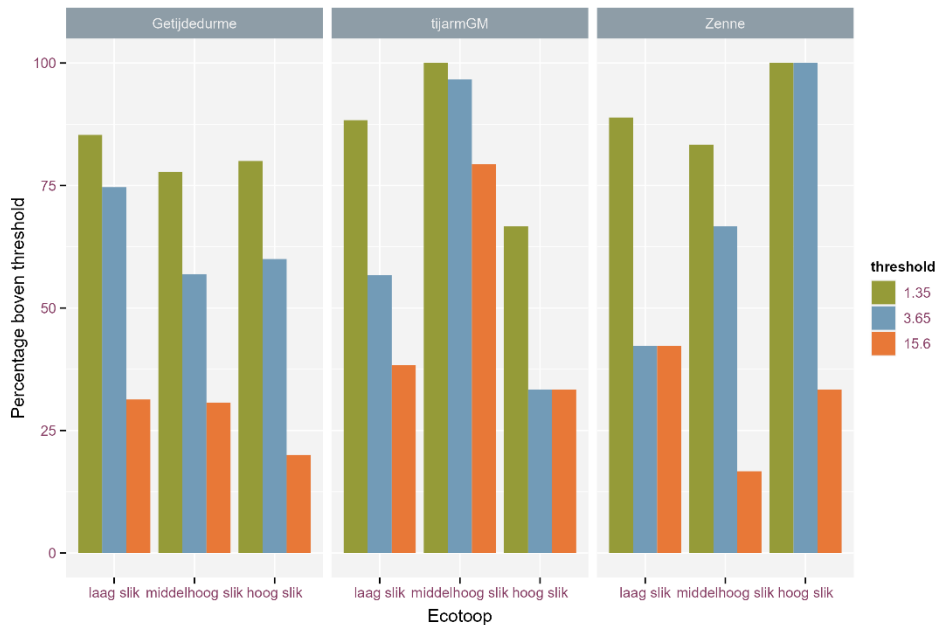
Figuur 29: Procentueel aandeel van de staalnamepunten per ecotoop en per KRWzone dat voldoet aan de grenswaarden van de verschillende gedefinieerde types foerageerhabitat ("thresholds", legende, in g AFDW Oligochaeta /m²) voor foerageerhabitat van wintertaling in 2016-2020 voor de drie KRWzones van de Zeeschelde in strikte zin.

De vraag stelt zich daarmee of deze percentages mogen geïnterpreteerd worden als "minstens de helft van het areaal middelhoog en hoog slik in deze drie KRWzones is goed wintertaling foerageerhabitat". Zoals hierboven gezegd wijst de studie van Vanoverbeke et al. (2019) er al op dat omgevingsfactoren en met name slikeigenschappen kunnen bepalen of habitat met

voldoende prooien ook effectief veel wintertalingen zal herbergen (zie 6.5). Daarnaast is in de getij-onderhevige Zeeschelde de prooibeschikbaarheid in de tijd gelimiteerd, door het periodiek onder water lopen van de foerageerhabitat enerzijds, maar anderzijds ook doordat foerageren vaak enkel goed lukt in de steeds (vooral naar boven toe) voortschrijdende waterlijn. Daarnaast is er een sterke gradiënt in het voorkomen van het voedsel, waarbij de voedselopname per tijdseenheid (E_t) waarschijnlijk sterk verandert doorheen de tijd. Om een bepaald energievolume $E = \sum_1^n E_t$ te kunnen opnemen, moet wintertalingen een langere tijd (periode 1 tot n) in een voldoende geschikt foerageerhabitat kunnen foerageren. Wanneer er dan bijvoorbeeld enkel op een smalle strook slik voldoende voedsel is, dan kan wintertaling hier maar een korte tijd foerageren, en zal ondanks een hoge E_t de totaalsom energie E toch te laag zijn doordat de benodigde tijdsperiode “n” niet gehaald wordt. Daardoor zal niet aan de dagelijkse energievraag kunnen voldaan worden, en zal het gebied als geheel niet geschikt zijn. Er is dus waarschijnlijk ook een ondergrens aan hoe breed de geschikte foerageerzone minstens moet zijn. Dit kan met de huidige data niet bestudeerd worden, maar lijkt wel een logisch gevolg van onze bevindingen.

Ook interessant is om te kijken naar de conditie van de slikken in tijarmen en de getijonderhevige delen van zijrivieren. De resultaten van een gelijkaardige oefening voor deze delen van het Zeeschelde-estuarium staan in Figuur 30. Het verschil met de Zeeschelde zelf is enorm. In de tijarm Gent-Melle, en in de getijdedurme en getijdeZenne is in alle ecotopen meer dan 75% van de habitatooppervlakte geschikt als foerageerhabitat. Zeer hoge biomassadichtheden komen voor op alle hoogtes van het slik (dus soms ook onderaan op het laag slik) en op een groot aandeel van de oppervlakte. Hoewel de slikoppervlaktes in deze gebieden relatief klein zijn, kan hier door wintertaling veel langer gefoerageerd worden (vrijwel de hele droogvalperiode) en is de energieopbrengst per tijdseenheid (E_t) wellicht veel hoger en constanter dan in de Zeeschelde zelf. Inderdaad zien we naar verhouding veel wintertalingen foerageren en overwinteren in deze gebieden, behalve in de Durme. Interessant zou zijn om te kijken of het foerageren hier inderdaad anders verloopt, en ook gebeurt rond laag water en op alle hoogtes van het slik, zoals we kunnen veronderstellen vanuit onze bevindingen rond grenswaarden van foerageerhabitat. Andere gebieden waar tegenwoordig veel wintertalingen overwinteren zijn de GGG's langs de Zeeschelde. Deze gereduceerde getijdegebieden hebben zeer hoge densiteiten Oligochaeta (en vaak ook Ceratopogonidae) (Maris et al., 2016). Doordat deze gebieden soms eerder vlak zijn, en doordat het snel accumulerend slik in deze beginfase soms slecht draineert waardoor er ook tijdens de droogvalperiode vrij veel ondiepe plasjes op het slik blijven staan, kan wintertaling hier foerageren weg van de waterlijn en is foerageren er minder tijdsafhankelijk. In die zin vormen ze een wat afwijkend slikttype dat minder binnen deze studie past, al zullen de voedsel biomassa grenswaarden hier ook opgaan wellicht. In dit type gebieden kan bij latere schorvorming mogelijk de afname aan Oligochaeta of de afname aan habitat rijk aan Oligochaeta gecompenseerd worden door zaden afkomstig van schorplanten, zoals dat in andere estuariene gebieden het geval is (zie overzicht in Van Ryckegem et al., 2006).





Figuur 30: Procentueel aandeel van de staalnamepunten per ecotoop en per KRWzone dat voldoet aan de verschillende grenswaarden (“thresholds”, legende, in g AFDW Oligochaeta /m²) voor foerageerhabitat van wintertaling in 2016-2020 voor drie randgebieden van het Zeeschelde-estuarium (Getijdedurme, GetijdeZenne, tijarm Gent-Melle).

7.5 VERSCHILLEN IN GEBRUIK DOOR WINTERTALING TUSSEN GEBIEDEN LANGSHEEN DE ZEESCHELDE (DOELSTELLING 5)

Vanoverbeke et al. (2019) ontwikkelden een modelinstrumentarium voor het voorspellen van aantallen wintertaling in de verschillende OMES zones. Het model gebruikt *Generalized Linear Models* om habitatkenmerken te linken aan de aantallen overwinterende wintertalingen. De gebruikte vogeldata zijn van de periode 2007 – 2016 wanneer de aantallen vrij stabiel zijn en vergelijkbaar met onze onderzoeksperiode. Het model vindt een groter belang van ruimtelijke factoren (habitatkenmerken) dan van tijdseffecten voor deze 10-jarige dataset wat de stabiele aantallen bevestigt. De belangrijkste habitatkenmerken in het model zijn de breedte van het slik, de helling van het slik, en de spreiding van droogvalduren overheen het slik (wat samen hangt met de slikvorm). Meer wintertalingen zijn te vinden op minder steile, maar heel brede slikken met een goede spreiding in droogvalduren, dus zonder steile overgangen of steilere delen in bepaalde stukken van het slik. In hoeverre deze bevindingen kunnen verklaard worden door onze bevindingen is niet helemaal duidelijk. Goede foerageerhabitats van wintertaling zijn momenteel vooral te vinden hoger op het slik, dus is het belangrijk dat deze delen van het slik geen te grote helling hebben, en dus een grotere spreiding in droogvalduur. Een minder steile slikhelling zal waarschijnlijk ook een “slapper” sediment hebben, wat nodig is om goed te kunnen filteren bij het foerageren. Ook is er een grotere slikoppervlakte bij een lagere helling, waardoor er minder competitie is, en de eenden (die de waterlijn volgen) sneller over het slik bewegen (minder kans op voedseldepletie op 1 plek). Mogelijk hebben slikken met deze eigenschappen (minder steile helling, slapper sediment) ook een hogere biomassa Oligochaeta, maar dat is niet heel duidelijk (Van Braeckel et al., 2021).



Het intergetijdengebied is een heel bijzondere foerageerhabitat waar prooidichtheden over korte afstand sterk veranderen en waar de prooi slechts een heel korte periode bereikbaar is. Niet alleen moet het getij laag genoeg zijn zodat het slik vrij ligt, daarenboven is succesvol foerageren voor de wintertaling blijkbaar enkel mogelijk tegen de waterlijn aan, als het naastliggend slik volledig waterverzadigd is en het slik kan gefilterd worden over de lamellen. Door deze beperking in de tijd moet wintertaling ook in minder ideale omstandigheden foerageren om het nodige dagrantsoen binnen te krijgen. Wellicht is dit ook een belangrijke reden waarom een kleine slikhelling en een goede spreiding in droogvalduur belangrijk zijn, zodat wintertaling op één slikgebied lang genoeg in geschikt foerageergebied kan foerageren. Waarschijnlijk is het dan vooral belangrijk dat er een grote spreiding in droogvalduur is in de bovenste helft van de slikken.

Ook correleert in de Zeeschelde de breedte van het slik vrij sterk met de breedte van het schor (Vanoverbeke et al., 2019). De gebieden een breed slik zijn met andere woorden vrij goed afgescheiden van verstoring vanop de dijk, wat mogelijk deels hun succes als foerageergebied verklaart. Zoals eerder gezegd zijn wellicht nog tal van andere factoren dan voedselbeschikbaarheid verantwoordelijk voor de verdeling van wintertaling over de verschillende slikken van de Zeeschelde. Het voedsel criterium is een basisvoorwaarde die bepaalt of een gebied in aanmerking komt, maar daarnaast spelen vele andere factoren een rol. Zo is het aandeel wintertalingen van de Zeescheldepopulatie dat overwintert ter hoogte van de Ballooi en de Notelaer altijd bijzonder hoog geweest (10-20%), ook ten tijde van het piekvoorkomen van eenden. Dit hoge percentage staat niet in verhouding tot de relatieve oeverlengte van dit deel, maar we vinden hier wel de breedste slikken en schorren voor de oligohaliene en zoete Zeeschelde.

Ten slotte is het belangrijk op te merken dat de watervogeltellingen gebruikt door Vanoverbeke et al. (2019) gebeurden rond laag water. Dit is volgens onze studie een rustperiode voor overwinterende eenden in de Zeeschelde. In onze studie merkten we vaak dat wintertalingen van de Notelaer bij laag water vervlogen naar de Ballooi om daar op de brede zandige platen (binnenbocht) te rusten. Het model van Vanoverbeke (2019) voorspelt dus in de eerste plaats geschikte rustplaatsen van de wintertaling. Omdat foerageren vrij snel na het laag water start liggen de laagwaterrustplaatsen wellicht dicht bij de foerageergebieden.

Mogelijk kan een combinatie van onze studie met het voorspellend model van Vanoverbeke et al. (2019) een verfijnd beeld geven van welke gebieden geschikt zijn voor wintertaling. Een groot voordeel van het incorporeren van voedseldensiteit in dit model, is dat het mogelijk beter toelaat om buiten de gekende *parameter space* voorspellingen te maken, bijvoorbeeld in toekomstscenario's waarbij macrobenthosdensiteiten veranderen.

7.6 DE HISTORISCHE SHIFT IN DE ECOSYSTEEMTOESTAND VAN DE ZEESCHELDE EN DE CRASH VAN DE OVERWINTERENDE EENDENPOPULATIE: NIEUWE INZICHTEN (DOELSTELLING 6)

De lozing van ongezuiverd afvalwater in de Zeeschelde vanuit industrie en huishoudens resulteerde in een enorme organische vuilvracht en gaf aanleiding tot een anoxische tot

hypoxische toestand van het scheldewater, minstens in het stroomopwaartse deel vanaf Antwerpen (Van Damme et al., 1995). Het gevolg was dat er nauwelijks groter onderwaterleven mogelijk was (geen vis of geen hyperbenthos). In de sedimenten kwamen enkel relatief lage dichtheden aan Oligochaeta voor; nochtans zijn deze erg tolerant voor slechte waterkwaliteit en lage zuurstofconcentraties, maar de condities waren wellicht te slecht. In de jaren 80' en 90' verbeterde het zuurstofgehalte in de Zeeschelde geleidelijk als gevolg van de toenemende waterzuivering. Hoewel het scheldewater nog het grootste deel van het jaar hypoxisch was en grotere onderwaterdieren nog wegbleven, bleek wel dat de Oligochaeta floreerden onder deze relatieve verbetering van de waterkwaliteit en sterk in aantal en biomassa toenamen. Dit culmineerde in een piek in macrobenthosbiomassa aan het begin van de 21^{ste} eeuw, maar in de winter 2006-2007 volgde een crash, waarna de biomassa macrobenthos laag bleef (Speybroeck et al., 2014) tot op heden (Van Ryckegem et al., 2021). Overwinterende eenden in de Zeeschelde volgden vrijwel een identiek traject (Figuur 1, Figuur 2). Deze systeemomslag hing samen met de omslag van de Zeeschelde naar een niet meer door zuurstof gelimiteerd ecosysteem (Cox et al., 2009), wat het gevolg was van het in gebruik nemen van een grote RWZI op de Zenne en het drastisch verminderen van de organische vuilvrucht in de Zeeschelde (Brion et al., 2015). Op heel korte tijd koloniseerden grotere onderwaterorganismen de Zeeschelde en werden zeer grote aantallen vis en garnalen vastgesteld. De Zeeschelde werd een voortplantingsgebied of opgroeigebied voor deze soorten (De Neve et al., 2020).

Over het mechanisme dat achter de systeemomslag partim benthos en watervogels zat bestaat al lang onzekerheid (Speybroeck et al., 2014; Van de Meutter et al., 2019a). Kort samengevat zijn er twee mogelijke, niet exclusieve, routes waarlangs deze kan verlopen zijn. Een eerste is dat door de afnemende vuilvrucht, en in navolging wellicht ook het uitputten van de historisch opgebouwde labiele C-stock in het sediment, het voedsel waarvan Oligochaeta leven drastisch afnam. Oligochaeta leven van detritus en de geassocieerde microbiële gemeenschap (Cheng et al., 1993; Verdonschot et al., 2004). De RWZI op de Zenne deed de vuilvrucht en dus de hoeveelheid potentieel voedsel drastisch afnemen. Minder organische vuilvrucht betekende ook dat de zuurstofvraag verder daalde tot het omslagpunt. De Zeeschelde had weer voldoende zuurstof waarbij onderwaterleven kan gedijen, en een toename van netto zuurstof-producerende algen deed zuurstof concentraties verder toenemen (Cox et al., 2009). Dit had heel waarschijnlijk ook implicaties voor het detritus. De labiele, erg voedzame fractie van het organisch materiaal kan onder zuurstofrijke omstandigheden voor een groot deel in de waterkolom door bacteriën opgebruikt worden, waardoor het detritus dat op de slikken neerslaat minder voedzaam is. Zowel de hoeveelheid als de kwaliteit van het voedsel voor Oligochaeta nam dus op korte tijd sterk af. Een tweede verklaring is dat bij het terugkeren van het onderwaterleven door de toename van zuurstof, er grote aantallen macrobenthos-etende predatoren bij kwamen. Deze groep met voornamelijk vissen en garnalen is vooral talrijk tijdens de zomer en de herfst, en graast als het ware het eten weg voor de voeten van de overwinterende eenden, die pas in de herfst en de winter aanwezig zijn.

In eerdere studies vonden we bewijs voor beide verklaringen. Bij een veldexperiment op de Notelaer met exclusures, nam de biomassa Oligochaeta sterk toe als de predatoren uitgesloten werden. Dit toont aan dat predatie door onderwaterpredatoren inderdaad de biomassa Oligochaeta sterk onderdrukt (Van de Meutter et al., 2019a). Anderzijds bleek uit dit onderzoek ook dat Oligochaeta voedsel-gelimiteerd waren en toenemen wanneer de hoeveelheid organisch materiaal toeneemt.



In de voorliggende studie vinden we nieuwe argumenten om het belang van beide factoren in te schatten. Tijdens de studie van Dethier in 1996-1997 overwinterden er maximaal 2000 wintertalingen op de Ballooi en de Notelaer. Nu zijn dat er nog ongeveer 200. **Toch was de maximale biomassa-dichtheid Oligochaeta (biomassa/m²)– voor zover representatief weergegeven door Dethier (1997) - niet veel hoger dan ze nu is, eerder ongeveer in dezelfde grootteorde. Het belangrijkste verschil was dat Oligochaeta anders verdeeld waren:** in de bovenste helft van het slik was de biomassa wellicht vergelijkbaar, maar onderaan het slik was de biomassa vroeger enkele veelvoud hoger. Ook subtidaal kwamen toen Oligochaeta voor, lokaal soms in densiteiten vergelijkbaar met hoog op het slik. Het gevolg is dat de oppervlakte geschikt foerageerhabitat voor wintertaling veel groter was in 1996-1997 dan ze nu is, wat vermoedelijk de belangrijkste factor is waarom er toen meer wintertaling in de Zeeschelde overwinterde.

De vraag is waarom de verspreiding van Oligochaeta langsheen de hoogtegradiënt op het slik veranderd is. Een afname van de hoeveelheid of de kwaliteit van het detritus zou zich, zo verwachten we, normaal overheen het hele slik moeten manifesteren, en dus de Oligochaeta overheen de gehele hoogtegradiënt beïnvloeden. Het verschijnen van onderwaterpredatoren is een andere optie: de cumulatieve potentiële predatietijd neemt toe naarmate het slik langer overspoeld wordt. De predatiedruk zal naar verwachting dus hoger zijn onderaan het slik dan bovenaan het slik. Of daarmee de predatiedruk ook echt toeneemt is niet zeker. Van de Meutter et al. (2019b) vonden dat veel meer onderwaterpredatoren hoog bovenaan het slik foerageren dan onderaan: net zoals wintertaling nu gaan ze om te foerageren op zoek naar die delen van het slik waar de biomassa van Oligochaeta het hoogst is. Toch blijft tijd een beperkende factor (de hoogste delen van het slik zijn maar enkele uren overspoeld) en is de cumulatieve predatiedruk mogelijk toch hoger onderaan het slik. Bovendien zat er toen de eerste vissen en garnalen terugkeerden nog volop benthos onderaan het slik en was er minder de noodzaak om bovenaan het slik te foerageren. Het grote verschil tussen 1996-1997 en de huidige toestand heeft dus wellicht vooral te maken met de opkomst van onderwater predatoren.

De winter 1996-1997 was nog niet het hoogtepunt van de overwinterende aantallen eenden (Figuur 2) noch van de biomassa dichtheid van het macrobenthos in de Zeeschelde. De gemiddelde fysiotoopbiomassa macrobenthos in Zeeschelde III bedroeg 15 g AFDW/m² in het midden intertidaal en 23 g AFDW/m² in het laag intertidaal in 2002 en 22 g AFDW/m² in het midden intertidaal en ca 50 g AFDW/m² in het laag intertidaal in 2005 (Speybroeck et al., 2014). Deze cijfers voor de maand oktober tonen aan dat in 2002 de Oligochaeta biomassa wellicht nog een factor 2-3 hoger lag dan in 1996-1997 terwijl het aantal overwinterende wintertalingen toen ook een factor 2 hoger was (Figuur 2). Bijzonder is dat in beide jaren de biomassadichtheid van Oligochaeta (andere soorten waren er niet) het hoogst was op het lage slik. In elk geval was nog steeds het hele slik geschikt als foerageergebied, maar was de biomassa Oligochaeta een stuk hoger. Het verschil in aantal overwinterende eenden tussen 1996-1997 en 2002 of 2005 is dan niet het gevolg van onderwaterpredatoren of een andere verdeling van Oligochaeta over het slik, maar van gewijzigde omgevingscondities in het slik, mogelijk het vrijkomen van een historische stock van organische koolstof, of verminderde toxische druk in anoxisch sediment, waardoor Oligochaeta biomassa dichtheid (veel) hoger was. Ze was echter niet rechtstreeks het gevolg van het volume van de organische vuilvracht, want deze nam af tijdens deze periode.



7.7 VERSCHILLEN IN FOERAGEERINTENSITEIT VAN WINTERTALING BIJ EB EN VLOED (VÓÓR EN NA LAAG WATER) (DOELSTELLING 7)

Een bijzonder interessant resultaat van deze studie is dat we aantonen dat de Oligochaeta een getij-gebonden verticaal migratiegedrag vertonen in het slik. Zo een gedrag was voor zover we weten nog niet eerder beschreven voor aquatische Oligochaeta. Van veel macrobenthos soorten is aangetoond dat ze de capaciteit hebben om vrij snelle verticale bewegingen in het sediment te maken, bijvoorbeeld als respons op droogte, vervuiling, vorst of sedimentatie (Morris & Keough, Michael, 2001; Bolam, 2011). Verticaal migratiegedrag (VM) van macrobenthos is vermoedelijk vrij wijd verspreid, maar nog relatief weinig gedocumenteerd. Voor nematoden is aangetoond dat VM voorkomt bij een aantal soorten, maar afwezig is bij andere (Steyaert et al., 2005; Brustolin et al., 2013). De voornaamste redenen om VM te doen, is waarschijnlijk het vermijden van predatie en in functie van het foerageren. Voor de dominante nematode *Terschellingia longicaudata*, een *deposit feeder*, vond men dat ze significant neerwaartse migreerde bij droogvallen van het sediment. Wel was de conclusie dat de migratiediepte klein was en in het niet viel bij de ruimtelijke variatie in diepstratificatie van deze nematodensoort. Dat is anders in onze studie bij Oligochaeta: het verschil in biomassa en densiteit van Oligochaeta in de toplaag was heel uitgesproken tussen de twee tijfasen. Dit verschil is ecologisch zelfs erg relevant, zo lijkt het, doordat wintertaling minder foerageert wanneer er minder Oligochaeta in de toplaag van het sediment zitten. Om precies te begrijpen wat het nut is van het VM voor Oligochaeta, zou op meer tijdstippen in de getijcyclus de verticale stratificatie van Oligochaeta moeten bepaald worden. Mogelijk is het een antipredatierespons tegen brakwatergrondel of garnalen, waarvan we weten dat ze op de Oligochaeta foerageren (Van de Meutter et al., 2019a, 2021). In dat geval zouden Oligochaeta dieper in het slik zitten tijdens vloed, en weer hoger komen wanneer het slik vrij komt te liggen. Mogelijk is de fase waarbij het slik vrij ligt ook de beste periode voor Oligochaeta om zelf te foerageren op detritus.

Belangrijk is dat Dethier (1997) tijdens de winter 1996-1997 geen verschil waarnam in de predatie-intensiteit van wintertaling op Oligochaeta tussen eb en vloed. Indien ook toen de beschikbare fractie Oligochaeta 40% lager was bij eb in vergelijking tot vloed, dan zouden we een lagere foerageeractiviteit van wintertaling verwachten bij eb in vergelijking met de vloedfase, wat niet het geval was. Indirect wijst dit op de mogelijkheid dat Oligochaeta toen minder of niet VM vertoonden. In die periode werden in ondiep water vaak “wapperende” matten van Oligochaeta gezien zichtbaar als rozige vlekken op de bodem. De Oligochaeta komen daarbij een heel eind uit het slik en wapperen met hun staarten in de waterkolom - vermoedelijk willen ze extra zuurstof opnemen als reactie op het eertijds grotendeels anoxisch slik. Onder dergelijke omstandigheden kan VM voor Oligochaeta fysiologisch te stressvol zijn geweest. Een interessante bijgedachte is dat Oligochaeta daardoor wellicht vaak altijd dichter tegen de slikoppervlakte zaten, en er een groter deel beschikbaar was voor wintertaling, misschien zelfs meer dan tegenwoordig tijdens de vloedfase. Dit kan interessant zijn om in het achterhoofd te houden bij de interpretatie van Figuur 27.



8 CONCLUSIES

1. Er bestaat een heel duidelijk verband tussen foerageeractiviteit van wintertaling en de biomassadichtheid van macrobenthos (in casu Oligochaeta) in de Zeeschelde. In combinatie met de manier waarop wintertaling foerageert is tot hiertoe het sterkste bewijs dat overwinterende wintertaling op de slikken van de Zeeschelde leeft van het macrobenthos, minstens in de zone waar Oligochaeta het dominante zoöbenthische taxon is.
2. Het verband tussen foerageeractiviteit en biomassadichtheid macrobenthos loopt niet door de oorsprong. Er is een kritische hoeveelheid Oligochaeta in het slik nodig (intercept op een grafiek) vooraleer wintertaling er wil foerageren. Deze grens (drempelwaarde) kunnen we in het studiegebied gelijk stellen aan een biomassadichtheid van ca. 1.35 g AFDW macrobenthos/m². Dit is niet de ondergrens voor ideaal foerageerhabitat, maar de grenswaarde waarboven ca. 25% van de aanwezige wintertalingen start met foerageren (het geldt dus echt als de grens waaronder foerageren waarschijnlijk niet langer rendabel is). Pas bij een 12x hogere biomassadichtheid macrobenthos foerageren alle aanwezige wintertalingen (optimaal foerageerhabitat).
3. Wanneer we deze drempelwaarde toepassen op de gegevens van Dethier (1997) dan houden deze stand. Ten tijde van de studie van Dethier (1997) foerageerde wintertaling overheen de hele hoogtetradiënt van het slik zodat we geen drempelwaarden kunnen afleiden voor deze periode. Wel was toentertijd de biomassadichtheid Oligochaeta overheen het gehele slik boven de kritische drempel die we op basis van het recente onderzoek voorstellen. Dat wintertaling toen overheen het hele slik foerageerde is dus in overeenstemming met onze resultaten.
4. De kritische ondergrens van biomassadichtheid wordt in de KRWzones Zeeschelde I, II en III + Rupel overheen de laatste 5 jaar op ongeveer 50% van het areaal middelhoog en hoog slik gehaald, en in minder dan 10% op het laag slik. In Zeeschelde I liggen deze cijfers wel merkkelijk hoger, wat voor een groot deel op het conto komt van traject Melle-Gentbrugge. In dit traject, net als in veel recente ontpolderingen en in tijarmen ligt de biomassadichtheid macrobenthos zelfs zo hoog dat, zowel op laag als middelhoog slik, foerageren bijna altijd rendabel is. Deze conclusies op basis van de kritische ondergrens vertoont effectief een grote overeenkomst met de waargenomen verspreiding van overwinterende wintertaling (en andere eenden) in het estuarium in zijn huidige toestand.
5. De theoretische draagkracht voor wintertaling wordt bepaald door meerdere aspecten van voedselbeschikbaarheid: ten eerste de absolute biomassadichtheid (g AFDW/m², deze studie) en ten tweede de manier waarop deze overheen het slik verspreid is (zie Vanoverbeke et al. 2019). Meer wintertalingen overwinteren indien (vanaf een bepaalde grenswaarde) er meer biomassa Oligochaeta per m² aanwezig is. Maar minstens even belangrijk is dat de dichtheid zo gelijk mogelijk verspreid is over het slik, en vooral dat over een grote oppervlakte (dus bij een relatief kleine slikhelling en een brede slikoppervlakte per droogvalduurklasse, zie verder) de grenswaarde gehaald wordt. Ook bij hoge prooidichtheden moeten wintertalingen blijkbaar verscheidene uren foerageren vooraleer ze aan hun dagelijkse energiebehoefte voldoen. Omdat de voedselgronden in een tidaal systeem maar beperkt in de tijd toegankelijk zijn, is het belangrijk dat ze dat op 1 plek kunnen doen, want er is geen tijd voor verplaatsingen. Een grote slikoppervlakte met hoge prooidichtheden vinden we bij een grote spreiding



- van de droogvalduur, met name dan in de bovenste helft van het slik (bolle slikken, ontpolderingen). Interessant vervolgonderzoek zou kunnen proberen het modelinstrumentarium van Vanoverbeke et al. (2019) te verbeteren en verfijnen, met bijzondere aandacht voor aanwezigheid van bolle slikken, van zandplaten als rustgebied (zie verder) en van gekende biomassadichtheden van het macrobenthos.
6. Een vergelijking van biomassadichtheid *Oligochaeta* tussen Dethier (1997) en onze studie en hoe deze verdeeld is over het slik geeft een interessant nieuw inzicht in hoe de crash van macrobenthosdensiteiten en watervogels (rond 2006-2007) in de Zeeschelde verliep. Zo blijkt dat de biomassadichtheid *Oligochaeta* in het bovenste deel van het slik niet veel gedaald is, maar net heel sterk in het onderste deel van het slik (en het subtidaal). Die verandering in de biomassadichtheid gradiënt is meer dan waarschijnlijk te wijten aan de opkomst van onderwaterpredatoren zoals vissen en garnalen. Doordat onderaan het slik de biomassadichtheid onder de kritische drempelwaarde voor foerageren is gezakt, is de oppervlakte foerageerhabitat voor de wintertaling in de Zeeschelde drastisch afgenomen. Ook kan op slikken waar de biomassadichtheid nog op een deel van het slik boven deze grenswaarde ligt, de spreiding van deze geschikte foerageerzone te kort geworden zijn, waardoor het slik ongeschikt wordt om te foerageren. Dit versterkt verder het verlies aan foerageerhabitat.
 7. Wintertaling foerageert op slikken in de Zeeschelde veel meer na laag water dan voor laag water. Ons onderzoek toont aan dat er aanzienlijk meer *Oligochaeta* aanwezig zijn in de 2 cm toplaag van het slik na laag water dan voor laag water, vermoedelijk door verticaal migratiegedrag. Hoewel de biomassadichtheid macrobenthos in het slik hetzelfde blijft, verandert het beschikbare deel ervan afhankelijk van het tijdstip in de getijfase., waardoor de oppervlakte slik dat boven de effectieve kritische biomassadichtheid ligt verandert. Dit lijkt de meest voor de hand liggende verklaring voor het getijfase-afhankelijk foerageergedrag van de wintertaling.
 8. Naar beheer toe is er de vaststelling dat wintertaling (en verschillende andere vogelsoorten, maar ook onderwaterpredatoren, zie Van de Meutter et al., 2019c) vooral op de hogere delen van slikken foerageren. Deze hogere delen zijn dus van groot belang voor het onderhouden van hun populaties. Dit patroon vinden we bij veel estuariene watervogels wereldwijd terug en vereist een grote aandacht voor het voortbestaan van dit habitat voor de bescherming van watervogelpopulaties (Mu & Wilcove, 2020).
 9. Onze studie én de studie van Dethier (1997) tonen beiden aan dat de Ballooi als rustgebied fungeert binnen de constellatie Ballooi-Notelaer, met relatief meer rustende eenden tijdens laag water, terwijl foerageren net meer gebeurde op de Notelaer. Dit toont aan dat een geschikt overwinteringsgebied uit meer moet bestaan dan enkel uit goed foerageerhabitat, en er dus ook nood is aan, met name in ons geval, de grote zandige platen waar de eenden rond laag water rusten.



Referenties

- Adriaensen, F., S. Van Damme, E. Van Den Bergh, D. Van, R. Brys, T. Cox, S. Jacobs, P. Konings, T. Maris, W. Mertens, L. Nachtergale, E. Struyf, A. Van Braeckel, & P. Meire, 2005. Instandhoudingsdoelstellingen Schelde-estuarium. Antwerpen.
- Amundsen, P. A., & J. Sánchez-Hernández, 2019. Feeding studies take guts – critical review and recommendations of methods for stomach contents analysis in fish. *Journal of Fish Biology* 95: 1364–1373. DOI: 10.1111/jfb.14151.
- Begon, M., C. R. Townsend, & J. L. Harper, 2005. *Ecology: from individuals to ecosystems*. Blackwell Pub, Malden.
- 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.
- Breine, J., J. Maes, F. Ollevier, & M. Stevens, 2011. Fish assemblages across a salinity gradient in the Zeeschelde estuary (Belgium). *Belgian Journal of Zoology* 141: 21–44.
- Brion, N., M. A. Verbanck, W. Bauwens, M. Elskens, M. Chen, & P. Servais, 2015. Assessing the impacts of wastewater treatment implementation on the water quality of a small urban river over the past 40 years. *Environ Sci Pollut Res Int* 22: 12720–12736. DOI: 10.1007/s11356-015-4493-8.
- Brush, J. M., A. T. Fisk, N. E. Hussey, & T. B. Johnson, 2012. Spatial and seasonal variability in the diet of round goby (*Neogobius melanostomus*): stable isotopes indicate that stomach contents overestimate the importance of dreissenids. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 69: 573–586. DOI: 10.1139/f2012-001.
- Brustolin, M. C., P. C. Thomas, & M. C. Lana, 2013. A functional and morphological approach to evaluate the vertical migration of estuarine intertidal nematodes during a tidal cycle. *Helgoland Marine Research* 67: 83–96. DOI: 10.1007/s10152-012-0306-3.
- Caremans, S., 1999. *Typologie en habitatmodellering van overwinterende watervogels op de Zeeschelde*. Licentiaatsverhandeling. Universiteit Antwerpen.
- Cheng, I. J., J. Levinton, M. McCarthy, D. Martinez, & M. J. Weissburg, 1993. A bioassay approach to seasonal variation in the nutritional value of sediment. *Marine Ecology Progress Series* 94: 275–285.
- Cox, T. J. S., T. Maris, K. Soetaert, D. J. Conley, S. Van Damme, P. Meire, J. J. Middelburg, M. Vos, & E. Struyf, 2009. A macro-tidal freshwater ecosystem recovering from hypereutrophication: the Schelde case study. *Biogeosciences* 6: 2935–2948. DOI: 10.5194/bg-6-2935-2009.
- De Neve, L., G. Van Ryckegem, J. Vanoverbeke, F. Van de Meutter, A. Van Braeckel, E. Van den Bergh, & J. Speybroeck, 2020. Hyperbenthos in the upper reaches of the Scheldt estuary (Belgium): Spatiotemporal patterns and ecological drivers of a recovered community. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 245: 106967. DOI: 10.1016/j.ecss.2020.106967.
- Dethier, K., 1997. *Voedseleecologie van de Wintertaling (Anas crecca L.) op twee slikgebieden in de Zeeschelde : verkennende studie naar het foeragegedrag en de voedselbeschikbaarheid*. .



- Hagy, H. M., & R. M. Kaminski, 2015. Determination of foraging thresholds and effects of application on energetic carrying capacity for waterfowl. PLoS ONE 10:. DOI: 10.1371/journal.pone.0118349.
- Hagy, H. M., J. D. Stafford, R. V. Smith, A. P. Yetter, C. S. Hine, M. M. Horath, & C. J. Whelan, 2017. Opportunity costs influence food selection and giving-up density of dabbling ducks. *Journal of Avian Biology* 48: 804–814. DOI: 10.1111/jav.01275.
- Krebs, J. R., 1980. Optimal Foraging , Predation Risk and Territory Defence. *Ardea* 68: 83–90.
- Krebs, J. R., N. B. Davies, & S. A. West, 2012. *An introduction to Behavioural Ecology*. 4th Edition. Wiley-Blackwell, Oxford.
- Lucas, J. R., 1983. The Role of Foraging Time Constraints and Variable Prey Encounter in Optimal Diet Choice. *American Naturalist* 122: 191–209.
- Maris, T., S. Baeten, T. van den Neucker, & P. Meire, 2016. Onderzoek naar de gevolgen van het Sigmaphan, baggeractiviteiten en havenuitbreiding in de Zeeschelde op het milieu. Geïntegreerd eindverslag van het onderzoek verricht in 2016, deelrapport Intergetijdengebieden. ECOBE 016-R207. Universiteit Antwerpen, Antwerpen.
- Meire, P., & T. Maris, 2008. Geïntegreerde monitoring van het Schelde-estuarium. Rapport ECOBE 08-R-113. Antwerpen.
- Morris, L., & J. Keough, Michael, 2001. Vertical migration of infaunal invertebrates in response to dosing with secondary treated sewage effluent: a microcosm experiment. *Journal of Aquatic Ecosystem Stress and Recovery* 9: 43–65. DOI: 10.1023/A.
- Mu, T., & D. S. Wilcove, 2020. Upper tidal flats are disproportionately important for the conservation of migratory shorebirds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 287: 20200278. DOI: 10.1098/rspb.2020.0278.
- Pyke, G. H., 1984. Optimal foraging theory: a critical review. *Annual review of ecology and systematics*. Vol. 15 523–575. DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.15.1.523.
- Seys, J., M. Vincx, & P. Meire, 1999. Macrobenothos van de Zeeschelde, met bijzonder aandacht voor het voorkomen en de rol van Oligochaeta. Rapport Instituut voor Natuurbehoud 99/4, Raport Universiteit Gent, Brussel. .
- Speybroeck, J., N. De Regge, J. Soors, T. Terrie, G. Van Ryckegem, A. Van Braeckel, & E. Van den Bergh, 2014. Monitoring van het macrobenothos van de Zeeschelde en haar getij-onderhevige zijrivieren (1999-2010). Beschrijvend overzicht van historische gegevens (1999, 2002, 2005) en eerste cyclus van nieuwe strategie (2008, 2009, 2010). Rapporten van het Instituut v. Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, Brussel.
- Steyaert, M., L. Moodley, J. Vanaverbeke, S. Vandewiele, & M. Vincx, 2005. Laboratory experiments on the infaunal activity of intertidal nematodes. *Hydrobiologia* 540: 217–223. DOI: 10.1007/s10750-004-7145-4.
- Tweedley, J., R. Warwick, & I. Potter, 2016. The Contrasting Ecology of Temperate Macrotidal and Microtidal Estuaries In Hughes, R.N., Hughes, D.J., Smith, I.P. and Dale, A. C. (ed), *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*. CRC Press, Inc.: 73–171. DOI: 10.1201/9781315368597-3.

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

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 Damme, S., P. Meire, H. Maeckelberghe, M. Verdievel, L. Bourgoing, E. Taverniers, T. Ysebaert, & G. Wattel, 1995. De waterkwaliteit van de Zeeschelde: evolutie in de voorbije dertig jaar. *Water* 14: 244–256.

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, 2021. Trofische relaties tussen oligochaeten en epibenthische predatoren op slikken in de Zeeschelde. Tweedelijnsanalyse. Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek 2021 (23). Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, Brussel.

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., O. Bezdenjesnji, N. De Regge, J. Maes, J. Soors, J. Speybroeck, E. Van den Bergh, & G. Van Ryckegem, 2019c. The cross-shore distribution of epibenthic predators and its effect on zonation of intertidal macrobenthos: a case study in the river Scheldt. *Hydrobiologia* Springer International Publishing 5: DOI: 10.1007/s10750-019-04056-5.

Van den Bergh, E., S. Van Damme, J. Graveland, D. de Jong, I. Baten, & P. Meire, 2005a. Ecological rehabilitation of the Schelde Estuary (The Netherlands-Belgium; Northwest Europe): Linking ecology, safety against floods, and accessibility for port development. *Restoration Ecology* 13: 204–214. DOI: 10.1111/j.1526-100X.2005.00025.x.

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

Van Ryckegem, G., 2012. MONEOS – Geïntegreerd datarapport Toestand Zeeschelde INBO 2011. Monitoringsoverzicht en 1ste lijnsrapportage geomorfologie, diversiteit habitats en diversiteit Soorten. Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek INBO.R.2012.20. Brussel.

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



Van Ryckegem, G., A. Van Braeckel, R. Elsen, J. Speybroeck, B. Vandevoorde, W. Mertens, J. Breine, J. De Beukelaer, N. De Regge, K. Hessel, J. Soors, T. Terrie, F. Van Lierop, & E. Van Den Bergh, 2016. MONEOS – Geïntegreerd datarapport INBO: Toestand Zeeschelde 2015. Monitoringsoverzicht en 1ste lijnsrapportage Geomorfologie, diversiteit Habitats en diversiteit Soorten. Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek 2016 (INBO.R.2016.12078839. Instituut voor Natuur en Bosonderzoek, Brussel.

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

Van Ryckegem, G., J. Vanoverbeke, A. Van Braeckel, J. Speybroeck, E. Hermans, & E. Van den Bergh, 2017. Habitatmapping : foerageren van overwinterende watervogels op de slikken van de Zeeschelde Eerstelijnsanalyse van voorkomen en foeragegedrag van eenden in gebieden met verschillende waterdynamiek. Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek. Brussel. DOI: DOI: doi.org/10.21436/inbor.12797753.

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.

Van Ryckegem, G., J. Vanoverbeke, F. Van de Meutter, B. Vandevoorde, W. Mertens, A. Mertens, A. Van Braeckel, V. Smeekens, K. Thibau, O. Bezdenjesnji, D. Buerms, N. De Regge, K. Hessel, C. Lefranc, J. Soors, & F. Van Lierop, 2022. MONEOS - Geïntegreerd datarapport INBO: Toestand Zeeschelde 2021. Monitoringsoverzicht en 1ste lijnsrapportage Geomorfologie, diversiteit Habitats en diversiteit Soorten. Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek 2022 (26). Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek, Brussel. DOI: 10.21436/inbor.85928183.

Vanoverbeke, J., G. Van Ryckegem, A. Van Braeckel, & E. Van den Bergh, 2019. Modelinstrumentarium voor het voorspellen van overwinterende aantallen wintertaling (*Anas crecca*) in de Boven- Zeeschelde - Deelrapport voor het Integraal. plan Boven-Zeeschelde. Rapporten van het Instituut voor Natuur- en Bosonderzoek. Brussel. DOI: 10.21436/inbor.14517871.

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

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. .

Ysebaert, T., P. L. Meininger, P. Meire, K. Devos, C. M. Berrevoets, R. C. W. Strucker, & E. Kuijken, 2000. Waterbird communities along the estuarine salinity gradient of the Schelde estuary, NW-Europe. Biodiversity and Conservation 9: 1275–1296. DOI: 10.1023/A:1008976306651.



Bijlage

Bijlage 1: Hoogtes (mTAW, letters a-g) en coördinaten (Belge Lambert72) van de raipunten in de telzones op de Ballooi (codes startend met ‘‘Bal’’) en de Notelaer (codes startend met ‘‘Not’’). De nummering van de telzones (tweede deel van de raipuntpcode) komt overeen met deze in Figuur 4.

| | | Bal_1 | | Bal_2 | | Bal_3 | | Bal_4 | | Bal_5 | |
|--------|-------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|
| Hoogte | mTAW | Xlamb | Ylamb | Xlamb | Ylamb | Xlamb | Ylamb | Xlamb | Ylamb | Xlamb | Ylamb |
| a | 3,775 | | | | | 141582,217 3 | 200800,805 3 | 141827,805 2 | 200825,024 5 | 142101,445 5 | 200864,429 3 |
| b | 3,308 | 141102,645 2 | 200754,865 3 | | | 141581,517 | 200798,943 1 | 141829,093 7 | 200816,004 9 | 142102,786 6 | 200859,549 4 |
| c | 2,735 | 141102,390 1 | 200753,645 8 | 141291,020 3 | 200760,838 9 | 141583,047 7 | 200791,719 6 | 141830,525 1 | 200805,985 1 | 142104,111 4 | 200854,728 6 |
| d | 2,166 | 141100,735 5 | 200745,735 2 | 141290,853 2 | 200754,215 3 | 141583,469 | 200778,424 1 | 141832,308 4 | 200793,502 | 142105,749 5 | 200848,767 6 |
| e | 1,565 | 141099,199 6 | 200738,392 4 | 141290,695 9 | 200747,982 3 | 141585,746 9 | 200762,187 2 | 141833,477 9 | 200785,315 8 | 142107,623 4 | 200841,948 5 |
| f | 1,013 | 141098,027 | 200732,786 2 | 141290,500 7 | 200740,243 2 | 141586,182 | 200747,789 1 | 141834,962 2 | 200774,925 6 | 142108,890 9 | 200837,336 2 |
| g | 0,427 | 141096,908 7 | 200727,439 9 | 141288,979 4 | 200679,947 4 | 141588,289 | 200734,732 1 | 141836,626 4 | 200763,275 9 | 142110,606 7 | 200831,092 9 |

| | | Not_1 | | Not_2 | | Not_3 | | Not_4 | | Not1_ref | |
|--|--|-------|--|-------|--|-------|--|-------|--|----------|--|
| | | | | | | | | | | | |



| | mTAW | Xlamb | Ylamb | Xlamb | Ylamb | Xlamb | Ylamb | Xlamb | Ylamb | Xlamb | Ylamb |
|---|-------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|------------|------------|
| a | 3,775 | 142193,8891 | 200489,7365 | 142276,1649 | 200505,8291 | 142721,2976 | 200717,7034 | 142944,381 | 200882,4611 | 142510,727 | 200587,255 |
| b | 3,308 | 142191,7378 | 200499,9618 | 142272,442 | 200514,798 | 142716,288 | 200726,3176 | 142939,921 | 200888,0353 | 142507,3 | 200594,132 |
| c | 2,735 | 142189,9165 | 200508,6187 | 142267,8608 | 200525,8346 | 142711,7268 | 200734,1605 | 142936,214 | 200892,9591 | 142502,949 | 200604,339 |
| d | 2,166 | 142187,76 | 200518,8691 | 142263,2659 | 200536,904 | 142707,3839 | 200741,6283 | 142933,044 | 200896,8171 | 142498,395 | 200613,297 |
| e | 1,565 | 142186,5991 | 200524,3871 | 142259,3522 | 200546,3325 | 142703,5663 | 200748,1926 | 142928,3251 | 200902,4118 | 142494,767 | 200621,295 |
| f | 1,013 | 142185,0252 | 200531,8679 | 142257,0293 | 200551,9286 | 142700,7036 | 200753,1152 | 142924,364 | 200907,7041 | 142493,243 | 200628,309 |
| g | 0,427 | 142183,4288 | 200539,4555 | 142253,6529 | 200560,0628 | 142697,4504 | 200758,709 | 142918,537 | 200914,9101 | 142490,146 | 200635,654 |



