

University of Groningen

(Natuur)behoud in een veranderende wereld

Herman, P.M.J.; de Jonge, V.N.; Dankers, N.; Ens, B J; Wolff, W J; Brinkman, B.; Baptist, M.; van Leeuwe, M A; Bakker, Jan P; Philippart, C.J.M.

IMPORTANT NOTE: You are advised to consult the publisher's version (publisher's PDF) if you wish to cite from it. Please check the document version below.

Document Version

Publisher's PDF, also known as Version of record

Publication date:

2009

[Link to publication in University of Groningen/UMCG research database](#)

Citation for published version (APA):

Herman, P. M. J., de Jonge, V. N., Dankers, N., Ens, B. J., Wolff, W. J., Brinkman, B., Baptist, M., van Leeuwe, M. A., Bakker, J. P., Philippart, C. J. M., Kromkamp, J., van Beusekom, J., van Katwijk, M., Piersma, T., van der Veer, H. W., Lammerts, E. J., Oost, A. P., van der Meer, J., Lindeboom, H. J., ... Jansen, G. (2009). *(Natuur)behoud in een veranderende wereld: Position paper Ecologie*. Waddenacademie KNAW.
https://www.waddenacademie.nl/fileadmin/inhoud/pdf/02_taken/kennisagendarapporten/2009-03__Natuur_behoud_in_een_veranderende_wereld.pdf

Copyright

Other than for strictly personal use, it is not permitted to download or to forward/distribute the text or part of it without the consent of the author(s) and/or copyright holder(s), unless the work is under an open content license (like Creative Commons).

The publication may also be distributed here under the terms of Article 25fa of the Dutch Copyright Act, indicated by the "Taverne" license. More information can be found on the University of Groningen website: <https://www.rug.nl/library/open-access/self-archiving-pure/taverne-amendment>.

Take-down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

Downloaded from the University of Groningen/UMCG research database (Pure): <http://www.rug.nl/research/portal>. For technical reasons the number of authors shown on this cover page is limited to 10 maximum.

(Natuur)behoud in een veranderende wereld

Position paper ecologie



Waddenacademie



KONINKLIJKE NEDERLANDSE
AKADEMIE VAN WETENSCHAPPEN

Postbus 2724
8901 AE Leeuwarden
Nederland
t 058 233 90 30
e info@waddenacademie.knaw.nl

Ontwerp cover: Supernova Ontwerp bNO
Fotografie: Jan Huneman
Druk: Holland Ridderkerk

© 2009 Waddenacademie

Niets uit deze uitgave mag worden veeleelvoudigd en/of openbaar gemaakt door middel van druk, fotokopie, microfilm of op welke andere wijze ook zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van de Waddenacademie.

ISBN/EAN 978-94-90289-05-8
Volgnummer 2009-03

De Waddenacademie aanvaardt geen aansprakelijkheid voor eventuele schade voortvloeiend uit het gebruik van de resultaten van dit onderzoek of de toepassing van de adviezen.



Position paper ecologie

Peter M.J. Herman, V.N. de Jonge, N. Dankers, B. J. Ens, W.J. Wolff, B. Brinkman, M. Baptist, M.A. van Leeuwe, J.P. Bakker, C.J.M. Philippart, J. Kromkamp, J. van Beusekom, M. van Katwijk, T. Piersma, H.W. van der Veer, E.J. Lammerts, A.P. Oost, J. van der Meer, H.J. Lindeboom, H. Olf, G. Jansen.

1. Samenvatting

Dit document onderzoekt de huidige stand van onderzoek naar het ecologisch functioneren van de Waddenzee, aan de hand van een aantal actuele thema's.

Processen aan de basis van het voedselweb zijn in de afgelopen decennia significant gewijzigd. Bij de studie van deze processen valt vooral het gebrek aan consistente monitoringreeksen en het gebrek aan up-to-date ecosysteemmodellen op. Verder zijn belangrijke lacunes geconstateerd met betrekking tot het functioneren van het pelagische voedselweb, en blijft de noodzaak groot om een beter begrip te hebben van de recrutering van schelpdieren, een sleutelproces in het systeem.

Top-down regulering van het systeem is waarschijnlijk, net als bij andere vergelijkbare systemen wereldwijd, beperkt doordat toppredatoren met een grote invloed op het systeem door exploitatie of habitatverlies zijn weggevallen. Ook invasies kunnen een rol hebben gespeeld. Geconstateerd wordt dat de invloed van dergelijke processen moeilijk in de Waddenzee zelf kan worden bestudeerd, en dat vergelijkend onderzoek met andere systemen een essentiële plaats verdient binnen het waddenonderzoek.

Van speciale betekenis zijn soorten die als biobouwers een niet-trofische invloed uitoefenen op het systeem. Gewezen wordt op het potentieel belang van alternatieve stabiele toestanden en mogelijke omslagen in het systeem. Theoretische modellen hiervoor staan echter nog ver van een praktische implementatie. Er wordt een grote noodzaak geconstateerd om enerzijds verdere theoretische verkenningen uit te voeren, maar anderzijds ook deze concepten praktisch bruikbaar te maken alvorens er te verregaande conclusies aan te verbinden.

Het droge wad met zijn specifieke problemen maakt integraal deel uit van het Waddengebied, en behoort bij de studie van de ecologie van het gebied nauw betrokken te worden.

Wij pleiten ervoor om bij de bestudering van menselijke invloeden op het gebied de focus te verleggen van effectstudies op lokale schaal binnen het gebied, naar een breder perspectief dat rekening houdt met het open karakter van de Waddenzee, met de schalen van de habitats en met het ecosysteemfunctioneren van de Waddenzee. Technologisch onderzoek naar verduurzaming van praktijken moet hierin tevens een plaats kunnen vinden.

Mondiale veranderingen zullen wellicht grote invloed hebben op de Waddenzee, maar de aard van deze invloed is moeilijk te voorspellen. Nauw opvolgen van trends en veranderingen, en integratie met fysisch-geologische studies dringen zich hier op.

Geïntegreerde en systeemgerichte ecologische studies behoeven nauwe aansluiting met fysische, geologische en klimatologische studies. Zij dienen bovendien goed ondersteund te worden door monitoring, experimentele en modelmatige benaderingen. Wij pleiten voor een LTER: long-term ecological research site in de Waddenzee.

Tenslotte wordt ingegaan op de paradox van bescherming in een gebied dat in de toekomst zeker verder zal veranderen. Er wordt gewezen op het verschil tussen waarden

en toestanden, en op de noodzaak de bescherming van natuurwaarden goed te wortelen in een gepaste sociaal-culturele context.

2. Inleiding

Gedurende de afgelopen decennia zijn grote inspanningen geleverd om de Waddenzee als natuurgebied te beschermen, en de kwaliteit van de natuur in het gebied te vrijwaren van verdwijning (bv. door landaanwinning) of kwaliteitsvermindering (bv. door intensieve exploitatie). Deze inspanningen zijn beloond met een wettelijk beschermde status van de Waddenzee als (primair) natuurgebied en een bescherming onder nationale en Europese wetgeving.

De grote nadruk die hierbij ligt op de natuurwaarden, vaak opgesplitst naar heel bijzondere aspecten, heeft als voordeel dat er concrete doelstellingen voor het beleid in de Waddenzee kunnen worden gesteld, maar als nadeel dat hiermee de samenhang verloren dreigt te gaan. De Waddenzee is een *systeem* en dus meer dan een opstapeling van onafhankelijke natuurelementen of natuurwaarden. Niet elke ontwikkeling van gewenste natuurwaarden is mogelijk. Er zijn beperkingen die voortkomen uit de interne werking van het ecosysteem, massabalansen bijvoorbeeld, uit de structuur van het systeem (reguleringen die voorkomen uit de samenstelling van het voedselweb) en uit interacties met de ‘omgeving’ (kust, rivieren, randen) die heel nauw verbonden zijn met dit open systeem.

Die systeemopvatting beperkt zich niet tot biologische aspecten alleen. De abiotische krachten (stromingen, golven, uitwisseling van water) in het gebied zijn groot en stellen strenge beperkingen aan de organismen. Organismen staan in een two-way interactie met dit abiotische systeem, en het begrip van die wederzijdse interactie is belangrijk voor een beter begrip van hoe het systeem kan werken. Bovendien staan zowel de abiotische ‘randvoorwaarden’ als het biologische systeem bloot aan mogelijke veranderingen in de toekomst. Een geïntegreerde studie van het ecosysteem tezamen met abiotiek en klimaatinvloeden is van het grootste belang.

Denken over natuurwaarden is geen puur natuurwetenschappelijke kwestie. Waarden zijn sociaal-cultureel bepaald en het is dus een wezenlijke opdracht om in een correcte sociaal-culturele setting over deze problemen na te denken. Daarbij is de natuurwetenschap niet leidend in het stellen van doelen voor beleid, maar wel in het bepalen van wat mogelijk en niet mogelijk is. Als de ambitie is om natuurwaarden in het gebied optimaal te realiseren, dan zal men tegen de grenzen aanstoten die gesteld worden door (gewenst, afgedwongen, noodzakelijk) menselijk gebruik van het gebied, door het ecologisch functioneren van het systeem, en door culturele opvattingen en verwachtingen. In dit stuk exploreren we met name hoe goed de wetenschap in staat is de grenzen gesteld door het functioneren en door de structuur van het ecosysteem aan te geven.

In de Waddenzee spitsen discussies zich vaak toe op de ‘referentietoestand’ van het gebied. Welke toestand van de Waddenzee is gewenst, wat is het bredere beeld dat als leidraad voor het beleid kan dienen. Die referentietoestand wordt opvallend vaak in het verleden gezocht, waarbij niet steeds duidelijk is of dit ‘streefbeeld’ ook in de huidige

configuratie tot de ecologische mogelijkheden behoort. Oorzaken van verstoring worden meestal in het gebied zelf gezocht, hoewel duidelijk is dat ook externe factoren (bv. nutriënteninput, slibdynamiek, globale ontwikkelingen in populaties) een belangrijke rol spelen. Verhitte discussies zijn en worden gevoerd over rol die de mens kan en mag spelen in dit gebied. Standpunten variëren van voorstanders van ‘wildernisnatuur’ die bijna elke menselijke invloed als een bedreiging en verzwakking van de natuur zien, over voorstanders van ‘medegebruik’ waarbij aan de mens een marginale (door natuurwaarden beperkte) exploitatieruimte wordt toegekend, voorstanders van een ‘beheervisie’ waarbij de menselijke activiteit ten dienste staat van de instandhouding en diversificatie van de natuur in het gebied, tot visies die uitgaan van economische en sociale ontwikkeling waarbinnen een zekere plaats voor natuur moet blijven.

Bij deze visies spelen vele factoren een rol, maar wetenschappelijke kennis, op verschillende niveaus, komt systematisch terug in de discussies over de toekomst van de Waddenzee, of over de toelaatbaarheid van bepaald menselijk gebruik. Dit is ook een uitgangspunt voor deze notitie. We gaan ervan uit dat, en onderzoeken in deze notitie hoe, **het ecologisch wetenschappelijk onderzoek kan en moet bijdragen aan de fundamenteën voor het beheer** van de Waddenzee in de komende twintig tot vijftig jaar. Deze termijn wordt enerzijds opgelegd door de tijdschaal van investeringen in kustinfrastructuur, visserij, toerisme etc, en anderzijds door de tijdschaal van belangrijke ecologische veranderingen en omslagen, die wellicht eveneens op decenniumschaal spelen. Op deze tijdschaal worden immers ingrijpende veranderingen verwacht in de fysische, chemische, geologische, klimatologische en biologische forcering van het systeem. Zeespiegelstijging, temperatuurverhoging, verandering in neerslagpatronen, invasies door exotische soorten en wellicht andere, nog onbekende, veranderingen zullen een ingrijpend effect hebben op de structuur en het functioneren van de Waddenzee. ‘Streefbeelden’ voor de natuur in de toekomst zullen rekening moeten houden met de begrenzingen die door deze randvoorwaarden worden opgelegd. Het heeft geen zin natuurdoelstellingen voor de Waddenzee te definiëren in termen van ‘behoud’ of ‘herstel’, maar de nadruk zal moeten liggen op ‘ontwikkeling’ en ‘mogelijkheden’. Het lijkt bijzonder onwaarschijnlijk dat het gebied, ecologisch gesproken, in een toestand kan worden gehouden of teruggebracht die nu heerst of 20, 50 of 100 jaar geleden heerste. Meer dan ooit zal bij het nadenken over die mogelijkheden de koppeling moeten worden gelegd tussen ‘structuur’ (de observeerbare, verwachte, verhoopte natuurwaarden) en ‘functie’ (de processen die de structuur mogelijk maken).

De Waddenzee is een integraal onderdeel van het (internationale) Waddengebied, dat ook de eilanden en de Noordzeekust omvat. Er zijn ecologische verbindingen tussen de verschillende elementen van het Waddengebied, zowel (semi)terrestrisch, zoetwater als zoutwater. Die verbindingen spelen een rol bij vragen rond de inrichting van het gebied. Er zijn ook verbindingen en scheidingen tussen subgebieden in de internationale Waddenzee. Het verder intensiveren van de internationale samenwerking in studie en beheer is een belangrijke doelstelling van de Waddenacademie op middellange termijn.

Het Waddengebied als geheel is een cultureel zowel als natuurlijk erfgoed. Menselijke activiteiten, zowel binnen als buiten het gebied, hebben de Waddenzee en het Waddengebied gedurende de afgelopen twee of drie millennia mede vormgegeven. Ieder toekomstig beleid voor het gebied zal behalve op de natuurwaarden, ook effect hebben op

de mogelijkheden voor menselijke, economische, culturele en sociale ontwikkeling. Natuurbeleid is een (voor de Waddenzee belangrijk) onderdeel van een sociaal, cultureel en economisch beleid. Het vigerende beleid steunt op het principe dat bescherming van de natuur voorrang heeft op andere doelstellingen. Keuzes die in dat kader worden gemaakt hebben ook implicaties voor ontwikkelingen in de maatschappij, en omgekeerd. Onderzoek dat het beleid ondersteunt heeft daardoor een multidisciplinaire basis waarin menswetenschappen en natuurwetenschappen worden betrokken. De huidige position paper is daarom een onderdeel van een groter geheel waarin verschillende disciplines aan bod komen.

Zelfs afgezien van dit bredere kader is het binnen het nauwere veld van de ecologie zelf niemand gegeven om de taxonomische, natuurhistorische, chemische, fysische, geologische en wiskundige expertise te ontwikkelen die alle nodig zijn om tot een volledige en coherente beschrijving van het ecosysteem en zijn dynamiek te komen. Daarnaast vereist het specifieke expertise om vanuit kennis en begrip het beleid op een nuttige manier te adviseren. In dit position paper analyseren we waar de kennislacunes op verschillende niveaus van beschrijving zich situeren. Deze vormen een uitgangspunt om een kader te schetsen waarbinnen effectieve samenwerking van vele specialismen, binnen zowel als buiten de ecologie, wordt mogelijk gemaakt. Dit is nader uitgewerkt in de kennisagenda van de Waddenacademie.

Dit stuk is geschreven door een groep ecologen. Het vertrekpunt van de auteurs is een reflectie op de stand van zaken in hun vakgebied, en een definitie van welke belangrijke kennislacunes daarin zijn aan te wijzen. Dit is een gekleurd uitgangspunt. Een alternatief had kunnen zijn om vanuit vragen van het beleid te vertrekken, maar die keuze is hier niet gemaakt. Enerzijds worden elders analyses uitgevoerd van de beleidsstructuren en hun voornaamste problemen. Anderzijds is de tijdshorizon die in dit document wordt genomen langer dan gebruikelijk bij de definitie van wetenschappelijke vragen vanuit het beleid. Met dit paper willen wij als wetenschappers een stand van zaken opmaken, waardoor duidelijker wordt gemaakt welke wetenschappelijke ontwikkelingen nodig zijn om toekomstige beleidsvragen te kunnen beantwoorden. De nuttige rol van de wetenschap in het ondersteunen van beleid is daarbij wel steeds een achterliggende motivatie geweest voor deze analyse.

De ecologische kennis over specifieke aspecten of problemen van de Waddenzee zal binnen dit paper herhaaldelijk als 'onvoldoende' en 'gebrekkig' of zelfs 'ontbrekend' worden beschreven. Deze kwalificatie is relatief. Er is in het verleden aanzienlijke onderzoeksinspanning geleverd naar de ecologie van de Waddenzee. Nuttige samenvattingen van de stand van het onderzoek werden gegeven in Wolff (1983) en de Jonge et al. (1993). Een aantal van de daarin vermelde knelpunten in de kennis zijn ook vandaag nog steeds geldig. Daarnaast worden regelmatig 'quality status reports' gepubliceerd door de trilaterale conventie, waarin recent verworven inzichten en gegevens worden verwerkt. Na een hausse in het ecologische onderzoek naar de Waddenzee in de jaren 1970 en 1980 is er, zeker in Nederland, een vermindering van de inspanningen opgetreden. Recent zijn echter opnieuw aanzienlijke investeringen gedaan, zowel in beleidsgericht onderzoek (bv. EVA II, bodemdalingstudie) als in meer fundamenteel onderzoek en monitoring (ZKO kader). Hoewel de details van deze studies vaak al zijn vastgelegd pogen wij hier toch om, waar mogelijk, een breder kader te

schetsen waarin ze zouden kunnen passen, of waarin ze de kiem zouden kunnen zijn van een toekomstgerichte strategie.

Het is, in het kader van dit paper, onmogelijk om een volledig overzicht te bieden van de bestaande ecologische kennis op alle gebieden. We leggen daarom de nadruk op die onderwerpen die controversieel zijn, die essentieel zijn voor het begrip van de toekomst van het ecosysteem, of waarin duidelijke kennislacunes kunnen worden aangeduid. Om deze discussie enigszins te structureren, hebben we een aantal groepen van processen samengebondeld in hoofdstukjes, waarna we besluiten met enkele algemenere discussiepunten.

3. Processen aan de basis van het voedselweb.

Box1 : primaire productie, nutriënten, beperking, voedselweb

De basis van het voedselweb wordt gevormd door primaire producenten, plantaardige organismen die fotosynthese uitvoeren. Binnen de huidige Waddenzee zijn dit in de eerste plaats de *planktonische algen*. Daarnaast speelt het *microfytobenthos*, de microscopische algen die leven op en in het sediment van getijdenplaten, een belangrijke rol. *Macroalgen* zijn eveneens van belang, maar hun rol is kwantitatief slecht bekend. Tot voor 1930 waren *zeegrassen* in de Westelijke Waddenzee belangrijke primaire producenten. *Kwelderplanten* hebben per m² een zeer hoge productie (ze behoren tot de meest productieve ecosystemen op aarde), maar de export van deze productie vanuit de kwelders naar het natte wad is in de meeste West-Europese kwelders eerder beperkt.

Primaire productie wordt beperkt door licht en nutriënten. Lichtsterkte in het water hangt in ondiepe troebele systemen als de Waddenzee vooral af van de hoeveelheid slib die in suspensie is in het water. Essentiële nutriënten voor de primaire productie zijn stikstof en fosfor (voor alle primaire producenten) en silicaat (voor kiezelwieren en sommige hogere planten). Deze nutriënten worden in de weefsels van de primaire producenten ingebouwd in min of meer vaststaande verhoudingen. Wanneer de verhoudingen (*stoichiometrie*) van de nutriënten in het water niet overeenkomen met de verhoudingen waarmee ze worden ingebouwd, zal één van de nutriënten worden uitgeput terwijl de andere nog in overmaat aanwezig zijn. Men spreekt dan van limitering door stikstof (stikstof eerst uitgeput, fosfaat nog in overmaat) of fosfor (omgekeerde situatie), terwijl daarnaast kiezelwieren beperkt kunnen zijn door silicaat. Niet alle fytoplanktonsoorten hebben precies dezelfde verhoudingen van nutriënten nodig. Sommige kunnen beter overleven bij lage stikstofconcentraties, andere bij lage fosfaatconcentraties. Het type nutriënt dat limiterend is zal daardoor ook mede de soortensamenstelling van het fytoplankton bepalen.

Het voedselweb, volgens het klassieke plaatje, wordt gevormd door de herbivoren, de carnivoren die zich voeden op de herbivoren, en zo tot de toppredatoren. Daarnaast wordt in een ecosysteem ook dood organisch materiaal geproduceerd, dat de basis vormt voor een soort 'sub-voedselweb' waarin dit materiaal wordt afgebroken. Er zijn uiteraard sterke verbanden tussen dit detritus-gebaseerde web en het web gebaseerd op primaire productie.

Voor een estuarien ecosysteem als de Waddenzee wordt dit plaatje gecompliceerd door tenminste twee factoren. De eerste is het grote belang van microbiële processen. Zowel in het water als in de bodem neemt het *microbial food web* een belangrijk deel van de

processen voor zijn rekening. De verbindingen tussen microbiële en macroscopische voedselwebben zijn vaak beperkt. Zo vormen bacteriën in de sedimenten grotendeels een sink voor koolstof, zonder duidelijke stromen van koolstof terug naar het macrobenthos. Hun grootste belang voor de rest van het systeem lijkt te zijn dat ze nutriënten recycleren tijdens de afbraak van organisch materiaal. De tweede complicatie is dat het voedselweb niet gesloten is, maar onderworpen aan import- en exportstromen. Er is uitwisseling van nutriënten en organisch materiaal tussen de rivier, het estuarium en de kustzee. Deze uitwisselingen kunnen groot zijn, en bovendien zeer asymmetrisch. In vele getijdenestuaria in gematigde streken wordt veel meer organische stof afgebroken dan aangemaakt. Het verschil tussen beide is afkomstig van import uit rivier of kustzee. Dit heeft uiteraard grote invloed op de structuur van het voedselweb. De invloed kan echter ook andersom gelden: door de aanwezigheid van grote populaties in goed gemengde ondiepe watersystemen in het estuarium, zijn estuariene ecosystemen gemakkelijk in staat organisch materiaal dat elders is geproduceerd in te vangen en te gebruiken.

Bij de studie van hoe een populatie wordt gereguleerd, kan onderscheid worden gemaakt tussen 'bottom-up' regulatie en 'top-down' regulatie. Bottom-up regulatie wordt uitgeoefend door het voedsel dat beperkend is voor de populatie van de consument. Het impliceert concurrentiële verhoudingen tussen consumenten, en een grote invloed van basale processen in het ecosysteem (bv. nutriëntenbeperking, lichtbeperking) op de structuur van het hele voedselweb. Bij 'top-down' regulatie is predatie, uitgeoefend door hogere trofische niveau's, de belangrijkste regulatie. Het impliceert dat de volledigheid van het voedselweb, bv. inclusie van toppredatoren, een groot belang heeft voor hoe het voedselweb functioneert, tot en met de laagste niveau's. Cascade-effecten kunnen voorkomen, waarbij het wegvallen van een toppredator bevorderend is voor het onderliggende niveau, dat dan op zijn beurt weer een heel hoge predatiedruk uitoefent op het daaronder liggende niveau, etc. In de praktijk is er zelden of nooit sprake van een volledige dominantie van ofwel 'bottom-up', ofwel 'top-down' regulatie. Er blijft echter belangrijke discussie onder ecologen welke factoren er wezenlijk toe doen. Ook hier is het echter van belang steeds voor ogen te houden dat vele concepten zijn ontwikkeld voor volledig gesloten, en door macro-organismen gedomineerde voedselwebben. De bruikbaarheid in estuariene ecosystemen moet dus steeds met omzichtigheid worden benaderd.

Populaties die in een bepaald gebied voorkomen zijn geen geïsoleerde entiteiten die los staan van de andere populaties of van de fysische en chemische kenmerken van het gebied. Zij zijn ermee verbonden door fluxen van energie en materie, die worden voorgesteld in een voedselweb. Deze trofische interacties zijn vaak bepalende factoren voor de dichtheid of de biomassa van een bepaalde populatie: ze kan worden beperkt door gebrek aan voedsel, of doordat ze intensief wordt opgegeten door haar eigen predatoren. In overeenstemming met de conventionele voorstelling van deze diagrammen spreekt men van 'bottom-up' of 'top-down' controle van de populatie (zie box: top-down en bottom-up controle). Het kan aanzienlijk uitmaken voor de dynamiek van een populatie of ze primair door het ene, dan wel door het andere proces wordt gereguleerd. Daarnaast heeft het patroon van regulaties in een ecosysteem ook invloed op de biodiversiteit en op de veerkracht van het systeem.

Onderzoek naar 'bottom-up' processen en limiteringen van het ecosysteemfunctioneren in de Waddenzee heeft een lange traditie. (Postma 1954) was wellicht de eerste die een koolstof- en nutriëntenbalans voor de Waddenzee opstelde. Deze benadering werd later in 1970 nog eens herhaald vanwege de toegenomen nutriëntenconcentraties (De Jonge and Postma 1974). Latere inspanningen maakten gebruik van monitoringgegevens (De Jonge and Van Raaphorst 1995; Van Beusekom and De Jonge 1998; Van Raaphorst and Van Der Veer 1990)), gecombineerde metingen van productie, respiratie en nutriëntenbudgetten (De Jonge et al. 1993a; Van Beusekom et al. 1999) of ecosysteemmodellen (Baretta and Ruardij 1988; Eon 1988a; Eon 1988b). Recente bijdragen aan de bottom-up benadering in de Waddenzee werden geleverd in een modelmatige benadering door (Brinkman and Jansen 2007; Brinkman and Smaal 2003) en een statistische evaluatie van monitoringdata in (Philippart et al. 2007). Merk op dat met name de modelbenaderingen uitgaan van een tweezijdige terugkoppeling tussen begrazing, algen en nutriënten, maar dat de rol van predatoren op de schelpdieren niet expliciet wordt gemodelleerd. Er zijn geen modelbenaderingen ontwikkeld die vanaf nutriënten tot toppredatoren alle interacties in het ecosysteem op gelijkaardige wijze beschrijven, en het is zelfs de vraag of zulks mogelijk is. De gehanteerde uitgangspunten voor het opstellen van een model moeten wel worden meegenomen bij de interpretatie van de resultaten: het is onwaarschijnlijk dat een model van bottom-up interacties de sterkte van top-down controle zal aantonen!

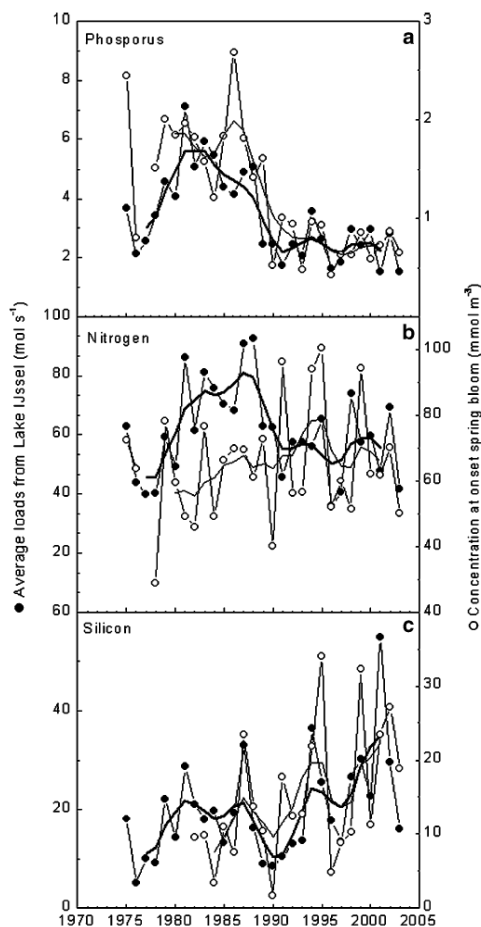


Fig. 1. Tijdsreeksen van belasting met nutriënten uit het IJsselmeer (dichte punten, zware trendlijn, linker-as) en concentraties in de Westelijke Waddenzee bij het begin van de lentebloei van het fytoplankton (open punten, lichte trendlijn, rechter-as). A. Totaal fosfaatbelasting en concentratie anorganische opgelost fosfaat B. Totaal stikstofbelasting en concentratie anorganisch opgelost stikstof. C. Opgeloste siliciumbelasting en concentratie opgelost silicium. Uit: (Philippart et al. 2007).

Gedurende een deel van het jaar (vroeg lente, herfst en winter) zijn nutriënten in het water van de Waddenzee aanwezig in vrij hoge concentraties, waardoor kan worden verondersteld dat licht de belangrijkste limiterende factor is voor de primaire productie (Colijn and Cadee 2003; Loebel et al. 2009). Lichtbeperking wordt bepaald door slibgehalte van het water, en dus door de factoren die sedimentatie, resuspensie en transport van slib in het systeem bepalen. Hierop wordt verder nog ingegaan, maar in deze context kan worden vastgesteld dat goede kennis over de slibdynamiek in de Waddenzee, en dus ook een goede modellering van deze processen ontbreekt.

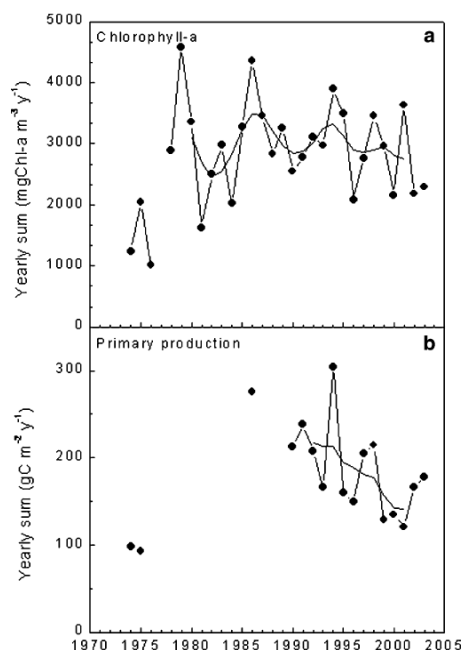


Fig. 2. Tijdsree van jaarlijkse integralen van A. chlorofylconcentratie en B. primaire productie in de Westelijke Waddenzee. Dikke vloeiende lijnen zijn gewogen lopende gemiddelden. Uit: (Philippart et al. 2007).

Nutriëntenbeperking van de primaire productie is met name van belang in de lente en vroege zomer, omdat in de lente een sterke opbloei van algen plaatsvindt die de nutriënten snel uitput, terwijl regeneratie van nutriënten nog op zich laat wachten (deze piekt in de late zomer en herfst). Er is in de loop van de voorbije vijftig jaar een belangrijke verschuiving opgetreden in de nutriëntenlimitering in de Waddenzee. Aanvankelijk was limitering door fosfor het dominante proces (Postma 1954). In de loop van de jaren zeventig is de aanvoer van nutriënten door eutrofiëring sterk toegenomen. Limitering verschoof van fosfor naar stikstof, waarbij tevens een belangrijke beperking van kiezelwieren door silicaat optrad. De toevoer van fosfaat is vanaf het begin van de jaren '80 tot midden jaren '90 voortdurend gedaald (Fig. 1A); een gevolg van de emissiereducties. Deze reducties werden onder meer bereikt door een sterk verminderd gebruik in waspoeders, een verregaande verwijdering bij zuiveringsinstallaties en ook een reductie van industriële emissies. Toevoer van stikstof is in die periode eveneens gedaald (Fig. 1B), maar aanzienlijk minder dan die van fosfor. Limitering van primaire productie is sindsdien opnieuw verschoven naar fosfor. Dit blijkt ondermeer uit het feit dat de

concentraties opgeloste stikstof niet daalden, terwijl de toevoer wel dalende was (Fig. 1B). Er is nog steeds sprake van limitering van kiezelwieren door silicaat, maar veel minder uitgesproken dan tijdens de piek van de eutrofiëring. De toevoer van silicaat uit het zoetwater is gestegen, wellicht als gevolg van sterkere beperking van algenbloei in het zoetwater door verlaging van de fosforconcentratie (Fig. 1C). (Philippart et al. 2007) documenteren deze veranderingen. Een belangrijk probleem in de interpretatie is dat er zeer weinig rechtstreekse metingen van primaire productie voorhanden zijn. De enige consistente serie betreft metingen in het Marsdiep door NIOZ (bv. (Cadee and Hegeman 2002)), maar het is onduidelijk hoe representatief deze serie is voor de interne Waddenzee, en vooral of de metingen van gesuspendeerd materiaal in dit station representatief zijn voor evoluties in de rest van het systeem. Voor de oostelijke Waddenzee zijn zo goed als geen metingen voorhanden. De primaire productie door planktonische algen in de Waddenzee moet dus geschat worden op basis van berekeningen en zeer beperkte kennis over het lichtklimaat, waardoor deze waarden, essentieel voor een goed begrip van de bottom-up processen in het ecosysteem, sterk ter discussie staan. Kwalitatief lijkt de belangrijkste trend te zijn dat primaire productie met een zekere vertraging heeft gereageerd op het verminderen van de input van fosfor (mogelijk door nalevering van fosfor uit het sediment (Kuipers and Van Noort 2008)), terwijl de biomassa van de algen met een aanzienlijk langere vertraging een dalende trend is gaan vertonen (Fig. 2). Dat laatste kan erop wijzen dat begrazing op het fytoplankton is afgenomen toen de productie daalde, maar daarover is verre van eensgezindheid.

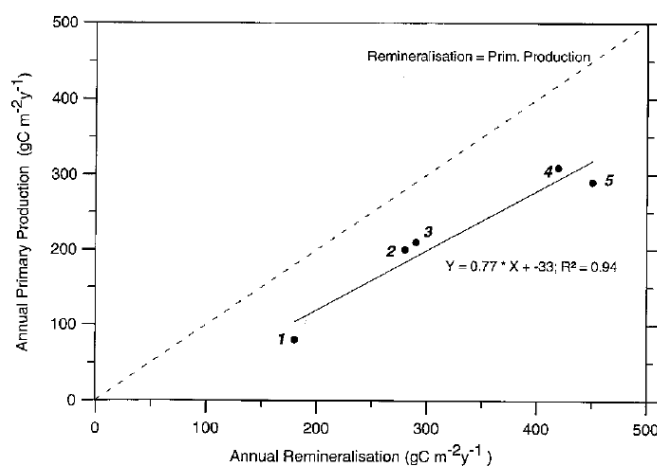


Fig. 3. Relatie tussen jaarlijkse remineralisatie van organisch materiaal en jaarlijkse primaire productie in verschillende bekkens van de Waddenzee. 1: Westelijke Nederlandse Waddenzee jaren 1950; 2. Meldorfer Bucht; 3. Ems Dollard estuarium; 4. Westelijke Nederlandse Waddenzee jaren 1980; 5. Sylt Romo bekken. Uit: (Van Beusekom et al. 1999).

Een ernstige beperking voor deze studies is het zeer open karakter van de Waddenzee als ecosysteem. Uitwisseling van water, anorganisch en organisch materiaal tussen de Waddenzee en de rivieren en kustwateren is zeer intens. (Postma 1954) en (De Jonge et al. 1996a) wijzen al op het grote belang van de externe aanvoeren. (Van Beusekom et al. 1999) geven een overzicht van balansstudies voor verschillende delen van de Waddenzee in de jaren 1980 en vroege jaren 1990. Zij tonen aan dat, in elk geval in deze periode, de westelijke Waddenzee een sterk heterotroof systeem was, met een netto import van organisch materiaal die 50 tot 100% bedroeg van de lokale primaire productie (Fig. 3).

We noemen een ecosysteem *heterotroof* wanneer de totale afbraak van organisch materiaal in het systeem door consumenten en bacteriën groter is dan de totale productie in het systeem. Dat kan alleen maar het geval zijn wanneer het systeem netto organisch

materiaal importeert. In het omgekeerde geval noemen we een systeem *autotroof*. De meeste getijdenestuaria in de gematigde zone zijn (sterk) heterotroof (Heip et al., 1995).

Het is onduidelijk of dit nog steeds het geval is voor recentere periodes. In recente jaren is de benthische biomassa in de Nederlandse kustzone buiten de Waddenzee zeer sterk toegenomen (Van Hoey et al. 2007), wat suggereert dat er relatief meer consumptie van de primaire productie in de kustzone plaatsvindt, en er dus minder beschikbaar zou zijn voor de Waddenzee. Het is echter moeilijk de trend voor benthische consumptie te veralgemenen tot totale consumptie, omdat het aandeel herbivorie door zooplankton een grote onbekende is in het geheel. Ook vissen lijken in de kustzone te blijven, waar ze vroeger de Waddenzee introkken (Van Der Veer et al. *subm.*). Het is nog onduidelijk of er werkelijk veranderingen in uitwisseling met de kustzone zijn opgetreden, hoe groot of significant ze zijn en of ze relateren met de veranderde nutriënteninvoer (en dan met name de fosfor-stikstof verhouding daarin) en/of veranderingen in het lichtklimaat van de westelijke Waddenzee. Er lijkt ook een verband te zijn met grootschalige veranderingen ('regime shifts') in de Noordzee (Beaugrand 2004; Weijerman et al. 2005; Wiltshire et al. 2008). Deze regime shifts worden in relatie gebracht met grootschalige veranderingen in weerpatronen, o.m. de NAO index (Reid et al. 2001), maar het mechanisme waardoor deze weerpatronen leiden tot de geobserveerde ecologische verschuivingen is onduidelijk, evenals het mechanisme van 'overdracht' van veranderingen van Noordzee naar Waddenzee.

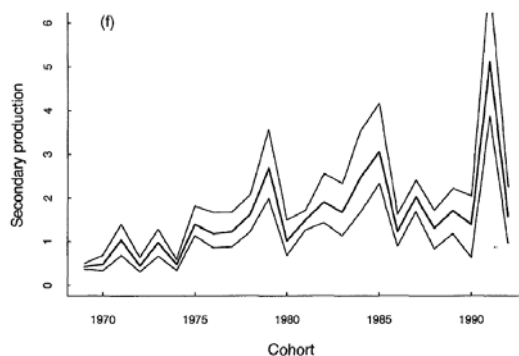
(Brinkman and Smaal 2003) en (Philippart et al. 2007) onderzoeken hoe de veranderingen aan de basis doorwerken in de rest van het voedselweb. Beide studies tonen aan dat er geen eenvoudig lineair verband is tussen externe forcering door nutriënteninstroom en de structuur van het voedselweb. (Brinkman and Smaal 2003) vinden een groot en onverklaard verschil tussen modelmatig berekende primaire productie en consumptie van algen door schelpdieren en andere herbivoren. Tegelijk tonen zij echter wel een correlatie tussen de berekende primaire productie en de consumptie, maar er is een onverklaarde kwantitatieve kloof.

(Philippart et al. 2007) beschrijven belangrijke en consistente veranderingen in de tijd over verschillende trofische niveaus, gaande van nutriënten tot vogels, in de periode waarin de toevoer van nutriënten naar de Waddenzee eerst toe- en dan afnam. Merkwaardig daarbij is dat kwalitatieve veranderingen, zowel in de stoichiometrie van nutriënteninvoer (de balans tussen invoer van stikstof, fosfor en silicaat naar het systeem) als in de soortensamenstelling van het fytoplankton, een grotere invloed lijkt te hebben dan kwantitatieve veranderingen in de primaire productie, voor zover die bekend is. Vergelijkbare trends werden elders waargenomen (Kromkamp, pers. comm.). Ze worden met name in verband gebracht met de sterk wisselende voedingswaarde van verschillende groepen algen, bv. veroorzaakt door verschillen in vetzuursamenstelling (Brett and Müller-Navarra 1997).

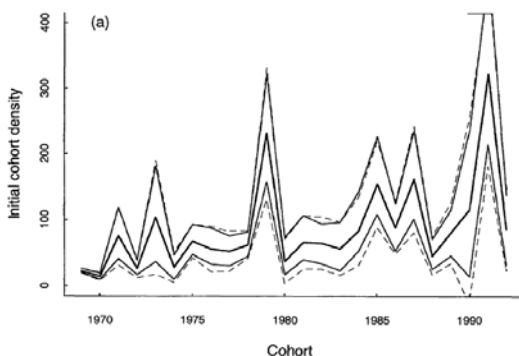
Over het algemeen loopt de kennis over het functioneren van het pelagische ecosysteem in de Waddenzee achter bij de kennis over het benthische systeem. In dit verband verdient het aanbeveling de studie van de interactie tussen fytoplankton, virussen en milieu-omstandigheden te intensiveren. Recent onderzoek toont immers aan dat virusinfecties een belangrijke rol kunnen spelen in de dynamiek van het fytoplankton (bv. (Brussaard et al. 2007; Ruardij et al. 2005)). Wellicht is dit tevens belangrijk in de studie

van de soortensamenstelling van het fytoplankton. Ook op andere niveau's in het voedselweb is de rol van ziektes en parasieten onbekend. Tevens is de kennis over het micro- en mesozooplankton en hun rol in het voedselweb van de Waddenzee zeer beperkt. Er zijn geen goede monitoringgegevens van (meso)zooplankton voorhanden, De rol van pico-, nano- en microplankton in mariene systemen is de laatste jaren veel beter bekend geworden. Onduidelijk is of, en hoe observaties uit volle zee kunnen worden geëxtrapolerd naar de Waddenzee. Het 'microbial foodweb', maar zelfs het 'klassieke' mesozooplankton, blijven grotendeels een black box in onze kennis van dit systeem.

Studies naar de relatie tussen primaire productie en consumptie door herbivoren (schelpdieren in de eerste plaats) worden gehinderd door het onvolledige beeld dat er bestaat over de populatiesterkte van de schelpdieren en over hun graasdruk. Niet alleen is het moeilijk om te extrapoleren van een beperkt gebied (Balgzand waar de meeste intertidale waarnemingen zijn uitgevoerd) naar de gehele Westelijke (laat staan volledige) intertidale Waddenzee. Er is een nog groter gebrek aan bruikbare getallen over schelpdierpopulaties in het subtidaal, op uitzondering van mosselen die regelmatig worden geïnventariseerd. Zeker sinds de recente invasie van *Ensis* en de zich mogelijk subtidaal uitbreidende Japanse Oester is er behoefte aan vollediger inventarisaties van subtidale schelpdierpopulaties. Minimaal zijn volledige surveys nodig op een decadale tijdschaal, die de basis kunnen vormen voor ruimtelijke extrapolaties. Een herverdeling van aandacht over de verschillende soorten, waarbij hun belang voor het



*Fig. 4. Vergelijking tussen (bovenste grafiek) de initiële dichtheid van cohorten van het nonnetje *Macoma balthica* op het Balgzand en (onderste grafiek) de geschatte secundaire productie van de populatie. Dikke lijn is de schatting van het gemiddelde, de andere lijnen schatten 95% confidentieintervallen voor dit gemiddelde. Uit: (Van Der Meer et al. 2001)*



ecosysteemfunctioneren centraler staat dan hun symboolfunctie, lijkt zich tevens op te dringen.

Schelpdieren spelen een centrale scharnierrol in het voedselweb van de (huidige) Waddenzee. Verschillende schelpdiersoorten (de kokkel *Cerastoderma edule*, de mossel *Mytilus edulis*, het nonnetje *Macoma balthica*) zijn essentiële prooidieren (voedsel) voor schelpdieretende vogels in de Waddenzee, zoals de scholekster (Blomert et al. 1996), eidereend (Leopold et al. 2001), kanoetstrandloper (Oost et al. 1998; Van Gils 2004), zilvermeeuw (Hilgerloh and Pfeifer 2002; Noordhuis and Spaans 1992). Ook Japanse Oester wordt door scholekster gegeten (Cadée 2008a; Cadée 2008b). Filtratie door schelpdieren is intens, en leidt tot een snelle recycling van nutriënten (Dankers et al. 1989). Daardoor vormen schelpdieren wellicht tegelijk zowel een graasbeperking op de ontwikkeling van het fytoplankton, als een bron van nutriënten die de productie bevordert. Behalve met fytoplankton hebben schelpdieren ook een koppeling met microfytobenthos, dat na opwerveling een belangrijk deel van hun voedsel kan vormen (De Jonge and Van Beusekom 1992; Kamermans 1992). Voor nonnetjes (*Macoma balthica*) is microfytobenthos het belangrijkste voedsel wanneer ze jong zijn (Rossi et al. 2004).

Tabel 1. Spearman rank correlatie coëfficiënten tussen maandelijkse schattingen van de biomassa van garnalen (mei, juni, juli) op 3 stations bij Balgzand, en de recruiteringsdichtheid in de daaropvolgende augustus voor drie soorten schelpdieren (gemiddelde van 15 stations op Balgzand). Uit: (Beukema and Dekker 2005)

Species	May	June	July
<i>Cerastoderma edule</i>	-0.75***	-0.55*	-0.14
<i>Mya arenaria</i>	-0.65**	-0.62**	-0.31
<i>Macoma balthica</i>	-0.73**	-0.36	-0.25

Monitoring op lange termijn op het Balgzand heeft aangetoond dat de dichtheid en biomassa van schelpdieren sterk en onregelmatig fluctueren (bv. (Beukema and Dekker 2005) maar zie ook talloze andere publicaties van Beukema; (Van Der Meer et al. 2001)). Sterke jaarklassen komen onregelmatig voor, en blijven jarenlang een populatie domineren. Er is een verband aangetoond tussen strenge winters en het voorkomen van sterke jaarklassen, maar het verband is niet altijd eenduidig. Samenstelling van het fytoplankton is gesuggereerd als een factor die recruiting¹ beïnvloedt (Philippart et al. 2007). Er is ook een negatief verband aangetoond tussen de sterkte van jaarklassen van

¹ Filtrerende schelpdieren reproduceren door eicellen en zaadcellen in het water te lozen. Daar gebeurt bevruchting. De larven leven gedurende enkele weken zwemmend in het water, waar ze fytoplankton eten en zich ontwikkelen tot een klein schelpdier. Dan zinken ze tot de bodem, waar ze zich vestigen. Soms verlaten ze de bodem opnieuw om zich elders te vestigen. Als ze goed en wel in de bodem zijn gevestigd worden ze beschouwd als behorend bij het bodemleven. Dat is wat wordt bedoeld met 'recruitering': de vestiging van postlarven in het sediment waardoor ze lid worden van de benthische populatie van het schelpdier. Soms worden andere, operationele, definities gebruikt. De sterkte van recruiting wordt dan bv. bepaald als het aantal 0-jarigen in de herfstbemonstering. Dit kan kwantitatief veel uitmaken, omdat de grootste mortaliteit optreedt vlak na de vestiging in het sediment.

garnalen (die de schelpdierlarven eten) en de recrutering (Beukema and Dekker 2005) – zie Tabel 1; (Philippart et al. 2003)). Beide factoren kunnen in onderling verband staan, omdat watertemperatuur mee bepaalt wanneer de garnalen het wad opkomen. Voorspellen wat het succes van recrutering in een bepaald jaar zal zijn blijft echter zeer moeilijk.

Nadat een jaarklasse is bepaald, is de overleving in hun verdere leven merkwaardig constant en niet te relateren aan bottom-up factoren zoals primaire productie, of aan top-down factoren zoals predatiedruk door vogels of andere predatoren (Van Der Meer et al. 2001) – zie Fig. 4). Dit patroon, evenals de waarneming dat individuele mossels een goede conditie hebben in jaren van zeer lage stocks en lage productie (Brinkman and Smaal 2003) suggereert dat de recrutingsprocessen van schelpdieren een centrale rol spelen in de ecologie van deze groep. De factoren die het succes van recrutering bepalen, zijn tevens bepalend voor de verdere biomassaontwikkeling in de jaren daarop volgend. Gedetailleerd procesonderzoek op dit gebied kan een sleutel zijn om de doorwerking van bottom-up processen in het voedselweb van de Waddenzee beter te begrijpen.

Bij de studies die primair vanuit een bottom-up perspectief werken, vallen volgende kennislacunes op, die een grondige analyse sterk bemoeilijken:

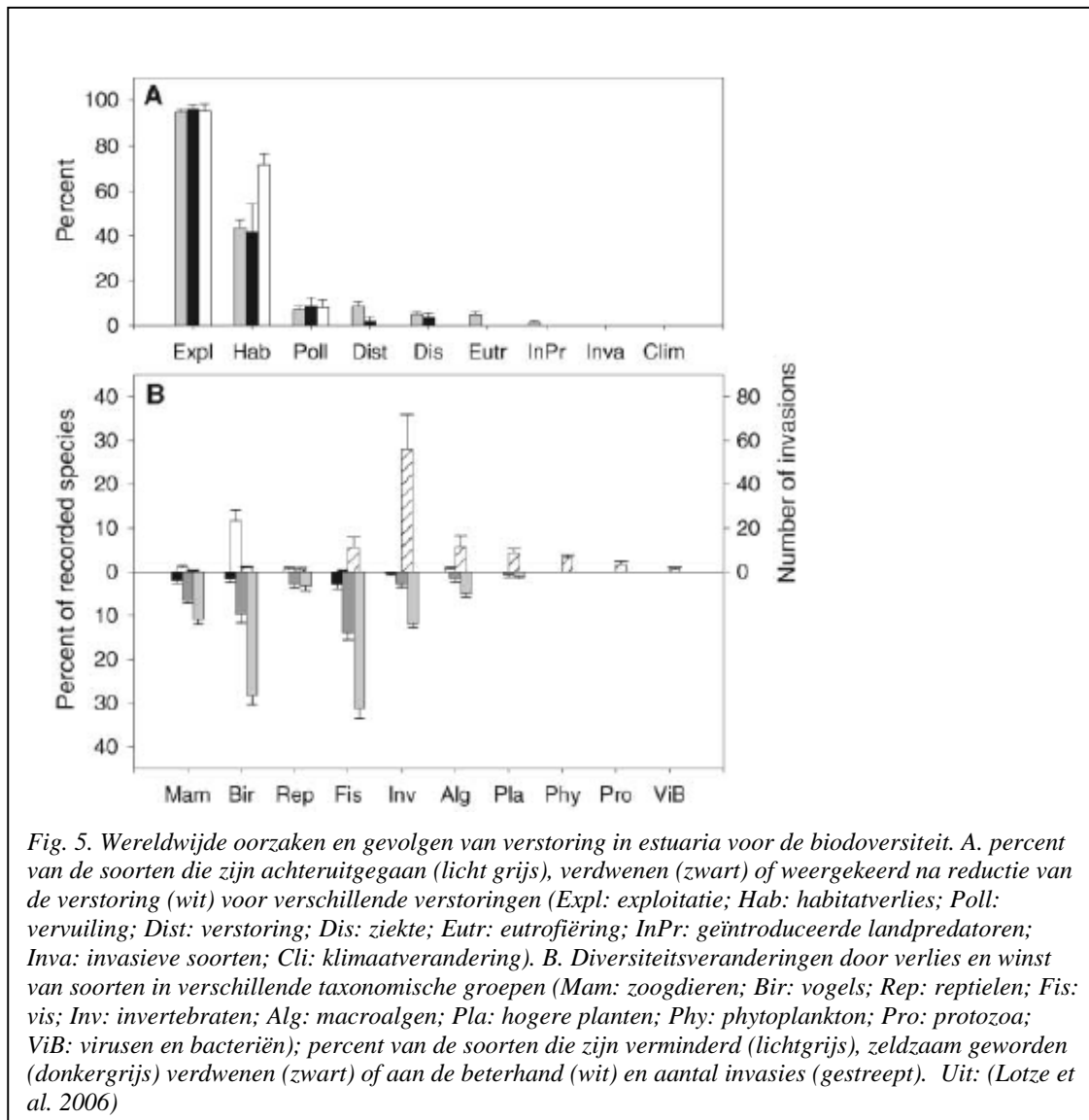
- Een goede kwantificering van processen van primaire productie, import en export van organisch materiaal, relatie met licht (slib) en met nutriënten is essentieel voor de studie van de Waddenzee als dynamisch systeem. Tevens is een goede inschatting van historische trends belangrijk, en een predictieve capaciteit voor de toekomst. De relatie tussen primaire productie en consumptie door herbivoren is tevens van groot belang. Behalve kwantitatieve spelen daarin ook kwalitatieve elementen een rol. Voor de beoogde verbetering van kennis is er nood aan monitoring, modellering, experimentele studies en fundamentele studies over essentiële processen. Recente ontwikkeling, zoals het belang van virale infecties of de rol van Archea in het ecosysteem, moeten daarbij de nodige aandacht krijgen.
- Er is een beschamend gebrek aan consistente monitoringgegevens over basisvariabelen in het systeem (nutriëntenconcentraties, chlorofyl; actuele primaire productie wordt zelfs helemaal niet gemeten). Vele belangrijke tijdseries in de Waddenzee zijn in de kritische periode begin jaren negentig gestopt (de Jonge et al. 2006) en kunnen slechts gedeeltelijk worden aangevuld met gegevens van het NIOZ uit het Marsdiep. Nieuw opgezette programma's in het kader van ZKO bieden op dit ogenblik wel perspectief op het ontwikkelen of toepassen van nieuwe technologie, maar hebben nog geen zicht op continuering over relevante tijdschalen (decennium en langer). Ook moet nog bewezen worden dat goede ruimtelijke extrapolaties van samenhangende sets van data over de Waddenzee kunnen worden gemaakt. Extrapoleren vanuit een beperkt aantal stations naar de gehele Waddenzee is met name voor bodemdieren niet vanzelfsprekend, en moet worden gevalideerd met regelmatige ruimtelijk dekkende surveys.
- Gezien het belang van uitwisseling tussen de Waddenzee enerzijds, en de randsystemen (kust, zoetwater, kwelders) anderzijds, zijn goede metingen aan de

randen van zeer groot belang. Deze zijn zo spaarzaam aanwezig dat ze als onbruikbaar moeten worden beschouwd.

- De innovatieve en zelfs leidende rol in het modelleren van ecosystemen die Nederlandse onderzoekers in de jaren tachtig van vorige eeuw hadden verworven, is grotendeels verloren gegaan. Er is nu een ontstellende lacune in deze benadering voor de Waddenzee. Een moderne benadering, gekoppeld aan een goede hydrodynamische modellering en toegesneden op het ontrafelen van de sturende processen aan de basis van het voedselweb, is zeer nodig. Binnen ZKO wordt een eerder bescheiden inspanning hiertoe geleverd; deze verdient versterking. Er is bovendien behoefte aan een sterke koppeling met de modellering van slibdynamiek, omdat dergelijke modellering essentieel is om het lichtklimaat en dus de primaire productie te begrijpen.
- Er dient een verband te zijn tussen monitoring en modellering (de Jonge et al., 2006). Modellering kan helpen bepalen welke variabelen met welke resolutie moeten worden gemonitord. Een expliciete inspanning in die richting kan hopelijk worden verwacht als uitkomst van het ZKO onderzoek, en zou de basis kunnen vormen voor een voortgezette en structurele monitoring.
- Basismonitoring van nutriënten, chlorofyl, organisch materiaal en slib moet worden gekoppeld aan metingen van primaire productie door fytoplankton en microfytobenthos. Tevens is experimenteel onderzoek naar de drijvende en limiterende factoren voor de productie noodzakelijk. Dergelijk onderzoek wordt opgestart in het kader van ZKO. Tevens is aangetoond dat 'fytoplankton' niet als een geheel kan worden beschouwd, maar dat aandacht moet worden geschonken aan de samenstelling van het fytoplankton.
- Uitwisseling van organisch materiaal met het zoetwater en de kustzee moet veel meer aandacht krijgen dan tot nu toe het geval was. Als de helft van de respiratie wordt (werd?) gevoed door geïmporteerd organisch materiaal, dan kan zelfs worden gesteld dat het goed positioneren van het ecosysteem van de Waddenzee in zijn directe omgeving belangrijker is dan welke details over de ecologie binnen de Waddenzee dan ook. Deze studie dient gebaseerd te worden op correcte hydrodynamica.
- Recruitering van schelpdieren is een scharnierproces in het functioneren van de Waddenzee, en tevens een proces waarin een combinatie van bottom-up en top-down regulaties tezamen een rol kunnen spelen. Een beter begrip van het proces lijkt essentieel om toekomstige ontwikkelingen te kunnen voorspellen.
- De kennis over het planktonische systeem van de Waddenzee is uiterst beperkt. Monitoring zou meer aandacht aan deze component van het systeem moeten besteden, en tevens zouden recente inzichten over het functioneren van het 'microbial web' in de studies moeten worden betrokken

4. Top-down processen in de dynamiek van het ecosysteem

(Wolff 2000a; Wolff 2000b) heeft gedetailleerd beschreven hoe gedurende het laatste millennium vele populaties van vertebraten en invertebraten zijn uitgestorven in de Waddenzee. Deze benadering is door Lotze en co-auteurs (Lotze et al. 2006; Lotze et al. 2005) uitgebreid tot de gehele Waddenzee, en tot een aantal vergelijkbare estuariene en kustsystemen over de wereld. Met name die vergelijkende studie toont aan dat vele parallelle ontwikkelingen kunnen worden geobserveerd in het verdwijnen van sleutelsoorten uit deze ecosystemen. Het verdwijnen van deze soorten heeft diverse gevolgen voor het ecosysteem. Enerzijds betreft het biobouwers die het ecosysteem ruimtelijk en functioneel structureren (zie verder), waardoor het verdwijnen van deze soorten verstrekende gevolgen kan hebben voor het ecosysteem. Anderzijds betreft het toppredatoren. Voedselwebtheorie suggereert dat door het verdwijnen van deze soorten een belangrijke regulatie van het voedselweb verdwijnt, waardoor het voedselweb eenvoudiger wordt en sterker wordt gereguleerd door processen aan de basis van het voedselweb. Het observeren, in de huidige Waddenzee, van een voedselweb dat sterk bottom-up wordt gereguleerd, is in die context geen argument dat het *potentiële* belang van top-down controle tegenspreekt. Tegelijk moet worden vastgesteld dat de wetenschappelijke vraag, in hoeverre het functioneren van het voedselweb in de Waddenzee zou kunnen veranderen door (her)introductie van toppredatoren niet in de Waddenzee zelf onderzoekbaar is, tenminste niet voordat herintroductie succesvol is geweest. Vergelijkend onderzoek kan hier evenwel een uitweg bieden, en is daarom ook aan te merken als één van de belangrijkste kennislacunes om wat dit punt betreft vooruitgang te boeken. Het verdient aanbeveling de rol van toppredatoren (grote vis, roggens, vogels) in zandige kustsystemen te onderzoeken en de populatieopbouw en ecosysteemprocessen te bestuderen in relatief ongestoorde gebieden (Golf van Mexico, Mauretania, Guinee Bissau, Barr al Hikman in Oman, Australische kusten). Hoewel de voorkomende soorten verschillen kan wel uitgegaan worden van “levensvormen” (zoals in de botanie).



toekomst. Wereldwijd zijn de oorzaken van de achteruitgang of het verdwijnen van deze soorten vooral overexploitatie² en habitatdestructie, in mindere mate gevolgd door vervuiling en eutrofiëring ((Lotze et al. 2006; Wolff 2000b). In opvallende tegenstelling tot terrestrische systemen meldt (Wolff 2000a) dat verdringing door invasieve soorten nooit tot verdwijnen van residente soorten heeft geleid, al is dit natuurlijk geen garantie voor de toekomst. Restauratie is in de laatste decennia hier en daar met succes beloond,

² Wolff, W. J. 2005a. The exploitation of living resources in the Dutch Wadden Sea: a historical overview. Helgoland Marine Research **59**: 31-38. betoogt dat die overexploitatie in de negentiende eeuw de schuld is van de Fransen. Met de Franse bezetting van Nederland in 1795 werden de heerlijke rechten afgeschaft die de jacht en eierrapen reserveerden voor de elite. Dat leidde tot ongelimiteerde exploitatie in de 19^e eeuw en waarschijnlijk zijn in die periode verschillende vogelsoorten verdwenen. Pas in de 20^e eeuw werden vogels beschermd en kon herstel optreden. Helaas was er geen onderzoek in de 19^e eeuw

meestal als gevolg van het *gelijktijdig* terugdringen van de belangrijkste oorzaken van achteruitgang, al zijn er ook prominente voorbeelden waarin het volstond exploitatie (jacht, visvangst) te reguleren om een terugkeer te bewerkstelligen. In vergelijking met habitatverlies, is overexploitatie als oorzaak van verdwijnen van soorten gemakkelijker terug te draaien. Hetzelfde geldt voor vervuiling, die in de afgelopen decennia effectief kon worden bestreden, al blijft het onzeker of die factor helemaal kan worden uitgesloten (zie verder). Toekomstig onderzoek zal zich echter met name moeten concentreren op soorten waarvoor het huidige habitat limiterend is.

Hoewel in de loop der eeuwen een aantal (top)predatoren uit de Waddenzee is verdwenen, blijft predatie een belangrijke rol spelen in de structurering en dynamiek van het voedselweb. Predatie door invertebraten (garnalen, krabben) en door vogels speelt een belangrijke rol bij de recruterende van schelpdieren (zie hoger). Predatie door zeesterren is wellicht van doorslaggevend belang voor de overleving van sublittorale mosselbedden. De invloed van vogelpredatie op de overleving van littorale mosselbedden is niet systematisch gedocumenteerd, maar er zijn wel meerdere studies van het fenomeen. . Jonge mosselbanken met kleine mossels kunnen volledig worden opgeruimd door Zilvermeeuwen, die alleen kleine mossels eten (Zwarts and Ens 1999). Op oudere mosselbanken met veel grote mossels is dichtheidsafhankelijke overleving van de jonge mossels geconstateerd (Mcgrorty et al. 1990) – alleen de jonge mossels die zich konden verbergen tussen de oude mossels bleven gevrijwaard van predatie door strandkrabben. Daarnaast is op oudere mosselbanken de predatiedruk op grote mossels door vogels die van grote mossels leven (Scholekster en Eidereend) vrijwel nooit zo hoog dat de mosselbanken geheel verdwijnen (Zwarts and Drent 1981). Bij Scholeksters (Goss-Custard et al. 2001; Zwarts and Drent 1981) en mogelijk ook bij Eidereenden (Nehls and Ketzenberg 2002) is dit het gevolg van interferentie tussen de voedselzoekende vogels, waardoor de dichtheden voedselzoekende vogels worden beperkt. Naarmate prooien groter zijn loont het voor vogels meer om soortgenoten te beroven en dat kan de hogere interferentie onder vogels die van grote mossels leven verklaren (Stillman et al. 1997).

Predatoren kunnen zelf ook worden gereguleerd door hun eigen predatoren. Dit speelt mogelijk een rol bij garnalen, waar door dit mechanisme een cascade van visserij-intensiteit op de Noordzee tot recruterende van schelpdieren in de Waddenzee zou kunnen spelen (Campos and Van Der Veer 2008).

De voedsel生态学 van verschillende vogelsoorten in de Waddenzee is goed bekend (Van De Kam et al. 1999), waarbij moet worden aangetekend dat de kennis over de Scholekster (Blomert et al. 1996; Goss-Custard 1996) en Kanoet (Piersma 1994; Van Gils 2004) de kennis over de andere soorten ver overtreft. Op basis van deze kennis is het verspreidingsgedrag en de voedselconcurrentie vaak tot in groot detail gemodelleerd (Goss-Custard et al. 1995; Rappoldt et al. 2004; Stillman et al. 2000; Van Gils et al. 2006). Daaruit kan worden afgeleid dat de ‘ecologische voedselbehoefte’ van vogels aanzienlijk groter is dan hun fysiologische behoefte, d.w.z. de aanwezige biomassa van prooidieren moet veel groter zijn dan wat de vogels feitelijk in de loop van de winter opnemen (Ens 2006; Goss-Custard et al. 2004). Dit is een gevolg van het feit dat slechts een deel van de prooien effectief oogstbaar is. De oogstbaarheid varieert, afhankelijk van de prooi-soort, met grootte, dichtheid, schelpdikte, ingraafdiepte, activiteit en conditie van die prooi-soort (Zwarts and Wanink 1993). Daarnaast kan interferentie tussen de vogels de

vogeldichtheid lokaal sterk beperken en daarmee de fractie van het prooibestand dat in de loop van de winter door de vogels kan worden geoogst (Goss-Custard et al. 2001).

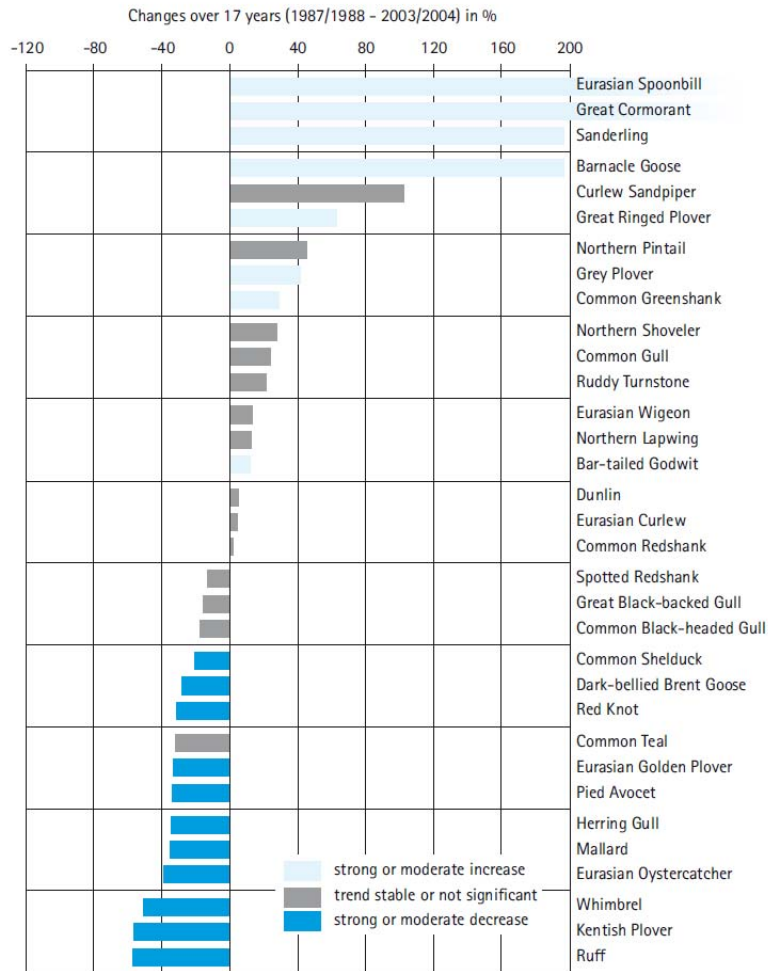


Fig. 6. Trends voor de periode 1987/88 tot 2003/04 in het voorkomen van vogelsoorten in de internationale Waddenzee, uitgedrukt als percentage verandering over de periode van 17 jaar, gerangschikt van stijgende naar dalende trendwaarden. Uit: (Blew et al. 2007).

Tabel 2. Aantal vogelsoorten per regio waarvan de nationale trends in positieve of negatieve zin significant afwijken van de trend in de internationale Waddenzee. De Duitse Waddenzee is opgedeeld in een noordelijk (SH) en zuidelijk (NDS) deel. Uit: (Blew et al. 2007).

Country	Short-term 10-year trend 1995/1996 - 2003/2004		Long-term 17-year trend 1987/1988 - 2003/2004	
	positive	negative	positive	negative
DK	10		7	1
SH		9	2	5
NDS	5	4	2	7
NL	8	1	11	1

De samenstelling en dichtheid van de voedseldieren heeft een effect op de conditie van vogels (Atkinson et al. 2005; Atkinson et al. 2003), en zelfs op de morfologie van hun maag (Van Gils et al. 2007). Het is waarschijnlijk dat er ook een effect is op hun populatiedynamica, en op de aantallen die jaarlijks in de Waddenzee overwinteren. Voor eidereenden en scholeksters zijn directe bewijzen van verhongering gevonden in jaren met lage prooidichtheden (Camphuysen et al. 2002; Camphuysen et al. 1996; Ens 2006) en er zijn ook bewijzen dat scholeksters in gebieden opengesteld voor mechanische kokkelvisserij een lagere conditie en overleving hadden dan scholeksters in gesloten gebieden (Verhulst et al. 2004). Daarnaast vertonen de aantallen van verschillende soorten heel verschillende trends, die bovendien niet in alle delen van de internationale Waddenzee gelijk zijn (Blew et al. 2007). Een studie naar deze verschillen (Ens et al., in prep.) probeert meer licht te werpen op dit probleem. De relaties zijn ingewikkeld omdat vogels plaatstrouw hebben en dus ook terugkomen bij dalende kwaliteit van een gebied (Verhulst et al. 2004), omdat vogels kunnen kiezen uit een aantal alternatieve gebieden die niet steeds synchroon in kwaliteit evolueren, omdat klimaatwijziging de geschiktheid van gebieden relatief verandert, of omdat andere fases in de ontwikkeling (bv. broedsucces, kwaliteit van de broedgebieden, mortaliteit tijdens migratie) belangrijker zijn dan de kwaliteit van overwinterings- of doortrekplaatsen.

Omgekeerd is er weinig bewijs dat predatie door vogels de dynamiek van de prooi-soorten direct sterk beïnvloedt. Schelpdiermortaliteit van jaar tot jaar is niet of slecht gecorreleerd met de verhouding tussen prooien en predatoren (Van Der Meer et al. 2001) al zijn er wel bewijzen voor extreem hoge mortaliteit onder schelpdieren in jaren met een laag voedselaanbod (Beukema 1993). Vogelaantallen lijken hun prooien te volgen, eerder dan te sturen, indien er al een relatie tussen de twee kan worden gevonden. Wel zijn er (in beperkte mate gekwantificeerde, maar vrijwel zeker belangrijke) invloeden van de predatoren op het gedrag en de fysiologische allocatiebeslissingen van hun prooien. Zo is experimenteel aangetoond dat ingraafdiepte van schelpdieren door de conditie van het individu, de aanwezigheid van predatoren en het voedselaanbod worden beïnvloed (Edelaar 2002; Zwarts and Wanink 1989), wat op zijn beurt de groeisnelheid van de schelpdieren bepaalt (De Goeij and Luttikhuizen 1998). Schelpdieren moeten 'kiezen' tussen snel groeien met groot risico op predatie, of trager groeien met lager risico, en lijken op korte termijn op zeker te spelen wanneer de omstandigheden gunstig zijn

(Edelaar 2002), maar lijken bij een verslechtering van hun fitness verwachtingen op lange termijn juist meer risico te nemen (Van Gils et al. 2008). Het indirecte (via natuurlijke selectie) effect van vogels op de populatie-dynamica van bodemdieren is dus waarschijnlijk groter dan het directe effect (via predatie).

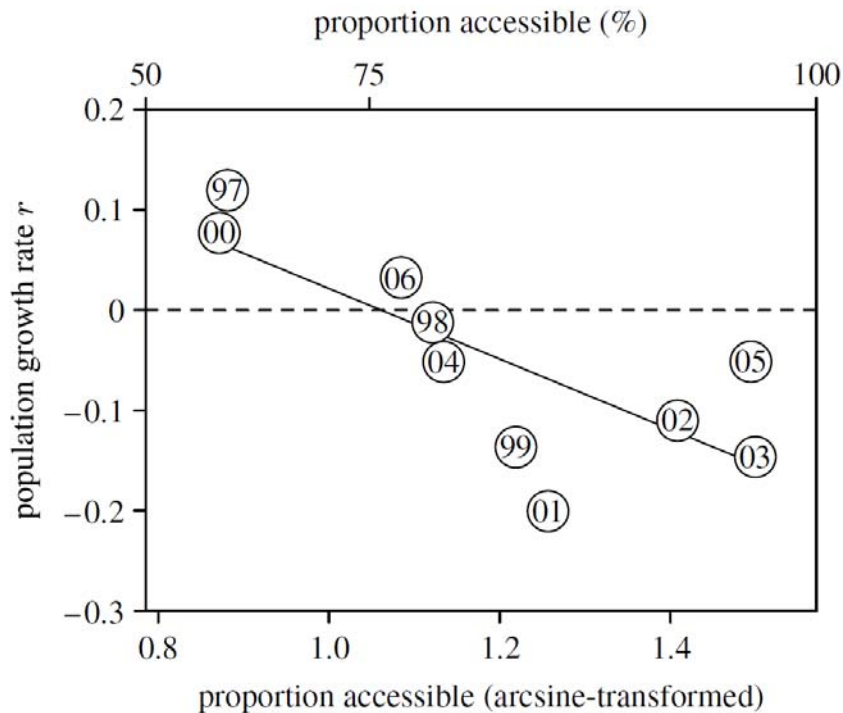


Fig. 7. Relatie tussen de fractie van de populatie van het nonnetje *Macoma balthica* die in de 'gevaarlijke' bovenste 4 cm van het sediment leeft, en de groeisnelheid van de populatie tussen het jaar t en $t+1$. In goede jaren nemen de dieren weinig risico, in slechte jaren doen ze dat veel meer. Uit: (Van Gils et al. 2008)

De rol van zeesterren als predatoren van mosselen is niet duidelijk. De mobiliteit van zeesterren is beperkt en waarschijnlijk speelt predatie met name op kleinere schaal een rol. Visserij-activiteiten versterken mogelijk het effect van predatie door zeesterren. De zeester is een aaseter die aangetrokken wordt door beschadigde schelpen (Groenewold and Fonds 2000). Zeesterren begrazen daarnaast epibenthos op de mosselen, waardoor een belangrijke niche voor de vestiging van jonge mosselen verloren gaat. Aldus hebben zeesterren lokaal mogelijk een structurerende werking.

Alles overziend, zijn er op dit ogenblik studies die heel duidelijk de structurerende rol van predatie aangeven, met name bij de recrutering van schelpdieren. Daarnaast zijn er hypotheses over andere regulerende mechanismen, die echter slecht getest of gekwantificeerd zijn. Daardoor is het ook moeilijk in te schatten wat het effect op het ecosysteem is (geweest) van het verdwijnen van toppredatoren uit het ecosysteem.

De belangrijkste kennislacunes die kunnen worden geïdentificeerd voor de top-down benadering van het functioneren van de Waddenzee zijn:

- Een vergelijkende studie van verschillende kust/estuaria systemen die verschillen in de mate waarin toppredatoren (en biobouwers) het functioneren van het systeem beïnvloeden. Evaluatie van de rol van deze predatoren en voorspellen van hun mogelijke belang in de Waddenzee. Nagaan of cascade-effecten kunnen worden aangetoond. Dergelijk vergelijkend onderzoek zou ook kunnen worden bevorderd door de Waddenzee interessant te maken als studie-object ('large facility') voor buitenlandse onderzoekers.
- Verkennende studie naar de mogelijkheden/onmogelijkheden om soorten die zijn verdwenen door habitatverlies, overexploitatie of vervuiling te herintroduceren in de Waddenzee: wat zijn hiervoor de voorwaarden, hoe verhouden deze ambities zich met het huidige en toekomstige gebruik van de Waddenzee.
- Analyse van de trends in aantallen van (top)predatoren in het systeem, zoals vogels, vissen en zeezoogdieren. Vergelijking met trends elders; identificatie van bottlenecks in hun populatiedynamica; inschatting van hun gevoeligheid voor de ecologische veranderingen binnen de Waddenzee

5. De rol van biobouwers in het ecosysteem

Biobouwers ('ecosystem engineers' sensu (Jones et al. 1994)) zijn organismen die hun omgeving actief veranderen, waardoor zij de ontwikkelingsmogelijkheden voor zichzelf en voor andere soorten beïnvloeden. Voorbeelden van biobouwers in de Waddenzee zijn kwelders, duinvegetaties en oester- en mosselbedden. In de historische Waddenzee waren zeegrasvelden een belangrijk voorbeeld. Behalve deze rifbouwers hebben ook verspreid levende organismen (bv. microfytobenthos, macrobenthos) een belangrijke invloed op met name de verspreiding en dynamiek van slib in het systeem.

In de box 'biobouwers en waarom ze interessant zijn' wordt ingegaan op een aantal gevolgen voor het ecosysteem die kunnen worden toegeschreven aan biobouwers. Onderscheid kan worden gemaakt tussen proximate effecten, en meer principiële. Proximaat, in het natte wad en op kwelders, is vooral de biologische invloed op de dynamiek van slib in het systeem van groot belang. De (potentiële) effecten van biobouwers op het vastleggen of mobiliseren van slib zijn van een grootte-orde die relevant is in vergelijking met de grootte van de jaarlijkse slibstromen naar de Waddenzee. Daaruit kan worden besloten dat beschrijving van slibdynamiek uitsluitend mogelijk is in een gekoppelde fysisch-ecologische benadering.

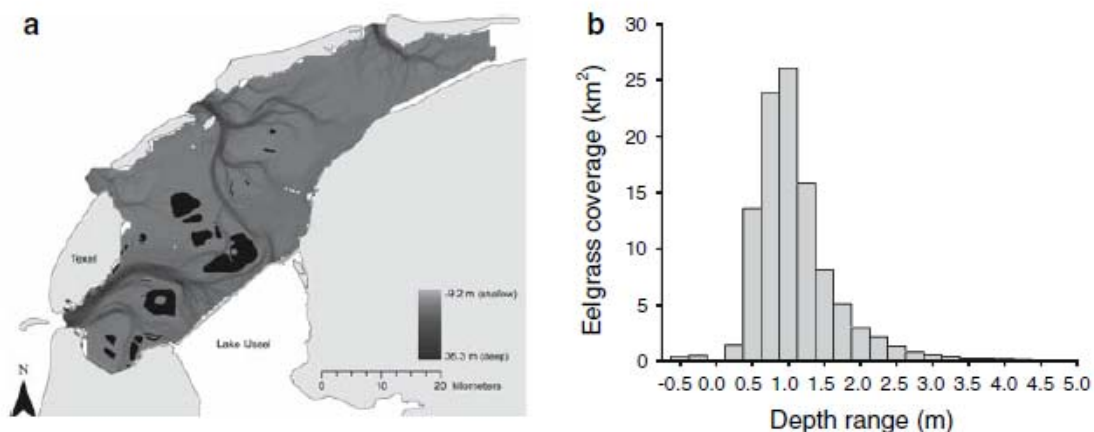


Fig. 8. A. Ruimtelijke verdeling van zeegrasbedden (zwarte gebieden) in de Westelijke Waddenzee voor de collaps van de populatie in 1930, gesuperponeerd op de dieptekaart van 1930. B. Diepteverdeling (m beneden gemiddeld getij) van de gebieden met zeegras in deze periode. De totale oppervlakte was 105 km^2 , met een gemiddelde diepte van 1.1 m en een mediaan van 1.0 m. Uit: (Van Der Heide et al. 2007)

Biobouwers en waarom ze interessant zijn

Biobouwers ('ecosystem engineers' sensu (Jones et al. 1994)) veranderen hun omgeving actief. Daardoor bepalen ze (mede) de ontwikkelingsmogelijkheden voor zichzelf en voor andere soorten. Voorbeelden van biobouwers in de Waddenzee zijn kwelders, duinvegetaties en oester- en mosselbedden. In de historische Waddenzee waren zeegrasvelden en banken van platte oesters een belangrijk voorbeeld. Behalve deze rifbouwers hebben ook verspreid levende organismen (bv. microfytobenthos, macrobenthos) een belangrijke invloed op hun omgeving. Microfytobenthos (op en in het sediment levende algen) scheiden polymeren uit, een soort slijmstoffen, waarmee ze het oppervlak van het sediment stabiliseren. Dit vermindert de erodeerbaarheid van het sediment. Gravende macrobenthossoorten (bv. het nonnetje, de wadpier) kunnen het oppervlak van het sediment destabiliseren, ze kunnen het oppervlak verruwen waardoor de stroming er meer impact op heeft, en ze kunnen selectief slib uit het sediment verwijderen, zoals is aangetoond voor de wadpier en de kokkel.

De ruimtelijke en de temporele schaal waarop de micro- en macrobiobouwers in staat zijn hun omgeving te beïnvloeden is heel verschillend. De ruimtelijke effecten van de microbiobouwers kunnen geweldig zijn (grote oppervlakken bruin gekleurd door een dikke deken van bodemdiatomeeën) terwijl de temporele schaal maar heel beperkt is (korstondige aanwezigheid van de boven genoemde bruine deken). Voor de macrobiobouwers ligt dit geheel anders. Zeegrasvelden, kwelders en in mindere mate riffen kunnen gedurende een lange periode aanwezig zijn. Hierdoor zijn dit soort eenheden sterk bepalend voor het aanzien van het betreffende deel van deze ondiepe kustzee.

De biobouwers hebben een aantal kenmerken met elkaar gemeen:

- Beïnvloeden van slibdynamiek: vastleggen door actieve filtratie of door beïnvloeding van de lokale hydrodynamiek; maar ook actief verwijderen van slib uit de sedimentmatrix
- Creatie van habitatstructuur, waarin andere soorten een niche kunnen vinden. Vele soorten zijn geassocieerd met zeegrasvelden of met mosselbedden, en zijn soms voor hun voorkomen in het systeem daarvan geheel afhankelijk. Meestal is de lokale dichtheid, diversiteit en biomassa van geassocieerde fauna aanzienlijk groter in een rif dan daarbuiten
- Ruimtelijke concentratie van consumptie of productie van organisch materiaal, omzetting van nutriënten en andere essentiële ecosysteemfuncties in de biogene structuren.

(Van Der Heide et al. 2007) analyseren het historisch goed gedocumenteerde voorkomen van groot zeegras (*Zostera marina*) in het sublittoraal van de Waddenzee (de Jonge and Ruiters 1996) nader. In de Westelijke Waddenzee werd een oppervlakte tot meer dan 100 km² bedekt door zeegrasvelden, voordat die in de jaren dertig plots

en irreversibel verdwenen. Historische analyse over de verspreiding, in samenhang met gekende grenzen voor het voorkomen van de soort (De Jonge et al. 1996b; de Jonge and de Jong 1992; Van Den Hoek et al. 1983), toont aan dat de helderheid van het water in de Waddenzee waarschijnlijk groter moet zijn geweest dan tegenwoordig (orde 2m doorzicht, al moet rekening worden gehouden met de lange bladeren van het ondergedoken zeegras). De auteurs geven als verklaring dat slib werd vastgehouden door de zeegrasvelden waardoor het niet in suspensie kwam, en stellen dat terugkeer van zeegras slechts mogelijk is wanneer dezelfde helderheid opnieuw kan worden bereikt, iets wat nagenoeg onmogelijk is zonder zeegrasvelden.

Dit voorbeeld illustreert een mogelijk zelfversterkend effect ('positive feedback'), waarbij populaties hun eigen groeiomstandigheden positief beïnvloeden. Afhankelijk van de ruimtelijke (en temporele) schaal waarop dit effect zich afspeelt, kan het systeem als geheel, of delen ervan, een gedrag met meerdere stabiele toestanden vertonen. De essentie van deze dynamiek is dat er drempelwaarden in de forcering van systemen voorkomen, waar het systeem plots van de ene stabiele toestand in de andere kan overgaan, terwijl terugkeer niet bij dezelfde waarde mogelijk is. In estuariene omstandigheden zijn een aantal voorbeelden daarvan recent beschreven (Van De Koppel et al. 2001; Van De Koppel et al. 2005; Van Der Heide et al. 2007), maar de modellen die worden gehanteerd zijn abstract. Daardoor is het moeilijk om ze af te zetten tegen alternatieve verklaringen, die nochtans soms voorhanden zijn. Zo blijft het de vraag of de toename van de getijamplitude, en het verdwijnen van de slibvang in de Zuiderzee na 1930, geen belangrijkere verklaring vormen voor het niet terugkeren van het zeegras in de Westelijke Waddenzee nadat het aanvankelijk door ziekte verdween. Het voordeel van de theoretische analyse is echter dat ze duidelijk maakt dat, zelfs zonder externe verandering in het systeem, de interne dynamiek ook een terugkeer naar een vroegere ('gewenste') situatie op zijn minst sterk kan bemoeilijken.

Accumulatie van slib in mossel- en oesterbedden kan aanzienlijk zijn: tot 1 m slibaccumulatie per jaar in extreme gevallen. De hoeveelheden slib die in de gehele Waddenzee aldus kunnen worden vastgelegd zijn wellicht niet verwaarloosbaar, zelfs niet in vergelijking met de jaarlijkse influx van slib in het systeem (zie ook (Jongbloed et al. 2006)). Daarbij dient men echter rekening te houden met het feit dat het meeste slib slechts tijdelijk wordt afgezet, en op een bepaald moment weer in suspensie komt. Het is duidelijk dat betere kengetallen en modellen voor deze processen nodig zijn om hun belang op korte en langere tijdschaal te kunnen inschatten. Van groot belang is dat hoeveelheden slib die op korte termijn worden vastgelegd, maar binnen enkele jaren weer worden vrijgegeven, niet maatgevend zijn voor de evolutie van het systeem op lange termijn (Le Hir et al. 2007). Ze kunnen echter op korte (seizoenale) tijdschalen een belangrijke invloed uitoefenen op de ecologie, en met name op het doorzicht en de primaire productie. Op de langere termijn is het wellicht van cruciaal belang dat permanente sinks voor slib voorhanden zijn. Die rol kan (in beperkte mate?) door kwelders worden opgenomen.

Er dient echter onderscheid gemaakt te worden tussen de korte (seizoenale) tijdschaal en de lange (meerjarige). Op een seizoenale schaal wordt slib onder invloed van biobouwers vastgelegd en/of geërodeerd. Dit vormt, via het lichtklimaat in de waterkolom, één van de meest bepalende factoren voor primaire productie in het systeem. Op een meerjarige tijdschaal is de vastlegging van slib in slibvangende systemen (kwelders, hoge getijdenplaten, vroegere zoet-zoutovergangen) een factor die het gehele systeemfunctioneren kan sturen. Op beide tijdschalen koppelen ecologische effecten op de slibhuishouding direct aan op het functioneren van de basis van het ecosysteem, maar precisering en kwantificering van de effecten, zeker als functie van de tijdschaal waarop zij ecologisch van belang zijn, is noodzakelijk.

Een tweede, maar zeer slecht bekende, proximate invloed van biobouwers, zou kunnen bestaan uit de lokale concentratie en vastlegging van nutriënten, waardoor de uitwisseling van nutriënten en organisch materiaal tussen rivieren, wadsysteem en kustzee grondig zouden kunnen worden beïnvloed. De vastlegging van nutriënten en organisch materiaal in biomassa en rif-geassocieerde sedimenten kan hebben geleid tot het vasthouden van dit materiaal in het wad en een aanzienlijke verhoging van de recycling-efficiëntie van dit materiaal. Zo zijn mossel- en oesterbanken in staat nutriënten op te slaan en op cruciale momenten in de seizoenale cyclus vrij te geven (De Jonge et al. 1993a). De vastlegging van nutriënten en organisch materiaal zou tevens de import van organisch materiaal uit de kustzone kunnen hebben bevorderd. Dit aspect is zeer speculatief, maar zou zeker nader onderzoek verdienen. (Van Den Hoek et al. 1983) speculeren over de grote primaire productie in een door zeegras gedomineerde historische Waddenzee, vooral voortkomende uit de veel hogere lichtdoordringing in die periode. Hiertegen kan worden ingebracht dat teveel aandacht werd gegeven aan lichtbeperking, in vergelijking met nutriëntenbeperking. Anderzijds echter zou een verhoogde stockering en recycling van nutriënten in een fysisch en biologisch complex systeem als een zeegrasbed dan weer nutriëntenbeperking kunnen tegengaan.. Ook de ruimtelijke concentratie van consumenten kan hebben gezorgd voor een sterkere concentratie van nutriënten en organisch materiaal afkomstig uit de kustzee.

Op principieel niveau is de mogelijkheid van het optreden van alternatieve stabiele toestanden en de daarmee gepaard gaande omslagen in het ecosysteem van groot belang. (Groffman et al. 2006) bespreken het (potentiële) belang van het concept van drempelwaarden en alternatieve stabiele toestanden voor het beheer van ecosystemen. Zij wijzen enerzijds op de verreikende consequenties voor het beheer (met name op de langere termijn), maar anderzijds op de moeilijkheden om in praktische gevallen het bestaan (en de grootte) van drempelwaarden te meten, en het beheer daarop aan te passen. Ze pleiten voor types van modellering waarin met het concept rekening wordt gehouden, maar ook aandacht is voor het fysisch realistisch voorstellen en parameteriseren van de processen. Kwantificering en omzetting in de praktijk vergt wellicht het inzetten van zowel abstracte, principe-zoekende modellen als praktische modellen met realistische parameterwaarden voor cruciale processen.

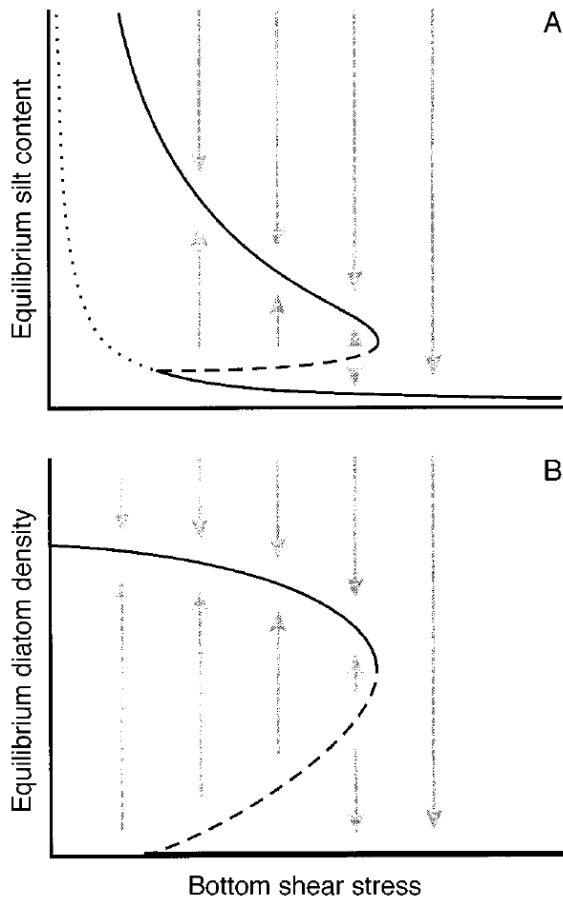


Fig. 9. Evenwichtstoestanden voor (A) slibgehalte en (B) diatomeeëndichtheid op getijdenplaten als een functie van bodemschuifspanning – resultaten van modelberekeningen. De streepjeslijnen geven onstabiele equilibria weer, de volle lijnen stabiele. Bij intermediaire schuifspanning zijn er twee stabiele toestanden: één met veel slib en veel diatomeeën, en één met weinig slib en weinig diatomeeën. Het systeem heeft de neiging om te blijven zitten in de toestand waarin het voorkomt, en slaat pas over na voldoende externe druk. Daarna zal het in de andere toestand blijven tot opnieuw de druk aanzienlijk is veranderd. Uit: (Van De Koppel et al. 2001)

Op dit ogenblik is het belang van biobouwers voor het functioneren van het waddenecosysteem in de meeste gevallen slechts kwalitatief aangeduid en beschreven.

Belangrijke kennislacunes zijn:

- Inschatting en modellering van de interactie tussen biobouwers en slibdynamiek in de Waddenzee, op korte en lange termijn. Op korte termijn is daarbij de seizoenscyclus van het doorzicht, in relatie tot primaire productie, doorslaggevend. Op langere termijn is de mogelijkheid tot (semi)permanente opslag van slib en netto onttrekking aan het systeem (bv. in kwelders) van het grootste belang.
- Beter begrip van de recruteringsprocessen van mosselbedden, met name gefocust op de mogelijkheden om door globaal beheer (bv. beheer van de slibinstroom, morfologische ingrepen) de kansen op vestiging van banken te bevorderen. Op lokale schaal kan worden verwacht dat het proces erratisch en onbeheersbaar zal blijven.
- Monitoring van de ontwikkeling van de Japanse oester, en voorspelling (o.m. uit vergelijkende studies) van de verdere expansie van deze soort en van de gevolgen daarvan op voedselbeschikbaarheid voor vogels, biodiversiteit, geomorfologie en slibdynamiek.

- Verbeteren van het theoretische kader waarin zelfversterkende processen op verschillende ruimtelijke en temporele schalen kunnen worden verbonden met voorspellingen over de toekomstige structuur en biodiversiteit van grote systemen. Koppeling van principe-zoekende modellen voor alternatieve stabiele toestanden en drempelwaarden in het ecosysteem, aan realistische procesmodellen die de praktische toepasbaarheid van de concepten onderzoeken.
- Vergelijkend onderzoek met andere systemen, waarin wordt nagegaan wat de invloed is van biobouwers op de efficiëntie van interne recycling en opslag van nutriënten, en de relatie van het estuariene systeem met de kustzee.

6. Het droge wad

Onder het droge Wad wordt hier verstaan de gordel van barrière-eilanden en het buitendijkse gebied langs de vastelandskust. Grootschalige processen als zeestromingen met bijbehorende sedimentatie- en erosieprocessen in de Noordzee-kustzone en vervolgens de (deels periodieke) opbouw- en afbraakprocessen van de binnen- en buitendelta's tussen de Waddeneilanden geven de randvoorwaarden voor natuurlijke geomorfologische en ecologische ontwikkelingen op de eilanden. Dit wordt behandeld in de position paper over geomorfologie.

Voor de buitendijkse kwelders langs de vastelandskust staat het behoud als extra buffer voor de Deltadijken (t.b.v. veiligheid) en het behoud van de natuurwaarden van en op de slibrijke kwelders voorop. (Bakker et al. 2009) behandelen de problematiek uitvoerig. Zij tonen aan dat begrazing, deels door wilde organismen (vogels, kleine zoogdieren), deels door beheer (vee) een belangrijke rol speelt in de successie van de vegetatie. Van bijzonder belang is de interactie tussen opslibbing, zeespiegelstijging en begrazing. Dit maakt onderwerp uit van een ZKO project.

Op de eilanden is het centrale ecologische probleem de afname van natuurlijke successie en de afname van biodiversiteit die daaraan gekoppeld is. De grote mate van stabilisatie van zand heeft pioniersvegetaties zeldzaam gemaakt. Dit effect wordt versterkt door de toename van atmosferische depositie van stikstof tot in de 80-er jaren (inmiddels afgenomen maar nog onvoldoende). De nutriënteninput heeft enerzijds geleid tot een versnelde successie, anderzijds tot een stagnatie van die successie in sterk vergraste stadia. De dynamiek ontbreekt om de successie terug te zetten maar ook om een voortgaande successie naar structuurrijke loofbossen in de duinen in gang te zetten.

In natte vegetaties zijn jonge zoete en brakke successiestadia sterk afgenomen. De opbouw van zoetwaterlichamen op jonge zandplaten is afgeremd door de afscherming voor instuivend zand via stuifdijken; hiermee zijn ook de brakke milieus en zoet-zout overgangen op de eilanden in de knel gekomen. In de grotere zoetwaterlichamen onder de oudere duincomplexen heeft verdroging, o.i.v. de aanleg van afwateringstelsels en soms ook waterwinning, tot minder kansen voor specifieke duinvalleivegetaties geleid.

Door deze processen zijn ook allerlei biotische interacties en terugkoppelingen naar de abiotiek sterk beïnvloed. Zo zijn sommige soorten die jonge successiestadia langdurig kunnen fixeren afgenomen of verdwenen. Daarentegen is het concurrentievermogen van productieve soorten sterk toegenomen ten koste van soorten van voedselarmere milieu's. Veel diersoorten hebben hun biotopen verloren door verzuuring.

Afgezien van de problemen in specifieke habitats spelen op de droge Wad ook vragen naar connectie tussen de verschillende habitats. Regelmatig duiken vragen op over de algehele inrichting van het gebied, en met name de invloed van de 'insnoering' door harde dijken en het ontbreken van zachte overgangen. Wellicht kan hier en daar worden overgegaan tot zachtere overgangen. Het is onduidelijk of dit een grote invloed zou uitoefenen op het functioneren van het ecologisch systeem van de Wadden. Daarnaast zijn dergelijke vragen zeer sterk gerelateerd aan veiligheidsvraagstukken. Explorierend onderzoek zal zich dan ook met name in die context moeten afspelen.

Kennislacunes voor het behoud en beheer van het droge wad spitsen zich met name toe op deze problemen. Behalve geomorfologische proceskennis (zie: geomorfologie) kan men volgende probleemgebieden onderscheiden:

- studie over de ecologische doorwerking van geomorfologische dynamiek op de kwaliteit van habitats. Doorwerking via chemie, nutriëntenhuishouding in bodems en fysieke landschapsstructuur staan centraal.
- De dynamiek van zoetwaterlenzen in een overigens zout milieu, en de effecten van de hydrologie op de ecologie van de jongere eilandelementen (eilandkop, washover, eilandstaart). Natuurlijke overgangen van vastelandskwelders aan de zoete kant zijn verdwenen – onduidelijk is wat het ecologische streefbeeld hier kan zijn.
- Ecologische interacties in levensgemeenschappen (voedselwebbenadering). Daarbij bekleden begrazers en hun interactie met de vegetatie enerzijds, en hun predatoren anderzijds, een centrale rol. Ook de rol van de mens als beheerder is hierbij belangrijk.

7. Effecten van mondiale veranderingen op de Waddenzee

Ongetwijfeld zullen de huidige mondiale veranderingen een belangrijke invloed uitoefenen op de Waddenzee. De belangrijkste trends zijn wellicht de verwachte versnelde zeespiegelstijging en de verhoging van de temperatuur. Schattingen van de snelheid van deze veranderingen variëren met de gehanteerde modellen en vooral met de gehanteerde socio-economische scenario's. Alle schattingen duiden echter aan dat de stijging snel en substantieel zal zijn in de komende eeuw.

(Fitzgerald et al. 2008) geven een uitgebreid overzicht van de effecten van zeespiegelstijging op de morfologie van een waddenkust. Afhankelijk van de snelheid van zeespiegelstijging kan het systeem ofwel langzaam aanpassen (met een kustwaartse migratie van eilanden) ofwel verdrinken waarna de gehele morfologie grondig wijzigt. Deze problematiek wordt uitgebreid besproken in de sectie 'geologie'.

De belangrijkste vraagstukken voor de ecologie vallen niet steeds samen met de antwoorden die geomorfologische modellen kunnen verschaffen over de toekomstige ontwikkelingen bij deze grootschalige zandsuppleties. De verspreiding van bodemdieren in littorale gebieden is sterk gecorreleerd met hoogteligging, samenstelling van het sediment (vooral de slibfractie in dit sediment), blootstelling aan golven en stromingen (Brinkman et al. 2002; Ysebaert et al. 2002). De evolutie van kwelders wordt in sterke mate bepaald door de snelheid waarmee slib kan worden afgezet in deze systemen (Bakker et al. 2009; Dijkema et al. 2007). Voor de primaire productie is het lichtklimaat van groot belang. De efficiëntie waarmee filterende schelpdieren voedsel kunnen verzamelen wordt sterk beïnvloed door het slibgehalte van het water. Voor de koolstofbalans van het systeem is de import en vastlegging van slib wellicht van belang, gezien de sterke koppeling van organisch materiaal aan slib.

Het grote ecologische belang van slib stelt grote eisen aan de geomorfologische modellering. De huidige geomorfologische modellering is grotendeels op zanddynamiek gebaseerd. In vergelijking daarmee is de simultane modellering van zand en slib een grote uitdaging. Bovendien is toevoeging en parameterisering van biogeomorfologische processen wellicht noodzakelijk voor een correcte slibmodellering (zie hoger bij 'biobouwers'). Voor modellen op langere tijdschaal kunnen daarbij echter seizoenale schommelingen worden weggelaten, en blijkt vooral het effect van (kwelder)vegetaties als permanente sinks van belang (Le Hir et al. 2007). Ervaring met dergelijke modellering is echter uiterst beperkt.

Naast zeespiegelstijging is temperatuurverhoging een belangrijke ecologische driver die in de toekomst wellicht substantieel zal veranderen. Migratie van soorten van zuid naar noord is voor het mariene milieu uitgebreid gedocumenteerd. Voor vissen in de aangrenzende Noordzee zijn duidelijke effecten beschreven (Dulvy et al. 2008). Binnen Engeland en op de schaal van Europa bestaat een trend dat wadvogels in toenemende mate oostelijker overwinteren, waar de winters vroeger kouder waren (Austin and Rehfishch 2005; Maclean et al. 2008). Het is te verwachten dat de soortensamenstelling, ook van dominante soorten, in de Waddenzee grondig zal veranderen in de komende decennia. Het blijft echter zeer moeilijk te voorspellen welke veranderingen precies zullen gebeuren, en vooral wat de invloed daarvan op het functioneren van het

Waddenzee-ecosysteem zal zijn. Temperatuur heeft verder invloed op de fenologie van de soorten, d.i. de precieze timing in het seizoen waarop organismen migreren, voortplanten etc. Het wordt verwacht dat dit de interactie tussen soorten zal beïnvloeden, bv. de interactie tussen garnalen en broed van schelpdieren (Philippart et al. 2003) of de keuze van overwinteringsgebieden door trekkende vogels. Over effecten van temperatuursveranderingen op parasieten en virussen, of meer algemeen op de fysiologische performantie van organismen, is zo goed als niets bekend. Verhoging met 1°C heeft toename van de productie van kweldervegetatie tot gevolg (Van Der Graaf 2006).

(Philippart and Epping in press) geven een uitgebreid overzicht van mogelijke effecten van mondiale verandering op het ecosysteem van de Wadden. Behalve de genoemde effecten bespreken zij ook nog mogelijke effecten van verandering in stormregimes en zoetwaterafvoer (hoeveelheid, grootte van pulsen, nutriëntenvracht). Zij bespreken ook indirecte effecten van temperatuurverhoging op viscositeit van het water, redoxpotentiaal in de bodem en zuurstofbalans, timing van de bloei van fytoplankton en zooplankton, bioturbatie, effecten van biobouwers.

Afgezien van deze effecten, is ook de introductie van een stijgend aantal invasieve soorten een gevolg van mondiale verandering, via de globalisering van de economie. De Waddenzee ligt geprangd tussen havens van wereldformaat, aan één van de drukste scheepvaartroutes in de wereld. Toekomstige ontwikkelingen zoals het betrekken van mosselzaad uit andere gebieden (Heldoorn 2008) kan een bijkomende blootstelling aan invasieve soorten meebrengen. Schelpdiercultuur is voor het Nederlandse kustgebied een belangrijke bron van exoten geweest in het verleden (Wolff 2005b), inclusief de introductie van schelpdierziektes (Dijkema 1997). Recente invasies van de Amerikaanse zwaardschede (*Ensis directus*) en Japanse oester (*Crassostrea gigas*) tonen aan dat dit wezenlijke effecten kan hebben op het functioneren van het ecosysteem, al zijn deze effecten niet allemaal even goed bekend. Nadere studie van deze invasies op het functioneren van het voedselweb dringt zich op. Er zijn invasies die over het hoogtepunt heen zijn (bv. *Marezzelleria*) maar het is onduidelijk of dit scenario van pieken gevolgd door inbedding in het bestaande systeem (Williamson 1996) zich voor alle soorten zal herhalen. (Wolff 2005b) documenteert een aantal voorbeelden waar dat niet het geval was.

De effecten van veranderingen in dominante soorten op het functioneren van een ecosysteem zijn onmogelijk te voorspellen, zeker als men van te voren niet kan voorspellen welke soorten zullen invaderen en op welke termijn. Door deze grote mate van onzekerheid lijkt het vooral aangewezen om de evoluties van nabij te monitoren. Het instellen van een LTER (Long Term Ecological Research) site in de Waddenzee, die aansluit bij bestaande tijdseries, lijkt hiervoor de beste optie. De monitoring biedt dan een uitstekende basis voor hypothesevormend en procesgericht onderzoek, en kan in die zin ook perfect ingepast worden in andere onderzoeksdoelstellingen voor de ecologie van de Waddenzee.

De belangrijkste kennislacunes over de effecten van mondiale veranderingen op de Waddenzee kunnen samengevat worden als:

- Uitbreiden van geomorfologische modellering met een belangrijke slib-component, waarbij tevens biogeomorfologische processen worden meegenomen
- Koppeling van de resultaten van morfologisch modellering aan ecologische modellering
- Instellen van een monitoringsite voor de effecten van globale verandering op lange termijn. Inrichten van de monitoringsite op zo'n manier dat procesgericht en hypothesevormend onderzoek hieraan gemakkelijk kan worden gekoppeld (LTER site)

8. Lokale menselijke beïnvloeding

De huidige Waddenzee heeft grotendeels onder menselijke invloed zijn vorm gekregen. Grootschalige inpolderingen hebben door een vermindering van het getijvolume geleid tot de huidige (sterk vergrote) vorm van de eilanden (Fitzgerald et al. 1984). Daarbij heeft ook de aanleg van stuifdijken die eilanden of hoogliggende platen verbinden een rol gespeeld. De afsluiting van de Zuiderzee heeft het getijregime grondig gewijzigd (Lorentz 1926) en daarmee ook de slibhuishouding. De meest recente inpoldering (Lauwersmeer) heeft geleid tot grootschalige geomorfologische wijzigingen (Oost 1995). De huidige Waddenzee is nog steeds niet in evenwicht met die veranderingen (Elias et al. 2006).

De Waddenzee is ook steeds een gebied geweest dat door mensen werd geëxploiteerd voor visserij en jacht. Habitatveranderingen en exploitatie tezamen hebben geleid tot verlies van meerdere soorten (De Jonge et al. 1993b); (Wolff 2000a). Beweiding van kwelders heeft anderzijds geleid tot hogere diversiteit van plantensoorten en het voorkomen van ganzen, wat als een winst aan soorten kan worden beschouwd. Het uit beweiding nemen van kwelders leidt tot dominantie van een enkele hoge plantensoort (Bakker et al. 2009).

Menselijke invloed is ook in de huidige Waddenzee groot. Daarbij kan een onderscheid gemaakt worden tussen externe beïnvloeding (d.i. beïnvloeding van de randvoorwaarden zie (De Jonge 1997; De Jonge and De Jong 2002), exploitatie van niet-levende bronnen (gaswinning, zoutwinning, schelpenwinning), visserij en aanverwante activiteiten (garnalenvisserij, mosselvisserij en –cultuur, andere schelpdiervisserij, aasvisserij), toerisme, havenactiviteiten en begeleidende baggerwerken (De Jonge 1983), militaire activiteiten.

Effecten van externe beïnvloeding zijn uitgebreid bestudeerd voor wat betreft eutrofiëring in de jaren 1980-1990 (zie hoger). Nadat de politieke doelstellingen voor vermindering van nutriëntenuitstoot waren vastgelegd en gedeeltelijk gerealiseerd, is de aandacht voor het fenomeen sterk afgenomen. Dit was wellicht prematuur, omdat gebleken is dat de reactie van het ecosysteem op *vermeerdering* van nutriënteninput niet symmetrisch is met de reactie op de *vermindering* ervan (Philippart et al. 2007). Externe beïnvloeding door slib, via modificaties in de Nederlandse kustzone maar ook als gevolg van grootschalige morfologische ingrepen (Zuiderzee, Lauwersmeer) heeft relatief minder aandacht gekregen (De Jonge and De Jong 2002). Correlaties van gesuspendeerd materiaal in de Waddenzee met baggeractiviteiten in de kustzone zijn beschreven. Dergelijke verbanden zijn waarschijnlijk, gezien het gemiddeld noordwaartse transport van slib langs de Hollandse kust. Anderzijds is ons begrip van slibtransport, en vooral de kwantitatieve modellering ervan, in deze zone nog steeds ondermaats (Ridderinkhof 2008), bij gebrek aan afdoende metingen en ook bij gebrek aan proceskennis over slibdynamiek in de zandige kust.

Externe beïnvloeding door giflozingen in de jaren zestig en zeventig van de vorige eeuw zijn goed gedocumenteerd (bv. (Koeman 1971)). Belangrijke effecten zijn beschreven op eidereenden, grote stern, zeehonden, wulken ((Mensink 1999)). Deze problemen zijn nu grotendeels onder controle, maar er is nog te weinig aandacht voor interactieve effecten,

niet alleen tussen stoffen onderling maar ook invloeden van de verschillende milieumstandigheden waaronder giftige stoffen hun werking uitoefenen ((Hall and Brown 2002; Ross and Bidwell 2003)). Daarnaast blijft het opletten voor nieuwe chemicaliën met nog onbekende effecten in het ecosysteem.

In 1990 is een uitgebreide studie gemaakt van de mogelijke effecten van klimaatverandering op het ecosysteem van de Waddenzee (Beukema et al. 1990). Vervolgens is een aantal jaren in het kader van het nationaal onderzoeks programma klimaatverandering (NOP) veel aandacht besteed aan de Waddenzee (Beukema et al. 1998; Brinkman 1995; Ens et al. 1995). Op dit moment ontbreekt een gecoördineerde onderzoeksinspanning zoals die bestond ten tijde van NOP. (Philippart and Epping in press) geven een uitgebreide inventaris van de problemen die zouden kunnen ontstaan, met uitgebreide referenties over bestaande studies.

Externe beïnvloeding speelt ook via de inrichting van het gebied. Geleidelijke uitwisseling met zoetwaterbekkens (zoals IJsselmeer, Lauwersmeer) ontbreken momenteel zo goed als geheel en zijn vervangen door pulslozingen van zoetwater rond laagwater.

Waar momenteel zo goed als niets over bekend is, is welke veranderingen visserij op de aanpalende Noordzee in de Waddenzee geïnduceerd heeft. Vele veranderingen in de kustzone zijn al dan niet goed gedocumenteerd (zoals bijvoorbeeld de veranderde verspreidingspatronen van jonge schol, of het voorkomen van jaarklassen van allerlei vissoorten, maar de relatie met processen die zich in het Waddengebied afspelen is vrijwel nergens beschreven (Tulp et al. 2008).

Effecten van gasexploitatie zijn uitgebreid bestudeerd (Oost et al. 1998). De hoofdconclusie van de evaluatie was dat weinig negatieve effecten kunnen worden verwacht en dat nauwkeurige monitoring van de bodemdaling en zijn ecologische effecten voldoende basis vormt voor adaptief management. Onder die condities is de gasexploitatie ook in bedrijf.

Tot eind jaren tachtig werden er geen beperkingen gesteld aan de vangsten van de (mechanische) schelpdiervisserij op kokkels en mossels, waarmee aan een belangrijke voorwaarde was voldaan voor de tragedy of the commons (Hardin 1968). Bij de zich mechaniserende kokkelvisserij werden de vangsten eerst beperkt door de vangstcapaciteit, maar vanaf ca. 1985 is er een overcapaciteit en fluctueren de vangsten met het totale bestand (Ens 2003). Rond 1990 was de onvermijdelijke overbevissing een feit. Effecten van schelpdiervisserij zijn zeer uitgebreid onderzocht in de EVA I en EVAII projecten (Ens et al. 2004), en momenteel in het PRODUS project. Daarnaast heeft academisch onderzoek bijgedragen tot de discussie (Piersma and Koolhaas 1997; Piersma et al. 2001; Verhulst et al. 2004). Tijdens het proces van evaluatie is mechanische kokkelvisserij gestopt op basis van Europese wetgeving. Verder is bepaald dat mosselvisserij en –cultuur over een periode tot 2020 moet evolueren tot een meer duurzame praktijk (Lnv 2004). Die transitie wordt nu door middel van een convenant geëffectueerd (Heldoorn 2008). Effecten van garnalen-, wadpieren- en handkokkelvisserij zijn relatief minder intensief onderzocht.

Effecten van toerisme zijn onderzocht voor wat betreft de effecten van verstoring van vogels door pleziervaart (Spaans et al. 1996). Dit heeft geleid tot een convenant met de

pleziervaart, maar wetenschappelijk onderzoek heeft daarin een beperkte rol gespeeld. Er is nu een advies in de maak door de Raad voor de Wadden.

In vergelijking met de effecten van visserij, en in contrast met studies bv. in de Westerschelde, zijn de effecten van onderhoudsbaggerwerk in de geulen van het Eems estuarium en de andere Waddenhavens zeer slecht tot niet onderzocht. Dit is merkwaardig, omdat er in het Eems-estuarium al vanaf de zeventiger jaren in de vorige eeuw zeer sterke (tot een orde-grootte) veranderingen zijn opgetreden in de concentraties gesuspendeerd materiaal.

Globaal genomen kan men stellen dat er zeer gedetailleerde studies zijn uitgevoerd naar directe gevolgen van een aantal ingrepen (vooral visserij) die zich concentreren op kleine schaal. Daarbij stonden lokale effecten (d.i. effecten binnen de Waddenzee of binnen delen van de Waddenzee) voorop en is er tot op groot detailniveau gediscussieerd over alle mogelijk aspecten. Er blijft echter voor allerlei ingrijpen twijfel over conclusies, o.m. door het ontbreken van goede statistische designs (bv. BACI designs) bij de evaluatie.

Meer diffuse effecten die te maken hebben met het globale ecosysteemfunctioneren zijn (misschien met uitzondering van eutrofiëring) minder grondig onderzocht of geëvalueerd. De gevolgen van grootschalige onderhoudsbaggerwerken aan de Hollandse Kust, in de Waddenzee en het Eems estuarium zijn niet serieus onderzocht. In vergelijking met de onderzoeksinspanning die is gewijd aan detailonderzoek van verstoringen, is er weinig of geen onderzoek verricht aan de mogelijkheden tot restauratie of herintroductie van soorten. Ook het onderzoek naar het duurzamer maken van bepaalde vormen van exploitatie is slechts recent opgestart (bv. delen van het PRODUS onderzoek; voor garnalenvisserij is reductie van bijvangst en duurzamere vistechiek reeds onderzocht in de jaren zestig-zeventig). Er is weinig of geen samenhang tussen verschillende evaluaties van verschillende verstoringen, waardoor cumulatieve effecten of onderlinge verschuifbaarheid van de invloeden nauwelijks tot niet bekend zijn. Tenslotte valt op dat slechts in enkele gevallen een meer geïntegreerde aanpak van het onderzoek is gevoerd, waarbij ook economische, sociale en culturele elementen in de evaluatie worden opgenomen (vb. (Huizing 1998; Infram 2001))

Het resultaat van alle inspanningen is dat belangrijke onderzoeksvragen slecht beantwoord zijn, met name de vragen die te maken hebben met de externe forcering van het systeem, de mate waarin die het ecosysteemfunctioneren en de biodiversiteit beïnvloeden, en de onderlinge samenhang van verschillende effecten. De belangrijkste kennislacunes kunnen hier dan ook als volgt worden geëvalueerd:

- Verschillende vormen van menselijke beïnvloeding, op verschillende schaal en zowel binnen als buiten het gebied, zouden onderling consistent vergeleken moeten worden; hun cumulatief effect verdient aandacht maar ook het inpassen van de effecten in een systeembrede evaluatie.
- Er is veel meer ‘vergunningsgericht’ onderzoek naar detailverstoringen dan onderzoek naar een toekomstgerichte visie op een meer duurzaam gebruik van de Waddenzee, vanuit een integrale benadering die ook de menswetenschappelijke aspecten meeneemt.

- technologisch onderzoek naar verduurzaming van methoden van exploitatie kan een grotere rol spelen dan nu ingevuld.

9. De evaluatie van ecologische waarden in de Waddenzee

In deze notitie is geargumenteed dat er verschillende visies mogelijk zijn op de ontwikkeling van de natuur in de Waddenzee. Men kan focussen op het huidige systeem, en zich afvragen hoe de randvoorwaarden voor dat systeem kunnen worden gewijzigd, in de hoop de biodiversiteit of het ecosysteemfunctioneren te verbeteren. Men kan anderzijds ('top-down benadering') uitgaan van de basishypothese dat het voedselweb met name aan de top is verstoord, en dat daardoor belangrijke potenties in termen van biodiversiteit zijn verdwenen. Dit verschil in benadering zal ongetwijfeld effect hebben op de streefbeelden die men ontwikkelt voor de toekomst.

Daarnaast is geargumenteed dat er lacunes zijn in ons begrip van de samenhang in het ecosysteem, en dat er mogelijke belangrijke terugkoppelingen tussen structuur of samenstelling van het systeem met zijn functioneren de kern zouden kunnen vormen voor het beheer en de toekomstvisie. Dit punt is met name voor biobouwers ontwikkeld.

Tenslotte is geargumenteed dat zonder twijfel belangrijke wijzigingen zullen optreden in de komende decennia, door introductie van nieuwe soorten, verdwijnen of verminderen in belang van huidige sleutelsoorten, en nog onbekende wijzigingen in het functioneren van het ecosysteem.

Deze lijnen komen alle samen wanneer men 'streefbeelden' ontwikkelt voor de natuur in de context van de menselijke maatschappij. Dergelijke streefbeelden zijn belangrijk, ook juridisch, omdat ze de toetssteen vormen voor welk maatschappelijk gebruik van het gebied kan worden gemaakt. Het is vrijwel uitgesloten om de huidige, of historische, toestand van het gebied als 'streefbeeld' te hanteren. Soorten die daarin voorkomen kunnen door externe omstandigheden (temperatuur, zeespiegelstijging) uit het systeem verdwijnen, of incompatibel zijn met de manier waarop het systeem in de huidige of toekomstige situaties functioneert (kan functioneren). Er is behoefte aan het relateren van (mogelijke) biodiversiteit in het systeem met de manier waarop het functioneert. Dergelijke ('end-to-end') ecologische modellen vormen nog steeds een grote uitdaging voor de wetenschap, en er is weinig methodologie waarop men kan terugvallen.

Het paradigma van 'systemen in beweging', dat door de mondiale veranderingen onontkoombaar wordt opgelegd, is een bedreiging voor de bescherming ('behoud', 'herstel') van de natuur. Enerzijds moet men erkennen dat het systeem zal veranderen, anderzijds is niet elke verandering vanuit het oogpunt van de natuur even wenselijk of verantwoord. Er moet een houvast blijven voor het natuurbeleid, en dat houvast moet de essentiële kwaliteiten van een gebied maximaal vrijwaren in een veranderende wereld.

De centrale vraag is: 'wat zijn de essentiële kwaliteiten of waarden van de Waddenzee-natuur?' En, als deze waarden niet zijn te definiëren aan de hand van de actuele of voorbije *toestand*, omdat het systeem hoe dan ook zal veranderen, hoe kan men deze waarden dan wel benaderen en bij het beheer maximaliseren?

Het probleem is veel uitgebreider dan een puur ecologische analyse, omdat waarden per definitie cultureel en sociaal bepaald zijn. Vanuit de ecologie kan wel een aantal krachtlijnen worden geschetst. Het internationale engagement van Nederland om met het beheer van de Waddenzee bij te dragen aan het in stand houden van migrerende

vogelpopulaties is wellicht de belangrijkste randvoorwaarde. De uitgestrektheid van de (internationale) Waddenzee, en daardoor de mogelijkheid om een rol te spelen in het behoud van populaties die niet te handhaven zijn op kleine oppervlaktes, moet een rol spelen in de ambities voor natuurbescherming. Die uitgestrektheid is bovendien van belang om grootschalige natuurlijke processen vrij spel te geven. Dit voorbeeld illustreert een belangrijk principe: de populatiedynamiek en de natuurlijke processen stellen randvoorwaarden aan de manier waarop een 'waarde' of sociaal-culturele ambitie kan worden geïmplementeerd. Men kan belangrijke vogelpopulaties die afhankelijk zijn van grote gebieden met voor die gebieden typische natuurlijke processen niet 'een beetje beschermen': het is of een groot ongestoord gebied en bescherming, of geen bescherming.

De kwaliteiten van het landschap zijn vanuit toeristisch oogpunt, maar ook voor de natuur van groot belang. De beschermde status van de Waddenzee laat toe in dit gebied te kiezen voor duurzame en natuurgerichte ontwikkeling, en dus niet voor ontwikkelingen die een grote impact hebben op de natuur. De schaal voor dergelijke keuzes is niet het Waddengebied zelf, maar internationaal: leidinggevend is wat het Waddengebied binnen Nederland en zelfs Europa of de wereld aan unieke kwaliteiten heeft te bieden.. Dit illustreert een tweede belangrijk principe: bij het stellen van een ambitie stelt men ook een schaal. Beheer ten behoeve van de ambitie moet gevoerd worden op een schaal die overeenkomstig is. Dit sluit beheersmaatregelen op kleinere schaal uiteraard niet uit, maar het vereist wel dat op de gepaste ruimtelijke schaal in coördinatie en vastleggen van principes en ambities kan worden beslist.

Tenslotte moet worden opgemerkt dat kwaliteiten of waarden niet alleen ecologisch zijn te definiëren, maar dat ze ook verband houden met de geschiedenis (ecologische geschiedenis, menselijke geschiedenis) en culturele traditie in het gebied. Dit illustreert een derde principe: er is sterke behoefte aan interne consistentie van de ambities die worden nagestreefd voor het gebied. Het creëren van draagvlak voor die ambities wordt vrijwel onmogelijk wanneer ze niet stroken met sociaal-culturele waarden die breed worden gedragen.

De belangrijkste lacune op dit gebied wordt gevormd door de spanning tussen algemene principes zoals hierboven verwoord, en de detaillering die in het huidige governance model nodig is om tot beleid te komen. Een (interdisciplinaire) studie van dit vraagstuk dringt zich op. Deze moet tevens gepaard gaan met een onderzoek naar optimale governance, uitgaande van de wetenschappelijke onzekerheden rond de toekomst van de ecologie in het gebied, de noodzaak afdwingbare regels te hanteren, de noodzaak draagvlak voor het beleid te creëren, en de ruimtelijke en temporele schaal die wordt opgelegd door zowel natuurlijke als sociaal-culturele processen.

10. Conclusies en aanbevelingen: een perspectief voor wetenschap als ‘ogen en oren’ van het beleid

In dit document worden kennislacunes geconstateerd en aanbevelingen gedaan. De krachtlijnen daarvan zijn de volgende:

- Er is behoefte aan **consistente monitoring** van basisgegevens van het ecosysteem, die gekoppeld wordt aan **modellering** van de basis van de voedselketen.
- Er is een sterkere **integratie** nodig tussen geomorfologisch en ecologisch onderzoek en modellering. Een sleutelrol daarbij wordt gespeeld door de dynamiek van slib in het gebied
- De **biologische interacties** in het systeem, met name die interacties die een zelfversterkend effect kunnen vertonen waardoor drempelwaarden in de dynamiek kunnen voorkomen, verdienen nader onderzoek. Dit kan gedeeltelijk in het gebied zelf, maar zal ook moeten steunen op **vergelijkend onderzoek** met andere vergelijkbare gebieden. Tevens bieden dergelijke vergelijkende onderzoeken de mogelijkheid om mechanismen van ‘top-down regulatie’ aan een kritisch onderzoek te onderwerpen
- Veranderingen in de Waddenzee als gevolg van **mondiale veranderingen** zijn te verwachten, maar de vorm waarin deze zich zullen voordoen is nagenoeg onvoorspelbaar. Gerichte lange-termijn monitoring dringt zich op. Dit kan tevens de ideale achtergrond vormen voor proces-geïoriënteerd onderzoek.
- Er is behoefte aan een geïntegreerde **visieontwikkeling** en evaluatieproces voor menselijke activiteiten in het gebied. Daarbij moeten meerdere activiteiten bij elkaar worden betrokken, moet de evaluatie interdisciplinairder zijn, meer gericht op toekomstige duurzame ontwikkeling, meer rekening houden met externe en diffuse verstoringen en meer gericht zijn op de Waddenzee als geheel.
- Er is behoefte aan een veel scherpere definitie van **ecologische waarden** in de Waddenzee, die rekening houdt met te verwachten toekomstige veranderingen, met governance structuren, en met de nood de essentiële kwaliteiten van het gebied veilig te stellen

Om aan deze doelstellingen invulling te geven is een kader nodig, waarin interdisciplinaire samenwerking gemakkelijk en vruchtbaar kan plaatsvinden, monitoring en onderzoek elkaar versterken, data, kennis en modellen uitgewisseld kunnen worden tussen verschillende onderzoekers en instellingen, experimenteeruimte is voor innovatief onderzoek en een perspectief op lange termijn wordt geboden om veranderingen in het ecosysteem te volgen over de relevante (lange) tijdschaal. Deze uitdaging is door de Waddenacademie opgepakt en uitgewerkt in de kennisagenda voor de Wadden. De daarin geschetste brede en geïntegreerde, systeemgerichte onderzoeksprogramma's hebben alle ecologische aspecten. Ecologie is een centraal en dragend element in één van de horizontale programma's, gericht op geïntegreerde monitoring en het faciliteren van experimenteel onderzoek in een LTER (long term ecological research site). Verder staat

ecologie centraal in het verticale programma dat zich richt op de natuur in de Wadden. Voor details verwijzen we naar de kennisagenda.

Wij adviseren om beleidsgericht onderzoek, zeker waar dit strategische keuzes over de langere termijn betreft, zo nauw mogelijk te laten aansluiten bij de onderzoeksinfrastructuur en de geïntegreerde programma's die door de kennisagenda worden geboden. Experimenten zoals het instellen van een no-take zone, verschillende vormen van MZI's, natuurherstel door stoppen met mosselzadvisserij etc. zouden idealiter in een goed gemonitorde omgeving moeten worden uitgevoerd. Aan de andere zijde van het spectrum moet echter ook ruimte zijn (door OCW gecreëerd worden) om vrij en innovatief onderzoek te laten opbloeien in een omgeving waar het basiswerk (monitoring, doormeten van allerlei basale processen) al wordt verzorgd. Wij zijn ervan overtuigd dat concentratie gecombineerd met confrontatie van disciplines en met opentrekken naar het internationale niveau, het onderzoek maar ook het beleid in de Waddenzee een perspectief kan bieden naar een vruchtbare toekomst.

11. Referenties

- Atkinson, P. W. and others 2005. Unravelling the migration and moult strategies of a long-distance migrant using stable isotopes: Red Knot *Calidris canutus* movements in the Americas. *Ibis* **147**: 738-749.
- Atkinson, P. W., N. A. Clark, M. C. Bell, P. J. Dare, J. A. Clark, and P. L. Ireland. 2003. Changes in commercially fished shellfish stocks and shorebird populations in the Wash, England. *Biological Conservation* **114**: 127-141.
- Austin, G. E., and M. M. Rehfish. 2005. Shifting non-breeding distribution of migratory fauna in relation to climate change. *Global Change Biology* **11**: 31-38.
- Bakker, J. P., D. P. J. Kuijper, and J. Stahl. 2009. Community ecology and management of salt marshes. In H. A. Verhoef and P. J. Morin [eds.], *Community Ecology Processes, Models and Applications*. Oxford University Press.
- Baretta, J., and P. Ruardij [eds.]. 1988. *Tidal flat estuaries . Simulation and analysis of the Ems Estuary*. Springer-Verlag.
- Beaugrand, G. 2004. The North Sea regime shift: evidence, causes, mechanisms and consequences. *Progress in Oceanography* **60**: 245-262.
- Beukema, J. J. 1993. Increased mortality in alternative bivalve prey during a period when the tidal flats of the Dutch Wadden Sea were devoid of mussels. *Netherlands Journal of Sea Research* **31**: 395-406.
- Beukema, J. J., J. J. W. M. Brouns, and W. J. Wolff. 1990. Expected effects of climatic change on marine coastal ecosystems. Kluwer Academic.
- Beukema, J. J., and R. Dekker. 2005. Decline of recruitment success in cockles and other bivalves in the Wadden Sea: possible role of climate change, predation on postlarvae and fisheries. *Marine Ecology Progress Series* **287**: 149-167.
- Beukema, J. J., P. J. C. Honkoop, and R. Dekker. 1998. Recruitment in *Macoma balthica* after mild and cold winters and its possible control by egg production and shrimp predation. *Hydrobiologia* **376**: 23-34.
- Blew, J. and others 2007. Trends of Waterbird Populations in the International Wadden Sea 1987-2004: An Update. *Wadden Sea Ecosystem* **23**: 9-31.
- Blomert, A.-M., B. J. Ens, J. D. Goss-Custard, J. B. Hulscher, and L. Zwarts. 1996. Oystercatchers and their estuarine food supplies. *Ardea* **84A**: 1-538.
- Brett, M., and D. C. Müller-Navarra. 1997. The role of highly unsaturated fatty acids in aquatic foodweb processes. *Freshwater Biology* **38**: 483-499.
- Brinkman, A. G. 1995. Integration of Effects of Climate Changes on estuarine ecosystem communities. IBN-DLO.
- Brinkman, A. G., N. Dankers, and M. Van Stralen. 2002. An analysis of mussel bed habitats in the Dutch Wadden Sea. *Helgoland Marine Research* **56**: 59-75.
- Brinkman, A. G., and J. M. Jansen. 2007. Draagkracht en exoten in de Waddenzee, p. 34 pp. Wageningen IMARES Rapport.
- Brinkman, A. G., and A. C. Smaal. 2003. Onttrekking en natuurlijke productie van schelpdieren in de Nederlandse Waddenzee in de periode 1976-1999, p. 247 pp., Alterra/RIVO. Alterra-rapport.
- Brussaard, C. P. D., G. Bratbak, A.-C. Baudoux, and P. Ruardij. 2007. Phaeocystis and its interaction with viruses. *Biogeochemistry* **83**: 201-215.
- Cadée, G. C. 2008a. Herring gulls feeding again on Pacific oysters *Crassostrea gigas* in the Dutch Wadden Sea near Texel. *Basteria* **72**: 33-36.
- . 2008b. Oystercatchers *Haematopus ostralegus* catching Pacific oysters *Crassostrea gigas*. *Basteria* **72**: 25-31.
- Cadee, G. C., and J. Hegeman. 2002. Phytoplankton in the Marsdiep at the end of the 20th century; 30 years monitoring biomass, primary production, and Phaeocystis blooms. *Journal of Sea Research* **48**: 97-110.

- Camphuysen, C. J. and others 2002. Mass mortality of common eiders (*Somateria mollissima*) in the Dutch Wadden Sea, winter 1999/2000: starvation in a commercially exploited wetland of international importance. *Biological Conservation* **106**: 303-317.
- Camphuysen, C. J., B. J. Ens, D. Heg, J. B. Hulscher, J. Vandermeer, and C. J. Smit. 1996. Oystercatcher *Haematopus ostralegus* winter mortality in The Netherlands: The effect of severe weather and food supply. *Ardea* **84A**: 469-492.
- Campos, J., and H. W. Van Der Veer. 2008. Autecology of *Crangon crangon* (L.) with an emphasis on latitudinal trends. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, Vol 46 **46**: 65-104.
- Colijn, F., and G. C. Cadee. 2003. Is phytoplankton growth in the Wadden Sea light or nitrogen limited? *Journal of Sea Research* **49**: 83-93.
- Dankers, N., R. Dame, and K. Kersting. 1989. The oxygen consumption of mussel beds in the Dutch Wadden Sea. *Scientia Marina* **53**: 473-476.
- De Goeij, P., and P. Luttkhuizen. 1998. Deep-burying reduces growth in intertidal bivalves: field and mesocosm experiments with *Macoma balthica*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **228**: 327-337.
- De Jonge, V. N. 1983. Relations between Annual Dredging Activities, Suspended Matter Concentrations, and the Development of the Tidal Regime in the Ems Estuary. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **40**: 289-300.
- . 1997. High remaining productivity in the Dutch western Wadden Sea despite decreasing nutrient inputs from riverine sources. *Marine Pollution Bulletin* **34**: 427-436.
- De Jonge, V. N., J. F. Bakker, and M. R. Van Stralen. 1996a. Recent changes in the contribution of the river Rhine and the North Sea to the eutrophication of the western Dutch Wadden Sea. *Netherlands Journal of Sea Research* **30**: 27-39.
- De Jonge, V. N., and D. J. De Jong. 2002. 'Global Change' impact of inter-annual variation in water discharge as a driving factor to dredging and spoil disposal in the river Rhine system and of turbidity in the Wadden Sea. *Estuarine Coastal and Shelf Science* **55**: 969-991.
- De Jonge, V. N., M. M. Engelkes, and J. F. Bakker. 1993a. Bioavailability of Phosphorus in Sediments of the Western Dutch Wadden Sea. *Hydrobiologia* **253**: 151-163.
- De Jonge, V. N., K. Essink, and R. Boddeke. 1993b. The Dutch Wadden Sea - a Changed Ecosystem. *Hydrobiologia* **265**: 45-71.
- De Jonge, V. N., and H. Postma. 1974. Phosphorus compounds in the Dutch Wadden Sea. *Netherlands Journal of Sea Research* **8**: 139-153.
- De Jonge, V. N., and J. E. E. Van Beusekom. 1992. Contribution of Resuspended Microphytobenthos to Total Phytoplankton in the Ems Estuary and Its Possible Role for Grazers. *Netherlands Journal of Sea Research* **30**: 91-105.
- De Jonge, V. N., J. Van Den Bergs, and D. J. De Jong. 1996b. Reintroduction of eelgrass (*Zostera marina*) in the Dutch Wadden Sea; review of research and suggestions for management measures. *Journal of Coastal Conservation* **2**: 149-158.
- De Jonge, V. N., and W. Van Raaphorst. 1995. Eutrophication of the Dutch Wadden Sea (western Europe), an estuarine area controlled by the River Rhine, p. 129-149. *In* A. J. McComb [ed.], *Eutrophic shallow estuaries and lagoons*. CRC-Series. CRC Press.
- Dijkema, K. S., V. D. W.E., H. W. G. Meesters, A. F. Zuur, E. N. Ieno, and G. M. Smith. 2007. Sea level change and salt marshes in the Wadden Sea: A time series analysis, p. 601-614. *In* A. F. Zuur, E. N. Ieno and G. M. Smith [eds.], *Analysing Ecological Data*. Springer Verlag.
- Dijkema, R. 1997. *Molluscan Fisheries and Culture in the Netherlands*. U.S. Department of Commerce.
- Dulvy, N. K., S. I. Rogers, S. Jennings, V. Stelzenmuller, S. R. Dye, and H. R. Skjoldal. 2008. Climate change and deepening of the North Sea fish assemblage: a biotic indicator of warming seas. *Journal of Applied Ecology* **45**: 1029-1039.
- Edelaar, P. 2002. *The Ecology and Evolution of Anti-Predation Traits in a Burrowing Bivalve, Macoma balthica*. Rijksuniversiteit Groningen.
- Elias, E. P. L., J. Cleveringa, M. C. Buijsman, J. A. Roelvink, and M. J. F. Stive. 2006. Field and model data analysis of sand transport patterns

- in Texel Tidal inlet (the Netherlands). *Coastal Engineering* **53**: 505-529.
- Ens, B. J. 2003. What we know and what we should know about mollusc fisheries and aquacultures in the Wadden Sea. *In* W. J. Wolff, K. Essink, A. Kellerman and M. A. van Leeuwe [eds.], *Proceedings of the 10th International Scientific Wadden Sea Symposium*. Ministerie van LNV, Den Haag.
- . 2006. The conflict between shellfisheries and migratory waterbirds in the Dutch Wadden Sea, p. 806-811. *In* G. C. Boere, C. A. Galbraith and D. A. Stroud [eds.], *Waterbirds around the world*. The Stationery Office.
- Ens, B. J., J. D. Goss-Custard, and T. P. Weber. 1995. Effects of climate change on bird migration strategies along the East Atlantic Flyway. Dutch National Research Programme on Global Air Pollution and Climate change,.
- Ens, B. J., A. C. Smaal, and J. De Vlas. 2004. The effects of shellfish fishery on the ecosystems of the Dutch Wadden Sea and Oosterschelde. Final report on the second phase of the scientific evaluation of the Dutch shellfish fishery policy (EVA II). Alterra-rapport 1011; RIVO-rapport C056/04; RIKZ-rapport RKZ/2004.031. Alterra, Wageningen.
- Eon. 1988a. Ecosysteemmodel van de westelijke Waddenzee. Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee.
- . 1988b. The ecosystem of the western Wadden Sea: field research and mathematical modelling. Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee.
- Fitzgerald, D. M., M. S. Fenster, B. A. Argow, and I. V. Buynevich. 2008. Coastal impacts due to sea-level rise. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* **36**: 601-647.
- Fitzgerald, D. M., S. Penland, and D. Nummedal. 1984. Control of Barrier-Island Shape by Inlet Sediment Bypassing - East Frisian Islands, West-Germany. *Marine Geology* **60**: 355-376.
- Goss-Custard, J. D. 1996. *The Oystercatcher: From Individuals to Populations*. Oxford University Press.
- Goss-Custard, J. D., R. W. G. Caldow, R. T. Clarke, S. E. A. L. D. Durell, and W. J. Sutherland. 1995. Deriving Population Parameters from Individual Variations in Foraging Behavior .1. Empirical Game-Theory Distribution Model of Oystercatchers *Haematopus-Ostralegus Feeding on Mussels Mytilus-Edulis*. *Journal of Animal Ecology* **64**: 265-276.
- Goss-Custard, J. D. and others 2004. When enough is not enough: shorebirds and shellfishing. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **271**: 233-237.
- . 2001. Density-dependent starvation in a vertebrate without significant depletion. *Journal of Animal Ecology* **70**: 955-965.
- Groenewold, S., and M. Fonds. 2000. Effects on benthic scavengers of discards and damaged benthos produced by the beam-trawl fishery in the southern North Sea. *Ices Journal of Marine Science* **57**: 1395-1406.
- Groffman, P. and others 2006. Ecological thresholds: The key to successful environmental management or an important concept with no practical application? *Ecosystems* **9**: 1-13.
- Hall, M. J., and M. T. Brown. 2002. Copper and manganese influence the uptake of cadmium in marine macroalgae. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology* **68**: 49-55.
- Hardin, G. 1968. Tragedy of Commons. *Science* **162**: 1243-&.
- Heip, C. H. R., N. K. Goosen, P. M. J. Herman, J. Kromkamp, J. J. Middelburg, and K. Soetaert. 1995. Production and consumption of biological particles in temperate tidal estuaries. *Oceanography and Marine Biology - an Annual Review*, Vol 33 **33**: 1-149.
- Heldoorn. 2008. Eindadviesing Heldoorn, p. 28+24 pp. Ministerie van LNV.
- Hilgerloh, G., and D. Pfeifer. 2002. Size selection and competition for mussels *Mytilus edulis*, by oystercatchers, *Haematopus ostralegus*, herring gulls, *Larus argentatus*, and common eiders, *Somateria mollissima*. *Ophelia* **56**: 43-53.
- Huizing, J. J. 1998. WadBOS. een prototype van een kennisstelsel voor beleidsanalyse van de Waddenzee, p. 71 pp., Rapport Rijkswaterstaat/RIKS/INFRAM.
- Infram. 2001. The process of development of the WadBOS decision support system in the Dutch Wadden Sea, p. 38 pp., INFRAM BV Zeewolde Report for RIKZ.
- Jones, C. G., J. H. Lawton, and M. Shachak. 1994. Organisms as Ecosystem Engineers. *Oikos* **69**: 373-386.

- Jongbloed, R. H., N. Dankers, A. G. Brinkman, J. A. Van Dalen, C. J. Smit, and J. E. Tamis. 2006. Effecten van storten van baggerspecie in het Marsdiep. een passende beoordeling ter onderbouwing van een aanvraag op basis van de Natuurbeschermingswet 1998. IMARES / TNO-rapport 2006-DH-R0313/B.
- Jonge, V. N. D., and D. J. D. Jong. 1992. Role of tide, light and fisheries in the decline of *Zostera marina* L. in the Dutch Wadden Sea., p. 161-176. Proceedings of the 7th International Wadden Sea Symposium. Netherlands Institute of Sea Research.
- Jonge, V. N. D., and J. F. Ruiter. 1996. How subtidal were the 'subtidal beds' of *Zostera marina* L. before the occurrence of the wasting disease in the early 1930's? Netherlands Journal of Aquatic Ecology **30**: 99-106.
- Kamermans, P. 1992. Growth limitation in intertidal bivalves of the Dutch Wadden Sea. Rijksuniversiteit Groningen.
- Koeman, J. H. 1971. Het voorkomen en de toxicologische betekenis van enkele chloorkoolwaterstoffen aan de Nederlandse kust in de periode van 1965 tot 1970. Rijksuniversiteit Utrecht.
- Kuipers, B. R., and G. J. Van Noort. 2008. Towards a natural Wadden Sea? Journal of Sea Research **60**: 44-53.
- Le Hir, P., Y. Monbet, and F. Orvain. 2007. Sediment erodability in sediment transport modelling: Can we account for biota effects? Continental Shelf Research **27**: 1116-1142.
- Leopold, M. F., R. K. H. Kats, and B. J. Ens. 2001. Diet (preferences) of Eiders *Somateria mollissima*. Wadden Sea Newsletter **2001-1**: 25-31.
- Lnv. 2004. Ruimte voor een zilte oogst. Naar een omslag in de Nederlandse schelpdiercultuur. Beleidsbesluit Schelpdiervisserij 2005-2020. Ministerie LNV, Den Haag.
- Loebl, M. and others 2009. Recent patterns in potential phytoplankton limitation along the Northwest European continental coast. Journal of Sea Research **61**: 34-43.
- Lorentz, H. A. 1926. Verslag Staatscommissie Zuiderzee, 1918-1926.
- Lotze, H. K. and others 2006. Depletion, degradation, and recovery potential of estuaries and coastal seas. Science **312**: 1806-1809.
- . 2005. Human transformations of the Wadden Sea ecosystem through time: a synthesis. Helgoland Marine Research **59**: 84-95.
- Maclean, I. M. D. and others 2008. Climate change causes rapid changes in the distribution and site abundance of birds in winter. Global Change Biology **14**: 2489-2500.
- Mcgrorty, S., R. T. Clarke, C. J. Reading, and J. D. Gosscustard. 1990. Population-Dynamics of the Mussel *Mytilus-Edulis* - Density Changes and Regulation of the Population in the Exe Estuary, Devon. Marine Ecology-Progress Series **67**: 157-169.
- Mensink, B. P. 1999. Imposex in the Common Whelk, *Buccinum undatum*. Wageningen Universiteit.
- Nehls, G., and C. Ketzenberg. 2002. Do Common Eiders *Somateria mollissima* exhaust their food resources? A Study on Natural Mussel *Mytilus edulis* beds in the Wadden Sea. Danish Review of Game Biology **16**: 47-61.
- Noordhuis, R., and A. L. Spaans. 1992. Interspecific Competition for Food between Herring *Larus-Argentatus* and Lesser Black-Backed Gulls *L-Fuscus* in the Dutch Wadden Sea Area. Ardea **80**: 114-132.
- Oost, A. P. 1995. Dynamics and sedimentary development of the Dutch Wadden Sea with emphasis on the Frisian Inlet. Universiteit Utrecht.
- Oost, A. P. and others 1998. Integrale Bodemdalingstudie Waddenzee: Hoofdrapport. Nederlandse Aardolie Maatschappij B.V., Assen.
- Philippart, C. J. M. and others 2007. Impacts of nutrient reduction on coastal communities. Ecosystems **10**: 95-118.
- Philippart, C. J. M., and H. G. Epping. in press. The Wadden Sea: A Coastal Ecosystem under Continuous Change. In M. J. Kennish and H. W. Paerl [eds.], Coastal Lagoons: Critical Habitats of Environmental Change. Marine Science Book Series. CRC Press.
- Philippart, C. J. M., H. M. Van Aken, J. J. Beukema, O. G. Bos, G. C. Cadée, and R. Dekker. 2003. Climate-related changes in

- recruitment of the bivalve *Macoma balthica*. *Limnology and Oceanography* **48**: 2171-2185.
- Piersma, T. 1994. Close to the edge: energetic bottlenecks and the evolution of migratory pathways in Knots. Rijksuniversiteit Groningen.
- Piersma, T., and A. Koolhaas. 1997. Shorebirds, shellfish(eries) and sediments around Griend, western Wadden Sea, 1988 - 1996. NIOZ-RAPPORT 1997 - 7. NIOZ.
- Piersma, T., A. Koolhaas, A. Dekinga, J. J. Beukema, R. Dekker, and K. Essink. 2001. Long-term indirect effects of mechanical cockle-dredging on intertidal bivalve stocks in the Wadden Sea. *Journal of Applied Ecology* **38**: 976-990.
- Postma, H. 1954. Hydrography of the Dutch Wadden Sea. *Archives Néerlandaises de Zoologie* **10**: 1-106.
- Rappoldt, C., B. J. Ens, M. Kersten, and E. Dijkman. 2004. Wader Energy Balance & Tidal Cycle Simulator WEBTICS. Technical Documentation version 1.1. Alterra rapport 869. Alterra, Wageningen.
- Reid, P. C., M. D. Borges, and E. Svendsen. 2001. A regime shift in the North Sea circa 1988 linked to changes in the North Sea horse mackerel fishery. *Fisheries Research* **50**: 163-171.
- Ridderinkhof, H. 2008. Zicht op een troebele zee. Oratie. Universiteit Utrecht.
- Ross, K. E., and J. R. Bidwell. 2003. Assessing the application of an additive model to estimate toxicity of a complex effluent. *Journal of Environmental Quality* **32**: 1677-1683.
- Rossi, F., P. M. J. Herman, and J. J. Middelburg. 2004. Interspecific and intraspecific variation of delta C-13 and delta N-15 in deposit- and suspension-feeding bivalves (*Macoma balthica* and *Cerastoderma edule*): Evidence of ontogenetic changes in feeding mode of *Macoma balthica*. *Limnology and Oceanography* **49**: 408-414.
- Ruardij, P., M. J. W. Veldhuis, and C. P. D. Brussaard. 2005. Modeling the bloom dynamics of the polymorphic phytoplankter *Phaeocystis globosa*: impact of grazers and viruses. *Harmful Algae* **4**: 941-963.
- Spaans, B., L. Bruinzeel, and C. J. Smit. 1996. Effecten van verstoring door mensen op wadvogels in de Waddenzee en de Oosterschelde. IBN-rapport 202. Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek (IBN-DLO), Wageningen.
- Stillman, R. A. and others 2000. Predicting mortality in novel environments: tests and sensitivity of a behaviour-based model. *Journal of Applied Ecology* **37**: 564-588.
- Stillman, R. A., J. D. Gosscustard, and R. W. G. Caldow. 1997. Modelling interference from basic foraging behaviour. *Journal of Animal Ecology* **66**: 692-703.
- Tulp, I., L. J. Bolle, and A. D. Rijnsdorp. 2008. Signals from the shallows: In search of common patterns in long-term trends in Dutch estuarine and coastal fish. *Journal of Sea Research* **60**: 54-73.
- Van Beusekom, J. E. E., U. H. Brockmann, K. J. Hesse, W. Hickel, K. Poremba, and U. Tillmann. 1999. The importance of sediments in the transformation and turnover of nutrients and organic matter in the Wadden Sea and German Bight. *German Journal of Hydrography* **51**: 245-266.
- Van Beusekom, J. E. E., and V. N. De Jonge. 1998. Retention of phosphorus and nitrogen in the Ems estuary. *Estuaries* **21**: 527-539.
- Van De Kam, J., B. J. Ens, T. Piersma, and L. Zwarts. 1999. Ecologische atlas van de Nederlandse wadvogels. Schuyt & Co.
- Van De Koppel, J., P. M. J. Herman, P. Thoolen, and C. H. R. Heip. 2001. Do alternate stable states occur in natural ecosystems? Evidence from a tidal flat. *Ecology* **82**: 3449-3461.
- Van De Koppel, J., M. Rietkerk, N. Dankers, and P. M. J. Herman. 2005. Scale-dependent feedback and regular spatial patterns in young mussel beds. *American Naturalist* **165**: E66-E77.
- Van Den Hoek, C., W. Admiraal, F. Colijn, and V. N. De Jonge. 1983. The role of algae and seagrasses in the ecosystem of the Wadden Sea: a review. *In* W. J. Wolff [ed.], *Ecology of the Wadden Sea*. A.A. Balkema.
- Van Der Graaf, A. 2006. Geese on a green wave: flexible migrants in a changing world. Rijksuniversiteit Groningen.
- Van Der Heide, T., E. H. Van Nes, G. W. Geerling, A. J. P. Smolders, T. J. Bouma, and M. M. Van Katwijk. 2007. Positive feedbacks in seagrass

- ecosystems: Implications for success in conservation and restoration. *Ecosystems* **10**: 1311-1322.
- Van Der Meer, J., J. J. Beukema, and R. Dekker. 2001. Long-term variability in secondary production of an intertidal bivalve population is primarily a matter of recruitment variability. *Journal of Animal Ecology* **70**: 159-169.
- Van Der Veer, H. W., R. Dapper, J. I. J. Witte, and P. A. Henderson. *subm.* The Wadden Sea in transition: species change, biomass decline and top predator loss.
- Van Gils, J. A. 2004. Foraging decisions in a digestively constrained long-distance migrant, the red knot (*Calidris canutus*). Rijksuniversiteit Groningen.
- Van Gils, J. A., A. Dekinga, P. J. Van Den Hout, B. Spaans, and T. Piersma. 2007. Digestive organ size and behavior of red knots (*Calidris canutus*) indicate the quality of their benthic food stocks. *Israel Journal of Ecology & Evolution* **53**: 329-346.
- Van Gils, J. A. and others 2008. Reversed optimality and predictive ecology: burrowing depth forecasts population change in a bivalve. *Biology Letters. Animal Behaviour* **5**: 5-8.
- Van Gils, J. A., B. Spaans, A. Dekinga, and T. Piersma. 2006. Foraging in a tidally structured environment by red knots (*Calidris canutus*): Ideal, but not free. *Ecology* **87**: 1189-1202.
- Van Hoey, G., J. Drent, T. Ysebaert, and P. M. J. Herman. 2007. The Benthic Ecosystem Quality index (BEQI), intercalibration and assessment of Dutch Coastal and Transitional Waters for the Water Framework Directive. NIOO rapport 2007-02.
- Van Raaphorst, W., and H. W. Van Der Veer. 1990. The phosphorus budget of the Marsdiep tidal inlet (Dutch Wadden Sea) in the period 1950 - 1985: importance of the exchange with the North Sea. *Hydrobiologia* **195**: 21-38.
- Verhulst, S., K. Oosterbeek, A. L. Rutten, and B. J. Ens. 2004. Shellfish fishery severely reduces condition and survival of oystercatchers despite creation of large marine protected areas. *Ecology and Society* **9**: -.
- Weijerman, M., H. Lindeboom, and A. F. Zuur. 2005. Regime shifts in marine ecosystems of the North Sea and Wadden Sea. *Marine Ecology-Progress Series* **298**: 21-39.
- Williamson, M. 1996. *Biological invasions.* Chapman & Hall.
- Wiltshire, K. H. and others 2008. Resilience of North Sea phytoplankton spring bloom dynamics: An analysis of long-term data at Helgoland Roads. *Limnology and Oceanography* **53**: 1294-1302.
- Wolff, W. J. 2000a. Causes of extirpations in the Wadden Sea, an estuarine area in the Netherlands. *Conservation Biology* **14**: 876-885.
- . 2000b. The south-eastern North Sea: losses of vertebrate fauna during the past 2000 years. *Biological Conservation* **95**: 209-217.
- . 2005a. The exploitation of living resources in the Dutch Wadden Sea: a historical overview. *Helgoland Marine Research* **59**: 31-38.
- . 2005b. Non-indigenous marine and estuarine species in The Netherlands. *Zoologische Mededelingen* **79**: 1-116.
- Ysebaert, T., P. Meire, P. M. J. Herman, and H. Verbeek. 2002. Macrobenthic species response surfaces along estuarine gradients: prediction by logistic regression. *Marine Ecology-Progress Series* **225**: 79-95.
- Zwarts, L., and R. H. Drent. 1981. Prey depletion and the regulation of predator density: oystercatchers (*Haematopus ostralegus*) feeding on mussels (*Mytilus edulis*), p. 193-216. *In* N. V. Jones and W. J. Wolff [eds.], *Feeding and survival strategies of estuarine organisms.* Plenum Press.
- Zwarts, L., and B. J. Ens. 1999. Predation by birds on marine tidal flats, p. 2309-2327. *In* N. J. Adams and R. H. Slotow [eds.], *Proceedings of the 22nd International Ornithological Congress in Durban.* BirdLife South Africa.
- Zwarts, L., and J. Wanink. 1989. Siphon Size and Burying Depth in Deposit-Feeding and Suspension-Feeding Benthic Bivalves. *Marine Biology* **100**: 227-240.
- Zwarts, L., and J. H. Wanink. 1993. How the Food-Supply Harvestable by Waders in the Wadden Sea Depends on the Variation in Energy Density, Body-Weight, Biomass, Burying Depth and Behavior of Tidal-Flat Invertebrates. *Netherlands Journal of Sea Research* **31**: 441-476.



Ambitie

De Waddenacademie heeft de ambitie het waddengebied te (laten) ontwikkelen tot een kraamkamer voor breed toepasbare, integrale kennis over duurzame ontwikkeling van een kustgebied, waar natuurwaarden centraal staan en een dragend onderdeel vormen van de lokale en regionale economie. Het gebied ontwikkelt zich tot een ontmoetingsplaats voor wetenschappers uit binnen- en buitenland, bestuurders, beleidsmakers en beheerders. Samen zoeken zij op basis van interdisciplinaire kennis duurzame en innovatieve oplossingen. In 2020 vormt het trilaterale waddengebied het best gemonitorde en best begrepen kustsysteem in de wereld.

