

## Samenvatting

Tweekleppige schelpen zijn een belangrijke component in de bodemfauna in vele kustgebieden omdat zij in hoge dichtheden voorkomen en van belang zijn als voedselbron voor andere soorten, zoals kustvogels, vissen, schaaldieren en de mens. Ze zijn over de hele aarde te vinden in een scala aan leefgebieden, van de polen tot de tropen. Over zo'n groot verspreidingsgebied zijn er grote verschillen in omgevingsfactoren zoals watertemperatuur, zoutgehalte, voedselaanbod en stroming.. Deze verschillen beïnvloeden groei, overleving en voortplanting en uiteindelijk bepalen en beperken ze de distributie van de verschillende soorten.

In de ondiepe Waddenzee, het grootste estuariene gebied in Noord Europa, zijn enkele soorten tweekleppigen dominant aanwezig. 65% van het totale gewicht van alle grote bodemdieren bestaat uit schelpdieren, zowel op de wadplaten (gebieden drooggevallen tijdens laagwater) als in het sublitorale gebied (gebieden die altijd onder water staan). De belangrijkste soorten in deze habitats zijn het nonnetje *Macoma balthica*, de kokkel *Cerastoderma edule*, de mossel *Mytilus edulis*, de strandgaper *Mya arenaria* en de recent geïntroduceerde Amerikaanse zwaardschede *Ensis americanus* en de Japanse oester *Crassostrea gigas* (zie Fig. 1.1, Hoofdstuk 1).

Ondanks de overeenkomsten in de levenscyclus van de soorten zijn er ook vele verschillen. De jonge stadia van een aantal van deze soorten, onder andere *M. balthica* en *C. gigas*, vindt men bijna uitsluitend in hoge dichtheden op de wadplaten, dit in tegenstelling tot *C. edule*, *M. arenaria*, *E. americanus* en *M. edulis* waar de jonge dieren zich over een veel groter gebied op de wadplaten en in het sublitoraal vestigen. Volwassen exemplaren worden meestal verspreid over een groter gebied (wadplaten en sublitoraal gebied) gevonden. De verschillen in levenscyclus in de Waddenzee geven aan dat ruimtelijke verschillen in voedselverdeling en groeiomstandigheden in de Waddenzee tussen leefgebieden (getijgebieden, sublitoraal) bepalend kunnen zijn voor de groei, leeftijd van geslachtsrijpheid, en uiteindelijke grootte en leeftijd.

### Doel van de studie

Dit proefschrift onderzoekt de groei en voortplanting van tweekleppigen in verschillende leefomstandigheden in de westelijke Waddenzee en het Noordzeekustgebied en hun relatie met de omgevingsfactoren vanuit een energetisch oogpunt. Deze aanpak zorgde ervoor dat interacties binnen- en tussen de soorten (o.a. competitie om voedsel) onderzocht konden worden. Hiertoe werd een wiskundig model toegepast, het 'Dynamic Energy Budget (DEB)' model dat de energiestromen in een dier beschrijft evenals de veranderingen van deze stromen in omgevingen waarin voedseldichtheden en temperaturen variëren (zie Fig. 1.4, Hoofdstuk 1).

Door het DEB model toe te passen is het mogelijk om de energiestromen in een enkel dier kwantitatief te beschrijven en om energetische investering in groei en voortplanting in relatie tot milieumomstandigheden (o.a. temperatuur) en voedselopname te analyseren. Alvorens het DEB model toegepast kan worden is basisinformatie over de diverse soorten vereist, zowel wat betreft groei en voortplanting in het veld, als wat betreft de DEB parameterwaarden om het model mee te voeden. In lijn hiermee bestaat het proefschrift uit de volgende drie hoofddeeltes:

[1] Veldstudies:

[2] Schatting van de parameters van het DEB model voor de verschillende soorten tweekleppigen;

[3] Toepassing van het DEB model voor de reconstructie van de voedselcondities in het veld om competitie tussen en binnen de soorten te analyseren.

## Veldstudies

### *De bestudeerde soorten*

Het onderzoek is uitgevoerd aan de vijf meest voorkomende soorten tweekleppigen: *M. balthica*, *C. edule*, *M. edulis*, *M. arenaria* en *C. gigas* in de Waddenzee. Deze soorten komen in verschillende gebieden voor. *M. balthica* heeft een ruime verspreiding en wordt aangetroffen zowel in de hoger gelegen gebieden van de wadplaten als in de subgetijdegebieden van de Waddenzee en in de buitendelta voor de kust.. Daarentegen komen *C. edule* and *M. edulis* alleen voor op de wadplaten tot in de ondiepe subgetijdegebieden van de Waddenzee. *M. arenaria* wordt meestal in dezelfde gebieden gevonden maar soms ook in dieper en verder van de kust gelegen gebieden. *C. gigas*, een van oorsprong Japanse soort, is tegenwoordig in groten getale aanwezig met een steeds verder uitbreidende populatie vooral op harde substraten in gebieden op de wadplaat en in het subgetijdegebied. Tussen de soorten bestaan verschillen: de schelp van *M. balthica* heeft een maximale lengte van 2.5 cm, *M. arenaria* van 10-15 cm, *C. edule* van 5 cm, *M. edulis* van 15 cm en *C. gigas* tot een maximum van 20 cm. Alle soorten zijn in gedeeltelijk en soms in een volledig ingegraven toestand te vinden in modderige en zandige sedimenten. Daarentegen hechten mosselen en oesters zich vaak aan harde voorwerpen zoals rotsen, dode schelpen of aan stenen.

Deze vijf soorten werden tijdens het onderzoek verzameld op wadplaten en in subgetijdegebieden in de Waddenzee en langs de Noordzeekust (zie Fig. 1.2, Hoofdstuk 1). In de verschillende gebieden is de bemonsteringswijze aangepast aan het gebied en de verspreiding (talrijkheid, diepteverdeling) van de soort. Op de wadplaten zijn de schelpen met de handen en een riek verzameld. Voor het verzamelen van *M. baltica* schelpen is daarnaast gebruik gemaakt van een met de hand te bedienen monsterbuis. In subgetijdegebieden zijn *M. baltica* en *M. arenaria* vanaf een boot bemonsterd met behulp van een ‘Reineck’ box corer en is *C. edule* met een sleepnet opgevisst. In kustgebieden is wederom gebruik gemaakt van een boot met in dit geval een ‘Van Veen’ grijper (zie Fig. 1.3, Hoofdstuk 1).

### *Groei en voortplanting*

Voor alle soorten werden de groei en voortplanting in de verschillende gebieden een jaar lang gevolgd. Groei en voortplanting waren duidelijk seizoensgebonden. Voor alle soorten werd er een toename van de lichaamsconditie gevonden in de loop van het voorjaar, maar zowel tussen de soorten als tussen de leefgebieden waren er verschillen. De toename van lichaamsgewicht begon het vroegst in *C. gigas*, al rond januari, voor *M. edulis* omstreeks februari en voor de ander soorten rond april. In *M. baltica* was er een duidelijk verschil tussen de gebieden: de groei in lichaamsgewicht was lager in het subgetijdengebied dan op de wadplaten of voor de kust (Hoofdstuk 4).

Naast groei, verschilt ook de voortplantingscyclus tussen de soorten. In *M. baltica* neemt het gewicht van de voortplantingsorganen vanaf de herfst toe met een maximum rond februari, waarna het paaien volgt (Hoofdstuk 4). Individuen in de kustzone stoppen duidelijk de meeste energie in voortplanting: de gewichten van hun voortplantingsorganen zijn het hoogste. Daarentegen is de totale voortplantingsinspanning per vierkante meter het hoogst in het subgetijdengebied omdat hier de hoogste dichtheid van individuen wordt gevonden.

In *M. edulis* begint de toename van de voortplantingsorganen rond februari (Hoofdstuk 2). De belangrijkste voortplantingsperiode is rond april gezien het feit dat de hoogste aantallen larven in mei in het water worden gevonden. De laatste jaren is de aanwas van jonge mosselen verminderd. Onderzocht is of dit veroorzaakt kan zijn door de toename van de gemiddelde wintertemperatuur in de laatste decennia wat geleid heeft tot een hoger energiebehoefte en verbruik, waardoor lichaamsconditie en beschikbaarheid van energie voor voortplanting afgenomen zijn. Er werd echter geen relatie gevonden tussen lichaamsconditie en wintertemperatuur. Dit duidt op andere factoren die van belang zijn zoals overleving en vestigingssucces van de larven.

Opmerkelijke verschillen in voortplantingssucces werden er gevonden tussen *C. edule* en *M. arenaria* (Hoofdstuk 3) die beide voorkomen op zowel de wadplaat als in het subgetijdengebied. Beide soorten hebben een identiek voortplantingsseizoen, maar *M. arenaria* investeert meer in voortplanting dan *C. edule*. Aangezien het gemiddeld lichaamsgewicht van *M. arenaria* veel hoger is dan dat van *C. edule*, zal de *M. arenaria* populatie in het westelijk deel van de Waddenzee een hogere voortplantingsinspanning vertonen dan die van *C. edule*. Desalniettemin is het voortplantingssucces van *C. edule* hoger dan dat van *M. arenaria*. Evenals bij *M. edulis* duidt dit op andere factoren die van belang zijn zoals overleving en vestigingssucces van de larven.

Voortplantingsproductiviteit kan op andere manieren worden gemeten dan door het meten van de hoeveelheid energie in de vorm van het gewicht van de voortplantingsorganen. Een alternatief is het meten van de aantallen en de grootte van de eicellen. Wat betreft eigrootte zijn er duidelijke verschillen tussen de soorten. *C. edule* heeft een gemiddelde eicelgrootte van 65  $\mu\text{m}$ , daarentegen hebben de eicellen van *M. arenaria* een diameter van 57  $\mu\text{m}$  en die van *C. gigas* van 50  $\mu\text{m}$ . Binnen een soort kan de eigrootte ook verschillen tussen individuen

in verschillende leefgebieden. In *C. gigas* verschilde de eiceldiameter tussen populaties in Frankrijk en Nederland (Hoofstuk 5), waarbij de gemiddelde eicel diameter -in tegenstelling tot de maximum schelpenlengte, het somatische gewicht en het gewicht van de voortplantingsorganen- af nam van zuid naar noord. De combinatie van toenemend gewicht van de voortplantingorganen en afnemende eiceldiameter impliceert een toename van het aantal geproduceerde eicellen van Frankrijk naar Nederland. Binnen een soort gezien hebben kleine eicellen meer tijd nodig om zich te kunnen ontwikkelen. Een langere ontwikkelingsduur betekent tegelijkertijd een langer verblijf in de watermassa en hierdoor meer tijd om zich te verspreiden. De recente verspreiding van de oester lijkt gerelateerd te zijn aan de toename van de watertemperatuur in de afgelopen jaren.

### Het Dynamic Energy Budget (DEB) model

Het Dynamic Energy Budget is een model dat de energieverdeling in een organisme beschrijft in relatie tot voedselomstandigheden en temperatuur. Het DEB model is door S.A.L.M. Kooijman van de Vrije Universiteit ontwikkeld. De elegantie van het model is dat toepassen van het model slechts de schatting van een gering aantal parameters vereist en dat hetzelfde model kan worden toegepast voor verschillende soorten met alleen maar aanpassingen in de parameterwaarden. Wanneer twee van de drie vrijheidsgraden bekend zijn (temperatuur, voedselomstandigheden, waargenomen groei), kan de derde met behulp van het DEB model gereconstrueerd worden.

In deze studie is het DEB model gebruikt om, gegeven de waargenomen groei in het veld onder de gemeten temperatuurcondities, de voedselomstandigheden te reconstrueren voor de verschillende soorten in de diverse leefgebieden. Het doel was om verschillen tussen soorten (inter-species) en binnen een soort tussen leefgebieden (intra-species) te analyseren.

### *Aannames van het model en parameterschatting*

Als eerste is, op grond van een literatuurstudie, nagegaan in hoeverre de onderliggende aannames van het DEB model aangaande relaties tussen, bijvoorbeeld, eigrootte, groeisnelheid, grootte bij innesteling en bij geslachtsrijpheid, en volwassen lichaamslengte geldig zijn voor schelpdieren (Hoofdstuk 6). Relaties zijn gevonden tussen lichaamsgrootte en, achtereenvolgens, de grootte bij de eerste voortplanting en de groeisnelheid; en tussen ei- en larvegrootte (volume) en ei- en larveontwikkelingstijd. Het voornaamste verschil tussen de veldwaarnemingen en de DEB voorspellingen was de relatie tussen ei- en larvevolume en het volwassen lichaamsvolume: kleine soorten bleken een groter volume te hebben dan voorspeld. Gesuggereerd is dat dit een weerspiegeling is van het feit dat een succesvolle settlement van de larven in en op het sediment vereist dat hun grootte zich verhoudt tot die van het sediment, waarbij de ondergrens gezet wordt door de korrelgrootte van slijkkige sedimenten.

In Hoofdstuk 7 zijn de waarden van de DEB modelparameters geschat voor de verschillende soorten op basis van gepubliceerde experimentele gegevens. Voor geen enkele soort kon op basis van de beschikbare veldgegevens een complete set DEB parameters worden bepaald. De problemen rondom parameterschatting werden meestal veroorzaakt door een gebrek aan betrouwbare datasets. Een protocol is ontwikkeld hoe om te gaan met incomplete datasets om toch een consistente parameterset te verkrijgen. De taxonomische verwantschap tussen de soorten uitte zich in gelijke onderhoudskosten, kosten voor groei en kosten voor energieopslagdichtheid. Verschillen tussen soorten kwamen tot uitdrukking in met name de voedselopnamesnelheid en in de fractie van de energie bestemd voor voortplanting. Deze verschillen worden weerspiegeld in de verschillen in maximale totale schelpenlengte tussen de soorten.

#### *Model simulaties*

In Hoofdstuk 8 werden de veldgegevens omtrent groei en watertemperatuur (van Hoofdstukken 2-5) gecombineerd met DEB modelsimulaties om een reconstructie van de voedselomstandigheden, geschaald tussen 0 (uithongering) en 1 (overmaat voedsel), voor de verschillende soorten en leefomgevingen te maken. Er werden 2 soorten simulaties gedaan: [1] reconstructie van de gemiddelde jaarlijkse voedselconditie op basis van lengte – leeftijd relaties en [2] seizoensvariatie in voedselniveau op grond van het seizoensverloop van groei en reproductie in het veld.

De voedselomstandigheden waren het best (vertoonden de hoogste waarden) in het voorjaar en de zomer, wat overeenkwam met het voornaamste groeiseizoen. Na de zomer vermindert de hoeveelheid voedsel voor tweekleppigen in het water en op het oppervlak van de bodem. Hierdoor neemt het gesimuleerde voedselniveau voor de verschillende soorten gedurende de zomer en/of de herfst af, hetgeen tevens aangeeft dat er tussen de soorten een sterke voedselcompetitie optreedt gedurende deze perioden. Bij voorbeeld, *M. balthica* en *C. edule* hebben een gesimuleerd jaarlijks voedselniveau tussen 0.7 en 1.0, dit in tegenstelling tot *M. edulis* met een gesimuleerd jaarlijks voedselniveau tussen 0.3 en 0.5. Het geeft aan dat de voedselomstandigheden in het veld beter zijn voor *M. balthica* en *C. edule* dan voor *M. edulis*.

In het algemeen waren de voedselomstandigheden ontoereikend voor maximale groei wat een voedsellimitatie in de Waddenzee aangeeft. Hoewel, het is nog steeds onbekend of deze voedsellimitaties het gevolg zijn van voedseltekorten en/of van milieuomstandigheden die efficiënte voedselopname verhinderen (zoals het sedimentgehalte van het water).

#### Slotopmerkingen en suggesties voor verder onderzoek

De resultaten die in dit proefschrift gepresenteerd worden, laten zien dat het DEB model kan worden toegepast voor de simulatie van groei en de reconstructie van voedselcondities in tweekleppigen. Om optimale resultaten te verkrijgen is de kwaliteit van de gegevens van groot belang. Leeftijdsbepaling in de verschillende soorten is gebaseerd op uitwendige

kenmerken zoals het aantal groeiringen. Hierin kunnen fouten opgetreden zijn die de discrepantie tussen veld en gesimuleerde gegevens kunnen verklaren. Daarom is het van groot belang om in de toekomst veel aandacht te schenken aan een nauwkeurige leeftijdsbepaling. Nauwkeurige leeftijdsbepaling kan onder andere met behulp van schelpkleuringen en/of zuurstof- en koolstofisotoopanalyse. Het gebrek van lange termijnseries van de groei van tweekleppigen kan ook hebben geleid tot verschillen tussen veldgegevens en modelsimulaties. Dit omdat de variatie in groei veroorzaakt door verschillen in omgevingsomstandigheden van jaar tot jaar niet in de simulaties zijn meegenomen.

Wat betreft temperatuurgegevens is het eveneens van belang om nauwkeurige en frequente metingen van de bestudeerde gebieden te hebben. Speciale temperatuurloggers lenen zich hier goed voor. In dynamische gebieden zoals de Waddenzee kan op deze manier meerdere keren per uur een nauwkeurige meting worden verkregen. Vooral de beschikbaarheid van lange meetseries (jaren) van uit de bestudeerde gebieden is van belang omdat individuen zijn blootgesteld aan jaar-tot-jaarvariatie in omgevingsomstandigheden, welke niet zijn meegenomen in deze studie.

De schatting van de DEB parameters voor de verschillende soorten was gebaseerd op gepubliceerde literatuurgegevens, meestal van laboratoriumexperimenten. Door het gebrek aan gegevensbestanden moest een protocol worden aangenomen om ontbrekende gaten te vullen en om een samenhang in de parameters te krijgen (Hoofdstuk 7). Optimaal zouden schattingen zijn gebaseerd op hiertoe opgezette laboratoriumexperimenten, die een gelijktijdige bepaling mogelijk maken van groei, voortplanting, zuurstofopname, energieopname en lichaamsconditie onder variërende voedselomstandigheden. Verder is het niet uit te sluiten dat er variatie bestaat in parameterwaarden binnen soorten. Dit aspect is niet meegenomen in deze studie. Het toepassen van het DEB model om groei te simuleren en om voedselomstandigheden te reconstrueren langs een breedtegraadgradiënt kan een eerste aanloop zijn om de specificiteit van de parameterwaarden binnen soorten in nader detail te bestuderen.

**Dankwoord:** Ik will graag Hans Witte, Ben Abbas, Henk van der Veer en Wim Wolff bedanken voor hun nuttige suggesties wat betreft Nederlands-Engels vertaling.