



MOOIWERK MOOIWAD

**Rol van top-predatoren
in het Waddengebied**

PROGRAMMA **NAAR EEN**
RIJKE WADDENZEE

Rol van top-predatoren in het waddengebied

Samenvatting

Toppredatoren spelen in een ecosysteem een belangrijke- en sturende rol. Omdat toppredatoren afhankelijk zijn van de gezondheid en de populatie-omvang van hun prooi zijn ze ook goede indicatoren van de gezondheid van een ecosysteem. In de Waddenzee wordt de rol van toppredatoren over het algemeen als belangrijk beschouwd.

Het meest bekende voorbeeld van de invloed van een predator is een directe vermindering van de populatie van prooi-soorten. Dat zou bijvoorbeeld het geval kunnen zijn voor zeehonden in de Waddenzee (verminderend effect op de vispopulatie), maar de onzekerheden in de schatting van deze invloed zijn groot.

Nog groter worden de onzekerheden bij de diepere doorwerkingen, ook wel bekend als cascade-effecten. In dit rapport wordt een kwalitatieve beschrijving van deze effecten gegeven.

Diverse toppredatoren zijn in de loop der tijd uit de Waddenzee en Noordzee-kustzone verdwenen. Voorbeelden daarvan zijn ruwe haai, orca en steur. Door directe- en indirecte doorwerkingen kan herintroductie van deze soorten voor onverwachte effecten in het ecosysteem zorgen.

MOOIWERK
MOOIWAD

Inhoud

Inleiding	4
Doelstellingen:.....	4
Grove inventarisatie (top) predatoren in de Waddenzee	6
Welke toppredatoren zijn er in de Waddenzee?	6
Afwezige Top Predatoren	7
Effecten van toppredatoren op interacties en het systeem	8
Top-down-effecten.....	9
Populatie-effecten.....	9
Niet dodelijke effecten	10
1.a. Leren door observatie	10
2. Verspreiding	11
2.a. Gebiedsuitsluitsel	11
2.b. Verjaging.....	12
3. Morfologische effecten	13
Trofische cascades.....	14
Effecten op het systeem.....	14
Meso-predator release.....	14
Invasie gevoeligheid	17
Mate van het effect.....	18
Rol van de mens als toppredator	19
Discussie en Conclusies	20
Rol van toppredatoren	20
Kennis situatie in de Waddenzee	20
Consequenties voor beleid.....	21

Inleiding

Toppredatoren (Apexpredator) is de term die over het algemeen wordt gebruikt om de grootste roofsoorten (predatoren) in een gebied te beschrijven. De term is indicatief voor hun plaats hoog in de voedselketen waarbij ze zelf (bijna) niet slachtoffer zijn van predatie door anderen (Wallach et al., 2015).

In elk ecosysteem spelen toppredatoren een belangrijke en sturende rol. Hun roofactiviteiten (trofische interacties) en hun aanwezigheid (niet trofische interacties) kunnen een grote impact hebben op een ecosysteem via directe effecten (b.v. opeten van prooi-soorten, verjagen) en indirecte effecten (zogenoemde trofische cascade-effecten). Via deze mechanismen zorgen deze 'jagers' er onder andere voor dat populaties van grazers, kleinere (meso) predatoren en aaseters niet te groot worden (trofische controle; Estes et al., 2011; Ripple et al., 2014). Omdat de toppredatoren bovenaan de voedselketen staan, wordt hun effect op het systeem ook wel als "top-down" beschreven.

Omdat toppredatoren afhankelijk zijn van de gezondheid van hun prooi en de gezondheid van diens populaties is de stand van toppredatoren een goed indicator voor de gezondheid van het ecosysteem als geheel.

In de Waddenzee wordt de rol van toppredatoren over het algemeen als belangrijk beschouwd, maar er is veelal weinig bekend over wat deze effecten precies inhouden. Om een goed beeld te krijgen van de stand van het ecosysteem van de Waddenzee is het nodig om een overzicht te creëren van:

- + welke toppredatoren zijn er in de Waddenzee?
- + wat zijn hun effecten op de populaties van organismen in het gehele voedsel web?

Het streven in dit document is dan ook om de huidige kennis betreffende toppredatoren samen te vatten en zo mogelijk het volgende te beantwoorden:

- + Is er sprake van een optimale situatie?
- + Of is de Waddenzee in transitie?
- + Of bevindt de Waddenzee zich in een "alternatieve" staat?

Aanvullend zullen eventuele kennisleemten uitgelicht worden. Dit kan leiden tot een verdere prioritering in onderzoek.

Doelstellingen:

Creëren van een overzicht van toppredatoren in het Waddengebied (Waddenzee en buitendelta) en hun rol in het voedselweb. Dit heeft als doel het beschikbaar stellen van een helder overzicht, die als kennisbron kan dienen voor keuzes in strategisch beleid en kennisagendering.

1. Welke toppredatoren heeft het waddenecosysteem?
2. Welke prooi-soorten hebben ze?
3. Welke effecten heeft hun aanwezigheid op de Waddenzee?

4. Welke kennisleemten zijn er nog?
5. Is de huidige situatie een afgeleide van een ecologisch optimale situatie?
6. Gaat het hier om een alternatieve staat? Transitie situatie?
7. Zijn er, of ontbreken er, trofische controles (top-down/ bottom-up)?

In het onderzoek wordt ook aandacht besteed aan predatoren die tegenwoordig niet (meer) aanwezig zijn. Zowel het droogvallende (litoraal) als onderwater (sublitoraal) zal beschouwd worden als onderdeel van één systeem.

Grove inventarisatie (top) predatoren in de Waddenzee

Per definitie zijn toppredatoren, soorten die zelf niet prooi zijn voor anderen in het systeem. Dat gezegd hebbende, kan het soms lastig zijn om duidelijkheid te krijgen wanneer een soort een toppredator is. Bij aan- of afwezigheid van een bepaalde soort kan een andere soort vervolgens een toppredator zijn of niet. Bij aanwezigheid van een slechtvalk is een steltloper bijvoorbeeld géén top-predator. Maar op het moment dat er geen valk in het gebied voorkomt, dan is de steltloper dat wél.

In deze paper worden meerdere scenario's bediscussieerd. Het uitgangspunt is een Waddenzeebreed-perspectief waarbij elke toppredator in principe aanwezig kan zijn.

In deze paper wordt er voor elk deel eerst een situatie beschreven waarin de mens buiten beschouwing wordt gelaten. In een aparte paragraaf wordt dan de rol van de mens als predator beschreven.

Welke toppredatoren zijn er in de Waddenzee?

Er zijn in de Waddenzee drie soorten groepen waarin de toppredatoren zich bevinden. Zoogdieren, Vogels en Vissen. Onder deze soorten worden de volgende aanwezige soorten als toppredator genoemd.

Zoogdieren	Gewone Zeehond (<i>Phoca vitulina</i>)
	Grijze zeehond (<i>Halichoerus grypus</i>)
	Bruinvis (<i>Phocoena phocoena</i>)
Vogels	Slechtvalk (<i>Falco peregrinus</i>)
	Zeearend (<i>Haliaeetus albicilla</i>)
	Aalscholvers (<i>Phalacrocorax carbo</i>)
	Grote mantelmeeuw (<i>Larus marinus</i>)
	Kleine mantelmeeuw (<i>Larus fuscus</i>)
	Zilvermeeuw (<i>Larus argentatus</i>)
	Grote Stern (<i>Sterna sandvicensis</i>) ¹
	Lepelaar (<i>Platalea leucorodia</i>)
Vissen	Stekelrog (<i>Raja clavata</i>)
	Hondshaai (<i>Syliorhinus canicula</i>)

¹ <https://www.sovon.nl/nl/actueel/nieuws/grijpgrage-slechtvalk> visdief & dwergstern slachtoffer van slechtvalken
(van Nus and Kleefstra, 2017)

Afwezige Top Predatoren

Een reconstructie van de soortensamenstelling in de Waddenzee in een ver verleden is mogelijk, omdat dit goed gedocumenteerd is. En er is veel archeologisch onderzoek (geweest). Zo geven oude visvangst-gegevens een goed inzicht in de soorten die in het verleden in het systeem aanwezig waren. Dit komt ondermeer omdat bij visserij de doelsoorten vaak de grote roofsoorten zijn. Zichtbare soorten, zoals grote zoogdieren (zeehonden en bruinvissen) werden ook regelmatig gerapporteerd.

Orca (*Orcinus orca*) (Lotze, 2005)(Reijnders, Pers. Comm. 2017)

Steur (*Acipenser sturio*) **Passant** (Wolff and Reise, 2002)

Volwassen Kabeljauw (*Gadus morrhua*)

Witsnuit dolfijn (*Lagenorhynchus albirostris*) (Reijnders, Pers. Comm. 2017)

Ruwe Haai (*Galeorhinus galeus*)

Gladde Haai (*Mustelus mustelus*)

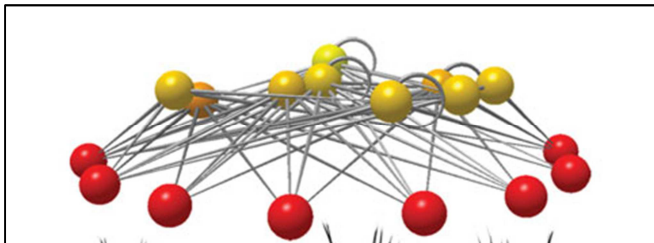
Effecten van toppredatoren op interacties en het systeem

Over het algemeen bestaat een voedsel/trofische web uit een serie interacties tussen soorten en de omgeving. Deze interacties zijn veelvuldig en kunnen zeer complex zijn. Wanneer alleen al de (trofische) wie-eet-wie-interacties bekeken worden, kan het geheel zeer onoverzichtelijk zijn (zie figuur 1).

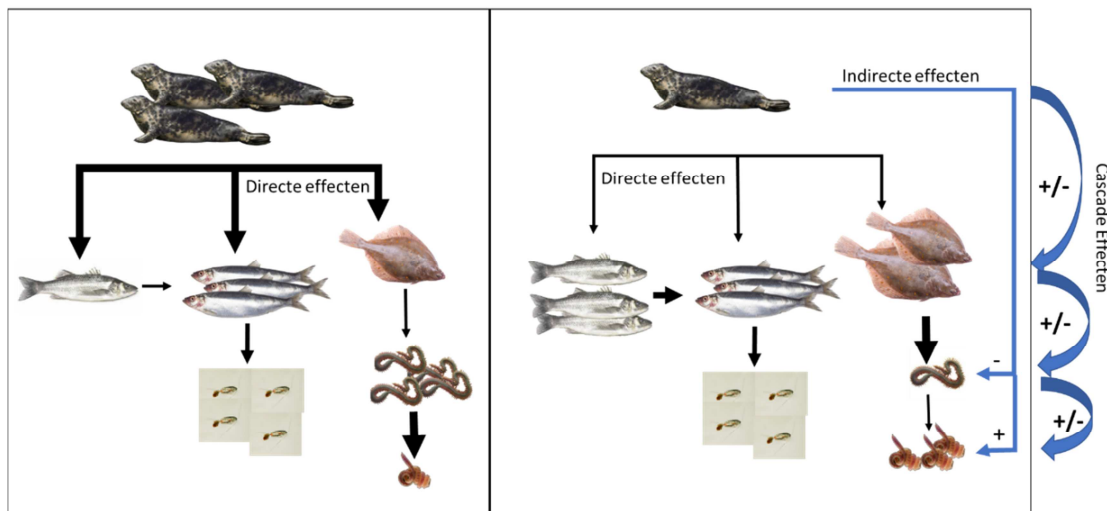
Interacties in een trofisch web worden in enkele categorieën gesplitst (Figuur 2):

- a. Directe effecten: (b.v. De ene soort eet de andere en vermindert zijn populatie)
- b. Indirecte effecten: (b.v. de zeehond eet de algen-eter waardoor de algen minder worden gegeten en dus beter groeien)
- c. Cascade effecten: effecten wat door het gehele voedselweb resoneren (b.v. de zeehond eet de algen-eter, algen groeien beter, nutriënten worden uit het water verbruikt, het water wordt helderder, prooi-soorten kunnen minder goed verstopten enz.)

Zulke effecten kunnen in een interactie meerdere richtingen op bewegen. Echter, in dit rapport worden de interacties besproken die vanuit de toppredatoren worden aangestuurd. Dit zijn, zoals eerder benoemd, 'Top-down'-interacties (soms ook 'top-down control' genoemd). Waar relevant worden ook de terugkoppelingen (feedback) in hoofdlijnen besproken.



Figuur 1: Een voorbeeld van een voedsel web in de Waddenzee gebaseerd op isotopen analyses (aangepast uit Van der Zee et al. 2016)



Figuur 2: een versimpelde verbeelding van directe en indirecte effecten in een interactie/ voedsel web

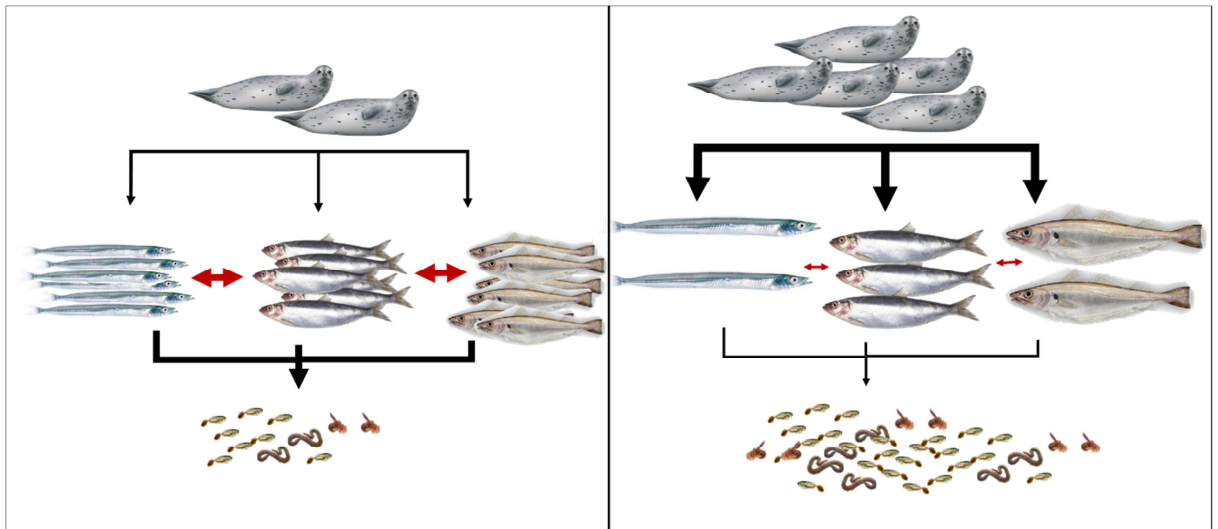
Top-down-effecten

Top-down-effecten uiten zich op verschillende manieren. Van eenvoudig te begrijpen effecten tot onverwachte relaties die complexer liggen vanwege een opeenstapeling van interacties tussen prooi-soorten, of zelfs prooi-soorten en hun omgeving. Hieronder bespreken we kort het soort interacties die typerend zijn. Waar mogelijk wordt er een voorbeeld uit het ecosysteem van de Waddenzee gegeven.

Populatie-effecten

Het eenvoudigste voorbeeld van top-down effecten is de beïnvloeding van een prooi-soortpopulatie door een toppredator. Dit zijn de effecten die je vaak terugziet wanneer de effecten van jacht of visserij worden besproken. Als de toppredator meer van zijn prooi-soort opeet dan zal de populatie van deze proportioneel dalen. De recente publicatie van Aarts et al. (2018) lijkt hierop te wijzen. Uit de uitgevoerde modeloefening komt dat de zeehonden in de Waddenzee de aldaar en in de Noordzee-kustzone aanwezige vispopulatie sterk zo kunnen reduceren (zie ook figuur 2). De onzekerheden zijn echter groot. Dergelijke effecten zijn ook bekend van de herintroductie van de grijze wolf (*Canis lupus*) in Yellowstone National Park in de VS. De introductie zorgde voor een keldering in de populatie van een van hun prooidieren, de hertachtige Wapiti (*Cervus canadensis*).

Echter, de interacties tussen soorten zijn zelden zo simpel. Doorwerkende effecten in een populatie zoals door Aarts 2018 wordt gesuggereerd zijn terug te zien in Figuur 3. Verkleining van populaties van prooi-soorten kan als neven effect hebben dat de onderlinge concurrentie afneemt en bijvoorbeeld er meer voedsel beschikbaar komt. Resultaat, de verminderde aantal individuen van de prooi-soort kunnen groter worden. De dieper doorwerkende cascade-effecten worden later in dit rapport besproken.



Figuur 3: Versimpeld schema om a) directe effecten van een toppredator op prooi-soorten, (de aantallen van prooi-soorten worden verkleind). b) Secundaire effecten van verandering in toppredator abundantie op prooi-soorten. Verhoging van predatiedruk verlaagt concurrentie tussen soorten (rode pijlen) met als gevolg dat "overgebleven" individuen minder voedsel beperkt zijn en bijvoorbeeld mogelijk groter worden of langer leven (Aarts et al., 2018).

Niet dodelijke effecten

Toppredatoren hebben een direct effect op hun prooipopulatie. Maar er zijn meer effecten dan alleen wat de roofdieren opeten. In de wetenschap worden de niet-dodelijke-effecten ook veelvuldig besproken. Dit is een categorie effecten waarbij de aanwezigheid van één soort, een predator in dit geval, een invloed heeft op prooi-soorten. De invloed is onder meer merkbaar op:

- Gedrag
- Verspreiding
- Morfologie

Deze worden hieronder besproken.

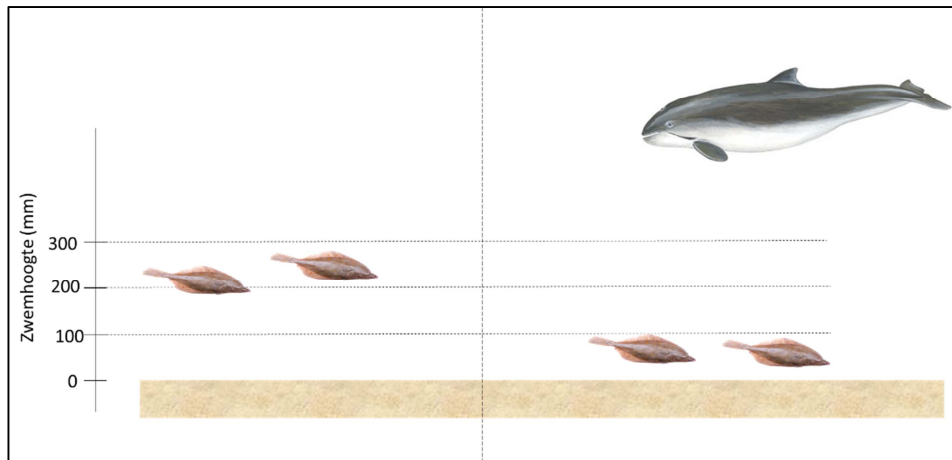
1. Gedragseffecten

De aanwezigheid van een toppredator in het systeem kan een dramatisch effect hebben op het gedrag van een prooi-soort. Er zijn veel voorbeelden van buiten het Waddenzee-ecosysteem. Sommige van deze soorten komen ook in de Waddenzee voor, waardoor er een sterk vermoeden is dat dit ook hier voorkomt. Directe bewijs hiervan in de Waddenzee ontbreekt echter. Gedragseffecten zien we terug op verschillende manieren.

1.a. Leren door observatie

Wanneer een predator zich in een omgeving bevindt en actief jaagt wordt dit gedrag geobserveerd/ervaren door de niet-slachtoffers in de omgeving (ook individuen die aan de ervaring ontsnappen). Onderzoek aan platvis toont aan dat bij observatie van een soortgenoot dat wordt gepredeerd, overige individuen in de populatie hun gedrag aanpassen. Dit doen ze o.a. door minder ver uit de beschutting te zwemmen, minder hoog in

de waterkolom te zwemmen (Figuur 4) en sneller vluchten bij het zien van de predator. Dit effect is niet een aangeboren gedrag (genetisch) maar wordt aangeleerd. Wanneer de populatie niet wordt blootgesteld aan predatie dan zullen de individuen geen aanpassing van het gedrag vertonen (Arai et al., 2007).



Figuur 4: Effect van leren door observatie (Observational learning) bij juveniele platvis. Het zien van soortgenoten die zijn aangevallen door roofdieren resulteert in aangepaste gedrag (Arai et al., 2007).

2. Verspreiding

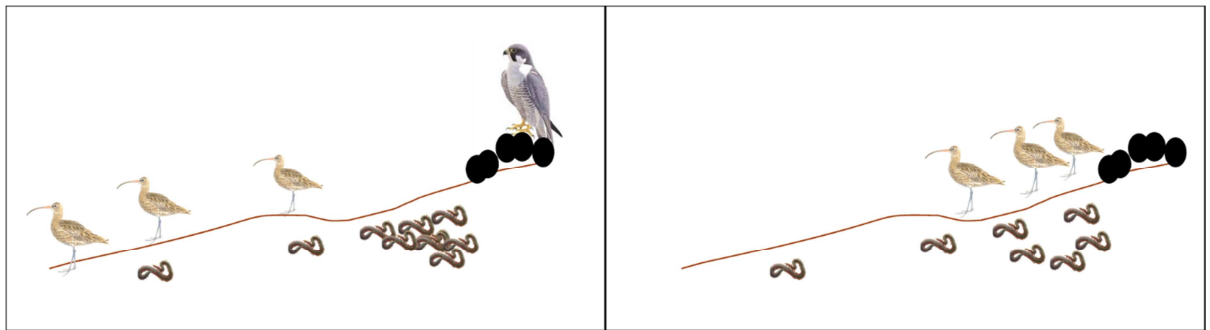
2.a. Gebiedsuitsluitel

Wanneer roofdieren zich in een omgeving bevinden, is hun aanwezigheid vaak te wijten aan het voorkomen van hun prooi. Dit effect is een goed gedocumenteerd fenomeen. Dit geldt ook voor de Waddenzee en zeker bij vogels die op bodemdieren prederen (omdat deze op vaste plekken blijven en vooral in tijd variëren). Soorten die zich ruimtelijk indelen voor hun voedsel zijn vaak voorspelbaar.

Wanneer een toppredator zich veelvuldig begeeft in een gebied waar zijn ruimtelijk ingedeelde prooi, het liefst foerageert, zal de prooi soort zich vaak ook wel aanpassen. De mogelijkheid voor de prooi om zich effectief aan te passen is dan wel afhankelijk van de overweging of het risico om op opgegeten te worden door de toppredator opweegt tegen het weggaan (energieverlies) en foerageren (onzekere of minder goede opbrengst) op een andere locatie. De uitkomst van deze overweging is afhankelijk van voedselbeschikbaarheid, voedselkwaliteit en predatierisico.

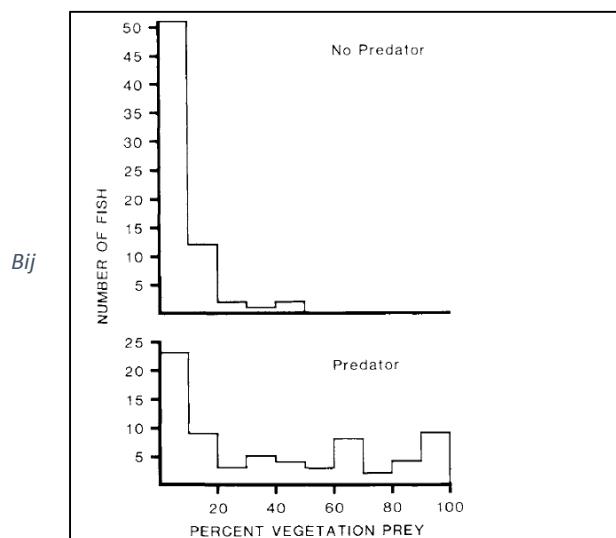
Hoewel onomstotelijk bewijs ontbreekt, zijn er wel voorbeelden waarin dit soort effecten meespelen. Toppredatoren zoals valken en zeker uilen (die territoriaal zijn) kunnen een bepaald gebied voor bijvoorbeeld steltlopers uitsluiten. Piersma et al, (2006) bespreken een effect wat langs de kust van Alaska werd geobserveerd. Steltlopers bleven 's nachts weg bij een bepaald deel van de kust die ze overdag wel gebruikten als rustplaats. Deze ontwijking correleerde met de aanwezigheid van uilen in het gebied. De steltlopers kozen rustgebieden verder weg van hun foerageergebieden wanneer er nachtelijke hoogwaterperioden waren. Het uitsluiten van een gebied voor de steltlopers weegt blijkbaar op tegen de energiekosten om toch een stuk verder weg te vliegen. Duidelijk bewijs van deze effecten zijn vooralsnog

onbekend voor de Waddenzee. Dit heeft mogelijk te maken met de sterk fluctuerende populaties van veel van de soorten in het Waddengebied².



Figuur 5: Effect van roofvogel rustgebieden op distributie van steltlopers. Deze effect is vaak tijdelijk en periode gebonden b.v. dag/ nacht. (Piersma et al., 2006, Cresswell, 2008)

Dergelijke ruimtelijke effecten van toppredatoren zijn ook wel bekend bij vissen hoewel niet specifiek voor de Waddenzee. In de aanwezigheid van grote visetende roofdieren vermijden vissen van een bepaalde grootte open foerageergebieden. Deze kleinere vissen zijn dan ook beperkt tot het foerageren in beschutte gebieden (rifstructuren). De voedselrijke open gebieden staan dan alleen tot de beschikking van de grotere vissen die te groot zijn geworden voor de predatoren. Deze grotere vis groeit dan ook exponentieel terwijl de kleinere vissen van dezelfde soort een vertraagde groei laten zien door de aanwezigheid van de visetende toppredator (Werner et al., 1983).



Figuur 5.1: Aantal kleine vis met een maaginhoud dat uit beschutte gebieden gehaald wordt. Percentage voedsel uit een beschutten gebied op de x-as.

Percentage prooi uit beschutting is indicatief voor foerageer tijd in beschutte gebieden.

afwezigheid toppredator (bovenste grafiek) heeft het merendeel van de geobserveerde kleine vis weinig (< 20%) prooi uit beschutting.

2.b. Verjaging

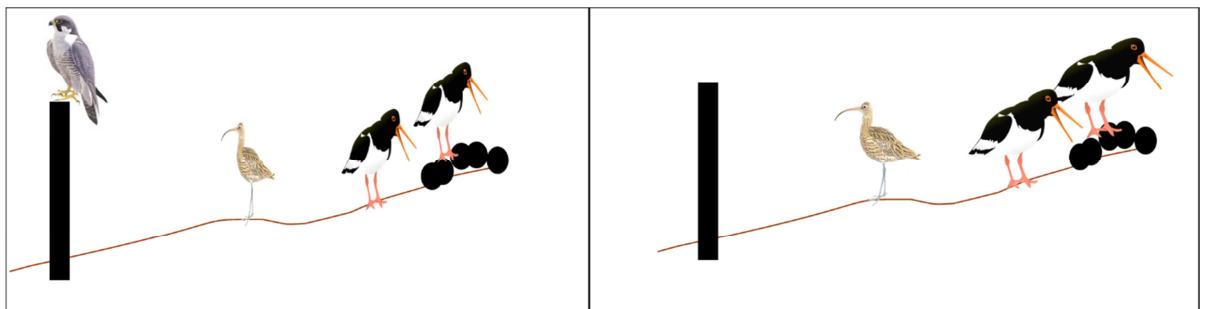
Een toppredator in een gebied kan er ook voor zorgen dat soorten in beweging blijven. Door het volgen van prooigroepen en het periodiek op hol laten slaan van vooral grazende soorten kan een toppredator de kans op overbegrazing beperken. Voorbeelden hiervan zijn vooral bekend van terrestrische systemen (Wolf en Wapiti in Yellowstone Park VS). Desondanks is een dergelijk proces goed voorstelbaar in de Waddenzee bij bijvoorbeeld schelpdier-etende vogels of wormeters.

² Denk hierbij bijvoorbeeld aan kort blijvende soorten zoals vogels op doortrek

Bewezen voorbeelden voor het sublitoraal (onderwater) zijn er momenteel niet. Wél is bekend dat foeragerende vogels, zoals scholeksters, een invloed kunnen hebben op hun schelpdier prooi. Wanneer de dichtheid van de steltlopers wordt beperkt door verschillende effecten dan is dit ook terug te zien in de schelpdierpopulaties.

3. Morfologische effecten

De aanwezigheid van toppredatoren in een gebied wordt ook aangewezen als sturende factor voor een andere overlevingsstrategie bij steltlopers. Piersma et al. (2003) toonde aan dat de Gouden Plevier (*Pluvialis apricaria*) populatie in de Waddenzee, tijdens de doortrek, een grote verandering in lichaam vet vertoonde wanneer de periode 1970-1980 en 1989-2000 met elkaar werden vergeleken. Zij beargumenteren dat deze verlaging van lichaamsgewicht (~29g) hoogst waarschijnlijk te maken heeft met het vaker voorkomen van slechtvalken en haviken. De conclusie is dat de plevieren magerder door het leven gaan wanneer toppredatoren veelvuldiger aanwezig zijn. Zij passen dus bewust hun vorm aan (morfologie gaat in dit geval over de vorm van de vogels). De theorie is dat ze dan minder aantrekkelijk zijn voor de roofvogels. De afweging (trade-off) is dan wel dat ze minder reserves hebben opgebouwd voor onverwachte situaties (b.v. koude perioden) tijdens de trek.



Figuur 6: Effect van roofvogel op prooi soort morfologie. Vogels gaan bijvoorbeeld magerder door het leven bij reguliere aanwezigheid van een toppredator (Piersma et al., 2003).

Trofische cascades

Effecten op het systeem

Meso-predator release

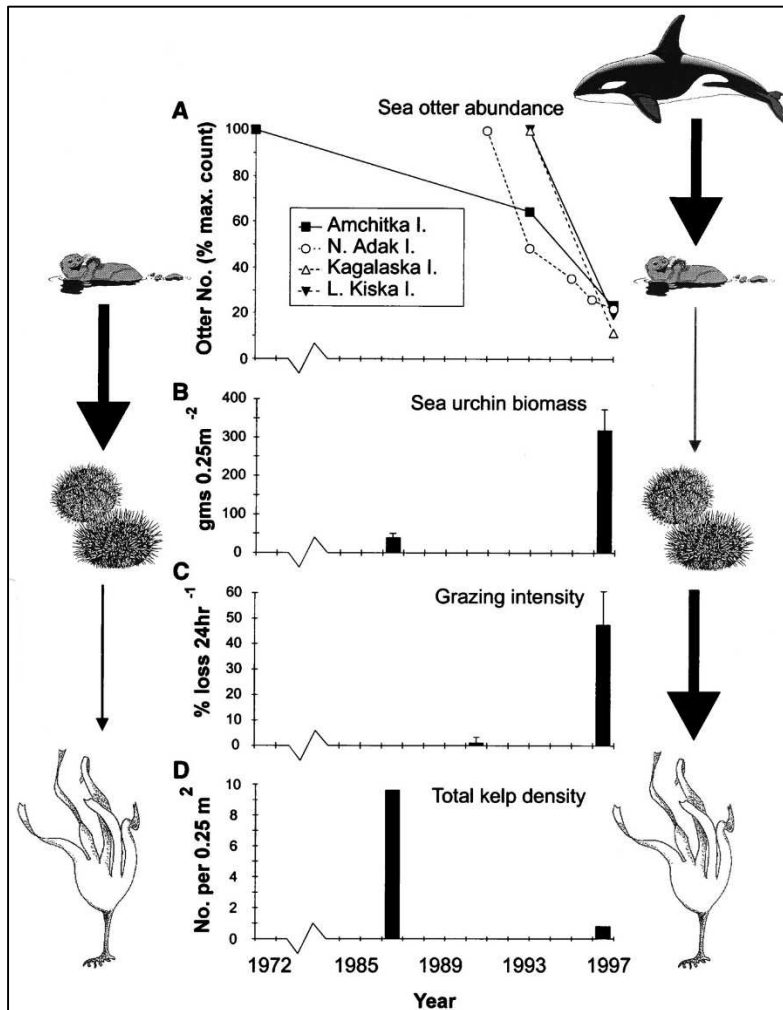
Wanneer een toppredator afwezig is in een ecologisch systeem wordt zijn rol vaak gedeeltelijk ingevuld door de kleinere predatoren, oftewel meso-predatoren. Meso-predatoren zijn vaak niet alleen vleeseters maar generalisten (omnivoren). Hierdoor zijn zij in staat om een breder effect te hebben dan een toppredator die vaak alleen vleeseter zijn.

Toppredatoren doen vaak meer dan alleen prooi-soorten verschalken. Er zijn veel observaties waarbij toppredatoren actief kleinere predatoren/concurrerende soorten aanvallen, doden of weggagen, zonder dat ze als prooi dienen (Crooks and Soulé, 1999). Als resultaat vermijden meso-predatoren vaak toppredatoren, waarbij de verdeling van meso-predatoren wordt bepaald door de verdeling van de toppredator (Enemy Constraint Hypothesis.)

Wanneer de toppredator afwezig is, worden de meso-predatoren vrijgesteld van hun onderdrukking. Het resultaat is vaak dat de meso-predatoren in aantallen vermenigvuldigen. En de populatie van hun prooi-soort wordt aangetast. Op een gegeven moment treden ook cascade-effecten op.

Hierbij zijn twee parallele situaties. Meso-predatoren worden vrijgesteld en kunnen zo een cascade-effect tot stand brengen waarbij tot aan de primaire productie de situatie veranderd wordt (zie voorbeeld 1). Grotere herbivoren worden vrijgesteld van predatie en vermenigvuldigen zich waardoor de primaire productie wordt aangetast (zie voorbeeld 2)

Voorbeeld 1: Langs de kust van Californië (VS) bestaat er een systeem waarbij de orka toppredator is. De meso-predator is de zeeotter, de herbivoor is de zee-egel en de structuurvormende planten zijn reuze kelpen. De orka en de zeeotter verdwenen uit het systeem door de jacht. Daardoor veranderde grote delen van het systeem van een woud van kelpen naar een zogenaamde egelwoestijn (urchin barrens). Toen de otter-populatie, door beschermingsmaatregelen) weer groeide, merkte men op dat het kelpwoud zich weer uitbreidde. De otters foerageren namelijk op zee-egels waardoor de begrazing van de egels afnam en de nieuwe groei van kelpen mogelijk werd. De latere terugkeer van orka's in delen van het gebied resulteerde weer in een uitbreiding van egelwoestijnen (Estes et al., 1998).

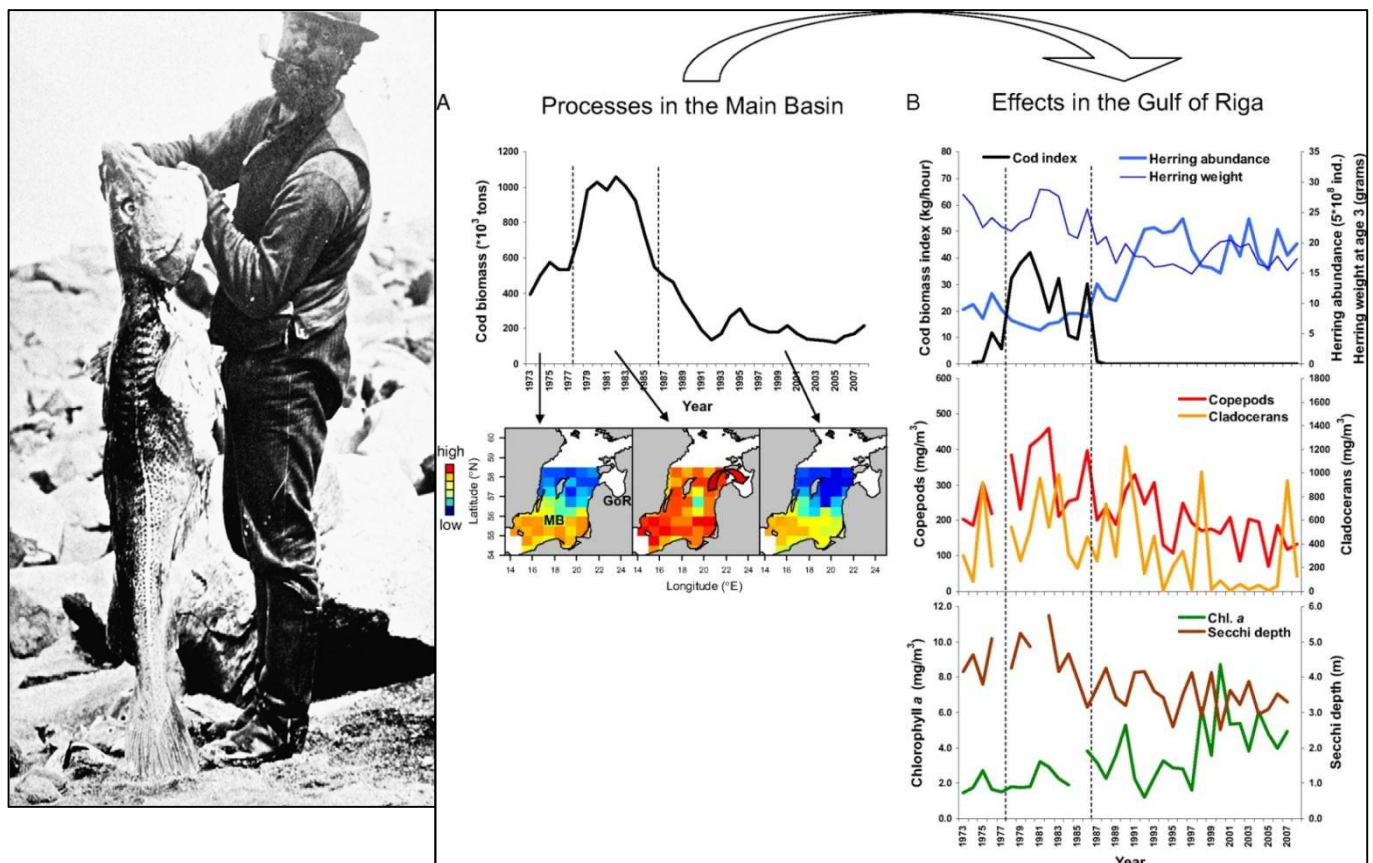


Figuur 7: Cascade effecten resulterend uit een meso-predator release situatie in Kelpwoud habitat van Californië. **Links**, situatie bij afwezigheid van de orka als toppredator en een abundante zeeotter populatie. Effecten op zee-egels begrazing en kelp dichtheid zijn te zien tussen 1987-1988. **Rechts**, situatie bij terugkeer Orkas' (1997) (Estes et al., 1998)

Voorbeeld 2: Voor zover bekend alleen geconstateerd op het land. De verdwijning van de wolf in centraal Amerika resulteerde niet alleen in een explosie van de Coyote (meso-predator), maar ook in een enorme toename van de Wapiti die nu was vrijgesteld van predatie. Deze hertachtige is te groot voor de Coyote om op de jagen. De consequentie daarvan was dat de Wapiti, technisch gezien een toppredator was van bomen en struiken. Hierop werd veel druk begrazingsdruk uitgeoefend op het landschap. Daardoor veranderde het landschap. Het grasland met veel bebossing veranderde in een open- en door gras gedomineerd landschap. Eén van de cascade-effecten was dat de struikgewassen meer toxines in hun blad ontwikkelden om begrazing tegen te gaan.

Door de herintroductie van de grijze wolf werd de begrazingsdruk verminderd en begonnen zich weer struik- en boomclusters te vormen.

Voorbeeld 3:



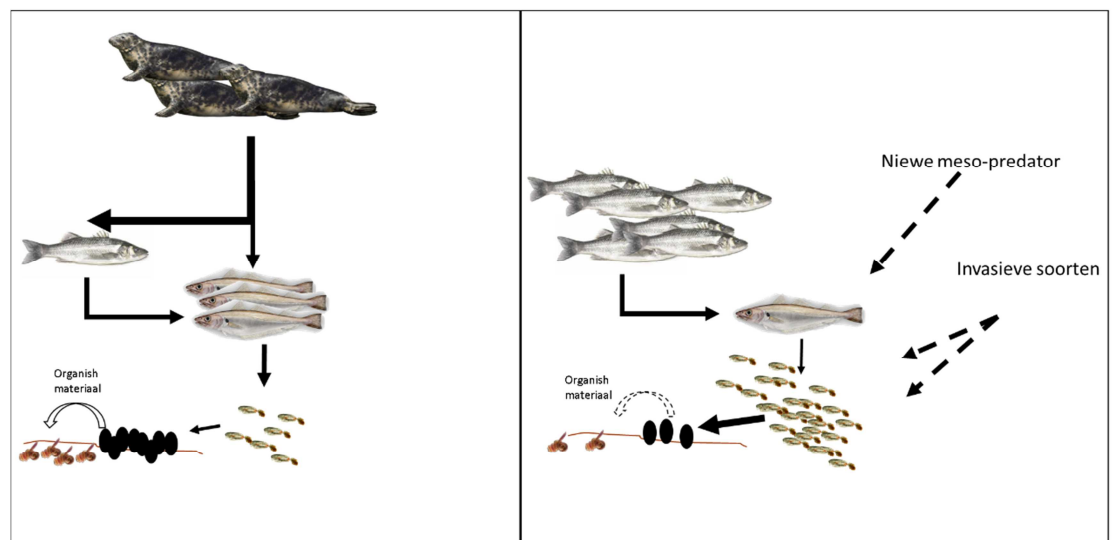
Figuur 8- (A) verschuiving in biomassa van kabeljauw in de golf van Riga tussen 1973 en 2007. (B) verschuivingen in haring abundantie, zoöplankton en water troebelheid in dezelfde periode.

In 1977 vond er een populatie-explosie van kabeljauw plaats in de Oostzee. Deze populatie stroomde over naar de Golf van Riga. In essentie werd er (voor een korte periode) een toppredator geïntroduceerd in dit gebied. Meerjarige metingen in het gebied toonde aan dat de aanwezigheid van kabeljauw een gigantisch effect had op andere sleutelsoorten vooral haring en zoöplankton. In de tien jaar dat de kabeljauw daar aanwezig was, stortte de haring

populatie in. Daardoor nam ook de begrazing op zoöplankton af. Hierdoor kon de zoöplankton exponentieel toenemen. De toename van het zoöplankton zorgde voor een afname in fytoplankton. Dit was terug te zien in de helderheid van het water gedurende de 10 jaar dat de kabeljauw aanwezig was (Casini et al., 2012; Steneck, 2012). De mate van dit effect oversteeg zelfs de invloed vanuit de rivieren die in de Golf van Riga monden. Hoewel dit voorbeeld juist een meso-predator inperking weergeeft, is het makkelijk om te zien hoe het systeem zonder top predator eruitziet

Invasie gevoeligheid

De hierboven beschreven voorbeelden tonen aan hoe een ecosysteem door de terugkeer/verdwijning van een toppredator in een verschuiving kan komen. De transitie tussen de ene evenwichtssituatie en de andere opent nieuwe kansen. Er zijn niches die (nog)niet bezet zijn, er zijn, bijvoorbeeld bij overbegrazing, letterlijk openingen in het landschap. Deze gaten in het systeem, door verdwijning van sommige soorten of onvoldoende invulling door al aanwezige soorten, bieden kansen voor een “invasie” van soorten van buitenaf. Een voorbeeld in de Waddenzee is terug te vinden bij de uitvoering van het Jan Lauw-experiment in de Mokbaai (Texel). Het wegvissen van een mosselbank opende een kans voor de bezetting van een toen nog relatief nieuwe exoot; de Japanse Oester (*Crassostrea gigas*). Hoewel de mossel deze bank nu samen met de oester bezet, is de niche (het gebied) nu niet meer exclusief van de mossel: hij moet zijn gebied delen met de Japanse oester. Een dergelijke situatie kan zich voordoen onder de meso-predatoren bij afwezigheid van een toppredator.

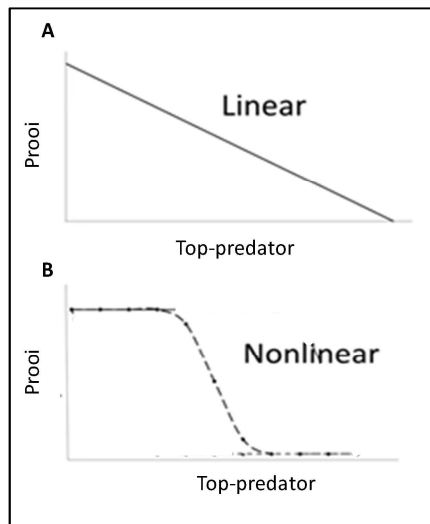


Figuur 8: een voorbeeld van een hypothetische situatie waarbij de toppredator uit een systeem verwijderd wordt en de ‘top down control’ verloren gaat. Zogenaemde ‘meso-predator release’ waarbij de populatie een roofdier op een lagere trofische niveau vrijgelaten wordt en explodeert. De cascade effecten hiervan resoneren vaak door het hele systeem waarbij nutriënten cycli ook niet bespaard blijven (Silliman and Bertness, 2002).

Mate van het effect

De mate van dodelijke effecten van toppredatoren op een systeem kunnen sterk verschillen. Het effect kan lineair zijn of niet-lineair (ongelijkmatige verandering). Bij geleidelijke effecten zie je bijvoorbeeld dat bij een toename van de toppredatorpopulatie, de omvang van de prooi soorten geleidelijk dalen (tot een nieuw evenwichtspunt). Bij niet-lineaire effecten is er bij toename van de toppredator populatie in eerste instantie niets in het systeem terug te zien. Wanneer een bepaalde grenswaarde bereikt wordt dan daalt de populatie van de prooi heel snel tot er een nieuw evenwichtspunt is bereikt. Dit noemt men een phase-shift of, in beter Nederlands, een kantel-punt. Waar deze grenswaarden liggen, is eigenlijk alleen uit te vinden door intensieve experimenten uit te voeren in een versimpeld systeem.

Het effect kan ook sterk zijn of zwak afhankelijk van de vorm van de interactie. De kracht van het effect/interactie kan bepalen of een systeem bij aan- of afwezigheid van een toppredator een nieuw kantelpunt wordt bereikt en wanneer.



Figuur 9: Conceptuele voorbeeld van een **(A)** lineaire interactie tussen een toppredator en zijn prooi soort. En **(B)** niet-lineaire effect waarbij er bij toename van de toppredator in de eerste instantie geen respons is van de prooi populatie tot die op eens keldert tot een nieuw evenwicht.

Rol van de mens als toppredator

Veel van de beschreven effecten van toppredatoren die hier zijn beschreven, zijn ook effecten die je terug kunt zien wanneer de mens als toppredator wordt gezien. Verdringing van de concurrenten (andere toppredatoren), herverdeling van prooi-soorten en ondersteunende ecosystemen, uitsluiting van gebieden en trofische cascades.

Mogelijk het grootste verschil tussen de mens als toppredator en “natuurlijke” toppredatoren is dat de mens, net als veel meso-predatoren, geen specialistische vleeseter is. Onze prooi bestaat uit een breed scala aan soorten. In de Waddenzee omvat het onder meer vissen (predator, omnivoor en herbivoor), aaseters (garnalen, krabben) en filterende schelpdieren (mosselen & oesters).

De meeste toppredatoren richten zich vooral op jonge (niet geslachtsrijpe) dieren. De mens staat apart van de meeste “natuurlijke” toppredatoren door dat als “super predator” de mens ook (vooral in de marine omgeving) zich richt op volwassen individuen van een populatie. Dit heeft algemeen een veel groter en minder lineair effect op de prooi-soorten, omdat het verlies van broedcapaciteit zich vaak pas na enkele jaren uit.

De “begrazingsdruk” die de mens uitoefent op al deze ‘prooi-soorten’ is aanzienlijk en heeft daarmee ook een belangrijk effect op hun verspreiding, populatie en groei.

De mens heeft ook het eigenaardige kenmerk dat het in sommige gevallen niet alleen via trofische cascades een effect heeft op verspreiding en populatie groottes. Geteelde soorten (b.v. mosselen, zilte plantsoorten) winnen in verspreiding of worden herverdeeld.

Discussie en Conclusies

Rol van toppredatoren

Toppredatoren hebben de capaciteit om in een ecosysteem een belangrijke controlerende en sturende rol te spelen. Hoewel er vaak aandacht is voor hun zichtbaarheid en charme als iconen en trekpleisters is dit in ecologische zin het minste van de rollen die ze spelen.

Toppredatoren kunnen door de predatiedruk die ze op prooi-soorten uitoefenen zorgen voor een beperkende factor op de populaties van middelgrote predatoren (meso-predatoren) en/ herbivoren. Ze kunnen door hun aanwezigheid de verspreiding van andere soorten beïnvloeden. De roofdieren kunnen door hun aanwezigheid het gedrag van prooi-soorten beïnvloeden. Uiteindelijk werken de directe effecten van toppredatoren ook dusdanig dat bepaalde kenmerken of gedragingen van prooi-soorten op een natuurlijke wijze geselecteerd worden naar een volgende generatie (evolutie).

Eén van de belangrijkste maar ook minst goed begrepen processen, waarbij toppredatoren een ecosysteem beïnvloeden, is via trofisch cascade effecten (indirecte effecten). Deze niet altijd logisch of zichtbaar. Ze kunnen ook vaak veel verder reiken dan alleen twee of drie soorten. Effecten resoneren vaak door tot in de basis van een voedselweb en zelfs tot in naaste ecosystemen.

Er zijn voorbeelden waarbij de aan- of afwezigheid van toppredatoren, bepalend is voor het type habitat dat (over)heerst. Eén van de best bestudeerde voorbeelden is hoe, de aanwezigheid van orka's een kustecosysteem veranderen kan van een tropisch ogend kelpenwoud tot een kale egel-woestijn.

De mens vormt een enigszins speciale toppredator. Dit komt doordat wij functioneren als een meso-predator en de visserij richt zich (onder meer) op volwassen geslachtsrijpe individuen onder de prooi-soorten.

Kennis situatie in de Waddenzee

De rol die toppredatoren in het Waddenzee-ecosysteem spelen, is grotendeels onbekend of in ieder geval ongekwantificeerd. Veel is bekend over aanwezige soorten (met uitzondering van pelagische vis ³) en welke directe interacties deze soorten aangaan. Welke indirecte interacties en cascade-effecten er zijn berust vooral op kennis gestuurde aannames. We weten weinig van hoeveel een toppredator over het algemeen eet en wat voor invloed dat heeft op het ecosysteem ⁴.

³ Persoonlijke mededeling Dr. Ingrid Tulp WMR

⁴ Persoonlijke mededeling Dr. Mardik Leopold WMR

Omdat er weinig bekend is over welke en de mate van de toppredatoren in de wadden zee is het moeilijk te zeggen in hoeverre het systeem afwijkt van een ecologisch optimale situatie. Daarbij komt ook de problematiek van referentiekaders. Omdat de Waddenzee tijdens zijn ontwikkeling altijd (deels) is beïnvloed door menselijk handelen is het vrijwel onmogelijk om een ongerepte situatie af te leiden. Het is wel duidelijk dat de dominante toppredator in het systeem de mens is. Of de mens gedeeltelijk een vervangende rol heeft vervuld voor sommige toppredatoren is onduidelijk.

Wanneer een ecosysteem in functie en opbouw verandert van een situatie naar een ander dan spreekt men van een alternatieve staat (alternative stable state). Of de top-down interacties in de Waddenzee zodanig zijn veranderd in de Waddenzee dat er gesproken kan worden van een alternatieve staat is door de kennisleemten moeilijk te zeggen. Er is wel consensus dat er flinke verschuivingen zijn onder aan de voedselketen (schelpdieren, zegrassen enz.) die indicatief zijn voor zo'n verschuiving. De koppeling naar boven toe (Bottom-up) suggereren dat het systeem verschuift of al is verschoven. De vraag wordt dan welke toppredatoren horen in het nieuwe systeem nog thuis. En welke trofische controlefuncties worden er nog bediend.

Consequenties voor beleid

Tegenwoordig staan veel van de (voormalige) toppredatoren op de rode lijst van de Waddenzee (kleine haaien, roggen, grote vis) of zijn al langere tijd afwezig (kabeljauw, Orca's). Beleidsdoelstellingen sturen vooral op het beschermen van de nog aanwezige soorten en eventueel stimuleren van soorten die kansrijk zijn voor herstel.

Er zijn ook plannen en besprekingen over actief herstel/re-introductie van bijvoorbeeld roggen. Gezien het gegeven dat zowel over de directe- als de indirecte effecten van toppredatoren in de Waddenzee vrij weinig kennis is, is het aan te bevelen dat er met terughoudendheid gehandeld wordt. Dit geldt vooral voor re-introducties.

Voor toppredatoren die in de Waddenzee tegenwoordig goed doen (o.a. zeehonden en aalscholvers) is het van belang dat er goed wordt gekeken naar wat hun invloed is in het systeem. Er is aandacht voor directe effecten (Aarts et al., 2018), maar dit wordt onvoldoende structureel onderzocht.

De doorwerking van indirecte- en cascade-effecten is op dit moment nog een lacune in het wetenschappelijk onderzoek over de Waddenzee. Het opvullen van deze kennisleemte zou tot waardevolle en nieuwe inzichten kunnen leiden, bijvoorbeeld als het gaat om de alarmerende signalen die er nu zijn over de daling van de visstand. Het advies is dan ook om dit onder de aandacht te brengen en manieren te vinden om deze leemten in te vullen.

Het mag duidelijk zijn dat toppredatoren en de top-down-controle die ze op een systeem uitoefenen van integraal belang is voor het gezond functioneren van het Waddenzee-ecosysteem. Een aantal kernlessen moeten wel onder de aandacht worden gebracht:

- Bedenk vooraf bij het plaatsen van harde structuren in de Waddenzee wat voor consequenties dat heeft als uitvalspunt voor toppredatoren (palen voor slechtvalken, wrakken voor kabeljauw).

- De rol van raffen en beschutting in het systeem heeft bredere effecten dan alleen het bieden van leefruimte en beschutting. Het kan ook een beperkende factor zijn voor groei van prooisorten. Consequentie; voorgenomen effecten kunnen anders zijn dan verwacht.
- Realiseer dat beleid op herstel van een toppredator (vaak) onvoorziene consequenties kan hebben op meerdere onderdelen van het voedselweb
- Realiseer dat de mens eerder als meso-predator fungeert dan als een toppredator

Referenties

- Aarts, G., Brasseur, S., Poos, J.J., Schop, J., Kirkwood, R., van Kooten, T., Mul, E., Reijnders, P., Rijnsdorp, A.D., Tulp, I., 2018. Harbour seals are regaining top-down control in a coastal ecosystem. *bioRxiv*.
- Arai, T., Tominaga, O., Seikai, T., Masuda, R., 2007. Observational learning improves predator avoidance in hatchery-reared Japanese flounder *Paralichthys olivaceus* juveniles. *J. Sea Res.* 58, 59–64. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.seares.2007.01.004>
- Casini, M., Blenckner, T., Möllmann, C., Gårdmark, A., Lindegren, M., Llope, M., Kornilovs, G., Plikshs, M., Stenseth, N.C., 2012. Predator transitory spillover induces trophic cascades in ecological sinks. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 109, 8185 LP-8189.
- Crooks, K.R., Soulé, M.E., 1999. Mesopredator release and avifaunal extinctions in a fragmented system. *Nature* 400, 563–566. <https://doi.org/10.1038/23028>
- Estes, J.A., Terborgh, J., Brashares, J.S., Power, M.E., Berger, J., Bond, W.J., Carpenter, S.R., Essington, T.E., Holt, R.D., Jackson, J.B.C., Marquis, R.J., Oksanen, L., Oksanen, T., Paine, R.T., Pickett, E.K., Ripple, W.J., Sandin, S.A., Scheffer, M., Schoener, T.W., Shurin, J.B., Sinclair, A.R.E., Soulé, M.E., Virtanen, R., Wardle, D.A., 2011. Trophic Downgrading of Planet Earth. *Science* (80-.). 333, 301 LP-306.
- Estes, J.A., Tinker, M.T., Williams, T.M., Doak, D.F., 1998. Killer Whale Predation on Sea Otters Linking Oceanic and Nearshore Ecosystems. *Science* (80-.). 282, 473 LP-476.
- Lotze, H.K., 2005. Radical changes in the Wadden Sea fauna and flora over the last 2,000 years. *Helgol. Mar. Res.* 59, 71–83.
- Piersma, T., Gill, R.E., de Goeij, P., Dekinga, A., Shepherd, M.L., Ruthrauff, D., Tibbitts, L., 2006. Shorebird avoidance of nearshore feeding and roosting areas at night correlates with presence of a nocturnal avian predator. *Bull. STUDY Gr.* 109, 73.
- Piersma, T., Koolhaas, A., Jukema, J., 2003. Seasonal body mass changes in Eurasian Golden Plovers *Pluvialis apricaria* staging in the Netherlands: decline in late autumn mass peak correlates with increase in raptor numbers. *Ibis* (Lond. 1859). 145, 565–571. <https://doi.org/10.1046/j.1474-919X.2003.00178.x>
- Ripple, W.J., Estes, J.A., Beschta, R.L., Wilmers, C.C., Ritchie, E.G., Hebblewhite, M., Berger, J., Elmhagen, B., Letnic, M., Nelson, M.P., Schmitz, O.J., Smith, D.W., Wallach, A.D., Wirsing, A.J., 2014. Status and Ecological Effects of the World's Largest Carnivores. *Science* (80-.). 343.
- Silliman, B.R., Bertness, M.D., 2002. A trophic cascade regulates salt marsh primary production. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 99, 10500–10505. <https://doi.org/10.1073/pnas.162366599>
- Steneck, R.S., 2012. Apex predators and trophic cascades in large marine ecosystems: Learning from serendipity. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 109, 7953 LP-7954.
- van Nus, T., Kleefstra, R., 2017. Voorjaars- en zomerdieet van Slechtvalken in relatie tot voedselaanbod op de oostelijke Waddeneilanden. *Limosa* 90.
- Wallach, A.D., Izhaki, I., Toms, J.D., Ripple, W.J., Shanas, U., 2015. What is an apex predator? *Oikos* 124, 1453–1461. <https://doi.org/10.1111/oik.01977>
- Werner, E.E., Gilliam, J.F., Hall, D.J., Mittelbach, G.G., 1983. An experimental test of the effects of predation risk on habitat use in fish. *Ecology* 64, 1540–1548. <https://doi.org/10.2307/1937508>
- Wolff, W.J., Reise, K., 2002. Oyster imports as a vector for the introduction of alien species into Northern and Western European coastal waters, in: Leppäkoski, E., Gollasch, S., Olenin, S. (Eds.), *Invasive Aquatic Species of Europe: Distribution, Impacts and Management*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London, pp. 139–205.