



Onderwaternatuur Waddenzee

Literatuurstudie ter onderbouwing van het PAGW streefbeeld voor een veerkrachtige en robuuste Waddenzee

Auteur(s): J.E. Tamis, M.J. Baptist

Wageningen University &
Research rapport C098/24

Onderwaternatuur Waddenzee

Literatuurstudie ter onderbouwing van het PAGW streefbeeld voor een veerkrachtige en robuuste Waddenzee

Auteur(s): J.E. Tamis, M.J. Baptist

Wageningen Marine Research
Den Helder, januari 2025

Wageningen Marine Research rapport C098/24

J.E. Tamis, M.J. Baptist, 2025. Onderwaternatuur Waddenzee; Literatuurstudie ter onderbouwing van het PAGW streefbeeld voor een veerkrachtige en robuuste Waddenzee. Wageningen, Wageningen Marine Research, Wageningen Marine Research rapport C098/24, blz. 106

Keywords: Waddenzee, onderwaternatuur, sublitoraal, soorten, ecotopen, processen, historisch

Opdrachtgever Rijkswaterstaat Water, Verkeer & Leefomgeving (WVL)
T.a.v.: Gerda Adema
Lange Kleiweg 34
2288 GK Rijswijk

Dit rapport is gratis te downloaden van <https://doi.org/10.18174.684110>
Wageningen Marine Research verstrekt *geen* gedrukte exemplaren van rapporten.

Wageningen Marine Research is ISO 9001:2015 gecertificeerd.

Foto omslag: Oscar Bos

© Wageningen Marine Research

Wageningen Marine Research, instituut binnen de
rechtspersoon Stichting Wageningen Research,
hierbij vertegenwoordigd door
Drs.ir. M.T. van Manen, directeur bedrijfsvoering

KvK nr. 09098104,
WMR BTW nr. NL 8113.83.696.B16.
Code BIC/SWIFT address: RABONL2U
IBAN code: NL 73 RABO 0373599285

A_4_3_1 V35 (2024)

Wageningen Marine Research aanvaardt geen aansprakelijkheid voor
gevolg schade, noch voor schade welke voortvloeit uit toepassingen van de
resultaten van werkzaamheden of andere gegevens verkregen van
Wageningen Marine Research. Opdrachtgever vrijwaart Wageningen
Marine Research van aanspraken van derden in verband met deze
toepassing.

Alle rechten voorbehouden. Niets uit deze uitgave mag weergegeven en/of
gepubliceerd worden, gefotokopieerd of op enige andere manier gebruikt
worden zonder schriftelijke toestemming van de uitgever of auteur.

Inhoud

Samenvatting	5
1 Inleiding	7
1.1 Vraagstelling	7
1.2 Afbakening	8
1.3 Veerkracht en robuustheid	9
2 Methode	15
3 Soorten en soortgroepen	17
3.1 Omschrijving bouwsteen	17
3.2 Relatie met robuustheid en veerkracht	17
3.3 Historische en huidige situatie Waddenzee	18
3.4 Robuuste en veerkrachtige soort(groep)en	47
3.5 Leemten in kennis soorten en soortgroepen	48
4 Ecotopen	50
4.1 Omschrijving bouwsteen	50
4.2 Relatie met robuustheid en veerkracht	50
4.3 Historische en huidige situatie Waddenzee	50
4.4 Robuuste en veerkrachtige ecotopen	64
4.5 Leemten in kennis ecotopen	64
5 Abiotische en biotische condities	65
5.1 Omschrijving bouwsteen	65
5.2 Relatie met robuustheid en veerkracht	65
5.3 Historische en huidige situatie Waddenzee	67
5.4 Robuuste en veerkrachtige (a)biotische condities	75
5.5 Leemten in kennis abiotische en biotische condities	76
6 Ruimtelijke kenmerken	77
6.1 Omschrijving bouwsteen	77
6.2 Relatie met robuustheid en veerkracht	77
6.3 Historische en huidige situatie Waddenzee	78
6.4 Robuuste en veerkrachtige ruimtelijke kenmerken	79
6.5 Leemten in kennis ruimtelijke kenmerken	80
7 Synopsis	81
8 Dankwoord	85
9 Kwaliteitsborging	86
Literatuur	87

Verantwoording	100
Bijlage 1 Doelstellingen uit het advies concretisering streefbeeld onderwaternatuur	101
Bijlage 2 Kandidaatsoorten Streefbeeld Onderwaternatuur	103

Samenvatting

Er is behoefte aan een nadere beschrijving van de relatief onbekende onderwaternatuur van de Waddenzee, ter onderbouwing van het Programmatische Aanpak Grote Wateren (PAGW) streefbeeld voor een veerkrachtige en robuuste Waddenzee in 2050. Deze studie draagt bij aan het beantwoorden van deze vraag door informatie te verzamelen de huidige en historische staat van de Waddenzee. Hiervoor is een literatuuronderzoek uitgevoerd gericht op wetenschappelijke peer-reviewed literatuur en op grijze literatuur (rapporten en beleidsdocumenten). Deze informatie kan gebruikt worden ter onderbouwing van een streefbeeld voor een veerkrachtige en robuuste Waddenzee. Het uitwerken van een dergelijk streefbeeld is geen onderdeel van deze studie.

Veerkracht en robuustheid zijn belangrijke begrippen aangezien deze centraal staan in de vraagstelling. In het kort gaat het hier om het volgende: Veerkracht is het vermogen van een ecosysteem om verstoring te ondergaan, te reorganiseren en te blijven functioneren, waarbij het ecosysteem in wezen dezelfde functie, structuur, identiteit en feedback behoudt. Robuustheid is de mate van weerstand tegen veranderingen, zodat een gewenste toestand behouden blijft ondanks fluctuaties in het ecosysteem.

De basis voor een veerkrachtig ecosysteem is dat de Waddenzee zich op een natuurlijke wijze moet kunnen gedragen en ontwikkelen, waaronder ook het stimuleren van natuurlijke processen valt (zoals natuurherstel en verbetering van de abiotische/milieuomstandigheden). Indien wordt uitgegaan van de te verwachten autonome ontwikkeling zullen vanaf 2050 de stijging van de temperatuur en zeespiegel de Waddenzee transformeren tot een ecosysteem dat er oorspronkelijk niet was; de westelijke Waddenzee gaat verdrinken, er slaat meer zand af van de eilanden, het areaal wadplaten en kwelders zal afnemen en de Waddenzee verandert naar een systeem met lagunes. Om het verdrinken van de Waddenzee tegen te gaan is voldoende sedimentaanbod nodig (suppleties) maar ook biotoopmodificaties als het stimuleren van kweldergroei. Biobouwers spelen ook een rol bij morfologische processen en kunnen mogelijk een bijdrage leveren aan de aangroei van eilanden en het vertragen van afslag. Daarnaast zijn er ook andere abiotische factoren belangrijk voor gewenste ontwikkelingen. Zo is bijvoorbeeld een vermindering in troebelheid van belang voor herstel van zeegrasvelden (naast vermindering van zoutfluctuaties en nutriëntbelasting) en mogelijk ook voor het efficiënter functioneren van het Waddenzee ecosysteem.

Door grotere biodiversiteit heb je meer soorten die dezelfde rol kunnen vervullen wat bijdraagt aan de robuustheid van mariene ecosystemen. Door met name exploitatie en dijkanaanleg zijn in de Waddenzee in het verleden 144 soorten (zeezoogdieren, vogels, vissen, ongewervelden, zeewieren en zeegrassen) verdwenen. Er zijn echter ook nieuwe (invasieve) soorten gevestigd in de Waddenzee die nog steeds toenemen in aantal en in de gevonden literatuur niet als bedreiging worden gezien voor het ecosysteem. Heterogeniteit (de structurele of ecologische variatie die nodig is voor (bio)diversiteit) is een ander kenmerk van robuustheid wat tot uiting komt in de verscheidenheid aan ecotopen in de Waddenzee. Ook de organisatie van het ecosysteem is van belang. Een robuust ecosysteem heeft de juiste mate van organisatie; genoeg soorten om tegenslag op te vangen maar niet zodanig veel dat het systeem inefficiënt wordt. Productiviteit speelt hierbij dus een rol. De draagkracht van de Waddenzee wordt bepaald door zowel de primaire productie en aanvoer van het fytoplankton als door die van het microfytobenthos. De jaarlijkse primaire productie nam in de periode na de jaren 1960/1970 sterk toe, als gevolg van de verhoogde aanvoer van nutriënten, en was eind jaren tachtig zelfs vertienvoudigd ten opzichte van de jaren vijftig. In de jaren negentig daalde het niveau waarna het niveau stabiel is gebleven. Volgens de laatste status beoordeling van de internationale Waddenzee is er nog steeds sprake van eutrofiering.

Benthische ongewervelde fauna is in de ondiepe Waddenzee de grootste herbivore schakel in het voedselweb van het systeem en is op zijn beurt een belangrijke voedselbron voor vogels, vissen en andere ongewervelde soorten. De soortenrijkdom van benthische fauna in de Waddenzee is hoger in het sublitoraal dan in het intergetijdengebied. De totale dichtheid van ongewervelde bodemdieren is in de periode 1990-2015 gemiddeld niet veranderd, terwijl voor de individuele soorten en soortgroepen er wel veranderingen

waarneembaar zijn. De veranderingen hebben echter niet tot grote verschuivingen in functionele groepen geleid.

Biobouwers (zeegras, mosselen, *Sabellaria*) zijn kenmerkend voor een hoge biodiversiteit. Ondergedoken zeegrasvelden en platte oesterbanken zijn verdwenen uit de Waddenzee. Het herstel daarvan is ruim 30 jaar geleden al voorgesteld als maatregel om een streefbeeld voor de Waddenzee te bereiken. De historische omvang van de sublitorale groot zeegrasvelden in de westelijke Waddenzee is geschat op 6.000 – 15.000 ha met een huidige potentie (op basis van gemodelleerde habitatgeschiktheid) tussen de 24 en 135 ha. Voor natuurlijke mosselbanken is in de literatuur een streefareaal genoemd van 3200 ha, met een hoeveelheid mosselen fluctuerend tussen enkele miljoenen en 200 miljoen kg. De rifbouwende kokerworm *Sabellaria spinulosa* komt alleen sporadisch voor in de Waddenzee.

Predator-prooi relaties en interspecifieke concurrentie spelen ook een rol in de veerkracht en robuustheid van een ecosysteem. Zo veroorzaakt bijvoorbeeld het verminderen van het aantal toppredatoren door overbevissing en jacht een keten van effecten op de structuur en het functioneren van mariene ecosystemen. Na de sterke afname in het verleden zijn zeehonden in aantal weer enorm toegenomen waarbij de gewone zeehond een duidelijke rol als toppredator inneemt.

1 Inleiding

1.1 Vraagstelling

Er is behoefte aan een nadere beschrijving van de relatief onbekende onderwaternatuur van de Waddenzee. Meer specifiek wordt gevraagd om zo goed mogelijk te beschrijven hoe een veerkrachtige en robuuste Waddenzee eruit zou kunnen zien wat betreft ecologisch functioneren, processen, tijdschalen, soortgroepen en verbindingen, in zowel kwalitatieve als kwantitatieve zin. De vragen spelen niet op het niveau van kombergingsgebied, maar op het niveau van de gehele Waddenzee. Daarnaast zijn gebieden buiten de Waddenzee die in bepaalde fasen van de levenscyclus of migratie van soorten gebruikt worden, ook belangrijk, zoals de Flyway en Swimway. Conform de opdrachtbeschrijving is de beschrijving aan de hand van vier bouwstenen uitgewerkt:

1. Soorten en soortgroepen;
2. Ecotopen;
3. Abiotische en biotische condities;
4. Ruimtelijke kenmerken.

De informatie die in dit rapport wordt verzameld zal gekoppeld worden aan de Programmatische Aanpak Grote Wateren (PAGW). De PAGW is een programma van de ministeries van Infrastructuur en Waterstaat (IenW) en Landbouw, Natuur en Voedselkwaliteit (LNV, thans LNVN) en is opgezet om de ecosystemen in de grote wateren te versterken door omstandigheden te creëren waaronder de ecologische waterkwaliteit verbetert en de natuur robuuster wordt. Als een stip op de horizon van 2050 wordt voor de Waddenzee een concreet ecologisch streefbeeld uitgewerkt, waar deze literatuurstudie aan bijdraagt.

Eerdere pogingen tot definiëren van streefbeelden

In het verleden hebben streef- en referentiebeelden al een rol gespeeld bij de formulering van ecologische doelstellingen in het natuur- en waterbeleid (Bootsma et al., 2002; Meesters et al., 2009). Ruim dertig jaar geleden is door Dankers et al. (1990) een referentiebeeld voor de Waddenzee geformuleerd. Met een referentiebeeld werd bedoeld: 'een hypothetisch beeld van een Waddenzee onder vrijwel natuurlijke omstandigheden binnen een aantal als vaststaand aangenomen randvoorwaarden zoals het bestaan van de Afsluitdijk, zeespiegelstijging etc.'. Er is verondersteld dat alle structuren, soorten planten en dieren die van nature in de Waddenzee thuishoren zich daar kunnen handhaven, ontwikkelen en herstellen wanneer de basisvoorwaarden voor hun ontwikkeling aanwezig zijn en de kwaliteit daarvan wordt geoptimaliseerd (Dankers et al., 1990). Dit referentiebeeld lijkt sterk op wat er momenteel wordt beoogd met het streefbeeld. Vervolgens zijn in de jaren negentig verschillende uitwerkingen beschreven zoals de "Natuurlijke systemen in de maritieme invloedssfeer" (Dankers et al., 1993), de Natuurdoeltypen (Bal et al., 1995) en zijn er streefbeelden opgenomen in de Derde- en de Vierde Nota Waterhuishouding. Het herstel van watersystemen werd in een ruimer perspectief geplaatst en er werd naast een verdere terugdringing van verontreinigingen en het saneren van vervuilde waterbodems voorgesteld te investeren in fysieke herstelmaatregelen (Meesters et al., 2009). Specifieke doelen voor ecologisch herstel in het waddengebied waren 1) het kwelderareaal op zo natuurlijk mogelijke wijze handhaven en waar mogelijk uitbreiden, bij voorkeur door uitpoldering of door verkweldering van zomerpolders en 2) handhaven en herstellen van natuurlijke zoet-zoutgradiënten, overeenkomend met de vroegere estuaria van grote en kleine rivieren (Meesters et al., 2009). Voor de Natuurverkenning 2011 zijn vier kijkrichtingen voor de mariene natuur (waaronder de Waddenzee) in 2040 beschreven: vitale natuur, beleefbare natuur, functionele natuur en inpasbare natuur (Wiersinga et al., 2011). In 2016 is voor de Eems-Dollard een streefbeeld beschreven (ED2050, 2016) waarbij tevens maatregelen in kaart zijn gebracht en problemen zijn onderzocht (Baptist, 2017; Baptist & Tamis, 2015; Slijkerman et al., 2014). Ook voor de vastelandskwelders van de Waddenzee, wat buiten de scope van deze literatuurstudie naar de onderwaternatuur valt, is een referentiebeeld geschetst, dat gebruikt wordt om mogelijke streefbeelden aan te toetsen (Duin et al., 2019).

Deze studie in relatie tot een streefbeeld voor de Waddenzee

Deze studie is erop gericht informatie te verzamelen over de robuustheid en veerkracht van de onderwaternatuur van de Waddenzee, gebaseerd op literatuur over zowel de historische als huidige toestand van de natuur. Voor de historische toestand is geen jaartal of specifieke periode gehanteerd. De beschrijving van de toestand in het verleden is ook niet direct bedoeld als referentie, maar meer om bandbreedtes aan te kunnen geven van de verschillende onderwaternatuurwaarden in de loop der tijd. De informatie over de historische en huidige toestand dient ter onderbouwing van een streefbeeld voor de Waddenzee, wat in een apart traject wordt uitgewerkt. Er wordt in dit rapport dan ook geen advies gegeven over hoe een veerkrachtige en robuuste onderwaternatuur er in het streefbeeld uit zou moeten zien.

1.2 Afbakening

Geografische begrenzing

Het waddensysteem is een barrièresysteem, bestaande uit barrière-eilanden en de daarachter liggende Waddenzee (Speelman et al., 2009). De Waddenzee is deels een intergetijdengebied dat bij laag water droogvalt. Het gebied wordt gedraineerd door getijdengeulen die via zeegaten uitmonden in de Noordzee. Zeewaarts van de zeegaten liggen de buitendelta's (Leopold & Baptist, 2016). De Waddenzee heeft dus een directe verbinding met de Noordzee wat van invloed is op de onderwaternatuur van de Waddenzee. Een exacte geografische begrenzing voor de Waddenzee is daarom in deze studie niet gewenst.

Wat de diepte betreft is de onderwaternatuur afgebakend als het sublitoraal inclusief krekens, prielen en geulen in het intergetijdengebied die grotendeels onder water staan (Figuur 1). De afbakening van onderwaternatuur gaat daarmee van permanent (zeer) diep water tot natuur die sterk beïnvloed wordt door waterdynamiek. Uitgaande van de grens van 4% droogvalduur, bestaat 44% van de internationale Waddenzee uit het sublitoraal (Ricklefs et al., 2022). Van de Nederlandse Waddenzee behoort ca. 54% van het totaal oppervlak tot het sublitoraal (Baptist et al., 2019, 2022).



Figuur 1 Sublitorale delen in het Waddengebied (in blauwtinten) gedefinieerd volgens het RWS Zoute Wateren Ecotopenstelsel door <math>< 4\%</math> droogvalduur en toegepast op de gecombineerde vaklodingenkaart zoals gebruikt in de Ecotopenkaart Waddenzee 2017 (Paree et al., 2021).

Volledigheid

Gezien de brede vraagstelling en de grote hoeveelheid beschikbare literatuur over de Waddenzee is het niet realistisch om de beschikbare literatuur volledig te integreren. Dit is ook niet noodzakelijk om aan het doel van deze studie (zo goed mogelijk beschrijven hoe een veerkrachtige en robuuste Waddenzee eruit zou kunnen zien) te kunnen voldoen. Wel wordt gestreefd naar volledigheid van de beschrijving van het ecosysteem, inclusief ecologisch functioneren, processen, schalen, soortgroepen en verbindingen. De mate van detail van de verschillende onderdelen is vervolgens beperkt aan de hand van de beschikbare tijd voor deze studie.

1.3 Veerkracht en robuustheid

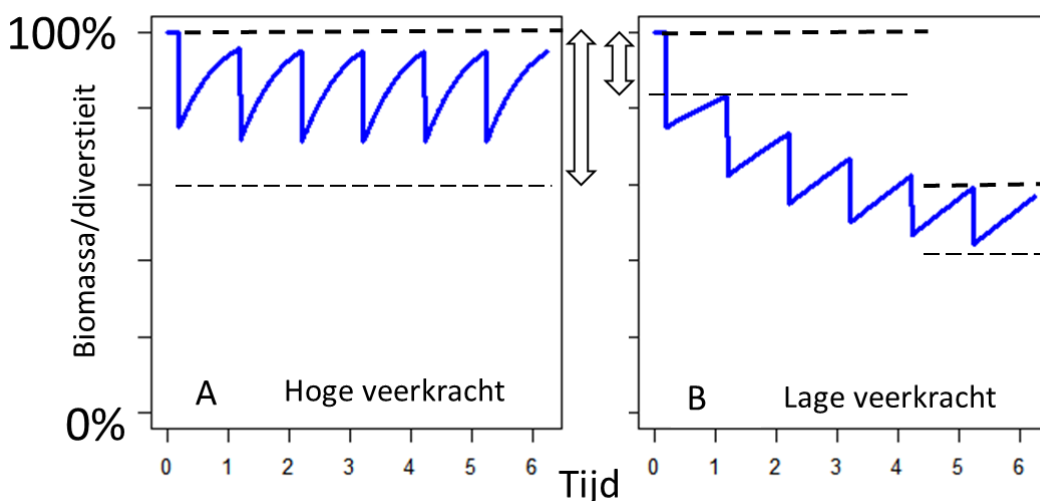
Veerkracht en robuustheid zijn belangrijke begrippen aangezien deze centraal staan in de vraagstelling (beschrijven hoe een veerkrachtige en robuuste Waddenzee eruit zou kunnen zien). In het kort gaat het hier om het volgende:

- Veerkracht is het vermogen van een ecosysteem om verstoring te ondergaan, te reorganiseren en te blijven functioneren, waarbij het ecosysteem in wezen dezelfde functie, structuur, identiteit en feedback behoudt (Gunderson, 2000; Levin & Lubchenco, 2008; Walker et al., 2004).
- Robuustheid is de mate van weerstand tegen veranderingen, zodat een gewenste toestand behouden blijft ondanks fluctuaties in het ecosysteem (Mumby et al., 2014).

Hieronder worden deze begrippen en de interpretatie daarvan in het kader van deze literatuurstudie nader toegelicht.

Veerkracht

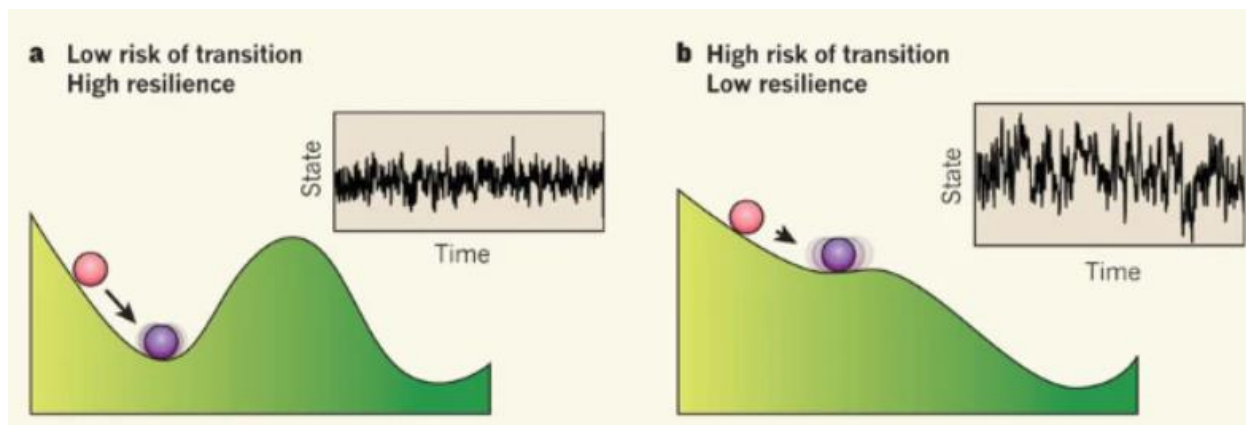
Veerkracht (in het Engels *Resilience*) kan op twee verschillende manieren worden beschouwd (Gunderson, 2000; Levin & Lubchenco, 2008): 1) technische veerkracht: de tijd die een systeem nodig heeft om na een verstoring terug te keren naar een evenwicht of stabiele toestand, waarbij impliciet een enkele evenwichtstoestand wordt verondersteld; 2) ecologische veerkracht: de hoeveelheid verstoring die een systeem kan ondergaan zonder verandering in stabiliteitstoestand, waarbij de aanwezigheid van meerdere stabiele toestanden en overgangen daartussen wordt verondersteld. Het begrip veerkracht wordt in de literatuur veelal geïnterpreteerd als herstel na verstoring (technische veerkracht), maar ook in de bredere context als het in stand houden van functioneren ondanks verstoring (ecologische veerkracht) (Levin & Lubchenco, 2008). Walker et al. (2004) geven een wat meer uitgebreide definitie van veerkracht, zijnde het vermogen van een systeem om verstoringen te absorberen en zich te reorganiseren terwijl het verandert, zodat het in wezen dezelfde functie, structuur, identiteit en feedback behoudt. Het vermogen om vanuit een nieuwe evenwichtstoestand weer terug te kunnen keren naar de oorspronkelijke toestand wordt ook wel aangeduid door het herstelpotentieel (recovery potential) (Perkol-Finkel & Airoidi, 2010). Figuur 2 geeft een schematische weergave van deze begrippen, waarin zichtbaar is dat een ecosysteem in meerdere stabiele stadia kan bestaan (zie Figuur 2b). In de Waddenzee hebben verschillende grote veranderingen plaatsgevonden, zie de tekst verderop in deze paragraaf, met de titel "Veerkracht van de Waddenzee".



Figuur 2 Schematische weergave van het effect van periodieke verstoring (en herstel daarvan) op een ecosysteem met een hoge ecologische veerkracht (A, links) en een lage ecologische veerkracht (B, rechts). Het herstel na iedere verstoring kan als technische veerkracht worden beschouwd. In een veerkrachtig systeem (A) veroorzaakt de verstoring een effect dat herstelt en niet leidt tot verandering in de toestand. In een systeem dat niet of onvoldoende veerkrachtig is ten opzichte van de verstoring (B) veroorzaakt de verstoring een verandering in de toestand ofwel een nieuw evenwicht ontstaat. Weergave gebaseerd op de beschrijvingen van veerkracht in de literatuur (Gunderson, 2000; Levin & Lubchenco, 2008).

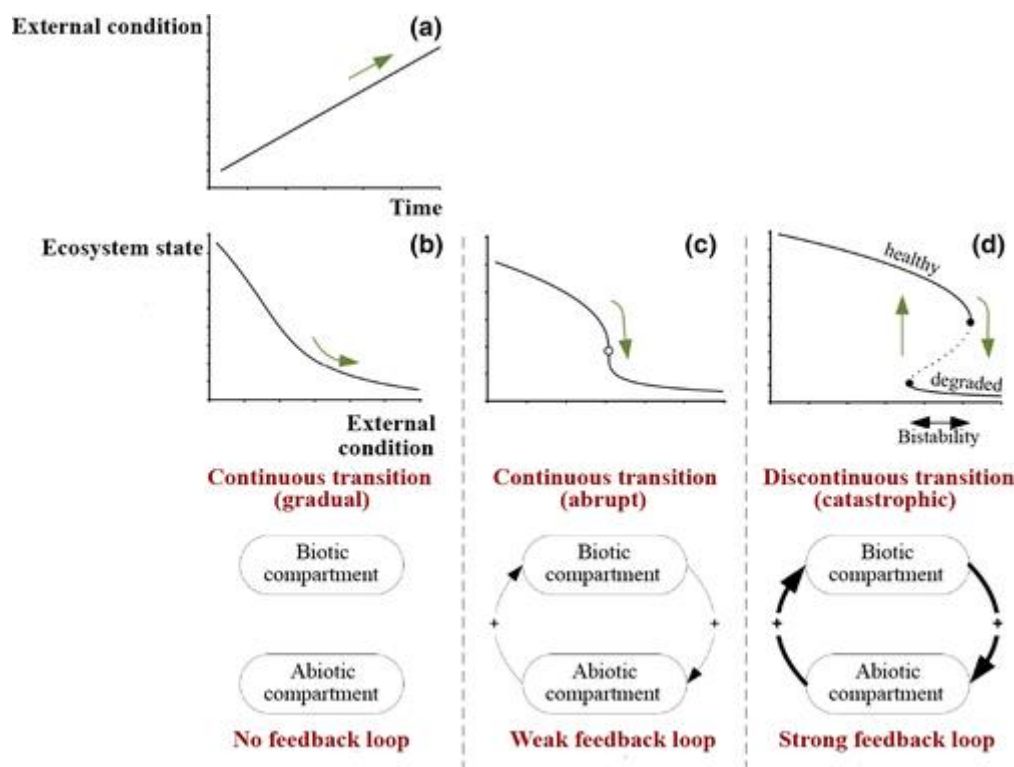
De belangrijkste aanwijzingen dat een systeem dicht bij een omslagpunt komt houden verband met een fenomeen dat in de dynamische systeemtheorie bekend staat als 'kritieke vertraging' (Wissel, 1984): de

karakteristieke tijd die een ecosysteem nodig heeft om terug te keren naar een evenwicht neemt toe als een drempel wordt benaderd. Scheffer et al. (2009) heeft vanuit dat fenomeen drie mogelijke vroege waarschuwingssignalen afgeleid in de dynamiek van een systeem dat een omslagpunt nadert: langzamer herstel van verstoringen, toegenomen autocorrelatie (de correlatie tussen gekoppelde eenheden) en toegenomen variantie (Figuur 3).



Figuur 3 Weergave van de stabiliteit van een systeem waarbij het verlies aan veerkracht nabij een omslagpunt zichtbaar wordt (Scheffer, 2010). a. Onder omstandigheden die ver weg zijn van omslagpunten, is een systeem veerkrachtig: het aantrekkingsgebied is groot, en verstoringen zullen het systeem niet gemakkelijk naar een alternatieve toestand drijven. b. Als een systeem zich dicht bij een omslagpunt bevindt, zal het aantrekkingsgebied klein zijn en kan een verstoring het systeem gemakkelijk in een alternatieve toestand duwen. De toestand van het systeem op zichzelf onthult een dergelijke kwetsbaarheid niet, maar de systeemdynamiek rond het evenwicht verschilt op kenmerkende wijze van de dynamiek die wordt waargenomen wanneer het aantrekkingsgebied groot is (zoals in a). In een systeem met een grote kans op een omslag ofwel een lage veerkracht (b) is de snelheid van herstel van een kleine verstoring verminderd (pijl), en zullen de fluctuaties in een stochastische omgeving doorgaans groter en meer tijdsgecorrleerd zijn, zoals weergegeven in de inzetstukken. Dergelijke veranderingen in de dynamiek zijn algemene indicatoren voor de nabijheid van omslagpunten (Scheffer, 2010; Scheffer et al., 2009).

Positieve feedbackmechanismen spelen een rol in de reactie van het ecosysteem op veranderingen en ook in het verschuiven naar alternatieve stabiele toestanden (Kéfi et al., 2016; Scheffer et al., 1993). Zonder positieve feedback reageert de staat van het ecosysteem geleidelijk op een geleidelijke verandering in externe conditie (Kéfi et al., 2016), Figuur 4b. Wanneer er een positieve feedback is wordt de reactie van het ecosysteem abrupt en minder voorspelbaar (Figuur 4c) of verandert de staat van het ecosysteem zelfs nauwelijks totdat een drempelwaarde in externe conditie is bereikt, waarna een kleine verandering in externe conditie leidt tot een abrupte verschuiving van het ecosysteem van zijn huidige staat naar een alternatieve staat (Figuur 4d) (Kéfi et al., 2016). Een bekend voorbeeld hiervan zijn de twee alternatieve stabiele toestanden in ondiepe meren, een troebele en een heldere toestand, waarbij het feedbacksysteem vermoedelijk draait om de interactie tussen ondergedoken vegetatie en troebelheid (Scheffer et al., 1993). In de Waddenzee is er mogelijk ook sprake van een dergelijk feedbacksysteem, bijvoorbeeld tussen ondergedoken groot zee gras en de troebelheid gerelateerd aan gesuspenseerd sediment (van der Heide et al., 2007).



Figuur 4 Typen ecosysteemreacties op externe veranderingen (Kéfi et al., 2016). (a) hypothetisch voorbeeld van een externe conditie die geleidelijk in de tijd varieert (bijv. nutriënten). (b–d) Drie typen ecosysteemreacties op de veranderingen in externe conditie, afhankelijk van de sterkte van de positieve feedback tussen de biotische (bijv. vegetatie) en abiotische (nutriëntenbeschikbaarheid) compartimenten, zoals doorgaans voorspeld op basis van eenvoudige ecosysteemmodellen. De staat van het ecosysteem kan bijvoorbeeld overeenkomen met de vegetatiebedekking. Zonder positieve feedback (b) reageert de staat van het ecosysteem geleidelijk op de geleidelijke verandering in externe conditie. Wanneer er een zwakke positieve feedback is (c), wordt de ecosysteemreactie abrupt en minder voorspelbaar. Wanneer de feedback sterk is (d), verandert de staat van het ecosysteem nauwelijks totdat een drempelwaarde in externe conditie is bereikt, op welk punt een kleine verandering in externe conditie leidt tot een abrupte verschuiving van het ecosysteem van zijn huidige staat naar een contrasterende staat (bijv. van een heldere naar een troebele toestand). Zodra de verschuiving heeft plaatsgevonden, vereist het terugkeren naar de vorige staat van het ecosysteem dat de externe conditie afneemt tot lagere waarden dan de waarden waarbij de verschuiving heeft plaatsgevonden. Dit gedrag (ook wel hysteresis genoemd) is te wijten aan het feit dat twee alternatieve toestanden van het ecosysteem (gezond en gedegradeerd) naast elkaar bestaan voor een reeks omgevingsomstandigheden (bistabiliteit) (Kéfi et al., 2016).

Robuustheid

Robuustheid is het vermogen van een systeem om een gewenste toestand te behouden ondanks fluctuaties in het ecosysteem en betreft dus het behoud van een systeemtoestand binnen een bepaalde bandbreedte maar beschrijft ook het vermogen van het systeem om zich aan te passen in afwachting van of als reactie op een verstoring (Mumby et al., 2014). Robuuste natuur en veerkrachtige natuur worden ook wel als synoniemen gebruikt (Gunderson, 2000; Levin & Lubchenco, 2008). Echter, Sanders et al. (2016) maken wel een onderscheid en beschrijven robuuste natuur als natuur die een verstoring (zoals overstroming of zware betreding) doorstaat, terwijl veerkrachtige natuur mogelijk verdwijnt maar zich vervolgens zal herstellen. Robuust en veerkrachtig worden dus door Sanders et al. (2016) als twee verschillende reacties op verstoring gezien. Volgens Gunderson (2000) en Levin & Lubchenco (2008) zou de beschrijving van robuustheid door Sanders et al. (2016) onder technische veerkracht vallen. Er zijn dus meerdere interpretaties van de begrippen mogelijk. Mumby et al. (2014) geeft aan dat veerkracht als concept vooral geschikt is wanneer er zorgen zijn over de herstelcapaciteit van een ecosysteem, terwijl robuustheid vooral geschikt is voor het beheer van status en functioneren van een ecosysteem of het gebruik daarvan (oogsten en vangsten) binnen vastgestelde niveaus. Ter versimpeling gebruiken we voor deze literatuurstudie de termen robuustheid en veerkracht gezamenlijk als zijnde het vermogen van een ecosysteem om verstoring te ondergaan en te blijven functioneren (Levin & Lubchenco, 2008).

Kenmerken van een robuuste en veerkrachtige natuur

Bij het overwegen van robuustheid en veerkracht is schaal van cruciaal belang: wat op korte termijn het beste zal werken, is niet noodzakelijkerwijs het beste voor de lange termijn (Levin & Lubchenco, 2008). Op dezelfde manier is wat het beste is voor een lokale gemeenschap doorgaans niet wat regionaal of mondiaal het beste werkt. Robuustheid of veerkracht op het niveau van een heel systeem kan juist bereikt worden door het gebrek aan robuustheid op het niveau van de individuele actoren waaruit het systeem bestaat. Diversiteit en de mechanismen die deze in stand houden zijn essentiële aspecten van het aanpassingsvermogen van elk veerkrachtig systeem. Op dezelfde manier vereist het bereiken van robuustheid doorgaans het behoud van voldoende variabiliteit op het niveau van de systeemcomponenten, zodat natuurlijke en andere vormen van selectie kunnen functioneren (Levin & Lubchenco, 2008).

Levin & Lubchenco (2008) beschrijven kenmerken die essentieel zijn voor een goed ecosysteem gericht beheer, in het bijzonder met betrekking tot robuustheid, zijnde: diversiteit / heterogeniteit, functionele redundantie en modulariteit (zie het tekstvlak hieronder).

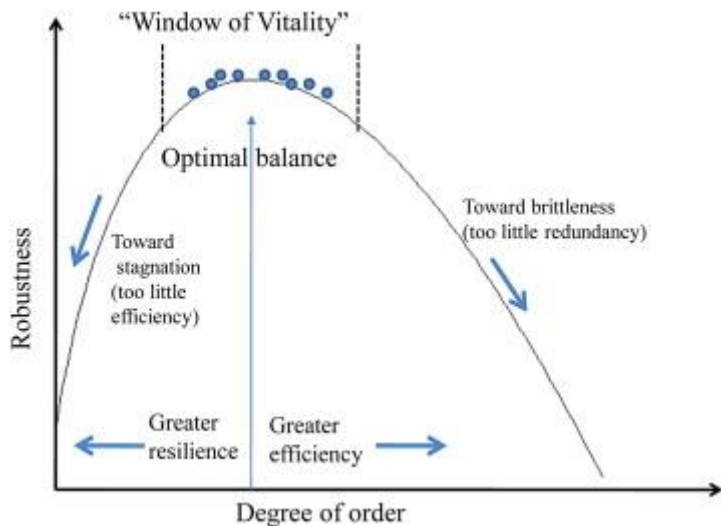
Essentiële kenmerken met betrekking tot robuustheid (Levin & Lubchenco, 2008)

Diversiteit (de variatie in de levende componenten van een ecosysteem) en heterogeniteit (de structurele of ecologische variatie die nodig is voor diversiteit) weerspiegelen het aanpassingsvermogen van een systeem, het vermogen om de samenstelling ervan te veranderen in een veranderende omgeving. Het is algemeen bekend dat, althans in sommige omstandigheden, verminderde diversiteit (heterogeniteit) van ecosystemen kan leiden tot catastrofale veranderingen terwijl een grotere diversiteit juist robuustheid biedt.

Functionele redundantie gaat uit van het idee dat meerdere afzonderlijke elementen dezelfde functie vervullen. Als alle functies die het systeem nodig heeft voldoende zijn afgedekt is er sprake van functionele redundantie. Soorten in ecosystemen, zelfs die binnen een functionele groep, vertonen altijd verschillen. Niettemin kunnen ze overlappende functies vervullen; dus door functionele redundantie kunnen een of meer soorten het verlies van anderen compenseren. Het hebben van meerdere verschillende stikstofbinders in een systeem betekent bijvoorbeeld dat als de omstandigheden zo veranderen dat de ene verloren gaat, de andere zijn rol kan uitbreiden en de leegte kan opvullen. Hoewel verlies van functionele redundantie misschien niet gepaard gaat met onmiddellijk functieverlies, zal de adaptieve tolerantie van het systeem zijn uitgehold.

Modulariteit verwijst naar de compartimentering van het systeem in ruimte, tijd of organisatiestructuur en daarmee de connectiviteit tussen populaties. Wanneer populaties te nauw met elkaar verbonden zijn, heeft aantasting van één gevolgen voor iedereen. Door de modulariteit van de verspreiding van soorten kunnen soorten onafhankelijk fluctueren, waardoor ze kunnen bufferen tegen ongunstige omgevingsomstandigheden. Omgekeerd, wanneer populaties te losjes met elkaar verbonden zijn, werken stabiliserende feedbacks niet effectief.

Fath (2015) ontwikkelde een maat voor robuustheid als een afweging tussen efficiëntie en redundantie van een systeem (Figuur 5). Als de redundantie te klein is, met andere woorden als het systeem te georganiseerd is en de connecties zeer gespecialiseerd, is het systeem kwetsbaar voor ineenstorting. Een weinig redundant systeem is daarentegen wel erg efficiënt (er zijn bv. geen 'overbodige' soorten). Echter, als de efficiëntie (dat wil zeggen de organisatie) te klein is, heeft het systeem de neiging te stagneren en kan het zich niet ontwikkelen (Fath, 2015). Daarom is een ecosysteem pas robuust als het de juiste mate van organisatie heeft waarbij zowel de efficiëntie en de redundantie in de juiste hoeveelheid zijn.



Figuur 5 Theoretische curve die de robuustheid op y-as weergeeft versus de mate van organisatie in een ecosysteem op de x-as. Het venster van vitaliteit ("Window of vitality") vindt plaats rond de optimale robuustheid (Fath, 2015).

Veerkracht en robuustheid van de Waddenzee

In het verleden (bekeken vanaf 1720) hebben verschillende grootschalige veranderingen plaatsgevonden, zie Tabel 1. Het Waddenecosysteem is in die periode door de mens ernstig veranderd, met name het habitat door dijken en kades (bijvoorbeeld de Afsluitdijk in 1930), een afname van de soortbestanden en de biodiversiteit door overexploitatie en versturende visserijtechnieken (sinds de Middeleeuwen) waarbij vooral toppredatoren en habitatstructuurvormende organismen (biobouwers) verloren gingen, maar ook door een toegenomen toevoer van voedingsstoffen en verontreinigende stoffen (na 1950) (Eriksson et al., 2010; Lotze, 2005; Lotze et al., 2005; Wolff, 2000).

Er zijn verschillende studies geweest die de veerkracht van de Waddenzee hebben onderzocht, zoals de ELAWAT (Elastizität des Ökosystems Wattenmeer = Veerkracht van het Waddenzee Ecosysteem) die in Duitsland is ontwikkeld en toegepast (Dittmann, 1999) en in Nederland heeft Westerlaan (2010) de veerkracht van Waddenzee in relatie tot klimaatverandering onderzocht. Aanbevelingen uit het ELAWAT-project richten zich op de bescherming van natuurlijke processen die essentieel zijn voor de eigenschappen van het systeem en herstel na verstoring. De abiotiek, met name alle door getijden aangedreven processen, moeten ongestoord zijn om de stabiliteit van het systeem veilig te stellen (Dittmann, 1999). Ook Westerlaan (2010) concludeerde dat het stimuleren van natuurlijke processen (dat wil zeggen de natuur zijn gang laten gaan), natuurherstel en verbetering van de abiotische/milieuomstandigheden veerkracht verhogende maatregelen voor het Wadden-ecosysteem zijn. Daarbij werd ook genoemd het verminderen van (negatieve effecten van) menselijke activiteiten in het Wadden-ecosysteem en adaptief co-management op meerdere schalen (Westerlaan, 2010). Er is echter in die studies geen kwantitatieve maat gegeven aan de aanbevelingen die zijn gedaan.

Tabel 1 Overzicht van (grootschalige) veranderingen, die plaats gevonden hebben in het Waddeneecosysteem. Grijs: veranderingen uit het verleden; wit: veranderingen uit het verleden die ook in de toekomst relevant kunnen zijn (Westerlaan, 2010).

Alternate states (desirable-undesirable)	Functions affected	Climate change drivers	Human drivers	Indicator/ slow-change variable	References
1) Complex food-web 2) Simple food-web			Overexploitation, habitat destruction,	Biodiversity, amount of trophic levels	Lotze, 2005
1) Top-down control 2) Bottom-up control		-	Overexploitation, eutrophication, habitat destruction	Amount of trophic levels	Lotze, 2005; Casini <i>et al.</i> , 2009
1) Pelagic system 2) Benthic system		Salinity anomaly, weather conditions	Eutrophication	Changes in biological and geochemical nutrient cycles	Lindeboom <i>et al.</i> , 1995, from: Weijerman <i>et al.</i> , 2005; Weijerman <i>et al.</i> , 2005; Hare & Mantua, 2002
1) Green, red & brown algae coexistence 2) Green algae dominance		Temperature?,	Eutrophication	Nutrient content	Lotze, 2005
1) Cold(er) dynamic equilibrium 2) Warm(er) dynamic equilibrium	Problematic when food-web relations become decoupled	Temperature rise (sea surface temperature), possibly change in wind intensity and direction	-	Shifts in species composition and abundance along multiple trophic levels	Beaugrand, 2004; www.resalliance.org/185.php ; Weijerman <i>et al.</i> , 2005; Hare & Mantua, 2002
1) Seagrass beds present 2) Seagrass beds absent	Habitat disappears, fish nursery function, food source herbivorous birds, water quality, human sea-grass harvesting, aesthetic value	Increased storm frequency and intensity, peak river discharge?	Bottom trawling, dredging, habitat destruction Other: disease	Water turbidity: sediment particles per litre water	Van der Heijde <i>et al.</i> , 2007; De Jonge <i>et al.</i> , 1993

2 Methode

De onderwaternatuur van de Waddenzee wordt nader uitgewerkt door middel van een literatuuronderzoek. Dit literatuuronderzoek richt zich op wetenschappelijke peer-reviewed literatuur en op grijze literatuur (rapporten en beleidsdocumenten). Wetenschappelijke literatuur is doorzocht met gebruik van databases en zoektermen. Een herleidbare en reproduceerbare strategie hiervoor is beschreven door de PSALSAR methode (Mengist et al., 2020). Het volledig en systematisch doorlopen van alle stappen kost teveel tijd voor de onderhavige studie. Er zijn daarom vooral gerichte zoekopdrachten uitgevoerd om literatuur op specifieke onderwerpen te zoeken. De gebruikte databases, zoektermen en resultaten (aantal studies) staan hieronder weergegeven, opgesplitst in peer-reviewed literatuur en grijze literatuur.

Peer-reviewed studies

Er is in februari 2024 gezocht naar peer-reviewed studies met behulp van de zoekmachine Scopus. Eerst is een selectie gemaakt van de beschikbare literatuur over de Waddenzee binnen de categorie (subject area binnen Scopus) landbouw en biologie (waaronder onderwerpen zoals "Animal Science and Zoology", "Aquatic Science", "Ecology, Evolution, Behavior, and Systematics") of de categorie milieustudies (waaronder onderwerpen zoals "Ecological Modelling", "Ecology", "Environmental Chemistry", "Nature and Landscape Conservation"). Hiervoor is gezocht op titel, abstract en keywords en is de zoekterm (TITLE-ABS-KEY("Wadden Sea")AND SUBJAREA(ENVI OR AGRI)) gebruikt, wat resulteerde in 2.144 studies. Binnen deze selectie is verder gezocht naar de specifieke onderwerpen van deze literatuurstudie, zie Tabel 2. De zoekactie in peer-reviewed literatuur heeft in totaal 302 hits opgeleverd. Deze zijn gecheckt aan de hand van titel en abstract op relevantie, waarbij studies gericht op het litoraal en/of het niet Nederlandse deel van de Waddenzee zijn uitgesloten. Van de 302 hits zijn uiteindelijk 110 studies geselecteerd. Tevens is gebruikt gemaakt van de sneeuwbalmethode. In deze methode staat een aantal reeds bekende publicaties centraal waarin naar geschikte (gerefereerde) literatuur wordt gezocht.

Tabel 2 Overzicht zoekacties naar peer-reviewed literatuur over de onderwaternatuur van de Waddenzee met behulp van Scopus. Onderstaande zoekacties zijn uitgevoerd binnen de resultaten (2144 hits) van de zoekactie TITLE-ABS-KEY ("Wadden Sea") AND SUBJAREA (envi OR agri).

Zoekactie	Aantal hits
TITLE-ABS-KEY ("functional group")	15
TITLE-ABS-KEY(Habitat AND (gradient OR connection OR relation OR variation) AND (size OR area))) AND (LIMIT-TO (AFFILCOUNTRY,"Netherlands")	34
TITLE-ABS-KEY (resilience OR robust*)	44
TITLE-ABS-KEY ("food web model" OR "food-web model" OR (("food web") AND model))	22
TITLE-ABS-KEY (plankton OR "primary production") AND (Dutch OR Netherlands)	91
TITLE-ABS-KEY (benthos AND subtidal)	17
TITLE-ABS-KEY (fish AND (Dutch OR Netherlands))	79

Grijze literatuur

De grijze literatuur (rapporten en beleidsdocumenten) is onderzocht met behulp van de zoekmachine Google Scholar. Aangezien het om het Nederlandse deel van de Waddenzee gaat, is de verwachting dat rapporten en beleidsdocumenten veelal in het Nederlands zijn gepubliceerd. Daarom is de zoekactie naar de grijze literatuur met Nederlandse zoektermen uitgevoerd. Er zijn 61 studies gevonden aan de hand van de onderstaande zoekacties:

- Zoekterm: Waddenzee ecosysteem. Resultaat: 3480 hits. Gesorteerd op relevantie. De eerste 12 pagina's (met elk 10 referenties) gecheckt op relevantie, waarbij de laatste 2 nauwelijks relevante hits opleverde, dus gestopt. In totaal 36 relevante studies gevonden.
- Zoekterm: Waddenzee ecotopen. Resultaat 557 hits. Gesorteerd op relevantie. De eerste 12 pagina's (met elk 10 referenties) gecheckt op relevantie, waarbij de laatste 2 nauwelijks relevante hits opleverde, dus gestopt. In totaal 21 relevante studies gevonden.
- Zoekterm: Waddenzee functionele groepen sublitoraal. Resultaat 129 hits. Alles gecheckt op relevantie. In totaal 4 nieuwe relevante studies gevonden.

Ook grijze literatuur wordt behandeld door gebruik van de sneeuwbalmethode. Vanuit bekende bronnen, de startliteratuur, gaat men op zoek naar andere literatuur over hetzelfde onderwerp. Voor aanvang van de literatuurstudie zijn vier rapporten aangeduid als startliteratuur voor de onderwaternatuur van de Waddenzee (Gotje et al., 2016; van Beek et al., 2021; van der Zee et al., 2017; Wereld Natuur Fonds, 2017).

3 Soorten en soortgroepen

3.1 Omschrijving bouwsteen

De eerste bouwsteen beschrijft de functionele groepen die als kenmerkend en essentieel worden beschouwd voor het ecosysteemfunctioneren van marien-estuariene onderwaternatuur, waar nodig aangevuld met specifieke soorten. De functionele groepen omvatten een vertegenwoordiging van het complete voedselweb, de diversiteit in omgevingseisen (habitats en diversiteit) en andere kenmerkende soorten (zoals toppredatoren) voor een robuust en veerkrachtig ecosysteem van de Waddenzee.

3.2 Relatie met robuustheid en veerkracht

Levin & Lubchenco (2008) noemen diversiteit als een van de kenmerken die essentieel zijn voor een goed ecosysteemgericht beheer, in het bijzonder met betrekking tot robuustheid. Worm et al. (2006) geven bewijs dat een grotere diversiteit robuustheid biedt in mariene ecosystemen. Op basis van lokale experimenten en analyses van regionale en globale lange termijn data is aangetoond dat verlies aan biodiversiteit de gevoeligheid van een ecosysteem voor abrupte veranderingen vergroot en dat dit waarschijnlijk ook zal leiden tot verlies van ecosysteemdiensten (Worm et al. 2006). Functionele redundantie is ook kenmerkend voor een robuust ecosysteem (Levin & Lubchenco, 2008). Alhoewel soorten in ecosystemen, zelfs die binnen een functionele groep, altijd verschillen vertonen, kunnen ze overlappende functies vervullen. Bij een robuust systeem kunnen een of meer soorten het verlies van anderen compenseren (functionele redundantie). Hoewel verlies van redundantie misschien niet gepaard gaat met onmiddellijk functieverlies, zal de adaptieve tolerantie van het systeem zijn verminderd (Levin & Lubchenco, 2008).

Een ander aspect dat van belang is bij het inschatten van de weerstand van een ecosysteem is de aanwezigheid van relaties tussen de soorten, zoals predator-prooi relaties en interspecifieke concurrentie. Zo veroorzaakt bijvoorbeeld het verminderen van het aantal toppredatoren door overbevissing en jacht een keten van effecten op de structuur en het functioneren van mariene ecosystemen (Hunsicker et al., 2011). Het Waddenecosysteem is een wirwar van interacties op alle niveaus van de voedselketens en die complexiteit maakt het systeem robuust (Van Beek et al., 2021). Een van de oorzaken van een verminderde veerkracht van de Waddenzee is volgens Firet et al. (2018) een scheve opbouw van het voedselweb. Dat wordt als volgt omschreven: *"Toppredatoren van het sublitoraal zoals haaien, roggen, kabeljauwen, bruinvissen en tuimelaars zijn sterk afgenomen. Deze predatoren zijn essentieel in het voedselweb; door hun sturende rol en als indicator voor het functioneren van het systeem als geheel. De middenmoot van het voedselweb –zoals jonge vis - is ondervertegenwoordigd. Garnalen en krabben zijn oververtegenwoordigd. De grote aantallen in het systeem is een indicator voor een scheef systeem. Het sluit aan bij de voorspelde aftakeling van het voedselweb in vergelijking met andere estuaria wereldwijd. Nieuwkomers zoals mesheften en Japanse Oesters zijn succesvol. De grote lijn is dat er sprake is van een scheefgegroeid voedselweb in een (marien) landschap waarvan het gebruik het aanpassingsvermogen onder druk zet."* (Firet et al., 2018). Er zijn echter geen andere studies gevonden die deze uitspraken van Firet et al. (2018) bevestigen. Ook is de genoemde afname van haaien en roggen niet te onderbouwen aangezien afdoende monitoring van haaien en roggen in de Waddenzee ontbreekt.

Door Westerlaan (2010) zijn verschillende belangrijke veranderingen genoemd die in het verleden in de Waddenzee zouden hebben plaatsgevonden (zie Tabel 1 in hoofdstuk 1). Versimpeling van het voedselweb is een van de mogelijke veranderingen met betrekking tot soortgroepen (Tabel 3). Andere mogelijke veranderingen met betrekking tot soortgroepen zijn een verandering van top-down controle naar bottom-up controle, een verandering in algengemeenschappen en het verdwijnen van zeegrasvelden (Westerlaan, 2010). Door Firet et al. (2018) wordt aangenomen dat met het verdwijnen van zeegrasvelden en schelpdierbanken in de Waddenzee een drempel is overschreden (Firet et al., 2018). Inmiddels is er weer

een toename aan schelpdierbanken in de Waddenzee (Troost et al., 2023; van den Ende et al., 2023), zodat er toch sprake is van ecologisch herstelpotentieel.

In de volgende paragraaf van deze bouwsteen worden de hierboven genoemde soortgroepen beschreven.

Tabel 3 Grootschalige veranderingen die plaats gevonden hebben in soortgroepen van het Waddeneecosysteem, inclusief (mogelijk) betrokken menselijke invloed en klimaatveranderingsfactoren (Westerlaan, 2010). De volledige tabel met grootschalige veranderingen zoals gerapporteerd door Westerlaan (2010) is weergegeven in hoofdstuk 1 (Tabel 1).

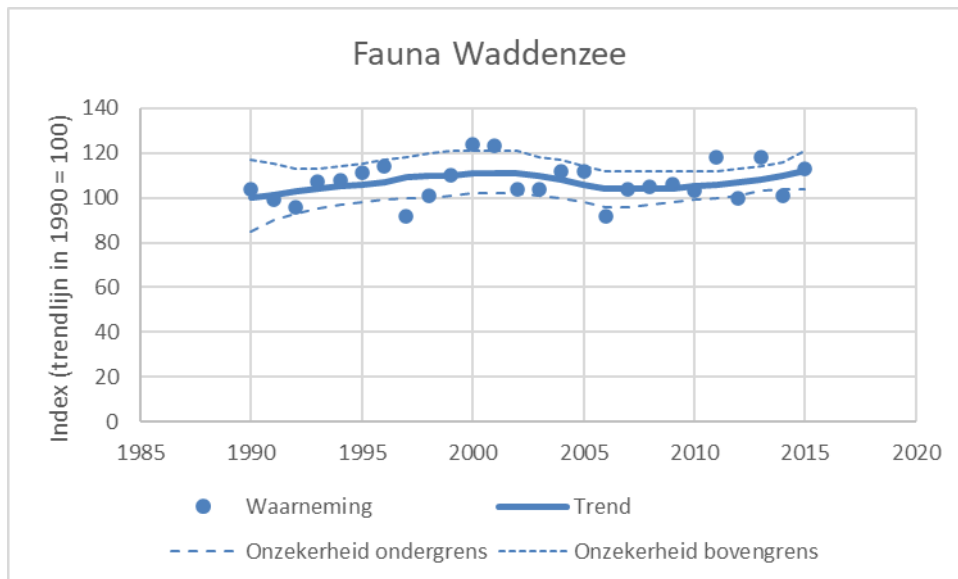
Historisch/gewenst	Huidig/ongewenst	Oorzaken
Complex voedselweb	Simpel voedselweb	Overexploitatie, habitat vernietiging
Top-down controle	Bottom-up controle	Overexploitatie, eutrofiering, habitat vernietiging
Co-existentie van groene-, rode- en bruine algen	Dominantie van groene algen	Eutrofiering en mogelijk temperatuur
Zeegrasvelden aanwezig	Zeegrasvelden afwezig	Bodemberoerende visserij (sleepnetten, zuigkorren), habitat vernietiging, ziekte, toename stormen (intensiteit en frequentie), pieken rivierafvoer, eutrofiering *

* De door Westerlaan (2010) genoemde oorzaken hebben betrekking op zowel het verdwijnen als het niet terugkeren van zeegrasvelden. Echter zijn de zeegrasvelden verdwenen door de uitbraak van de wierziekte en de bouw van de Afsluitdijk (Wanink & van der Graaf, 2008; Wolff, 2000). De overige genoemde factoren spelen een rol in het niet terugkeren van de zeegrasvelden. Volgens Van Katwijk et al. (2024) is de relatief hoge eutrofiering van de Nederlandse Waddenzee problematisch voor zeegrasherstel, wat niet in het overzicht van Westerlaan (2010) was opgenomen.

3.3 Historische en huidige situatie Waddenzee

In de Waddenzee zijn de diversiteit en aantallen van verschillende dieren in het verleden sterk afgenomen (Lotze et al., 2005). De belangrijkste oorzaken van de grote achteruitgang waren exploitatie en dijk aanleg (Lotze, 2005; Lotze et al., 2005; Wolff, 2000, 2005). In de twintigste eeuw kwamen er extra bedreigingen bij in de vorm van vervuiling, eutrofiering, invasies van soorten en vermoedelijk klimaatverandering. Dat alles heeft geleid tot het uitsterven van 144 soorten ofwel 20% van de totale macrobiota, waaronder zeezoogdieren, vogels, vissen, ongewervelden, zeeieren en zeegrassen (Lotze et al., 2005). De afname in biodiversiteit, grote roofdieren, speciale habitats, filter- en opslagcapaciteit en waterkwaliteit heeft geleid tot een vereenvoudiging en homogenisering van de structuur van het voedselweb en het functioneren van het ecosysteem (Lotze et al., 2005).

Sinds 1990 is de omvang van dierpopulaties in de Waddenzee gemiddeld stabiel gebleven (CBS et al., 2024a), zie Figuur 6. Van de in totaal 107 soorten in de indicator namen er 37 in populatie-aantal toe en 32 af. Vissen namen gemiddeld af in populatie-aantal (zie ook sectie "**Vissen**"), bodemdieren bleven min of meer stabiel (zie ook sectie "**Benthische fauna**") en vogelpopulaties namen toe en recent weer wat af (zie ook sectie "**Vogels**"). Er was geen verdere achteruitgang na het grote verlies van soorten in de vorige eeuw, maar ook geen herstel. Het Wereld Natuur Fonds (2017) concludeerde dat voor veel soorten en leefgebieden er nog een flink herstel nodig is om op het niveau van een robuuste en veerkrachtige natuur te komen. Deze uitspraak was echter niet kwantitatief onderbouwd.



Figuur 6 Trends fauna in de Waddenzee, waaronder 29 vissoorten, 39 soorten ongewervelde bodemdieren en 39 soorten watervogels (CBS et al., 2024a).

Door van Beek et al (2021) zijn voor het sublitoraal van de Waddenzee verschillende doelstellingen voor functionele groepen en het voedselweb gesteld (zie Bijlage 1), waarbij er gericht wordt op een natuurlijk en goed functionerend niveau zonder daarbij kwantitatieve waarden te noemen. Daarbij is een eerste overzicht gemaakt van mogelijke indicatorsoorten, als aanvulling en verdere concretisering van het Streefbeeld Onderwaternatuur, zie Tabel 4. De functionele groepen waartoe de indicatorsoorten behoren staan weergegeven in een interactieweb, zie Bijlage 2. Dit interactieweb geeft de verbindingen tussen de soortgroepen aan, waarbij het aantal verbindingen tussen soortgroepen het relatief belang weergeeft. De verdere duiding van een dergelijke interactieweb op soort- en soortgroepniveau kan helpen te prioriteren bij soorten en soortgroepen die beleidsmatig meer aandacht verdienen (van Beek et al., 2021).

Naast deze indicatorsoorten voor het sublitoraal van de Waddenzee zijn er ook gidssoorten (Olde Wolbers, et al., 2024). Gidssoorten staan model voor een hele groep van soorten die vergelijkbare eisen stellen aan hun leefgebied. De gidssoorten worden gebruikt in de Leidraad zoute- en overgangswateren (Olde Wolbers, et al., 2024), waarbij de soorten en hun ecologische eisen een duidelijk basis bieden voor ecologische opgaven. Gidssoorten die relevant zijn voor het sublitoraal van de Waddenzee zijn weergegeven in Tabel 5.

In deze bouwsteen worden de diverse soorten in het sublitoraal en grotendeels onderwater staande deel van de Nederlandse Waddenzee per functionele groep beschreven.

Tabel 4 Door van Beek et al. (2021) uitgewerkt overzicht van mogelijke indicatorsoorten voor het sublitoraal van de Waddenzee, inclusief aanduiding van bijbehorende functionele- en soortgroep, functie en huidige toestand (van Beek et al., 2021). Indicatorsoorten die tevens als gidssoorten voor zoute- en overgangswateren (Olde Wolbers, et al., 2024) worden gebruikt zijn vetgedrukt.

Functionele groep	Soortgroep	Indicatorsoorten	Functie	Huidige toestand
Bodemvegetatie	Waterplanten	Groot zeegras (ondergedoken)	Afremming waterbeweging, sediment stabiliserend, zeer belangrijk habitat voor diverse biota	Niet aanwezig
	Sessiele algen	Zeesla	habitat voor andere organismen	Veranderlijk
Rifvormende soorten (epibenthisch)	Schelpdierriffen	Mosselbanken	Afremming waterbeweging, sediment stabiliserend, habitat voor diverse biota, voedsel duikeenden	Aanwezig
		Japane oesterbanken	Afremming waterbeweging, sediment stabiliserend, habitat voor diverse biota	Aanwezig
		Platte oesterbanken	Afremming waterbeweging, sediment stabiliserend, habitat voor diverse biota	Spaarzaam aanwezig
	Kokerwormen	Lanice riffen	Sediment stabiliserend, habitat voor diverse biota (o.a. paaiplaats platvis)	Aanwezig
		Sabellaria riffen	Afremming waterbeweging, sediment stabiliserend, habitat voor diverse biota	Onbekend
Overige epibenthische fauna	Poliepen	Sertularia	Vestigingsplaats voor mosselzaad, verder onbekend	Aanwezig
		Anemonen	Onbekend	aanwezig
	Chordadieren	Zakpijpen	Onbekend, zijn vaak invasieve exoten	Aanwezig
Endo-benthische fauna	Schelpdieren	Kokkel	Platvisvoedsel (syphons) en vogelvoedsel, eet plankton	Aanwezig
		Nonnetje	Platvisvoedsel (syphons) en vogelvoedsel, eet plankton	Aanwezig
		Strandgaper	Mogelijk platvisvoedsel (syphons)	Aanwezig
		Ensis	Vogelvoedsel (duikeenden)	Zeer veel aanwezig
	Overige invertebraten	Zandzager	Sedimentomwoeler/stimuleert zuurstoftransport, platvisvoedsel	Aanwezig
		Zeeduizendpoot	Sedimentomwoeler/stimuleert zuurstoftransport, platvisvoedsel	Aanwezig
Wadpier		Sedimentomwoeler/stimuleert zuurstoftransport	Aanwezig	
Schaaldieren	Krabben	?	Vogelvoedsel (meeuwen e.d.), aaseter, predator	Aanwezig
	Garnalen	?	Divers vis- en vogelvoedsel, predator schelpdierlarven en ander benthos	Aanwezig
Vissen	N2000 soorten	Fint	Kleine soorten, jonge jaarklassen: voedsel voor visetende vogels en vissen e.d. Grotere soorten: voedsel voor grotere vissen, visetende vogels en zeezoogdieren	Spaarzaam aanwezig, herstellend
		Zeeprrik		
		Rivierprrik		
	Indicatorsoorten	Demersaal, jong: Schol e.a.		Aanwezig
		Pelagisch, jong: Haring e.a.		
		Resident: Puitaal e.a.		
		Trekvissen: Spiering e.a.		
		Zeevissen: Ruwe haai e.a.		
Overig	Zeepaardje	?	Zeer zeldzaam	
Pelagische soorten (overig)	Kwallen	Ribkwal	Visvoedsel. Invasieve exoot	Spaarzaam aanwezig (teveel?)
		?		
Zeezoogdieren	Zeehonden	Grijze zeehond Gewone zeehond	Toppredatoren, zelf ook weer voedsel voor diverse dieren bij afsterven	Sterk aanwezig
	Dolfijnachtigen	Bruinvis		Af en toe aanwezig

Tabel 5 Gidssoorten voor zoute- en overgangswateren (Olde Wolbers, et al., 2024) die relevant zijn voor het sublitoraal van de Waddenzee, ingedeeld volgens de functionele groepen van Van Beek et al (2021).

Functionele groep	Gidssoort	Kenmerkend voor
Bodemvegetatie	Groot zee gras (ondergedoken)	Ondiep water en van belang voor het vasthouden van sediment, als voedsel voor vogels en kraamkamer voor vis
Rifvormende soorten	Mossel	Getijdenplaten met hard substraat en grof zand en een rol als biobouwer, belangrijke bron van voedsel voor vissen, krabben en vogels.
	Platte oester	Ondiep water met weinig stroming en een rol als biobouwer (oesterbanken verhogen biodiversiteit, maken het water helderder en vervullen een belangrijke rol als kraamkamer voor vissen)
	Schelpkokerworm	Getijdenzone en ondiep water met zacht substraat en fijn zand en een rol als biobouwer (zowel bescherming als voedselmogelijkheden voor onder andere (plat)vis en macrofauna soorten, basis voor de vestiging van schelpdieren, stapelvoedsel voor wadvogels en meeuwen)
Endo-bentische fauna	Grote zwaardschede	Grove zandbodems en in diepe getijdengeulen en een rol als biobouwer, bioturbator, en voedselbron voor vissen, krabben en vogels.
	Kokkel	Getijdenwateren met matige stroming en een belangrijke voedselbron voor vissen, krabben, garnalen en vogels
	Rode draadworm	Bodems met lage zuurstofgehaltenes en een rol als bioturbator en voedselbron voor andere wormen (zoals de zandzager), krabben, garnalen en bodemvissen (zoals schol en bot)
	Wadkreeftje	Ondiepe, relatief beschutte slibrijke bodems en een belangrijke voedselbron voor onder andere garnalen, vissen en vogels (vooral voor bergeenden)
? (macrofauna)	Wulk	De gezondheid van het ecosysteem en de schelpen van wulk zijn van levensbelang voor heremietkreeften
Vissen	Aal	Belangrijke vertegenwoordiger van migrerende vissen die gebruik maken van overgangswateren als tussenstation of opgroeigebied
	Bot	Vissen die migreren tussen zout en zoet water, waarbij de Waddenzee een belangrijk onderdeel van het opgroeigebied vormt
	Driedoornige stekelbaars	Estuaria en zoutwatergebieden met veel begroeiing van planten, wieren en bodemdieren
	Fint	Goede leefgebieden in, en verbinding tussen, zeeën, estuaria en zoete rivieren
	Haring	Zoute wateren en ondiepe kustzones met voldoende voedsel, in de vorm van plankton en geschikt paaisubstraat (grof zand, grind, schelpbanken, kleine stenen, roodalgren (wieren) of zee gras)
	Zeebaars	Productieve zoute wateren met voldoende voedsel, zoals kreeften, garnalen, schaaldieren en vooral vissen als haring en sprout
	Zeedonderpad	Zoute en brakke wateren met structuurrijke bodems, waaronder hard substraat en zee grasvelden
	Zeestekelbaars	Zee grasvelden
Pelagische soorten (overig)	Dwerginktvis	Soorten uit de Noordzee die overgangswateren gebruiken voor de voortplanting en specifiek paaisubstraat nodig hebben
	Zeekat	Soorten uit de Noordzee die overgangswateren gebruiken voor de voortplanting en specifiek paaisubstraat nodig hebben en een belangrijke rol als predator met een breed habitatgebruik
Vogels	Bergeend	Zoute wateren, met in de nabijheid ondiepe wateren om te foerageren (kleine schelpdieren en slakken, wormen en kleine kreeftachtigen, maar ook groenwieren en plantenzaden)
	Eider	Broedvogels in het Waddengebied in de buurt van ondiep water dat rijk is aan bodemfauna (schelpdieren)
	Fuut	Beschutte wateren met veel vis
	Grote stern	Broedlocaties dichtbij (max 40 km) grote, zoute en visrijke foerageergebieden (in de Waddenzee vooral de zeegaten tussen de eilanden).
	Lepelaar	Heel ondiep water met garnalen en kleine visjes en daarnaast bepaalde vegetatie voor het broedhabitat
Zeezoogdieren	Gewone zee hond	Verschillende habitatelementen, zoals zandplaten om te rusten en diepere delen om te foerageren en als toppredator een indicator voor de kwaliteit van het voedselweb.

Fytoplankton en microfyto bentos

In de Waddenzee spelen verschillende typen algen een rol: 1) het fytoplankton; de algen in de waterkolom; 2) het microfyto bentos; de microalgen die leven op de wadplaten en slikken en 3) het tychoplankton; de algen met een gemengde, zowel pelagische als bentische levenswijze (Kromkamp & Philippart, 2015). Soorten behorende tot het tychoplankton worden echter veelal ondergebracht bij het fytoplankton als ze worden aangetroffen in het water of bij het microfyto bentos als ze worden aangetroffen op het sediment (Kromkamp & Philippart, 2015). Aangezien de Waddenzee grote oppervlakten aan intergetijdegebied heeft, zal de draagkracht van de Waddenzee zowel bepaald worden door de primaire productie van het fytoplankton als door die van het microfyto bentos (Kromkamp & Philippart, 2015; Riekenberg et al., 2022). Deze bijdragen zijn afhankelijk van de waterdiepte, waarbij het microfyto bentos belangrijker is in ondieper water (Ebenhöh et al., 2004).

De primaire productie in de Waddenzee wordt vooral bepaald door (Kromkamp & Philippart, 2015):

- bottom-up factoren
 - beschikbare hoeveelheid licht in de waterkolom
 - beschikbaarheid van nutriënten
- top-down factoren
 - begrazing
 - eventuele lysis door virus infectie

Daarnaast speelt de uitwisseling van algen in een bepaald gebied met andere gebieden een rol in de opbouw van lokale algenpopulaties (Kromkamp & Philippart, 2015). Voor de Waddenzee is er sterke uitwisseling met de Noordzee, maar ook met het IJsselmeer en de Eems (Van Beusekom & De Jonge, 2002).

De beschikbaarheid van nutriënten en de soortensamenstelling van fytoplankton veranderden drastisch tijdens de periode van 1974 tot 1994 (Philippart & Cadée, 2000). Door de intensivering van landbouw en lozingen van industrieel en huishoudelijk afvalwater werd het oppervlaktewater aanzienlijk verrijkt met nutriënten wat heeft geresulteerd in een dramatische stijging van de nutriëntenconcentraties in de Waddenzee (van der Veer et al., 1989). Van 1955 tot midden jaren tachtig nam de belasting van zowel stikstof als fosfor naar de Waddenzee toe. Sinds 1985 is de fosforbelasting aanzienlijk afgenomen, terwijl de stikstofbelasting ongeveer gelijk bleef (De Jonge et al., 1996).

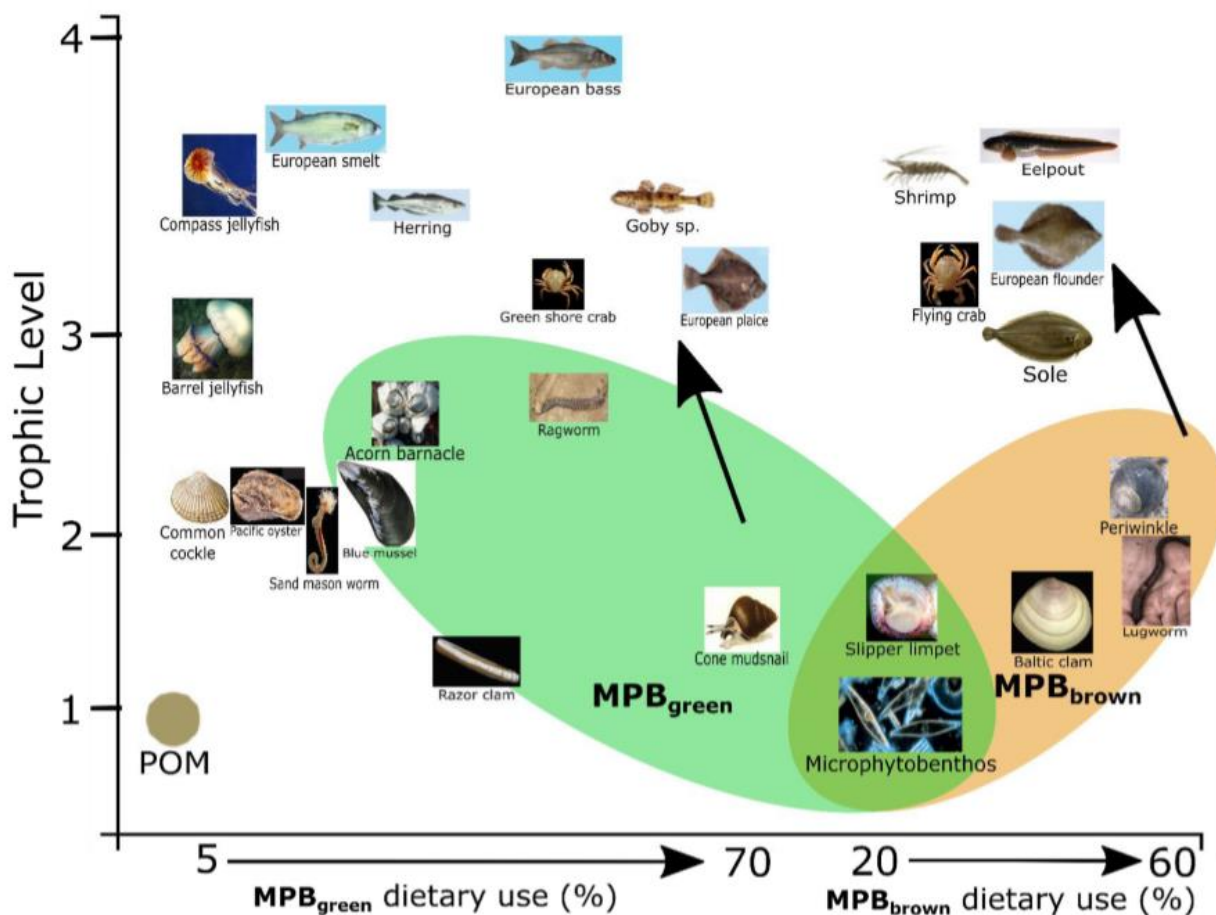
Philippart et al. (2007) bestudeerden veldwaarnemingen van fytoplankton, macrozoöbentos en estuariene vogels in de Nederlandse Waddenzee in de periode 1970–2003. De jaarlijkse hoeveelheden fytoplanktonbiomassa zijn tussen de periode 1970–1977 en de periode 1978–1987 meer dan verdubbeld en bleven daarna (1988–2003) min of meer constant. De productiviteit laat echter een ander beeld zien. In tegenstelling tot de min of meer stabiele chlorofylconcentraties in de jaren tachtig en negentig daalde de primaire productiviteit in de jaren negentig, alhoewel het huidige niveau nog wel hoger ligt dan tijdens de periode 1970–1977 (Philippart et al., 2007). Meer recente data geven aan dat de daling inmiddels is gestagneerd (Jacobs et al., 2020). Verrijking en daaropvolgende reductie van nutriënten droegen bij aan de waargenomen trends in de bestudeerde gemeenschappen van fytoplankton, macrozoöbentos en estuariene vogels, maar de exacte relaties en mate waarin konden niet met zekerheid vastgesteld worden. De rol van microfyto bentos en de mogelijke rol van top-down factoren zijn in dit onderzoek niet meegenomen. Echter duiden de resultaten wel op een (vertraagde) top-down controle van filtervoedende tweekleppigen.

Philippart et al. (2007) concluderen dat de precieze reacties van biomassa en productie van fytoplankton op veranderingen in de nutriëntenbelasting grotendeels onvoorspelbaar is. Kennis van de primaire productie is van groot belang omdat het de basis vormt van het mariene voedselweb, en aldus de grenzen stelt aan de draagkracht van het systeem (Philippart et al., 2007; Kromkamp & Philippart, 2015).

Riegman (2014) toont met berekeningen aan dat het slibgehalte grote invloed heeft op de primaire productie. In de oostelijke Waddenzee zijn er relatief hoge slibgehaltenes en is er betrekkelijk weinig variatie in de jaarlijkse primaire productie. Ook is daar weinig invloed waarneembaar van variaties in de beschikbaarheid van nutriënten. De westelijke Waddenzee bevat minder slib en er is, ondanks de grotere diepte, meer licht beschikbaar voor de algengroei. In dat deel is (vooral 's zomers) sprake van nutriënt gelimiteerde primaire productie. Dit houdt in dat een verdere reductie in de eutrofiering zal leiden tot lagere primaire productie (Riegman, 2014).

De rol van microfyto bentos als voedselbron voor de bentische gemeenschap in de Waddenzee is verder onderzocht door [Christiane et al. \(2017\)](#) en Riekenberg et al. (2022). Microfyto bentos voedt zich vanuit de waterkolom maar ook via het poriewater uit het sediment en kan daardoor gebruik maken van nutriënten beschikbaar vanuit de bovenliggende waterkolom (groen microphyto bentos) en/of de microbiële lus in de

bodem (bruin microfytobenthos; kiezelwieren). Deze extra voedingsbron binnen het microfytobenthos kan een rol spelen bij de uitzonderlijke benthische productiviteit die wordt waargenomen binnen het ecosysteem van de Waddenzee. Modellerings toont aan dat het microfytobenthos de belangrijkste energiebron is voor de meerderheid van de consumenten op hogere trofische niveaus (wormen, weekdieren, schaaldieren, vissen en vogels), en dus voor het hele voedselweb (Christianen et al., 2017). Een deel van de benthische gemeenschap lijkt gespecialiseerd te zijn op bruin microfytobenthos (Riekenberg et al., 2022), Figuur 7. Deze specialisatie maakt een verdere differentiatie van de voedingsniche buiten het klassieke model van detritus en oppervlakte-/deeltjesvoeders mogelijk. Dit vermindert waarschijnlijk de concurrentie tussen functionele groepen en weerspiegelt een efficiënt gebruik van niet alleen nieuw vastgelegd organisch materiaal, maar ook een efficiënt gebruik van herwerkt organisch materiaal resulterend in een zeer productief ecosysteem (Riekenberg et al., 2022).



Figuur 7 Conceptueel diagram dat een toegenomen gebruik aangeeft van microfytobenthos gevoed door nutriënten afkomstig uit de microbiële lus (MPB brown) of uit de bovenliggende waterkolom (MPB green) als het gebruik van partikulair organisch materiaal (POM), het fytoplankton, afneemt (Riekenberg et al., 2022).

Macroalgen en macrofyten

In de Waddenzee komen 72 soorten zeewier voor (Gittenberger et al., 2015), waarvan slechts een klein aantal zeewiersoorten wijd verspreid is en een hoge biomassa bereikt (Jak et al., 2020). Op harde substraten gaat het vooral om bruinwieren (zoals zee-eik (*Fucus* spp.) en knotswier (*Ascophyllum nodosum*)) roodwieren (zoals Iers mos (*Chondrus crispus*), kernwier (*Mastocarpus stellatus*), purper- en navelwier (*Porphyra* sp.) en rood hoorntjeswier (*Ceramium* sp.)) en veel draadvormige soorten groenwieren (Jak et al., 2020). In de geulen en op de platen van de Waddenzee gaat het vooral om het groene "zeesla" (*Ulva* spp.) en rode soorten knoopwier (*Gracilaria* spp.). Zeesla wordt gebruikt als naam voor verschillende bladvormige (platte) soorten groenwier van het geslacht *Ulva* (Jak et al., 2020). Zeesla is ook als indicatorsoort van de sublitorale Waddenzee voorgesteld, behorende tot de functionele groep bodemvegetatie en de soortgroep sessiele algen (van Beek et al., 2021). Jak et al. (2020) beschrijft de mogelijke groei van zeesla in de Waddenzee op basis van de beperkt beschikbare literatuur als volgt: Zeesla, gehecht aan de byssusdraden in mosselbanken en op lege schelpen, komt waarschijnlijk los van de

substraten door bodemberoering als gevolg van harde wind en (mossel)visserij waarbij losgeslagen delen door waterstromen verdeeld worden over de geulen en platen. Mogelijk overwinteren deze fragmenten zeesla in het sediment en starten vervolgens in het voorjaar met de groei. Een deel van het zeesla wordt gedurende het groeiseizoen en/of daarna mogelijk geconsumeerd door herbivore ongewervelden (Jak et al., 2020). Het kan zijn dat zeesla naast een rol als voedselbron, ook een rol speelt als leefomgeving voor andere soorten. Er is een significant positieve correlatie gevonden tussen het voorkomen van zeesla en de vangst van zeenaalden, puitaal, zeedonderpad en botervis, terwijl voor haring, grondels en wijting de correlatie significant negatief blijkt. Met andere soorten als bot, schol, tong, harnasmannetje, vijfdradige meun, slakdolf en zandspiering werd geen significante correlatie vastgesteld (Jak et al., 2020).

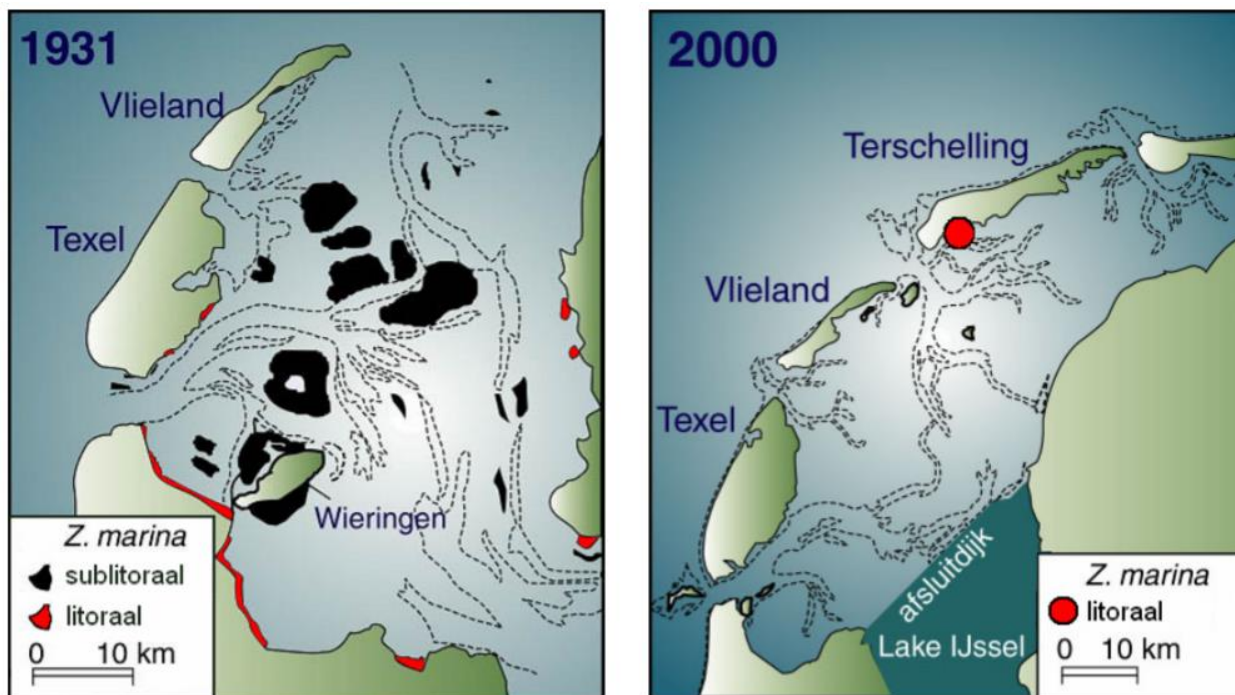
Een andere soortgroep behorende tot de functionele groep bodemvegetatie zijn waterplanten, waarvoor de indicatorsoort groot zeegras (*Zostera marina*) is voorgesteld vanwege de belangrijke rol in het ecosysteem: afremmen van de waterbeweging; stabiliseren van sediment (tegenaan van erosie); en een zeer belangrijk habitat voor diverse biota (Van Beek et al., 2021). Deze soort is ook opgenomen als gidssoort voor zout- en overgangswateren (Olde Wolbers, et al., 2024). Een andere soort zeegras die voorkomt in de Waddenzee is klein zeegras (*Zostera noltii*) (Gräfnings, Hijner, et al., 2024). In het begin van de vorige eeuw werden de sublitorale gebieden en getijdengeulen nog gekarakteriseerd door zeegrasvelden, zie Figuur 8 (Ens et al., 2007; Wolff, 2000). In uitgestrekte zeegrasvelden in de westelijke Waddenzee leefden veel diersoorten (Wolff, 2005). Met het verdwijnen van de zeegrasvelden verdwenen ook verschillende vissoorten zoals de zeestekelbaars (*Spinachia spinazieia*) en de trompetterzeenaald (*Syngnathus typhle*). Het verdwijnen van sublitoraal zeegras uit de westelijke Waddenzee in 1932 viel samen met de uitbraak van de wierziekte en de voltooiing van de Afsluitdijk (Den Hartog & Polderman, 1975; Wanink & van der Graaf, 2008; Wolff, 2000). Onderzoek geeft aan dat de lichtbeschikbaarheid een belangrijke factor is geweest bij het verdwijnen van de zeegrasvelden, terwijl zoutgehalte en temperatuur waarschijnlijk slechts een kleine rol hebben gespeeld (Giesen, Van Katwijk, et al., 1990). Simulatie van de groei van zeegras op basis van de zonuren tijdens de jaren 1931 en 1932 geeft aan dat een groot deel van de toen bestaande sublitorale zeegraspopulatie zou zijn bezweken vanwege slechte lichtomstandigheden, zelfs bij afwezigheid van de wierziekte (Giesen, Van Katwijk, et al., 1990). Herstel van de sublitorale zeegrasvelden bleef uit (Giesen, van Katwijk, et al., 1990). De historische (1931) omvang van de sublitorale groot zeegrasvelden in de westelijke Waddenzee zijn geschat op 6.000 – 15.000 ha (van Katwijk, 2000; Wanink & van der Graaf, 2008). In 2000 bestond alleen nog een intertidaal groot zeegrasveld van 5.8 ha bij Terschelling (Figuur 8). Het uitblijven van herstel van de sublitorale bedden zou in grote mate beïnvloed kunnen zijn door veranderingen in troebelheid (Giesen, van Katwijk, et al., 1990).

Vestiging van ondergedoken groot zeegras bleek zonder ingreep niet mogelijk in de Waddenzee vanwege de te hoge troebelheid (van der Heide et al., 2006, 2007). Herstelproeven zijn de laatste jaren succesvol gebleken (Marijt et al., 2024; van den Oever et al., 2024). Vanaf 2018 neemt het intertidale groot zeegrasveld op Griend toe in omvang en dichtheid en wordt het veld gezien als zelfredzaam. In 2023 is waargenomen dat het oppervlak waarin groot zeegras zich heeft verspreid, is verdubbeld en dat het aantal planten in het gebied met 20 % is toegenomen (Marijt et al., 2024). Door deze bijna explosieve groei is het bruto areaal van groot zeegras in de gehele Waddenzee in 2023 uitgegroeid tot 96,6 ha (van den Oever et al., 2024).

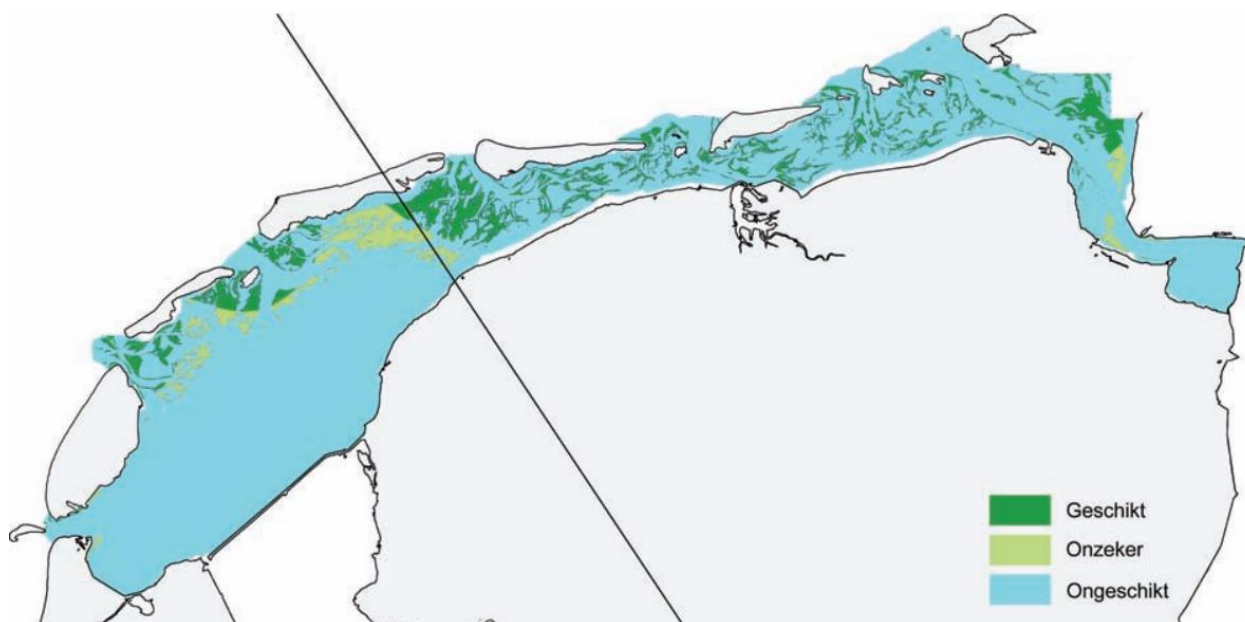
Uit eerder onderzoek bleek herstel van ondergedoken groot zeegras onmogelijk omdat de troebelheid gerelateerd aan gesuspendeerd sediment te hoog was, waarschijnlijk omdat de troebelheid niet langer door zeegras zelf werd verminderd (van der Heide et al., 2007). Door aanwezigheid van zeegras neemt de stroomsnelheid af waardoor particulier materiaal bezinkt en de troebelheid van het water afneemt. Indien wordt aangenomen dat de troebelheid laag en de lichtbeschikbaarheid voldoende is (gelijk aan de situatie in de jaren 1930) is geschat dat 9% tot 13% van de Nederlandse Waddenzee, ofwel 25.762 tot 37.121 ha, koloniseerbaar is door sublitoraal groot zeegras, zie Figuur 9 (van der Heide et al., 2006). Uit recente modelstudies naar de habitatgeschiktheid van de Waddenzee voor groot zeegras blijkt dat de geschiktheid voor zeegrasgroei in de gehele westelijke Waddenzee en in het bijzonder op de historische zeegraslocaties in de huidige (2017) situatie is afgenomen ten opzichte van de historische (1927) condities (Smits et al., 2024), zie Figuur 10 en Tabel 6. Vooral de lichtbeschikbaarheid is daarbij limiterend, vanwege de toegenomen troebelheid.

Ook herstel van klein zeegras blijft momenteel uit en mogelijkheden voor restauratie in de Nederlandse Waddenzee zijn onderzocht (Gräfnings, Hijner, et al., 2024). De relatief hoge eutrofiëring van de Nederlandse Waddenzee is problematisch voor zeegrasherstel. Volgens Van Katwijk et al. (2024) is een reductie van de nutriëntbelasting met minimaal 40% nodig t.o.v. 2010-2017. Zonder deze reductie zal

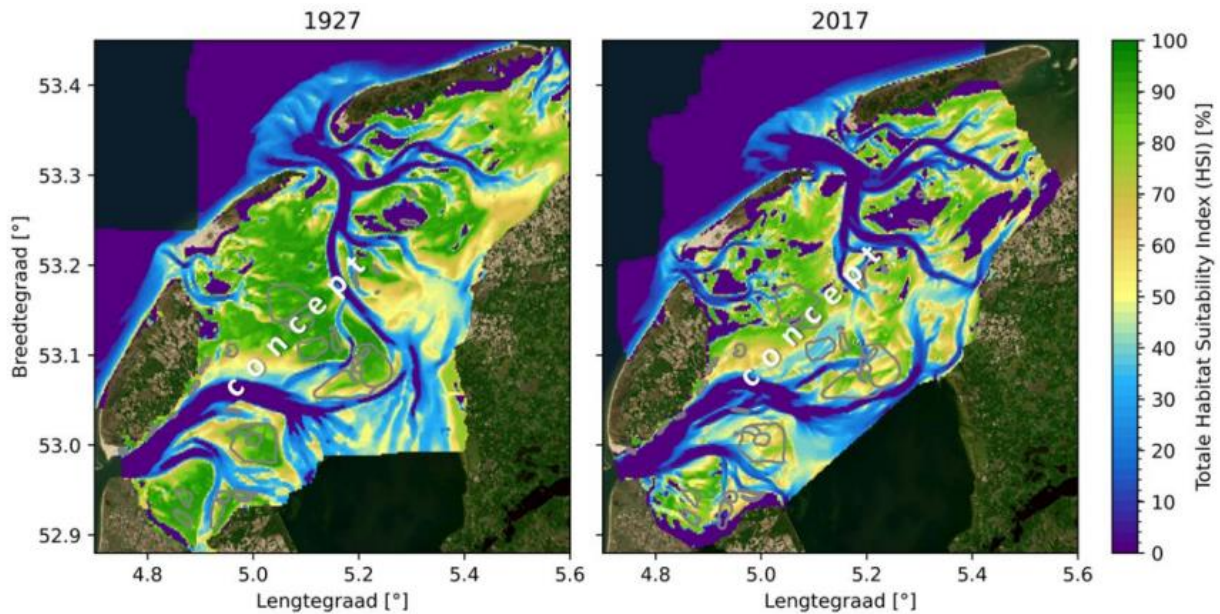
zeegras slechts tijdelijk herstellen en kwetsbaar blijven voor verstoringen als bedekking met zeewier en door stormen.



Figuur 8 Verspreiding in de westelijke Waddenzee van de sublitorale (zwart) en de litorale (rood) vorm van groot zeegras in 1931 en 2000 (Wanink & van der Graaf, 2008).



Figuur 9 Kolonisatiemogelijkheden voor robuust Groot zeegras wanneer de groeivoorwaarden voor droogval en saliniteit met elkaar worden gecombineerd. Hierbij is aangenomen dat de lichtbeschikbaarheid voldoende is: gelijk aan de situatie in de jaren 1930. In de westelijke Waddenzee is slechts 4% van het totale areaal geschikt voor kolonisatie. De totale hoeveelheid geschikt areaal bedraagt 9% (25762 ha). Wanneer voor saliniteit de onzekerheidszone wordt gehanteerd, bedraagt het koloniseerbaar deel in de westelijke Waddenzee 9%, voor de totale Waddenzee is dat 13% (37121 ha) (van der Heide et al., 2006).



Figuur 10 Concept kanskaart voor ondergedoken Groot zeegras in 1927 (links) en 2017 (rechts) op basis van gemodelleerde Habitat Suitability Index (HSI) curves, modelscenario 1927 met zeegras (links) en modelscenario 2017 (rechts) (Smits et al., 2024).

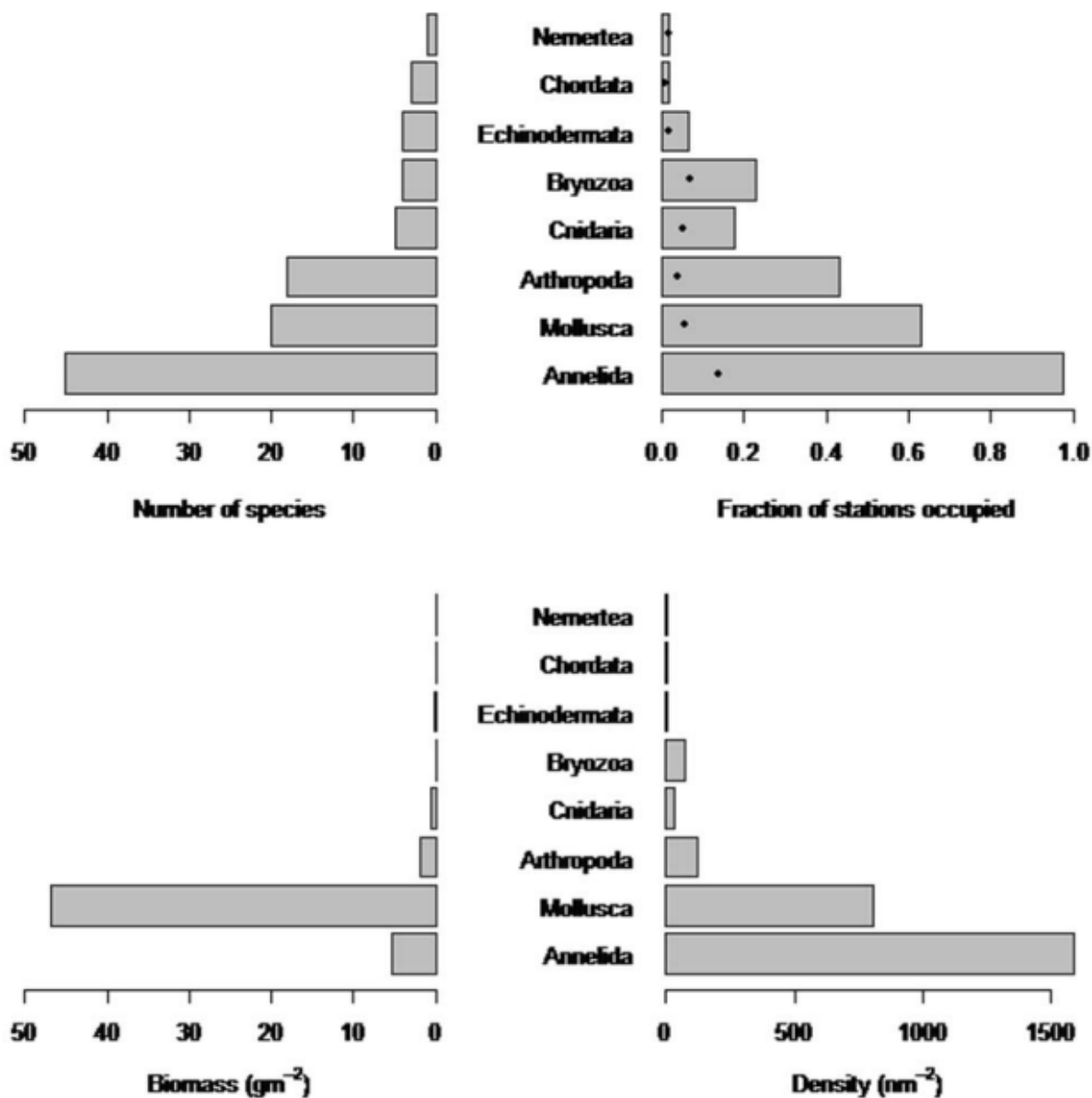
Tabel 6 Overzicht van areaal dat in 1927 en 2017 voldoet aan bepaalde minimale Habitat Suitability Index (HSI)-waarde (Smits et al., 2024).

HSI-waarde [-]	Areaal 1927 [ha]	Areaal 2017 [ha]
> 95%	536	5
> 93,1%	6.500	24
> 91,7%	15.000	135
> 90%	26.000	600
> 80%	53.000	26.000

Bentische fauna

Een belangrijke component in het sublitorale ecosysteem is de bentische ongewervelde fauna. Ze zijn de grootste herbivore schakel in het voedselweb van het Waddenzee ecosysteem en zijn op hun beurt een belangrijke voedselbron voor vogels, vissen en andere ongewervelde soorten. De soortenrijkdom van bentische fauna in de Waddenzee blijkt hoger in het sublitoraal dan in het intergetijdengebied (Dekker & Drent, 2013).

In de sublitorale westelijke Waddenzee zijn in totaal 100 soorten bodemdieren aangetroffen verdeeld over acht taxonomische groepen: Annelida (ringwormen); Mollusca (weekdieren); Athropoda (geleedpotigen); Cnidaria (neteldieren); Bryozoa (mosdiertjes); Echinodermata (stekelhuidigen); Chordata (chordadiere/zakpijpen) en Nemertea (snoerwormen) (Craeymeersch et al., 2013). Wat betreft het aantal soorten, het voorkomen in de westelijke Waddenzee en de aantallen per vierkante meter zijn de Annelida de grootste taxonomische groep gevolgd door de Mollusca en Athropoda (Figuur 11). Veruit het grootste gedeelte van de biomassa wordt echter geleverd door de Mollusca. De meeste soorten leven in zacht substraat, ingegraven in het sediment. Er zijn 32 hard-substraat soorten aangetroffen in de sublitorale westelijke Waddenzee (Craeymeersch et al., 2013).



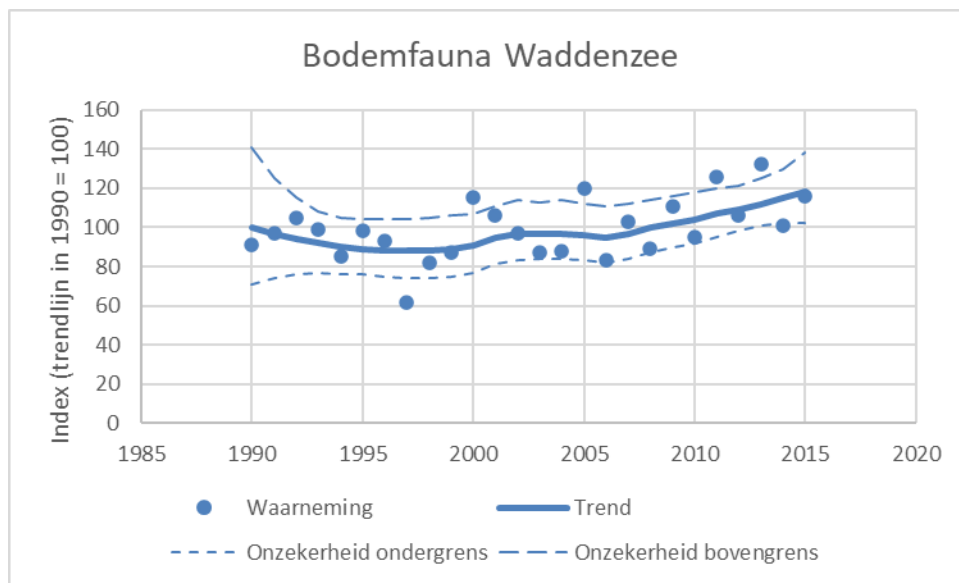
Figuur 11 Overzicht van de soortenrijkdom van de sublitorale westelijke Waddenzee in 2008 (Craeymeersch et al., 2013).

Veel voorkomende soorten in en op de bodem van het sublitorale deel van de Waddenzee zijn wormen zoals zandzagers (*Nephtys* spp.), schelpkokerwormen (*Lanice conchilega*) en borstelwormen (*Spio* spp.), schelpdieren zoals de mossel (*Mytilus edulis*), nonnetje (*Macoma balthica*), strandgaper (*Mya arenaria*) en Japanse oester (*Crassostrea gigas*), en kreeftachtigen zoals de strandkrab (*Carcinus maenas*) en grijze garnaal (*Crangon crangon*) (van der Zee et al., 2017).

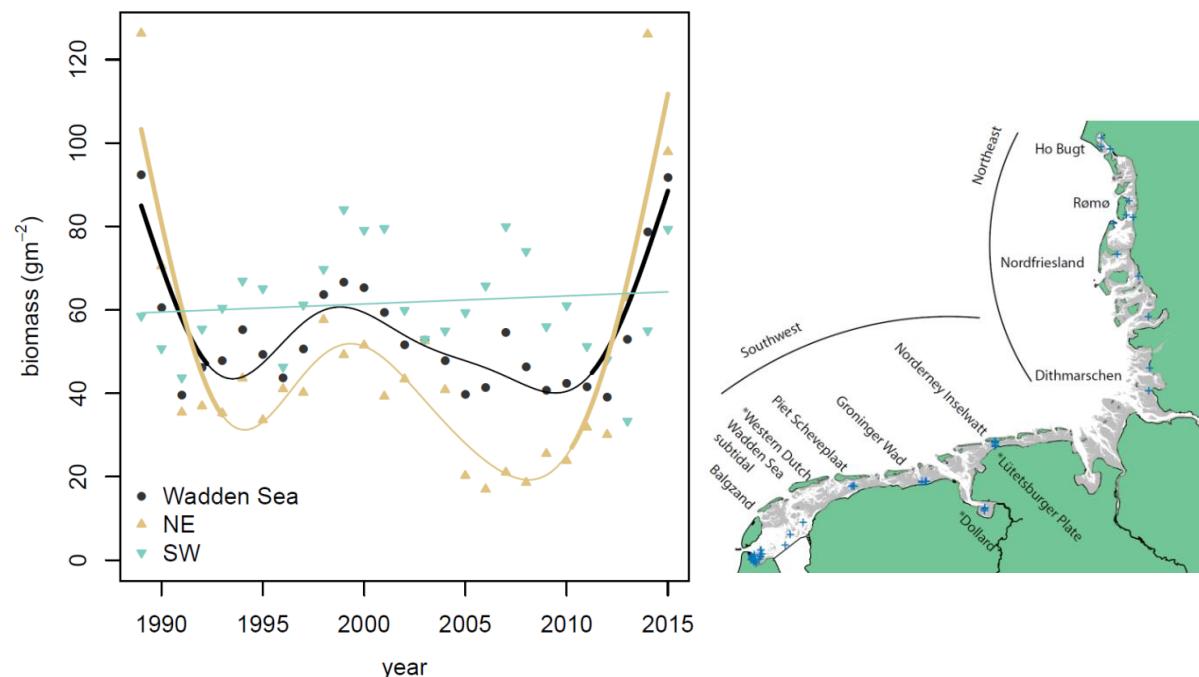
Fysische en biologische invloeden zijn op verschillende hoogtes in de getijdenzone verschillend van aard, en daardoor van grote invloed op het voorkomen van en de verscheidenheid aan benthische organismen (Saier, 2002). Directe invloed van fysische factoren zijn de krachten waar benthische en epibenthische organismen aan worden blootgesteld. Ook bepalen fysische factoren in hoge mate de sedimentsamenstelling en daarmee het organisch-stofgehalte in het sediment en de ontwikkelingskansen voor benthische algen, welke weer voedsel vormen voor (epi-)benthische organismen (Saier, 2002). In tegenstelling tot droogvallende delen speelt in het sublitoraal de predatie door meeuwen en steltlopers nauwelijks nog een rol en wordt de benthosdichtheid vooral door predatie door krabben, zeesterren en andere sublitorale organismen (zoals garnalen) bepaald (Ens et al., 2007).

De omvang van populaties ongewervelde bodemdieren is in de periode 1990-2015 gemiddeld niet veranderd (Drent et al., 2017), zie Figuur 12 en Figuur 13. Terwijl in de Nederlandse Waddenzee de biomassa stabiel

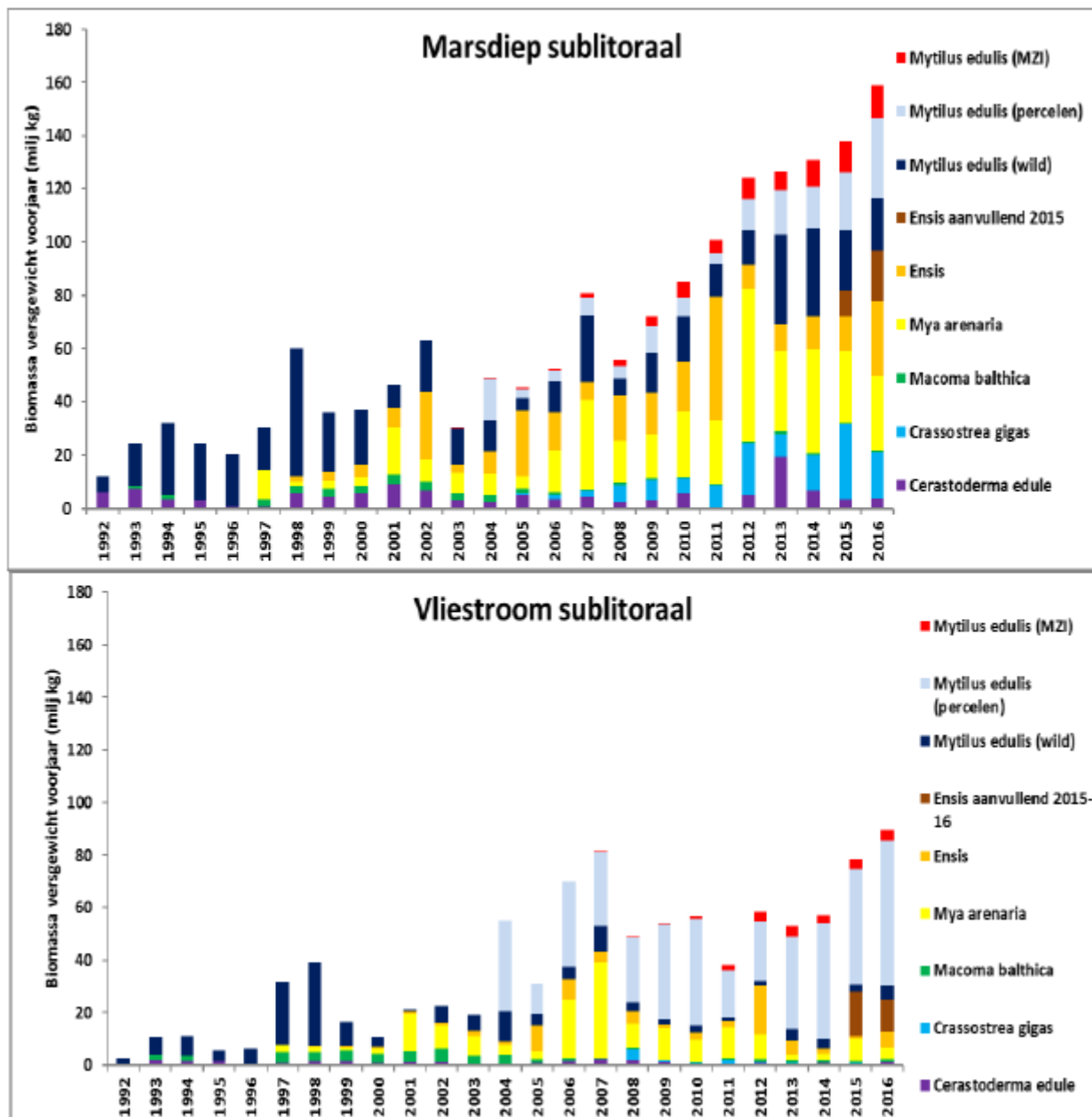
bleef, vonden in het Noordoostelijk deelgebied van de internationale Waddenzee opwaartse afwijkingen plaats, als gevolg van de grote biomassa bijdragen van de kokkel *Cerastoderma edule* en de zandgaper *Mya arenaria* (Drent et al., 2017). Voor de individuele soorten en soortgroepen zijn er in het Nederlandse deel wel veranderingen waarneembaar. Zo is het nonnetje bijvoorbeeld sterk afgenomen terwijl schelpdieren gemiddeld zijn toegenomen (CBS et al., 2024a; Kamermans & Asch, 2018; Troost et al., 2023), zie ook Figuur 14. Veranderingen in de soortensamenstelling hebben zich echter niet vertaald in lange termijn verschuivingen in de taxonomische of functionele samenstelling van de macrozoöbenthos van de Waddenzee (Drent et al., 2017). In de tekst hieronder wordt nader ingegaan op de verschillende soort(groep)en. Daarbij worden de vier functionele groepen zoals gehanteerd door van Beek et al. (2021) aangehouden (rifvormende epibenthische soorten, overige epibenthische soorten, endo-benthische soorten en schaaldieren) en worden ook gidssoorten van de Leidraad Zoute- en Overgangswateren aangehaald (Olde Wolbers, et al., 2024) (Tabel 5).



Figuur 12 Trend bodemfauna (populatieaantallen) Waddenzee (CBS et al., 2024).



Figuur 13 Totale gemiddelde biomassa (asvrije droge massa) van het macrozoöbenthos in de gehele internationale Waddenzee en in de twee deelregio's Noordoost (NO) en Zuidwest (ZW). De Nederlandse Waddenzee maakt deel uit van de deelregio ZW (zie kaart). Significante temporele trends worden aangegeven met vetgedrukte lijnen (Drent et al., 2017).



Figuur 14 Bestand aan filtrerende schelpdieren in miljoen kg versgewicht in sublitoraal in deelgebieden van de westelijke Waddenzee, gebaseerd op de jaarlijkse bestandsopnamen voor kokkels en mosselen (Kamermans & Asch, 2018).

Epibenthische fauna: rifvormende soorten

Rifvormende soorten (epibenthisch) vormen een functionele groep van het sublitoraal van de Waddenzee, onderverdeeld in de soortgroep schelpdierriffen (mosselbanken, Japanse oesterbanken en platte oesterbanken) en kokerwormen (Lanice- en Sabellaria riffen) (van Beek et al., 2021). Deze groep wordt ook wel biobouwers genoemd; soorten die een geschikte leefomgeving voor zichzelf en andere soorten scheppen (van der Heide et al., 2012). Mossel, platte oester en schelpkokerworm (Lanice) dienen ook als gidssoorten voor de zoute- en overgangswateren (Olde Wolbers, et al., 2024).

Mossel en platte oester

In het begin van de vorige eeuw kwamen mosselbanken (*Mytilus edulis*) en platte oester (*Ostrea edulis*) algemeen voor in het westelijke deel van de Waddenzee (Figuur 15). Er leefden rond de omvangrijke mosselbanken en oesterriffen veel diersoorten die de schelpdieren aten of er een woonplaats of schuilplaats hadden (Wolff, 2005). De schelpdierbank-vormende soorten in de Waddenzee verschillen in een aantal ecologische aspecten, die door Diddersen et al. (2022) op een rij zijn gezet (Tabel 7).

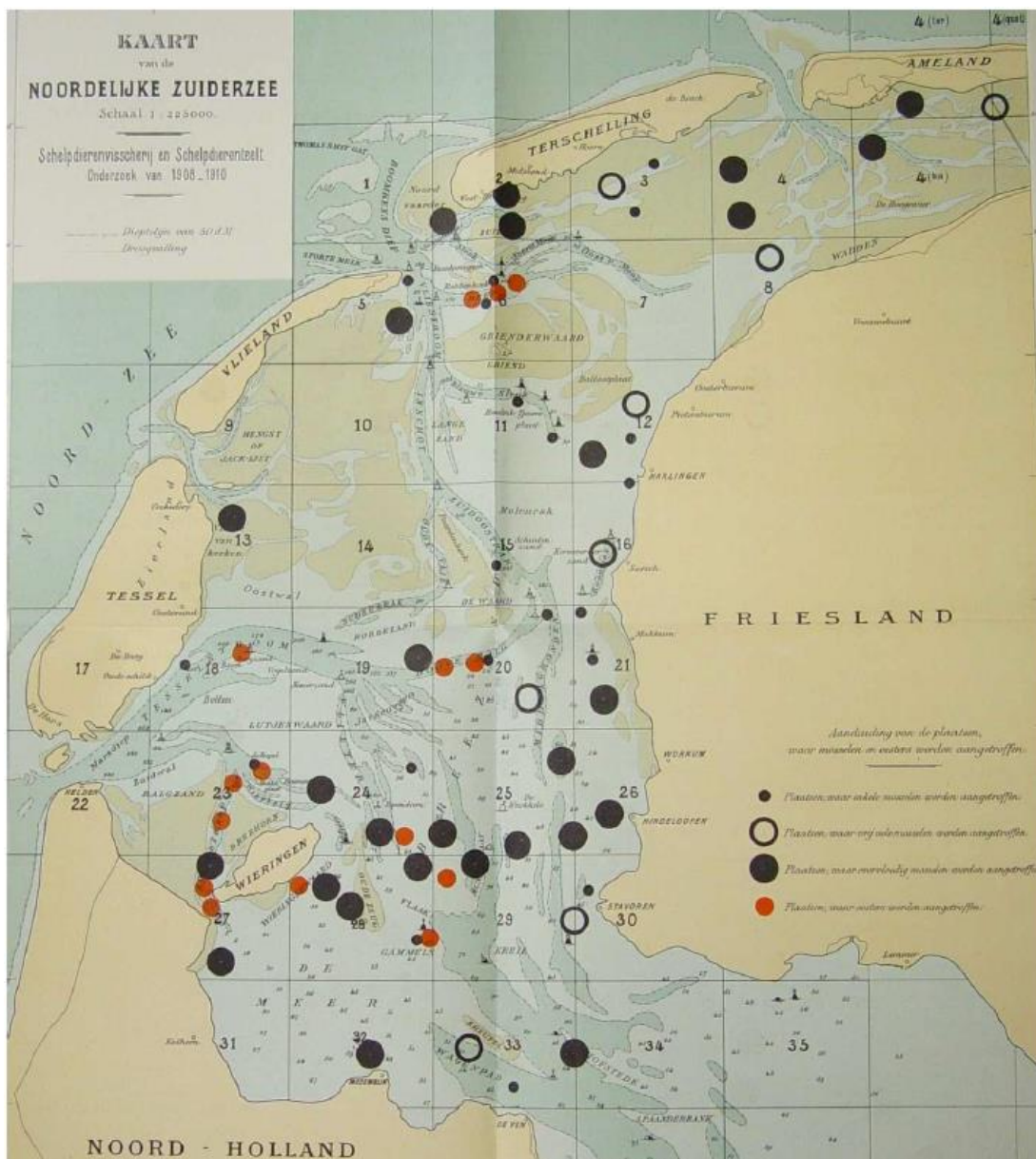
Tabel 7 Kenmerken van sublitorale schelpdierbanken (Didderen, et al., 2022).

Status	Mosselbank Inheems	of	Japane oesterbank Uitheems	Platte oesterbank Inheems
Vestigingssubstraat	Stabiel vezelachtig substraat		Dichte riffen van levende oesters vormen aanbod van hard substraat, los schelpmateriaal eromheen	Lagere dichtheden, verspreid liggende oesters waartussen veel schelpmateriaal, beperkt aanbod van hard substraat
Voorkomen banken	Intergetijdengebied Sublitoraal diep;		Intergetijdengebied tot en met ondiep sublitoraal	Lage delen intergetijdengebied tot diep sublitoraal
Verspreidingsafstand vrijzwemmende larven	>100 km		>100 km	1-10 km
Voortplanting	Vrijzwemmende larven, vroege voorjaar - zomer		Vrijzwemmende larven, zomer	Larven in oester met broedzorg, 1 larvenpiek in de zomer
Temperatuur tolerantie	Tot 29° C		Tot 35° C	Tot 28° C
Biodiversiteit	42% hoger dan slikken en platen		Hoger dan slikken en platen	60% hoger dan de zandige omgeving
Interacties slikken, wad en kokkels Waddenzee	Voedselcompetitie nabij bank, facilitatie verder weg, productieverhoging diatomeeën		Competitie om ruimte, voedsel (o.a. kokkels), andere wierflora.	Onbekend

Voor het jaar 1950 waren platte-oesterriffen echter verdwenen en droogvallende mosselbanken gingen rond 1990 verloren (Troost, 2010; van der Heide et al., 2012). Door de eeuwenlange consumptie en bevissing van platte oester ontbreekt documentatie van hoe een 'ongerepte' biogeen habitat van platte oesters eruitzag in de Waddenzee (Didderen, et al., 2022). Daarbij zijn door de aanleg van de Afsluitdijk de morfologische condities van de huidige Waddenzee dermate veranderd dat als er een natuurlijke referentie zou zijn, deze niet meer toepasbaar zou zijn gezien de afwijkende huidige situatie. Jonge mosselen (mosselzaad) van nieuw gevormde ondergedoken banken werden vroeger zonder restricties opgevisst voor de mosselkwekerij waardoor banken die mogelijkwijs hadden kunnen uitgroeien tot rijke leefgebieden verdwenen. In 2009 werd het convenant 'Transitie mosselsector en natuurherstel in de Waddenzee' afgesloten, dat voorziet in een stapsgewijze afbouw van mosselzaadvissers op natuurlijke banken. Het oorspronkelijke plan van uitvoering van het mosselconvenant liep tot 2020 met als einddoel 100% sluiting van de mosselzaadgebieden en daarmee beëindiging van de bodemvisserij op mosselzaad. In de uitvoering van de afspraken werd duidelijk dat deze ambities niet haalbaar waren zodat in 2020 een addendum is opgesteld waarin aanvullende afspraken zijn gemaakt. Sinds 1 juli 2022 is 50% van het totale oppervlak sublitorale mosselbanken gesloten voor bodemvisserij op mosselzaad. In 2026 wordt die sluiting verhoogd naar 65%, waarna partijen zich inzetten om in 2029 tot een 100% sluiting van de mosselzaadvissers te komen (PRW, 2023).

Op basis van literatuur gericht op de Noordfriese Waddenzee geven Ens et al. (2007) aan dat 'ongerepte' Waddenzee oesterbanken (*Ostrea edulis*) een belangrijke component van de levensgemeenschappen van het sublitoraal vormden en dat deze oesterbanken gekenmerkt werden door een grote rijkdom aan andere

organismen, waarschijnlijk ook in de Nederlandse Waddenzee. Door de overexploitatie van oesterbanken kwamen plaatsen vrij die door mosselbanken (die zich eerder alleen bevonden in het gebied rond de laagwaterlijn) werden ingenomen. Ens et al. (2007) geven aan dat dit mogelijk ook in de Nederlandse Waddenzee is gebeurd. Zij schatten de kans dat er binnen afzienbare tijd weer banken van Europese platte oesters in de Waddenzee zullen voorkomen zeer gering omdat: 1) de platte oester in de Nederlandse Waddenzee is uitgestorven; 2) de oesterbanken in de Waddenzee voor hun voortbestaan waarschijnlijk afhankelijk waren van de oesterpopulatie in de open Noordzee (Berghahn & Ruth, 2005) welke ook is verdwenen; 3) de hydrografie van de westelijke Waddenzee door de bouw van de Afsluitdijk sterk veranderd is en wellicht ongeschikt geworden voor een oesterpopulatie (te korte verblijftijden van het water, te troebel). Waarnemingen in 2017 tonen echter aan dat platte oesters zijn teruggekeerd in de Waddenzee (van der Have et al., 2018). Dit duidt erop dat er momenteel toch geschikte omstandigheden aanwezig zijn voor het herstel van platte oesters in de Waddenzee. Er wordt een bredere verspreiding in de Waddenzee verwacht, vooral in het sublitorale gebied, vanwege de voorkeur van de soort voor diepere locaties (van der Have et al., 2018).



Figuur 15 Voorkomen van mosselbanken (*Mytilus edulis*, dichte banken aangeduid met grote zwarte stippen, dunne banken met open stippen en enkele mosselen met kleine zwarte stippen) en Platte Oester (*Ostrea edulis*, aangeduid met rode stippen) in het westelijke deel van de Waddenzee in de periode 1908-1910. Overgenomen uit Hoek (1911).

Mosselbanken op zachte sedimentbodems in zowel het litoraal als sublitoraal zijn van groot ecologisch belang aangezien deze habitat, bescherming en voedsel kunnen bieden voor andere organismen en een dominante rol spelen in energiestromen en de nutriënten cyclus (Dekker & Drent, 2013; Troost et al., 2022). Bij sublitorale mosselpopulaties is ten opzichte van litorale populaties een hogere soortendiversiteit, soortendichtheid en totaal aantal soorten waargenomen (Saier, 2002). Veel sublitorale soorten als hydroidpoliepen, zeeanemonen, mosdiertjes, zeenaaktslakken en zeepokken zijn speciaal gerelateerd aan sublitorale mosselbanken (Ens et al., 2007). Plekken met mosselen (en oesters) zijn twee keer zo soortenrijk als plekken zonder mosselen (en oesters) (Dekker & Drent, 2013). De toename van het aantal soorten bij sublitorale mosselbanken is niet alleen te wijten aan hard substraat soorten maar ook aan zachte sedimentsoorten (Dekker & Drent, 2013).

Drent & Dekker (2013) hebben natuurlijke mosselbanken en mosselkweekpercelen in het sublitoraal van de westelijke Waddenzee met elkaar vergeleken en hebben een aantal verschillen aangetoond. Het belangrijkste verschil is de omgeving; het zoutgehalte is hoger in gebieden met mosselkweekpercelen dan in gebieden met natuurlijk voorkomende mosselen. De soortensamenstelling verschilt tussen mosselkweekpercelen en natuurlijke mosselbanken. De belangrijkste factoren die dit verschil verklaren, zijn het zoutgehalte en de mediane korrelgrootte (Drent & Dekker, 2013). Het hogere zoutgehalte is waarschijnlijk de oorzaak dat kweekpercelen meer soorten (102) herbergen dan natuurlijke bedden (84), in bijna 5 m² die in elk type bemonsterd is. Dit hogere aantal soorten op mosselkweekpercelen komt overeen met de algemene trend van toenemende soortenrijkdom met zoutgehalte. Drent & Dekker (2013) refereren ook naar onderzoek in de noordelijke Waddenzee, waar de zoutgradiënten niet zo extreem zijn als in de West-Nederlandse Waddenzee en waar de soortenrijkdom in de mosselkweekplots lager was dan op natuurlijke percelen.

Mosselbanken zijn minder bestudeerd in het sublitoraal ten opzichte van het litoraal (Troost et al., 2022). Alhoewel vaak wordt aangenomen dat sublitorale banken vergelijkbaar zijn met litorale banken, kunnen er grote verschillen verwacht worden in factoren die de aanwas, groei en overleving bepalen. Troost et al. (2022) onderzochten de overleving van 365 individuele sublitorale mosselbanken aan de hand van jaarlijkse surveys. De gemiddelde levensverwachting van sublitorale mosselbanken na overleving van de eerste winter was geschat op 2,3 jaar (Troost et al., 2022). Dit is lager dan wat bekend is over de overleving in het litoraal, namelijk 3,4 jaar. In gebieden met een relatief lage saliniteit is de overleving in het sublitoraal echter vergelijkbaar met het litoraal. Er blijkt een significante relatie te zijn tussen saliniteit en overleving, wat waarschijnlijk verband houdt met predatie door zeesterren (*Asterias rubens*) (Troost et al., 2022). Zeesterren komen niet voor in het litoraal en in het sublitoraal is bij lage saliniteit de abundantie sterk gereduceerd. Een andere factor van invloed op de overleving is de omvang van de mosselbank; hoe groter de mosselbank hoe hoger de overleving. Dit kan een direct effect zijn, of indirect via omgevingsfactoren die van invloed zijn op de omvang van de mosselbank (Troost et al., 2022). Sublitorale mosselen in de jongste fase van hun bentische levenscyclus ondervinden sterke predatie door garnalen en in latere fasen zijn dit zeesterren, krabben en eidereenden (Beukema & Dekker, 2005; Ens et al., 2007).

Het herstel van litorale mosselbanken in de Waddenzee en de processen die succesvol herstel zouden kunnen beperken (d.w.z. substraat, predatie, hydrodynamica) is onderzocht door op drie locaties in de Waddenzee kunstmatig mosselbanken aan te leggen (de Paoli et al., 2015). Afhankelijk van de locatie stonden de banken 70 tot 85% onder water. Alle experimentele banken waren in iets meer dan zeven maanden bijna verdwenen. Het verdwijnen van de banken kon niet gerelateerd worden aan het gebrek van een stabiel substraat of predatie door vogels. Resultaten suggereerden dat hydrodynamische omstandigheden (de gecombineerde effecten van golven en stroming) een belangrijke rol speelden in de slechte overleving van de kunstmatige mosselbanken (de Paoli et al., 2015). Bovendien is voor de aanleg van de kunstmatige litorale mosselbanken gebruik gemaakt van mosselen uit het sublitoraal. Omdat er wel natuurlijke mosselbanken in de nabijheid van de experimenten aanwezig zijn is het aannemelijk dat het mislukken van het mosselherstel (gedeeltelijk) te wijten was aan de slechte aanpassing van sublitorale mosselen aan de omstandigheden waarmee ze in het litoraal te maken hebben (de Paoli et al., 2015).

Tijdens de bestandopname in maart 2023 is in het sublitoraal van de westelijke Waddenzee een totaal mosselbestand van 35,88 Mkg oftewel 358800 mosselton (mt) netto versgewicht aangetroffen (van den Ende et al., 2023). Van dit bestand bestond 32,34 Mkg uit mosselzaad (90% van het totale bestand) en 3,54 Mkg uit meerjarige mosselen (10% van het totale bestand). Ruim tien jaar eerder (in maart 2010) was

dit aanzienlijk minder: 20.3 Mkg (= 203.000 mosselton) netto versgewicht waarvan 6.4 Mkg netto werd gevormd door mosselzaad (= 32% van het bestand) en 9.9 Mkg en 3.9 Mkg door halfwas en meerjarige mosselen (= resp. 49% en 19% van het bestand) (Troost et al., 2010).

Schelpkokerworm (*Lanice conchilega*)

Schelpkokerwormen (*Lanice conchilega*) kunnen in hoge dichtheden riffen vormen die de bodem stabiliseren (Olde Wolbers, et al., 2024). Dit netwerk van kokers biedt zowel bescherming als voedselmogelijkheden voor onder andere (plat)vis en macrofauna soorten. Zo is bijvoorbeeld aangetoond dat juveniele platvis specifiek dit biogene habitat opzoekt (Rabaut et al., 2013). In het intergetijdengebied is aangetoond dat *Lanice conchilega* de benthopelagische koppeling faciliteert en een duidelijk effect heeft op de samenstelling, diversiteit, dichtheid en biomassa van de fauna gemeenschappen (De Smet, 2015). Het vormt bijvoorbeeld een basis voor de vestiging van schelpdieren (Nauta et al., 2024). De *Lanice conchilega* riffen kunnen tientallen jaren oud worden. De soort komt voor vanaf de hoogwaterlijn tot enkele tientallen meters diep en heeft een voorkeur voor zeer fijn tot fijn zand met voldoende schelpfragmenten om zich in te graven en zijn koker mee te bouwen. Op zandplaten in de Waddenzee (laag litoraal) tot het diepe sublitoraal zijn plaatselijk hoge dichtheden (ca. 2800 ind. m²) van de schelpkokerworm waargenomen (Peletier & Janssen, 2004). De soort is in alle kombergingsgebieden behalve de buitendelta aangetroffen, waarbij dichtheden van 25.000 kokers per vierkante meter zijn waargenomen (Holthuijsen, 2019). De schelpkokerworm eet voornamelijk algen en uitwerpselen van mosselen en vormt zelf stapelvoedsel voor wadvogels en meeuwen (Olde Wolbers, et al., 2024).

Sabellaria-wormen

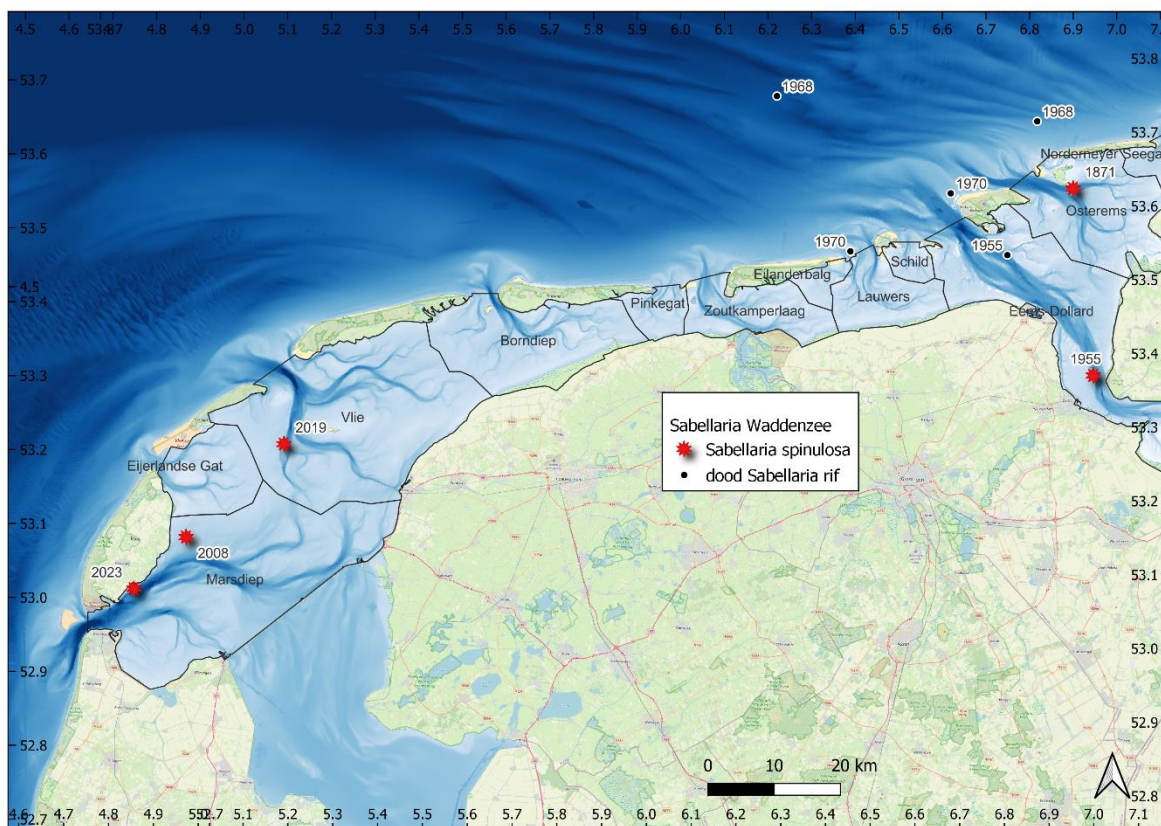
Er komen twee soorten *Sabellaria*-wormen voor in de Noordoost Atlantische regio. De gestekelde zandkokerworm *Sabellaria spinulosa* en de honingraatworm *Sabellaria alveolata*. De *Sabellaria spinulosa* maakt een rif van naast elkaar gelegen kokers die doorgaans minder geordend naast elkaar liggen dan bij de *Sabellaria alveolata*. Bij de *Sabellaria alveolata* liggen de kokers netter gerangschikt in de lengterichting, wat leidt tot een rif dat eruit ziet als een honingraat, vandaar de Nederlandse naam. *Sabellaria*-riffen waren een veel voorkomende sublitorale structuur in de internationale Waddenzee gedurende 19e en 20e eeuw (Buhr, 1979; Essink et al., 2005; Hagmeier & Kändler, 1927; Möbius, 1873; Vorberg, 1997). Riffen werden waargenomen nabij Sylt en Föhr, in de mondingen van de estuaria van de Elbe, de Jade en de Weser, nabij Helgoland en bij de Oost-Friese eilanden. Ook werden droogvallende riffen waargenomen bij Büsum, Minsener Oog, Wangeroog, Spiekeroog en Norderney. De *Sabellaria*-riffen vormden ecologisch waardevolle structuren met een hoge biodiversiteit (Dörjes, 1992; Schuster, 1952). Tot en met de jaren vijftig werden riffen op veel plaatsen gevonden maar het aantal vindplaatsen nam sindsdien af. De laatste vondsten van levende grote riffen werden gedaan in de Jade Busen. In 1995 gaf onderzoek met sonar aan dat een rif nabij Hooksiel (ten noorden van Wilhelmshaven) een oppervlakte had van ca. 140 ha (Vorberg, 1997). Echter, een survey in 2005 kon slechts kleine klompjes rif bevestigen, voornamelijk op een waterdiepte van 9 tot 12 m (Vorberg et al., 2009). In 2021 werden dode riffragmenten gevonden die waren gehecht aan pontons van een LNG terminal in de JadeWeserPort. Larven hadden zich gevestigd op harde rubberen onderdelen, maar overleefden hier niet (pers. med. Gregor Scheiffarth). Het laat zien dat er in ieder geval tot en met 2021 nog steeds larven aanwezig waren in de Jadebusen. Riffen van zowel *Sabellaria alveolata* als *Sabellaria spinulosa* werden in de Duitse Waddenzee gedocumenteerd. *S. alveolata* is met zekerheid gedetermineerd bij Helgoland. Over de documentatie hiervan door Dörjes (1987) in de Mellumbalje bestaat twijfel. Echter, Dörjes was zich bewust van de twee verschillende soorten en volgens Stefan Nehring (pers. med.) zijn de observaties van Dörjes waarschijnlijk correct.

Gezien het feit dat *Sabellaria spinulosa* talrijk voorkomt in de Noordzee en gezien hun historische voorkomen in de Duitse Waddenzee is het niet uitgesloten dat riffen ook in de Nederlandse Waddenzee voorkwamen, maar dit is niet goed gedocumenteerd. Er zijn slechts twee aanwijzingen in de literatuur gevonden. In de jaren zestig en zeventig werd *Sabellaria* rif gevonden in sedimentmonsters die werden genomen door de Bundesamt für Seeschifffahrt und Hydrografie (BSH) in het sublitoraal in (of net buiten) de Nederlandse Waddenzee, midden tussen Schiermonnikoog en Rottum. Het betreft de waarneming van geröll op 12 april 1970, op locatie 53° 31.50'N 6° 24.55'E en een waterdiepte van 4.8 m. De aanduiding geröll duidt op een rifbrok, niet zozeer op een enkele worm, maar niet duidelijk is of dit levend rif betrof. In het beroemde Waddenzee naslagwerk Ecology of the Wadden Sea (Wolff, 1983) is een beschrijving gegeven van de subtidale macrofauna in het Eems estuarium in de periode 1951-1975 aan de hand van zeven studies. In Table 13 van Deel 4, Volume 1 (Dankers et al., 1983) is opgenomen dat *Sabellaria spinulosa* is

waargenomen in twee trajecten in het Eems estuarium. De bron van de studie die *Sabellaria spinulosa* in de Eems beschrijft is de MSc thesis van Villwock, (1956). Hij deed onderzoek naar bodemfauna en epifauna op de betonning (boeien) in de vaargeul van de monding van de Eems. Van 40 boeien werden monsters van 20 x 20 cm² van de onderzijde van een boei geschraapt. Er werden tevens 60 bodemmonsters genomen met een 0.1 m² Van Veen happer. Op de boeien werd geen *Sabellaria spinulosa* gevonden. In de bodemmonsters werden 'Kleinere Bauten von Sabellaria bei Station 37' gevonden en 'Ferner abgestorbene Sabellaria-Riffe bei Station 51 en 53'. De brokken met levend rif werden gevonden ter hoogte van Delfzijl in de vaargeul ten oosten van Paap en de restanten van dood rif werden gevonden in het buitendeel van het estuarium ter hoogte van Randzel. Dit is hiermee de - tot nu toe gevonden - enige beschrijving van levend *Sabellaria*-rif in de Nederlandse Waddenzee.

Er is driemaal met zekerheid het voorkomen van een individu van een levende *Sabellaria spinulosa* beschreven in de Nederlandse Waddenzee. Dit betreft een worm gevonden in het Marsdiep in 2008 (Dekker & Drent, 2013), een worm gevonden in de Vlie in 2019 (WMR, ongepubliceerd) en een worm gevonden op de onderwatersteenbestorting van de Texelstroom, Marsdiep, gevonden in 2023.

Baptist et al (2023) hebben in kaart gebracht wat geschikte habitats in de Nederlandse Waddenzee zijn voor het herstel van *Sabellaria*: "Geschikte milieuomstandigheden worden gevonden in een groot deel van de sublitorale geulen in de Nederlandse Waddenzee alsmede enkele delen van de buitendelta's. De beste omgeving voor *Sabellaria* bieden gebieden met een hoge habitatgeschiktheid die liggen in voor visserij gesloten gebieden. Dit wordt gevonden in het Eierlandse Gat, in het bijzonder ten noorden van de Steenplaat. De gesloten gebieden van de Rottums hebben een niet erg hoge habitatgeschiktheid, vooral als gevolg van een minder geschikte mediane korrelgrootte. Vaak, maar niet altijd, werden *Sabellaria*-riffen gevonden op geulwanden. Wanneer verondersteld wordt dat geulwanden het primaire geschikte habitat opleveren zouden deze bijzonder geschikt zijn voor eerste vestiging van waaruit uitbreiding naar andere (hoogdynamische) delen van de Waddenzee kan plaatsvinden. De aanwezigheid van hard substraat en erosie-resistente lagen van met name keileem geeft een aanvullende aanwijzing voor een hoge geschiktheid. Deze geulwanden geven waarschijnlijk ook de meest geschikte locaties voor een proef naar herstel van *Sabellaria*-riffen." (Baptist et al., 2023).



Figuur 16 Vindplaatsen van *Sabellaria spinulosa* in de Nederlandse Waddenzee met jaar van vondst (Baptist et al. 2023).

Epibenthische fauna: overige soorten

Naast de rifvormende soorten vormen overige epibenthische fauna een aparte functionele groep van het sublitoraal van de Waddenzee, onderverdeeld in de soortgroep poliepen (*Sertularia* en Anemonen) en chordadiëren (zakpijpen) (van Beek et al., 2021). Er is door van Beek et al. (2021) geen duidelijke functie voor deze groep omschreven. Poliepen en zakpijpen zijn filterfeeders. Tijdens een onderwatersurvey naar de onderwaterbestortingen van ca. 40 hectare bij Texel werd een rijke fauna waargenomen, waaronder sponzen, anemonen en zakpijpen (Baptist et al., 2024), zie ook hoofdstuk 4.3.

Wulk

De wulk, behorende tot de groep mobiele epifauna, is in de Leidraad voor zoute- en overgangswateren (Olde Wolbers, et al., 2024) als gidssoort opgenomen. Deze slak staat door zijn lange levenscyclus en zijn positie in de voedselketen (predator van wormen en ook aaseter) bekend als een indicatorsoort (Olde Wolbers, et al., 2024). Door het veelvuldige vroegere gebruik van tributyltin als aangroeiwerende verf op schepen (wat inmiddels wereldwijd is verboden), ontwikkelden de vrouwelijke wulken in de Noordzee en de Waddenzee mannelijke geslachtsorganen. Dit was één van de oorzaken van het verdwijnen van de wulken uit de Waddenzee. Wulken komen voor in gebieden die permanent onder water staan op veel verschillende bodemtypen, al hebben ze een voorkeur voor zandige of stenige bodems. Wulken zijn voornamelijk aaseters (Olde Wolbers, et al., 2024).

Zeester

Zeesterren worden wijdverspreid waargenomen in het sublitoraal van de westelijke Waddenzee en op sommige locaties in dichtheden van meer dan 50 individuen per vierkante meter (Troost et al., 2019).

Endo-benthische fauna

Een andere functionele groep benthische fauna is endo-benthische fauna, bestaande uit schelpdieren (kokkel, nonnetje, strandgaper en zwaardschede) en overige invertebraten (zandzager, zeeduizendpoot en wadpier) (van Beek et al., 2021). Daarnaast zijn de rode draadworm (*Heteromastus filiformis*) en het wadkreeftje (*Corophium volutator*) als gidssoort voor zoute- en overgangswateren opgenomen (Olde Wolbers, et al., 2024). De groep endo-benthische fauna is vooral belangrijk als voedsel voor vogels en vissen, maar spelen vaak ook een belangrijke rol als bioturbator en als bescherming tegen erosie.

Benthische macrofauna speelt een centrale rol in het functioneren van het ecosysteem in de Waddenzee omdat ze nutriënten recycelen, organisch materiaal afbreken en een belangrijke voedselbron zijn voor veel secundaire consumenten, zoals vissen en watervogels (Compton et al., 2013). Er zijn verschillen in benthische gemeenschappen tussen de westelijke Waddenzee, de oostelijke Waddenzee en de Eems-Dollard waargenomen (Compton et al., 2013). In het westen droegen tweekleppigen *Mya arenaria*, *Cerastoderma edule* en *Ensis leei* aan een relatief groot en gelijk deel van de totale biomassa bij, terwijl in het oosten *C. edule* de grootste bijdrage vormde. Een draagkracht analyse van het Marsdiep geeft aan dat *Mya arenaria* de belangrijkste bijdrage levert aan de totale graasdruk op fytoplankton (in sommige jaren >50%) (Jansen et al., 2019). De polychaet *Alitta succinea* zorgde voor een groot deel van de totale biomassa in de Eems-Dollard, maar droeg elders weinig bij. De gemiddelde korrelgrootte van het sediment, gevolgd door de microfytobenthische biomassa en de droogvalduur waren de belangrijkste variabelen die de verschillen in de samenstelling van de soortengemeenschap beschrijven (Compton et al., 2013).

Schelpdieren

In de jaren '80 was de hoeveelheid aan schelpdieren in de Waddenzee als voedsel voor vogels ruim voldoende aanwezig, maar aan het begin van de 21^{ste} eeuw was de hoeveelheid schelpdieren nauwelijks of niet voldoende om de aanwezige vogels geheel te voeden (Brinkman & Jansen, 2007). In een modelstudie naar de draagkracht in de Waddenzee is geconcludeerd dat er ecologische ruimte is in de Waddenzee die niet gebruikt wordt door schelpdieren (Brinkman & Jansen, 2007). De aanwezigheid van de exoten Amerikaanse Zwaardschede (*Ensis leei*) en Japanse Oester (*Crassostrea gigas*) werd niet als een probleem gezien voor mosselen en kokkels, alhoewel wel werd genoemd dat dit in de toekomst zou kunnen veranderen. Er werd geen verklaring gevonden waarom *Ensis* er wél in geslaagd was in biomassa toe te nemen, en mosselen, nonnetjes en kokkels niet of maar matig (Brinkman & Jansen, 2007). Ook de samenstelling van de macrozoöbenthosgemeenschap was veranderd, waarbij de bijdrage van invasieve soorten aan de totale biomassa het meest opvallende verschil was. In 1981/82 was dit 2% en waren mosselen de dominante soort qua biomassa en in 2008 was dit 80% en waren de invasieve soorten *Mya*

arenaria en *Ensis leei* dominant (Dekker & Drent, 2013). Opvallend waren ook de sterke dalingen van de detritus-eters *Macoma balthica*, *Peringia ulvae* en *Heteromastus filiformis* en de zeer grote bijdrage van de invasieve detritus-eter *Marenzelleria viridis*. Ondanks de grote veranderingen in de soortensamenstelling was er zeer weinig verandering in de verdeling van biomassa over de voedselgroepen (suspensie-eters, detritus-eters, alleseters en carnivoren) en bleef ook de verdeling van biomassa onder de taxonomische groepen van het macrozoöbenthos opmerkelijk stabiel (Dekker & Drent, 2013). De Waddenzee brede survey in het kader van Waddenmozaïek geeft aan dat de Amerikaanse zwaardschede veruit het meest voorkomende schelpdier in de Waddenzee is (Holthuijsen, 2019). Het is de enige soort die in alle kombergingsgebieden is aangetroffen en komt ook in zeer hoge dichtheden voor, tot meer dan 5000 per vierkante meter (Holthuijsen, 2019).

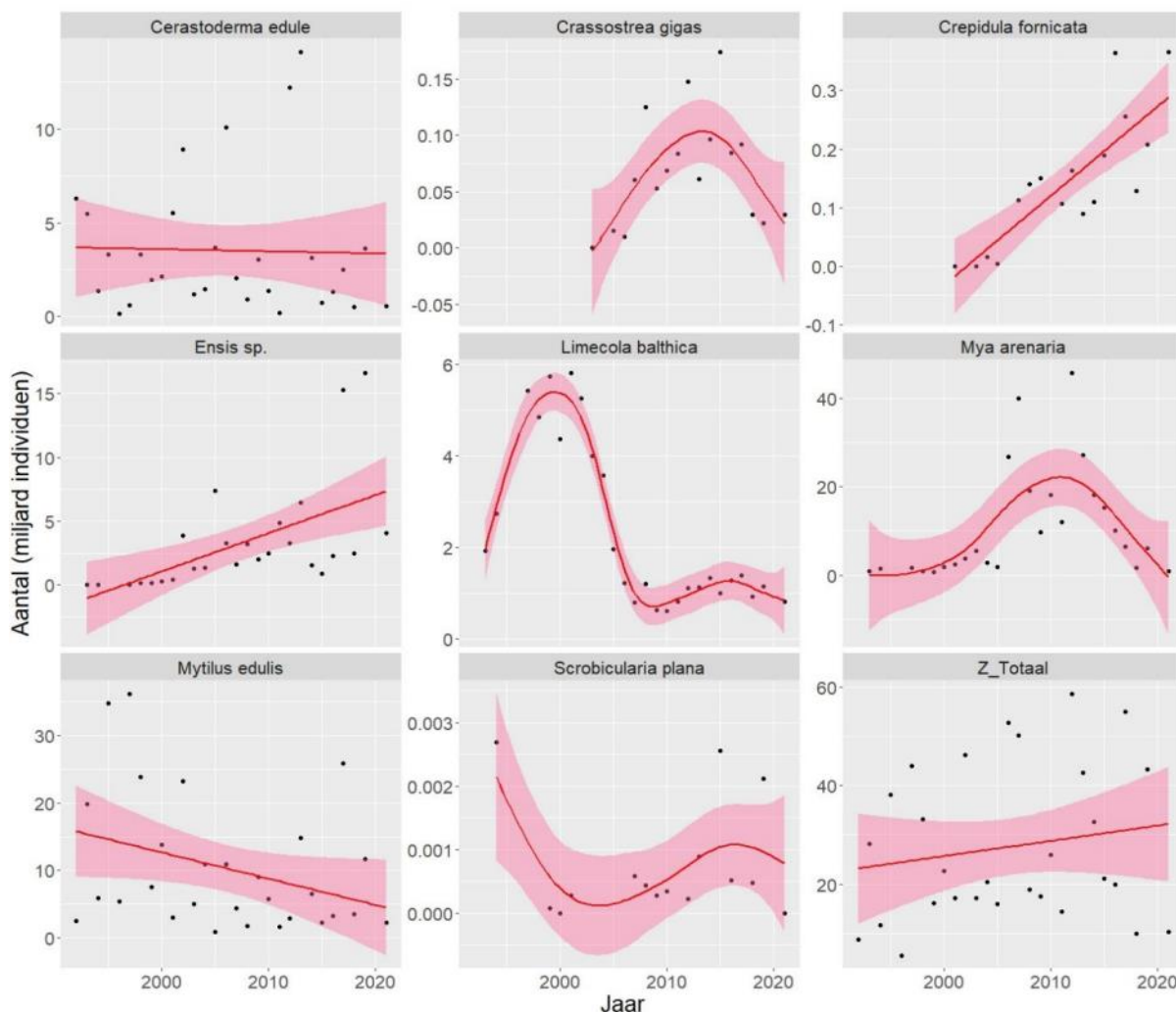
Troost et al. (2023) geeft een weergave van de trends van schelpdiersoorten in de permanent overstroomde delen van de westelijke Waddenzee (Figuur 17). De Japanse oester (*Crassostrea gigas*) lijkt in het sublitoraal van de westelijke Waddenzee na de sterke opmars over zijn piek heen te zijn (Troost et al., 2023). De andere exoten, Amerikaanse Zwaardschede (*Ensis leei*) en muiltje (*Crepidula fornicata*) nemen nog steeds toe in aantal. Van de Amerikaanse zwaardschede is het totale bestand in het sublitoraal van de westelijke Waddenzee (kombergingen Vliestroom en Marsdiep) geschat op 336,9 miljoen kg versgewicht (Troost et al., 2023). De grote zwaardschede (*Ensis magnus*) is één van de Nederlandse soorten mesheften (*Ensis*). De soort komt voor in grove zandbodems en in diepe getijdengeulen en vormt een voedselbron voor vissen, krabben en vogels. Na een afname in het verleden is de grote zwaardschede tegenwoordig zeldzaam door onbekende redenen (Olde Wolbers, et al., 2024). Grote zwaardschede wordt tegenwoordig niet gevonden in de Waddenzee (Oscar Franken pers. med.). Bodemberoerende visserijactiviteiten, zoals korren, vormen een bedreiging voor de soort. De afname van de Europese mesheften komt niet door de opkomst van de invasieve Amerikaanse zwaardschede, aangezien de afname al plaats vond voor de introductie van de invasieve soort. Bovendien maakt de Amerikaanse zwaardschede gebruik van getijdezones die een grotere dynamiek hebben dan de rustige en diepere habitats van de grote zwaardschede (Olde Wolbers, et al., 2024).

Kokkels spelen een essentiële rol in overgangswateren: filteren het water, verwijderen voedingstoffen, veranderen bodemstructuur en samenstelling van het sediment, beschermen tegen erosie van getijdenplaten (Olde Wolbers, et al., 2024). De kokkel is bovendien een belangrijke voedselbron voor vissen, krabben, garnalen en vogels als de scholekster en diverse trekvogels. De kokkel komt voor in gebieden met hoogtevariatie in combinatie met lage en hoge dynamiek door stroming en tij, waar er altijd geschikt habitat is voor de hele levenscyclus en gedurende de verschillende seizoenen (Olde Wolbers, et al., 2024). Kokkels werden vanaf ongeveer 1960 geogst via mechanische opzuiging, een praktijk die ook schadelijk was voor andere schelpdieren. De mechanische kokkelvisserij werd vanaf 1993 beperkt en in 2005 verboden (Ministerie van LNV, 2004). Het is aannemelijk dat het beginnende herstel van schelpdieren, waaronder kokkel en nonnetje, samenhangt met de ontwikkelingen in de schelpdiervisserij. Verder herstel zal naar verwachting nog tientallen jaren duren (Versteegh et al., 2004). Hoge temperaturen in de zomer vormen een bedreiging voor de kokkel. De massasterfte die de afgelopen jaren optrad onder de Nederlandse populatie kokkels is hier waarschijnlijk aan te wijten (Olde Wolbers, et al., 2024). Behalve met de hitte had dat waarschijnlijk ook te maken met het tekort aan zoetwater en de bijbehorende algen, waar schelpdieren zich mee voeden. Rivieren voeren namelijk steeds minder zoetwater naar de Waddenzee en in droge zomers wordt minder water uit het IJsselmeer gespuid ten behoeve van de landbouw en de drinkwatervoorziening (Philippart et al., 2024). Echter, kokkelsterfte trad op in grote delen van de Waddenzee, ook in delen die niet onder invloed van zoet water uit het IJsselmeer staan. Kokkels zijn extra gevoelig voor hitte wanneer ze in een hoge dichtheid bij elkaar liggen. Door onderlinge competitie groeien ze elkaar letterlijk de bodem uit, en eenmaal aan het oppervlak verzwakken ze snel (Karin Troost pers. med.).

De strandgaper (*Mya arenaria*) is een soort die de voorkeur heeft aan wat brakker water en wordt veel aangetroffen dicht bij de afsluitdijk en in de Eems-Dollard (Holthuijsen, 2019). Op de plekken waar de soort is aangetroffen heeft het een groot aandeel in de biomassa (Holthuijsen, 2019).

Het nonnetje *Macoma (Limecola) balthica* was vroeger ruimschoots aanwezig in de Waddenzee maar sinds de jaren negentig zijn ze sterk afgenomen en inmiddels schaars in de Westelijke Waddenzee (Piersma et al., 2009). In 1998 werden rond Griendichtheden van meer dan 300 exemplaren per vierkante meter aangetroffen, in 1992 en de jaren daarna waren dat er gemiddeld ca. 100 en rond 2008 was de gemiddelde

dichtheid tussen 10 en 20 nonnetjes per vierkante meter (Piersma et al., 2009). De studie geeft aan dat de afname gerelateerd is aan verminderde broedval wat mogelijk is veroorzaakt door bodemaantasting ten gevolge van mechanische kokkelvisserij. Het nonnetje bleek dieper ingegraven te leven met een lagere voedselinname in de periode rond het einde van de mechanische kokkelvisserij, waarschijnlijk om in betere conditie te blijven en zijn toekomstige voortplantingspotentieel te beschermen (Compton et al., 2016). Mogelijk is warmer water schadelijk voor het nonnetje (Philippart et al., 2003). Ook zijn er na milde winters meer garnalen in de Waddenzee aanwezig, en zij eten schelpdierlarven (Beukema & Dekker, 2005).



Figuur 17 Trends van schelpdiersoorten in de permanent overstroomde delen van de westelijke Waddenzee (kombergingen Marsdiep en Vliestroom), berekend over de geschatte populatie-omvang (het 'bestand') uitgedrukt als het aantal (miljard) individuen (Troost et al., 2023).

Een 4 jaar durend experiment in het sublitorale deel van de westelijke Waddenzee heeft een significant effect van mosselzaadvissers op benthos aangetoond (Craeymeersch et al., 2023). Er waren minder soorten met een afname in totale abundantie in de beviste gebieden terwijl in de controle gebieden de abundantie was toegenomen. Na 1 tot 1,5 jaar verdwenen de verschillen geleidelijk aan (Craeymeersch et al., 2023).

Overige invertebraten

De rode draadworm (*Heteromastus filiformis*) is een lange (ca. 10 cm), dunne, rode worm (Olde Wolbers, et al., 2024). Het is een zogeheten bioturbator, die door het actief omwoelen van het sediment de bodemstructuur verandert en zorgt voor meer zuurstof in de bodem. Dit kan een gebied geschikt maken voor de vestiging van andere soorten en zorgen voor een toename in biodiversiteit. Rode draadwormen worden gegeten door andere wormen, krabben, garnalen en bodemvissen zoals schol en bot (Olde Wolbers, et al., 2024).

Wadkreeftjes (*Corophium volutator*) leven ingegraven in het sediment en kunnen in hoge aantallen voorkomen, tot wel 60.000 individuen per vierkante meter, waardoor ze een belangrijke voedselbron

vormen voor onder andere garnalen, vissen en vogels. Bovendien hebben ze als bioturbator een belangrijke invloed op de kwaliteit van de wadbodem (Olde Wolbers, et al., 2024). Modelberekeningen van Mouritsen et al. (2005) geven aan dat de verwachte opwarming van de Waddenzee tot 2075 waarschijnlijk zal leiden tot een door parasieten veroorzaakte instorting van de populatie wadkreeftjes. Vanwege het belang van deze soort voor de bodemkwaliteit kan de afname van de populatie mogelijk effect hebben op het gehele ecosysteem van de Waddenzee (Mouritsen et al., 2005).

Schaaldieren

Schaaldieren vormen een functionele groep van het sublitoraal van de Waddenzee, waaronder de soortgroepen krabben en garnalen (Van Beek et al., 2021). Er zijn geen indicatorsoorten voorgesteld door van Beek et al. (2021). De functie van deze groepen betreft vooral voedsel voor vogels (krabben) en vissen (garnalen). Krabben en garnalen zijn belangrijke predatoren van juveniele schelpdieren (Dekker & Beukema, 2014). Krabben hebben een voorkeur voor mosselbanken maar komen ook daarbuiten algemeen voor (Troost et al., 2019). Op basis van de gegevens van de jaarlijkse inventarisatie van het mosselbestand in het sublitoraal van de westelijke Waddenzee, waarbij naast mosselen ook alle andere aangetroffen soorten schelpdieren en enkele andere grotere bodemdiersoorten (zoals krabben en zeesterren) worden geïnventariseerd, lijkt er de periode 2001-2017 een toename te zijn van het aantal en de biomassa van strandkrab (*Carcinus maenas*) en penseel- en blaasjeskrabben (genus *Hemigrapsus*) (Troost et al., 2019).

In de jaren '70 en '80 werden de hoogste dichtheden aan garnalen aangetroffen in de oostelijke Waddenzee (met uitzondering van de Eems-Dollard). Gedurende de periode 1990-2013 zijn de hogere dichtheden in de westelijke Waddenzee komen te liggen (Folmer, 2017).

Vissen

Historisch overzicht

Over het algemeen komen tegenwoordig nog steeds dezelfde soorten voor als vroeger. Er zijn echter een aantal vissoorten die nu niet meer worden waargenomen in de Nederlandse Waddenzee. Wolff (2000) geeft een historisch (tot 2000 jaar geleden) overzicht van het voorkomen van deze vissoorten in de Waddenzee:

- De stekelrog (*Raja clavata*) en de pijlstaartrog (*Dasyatis pastinaca*) kwamen vroeger veel voor maar worden nu niet meer waargenomen in de Nederlandse Waddenzee.
- Vroeger bestond er een morfologisch verschillend Zuiderzeeras van de haring (*Clupea harengus*), die jaarlijks naar de brakke voormalige Zuiderzee migreerde om te paaien. Na de sluiting van de Zuiderzee in 1932 was de soort rond 1937 vrijwel uitgestorven.
- De zeestekelbaars (*Spinachia spinazieia*) was vroeger een veel voorkomende soort in de uitgestrekte sublitorale zeegrasvelden van de westelijke Nederlandse Waddenzee. Door een ziekte verdwenen de zeegrasvelden in de jaren 30 van de vorige eeuw en daarmee ook de zeestekelbaars. De zeegrasvelden zijn door de afsluiting van de Zuiderzee nooit meer teruggekomen en de zeestekelbaars dus ook niet.
- De trompetterzeenaald (*Syngnathus typhle*), vroeger de meest voorkomende zeenaald soort in de Waddenzee, overkwam hetzelfde lot als de zeestekelbaars.
- De grote pieterman of gewone pieterman (*Trachinus draco*) was vroeger een algemene soort langs de Nederlandse kust maar is nu sterk afgenomen in de Zuidelijke Noordzee en komt niet meer voor in de Waddenzee.

Recent overzicht

De visgemeenschap in de Waddenzee bestaat uit een divers palet aan soorten met verschillende voedselkeuzes (benthos, plankton, garnalen/vis), die in verschillende fasen van hun leven (juveniel, volwassen, resident) of seizoenen (trekvissen, seizoensgasten) gebruik maken van de Waddenzee (Tulp et al., 2008, 2017, 2022; van der Veer et al., 2015; Walraven et al., 2017). Voor de gehele groep vissen is in de periode 1970-2020 de totale biomassa gedaald. Vispopulaties werden gemiddeld kleiner en vooral populaties van kinderkamersoorten zoals schol namen af (Teal et al., 2012; Tulp et al., 2017, 2022). In het Waddenzee Quality Status Report (QSR) (Tulp et al., 2022) zijn soorten geselecteerd die de drie belangrijkste functionele gilden in de Waddenzee vertegenwoordigen: mariene juvenielen, estuariene residenten en diadrome soorten (Tabel 8).

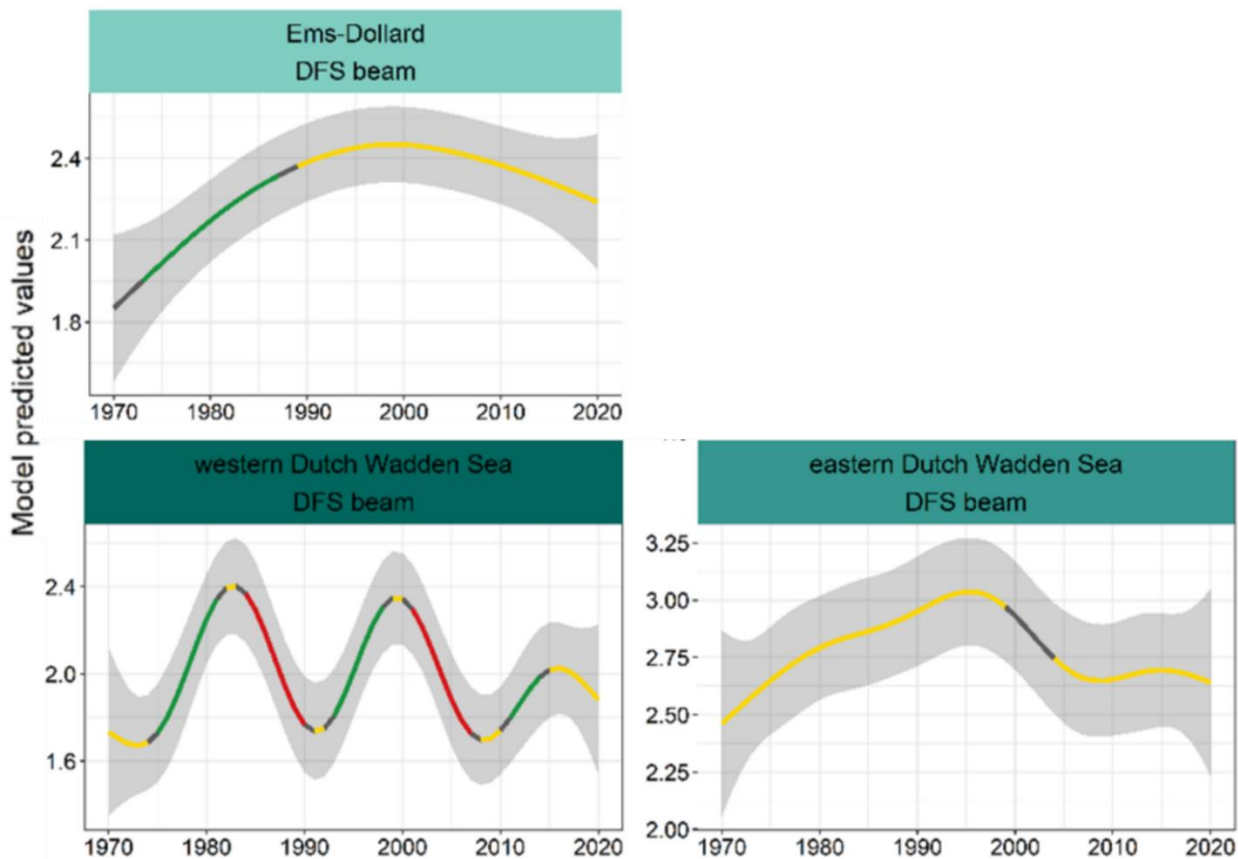
Tabel 8 Samenvatting van trends per decennium en regio. De trendschatting (toename, afname, stabiel of onzeker (0)) werd afgeleid door de modus van de schattingen per jaar en gebied te nemen (Tulp et al., 2022).

		Dutch Wadden Sea				
		1971-1980	1981-1990	1991-2000	2001-2010	2011-2020
Marine juvenile species						
<i>Pleuronectes platessa</i>	plaice	↑	↓	→	→	→
<i>Solea solea</i>	sole	↑	↓	↑	→	→
<i>Limanda limanda</i>	dab	→	→	↓	↓	→
<i>Merlangius merlangus</i>	whiting	↑	→	↓	→	→
<i>Gadus morhua</i>	cod	0	↓	→	0	0
<i>Chelidonichthys lucerna</i>	tub gurnard	0	0	0	0	0
<i>Dicentrarchus labrax</i>	sea bass	0	↑	↑	→	↓
<i>Clupea harengus</i>	herring	0	↑	→	↓	0
Estuarine resident species						
<i>Platichthys flesus</i>	flounder	→	→	→	→	→
<i>Zoarces viviparus</i>	eelpout	↑	↓	→	→	→
<i>Myoxocephalus scorpius</i>	bullrout	↑	↓	→	→	↓
<i>Ciliata mustela</i>	five-bearded rockling	→	→	→	→	→
<i>Agonus cataphractus</i>	hooknose	↑	→	↓	↑	↓
<i>Syngnathus sp.</i>	pipefishes	0	↑	→	→	→
Diadromous species						
<i>Anguilla anguilla</i>	eel	0	↓	0	0	0
<i>Anguilla anguilla (young)</i>	eel	↓	↓	↓	→	↓
<i>Osmerus eperlanus (Apr-May)</i>	smelt				↑	↓
<i>Osmerus eperlanus (Aug-Oct)</i>	smelt	0	0	0	0	↓
<i>Alosa fallax (Apr-May)</i>	twaite shad	↑	↓	→	0	↓
<i>Alosa fallax (Aug-Oct)</i>	twaite shad	0	→	→	↓	↓
<i>Lampetra fluviatilis</i>	river lamprey				↓	→
<i>Petromyzon marinus</i>	sea lamprey				↓	↓
<i>Salmon salar</i>	salmon					
<i>Salmo trutta</i>	sea trout	0	↓	→	→	↓
<i>Coregonus oxyrinchus</i>	houting				↑	↑
Marine adventitious and seasonal migrant species						
<i>Sprattus sprattus</i>	sprat	0	↑	↓	↓	0
<i>Engraulis encrasicolus</i>	anchovy	0	0	0	0	0

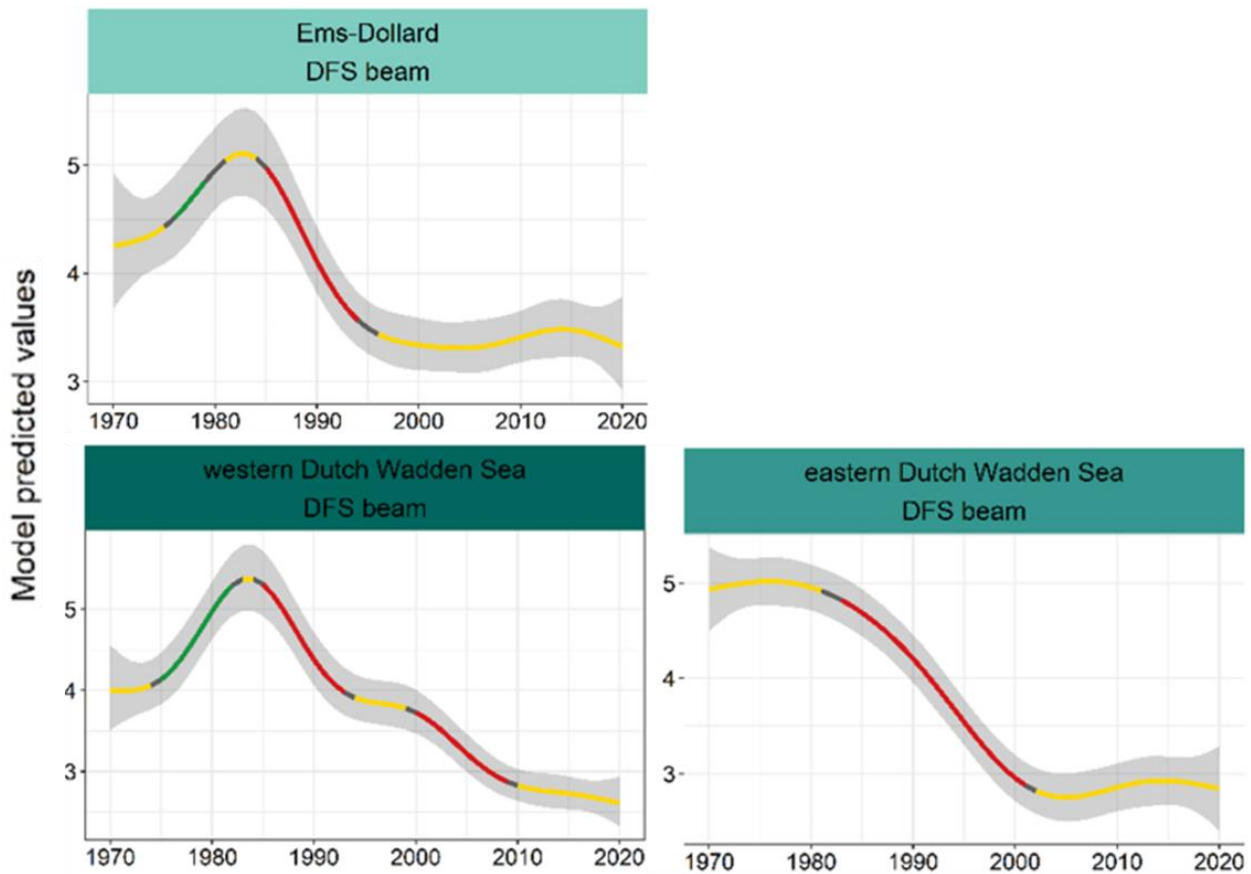
↓ = afname → = stabiel ↑ = toename 0 = onzeker

De abundantie van estuariene residenten varieert tussen soorten en deelgebieden, zie ook Figuur 18. De afgelopen tien jaar is de abundantie voor de meeste soorten stabiel gebleven, met uitzondering van de zeedonderpad en het harnasmannetje, die een afname lieten zien in de Nederlandse Waddenzee. Of de populaties al dan niet zijn afgenomen tot onder een robuust en levensvatbaar niveau, is onbekend. Over het algemeen vonden de sterkste veranderingen bij juvenielen in de Nederlandse Waddenzee plaats in de periode vóór 2000 (Figuur 19). De meeste juvenielen zijn de afgelopen tien jaar gestabiliseerd, behalve voor zeebaars die een afname vertoont (Tulp et al., 2022). Over het geheel genomen lijkt de

kinderkamerfunctie van de Waddenzee sinds de jaren tachtig te zijn afgenomen en de afgelopen tien jaar te zijn gestabiliseerd (Tulp et al., 2022).



Figuur 18 Trends in de gemodelleerde voorspelde abundantie van estuariene residenten in de verschillende deelgebieden Ems-Dollard (links boven), westelijke Waddenzee (links onder) en oostelijke Waddenzee (rechts onder). Trendlijnen vertegenwoordigen GAM-modellen. De door het model voorspelde waarden (in dit geval de dichtheden) staan op de y-assen. Het grijs gearceerde gebied vertegenwoordigt het betrouwbaarheidsinterval. Kleurcodering voor de trendlijn: rood-afnemend, groen-toenemend, geel-stabiel, grijs-onzeker. Omdat modelvoorspellingen worden gedaan voor een gemiddelde diepte per gebied zijn absolute y-waarden niet vergelijkbaar tussen gebieden (Tulp et al., 2022).



Figuur 19 Trends in de gemodelleerde voorspelde abundantie van juveniele mariene vissoorten in de deelgebieden Ems-Dollard (links boven), westelijke Waddenzee (links onder) en oostelijke Waddenzee (rechts onder). Trendlijnen vertegenwoordigen GAM-modellen. De door het model voorspelde waarden (in dit geval de dichtheden) staan op de y-assen. Het grijs gearceerde gebied vertegenwoordigt het betrouwbaarheidsinterval. Kleurcodering voor de trendlijn: rood-afnemend, groen-toenemend, geel-stabiel, grijs-onzeker. Omdat modelvoorspellingen worden gedaan voor een gemiddelde diepte per gebied zijn absolute y-waarden niet vergelijkbaar tussen gebieden (Tulp et al., 2022).

Voor diadrome soorten in de Nederlandse Waddenzee gedurende de afgelopen tien jaar zijn de dalende trends veel groter dan de stijgende of stabiele trends (Tulp et al., 2022). Dit ondanks het feit dat talloze barrières voor diadrome vissen in de Nederlandse rivieren zijn weggenomen met behulp van vistrappen. Momenteel wordt in de Nederlandse Afsluitdijk de 'vismigratierivier' aangelegd, die een doorgang zal creëren tussen de Nederlandse Waddenzee en het IJsselmeer (Tulp et al., 2022).

Trends en ontwikkelingen van pelagische vis worden veel minder goed gemonitord dan van bodemgebonden vis. Uit een studie uit 2010/2011 bleek echter dat de abundantie van pelagische vis de biomassa van demersale vis in de westelijke Waddenzee met een orde van grootte overtreft. De biomassa van pelagische vis (voornamelijk sprout, maar ook jonge haring, ansjovis en sardine) in het Marsdiep gemeten in mei en oktober 2010/2011 varieerde tussen 23 en 411 kg/ha, terwijl voor demersale vis (op basis van de Demersal Fish Survey) slechts 1 kg/ha werd gevonden (Couperus et al., 2016). Dit suggereert dat pelagische vis een belangrijke rol in het voedselweb speelt. De waarnemingen bevestigen bovendien de terugkeer van ansjovis en sardien in de Waddenzee (Couperus et al., 2016).

Binnen de Kaderrichtlijn Water (KRW) is er voor de waterlichamen in de Waddenzee als geheel geen doel voor vis gesteld, maar voor de Ems-Dollard wel. Vis is voor deze wateren een maatlat voor biologische waterkwaliteit. De vissoorten die behoren tot referentie voor overgangswateren zijn ingedeeld in verschillende ecologische gildes (Tabel 9), zoals ook gehanteerd voor het Waddenzee QSR (Tulp et al., 2022). Residenten, waaronder vijfdradige meun (*Ciliata mustela*), zeedonderpad (*Myoxocephalus scorpius*) (Tabel 8) maar ook slakdolf en bot (Tabel 9) migreren slechts over kleine afstanden en zijn tijdens de hele levenscyclus afhankelijk van de kwaliteit van de habitats in het kustgebied en Waddenzee. De diadrome bot (*Platichthys flesus*) gebruikt de Waddenzee vanaf het larvale stadium en valt onder de residenten (Tabel 8, Tabel 9). Een andere (typisch) residente soort is puitaal *Zoarces viviparus*. Vissen die in de Waddenzee als

opgroeigebied gebruiken maken als volwassen vissen nauwelijks gebruik van de Waddenzee. De Waddenzee fungeert als opgroeigebied voor vele vissoorten. Bij de meeste soorten verplaatsen de larven met de stroming mee naar de Waddenzee (schol, tong, schar, tarbot, griet, haring, sprout). Voor deze groep vissen is het (passieve) transport naar het kustgebied en de Waddenzee belangrijk. Veranderde stromingspatronen zullen met name op deze groep vissen invloed hebben. Enkele soorten trekken in een stadium dat ze kunnen zwemmen (juveniel) naar de kust en de Waddenzee zodat veranderde stromingspatronen waarschijnlijk minder invloed hebben.

Tabel 9 Indeling vis volgens de Kaderrichtlijn Water (PRW, 2021).

ECOLOGISCH GILDE	INDICATORSOORTEN
Diadrome soorten	Spiering en fint
Estuariene residente soorten	Slakdolf en bot
Mariene juvenielen	Haring en wijting
Mariene seizoensgasten	(geen indicatoren opgesteld, worden te weinig gevangen)
Zoetwatersoorten	Pos

Ook op basis van fuikvangsten van 1960-2011 is een afname van vispopulaties in de Waddenzee sinds de jaren tachtig aangetoond (van der Veer et al., 2015). De oorzaken van de afname zijn onduidelijk, maar de verhoogde watertemperatuur, schade aan habitats (door zandsuppletie, baggeren en visserij) en verhoogde predatie door toppredatoren worden genoemd als mogelijke oorzaken (PRW, 2015; van der Veer et al., 2015). Van der Veer et al. (2015) concluderen dat zowel de trofische structuur van de fauna in de kustzone als de kinderkamerfunctie van de Waddenzee sinds de jaren tachtig zijn afgenomen. Ook wordt geconcludeerd dat de bevindingen bevestigen dat ecologische veranderingen in kustecosystemen niet alleen in het verleden hebben plaatsgevonden, maar nog steeds voortduren.

Het verdwijnen en degraderen van habitat en de connectiviteit tussen habitats maakt dat veel soorten onder druk staan en veel vispopulaties zijn dan ook sterk in aantallen afgenomen in de gehele Waddenzee (PRW, 2021). Vanuit de drie Waddenzee-landen is dan ook het gezamenlijke programma 'Trilateral Swimway Waddensea' georganiseerd en vastgelegd in de Leeuwarden Declaration 2018, wat zich richt op het herstel van vispopulaties in het Waddengebied. Gezamenlijk hebben de drie landen de volgende vijf doelen afgesproken om op in te zetten (PRW, 2021):

1. Robuuste en levensvatbare populaties van estuariene residente soorten;
2. De kraamkamerfunctie van de Waddenzee en estuaria;
3. De kwantiteit en kwaliteit van typische Waddenzee habitats;
4. Vismigratievoorzieningen voor diadrome vissen die migreren tussen Waddenzee en achterland;
5. Bescherming van bedreigde vissoorten.

In Nederland wordt binnen het project Waddentools Swimway Waddenzee onderzocht wat de bottlenecks zijn voor vis in de Waddenzee en hoe daar door middel van beheer iets aan gedaan kan worden door te onderzoeken hoe vissen gebruikmaken van de Waddenzee (<https://swimway.nl/>). In een recente literatuurstudie van Tulp et al. (2024) staat beschreven dat in het kader van het programma Waddentools Swimway vis wordt bemonsterd in een aantal kwelderkreken langs de Groninger en Friese kust en op Schiermonnikoog en dat gedurende twee jaar ook de met landaanwinningswerken aangelegde kwelders aan de zuidkant van de Dollard zijn bemonsterd. Dit is onderdeel van het PhD project van Hannah Sharan-Dixon van de RUG, waarvan de resultaten voor eind 2024 worden verwacht. Ook geven Tulp et al. (2024) aan dat er in het deelproject over pelagische vis in het programma Waddentools Swimway (PhD Margot Maathuis, WMR) er jaarrond (2021/2022) ankerkuilbemonsteringen zijn uitgevoerd voor pelagische vis en zoöplankton op vier plekken in de Waddenzee, waaronder het Eems estuarium en dat er in 2022 een akoestische survey uitgevoerd is in alle zeegaten waarvan de resultaten eind 2024 komen beschikbaar. Daarnaast zijn er continue akoestische metingen aan pelagische vis uitgevoerd in het Marsdiep en het buitengebied van het Eems-estuarium ter hoogte van Borkum waarvan de resultaten deels zijn gepubliceerd (Maathuis et al., 2023).

Folmer (2017) geeft een overzicht van de ruimtelijk-temporele dichtheden van diverse vissoorten in de Nederlandse Waddenzee in de periode 1970-2013. Deze data is echter ook meegenomen in het meest recente Waddenzee QSR (Tulp et al., 2022) waardoor het opnemen van bevindingen door Folmer (2017) in deze literatuurstudie overbodig is.

Onderzoek naar de visgemeenschap van de westelijke Waddenzee laat zien dat in termen van gebruik van het gebied de trofische nicheruimte relatief klein was voor juveniele mariene migrerende soorten (kinderkamersoorten) en overlappend met die van de (bijna) aanwezige soorten en mariene seizoensbezoekers (Poiesz et al., 2020, 2021). Enkele belangrijke prooissoorten (vlokreeftjes, garnalen, jonge haring en grondels) spelen een cruciale rol voor de visgemeenschap in de Waddenzee. Mogelijk is er sprake van intra- en interspecifieke concurrentie tussen vissoorten met een aanzienlijke overlap van prooien in het dieet (Poiesz et al., 2020). De trofische concurrentie is mogelijk het hoogst voor de functionele groep van benthopelagische soorten en de kinderkamersoorten (Poiesz et al., 2021).

De predatiedruk door de gewone zeehond is aanzienlijk voor benthische vis in de Waddenzee. De gemiddelde jaarlijkse sterfte van de productie van proovissen in de Waddenzee door predatie van de gewone zeehond is geschat op 43%, wat suggereert dat demersale vis in de Waddenzee top-down gereguleerd wordt (Aarts et al., 2019). Echter, deze predatiedruk is gebaseerd op de bestandschattingen voor de visserij die waarschijnlijk een onderschatting geven van de werkelijke hoeveelheid visbiomassa. In deze berekening ontbreekt ook het aandeel pelagische vis, wat ook aanzienlijk kan zijn (bv zandspiering). Zeehonden spenderen 14% van de tijd die ze onder water zijn (waarbij wordt aangenomen dat ze dan ook foerageren) in de Waddenzee. De rest van de duiktijd (86%) brengen ze door in de Noordzee (Aarts et al., 2019).

Spiering (*Osmerus eperlanus*) is een diadrome vissoort die wijd verspreid is in de Noordzee en Waddenzee en was vroeger overvloedig aanwezig in de Zuiderzee. Na de bouw van de Afsluitdijk ontwikkelde zich een geheel door land omgeven populatie "IJsselmeerspiering", terwijl in de kustwateren van de Waddenzee nog steeds een diadrome populatie leeft (Phung et al., 2015). Mogelijkheden voor uitwisseling tussen zoet water en zee zijn beperkt tot spuilsuizen. De Waddenzeespiering is waarschijnlijk een mengeling van twee populaties: juvenielen die in de Waddenzee zijn geboren en soorten die in het IJsselmeer of Markermeer zijn geboren en naar de Waddenzee zijn gemigreerd. Er is geen bewijs gevonden dat de Waddenzeepopulatie nog een bijdrage levert aan de IJsselmeerpopulatie (Phung et al., 2015; Tulp et al., 2013).

Recentelijk akoestisch onderzoek geeft aan dat het Marsdiep een migratieroute is voor kleine pelagische vis van de Noordzee naar de Waddenzee, met name voor juveniele haring en sprot (Maathuis et al., 2023). Op basis van de resultaten lijkt de juveniele pelagische vis de Waddenzee als opgroeigebied te gebruiken (Maathuis et al., 2023).

Pelagische soorten (overig)

Onder de groep overig pelagische soorten worden kwalen en inktvissen beschouwd.

De dwerginktvij (*Sepiolo atlantica*) is een van de gidssoorten uit de Leidraad Zoute- en Overgangswateren (Olde Wolbers, et al., 2024). Het is een kleine inktvissoort (max. 5 cm) die leeft in kustwateren en estuaria, in ondiep water waar zand en hard substraat elkaar afwisselen. Overdag zitten dwerginktvissen voornamelijk ingegraven in zandige bodems om te schuilen voor natuurlijke vijanden, maar ook om vanuit deze dekking prooien te vangen. 's Nachts zijn ze actief in waterkolom. Ze voeden zich voornamelijk met garnalen en aasgarnalen. De vrouwtjes zetten hun eieren af op hard substraat, zoals stenen of lege schelpen. De hoogste aantallen komen voor in de zomer aangezien in de winter (december tot april) de dieren naar dieper water trekken, zoals de diepere delen van de Noordzee.

De zeeekat (*Sepia officinalis*, een inktvis die tot 50 centimeter lang kan worden) is gidssoort voor de zoute- en overgangswateren vanwege zijn belangrijke rol in het ecosysteem als predator met een breed habitatgebruik (Olde Wolbers, et al., 2024). De zeeekat komt vooral naar de Nederlandse overgangswateren om zich voort te planten en zet zijn eieren af op harde substraten zoals rotsen, stenen, takjes, wrakken of kreeftenfuiken. Zeekatten jagen op bodemdieren zoals garnalen, krabben, schelpdieren en kleine vissen. Zelf is de zeeekat prooi van onder andere zeehonden en grote vissen zoals roggen en haaien (Olde Wolbers, et al., 2024).

Sinds 2006 heeft de ribkwal *Mnemiopsis leidyi* zich in de Waddenzee gevestigd en is inmiddels verantwoordelijk voor een groot deel van de predatiedruk op mesozooplankton in het gebied (van Walraven et al., 2017).

Vogels

Hoewel vogels geen onderdeel uitmaken van de onderwaternatuur worden ze hier kort behandeld, omdat ze wel een (voedsel)relatie hebben met de onderwaternatuur.

Historisch overzicht

Zoals bij de voorgaande functionele groepen hebben er ook onder de vogels in het verleden veranderingen plaatsgevonden. Wolff (2000) geeft een historisch overzicht van het voorkomen van enkele vogelsoorten:

- Eidereenden (*Somateria mollissima*) zijn mogelijk aan het einde van de middeleeuwen verdwenen uit een deel van het Noordzeegebied als gevolg van jacht door de mens, maar konden in het begin van de 20e eeuw het Nederlandse Waddengebied opnieuw koloniseren.
- De zeearend (*Haliaeetus albicilla*) was vroeger een vrij algemene soort maar tegenwoordig een zeldzame winterbezoeker aan de kusten van de zuidoostelijke Noordzee.
- De kleine mantelmeeuw (*Larus fuscus*) stierf als broedvogel in Nederland in de 19e eeuw (bijna?) uit maar keerde in 1926 als broedvogel terug in het Nederlandse Waddengebied.
- De stormmeeuw (*Larus canus*) kwam in de 19e eeuw als broedvogel voor in het Nederlandse Waddengebied. Na een afwezigheid van enkele tientallen jaren keerde hij in 1908 weer terug.
- De uitgestorven reuzenalk (*Pinguinus impennis*) was mogelijk aan het begin van de christelijke jaartelling een normale bezoeker van de zuidoostelijke Noordzee en de Waddenzee

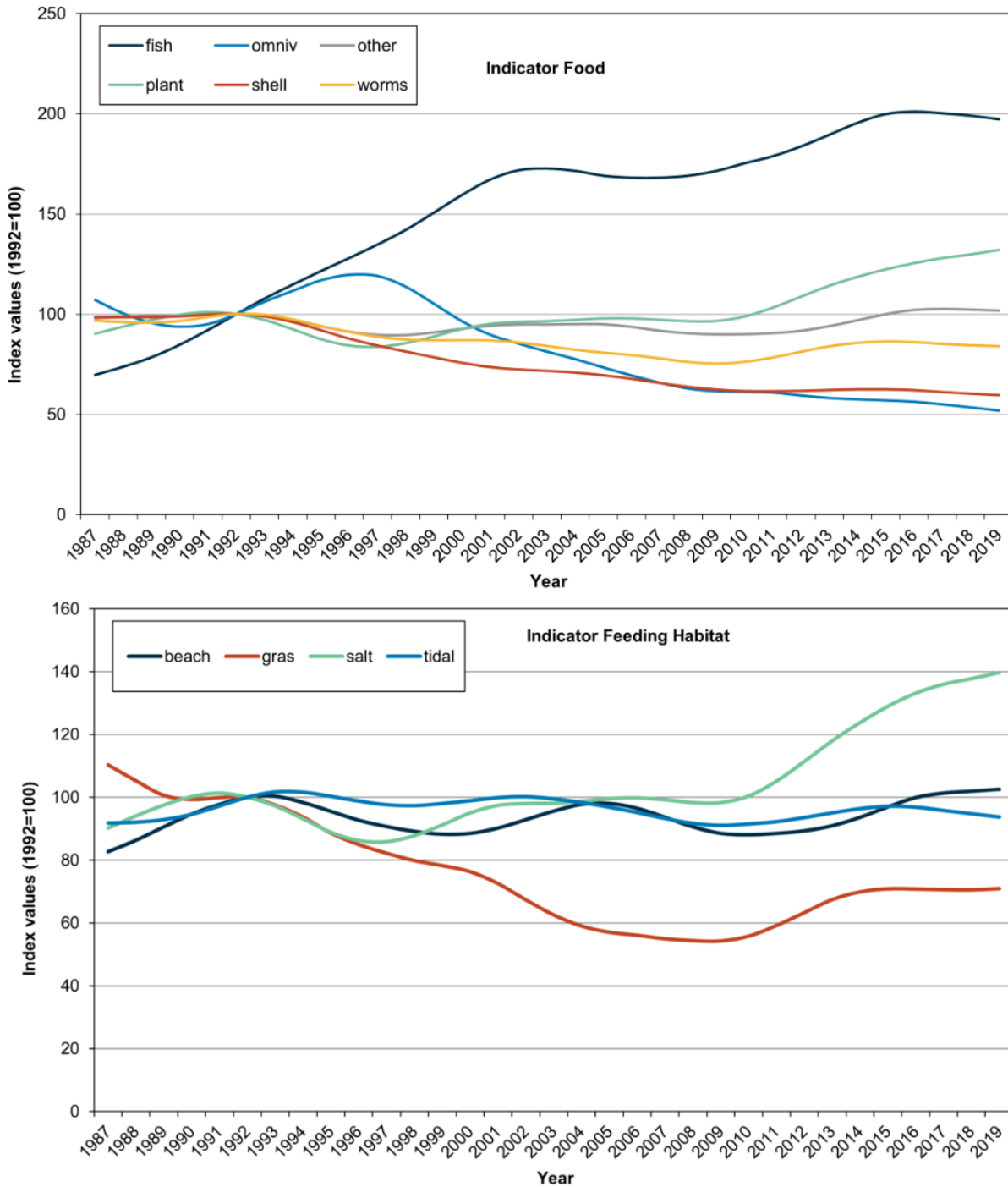
Recent overzicht

De doortrekkende en overwinterende watervogels in het Nederlandse Waddengebied zijn gemiddeld toegenomen in het laatste decennium van de vorige eeuw, maar daarna zijn de aantallen gestabiliseerd (CBS et al., 2024b). In 2015 leek de Waddenzee een zwakke schakel te zijn in de Oost-Atlantische flyway, maar dit patroon is na de huidige trendupdate niet gevonden; gemiddeld presteren vliegroustepopulaties waarvoor de Waddenzee belangrijk is even goed als vliegroustepopulaties die minder afhankelijk zijn van de Waddenzee (van Roomen et al., 2022).

Alhoewel het bekend is dat het voedselaanbod in het Waddengebied een directe invloed heeft op de vogels, zijn de precieze oorzaken voor aantalsveranderingen vaak niet te achterhalen (CBS et al., 2024b; van Roomen et al., 2005). Ook verschillen de oorzaken per soort. Volgens het CBS et al. (2024a) namen vooral visetende vogelsoorten af, maar ook schelpdieretende vogels zoals eider en vooral scholekster. De gemiddelde trendontwikkeling van visetende soorten in de Zoute Rijkswateren (Waddenzee en Delta) zijn sinds 1975/76 echter overwegend positief (Hornman et al., 2022). Ook voor de internationale Waddenzee is er lange termijn positieve trend waarneembaar voor visetende vogels (Kleefstra et al., 2022), zie Figuur 20. De vis- en plantenetende groepen lieten op de lange termijn een gematigde stijging zien, maar op de korte termijn zijn de trends van deze groepen respectievelijk stabiel en onzeker. De omnivore- en schelpdiergroepen laten op de lange termijn een gematigde afname zien, de trends voor deze groepen zijn respectievelijk onzeker en stabiel op de korte termijn, hoewel er slechts één omnivore soort voorkomt (grote mantelmeeuw). Van de schelpdieretende vogels ging de kanoet in aantallen vooruit. Het feit dat de kanoeten het momenteel beter doen in de Waddenzee lijkt verband te houden met de terugdringing van de mechanische schelpdiervisserij (van Roomen et al., 2022). Deze hadden aanvankelijk last van de mechanische kokkelvisserij, maar die is inmiddels uit de Waddenzee verdwenen. De wormen/benthos en de andere ongewervelde diergroepen laten beide een stabiele trend zien over de gehele periode (Kleefstra et al., 2022). Op soortniveau laten de benthosetende soorten in de Waddenzee de laatste jaren ook positieve trends zien. Dit geldt voor de meeste wormetende soorten (zoals rosse grutto) maar ook soorten die zich ook voeden met 'andere ongewervelde dieren', o.a. schelpdieren (zoals bergeend en steenloper) (van Roomen et al., 2022).

Binnen de internationale Waddenzee laat het Nederlandse wad bij veel soorten een positievere trend zien dan het Duitse en Deense wad, wat echter vooral toe te schrijven is aan wormen- en bodemdieretende soorten, die op zowel lange als korte termijn toenemen (Hornman et al., 2022).

De aantallen en verspreiding van visetende broedvogels in het Nederlandse Waddengebied is recentelijk onderzocht (Manche et al., 2023). De resultaten wijzen erop dat van visdief en zilvermeeuw het overgrote deel van de broedende en pleisterende vogels binnen de begrenzings van de Waddenzee zou kunnen foerageren. Ook voor de kokmeeuw lijkt een groot belang te zijn van de Waddenzee als foerageergebied. Grote stern, kleine mantelmeeuw en aalscholver foerageren waarschijnlijk vaker op de Noordzee. Toch werden van de aalscholver ook aanzienlijke aantallen gezien op de Waddenzee. Met name sterns lijken de zeegaten veel te gebruiken om te foerageren. Het aanbod aan vis lijkt in alle zeegaten goed te zijn, alleen in het zeegat tussen Ameland en Schiermonnikoog werd minder vis (en minder sterns) aangetroffen (Manche et al., 2023).



Figuur 20 Trends van indicatorgroepen, gebaseerd op prooikeuze ("food", bovenste figuur) en voedselhabitat ("feeding habitat", onderste figuur), in de periode 1987/1988-2019/2020 (Kleefstra et al., 2022).

Na lang afwezig te zijn geweest zijn lepelaars *Platalea leucorodia leucorodia* weer teruggekeerd om te broeden op de Waddeneilanden (Jouta et al., 2018). Aanname is dat garnalen de voornaamste prooi zijn van de lepelaar. Uit onderzoek blijkt echter dat het voornaamste voedsel van de kuikens uit kleine platvis (met name schol) en grondels bestaat (Jouta et al., 2018).

Zeezoogdieren

Van de zeezoogdieren kunnen de gewone zeehond (*Phoca vitulina*), de grijze zeehond (*Halichoerus grypus*), de bruinvis (*Phocoena phocoena*) en de tuimelaar (*Tursiops truncatus*) als inheemse soorten worden beschouwd (Dankers et al., 1990). Zeezoogdieren die tegenwoordig echter in de Waddenzee te vinden zijn, zijn voornamelijk de grijze en gewone zeehond (van der Zee et al., 2017).

Tot 1937 arriveerden ieder voorjaar enkele tientallen tuimelaars (*Tursiops truncatus*) in de Nederlandse Waddenzee (Wolff, 2000). Kennelijk volgden ze de haring die in het voorjaar de Zuiderzee in trok. Nadat de haring omstreeks 1937 was verdwenen, verscheen ook de tuimelaar niet meer in de Waddenzee en moet terugkeer van de tuimelaar niet reëel worden geacht (Dankers et al., 1990; De Wolf, 1983; Wolff, 2000).

De bruinvis, die vroeger een veel voorkomende soort was in de Waddenzee, is in de jaren zestig verdwenen (De Wolf, 1983; Wolff, 2000). Bruinvissen worden nu vooral tijdens hoog water waargenomen in het noordelijk deel van het Marsdiep (IJsseldijk et al., 2015). De dieren verblijven in de Noordzee en komen met vloed de westelijke Waddenzee binnen en vertrekken weer met eb, wat waarschijnlijk gerelateerd is aan de hogere abundantie van prooivissen tijdens hoog water (IJsseldijk et al., 2015).

In het begin van de vorige eeuw bestond de populatie van de gewone zeehond in de internationale Waddenzee uit naar schatting 37000 dieren en in de Nederlandse Waddenzee uit meer dan 7500 dieren, maar door jacht en verontreiniging nam het aantal sterk af zodat tussen 1975 en 1980 minder dan 500 dieren aanwezig waren in de Nederlandse Waddenzee (Dankers et al., 1990; Wolff, 2000). Na het sluiten van de jacht halverwege vorige eeuw werd er tot 2012 een continue groei in de populatie gemeten, welke twee keer door een virusepidemie in 1988 en 2002 werd onderbroken (Brasseur, 2018). De internationale populatie groeide uit tot 38000, wat dicht bij de historische omvang ligt (Aarts et al., 2019). Sinds 2012 is er een andere trend in het populatieverloop, waarbij de populatie nagenoeg stopte met groeien en de laatste jaren zelfs afneemt (Galatius et al., 2023). De veranderingen in de Nederlandse Waddenzee liggen in lijn met de trends in de Internationale Waddenzee. In de Nederlandse Waddenzee werden in augustus 2023 tijdens de verharing 7.211 gewone zeehonden geteld, de laagste telling sinds 2014 (Galatius et al., 2023). Overigens werd eind vorige eeuw verwacht zal de populatie een maximale grootte van ongeveer 1500 dieren zou kunnen bereiken (Dankers et al., 1990). De zeehonden die rusten op de platen in het Nederlandse deel van de Waddenzee eten voornamelijk platvissen zoals bot, tong, schol, schar maar ook zandspiering, kabeljauw en wijting. De zeehonden halen hun voedsel voornamelijk uit de Noordzee en spenderen slechts 14% van hun tijd onder water in de Waddenzee (Aarts et al., 2019). Desondanks is de predatiedruk voor bentische vis in de Waddenzee aanzienlijk aangezien geschat wordt dat bijna de helft van de jaarlijkse vissterfte wordt veroorzaakt door predatie door de gewone zeehond (Aarts et al., 2019).

Grijze zeehonden zijn vanaf de Middeleeuwen, waarschijnlijk ten gevolge van de jacht, tot voor kort vrijwel afwezig aan de kusten van de zuidoostelijke Noordzee, waaronder de Waddenzee (Wolff, 2000). Sinds 1980 is de grijze zeehond echter terug in de Nederlandse wateren (Reijnders et al., 1995). Grijze zeehonden werden eerst vooral in het westelijk Waddengebied waargenomen, maar breiden zich langzaam in oostelijk richting uit. In vergelijking met de andere delen van de internationale Waddenzee worden in Nederland verreweg de meeste dieren geteld. In 2023 zijn in het totale Waddengebied 10544 grijze zeehonden geteld, waarvan 7613 in het Nederlandse Waddengebied. Deze aantallen overtreffen sterk de verwachting voor de toekomst van de populatie die in 1990 was geschat op enkele honderden individuen indien voldoende rustgebieden beschikbaar zouden zijn (Dankers et al., 1990). Bovendien groeien de aantallen grijze zeehonden nog steeds, dit in tegenstelling tot gewone zeehonden (Schop et al., 2023).

Toppredatoren

Toppredatoren kunnen in een ecosysteem een belangrijke controlerende en sturende rol spelen. Een directe invloed is een beperkende factor op de populaties van middelgrote predatoren (meso-predatoren) en/herbivoren door de predatiedruk die ze op prooi-soorten uitoefenen. Ook kunnen toppredatoren een ecosysteem beïnvloeden via trofisch cascade effecten (indirecte effecten) en door hun aanwezigheid kunnen ze het gedrag en de verspreiding van andere soorten beïnvloeden (PRW, 2018).

Er zijn in de Waddenzee drie soorten groepen waarin de toppredatoren zich bevinden (PRW, 2018):

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

3.4 Robuuste en veerkrachtige soort(groep)en

Een referentie die zich richt op de status van soorten zal veelal de aantallen van een soort als parameter kiezen (Dankers et al., 1990). Dit levert een relatief gemakkelijk meetbare parameter waarmee ontwikkelingen gevolgd kunnen worden. Het nadeel is echter dat nauwelijks rekening gehouden kan worden met de natuurlijke dynamiek en verschuivingen tussen soorten (Dankers et al., 1990). Het opnemen van aantallen van soorten is daarom niet geschikt als beschrijving van een robuuste en veerkrachtige Waddenzee. Wel worden hier suggesties gedaan voor de verschillende soort(groep)en die voortkomen uit de literatuur zoals beschreven in dit hoofdstuk.

Belangrijke kenmerken voor een robuust en veerkrachtig ecosysteem voor wat betreft soorten en soortgroepen zijn (bio)diversiteit, functionele redundantie en opbouw van het voedselweb (Firet et al., 2018; Hunsicker et al., 2011; Levin & Lubchenco, 2008; van Beek et al., 2021; Worm et al., 2006).

Een grotere diversiteit biedt robuustheid in mariene ecosystemen (Levin & Lubchenco, 2008; Worm et al., 2006). Functionele redundantie (een of meer soorten die het verlies van anderen compenseren) is ook kenmerkend voor een robuust ecosysteem (Levin & Lubchenco, 2008). Met name door exploitatie en dijkzaamleg zijn 144 soorten verdwenen uit de Waddenzee, ofwel een afname van 20% van de totale macrobiota (Lotze, 2005; Lotze et al., 2005; Wolff, 2000, 2005). Gezien het feit dat er ook nog onbekendere kleinere soorten in de Waddenzee zijn is dit aantal waarschijnlijk een onderschatting. Aan de andere kant zijn er ook nieuwe (invasieve) soorten gevestigd in de Waddenzee, zoals Amerikaanse Zwaardschede (*Ensis leei*), Japanse Oester (*Crassostrea gigas*) en muiltje (*Crepidula fornicata*). Alhoewel deze soorten nog steeds toenemen in aantal worden deze niet als bedreiging gezien (Brinkman & Jansen, 2007; Olde Wolbers, et al., 2024). In het meest recente Quality Status Report (QSR) van de internationale Waddenzee wordt geconcludeerd dat er sinds de vorige QSR weinig verandering is opgetreden in de aanwezigheid en dominantie van invasieve soorten in de macrozoöbenthos-monitoringreeksen in de Waddenzee (Drent et al., 2017)

Biobouwers (zeegras, mosselen, Sabellaria, Lanice) zorgen voor een toename in biodiversiteit (Dekker & Drent, 2013; Ens et al., 2007; Saier, 2002; Troost et al., 2023) en daarmee dus ook robuustheid (Levin & Lubchenco, 2008; Worm et al., 2006). Borst et al. (2018) analyseerde 58 voedselwebben uit zeven terrestrische, zoetwater- en kustsystemen, waaronder droogvallende mosselbanken in de Waddenzee. De analyse toonde aan dat biobouwers de complexiteit van voedselwebben in alle zeven ecosystemen consequent vergroten, met name door niet-trofische facilitering van soorten. De structuur en stabiliteit van voedselwebben zijn daarom vaak cruciaal afhankelijk van biobouwers (Borst et al., 2018). Het belang van de niet-trofische facilitatie door biobouwers wordt ook benadrukt door (Zee et al., 2016). Van der Zee et al.

(2016) onderzochten hoe habitat modificerende organismen de basiseigenschappen van voedselwebben beïnvloeden door (onder andere) zeegrasvelden te bestuderen. Resultaten gaven aan dat niet-trofische effecten ten opzichte van trofische relaties belangrijker waren voor soortenrijkdom (Zee et al., 2016). Onderzoek naar herstel van zeegras in het litoraal toont aan dat het herstelde zeegras tot een verbetering van de lokale biodiversiteit heeft geleid (Gräfnings, Grimm, et al., 2024). Hervestiging van zeegrasvelden onder de laagwaterlijn en oesterbanken zijn door Dankers et al (1990) genoemd als maatregelen om een streefbeeld te bereiken. Effectief beheer om de veerkracht van zeegrasvelden te verbeteren zou maatregelen omvatten die gericht zijn op het verbeteren van de waterkwaliteit, maar zou zich evenzeer moeten richten op de bescherming van belangrijke functionele fauna door het gebruik van beschermde gebieden en visserijbeheer (Unsworth et al., 2015). Rekening houdend met alternatieve stabiele toestanden en de mogelijke rol van zeegras hierbij (zoals de positieve feedback van ondergedoken vegetatie en troebelheid aangetoond door Scheffer et al. (1993) in ondiepe meren), zal de reactie van het ecosysteem op veranderingen in de waterkwaliteit minder voorspelbaar kunnen verlopen (Kéfi et al., 2016), zoals toegelicht in hoofdstuk 1.3. Uit onderzoek naar herstel van zeegras in het litoraal blijkt dat door eutrofiëring en de daarmee gepaard gaande verschuivingen in de gemeenschap het herstel nog steeds belemmerd kan worden (Gräfnings et al., 2023). Volgens Van Katwijk et al. (2024) is voor blijvend herstel van zeegras een reductie van de nutriëntbelasting met minimaal 40% nodig t.o.v. 2010-2017. Voor zeegras in de sublitorale Waddenzee is geconcludeerd dat bij het herstel zorgvuldig rekening moet worden gehouden met 1) de herintroductie van positieve feedbackmechanismen door middel van herstelmaatregelen, 2) de keuze van de donorpopulatie en het tijdstip van transplantatie, en 3) de locatieselectie op basis van de lokale biotische en abiotische omstandigheden (Rehlmeyer et al., 2024). Een kwantitatieve streefwaarde voor herstel van de sublitorale groot zeegrasvelden zou gebaseerd kunnen worden op de historische omvang die in de westelijke Waddenzee zijn geschat op 6.000 – 15.000 ha (van Katwijk, 2000; Wanink & van der Graaf, 2008). Aangezien het geschikte areaal aanmerkelijk is afgenomen ten opzichte van de historische situatie, is op basis van modellering geschat dat de huidige omvang tussen 24 ha (ondergrens) en 135 ha (bovengrens) zou liggen (Smits et al., 2024). Ruim 30 jaar geleden was een referentie voor een streefbeeld opgesteld die destijds voor natuurlijke mosselbanken gesteld werd op 3200 ha, met een hoeveelheid mosselen fluctuerend tussen enkele miljoenen en 200 miljoen kg (Dankers et al., 1990). Daarbij is niet aangegeven of de referentie voor het sublitoraal en/of litoraal was bedoeld.

Een ander aspect dat van belang is bij het inschatten van de weerstand van een ecosysteem is de aanwezigheid van relaties tussen de soorten, zoals predator-prooi relaties en interspecifieke concurrentie. Zo kan bijvoorbeeld het verminderen van het aantal toppredatoren door overbevissing en jacht een keten van effecten induceren op de structuur en het functioneren van mariene ecosystemen (Hunsicker et al., 2011); na de sterke afname in het verleden zijn zeehonden in aantal weer enorm toegenomen waarbij de gewone zeehond een duidelijke rol als top predator inneemt (Aarts et al., 2019).

3.5 Leemten in kennis soorten en soortgroepen

Alhoewel de relatie tussen nutriënten en fytoplankton bekend is, zijn precieze reacties van fytoplankton op veranderingen in de nutriëntenbelasting en daarmee ook de gevolgen voor het voedselweb grotendeels onvoorspelbaar (Phillippart et al., 2007). Er zijn namelijk vele andere factoren (beschikbaarheid van licht, begrazing, virussen en uitwisseling met andere waterlichamen) die hierbij een rol spelen.

Het zoöplankton is niet opgenomen als soortgroep in dit rapport. In de Nederlandse Waddenzee is geen structurele monitoring uitgevoerd op zoöplankton de afgelopen decennia. Het is dus ook niet bekend wat de historische en huidige samenstelling en dichtheid van zoöplanktonsoorten zijn (Jak & Walraven, 2022). Het zoöplankton ontbreekt ook als functionele groep voor het sublitoraal van de Waddenzee zoals uitgewerkt door Van Beek et al (2021) en er zijn van deze groep geen soorten opgenomen als gidsoort voor zoute- en overgangswateren (Olde Wolbers, et al., 2024).

De beschikbare gegevens over de verspreiding van macrozoöbenthos in het sublitoraal van de Waddenzee zijn beperkt, met name voor het oostelijk deel (PRW, 2017). Het project Waddenmozaïek heeft met bodemmetingen en aanvullende bemonsteringen de natuurkwaliteit van de bodem onder water in één keer systematisch in kaart gebracht (Holthuijsen, 2019). Echter, door de beperkte ruimtelijke en temporele resolutie van de huidige structurele monitoring is er nog geen goed beeld over natuurlijke ontwikkelingen en

effecten van menselijke activiteiten. Voor schelpdieren is momenteel meer bekend dan voor wormen en andere soorten. Echter ook voor schelpdieren zijn gegevens beperkt. Er zijn geen Waddenzeebrede en jaarlijkse gegevens beschikbaar van de verspreiding van de sublitorale mosselen en Japanse oesters. De jaarlijkse monitoring van sublitorale mosselen, Japanse oesters en andere bodemdieren beperkt zich tot de westelijke Waddenzee. In andere gebieden wordt alleen geïnventariseerd als er meldingen zijn van mosselzaadval (PRW, 2017). Resultaten uit de Waddenzee brede monitoring Waddenmozaïek laten hoge dichtheden van de mossel zien langs de afsluitdijk en dat de bulk van de banken in het Westwad in de kombergingsgebieden Mardiep en Vlie liggen (Holthuijsen, 2019). Dit valt binnen het gebied van de jaarlijkse WOT-inventarisaties.

Het water wordt warmer door klimaatverandering (Kabat et al., 2009), maar het is nog onduidelijk wat de invloed op bodemdieren is. Wel zijn er aanwijzingen dat hoge temperaturen in de zomer een bedreiging vormen voor schelpdieren zoals kokkel en nonnetje (Olde Wolbers, et al., 2024; Philippart et al., 2003) en dat warmer zeewater mogelijk nadelig is voor wadkreeftjes (Mouritsen et al., 2005).

Er is nog veel onduidelijk over de visgemeenschap in de Waddenzee (PRW, 2017). Ondanks dat prooi-predatorrelaties van vis (ook in relatie tot vogels en benthos) een veel bestudeerd onderwerp in de Waddenzee is, weten we nog steeds niet welke factoren de uiteindelijke omvang van de diverse vispopulaties bepalen (Kraan et al., 2012). De bestaande kennis over vis in de Waddenzee is vooral gebaseerd op data verkregen uit lange termijn monitoringprogramma's van NIOZ, Wageningen Marine Research en RWS. Deze programma's zijn gericht op het verzamelen van dichtheidsgegevens en niet op het verkrijgen van kennis over proces-variabelen of snelheden zoals productiviteit, mortaliteit, groei en turnover waarvoor veelal de juiste tijd- en ruimteschalen ontbreken (Kraan et al., 2012). Op basis van de beschikbare kennis kan dus wel duidelijk worden of een soort toe- of afneemt, maar niet waardoor dat komt (Tulp et al., 2008). Om verklaringen te vinden voor ontwikkelingen in de aanwezigheid van de verschillende soorten vis in de Waddenzee is een soortspecifieke aanpak nodig waarbij meer kennis wordt verkregen over abiotische voorkeuren en habitateisen van specifieke soorten (Tulp et al. 2017).

Over de relatie tussen vissen en sublitorale mosselbanken in de westelijke Waddenzee is weinig tot niets bekend, al lijkt het aannemelijk dat een aantal vissoorten zoals de Puitaal en de Zeedonderpad aangetrokken worden door mosselbanken (Ens et al., 2007). Over deze relatie wordt binnenkort meer kennis verwacht aangezien het herstel van sublitorale mosselbanken en hun rol voor vissen binnen het Swimway project wordt onderzocht (<https://swimway.nl/wat-betekenen-schelpdierbanken-voor-vis/>).

De kennis over de relatie tussen voedselbeschikbaarheid en schelpdierbestanden, en dus de ontwikkelingen in draagkracht kan worden verbeterd (Jansen et al., 2019). Daarbij is ook verbetering mogelijk van empirische metingen (zoals betere schattingen van de bestands grootte en graasdruk van strandgapers, bepalen van graasdruk zoöplankton, het meten van primaire productie, het bepalen van kwaliteit (soorten en grootteklasse) van de micro-algen) en rekenkundige analyses en daarmee recht te doen aan de grote variatie die de (productie)ecosystemen in de Waddenzee in dezen kenmerkt (Jansen et al., 2019).

Alhoewel het duidelijk is dat de dominante toppredator in het systeem de mens is, is het onduidelijk of de mens gedeeltelijk een vervangende rol heeft vervuld voor sommige toppredatoren (PRW, 2018). Door Westerlaan (2010) (gebaseerd op o.a. Lotze (2005)) wordt de verandering van een top-down controle naar een bottom-up controle wel als een regimeverschuiving gezien. In ieder geval is duidelijk dat er flinke verschuivingen zijn onder aan de voedselketen (schelpdieren, zeegrassen enz.) die indicatief zijn voor zo'n verschuiving en dat de koppeling naar boven toe (bottom-up) suggereren dat het systeem verschuift of al is verschoven (PRW, 2018). Echter zijn er ook recente aanwijzingen van top-down regulatie in de Waddenzee zoals bijvoorbeeld demersale vis door de gewone zeehond (Aarts et al., 2019).

4 Ecotopen

4.1 Omschrijving bouwsteen

De tweede bouwsteen gaat over ecotopen, ofwel leefgebieden voor gidssoorten en functionele groepen in verschillende levensstadia die nodig zijn om de levenscyclus succesvol te kunnen doorlopen. Hiervoor wordt gebruik gemaakt van het ecotopenstelsel van Rijkswaterstaat. Door (Baptist et al. (2019) wordt een ecotoop gedefinieerd als de fysieke omgeving voor gemeenschappen, wat hetzelfde is als de traditionele betekenis van biotoop en de moderne betekenis van habitat (leefgebied). Ecotopen zijn gebaseerd op lokale fysieke en biologische omgevingsfactoren (Bouma et al., 2005), waarbij de onderwaterecotopen zijn gebaseerd op fysieke variabelen diepte, zoutgehalte, stroomsnelheid en orbitaalsnelheid aan de bodem en er onderscheid is gemaakt tussen hard en zacht substraat.

Vragen die onder deze bouwsteen vallen zijn

- Welke ecotopen zijn er nodig, in welke omvang, onderlinge bereikbaarheid, in welke verhouding?
- Wat is de verhouding tussen zacht en hard substraat en is er een natuurlijke verhouding tussen hard en zacht substraat?

4.2 Relatie met robuustheid en veerkracht

De ruimtelijke variatie van ecotopen bepaalt voor een groot deel de distributie van levensgemeenschappen zoals die van bodemdieren maar ook vogels en vissen die bodemdieren eten. Hierdoor geven ecotopen inzicht over hoe het gaat met de Waddenzee (Baptist et al., 2016). Door variatie in habitats zijn soorten minder afhankelijk van één of enkele voedselbronnen wat zorgt voor meer robuuste populaties (Olde Wolbers, et al., 2024). Overgangen en verbindingen tussen deze gebieden zijn cruciaal voor de veerkracht en weerbaarheid (Van Beek et al., 2021). Optimale gradiënten/overgangen (kwaliteit en oppervlakte/lengte) dragen substantieel bij aan levenscycli van meerdere functionele groepen en/of energie- en stoffenstromen door meerdere trofische niveaus en open verbindingen met de Noordzee en stroomgebieden (achterland) zijn vooral voor migrerende soorten van belang (van Beek et al., 2021). Doelstellingen voor leefgebieden staan opgenomen in Bijlage 1.

4.3 Historische en huidige situatie Waddenzee

Het ecotopenstelsel van de Waddenzee is voor het eerst in kaart gebracht door Dijkema (1991), die de situatie aan het eind van de jaren 70 in de trilaterale Waddenzee heeft gepresenteerd. Daarna is door Dankers et al. (2005) een aanzet gegeven tot het ontwikkelen van een systeem waarbij de Waddenzee kan worden onderverdeeld in een aantal herkenbare ecotopen en is in 2006 is de Ecologische Atlas Waddenzee verschenen (Dankers et al., 2006), waarin drie verschillende kaarttypen zijn opgenomen: 1 – Ecotopen; 2 – Natuurwaarden (zoals het voorkomen van grote aantallen vogels of zeezoogdieren); 3 - Kenmerkende structuren (bijvoorbeeld klifranden, zandgolven en megarijbbels, prieltjes in hoogliggend wad).

De huidige typologie is het Zoute wateren EcotopenStelsel (ZES.1) (Bouma et al., 2005). ZES.1 is een instrument waarmee

- het potentiële voorkomen van levensgemeenschappen in, en vlak boven de bodem van brakke en zoute Rijkswateren in kaart kan worden gebracht (actuele situatie),
- voorspeld kan worden wat de veranderingen in het ecosysteem zouden kunnen zijn als de omgevingsfactoren veranderen als gevolg van inrichting- en beheermaatregelen,
- vergeleken kan worden met een situatie in het verleden, bijvoorbeeld bij evaluaties van de effecten van inrichting- en beheermaatregelen.

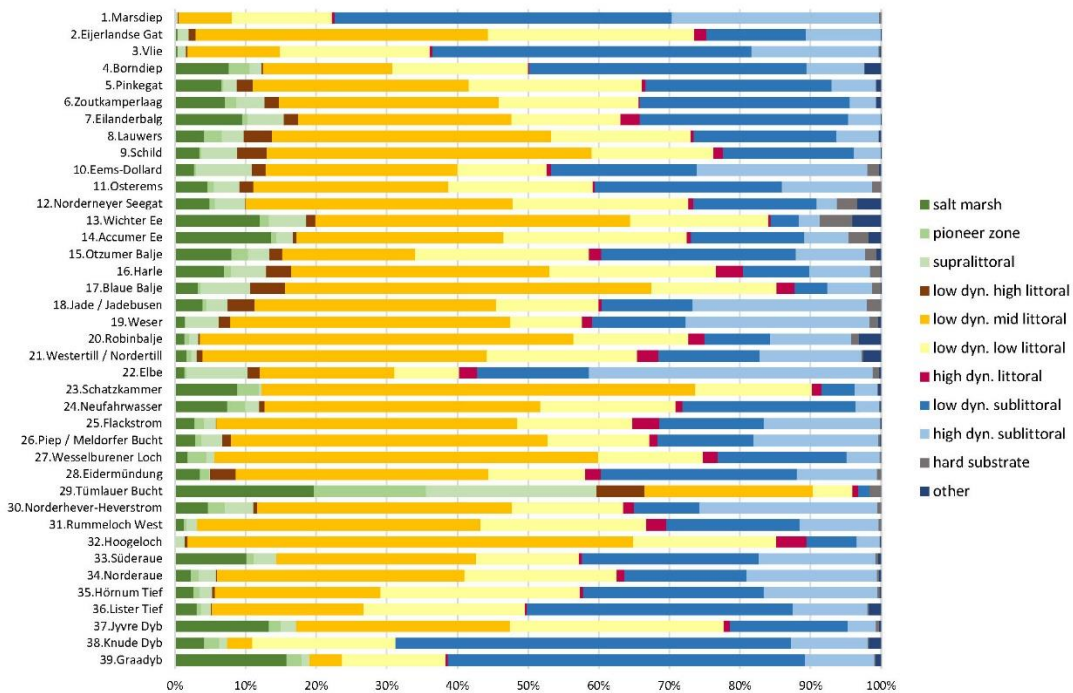
De abiotische indelingskenmerken die in het ZES.1 gebruikt worden zijn (Bouma et al., 2005):

1. Zoutgehalte en -variatie.
2. Substraat 1 (hard, zacht).
3. Diepte 1 (sublitoraal, litoraal of supralitoraal).
4. Hydrodynamiek.
5. Diepte 2 (diepte, overspoeling).
6. Substraat 2 (sedimentsamenstelling).

De 10 kombergingsgebieden in de Nederlandse Waddenzee variëren sterk in omvang en in het aandeel sublitoraal (Tabel 10 en Figuur 21). De kombergingsgebieden zijn ook op kaart aangegeven in Figuur 22. In het sublitoraal worden twee ecotopen onderscheiden: laag dynamisch en hoog dynamisch (Baptist et al., 2019). Het grootste aandeel van het sublitoraal bevindt zich in het Marsdiep. Het totaal oppervlak aan sublitoraal in de Nederlandse Waddenzee is bijna 160 duizend hectare, waarvan ongeveer 2/3 laag dynamisch en 1/3 hoog dynamisch. Het oppervlak van de twee sublitorale ecotopen vormt ruim de helft van het totaal oppervlak aan ecotopen in de Nederlandse Waddenzee. Voor de gehele Waddenzee bekeken is er een groot verschil in omvang van de verschillende kombergingsgebieden en er is ook een verschil in de relatieve verspreiding van de ecotopen (Baptist et al., 2019).

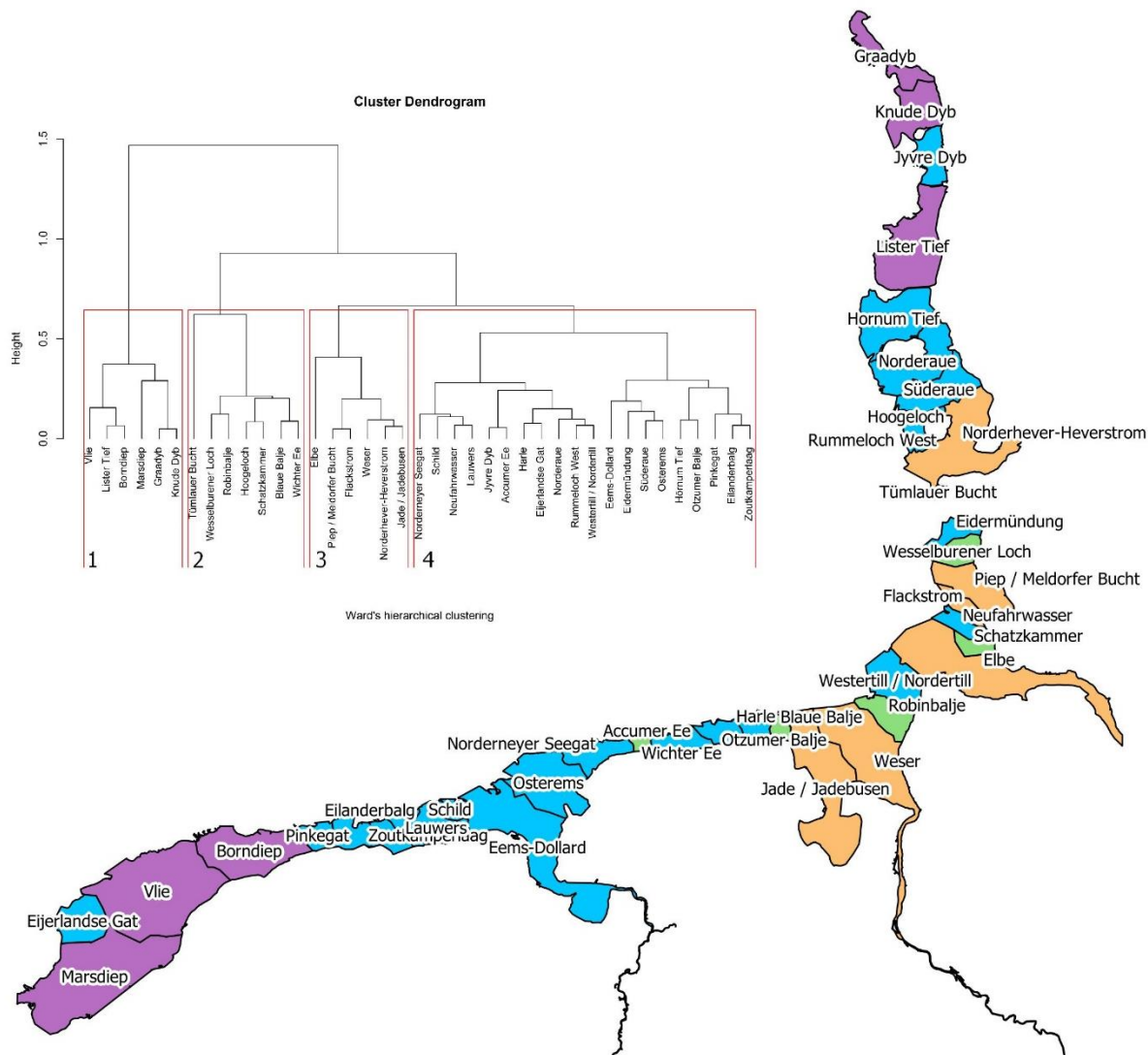
Tabel 10 Oppervlak van verschillende (sublitorale) ecotopen (ha) per kombergingsgebied volgens de versimpelde ecotopen typologie (ZES.1) voor de periode 2008-2012 (Baptist et al., 2019, 2022).

Kombergingsgebied	Totaal	Laag dyn. sublittoraal		Hoog dyn. sublittoraal		Hard substraat	
	hectare	hectare	%	hectare	%	hectare	%
1. Marsdiep	70072	33299	48	20510	29	177	0.25
2. Eijerlandse Gat	17948	2493	14	1869	11	4	0.02
3. Vlie	70838	31895	45	12769	18	75	0.11
4. Borndiep	34070	13660	39	2846	8	26	0.07
5. Pinkegat	6974	1837	26	441	6	5	0.07
6. Zoutkamperlaag	17321	5173	30	640	4	15	0.09
7. Eilanderbalg	4413	1266	29	199	5		0.00
8. Lauwers	14276	2880	20	851	6	5	0.04
9. Schild	3842	701	18	144	4	1	0.03
10. Eems-Dollard	59237	12194	21	14235	24	987	1.67
<i>Totaal</i>	<i>298991</i>	<i>105398</i>	<i>35</i>	<i>54504</i>	<i>18</i>	<i>1295</i>	<i>0.43</i>



Figuur 21 Aandeel ecotoopgebieden (%) voor alle 39 getijdenbekkens in de trilaterale Waddenzee, gedefinieerd volgens de vereenvoudigde typologie (Baptist et al., 2019, 2022).

Op basis van de data voor de trilaterale Waddenzee is een clusteranalyse gedaan (Baptist et al., 2019). In de Nederlandse Waddenzee komen twee van de vier Waddenzee clusters voor (Figuur 22). In de westelijke Waddenzee, met uitzondering van het Eijerlandse Gat, worden de getijdenbekkens gekenmerkt door een groot aandeel laag dynamische laag litorale ecotopen in combinatie met laag dynamische sublitorale ecotopen (cluster 1). De bekkens in het oostelijk deel, inclusief de Eems Dollard zijn een combinatie van laag dynamische laag litorale en laag dynamische mid-litorale ecotopen in een gelijke verdeling (cluster 4). Het Eijerlandse Gat valt ook onder dit cluster.

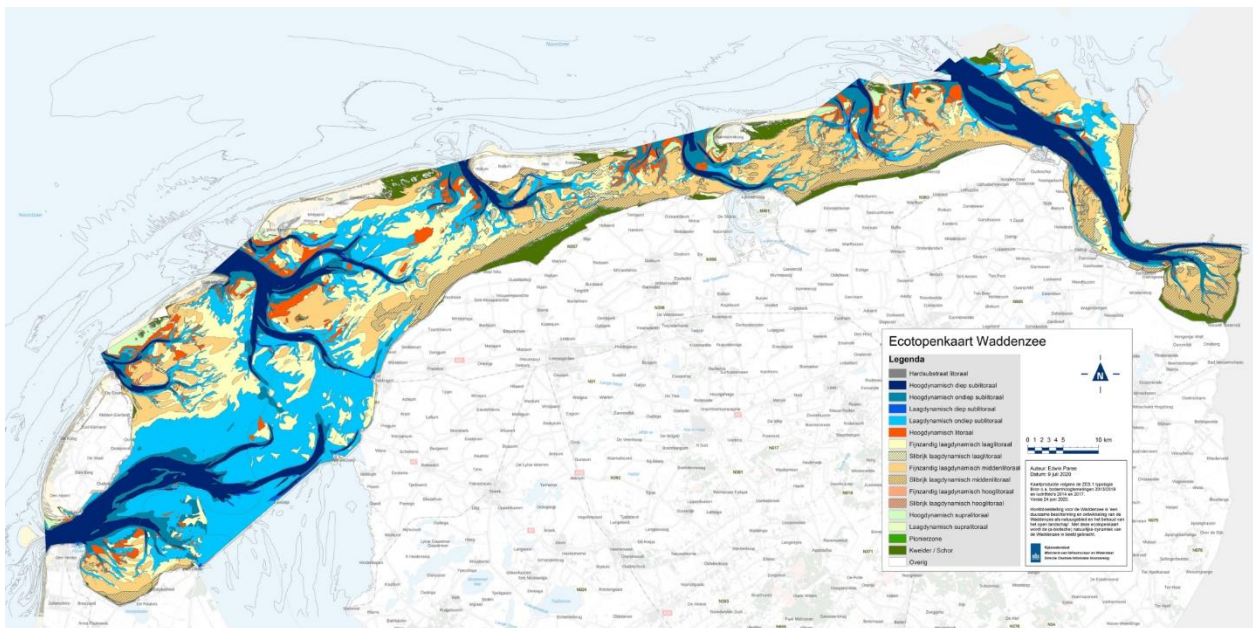


Figuur 22 Clusterdendrogram voor getijdenbekkens in de trilaterale Waddenzee. Cluster 1 bekkens (paars) hebben een groot aandeel laag dynamische laag litorale ecotopen in combinatie met laag dynamische sublitorale ecotopen, cluster 2 bekkens (groen) hebben een groot aandeel laag dynamische mid-litorale ecotopen, cluster 3 bekkens (bruin) hebben een groot aandeel hoog dynamische sublitorale ecotopen en cluster 4 bekkens (blauw) hebben een groot aandeel laag dynamische laag litorale en laag dynamische mid-litorale ecotopen in gelijke verdeling (Baptist et al., 2019, 2022).

De ecotopen zijn op dezelfde wijze ook uitsluitend voor de Nederlandse Waddenzee in kaart gebracht (Baptist et al., 2016; Pree et al., 2020), Figuur 23. Op basis van de ecotopen en de onderliggende abiotische kenmerken wordt de Waddenzee door Baptist et al. (2016) per kombergingsgebied beschreven, zie tekstkader hieronder.

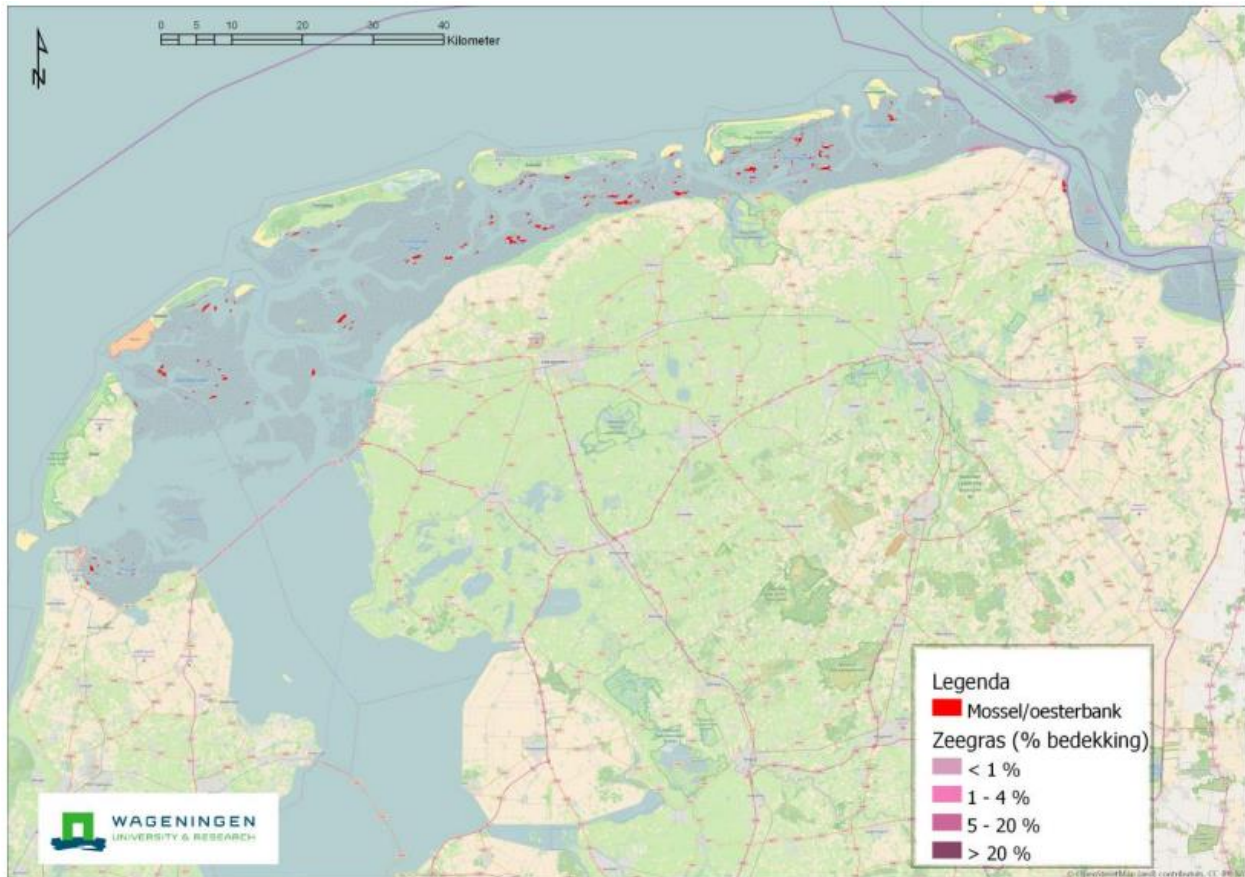
Beschrijving ecotopen Waddenzee (Baptist et al., 2016)

Langs de oevers van Balgzand in het kombergingsgebied van het **Marsdiep** is relatief veel brak water met een variabel zoutgehalte. De meeste wadplaten hebben hier een droogvalduur van 25-75% en zijn slikkig. Alleen bij Van Ewijksluis wordt hoog-litoraal (>75%) gevonden, overgaand in supralitoraal. Er liggen een paar zeer kleine kwelders. Vooral in het noordwesten is de stromingsdynamiek hoog; hier worden hoog-dynamische wadplaten aangetroffen. Een hoog-dynamische ondiep-sublitorale geul wordt gevonden langs het noordelijke deel van de Afsluitdijk. In het **Eierlandse Gat** is een fijn vertakt netwerk van getijdegeulen te vinden met aan het uiteinde vaak schelpdierbanken. Er is relatief weinig slikkig sediment te vinden, waarbij opvalt dat dit samenhangt met de aanwezigheid van grote schelpdierbanken. Langs de getijdegeulen zijn enkele middelhoge hoog-dynamische banken te vinden; veelal in gebruik als rustplaats voor Zeehonden. In het **Vlie** is het eiland Griend als opvallende kwelder- en duinecotopen te vinden, inclusief een groot gebied hoog-litoraal met een noordoostelijke oriëntatie (stroomluwte). In het Vlie wordt grof zand gevonden, maar dat hangt in de ecotopenkaart niet samen met hoge stromingsdynamiek. De Richel bestaat uit een aanzienlijk gebied supralitoraal. De kust van Friesland bestaat uit middelhoge wadden met slikkig sediment, een smalle rand hoog-litoraal en supralitoraal. Het water is hier brak met een variabel zoutgehalte. In het **Borndiep** is een brede kuststrook met brak water met een variabel zoutgehalte te vinden, die overlapt met de uitgebreide kwelder van Friesland Buitendijks. De kust bestaat uit slikkige middelhoge wadplaten. Langs de getijdegeulen komen op diverse plaatsen hoog-dynamische ecotopen voor. In de **Zoutkamperlaag / Eilanderbalg / Lauwers** is er veel minder brak water op de wadplaten langs de kust. Het sediment wisselt tussen slikkig en fijn zandig. Opvallend is dat hoog-dynamische ecotopen vlak voor de kust worden aangetroffen, namelijk nabij de voormalige Lauwerszee. In de komberging Lauwers zijn hoog-dynamische platen te vinden. De **Eems-Dollard** is een estuarium met een relatief groot aandeel brak water, waarvan slechts weinig een variabel zoutgehalte heeft. Er is een behoorlijk aandeel ondiep sublitoraal in het Duitse gedeelte van de komberging. Ook in de Dollard worden hoog-dynamische litorale delen gevonden.



Figuur 23 Ecotopenkaart Waddenzee volgens de ZES.1 typologie (Paree et al., 2020).

Eco-elementen (mosselbanken, gemengde mossel/oesterbanken en oesterbanken (samengevoegd tot mossel/oesterbank) en zeegras) worden als extra laag op de ecotopen gelegd en maken geen onderdeel uit van de ecotopenclassificatie (Figuur 24). Zeegras is op de kaart aangegeven in percentage bedekking, ook waar het in lage dichtheden (rond 1%) voorkomt (of in 2011 nog voorkwam).



Figuur 24 Eco-elementen mossel/oesterbanken en zeegras in de Waddenzee (Baptist et al., 2016).

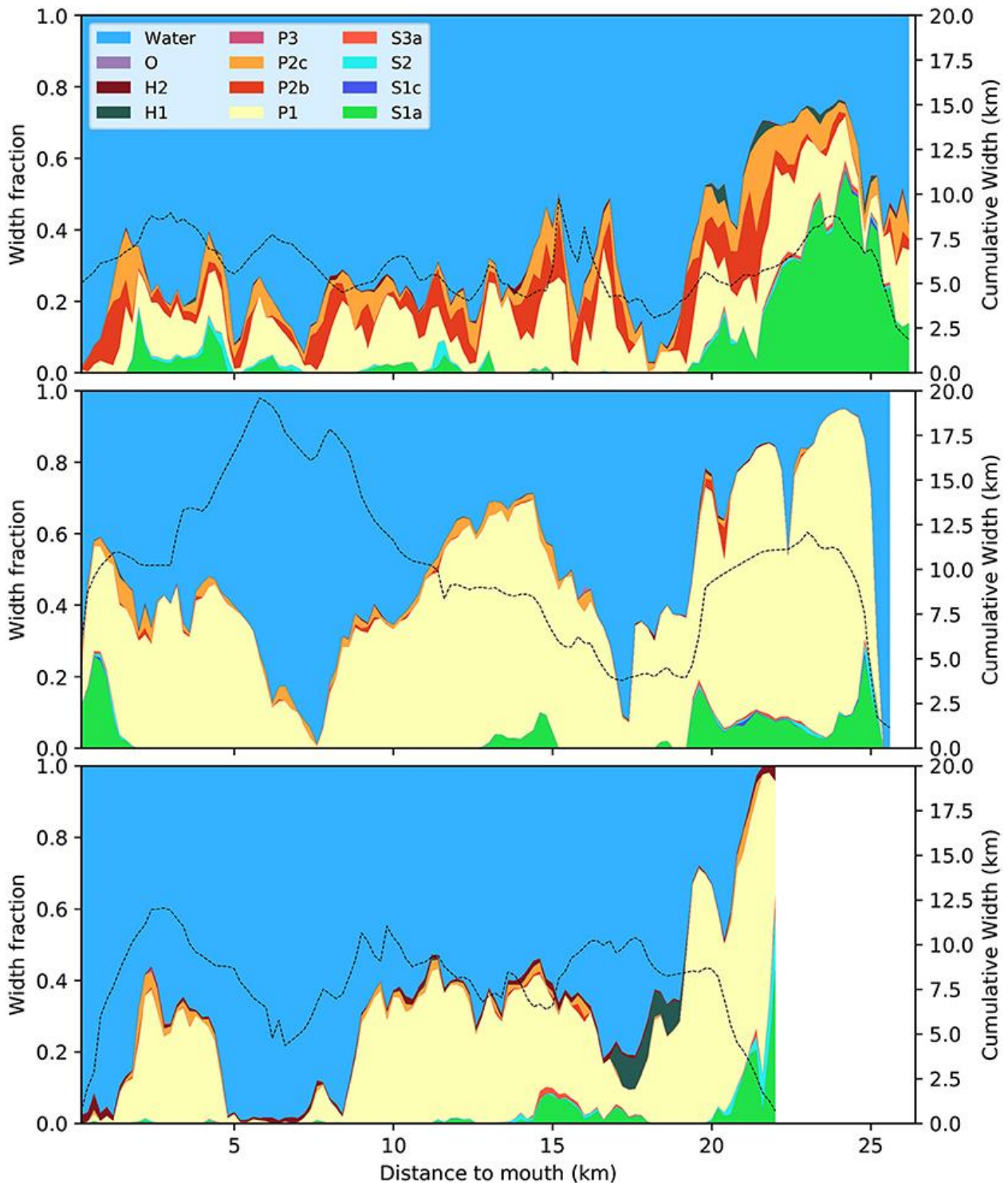
Door Baptist et al. (2016) is zo goed als mogelijk een vergelijking gemaakt tussen de ecotopenkaarten status 2000 en status 2009 voor de ecotopen binnen het PKB-gebied Waddenzee (Tabel 11). Er zijn aanzienlijke verschillen, maar die hebben meer te maken met verschillen in classificaties, een andere gebiedsbegrenzing (PKB-gebied) en andere basisdata (modeluitvoer) dan daadwerkelijke veranderingen in de landschapseenheden van de Waddenzee (Baptist et al., 2016). Alhoewel het areaal diep sublitoraal lijkt te zijn toegenomen, hebben de zeegaten in beide kaarten niet dezelfde buitengrens, wat mogelijk het verschil kan verklaren. Het areaal ondiep sublitoraal laag-dynamisch lijkt nagenoeg hetzelfde gebleven terwijl het areaal ondiep sublitoraal hoog-dynamisch lijkt behoorlijk te zijn afgenomen. Dit is echter waarschijnlijk (deels) te verklaren door een verschil in de modellering (Baptist et al., 2016).

Tabel 11 Totale oppervlakte per ecotoop status 2000 en status 2009 binnen het PKB-gebied Waddenzee (Baptist et al., 2016). NB. Verschillen hebben meer te maken met verschillen in classificaties, een andere gebiedsbegrenzing (PKB-gebied) en andere basisdata (modeluitvoer) dan daadwerkelijke veranderingen in de landschapseenheden van de Waddenzee.

Ecotoop	Opp. '2000' (ha)	Opp. '2009' (ha)
(011+012) diep sublit.	34833	36378
(021) ondiep sublit., laag-dyn.	62233	62412
(022) ondiep sublit., hoog-dyn.	42554	26068
(031) laag-litoraal, laag-dyn.	23454	52006
(041) mid-litoraal, laag-dyn.	46013	72005
(051) hoog-litoraal, laag-dyn.	266	2859
(061) supralitoraal, laag-dyn.	330	5647
(032+042+052+062) litoraal, hoog-dyn.	32296	3799
(080+090) kweldergeul		161
(100) pionierzone	2074	1794
(110+120+130+140) kwelder	6578	7200
(170) grasland (zoet)	113	207
(180) hard substraat		101
Zeegras	130	
Variabel zout	5728	
Niet toegekend	14144	
Totaal	270646	270646

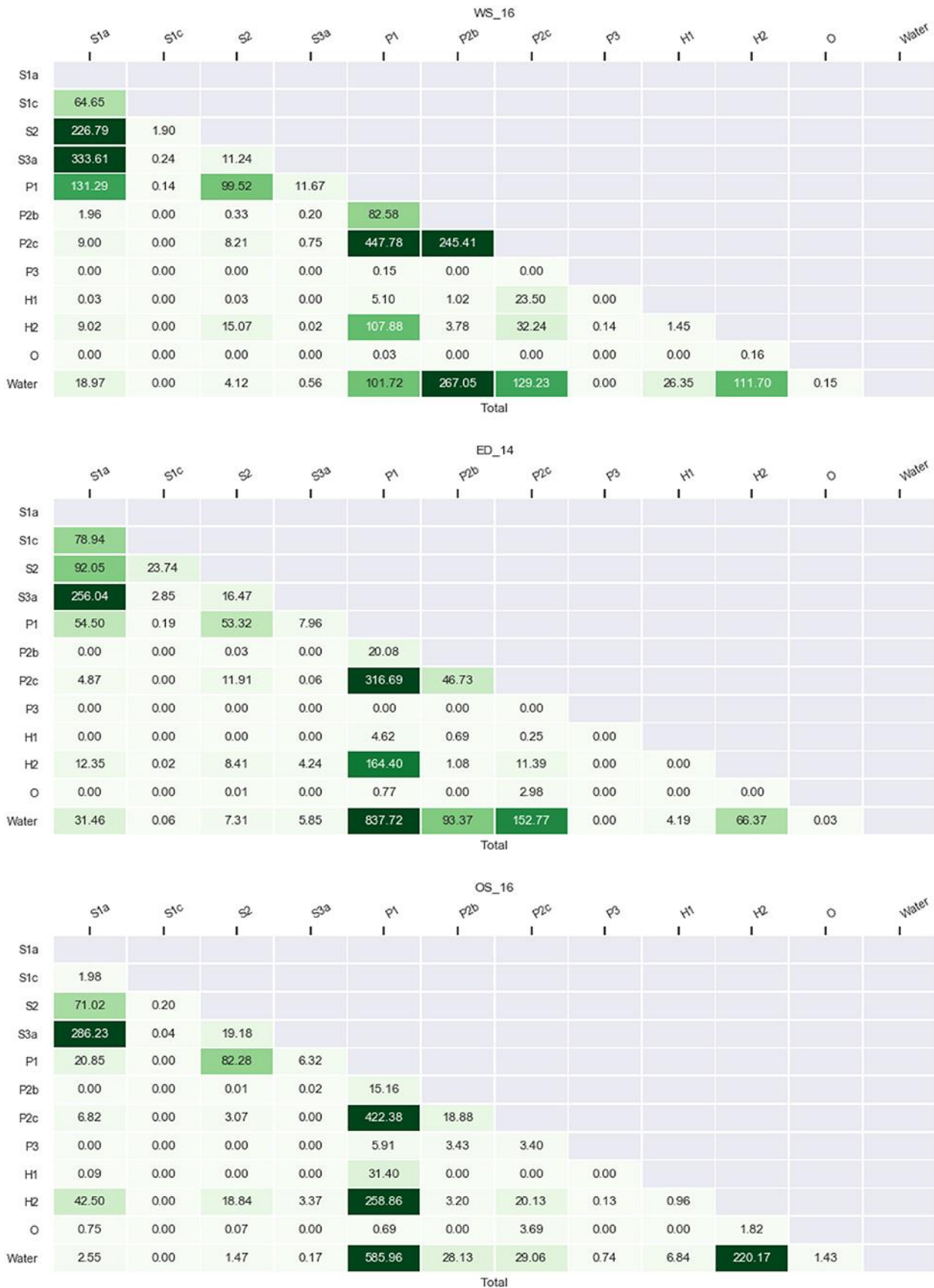
In het rapport van PRW (2015) wordt genoemd dat belangrijke habitats voor vis de afgelopen decennia zijn verdwenen. Er wordt echter niet ingegaan op welke specifieke habitats dat gaat. Ook wordt genoemd dat de Waddenzee zandiger en ondieper is geworden door menselijke activiteiten zoals zandsuppleties en vaarwegonderhoud (PRW, 2015). Dit blijkt echter niet uit de studie van Baptist et al. (2016). Wel is bekend dat de getijbeweging op de Waddenzee door menselijk ingrijpen zoals baggerwerkzaamheden, inpolderingen en afsluitingen in de loop der tijd belangrijk is veranderd, waarbij de gemiddelde hoogwaterstanden sneller zijn gestegen dan de standen van het laagwater (Louters et al., 1994). Door dit effect is het mogelijk dat de verdeling van het oppervlak tussen geulen en droogvallende platen verandert (Louters et al., 1994).

Een analysemethode om een twee-dimensionale ruimtelijke ecotopenkaart weer te geven in een eendimensionaal transect werd uitgewerkt door Kleinhans et al. (2021). Zij vergeleken de estuaria van de Eems-Dollard, Westerschelde en Oosterschelde met elkaar. Langs het longitudinale transect van ieder estuarium van monding tot rivier werd voor ieder dwarstransect de fractie aan de diverse ecotopen berekend en geplot (Figuur 25). Dit geeft in een oogopslag weer hoe de verhoudingen tussen de ecotopen verlopen langs het estuarium.



Figuur 25 Verdeling van ecotopen als relatieve breedte langs de Westerschelde (boven), Eems-Dollard (midden), en Oosterschelde (onder). Cumulatieve estuariumbreedte, de som van alle klassen inclusief water, is uitgezet als de stippellijn voor de rechter verticale as. De afstand is gemeten langs een vloeiende middellijn tussen de oevers vanaf de smalste dwarsdoorsnede in de zeewaartse monding (Kleinhans et al., 2021). Verklaring kleuren, zie tekst.

Een maat voor de ruimtelijke variabiliteit in ecotopen is de lengte van de overgangen daartussen. Kleinhans et al. (2021) brachten de randlengtes in kaart voor de Eems-Dollard, Westerschelde en Oosterschelde. De totale randlengte tussen alle door hun onderscheiden ecotopen bedraagt per estuarium ruim 2000 km en is daarmee een orde grootte meer dan de omtrek van ieder estuarium. De grootste randlengtes werden gevonden voor ecotopen die logischerwijs vaak naast elkaar voorkomen zoals van kwelder (S1a) naar pioniervegetatie (S2), van pioniervegetatie (S2) naar laagdynamisch wad (P1) en van laagdynamisch wad (P1) naar hoogdynamisch wad (P2c) (Figuur 26).



Figuur 26 Absolute lengtes van overgangen tussen ecotopen in km voor de Westerschelde (boven), Eems-Dollard (midden), en Oosterschelde (onder). De kleur is lineair geschaald met de getallen (Kleinans et al., 2021).

De ecotopen met de grootste randlengtes werden door de Kleinans et al. (2021) genormaliseerd naar de karakteristieke lengte van ieder estuarium om de vergelijkbaarheid te vergroten (Tabel 12). Het betreft de ecotopen voor kwelder (S1a), pioniervegetatie (S2), kwelderkreek (S3a) die worden vergeleken met laag-energetisch wad (P1) en hoog-energetisch wad (P2c). In alle estuaria zijn de overgangen tussen

kwelderclassen (S-serie) en laag-energetische wadplaten (P1) een orde van grootte langer dan die met de hoogenergetische wadplaten (P2c). De Eems-Dollard heeft de kleinste relatieve overgangslengte van alle drie de estuaria, hetgeen impliceert dat deze de kleinste heterogeniteit heeft.

Tabel 12 De ecotopen kwelder (S1a), pioniervegetatie (S2), en kwelderkreek (S3a) genormaliseerd naar de karakteristieke lengte van laag-energetisch wad (P1) en hoog-energetisch wad (P2c) in Westerschelde (links), Oosterschelde (midden) en Eems-Dollard (rechts) (Kleinhans et al., 2021).

Ecotope	Western P1	Scheldt P2c	Eastern P1	Scheldt P2c	Eems-P1	Dollard P2c
Saltmarsh (S1a)	5.09	0.35	1.45	0.47	1.20	0.11
Pioneer vegetation (S2)	3.86	0.32	5.71	0.21	1.17	0.26
Saltmarsh creek (S3a)	0.45	0.03	0.44	0	0.17	0

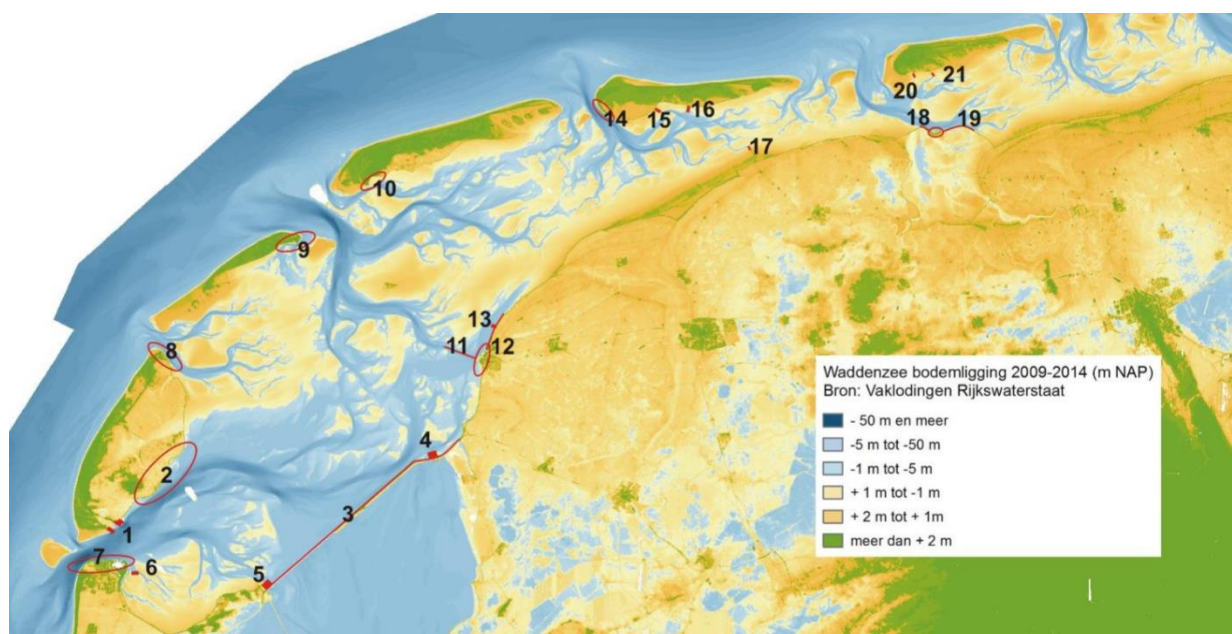
Measured transition lengths were divided by a characteristic length calculated from the total mapped surface area of the estuary (without the water) divided by the mouth width (Table 1). See Table 2 for explanation of ecotope labels.

Een nadeel aan de methode van het bepalen van randlengtes is dat dit afhankelijk is van de resolutie van het kaartmateriaal en de mate van detail in de classificering van ecotopen. Systemen kunnen alleen met elkaar vergeleken worden als de wijze waarop de ecotopenkaarten tot stand zijn gekomen identiek is. Om met consistente gegevens voor de drie estuaria te werken, hebben Kleinhans et al. (2021) automatisch gegenereerde biogeomorfologische kaarten gebruikt.

Hard substraat

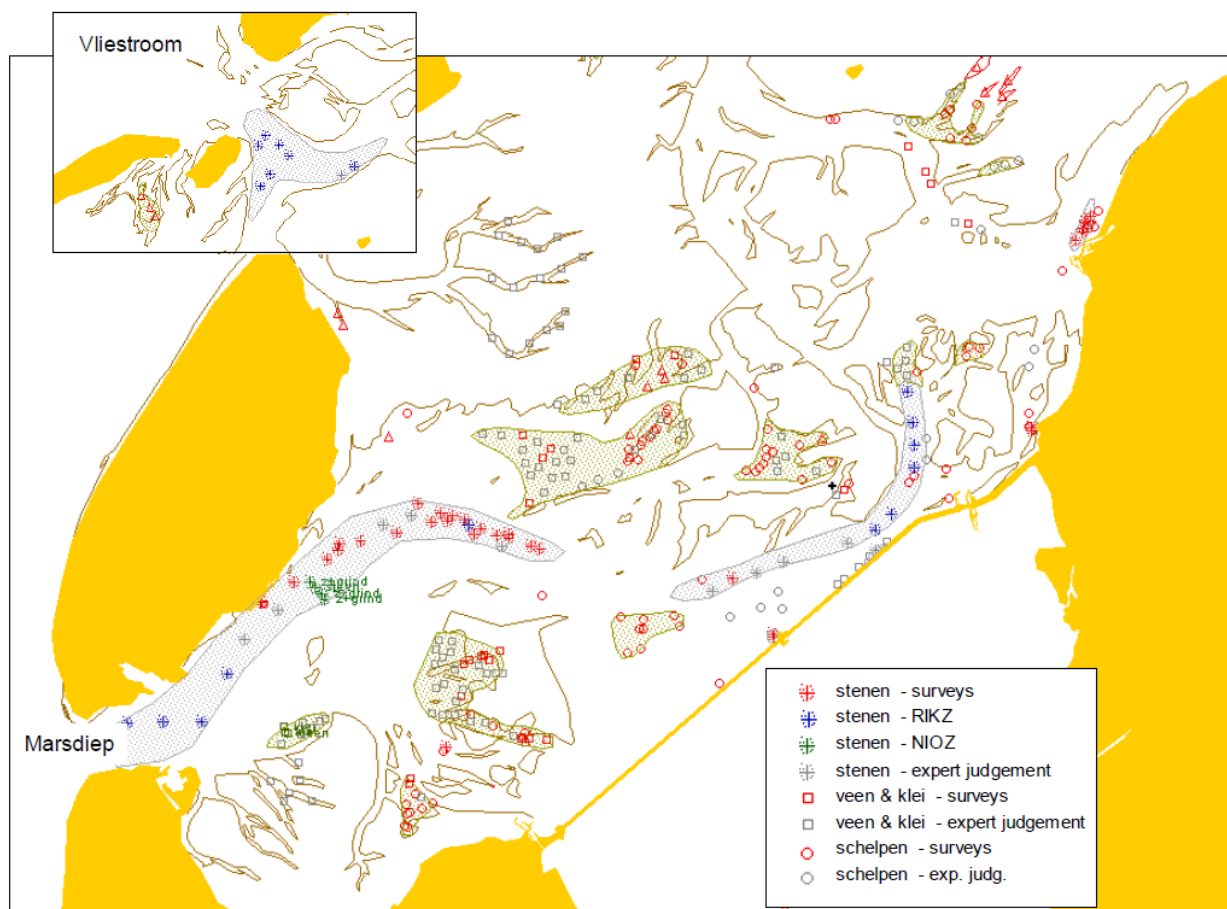
Onder hard substraat worden alle substraten beschouwd die geen zand of slib zijn (Bouma et al., 2005). Dit kan zowel kunstmatig (door mensen aangebracht) als natuurlijk hard substraat zijn.

Hard substraat dat door mensen is aangebracht omvat allerhande soorten bestortingen (natuursteen, beton en slakken), maar ook palenrijen en stalen constructies voor bijvoorbeeld havens (Gotje et al., 2016). Bestortingen worden aangebracht voor bijvoorbeeld het tegengaan van geulverplaatsing (zoals al sinds eeuwen bij Den Helder), het stabiliseren van de onderwateroever, bij havens de toegang en bruikbaarheid van het haven bekken en op een aantal plekken de afsluiting dan wel inpoldering van delen van kombergingsgebieden. In de Waddenzee zijn dan ook op veel plekken bestortingen aanwezig, onder andere bij Den Helder, zuid en noordoost Texel, de Afsluitdijk, Harlingen, de oostzijde van Vlieland, bij de haven van Terschelling, de westzijde van Ameland en bij Lauwersoog (Figuur 27) (Gotje et al., 2016).



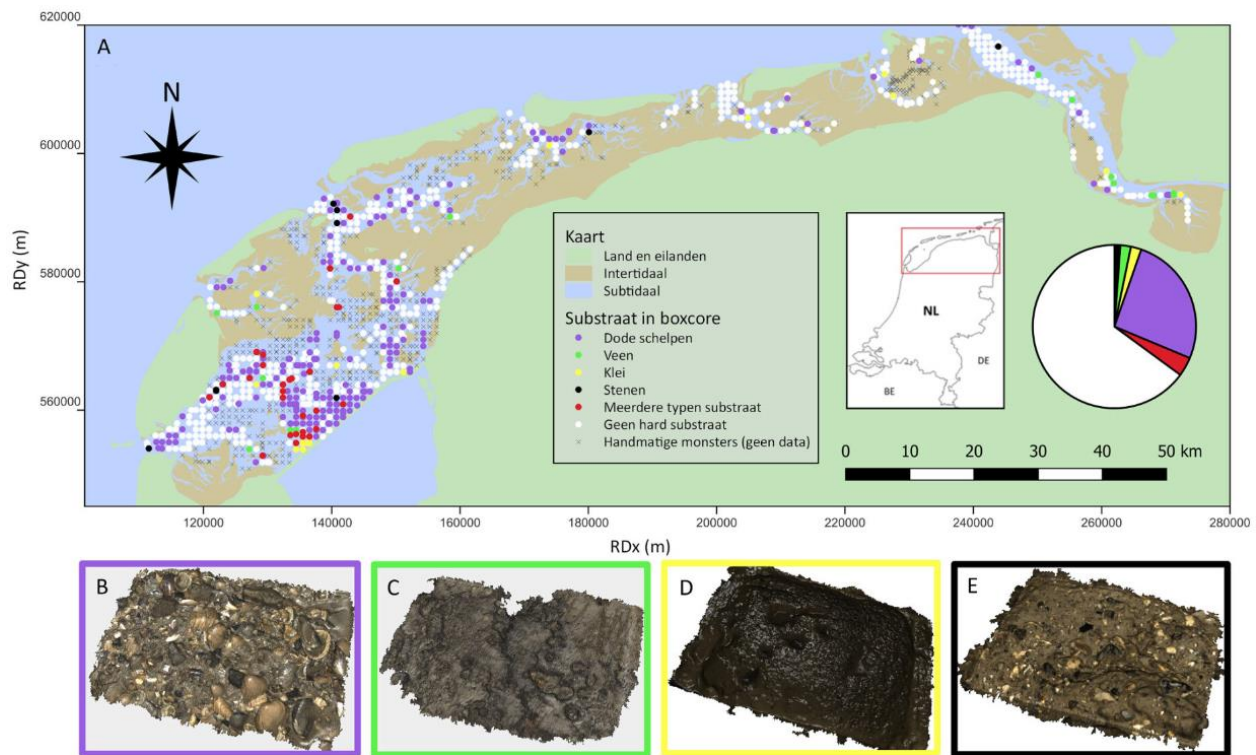
Figuur 27 Kaart met de locaties van bestortingen in de Waddenzee (Gotje et al., 2016).

Natuurlijk hard substraat in de Waddenzee bestaat uit keileem, veen, stenen, dode schelpen en hout (Franken & al, 2023), zie Figuur 27 t/m Figuur 30. In 35 % van de sedimentmonsters die zijn genomen in permanent overstromde delen van de Nederlandse Waddenzee (Franken & al, 2023), is natuurlijk hard substraat aan het oppervlak van het sediment aangetroffen, Figuur 29. In de zeebodem bevinden zich harde lagen keileem en potklei¹. In het overgrote deel van de Waddenzee zijn deze erosiebestendige of erosie-resistente lagen bedekt onder zand en slib zodat organismen zich er niet op kunnen vestigen. Op sommige locaties, vooral onder water in de wadgeulen, komen ze aan of nabij het oppervlak (Figuur 30). Op tenminste 44 locaties zijn deze erosiebestendige lagen gevonden, zoals ten westen van Ameland in het Born-diep en in het Eems-Dollard estuarium liggen meerdere harde keileem en lagen potklei in de bodem (Franken & al, 2023). Ook hout afkomstig van de vroegere moerasbossen in de Waddenzee vormt een natuurlijk hard substraat in de Waddenzee. Waar veen-moerassen en -bossen zijn verdronken, kunnen in de ondergrond nog stobben en wortelstronken aanwezig zijn. Daarnaast zal drijfhout voor het afsluiten van de Zuiderzee en Lauwerszee een vast onderdeel zijn geweest van het ecosysteem van de Waddenzee, maar is momenteel nihil (Franken & al, 2023). Franken et al. (2023) noemt op basis van literatuur dat in een niet verstoord systeem jaarlijks circa 2.500 m³ hout door alleen al de IJssel aangevoerd kon worden.

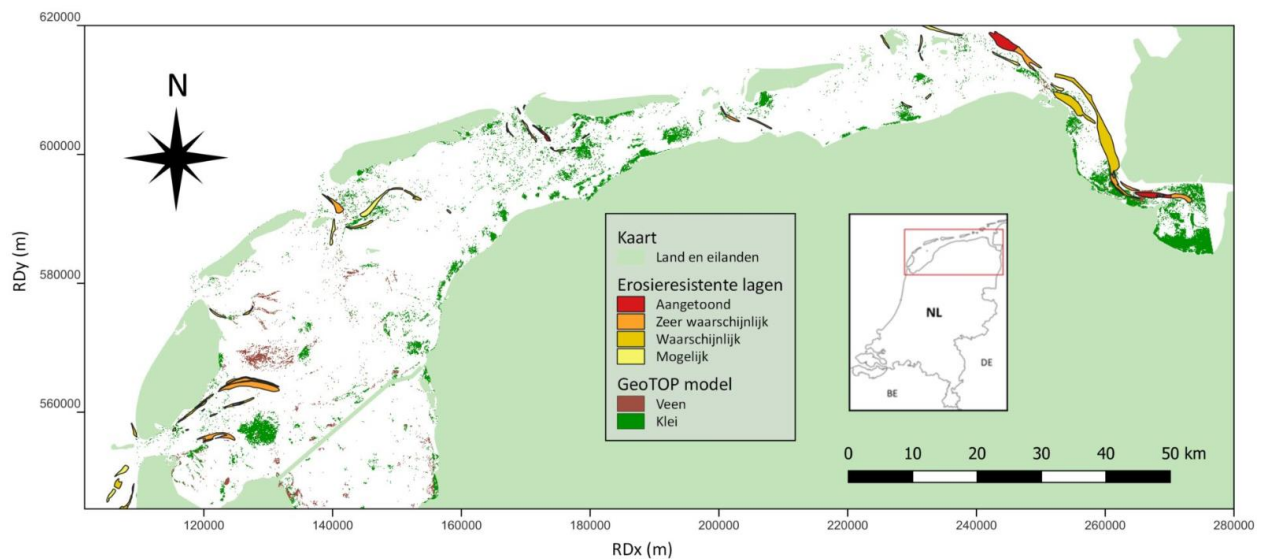


Figuur 28 Ligging van gebieden met hardsubstraat in de westelijke Waddenzee. Het gebied met een stenig substraat is in de figuur globaal ingetekend als grijze arcering. Het gebied met andersoortig hard substraat (vaste klei, veen, schelpen) is bruin gearceerd weergegeven (Ens et al., 2007).

¹ klei die is samengeperst door het ijs wat erin de ijstijd bovenop lag en zo stevig in elkaar is gedrukt dat het nu een harde laag vormt (Franken & al, 2023)



Figuur 29 Aangetroffen hard substraat op het bodemoppervlak in 767 boxcore-bodemmonsters uit 2019. A) Kleur stippen: type aangetroffen hard substraat. De witte stippen: locaties van bemonstering waar geen hard substraat aan het oppervlak is gevonden. De kruisjes: bemonstering met een andere techniek (handmatig). Daardoor kon het intacte bodemoppervlak niet worden gescoord. Taartdiagram: de ratio's van de gevonden substraten in de monsters. B-E) 3D-scans van boxcore-oppervlaktes met type substraten, kleuren van omlijning corresponderen met het desbetreffende substraat in de legenda (Franken & al, 2023).



Figuur 30 Het voorkomen van erosieresistente lagen, met name potklei, in de Nederlandse Waddenzee, uitgedrukt in een kleurgradiënt. 'Van de laag is aangetoond' (rood) tot 'er ligt mogelijk een erosieresistente laag' (geel) en uitvoer van het GeoTOP-model, dat aangeeft waar veen (bruin) en klei (donkergroen) aan het oppervlak ligt (Franken & al, 2023).

In de Nederlandse Waddenzee zijn drie meter hoge kunstmatige riffen van gekapte perenbomen aangelegd (Dickson et al., 2023). De riffen werden binnen zes maanden gekoloniseerd door sessiele harde substraat geassocieerde soorten. Ook werden zes vissoorten waargenomen op de riffen, terwijl slechts twee soorten werden gevangen op zandige controlelocaties en was de abundantie van vis op de riffen vijf keer zo hoog. Individuen van de meest gevangen soort, de vijfdradige meun of zeepuitaal *Ciliata mustela* (een

kabeljauwachtige), waren groter op het rif. Ook de gezaagde steurgarnaal, *Palaemon serratus*, was groter en tien keer zo talrijk op de riffen dan op de controlelocaties (Dickson et al., 2023).

Het biodiversiteitsonderzoek in de Waddenzee heeft zich vooral gericht op zachte substraten en minder op harde substraten. In 2009, 2011, 2014 en 2018 zijn zowel zachte als harde substraten in de Nederlandse Waddenzee geïnventariseerd op soortdiversiteit (Gittenberger et al., 2009, 2010, 2015, 2019). Er werd tijdens de surveys een maximum aantal van 201 soorten flora en fauna gevonden op harde substraten tegen 128 in zachte substraten. In totaal werden 93 uitheemse mariene soorten geteld en werden respectievelijk 11, 8, 9 en 7 soorten gevonden die nog niet eerder waren geregistreerd in de Nederlandse Waddenzee. De soortenrijkdom hangt af van de abiotische factoren en het type hard substraat (Gittenberger et al., 2009, 2010). Nieuwe uitheemse soorten kunnen het gevolg zijn van klimaatopwarming of transport als aangroei op schepen, maar een andere mogelijke vector betreft het transport van 80000 platte oesters, *Ostrea edulis*, die voor de kust van Noorwegen zijn verzameld en in mei 2018 in Nederlandse wateren zijn uitgezet in een gebied ten noorden van Schiermonnikoog met als doel daar de platte oester te herintroduceren (Gittenberger et al. 2019).

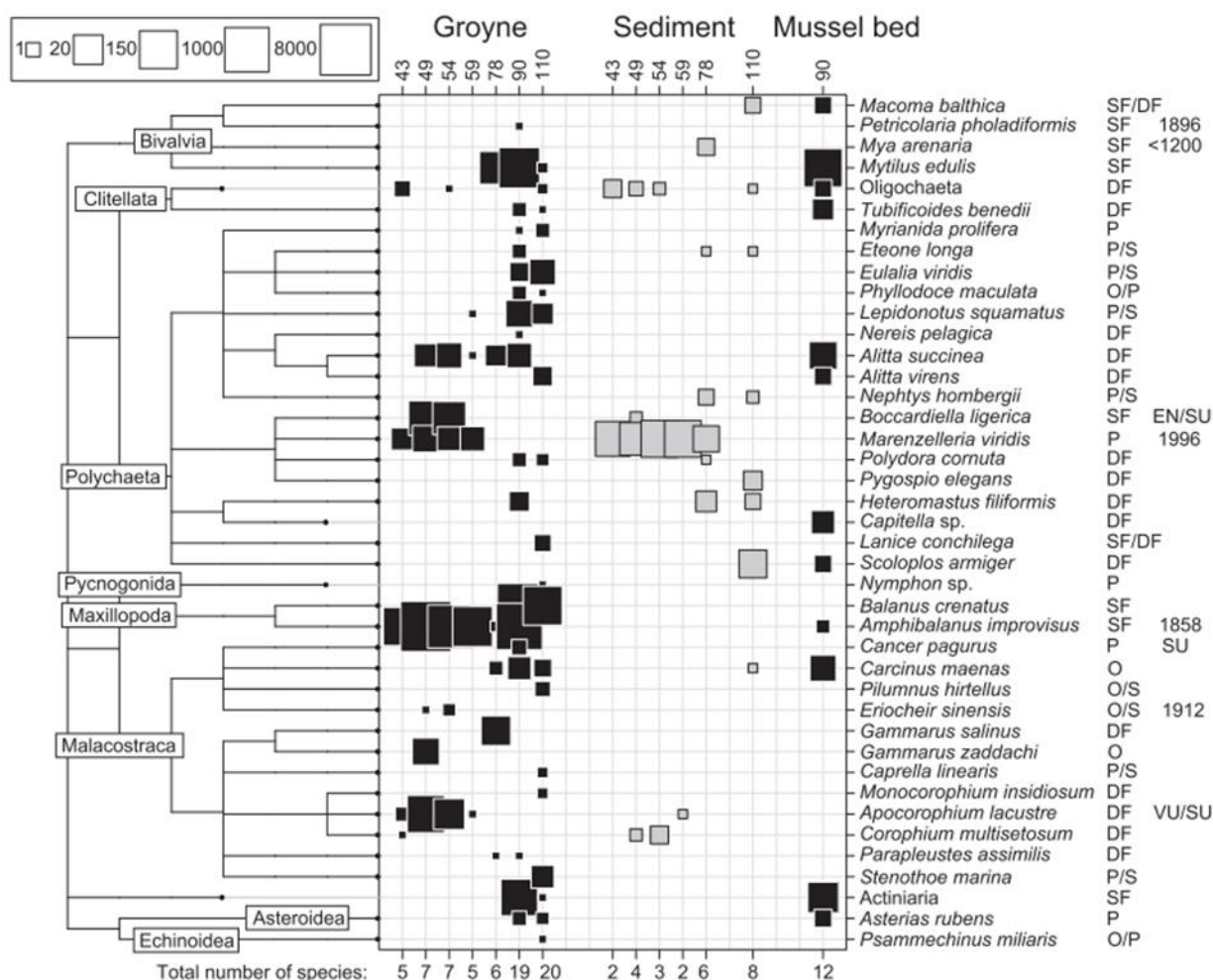
Tijdens een onderwatersurvey naar de steenbestortingen van ca. 40 hectare bij Texel werd een rijke fauna waargenomen, waaronder sponzen, anemonen en zakpijpen (Baptist et al., 2024). In totaal werden 80 taxa van mariene fauna gevonden in 5 schraapmonsters van elk 0,05 m². Hiervan konden er 44 worden gedetermineerd tot op soortniveau en 36 tot op hogere niveaus zodat er 62 hiërarchisch unieke taxa overbleven. Een inventarisatie van de foto's (Figuur 31) leverde nog eens 14 extra unieke taxa op. Op dode schelpen komen op geulbodems onder meer diverse soorten vlokreeften, mosdiertjes en borstelwormen voor die niet in monsters zonder hard substraat aan het oppervlak zijn aangetroffen (Franken & al, 2023).



Figuur 31 Hard substraat fauna (Baptist et al., 2024).

Witte et al. (2024) bestudeerden experimenteel de effecten van het introduceren van verschillende soorten hard substraat in de sublitorale Waddenzee op benthische gemeenschappen. Het introduceren van harde substraten bleek de ecologische complexiteit binnen het tijdsbestek van het experiment (1,5 jaar) effectief te vergroten, hetzij op lokale schaal. Voor het opschalen van de introductie van substraten voor ecologisch herstel van de Waddenzee wordt het gebruik van substraten met een historische ecologische relevantie in het systeem aangeraden (Witte et al., 2024).

De soortensamenstelling, de dichtheid, de biomassa en het aantal soorten van sublitorale benthische gemeenschappen op kunstmatig hard substraat en natuurlijk habitat (zacht sediment) is ook in het Weser-estuarium (Duitse Waddenzee) onderzocht (Wetzel et al., 2014). De soortensamenstelling verschilde op beide substraten aanzienlijk met het zoutgehalte en was ook significant verschillend tussen de substraten. Het benthos op het kunstmatig hard substraat had een relatief groot aandeel filtervoedende organismen (Figuur 32). Het hard substraat leverde ten opzichte van zacht sediment geen voordeel op voor niet-inheemse soorten maar ook niet voor bedreigde soorten wat betreft abundantie, biomassa en aantal soorten. Wel werden er hogere totale abundantie en biomassa gevonden op de strekdammen en kwamen sommige niet-inheemse soorten uitsluitend voor op het kunstmatig hard substraat (Wetzel et al., 2014). Alhoewel alleen bodemdieren zijn onderzocht wordt door Wetzel et al., (2014) wel genoemd dat het kunstmatig hard substraat een geschikt habitat kan vormen voor vis doordat het schuilplaatsen biedt. Een inventarisatie van de biodiversiteit van hard substraat in de Noordzee laat zien dat de meeste vissoorten die gevonden zijn nabij hard substraat behoren tot de baarsachtigen (28 soorten) gevolgd door kabeljauwachtigen (14 soorten) en scholachtigen (12 soorten) (Jager, 2013).



Figuur 32 Sublitorale benthische gemeenschappen op hard substraat (groyne = krib of strekdam), sediment en mosselbank (op 90 meter afstand tot een strekdam) in het Weser-estuarium (Wetzel et al., 2014). De grootte van de blokjes zijn een weergave van de gemiddelde abundantie (individuen per 0,1 m²; kribben en sedimenten: n = 3, mosselbank: n = 2) van alle soorten aangetroffen in het Weser-estuarium. Zwarte vierkantjes geven kribben en mosselbanken aan, grijze vierkantjes tonen sedimentmonsters. Naast de soortnaam staat het voedingstype genoemd: P = predator, S = aaseter, O = omnivoor, DF = deposit-feeder, SF = suspensie-feeder. De status van de Rode Lijst (EN = bedreigd, VU = kwetsbaar, SU = gevoelig) en niet-inheemse soorten (aangegeven door het jaar van hun eerste waarneming in Duitse wateren) worden aangegeven in de laatste kolom (Wetzel et al., 2014).

4.4 Robuuste en veerkrachtige ecotopen

Robuuste en veerkrachtige ecotopen draaien om heterogeniteit in de ruimte in combinatie met tijdelijkheid, dus dynamiek in de tijd. Juist biologische systemen komen en gaan en verplaatsen zich. Veerkracht wordt gevonden in een hoge heterogeniteit op grote schaal die ook variatie in de tijd biedt. De verhouding aan ecotopen is op grote schaal min of meer stabiel zodat er altijd potentiële habitats zijn om te settelen en er altijd verschillende successiestadia zijn. Een ideale verhouding bestaat niet maar optimaal is waarschijnlijk een mozaïek. Een nadere kwantificering kan gezocht worden in de mate van patchiness van ecotopen en de randlengte van overgangen tussen ecotopen.

Het project Waddenmozaïek richt zich op herstelmaatregelen voor de wadbodem in de sublitorale Waddenzee (Govers et al., 2018). Er wordt beschreven dat in een rijke Waddenzee de wadbodem bestaat uit een veelzijdig mozaïek van zand, slib, schelpen, keien, mosselbanken, zeegrasvelden, platte oesters en andere harde en zachte structuren. Daarvoor wordt aangenomen dat de Waddennatuur gebaat is bij een rijkgeschakeerde wadbodem aangezien een veelzijdig mozaïek wellicht veel soortenrijker zal zijn dan een meer monotone wadbodem. De maatregelen zijn gericht op: herstel van ongestoorde wadbodem; herstel van harde substraten; herstel van ondergedoken schelpdierbanken; en herstel van ondergedoken zeegrasvelden.

4.5 Leemten in kennis ecotopen

Er wordt aangegeven door Janssen (2000) dat de gevolgen van een uitbreiding van het brakwaterareaal in het kader van herstel van estuariene gradiënten in het Waddengebied in een nadere locatie-gerichte studie zouden moeten worden onderzocht. Een belangrijk punt hierbij is of de bestaande morfologische gesteldheid, de sedimentatie en erosieprocessen die mede leiden tot kweldervorming, passend zijn bij een nieuw groter brakwaterareaal nabij Kornwerderzand (Janssen, 2000). Daarbij wordt ook genoemd dat aanvoer van zoetwater voor herstel van estuariene gradienten essentieel is, waarmee het Waddengebied ook een water-vragende partij is geworden en zal moeten worden meegewogen in zoetwaterhuishoudkundig beheer. De hoofdvraag voor kennisontwikkeling is (Janssen, 2000):

- welke tijd-ruimte aspecten zijn relevant voor (het herstel van) brakwater intergetijde gebied?
- "hoeveel zoetwater is er per tijd en ruimte nodig ter optimalisatie van een estuariene gradiënt"
- "welke andere (morfologische, chemische en biologische) parameters zijn voor herstel relevant"

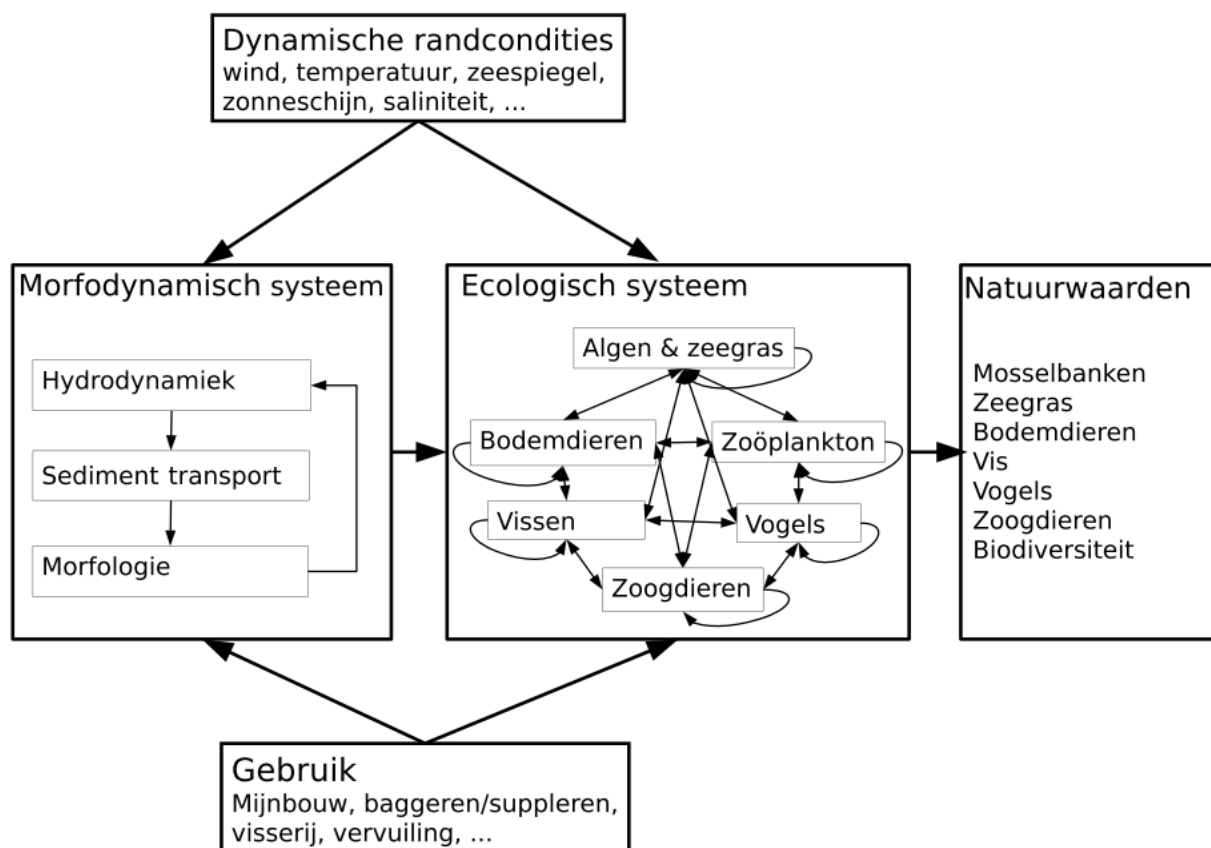
5 Abiotische en biotische condities

5.1 Omschrijving bouwsteen

Deze bouwsteen gaat vooral over processen en dynamiek, zoals morfo- en hydrodynamiek en natuurlijke processen die de motor achter het systeem vormen, zoals voldoende productiviteit, voedselbeschikbaarheid en soortinteracties. Ook de overige kwaliteitskenmerken die niet in de voorgaande bouwsteen (ecotopen) zitten, zoals waterkwaliteit en microgradiënten (ook die gevormd door biobouwers) vallen hieronder.

5.2 Relatie met robuustheid en veerkracht

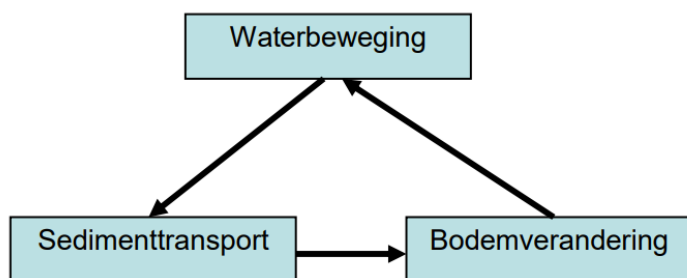
De abiotische milieucondities zoals de morfologie, hydrodynamiek, saliniteit en sediment eigenschappen hebben sterke invloed op het voorkomen en de dichtheid van sublitorale bodemflora en -fauna (Folmer, 2017) en daarmee ook het ecologisch systeem (Figuur 33).



Figuur 33 Schematische weergave van het morfodynamische en ecologische systeem van de Waddenzee in relatie tot randcondities en menselijk gebruik (Folmer, 2017).

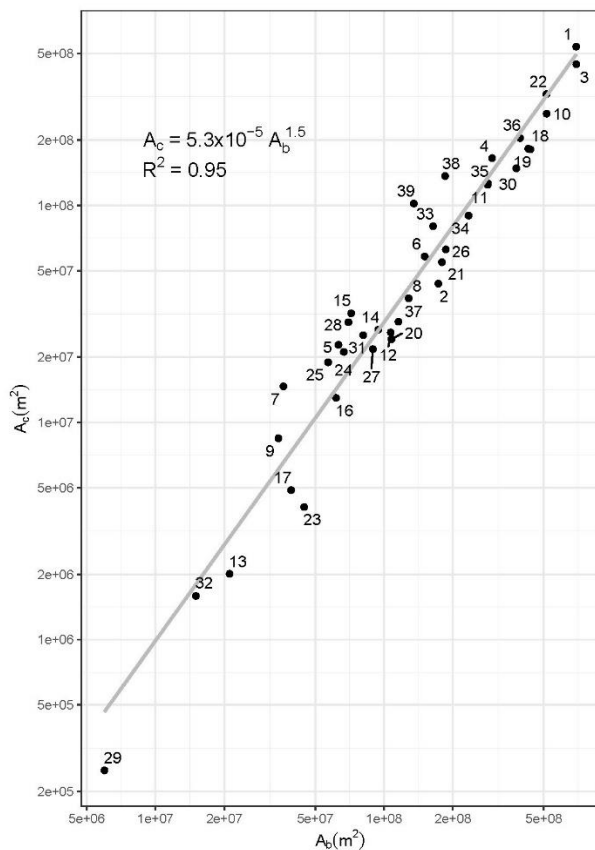
Morfologische ontwikkelingen zijn een gevolg van interactie tussen waterbeweging, sedimenttransport en bodemveranderingen (Figuur 34). Zowel stroming als golven zijn van belang met betrekking tot de waterbeweging. In de nieuwe ecotopenkaarten voor de Waddenzee is de golf-orbitaalsnelheid aan de bodem daarom opgenomen als belangrijke sturende variabele voor bodemdynamiek. De stroming in de Waddenzee wordt niet alleen door getij, maar ook door wind beïnvloed, die een belangrijke bijdrage aan het transport over de wantjen levert (Colosimo et al., 2020). Er is nog te weinig bekend over welke rol de stormvloed spelen voor de uitwisseling van water en sediment tussen de bekkens onderling en tussen de bekkens en de

Noordzee (Speelman et al., 2009). Afhankelijk van het verloop van een storm kan een stormvloed netto instroming bij het ene zeegat en netto uitstroming bij het andere zeegat veroorzaken, wat ook tot netto import en export leidt. Er zijn te weinig velddata beschikbaar om de bijdragen van de verschillende mechanismen aan het netto sedimenttransport te bepalen. Onder sedimenttransport wordt transport van zand en slib beschouwd. Met name voor het slibtransport spelen naast de fysische processen (zoals flocculatie, consolidatie erosie en depositie) ook de biologische processen een belangrijke rol (biobouwers, zie ook de beschrijving van de "Epibenthische fauna: rifvormende soorten" in hoofdstuk 3). Mosselbanken, oesterbanken en zeegrasvelden hebben effecten op anderen soorten of gemeenschappen, ook op afstanden groter dan 100 meter (Koppel et al., 2015). Daarbij speelt zelforganisatie ook een rol, zoals bij de vorming van mosselbanken wordt gesuggereerd (van de Koppel et al., 2005). Mosselbanken vertonen ruimtelijke patronen die mogelijk door ruimtelijke zelforganisatie zijn beïnvloed: op korte afstand door wederzijdse bescherming tegen golven en stromingen en op lange afstand door concurrentie om algen. Deze zelforganisatie beïnvloedt het functioneren van mosselbed-ecosystemen door de productiviteit en de veerkracht tegen verstoring te vergroten (van de Koppel et al., 2005).



Figuur 34 Interactie tussen processen die tot morfologische ontwikkeling leidt (Speelman et al., 2009).

In grote lijnen blijkt er voor een zeegatsysteem een dynamisch evenwicht te bestaan; het heeft een zeker zelforganiserend vermogen (Speelman et al., 2009). De morfologische toestand van het systeem vertoont namelijk een goede correlatie met de hydrodynamische condities. Dit is onder andere te zien in de goede fit voor de relatie tussen het geuloppervlakte van kombergingsgebieden in de Waddenzee als functie van het totale oppervlakte van ieder bekken (Figuur 35).



Figuur 35 Geuloppervlakte (A_c) als functie van totaal oppervlakte (A_b) van elk kombergingsgebied in de internationale Waddenzee (Baptist et al., 2019, 2021).

Onder natuurlijke omstandigheden veranderen de morfologische grootheden niet of slechts langzaam. Het aspect van grootschalig morfologisch evenwicht is niet los te zien van fenomenen op kleinere schalen, zoals geulnetwerken, banken en meanders in geulen. Een verstoring door bijvoorbeeld een menselijke ingreep kan een relatief snelle aanpassing op gang brengen, die ervoor zorgt dat weer aan de natuurlijke relaties tussen de morfologische grootheden en de hydrodynamische parameters wordt voldaan. De grens aan deze zelforganisatie ten aanzien van externe randvoorwaarden (de veerkracht) is echter niet bekend (Speelman et al., 2009).

De natuurlijke processen die de robuustheid en veerkracht van de in het Waddengebied bepalen zijn echter al grotendeels onder invloed van de mens (Baptist, 2021). De 'eilandstaarten' zijn het gevolg van door de mens aangelegde stuifdijken, de vastelandskwelders zijn te danken aan rijshouten dammen en het strand ligt er nog steeds dankzij zandsuppleties. Zo wordt actief ingrijpen verantwoord (Baptist, 2021).

Door Firet et al. (2018) worden de dijken (de harde grenzen van de Waddenzee met de omgeving) als een van de oorzaken van een verminderde veerkracht genoemd. Dat wordt als volgt omschreven: "De dynamiek en interactie van natuurlijke processen tussen zee, kust en eilanden is onvoldoende. Het Waddeneecosysteem, zeker het mariene ecosysteem van de Waddenzee, is sterk ingesnoerd door de afsluitdijken en (stuif)dijken die het achterland beschermen. Het Waddeneecosysteem anno 2018 ligt in een keurslijf. Cruciale gradiënten ontbreken, de overgangen land|water en zoet|zout zijn hard. Dit beperkt in belangrijke mate de mogelijkheid van het meebewegen met veranderingen."

5.3 Historische en huidige situatie Waddenzee

De Waddenzee zoals wij die kennen, is waarschijnlijk 6000-5000 jaar geleden ontstaan. Feitelijk is sedert een millennium sprake van werkelijke invloed op de evolutie van het waddengebied door waterstaatkundige werken zoals polders, kwelders, afsluitdijk en – het meest recent – zandsuppleties (Knottnerus, 2005; Speelman et al., 2009).

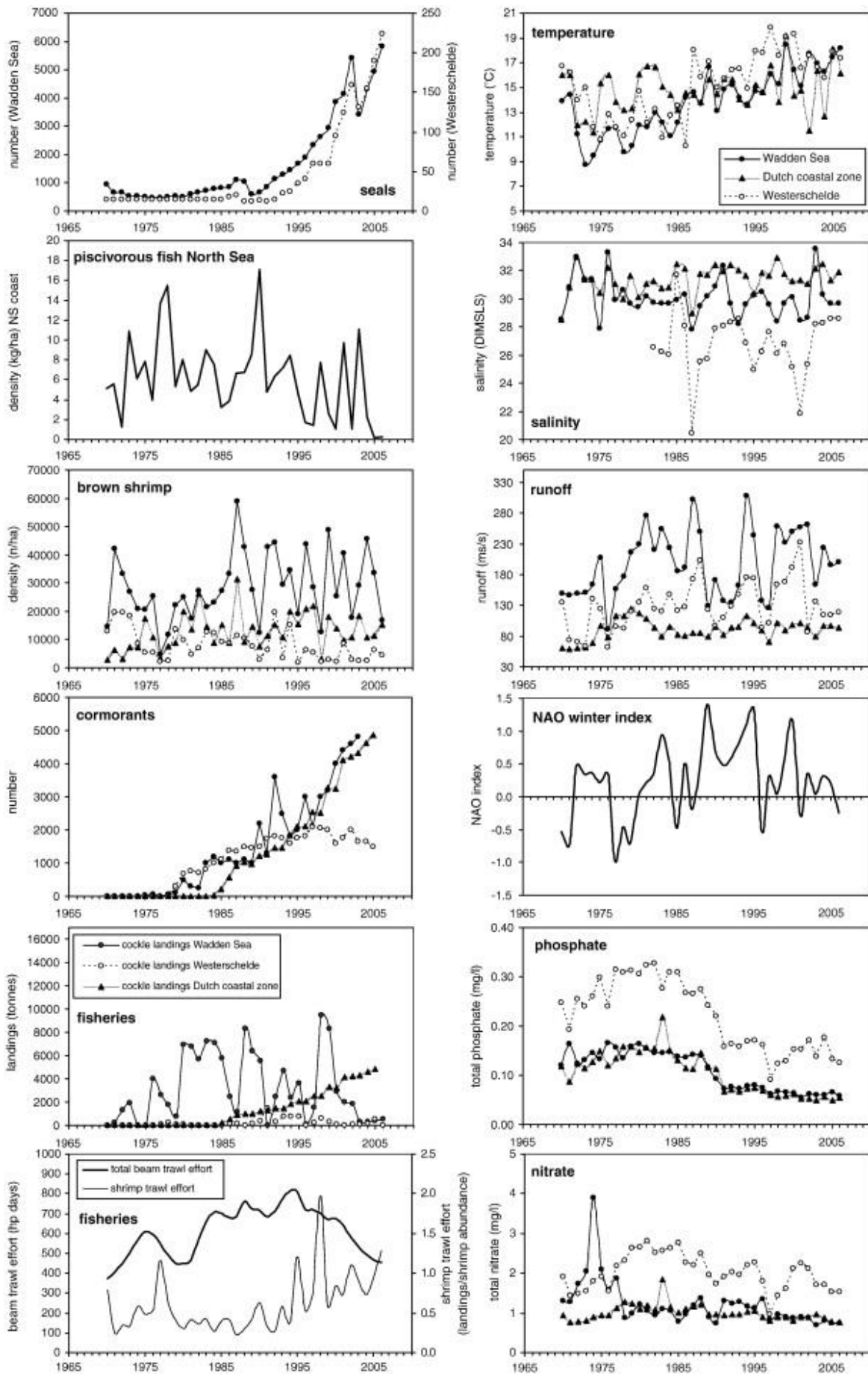
Het waddegebied is sterk beïnvloed door de afsluitingen van de Zuiderzee (bouw van de Afsluitdijk die in 1932 voltooid was) en de Lauwerszee (in 1969). Deze afsluitingen hebben het morfologische evenwicht in de betreffende bekkens verstoord. De hoeveelheid zeewater die bij de wisseling van eb en vloed vooral via de zeegaten bij Texel en Vlieland in en uit stroomt, was veel groter in de periode voor de afsluiting, toen de Zuiderzee in open verbinding stond met de Noordzee. Extra import van sediment is dan nodig om het evenwicht weer te herstellen (zandhonger). De grote, continue sedimentatie in de getijdenbekkens (meer dan 600 miljoen m³) lijken er inderdaad op te wijzen dat de Waddenzee sediment kan importeren (Elias et al., 2012). In de hele Westelijke Waddenzee is er in de periode 1927-2000 een totale sedimentatie van ongeveer 500 miljoen m³ opgetreden, i.e. gemiddeld bijna 7 miljoen m³ per jaar (Speelman et al., 2009). Het zand werd onttrokken aan de Noordzeekust, en aan platen en kwelders, die dus slonken. Op basis van waarnemingen van sedimenttransport van Marsdiep naar Vlie is geconstateerd dat er transporten optreden bij de wantijen en dat de wantijen niet op de vaste locaties blijven. Zo veroorzaakte de afsluiting van de Zuiderzee een verplaatsing van het wantij tussen Marsdiep en Vlie in de oostelijke richting, een proces wat nog lang door kan gaan (Speelman et al., 2009). In de Waddenzee gedraagt de bodem zich door verplaatsingen van het water en de geulen zeer dynamisch. Niveauveranderingen door geulmigratie in of vlak naast de geulen tot iets in de orde van een meter per jaar, komen regelmatig voor. De verschillende zeegaten kunnen dus niet als aparte systemen met vaste grenzen worden beschouwd (Speelman et al., 2009). De sedimentatiesnelheid in de Waddenzee laat geen duidelijke afname in de tijd zien, wat aangeeft dat de effecten van de afsluitingen nog lang niet zijn uitgedempt (Elias et al., 2012; Speelman et al., 2009). Volgens recente schattingen komt er ongeveer 12 miljoen ton/jaar binnen aan de westelijke kant, ongeveer 1,5 miljoen ton/jaar wordt toegevoegd door lokale rivieren, terwijl ongeveer 12 miljoen ton per jaar wordt afgezet of onttrokken door menselijke activiteiten (Colina Alonso et al., 2024). De toekomstige beschikbaarheid van sediment blijkt een belangrijke beperking te zijn om de zeespiegelstijging bij te kunnen houden. Er wordt een toenemende erosie van de eilanden en Noordzeekust verwacht. Om voldoende sedimentbeschikbaarheid in stand te houden zijn herhaaldelijke zandsuppleties van stranden en eb-delta's nodig. Zonder toekomstig menselijk ingrijpen is het onwaarschijnlijk dat er voldoende sediment beschikbaar is om de Waddenzee in dynamisch evenwicht te brengen en te houden ten opzichte van de relatieve zeespiegelstijging (Elias et al., 2012).

Veel opgelost materiaal (dood en levend organisch materiaal) verdwijnt van de Noordzee naar de Waddenzee waar er een hoge mate van sedimentatie plaatsvindt, waardoor er een grote input is van organisch materiaal naar het sediment. Zwevend stof (SPM) is een belangrijke bron van nutriënten. In de pre-industriële tijd was de Waddenzee minder troebel. Duidelijk is dat in de westelijke Waddenzee tussen de jaren 1930 en de jaren 1970 de troebelheid is toegenomen (Smits et al., 2024). Mogelijk functioneerde het systeem efficiënter, aangezien geschatte pre-industriële koolstofbudgetten² een maximale omzet tussen drie en vier suggereren terwijl meer recentere koolstofbudgetten (rond 2000) een omzet rond de twee aangeven (van Beusekom, 2005). Gebaseerd op een reconstructie van de pre-industriële trofische status van de Waddenzee vond van Beusekom (2005) 4 tot 8 keer lagere productie- en remineralisatiesnelheden en een vijfvoudig lagere omzetting van organische stof onder pre-industriële omstandigheden. Maar de betere lichtomstandigheden (minder troebel water) onder pre-industriële omstandigheden zou de primaire productie relatief hebben kunnen verhoogd.

Nutriënten komen de Waddenzee binnen via rivieren, kustzone van de Noordzee en atmosferische depositie. De hoogste concentraties aan fosfor (P) en stikstof (N) zijn waargenomen in het midden van de jaren 1980 (Jung et al., 2017). Door maatregelen is de input van nutriënten gedaald. Sinds 1981 hebben maatregelen gericht op fosforreductie in Nederland en Duitsland met succes geleid tot een afname in de aanvoer via het zoete water naar de zee. De daling in de aanvoer van fosfor, heeft in het kustwater van de Noordzee en vooral in de Waddenzee tot een daling van de concentratie fosfor geleid (Janssen, 1993), zie ook Figuur 36. De primaire productie in het Marsdiep en zelfs in (een groot deel van) de westelijke Waddenzee was en is waarschijnlijk fosfaat gelimiteerd (De Jonge, 1990; Leote et al., 2016). De Jonge (1990) geeft aan dat de P die is opgeslagen in de sedimenten van de westelijke Nederlandse Waddenzee vergeleken met de nutriëntenbelasting vanuit het IJsselmeer en uit de Noordzee een ondergeschikte rol speelt in de totale aanvoer naar microalgen en bacteriën (De Jonge, 1990). Er zijn indicaties dat deze netto import van nutriënten verschoven is naar een netto export in 1981 voor N en in 1992 voor P (Jung et al., 2017). Onder

² hoeveelheden koolstof die in het systeem in omloop zijn

de huidige omstandigheden (lage snelheid van sediment import en uitgeputte P opslag) wordt verwacht dat de nutriënten concentratie sterker beïnvloed wordt door wind aangedreven uitwisseling met de Noordzee en neerslag gerelateerde afvoer vanuit het IJsselmeer (Jung et al., 2017). Een vergelijking tussen de P aanvoer naar de Waddenzee door zoetwaterafvoer en sedimentafgifte door Leote et al. (2016) liet echter een veel grotere bijdrage van laatstgenoemde zien, vooral in april-november. Deze studie geeft dus aan dat in de lente tot herfst periode interne recycling in plaats van zoetwaterafvoer of de Noordzee duidelijk de belangrijkste voedingsbron voor de westelijke Waddenzee is. Van Beusekom & De Jonge (2002) onderzochten effecten van nutriënten en organische stof op termijn van 5 – 6 decennia terug en beschrijven onder meer dat tussen de jaren 1960 en de jaren 1980/1990 er een toegenomen stikstofflux is via het Kanaal en de Straat van Dover en een toegenomen atmosferische stikstofinput. Als gevolg van de toegenomen nutriëntenbelasting via deze fluxen is de primaire productie in het Waddengebied bijna verdrievoudigd. Een lange-termijn afname werd vastgesteld in winter nitraatconcentraties die gekoppeld lijkt te zijn aan lange-termijn vermindering van nitraatbelasting door rivieren (van Beusekom et al., 2008). Variabiliteit in concentraties hangt samen met weerpatronen en circulatie in de Waddenzee. Van Beusekom et al. (2012) beschouwden de eutrofiëring van kombergingsgebieden in de Waddenzee. Bredere getijdenbekkens (met een grote afstand tussen de barrièreilanden en het vasteland) hebben over het algemeen een lagere eutrofiëringsstatus dan smallere getijdenbekkens (met een korte afstand tussen de barrièreilanden en het vasteland).



Figuur 36 Tijdsree (1970-2005) van (a)biotische factoren in de Waddenzee, de kustzone en de Westerschelde (Tulp et al., 2008).

In de westelijke Waddenzee is de import van totaal organisch koolstof (opgelost en particulier) vanuit het IJsselmeer hoger dan de in situ primaire productie (Cadee, 1980). Het opgeloste deel wordt waarschijnlijk niet veel gebruikt in de Waddenzee maar het particuliere deel, wat voor ongeveer 50% uit levend fytoplankton bestaat, kan een geschikte bron van voedsel zijn voor de invertebraten van de Waddenzee (Cadee, 1980). Van Raaphorst & de Jonge (2004) reconstrueerden de totale stikstof (TN) en totale fosfor (TP) inputs in de westelijke Waddenzee vanuit het IJsselmeer tussen 1935-1998. De resultaten tonen een geleidelijke 12-voudige toename van de TN-lozing van het IJsselmeer naar de Waddenzee van 1935 tot 1988, waarna deze afnam tot niveaus die nog steeds 5 keer hoger liggen dan die in 1935. De lozing van TP nam meer abrupt toe in het begin van de jaren 1960 tot waarden in 1983 die 10 keer hoger waren dan die voor 1965, gevolgd door een scherpe daling tot waarden die nog steeds 2,5 keer hoger waren dan die voor 1965. Het inpolderen van het IJsselmeer zorgde ervoor dat er minder nutriënten werden vastgehouden in het IJsselmeer en dus meer naar de Waddenzee werden getransporteerd.

De jaarlijkse primaire productie in het Marsdiep was in de jaren 1960/1970 ongeveer 150 g C/m² en nam in de periode daarna sterk toe met een piekwaarde van meer dan 400 g C/m² in 1994 (Cadée & Hegeman, 2002; Cadee & Hegeman, 1991). Ten opzichte van de jaren 50 van de vorige eeuw was de primaire productie eind jaren tachtig zelfs vertienvoudigd (De Jonge, 1997). De sterke toename is alleen voor het Marsdiep gemeten, in het binnen-deel van de westelijke Waddenzee is de primaire productie binnen dezelfde orde van grootte gebleven (De Jonge, 1990). De organisch koolstofgehalten in de waterkolom voor 1990 waren echter gelijk aan die van 1978 tot 1984 en ook de turbiditeit veranderde niet over in de periode 1973 tot 1990 (Cadee & Hegeman, 1991), terwijl over de periode 1974-2000 een lichte toename in turbiditeit was waargenomen (Cadée & Hegeman, 2002). Na de piek in 1994 nam de primaire productie af tot ongeveer 250 g C/m² in 2000 (Cadée & Hegeman, 2002; Cadee & Hegeman, 1991). In de periode 2012-2014 was de jaarlijkse primaire productie in de westelijke Waddenzee tussen 131 en 239 g C/m² en lijkt de afname te zijn gestopt (Jacobs et al., 2020). Philippart et al. (2000) analyseerden primaire productie in het Marsdiep en stelden vast dat deze verdubbelde aan het eind van de jaren 70. Tijdens de zomer van 1977 verschoof het Marsdiep van een rijk, maar fosfor-gecontroleerd systeem naar een nog eutrofer maar stikstof-gecontroleerde omgeving. Het systeem verschoof opnieuw naar P-beheersing tussen 1987 en 1988. Volgens de meest recente beoordeling van de (internationale) Waddenzee zijn de nutriënteniveaus, N/P-verhoudingen, chlorofylniveaus en macroalgendekking nog steeds boven het achtergrondniveau zodat er nog steeds sprake is van eutrofiëring (van Beusekom et al., 2017).

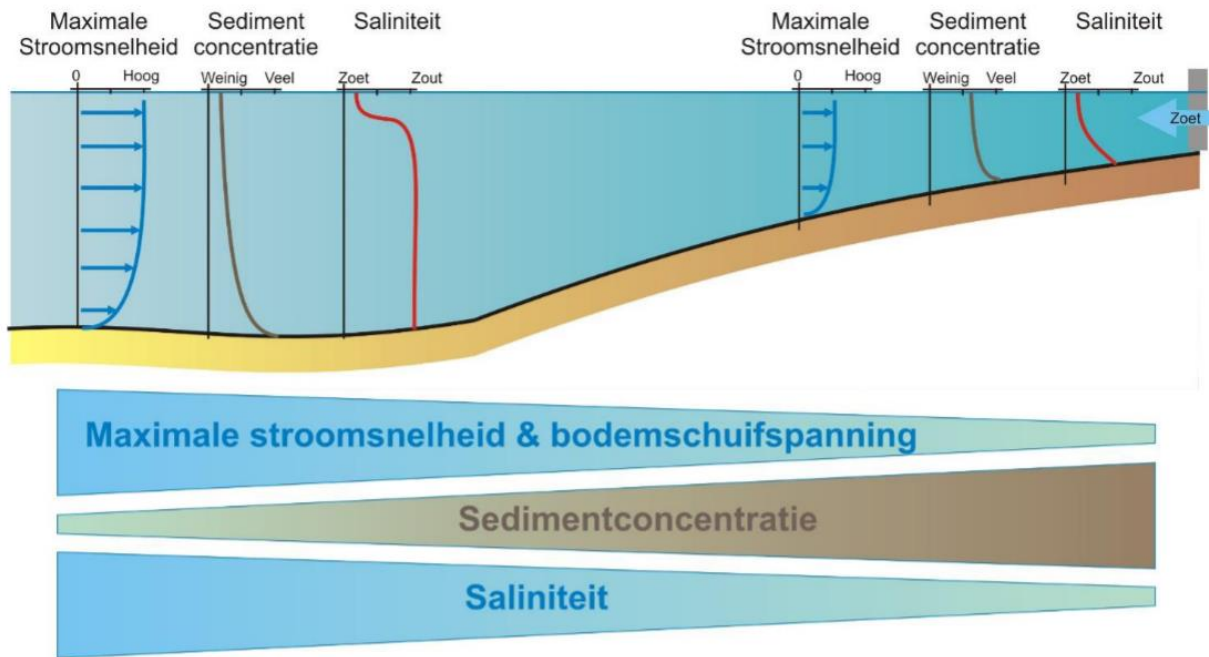
De Waddenzee is een voedselgelimiteerd ecosysteem, zowel in de eerste (macrobenthos) als in de tweede link (vogels) van de voedselketen (Beukema et al., 1997, 2002; Beukema & Cadée, 1986). Alleen in gebieden met extreme condities (zoals de hoge delen van het intergetijdengebied en gebieden onder invloed van sterke stroming en golfslag) is de fauna zo schaars dat competitie voor voedsel geen significante rol speelt. Milde eutrofiëring wordt door Beukema et al. (1997) niet gezien als een groot gevaar voor het functioneren van de Waddenzee (Beukema et al., 1997).

In een studie van Jansen et al. (2019) is de draagkracht (de maximale bestandsgrootte van schelpdieren (wild en kweek tezamen) welke geen negatieve effecten heeft op de productie en het aanbod van micro-algen) van de Waddenzee onderzocht. Jansen et al. (2019) geven aan dat het lastig is de ontwikkelingen in 'draagkracht' in één parameter te vangen. Reden daarvoor is dat de interacties tussen schelpdieren en de voedselbron (micro-algen) meerdere feedback mechanismen kennen (zoals via filtratie (graasdruk) en nutriënten regeneratie) en dat zowel de graasdruk als de groei van micro-algen door onafhankelijke factoren beïnvloed worden (bijv. door predatie op schelpdieren door vogels of door nutriëntenbeschikbaarheid). De studie geeft aan dat het niet waarschijnlijk is dat de schelpdieren in de Westelijke Waddenzee de micro-algen over-begrazen en daarmee de productiviteit van de (productie)ecosystemen, noch het actuele voedselaanbod, wezenlijk beïnvloeden. Dit is een indicatie. Dit is gebaseerd op de periode 2008-2012 waarin de schelpdierbestanden, en daarmee de graasdruk, sterk zijn toegenomen terwijl er geen afname in voedselconcentraties (rond 2000) zijn waargenomen en de (gemodelleerde) primaire productie geen duidelijke toe- of afname op lange termijn vertoont. Hierdoor lijkt het niet waarschijnlijk dat er overbegrazing optreedt en dat de draagkracht dus niet overschreden wordt (Jansen et al., 2019). De indices geven aan dat met name de interne voedselproductie, en niet de uitwisseling met water en voedsel vanuit de Noordzee, belangrijk is voor de voedselbeschikbaarheid in het gehele kombergingsgebied Waddenzee-Marsdiep (Jansen et al., 2019). Interessant is dat, hoewel de toevoer van nutriënten afneemt, de macrozoöbenthos-biomassa, gemeten in het voorjaar bij Balgzand en in het nabijgelegen sublitoraal van de

westelijke Nederlandse Waddenzee een positieve lange termijn trend laat zien (Drent et al., 2017). Drent et al. (2017) geven aan dat deze waarnemingen vraagtekens zetten bij de algemene relevantie van de eutrofiëringsstatus voor de biomassadynamiek en wijzen op het feit dat de totale biomassa aan macrozoöbenthos het resultaat is van complexe voedselwebinteracties en rekruteringsvariabiliteit. Modelberekeningen voor de Eems-Dollard laten zien dat het verdrinken van getijdegebieden als gevolg van zeespiegelstijging een grote invloed op de totale biomassa van bodemdieren heeft en hiermee op de draagkracht voor vogels (Baptist, 2017). Volgens de resultaten neemt de draagkracht voor wadvogels met zo'n 9 - 13% af in 2050 ten opzichte van 2014. De zeespiegelstijging heeft waarschijnlijk ook een negatieve invloed op de primaire productie van voedsel voor bodemdieren in het systeem, omdat het aandeel laagdynamische litorale ecotopen kleiner wordt terwijl dit belangrijke gebieden zijn voor de groei en productie van benthische algen (Baptist, 2017).

Mosselen spelen door hun consumptie van fytoplankton een belangrijke rol in het voedselweb van de Waddenzee (Jacobs et al., 2015, 2016). Uit veldwaarnemingen in combinatie met modelberekeningen van Cardoso et al. (2006) blijkt echter dat met betrekking tot voedselconsumptie *M. balthica* en *C. edule* de meest succesvolle soorten zijn, gevolgd door *M. arenaria*, en *M. edulis* en *C. gigas*. Zo is de activiteit van de strandgaper (*Mya arenaria*) per biomassa eenheid ongeveer 2.5 maal hoger geschat dan die van mosselen (Jansen et al., 2019). Tijdens het begin van de voorjaarsbloei in de primaire productie was er groei onder de soorten en was de voedselbeperking tussen soorten het laagst. Na de voorjaarsbloei werd tijdens de zomerperiode een ernstige voedselbeperking vastgesteld. Als gevolg hiervan trad gedurende het grootste deel van het jaar een negatieve lichaamsgroei op. Of de suboptimale voedselomstandigheden het gevolg waren van voedselbeperking of ook van een verminderde filtratie-efficiëntie als gevolg van de hoge sedimentbelasting in het water kon niet met zekerheid worden vastgesteld (Cardoso et al., 2006). Er zijn in de kombergingsgebieden in de Waddenzee algemene patronen te herkennen in de abiotische factoren van zeegat tot de landwaartse zijde van het bekken (Figuur 37). Dit wordt door Gotje et al., (2016) als volgt omschreven: "*Aan de zijde van het zeegat zijn de stroomsnelheden hoog, de sedimentconcentratie in de waterkolom is laag en het sediment is relatief grofkorrelig. De saliniteit van het water komt overeen met die van de Noordzee, met uitzondering van de bovenste laag, die een lagere saliniteit kan hebben. Aan de landzijde van het bekken zijn de stroomsnelheden laag, is de sedimentconcentratie hoog en is het sediment op de bodem fijn. Afhankelijk van de aan- dan wel afwezigheid van een spuilocatie en het daadwerkelijke spuien van zoetwater is sprake van een (veel) lagere saliniteit.*"

In de Waddenzee worden steile horizontale nutriëntengradiënten waargenomen (Ebenhöh et al., 2004). Hoe dichterbij de kust, hoe hoger de concentraties van nitraat, ammonium, fosfaat en silicaat, waarbij verschillen van 3 tot 5 maal hoger zijn waargenomen dan verder uit de kust. Deze toename is gerelateerd aan de waterdiepte. Met een afnemende diepte en daarmee lagere gemiddelde getijdenstroomsnelheden, nemen de verwijdering van fytoplankton door benthische suspensievoeders en sedimentatie van SPM toe (Ebenhöh et al., 2004).

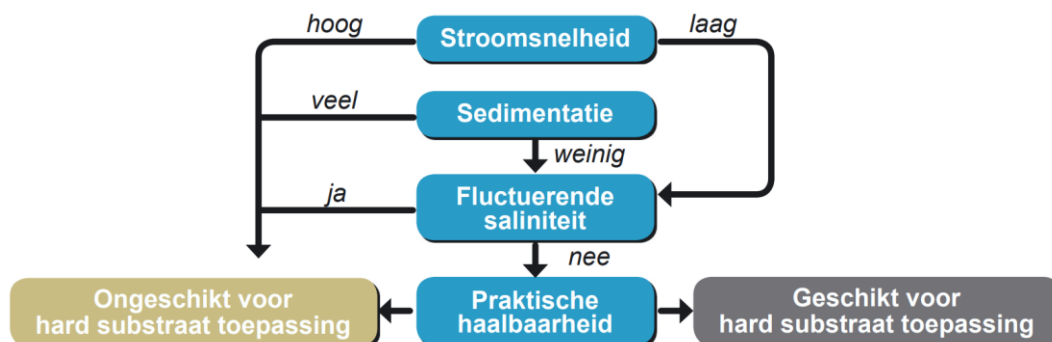


Figuur 37 Schematische dwarsdoorsnede van een kombergingsgebied in de Waddenzee met verschillende abiotische parameters (Gotje et al., 2016).

De topografie en bathymetrie van de Waddenzee wordt bepaald door een combinatie van abiotische én biotische processen (Speelman et al., 2009). De vestigingsmogelijkheden van bodemorganismen worden in belangrijke mate bepaald door de dynamische abiotische processen en daarmee samenhangende eigenschappen van bodemstructuur, helderheid van het water en aanbod van voedingsstoffen. Bodemvormen in de Waddenzee blijken een aanwijzing te zijn voor de stabiliteit van de zeebodem en het voorkomen van macrozoöbenthische soorten (Meijer et al., 2023). Omgekeerd beïnvloeden biobouwers de morfodynamische processen. Deze biobouwers zijn daardoor in aanzienlijke delen van het wad bepalend voor de topografie en bathymetrie ervan (Speelman et al., 2009). Om het krimpende eiland Griend, halverwege Harlingen en Terschelling in de Waddenzee, te behouden is in 2016 zand opgeworpen (Govers et al., 2017). Daarbij is een grootschalig veldexperiment uitgevoerd om bij Griend nieuwe mosselbanken en zeegrasvelden te stimuleren, vanwege de mogelijke rol van deze biobouwers bij het 'wandelen' van het eiland. De verwachting is dat de verschillende elementen (mosselbank, zeegrasveld, schoorwal, kwelder en wadplaat) met elkaar verknoot zijn en allemaal een eigen rol spelen bij het 'wandelen' van het eiland door een bijdrage aan de aangroei en het vertragen van afslag (Govers et al., 2017). De mosselbanken fungeren als golfbreker voor zeegras, dode schelpen en plantenresten voeden de schoorwal, de schoorwal biedt bescherming aan de achterliggende kwelder en de kwelder kan met ingevangen slibdeeltjes een stevige kleilaag vormen. Met het ontkoppelen van één of meerdere deelsystemen stopt de beweging en raken aangroeiprocessen uit balans. Wat voor Griend lijkt te ontbreken is voldoende aanvoer van schelpen en planten (Govers et al., 2017). De methodiek blijkt op de locaties niet bestand tegen de sterke dynamiek (Reijers et al., 2020). Wel zijn forse stappen gezet in het ontwikkelen en testen van methoden om nieuwe zeegrasvelden en mosselbanken te stimuleren. Het succesvolle zeegrasveld toont de connectiviteit met het eiland aan, waarbij het eiland voor luwte zorgt. De conclusie is dan ook dat het zeegras bij Griend niet het stormvloed-schoorwal-eiland faciliteert, maar juist andersom (Reijers et al., 2020).

Veel van de ecologische effecten van hard substraat zijn nog onbekend en vragen om wetenschappelijk onderzoek en praktijkexperimenten (PRW & Arcadis, 2018). PRW & Arcadis (2018) hebben onderzocht welke locaties in de Waddenzee geschikt zijn voor het uitvoeren van pilotstudies en (grootschalige) maatregelen rondom biogene en artificiële hardsubstraat toepassingen. Waar hardsubstraat ingrepen het best toepasbaar zijn, kan worden bepaald aan de hand van een beslisschema (Figuur 38). Dit schema geeft in grote lijnen de abiotische en praktische factoren weer waar rekening mee gehouden moet worden, zijnde stroomsnelheid, sedimentatie, fluctuerende saliniteit en de praktische haalbaarheid. Hoge stroomsnelheden worden in dit beslisschema als ongunstig gezien voor hard substraat toepassingen, doordat relatief weinig soorten zich hier kunnen vestigen (PRW & Arcadis, 2018). Sedimentatie zal aanwezig zijn op plekken met lage

stroomsnelheden, wat kan leiden tot bedekking van het harde substraat door sediment en uiteindelijk vervanging van het harde substraat door zacht substraat. Plekken met veel sedimentatie zijn daardoor niet geschikt voor toepassingen met hard substraat (PRW & Arcadis, 2018). Het zoutgehalte vertoont in het Waddengebied een sterke gradiënt, variërend van rond de 34 psu rond de zeegaten, tot 10 psu nabij de lozingspunten van zoetwater (PRW & Arcadis, 2018). Aangezien slechts een beperkt aantal soorten tegen sterke fluctuaties van saliniteit kunnen, is een hoger aantal soorten te verwachten op locaties waar saliniteit stabiel is. De laatste stap houdt rekening met de haalbaarheid van toepassing van hard substraat vanuit praktisch oogpunt, zoals ongeschikte ondergrond, praktisch gezien onbereikbare locaties voor het aanbrengen, of nevengebruik dat de toepassing in de weg staat (PRW & Arcadis, 2018).



Figuur 38 Beslisschema hardsubstraattoepassingen (PRW & Arcadis, 2018).

Estuariene gradiënten

In de Waddenzee en Eems-Dollard zijn relatief heterogene gemeenschappen te vinden die worden beïnvloed door geleidelijke veranderingen tussen door rivieren gedomineerde wateren naar mariene wateren (ecocline). De verschillen in abiotische kenmerken, voornamelijk het zoutgehalte van het water, creëert heterogene habitats en gemeenschappen (Barletta et al., 2017). Abrupte veranderingen in klimaatpatronen of in de rivierstroming veroorzaken veranderingen in de ecocline waardoor veranderingen in de visgemeenschap optreden (Barletta et al., 2017).

Het spuibeheer in de Afsluitdijk maakt vanwege de zoutfluctuaties een terugkeer van groot zeegras in grote delen van de westelijke Waddenzee onmogelijk (van der Heide et al., 2006). Maar uit nieuwe proeven van het Waddenmozaïek project (nog niet gepubliceerd) blijkt dat de variaties in zoutgehalte niet te groot zijn geworden voor de groei van zeegras (Tjisse van der Heide, pers. med). In de huidige situatie worden ecotopen in de omgeving van de Afsluitdijk regelmatig blootgesteld aan een saliniteit lager dan 15 PSU. Het is aannemelijk dat de benthische organismen in deze ecotopen daardoor worden beïnvloed (Jaksic et al., 2024).

Het herstel van estuariene gradiënten in het Waddengebied zal naar verwachting een ecologische meerwaarde betekenen ten opzichte van de huidige situatie dat zich uit in een toename van de habitatdiversiteit in de vorm van een uitbreiding van het brakwaterareaal (Janssen, 2000). Eind jaren negentig (in de Vierde Nota Waterhuishouding) werd het beleid al ingezet op het handhaven en herstellen van natuurlijke zoet-zoutgradiënten, overeenkomend met de vroegere estuaria van grote en kleine rivieren (Meesters et al., 2009).

De mogelijkheden tot herstel en daarmee ook de realisatie van de meerwaarde is overigens afhankelijk van de locatie. Een open verbinding tussen zoet en zout water met getijdeïnvloed kan in een situatie zoals bij de Westerwoldse Aa in belangrijke mate worden gerealiseerd. In veel beperktere mate is herstel mogelijk bij de situaties van zout-zoet-wisselingen bij uitwateringssituaties zoals bijvoorbeeld bij Roptazijl, waar in eerste instantie slechts het deelaspect van vismigratie kan worden aangepakt. Janssen (2000) heeft de mogelijkheden tot herstel in het Afsluitdijkgebied (de Waddenzee-zijde van de Afsluitdijk) onderzocht en geeft aan dat een herstel van één of meer aspecten van estuariene gradiënten mogelijk lijkt. Het volgende is daarvoor nodig (Janssen, 2000):

- Het merendeel van het IJsselmeerwater zou moeten worden gespuid via de sluisen bij Kornwerderzand.

-
- Bij Den Oever én bij Kornwerderzand zouden de spuikokers vooral 's nachts, wanneer vissen het meest actief zijn, zoveel mogelijk moeten worden geheven tot 50 cm hoogte (ten behoeve van de vismigratie).
 - Overdag zou het spuien van water vooral moeten plaatsvinden via zoveel mogelijk spuikokers. Hierbij verdient het aanbeveling om meer variatie in het peil van het IJsselmeer toe te staan.

Aspecten van de ecologische problemen in het Eems-Dollard estuarium zijn in een review beschreven door Baptist & Tamis (2015). Die concluderen dat de grootste problemen van het Eems-estuarium optreden in de getijdenrivier de Unterems. Maar ook in het Nederlandse deel (monding, middendeel en Dollard) zijn problemen geïdentificeerd met betrekking tot de waterkwaliteit, de primaire productie, habitats, benthos, vis, zoogdieren en het gehele functioneren van het ecosysteem. De problemen worden in veel gevallen niet goed (kwantitatief) onderbouwd. Er is vaak een menselijke invloed op de problemen. Er spelen echter ook vaak veel factoren een rol, inclusief natuurlijke factoren zoals klimaatverandering, waardoor de mate van menselijke invloed onduidelijk is (Baptist & Tamis, 2015). Zo wijzen de resultaten uit de studie van Baptist (2017) erop dat zeespiegelstijging een groot ecologisch probleem is voor de Eems-Dollard. Het verdrinken van getijdegebieden als gevolg van zeespiegelstijging heeft een grote invloed op de totale biomassa van bodemdieren en hiermee op de draagkracht voor vogels. Omdat het aandeel laagdynamische litorale ecotopen kleiner wordt en dit belangrijke gebieden zijn voor de groei en productie van benthische algen, heeft de verdrinking waarschijnlijk ook een negatieve invloed op de primaire productie van voedsel voor bodemdieren in het systeem.

Ook in een recente literatuurstudie (Tulp et al., 2024) wordt genoemd dat het Eems-estuarium onderhevig is aan zowel natuurlijke processen als menselijke ingrepen. Tulp et al. (2024) concluderen dat er door baggerwerkzaamheden en landaanwinning significante veranderingen in morfologie zijn opgetreden, wat heeft geleid tot grotendeels onnatuurlijke landwaterovergangen, toegenomen zwevend-stof(slib)concentraties in een groot deel van het estuarium en zuurstoftekorten in de Eemsrivier, met negatieve gevolgen voor habitatdiversiteit, voedselbeschikbaarheid en migratiepatronen van vissen. Daarbij wordt genoemd dat: troebel water belemmert foerageersucces; zuurstoftekorten leiden tot fysiologische stress bij vissen; en habitatveranderingen, temperatuurstijgingen en connectiviteitsproblemen beïnvloeden de vispopulaties in het estuarium. Begrip van de complexe interacties (veranderingen in hydrodynamiek kunnen migratie en paaisucces van vissen beïnvloeden, terwijl temperatuurstijgingen de voedselbeschikbaarheid, conditie en groei en daarmee de overleving beïnvloeden) is cruciaal voor het beheer van het Eems-estuarium en de daar levende vispopulaties (Tulp et al., 2024).

5.4 Robuuste en veerkrachtige (a)biotische condities

Een systeem waarin de belangrijkste biotische en abiotische processen zich op een natuurlijke wijze kunnen gedragen en ontwikkelen, kan als referentie gezien worden (Dankers et al., 1990). Daarbij wordt opgemerkt dat de referentie duidelijk kan afwijken van een historische situatie indien in het systeem of de omringende systemen belangrijke randvoorwaarden veranderd zijn. Zo adviseerde Dankers et al. (1990) destijds dat voor het doorzicht van het water een hogere referentiewaarde aangehouden moet worden dan de waarde die nu gemeten wordt en voor de primaire productie een referentie aangehouden moet worden die lager ligt dan de huidige toestand omdat de hoeveelheid nutriënten veel hoger is dan de natuurlijke concentratie (Dankers et al., 1990).

In de huidige situatie is de hoeveelheid door de vloed binnen gebracht sediment groter dan de hoeveelheid die door de eb weer naar zee terug getransporteerd wordt (Elias et al., 2012; Louters et al., 1994; Speelman et al., 2009), maar bij een sneller stijgende zeespiegel en een relatief dieper waddenbekken wordt het verschil tussen aan- en afvoer van sediment door vloed- en ebstromen groter dan onder de huidige omstandigheden (Louters et al., 1994). Naarmate de zeespiegel stijgt, neemt het zandvangvermogen toe tot het dynamisch evenwicht is hersteld. De ontwikkeling naar een nieuwe toestand van dynamisch evenwicht van het systeem is afhankelijk van de mate van zeespiegelstijging en sedimentaanbod. Indien het sedimentaanbod onvoldoende is zal het waddegebied geleidelijk aan bij de zeespiegelstijging gaan achterlopen, wat uiteindelijk leidt tot verdrinking van het waddegebied (Baptist, 2021; Baptist, 2017; Louters et al., 1994).

Ook biobouwers kunnen een rol spelen bij morfologische processen en zijn in aanzienlijke delen van het wad bepalend voor de topografie en bathymetrie ervan (Speelman et al., 2009). De verwachting is dat de mosselbanken en zeegrasvelden een bijdrage leveren aan de aangroei van een eiland en het vertragen van afslag (Govers et al., 2017).

Naast sedimenttransporten zijn andere abiotische factoren belangrijk voor een robuuste en veerkrachtige Waddenzee. Zo is een vermindering in troebelheid van belang voor herstel van zeegrasvelden en mogelijk ook voor het efficiënter functioneren van het Waddenzee ecosysteem (Smits et al., 2024; van Beusekom, 2005). Een andere abiotische factor is het zoutgehalte, met name de gradiënten daarvan, wat heterogene habitats en gemeenschappen creëert (Barletta et al., 2017). Herstel van estuariene gradiënten in het Waddengebied zal naar verwachting leiden tot een uitbreiding van het brakwaterareaal en daarmee een toename van de habitatdiversiteit en is ook van belang voor vismigratie (Janssen, 2000). Daarnaast zorgt het spuibeheer in de Afsluitdijk voor zoutfluctuaties wat invloed heeft op het herstel van zeegras in de westelijke Waddenzee (van der Heide et al., 2006).

5.5 Leemten in kennis abiotische en biotische condities

Tijdens de Ontwikkeltafel Sublitorale Waddenzee (PRW, 2017) zijn door Waddenzee-deskundigen diverse kennisleemten geïdentificeerd op het gebied van (a)biotische processen:

- De onderwaternatuur is qua abiotische processen nog erg onbekend, met name over:
 - de structuur en type habitats onder water (stenen, veenblokken, dode schelpenbanken);
 - het doorzicht (organisch / anorganisch), de bodemschuifspanning en substraat stabiliteit.
- Wat betreft de biotische processen zijn er kennisleemten over:
 - het fyto- en zoöplankton (productie, samenstelling);
 - kleinere vis en hun habitats (kinderkamerfunctie) en predatorvissen;
 - biotische structuren onder water en mobiele bodemdieren (Crustacea).
- Wat betreft ecologische processen is het nog vaak onduidelijk hoe koppelingen / interacties precies werken, met name:
 - voedselwebinteracties;
 - de kraamkamerfunctie van het sublitoraal;
 - koppelingen tussen abiotiek – biotiek (verspreiding van soorten en ecologische processen in relatie tot abiotiek);
 - rekrutering (populatie dynamica tweekleppigen).

6 Ruimtelijke kenmerken

6.1 Omschrijving bouwsteen

De vierde en laatste bouwsteen gaat om de grootte van leefgebieden om duurzame populaties en de onderlinge connectiviteit te kunnen borgen. Hoe groot moeten leefgebieden zijn en wat is de onderlinge afstand en bereikbaarheid van leefgebieden die soorten nodig hebben voor bijv. de levenscyclus of om als ecologisch netwerk te kunnen functioneren? Hierbij zijn verschillende schaalniveaus belangrijk: lokaal, regionaal: gehele delta en Wadden, nationaal en internationaal (onderdeel swim- en flyway). Deze benadering is vergelijkbaar met de LARCH benadering van hotspots, corridors en stapstenen en dispersieafstanden (Pouwels, 2000). Ook gaat het om grootte van leefgebieden en om voldoende ruimte te geven aan kenmerkende processen (robuustheid).

6.2 Relatie met robuustheid en veerkracht

Door Levin & Lubchenco (2008) worden deze ruimtelijke kenmerken "modulariteit" genoemd en beschouwd als een van de kenmerken die essentieel zijn voor een goed ecosysteem gericht beheer, in het bijzonder met betrekking tot robuustheid. Modulariteit verwijst naar de compartimentering van het systeem in ruimte, tijd of organisatiestructuur (Levin & Lubchenco, 2008) en geeft een weergave van de mate waarin de componenten van een systeem kunnen worden gescheiden en gecombineerd, wat vaak de flexibiliteit van het systeem vergroot. Er is voldoende verspreiding van soorten nodig zodat soorten onafhankelijk kunnen fluctueren, waardoor ze kunnen bufferen tegen ongunstige omgevingsomstandigheden. Omgekeerd, is er voldoende verbinding nodig voor de effectiviteit van stabiliserende feedbacks (Levin & Lubchenco, 2008).

Dieren stellen aan hun leefomgeving eisen voor voedsel, voortplanting, veiligheid en variatie, ook wel de vier V's genoemd (Olde Wolbers, et al., 2024). Hiervoor moeten de meeste dieren zich tijdens hun levenscyclus kunnen verplaatsen, waarbij vooral grote, mobiele diersoorten een relatief groot ruimtegebruik hebben. Een gebied is geschikt voor een soort wanneer er continu aan de vier V's wordt voldaan op een oppervlak dat voldoende groot is om een populatie te huisvesten met voldoende genetische variatie (Olde Wolbers, et al., 2024). Om een duurzame populatie van een soort te herbergen, ook als er weinig uitwisseling met andere populaties is, is een zogenoemd sleutelgebied nodig. De omvang van een sleutelgebied moet dusdanig groot zijn dat de populatie een grote kans heeft om in stand te blijven (Olde Wolbers, et al., 2024).

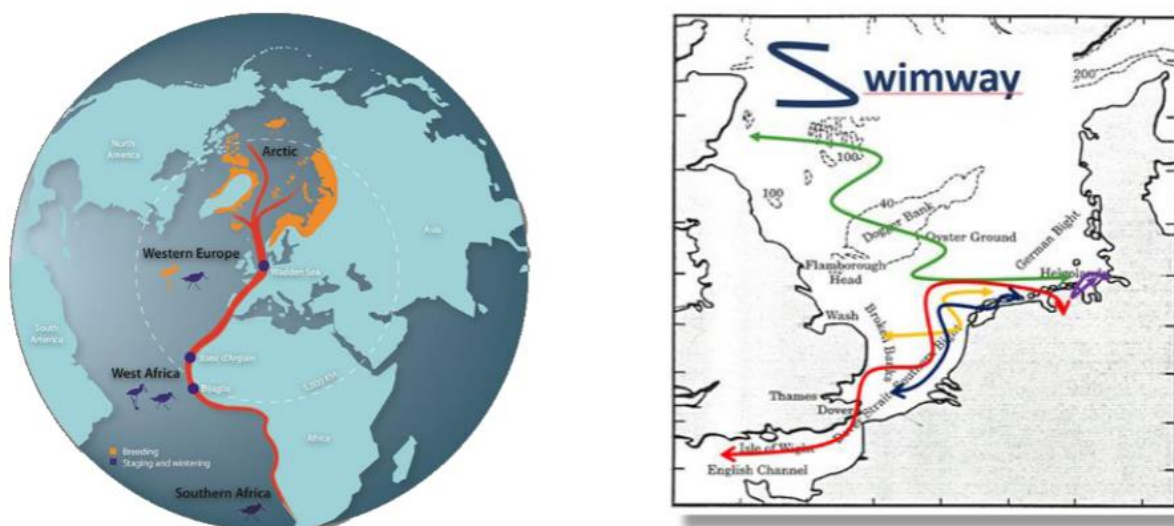
Het dichtheidsafhankelijk beperken van de totale omvang (abundantie) van een populatie kan op verschillende manieren plaatsvinden, afhankelijk van de soort en het leefgebied (Beverton, 1995). Aan het ene uiterste kan de 'dichtheid' bij primitieve organismen zoals protozoa eenvoudigweg het aantal cellen zijn, gedeeld door het volume of de oppervlakte van het substraat. Bij meer geavanceerde organismen, die verschillende habitats bezetten en verschillende hulpbronnen gebruiken tijdens verschillende fasen van hun levenscyclus, is dichtheidsafhankelijke beperking complexer en kan deze in een of meer stadia van de levensgeschiedenis werkzaam zijn, zoals bijvoorbeeld vaak het geval bij vissen (Beverton, 1995; Philippart et al., 1996). Dit wordt ook wel de concentratiehypothese genoemd (Beverton, 1995). Deze hypothese gaat ervan uit dat soorten die in een vroeg en kwetsbaar stadium van hun levenscyclus ruimtelijk geconcentreerd raken ten opzichte van hun volwassen verspreidingsgebied (bijvoorbeeld door gedrag dat verband houdt met de keuze van hun leefgebied), zoals schol, waarschijnlijk onderworpen zullen zijn aan sterkere dichtheidsafhankelijke krachten bij kleinere volwassen populaties dan degenen die dergelijke concentratieeigingen niet hebben (Beverton, 1995). Waarnemingen in het Marsdiep ondersteunen de concentratiehypothese voor soorten als tarbot, schol en tong (Philippart et al., 1996). De omvang van het habitat lijkt daardoor van extra belang voor deze soorten.

6.3 Historische en huidige situatie Waddenzee

De ruimte van leefgebieden is door menselijk handelen veranderd. De eerste dijken en kanalen in het Waddengebied werden ten behoeve van de landbouw rond het jaar 1000 gebouwd en aan het einde van de middeleeuwen waren de dijken onmisbaar geworden (Knottnerus, 2005).

De grootschalige en kleinschalige dammen en dijken hebben de afmetingen van de Waddenzee in principe vastgelegd, zodat de natuurlijke processen alleen binnen de vaste grenzen vrij kunnen regeren (Elias et al., 2012). Als gevolg van landaanwinning door kwelderwerken is de inherente landwaartse migratie van de Waddenzee geblokkeerd en is de Waddenzee kilometers smaller geworden (Speelman et al., 2009). Zonder de aanleg van waterstaatkundige werken zou de Waddenzee dus een stuk breder zijn, zou vooral het aandeel kleilig oppervlak aanzienlijk groter zijn, en zou de kustlijn veel langer zijn. De huidige lengte van de kustlijn is door menselijke ingrepen nog maar een kwart van wat deze in het jaar 1200 was (Speelman et al., 2009). Ondanks het vastleggen van de Waddenzee door menselijke ingrepen is het waddensysteem nog voortdurend in beweging, wat onder andere blijkt uit de verplaatsingen van eilanden, fluctuaties in de ligging van de koppen van eilanden en geulmigraties (Louters et al., 1994). Alhoewel op lokale schaal eilandkusten en koppen van eilanden, geulen en platen zeer dynamische veranderingen kunnen ondergaan blijkt het morfologisch karakter van de waddengebied 'an sich' gedurende afgelopen eeuwen nauwelijks veranderd.

De (Nederlandse) Waddenzee maakt deel uit van de trekroutes van vogels (als tankstation: flyway) en vissen (als kraamkamer: swimway), zie Figuur 39.



Figuur 39 East-Atlantic Flyway (links) en Waddensea-swimways (rechts), de Waddenzee internationaal verbonden (Firet et al., 2018).

Flyway

De Oost-Atlantische Trekroute (East-Atlantic Flyway (EAF)) loopt van het Arctische gebied, langs de kust tot aan Zuid-Afrika. Voor ruim 30 van de watervogelpopulaties die gebruik maken van de flyway is de internationale Waddenzee van aanzienlijk belang als tussenstop, overwinterings- of ruiplaats. Vogels uit het Noordpoolgebied (Figuur 39 in oranje) die tussen Siberië en Noordoost-Canada broeden, gebruiken locaties (blauwe stippen) langs de oostkust van de Atlantische Oceaan en verbinden deze tijdens migratie en overwintering. Op deze locaties vermengen ze zich met broedpopulaties uit zowel West-Europa als West-Afrika, die ook migreren en overwinteren op deze locaties (van Roomen et al., 2022). Er kunnen tot wel 6,1 miljoen vogels tegelijk in de Waddenzee aanwezig zijn, en jaarlijks passeren er gemiddeld wel 10 miljoen vogels (Firet et al., 2018).

Volgens Firet et al. (2018) is het Waddenecosysteem als schakel in de East-Atlantic flyway niet op orde: het broedsucces van relevante vogelsoorten is te laag, en er is onvoldoende ruimte om te rusten en om op te vetten. In 2015 leek de Waddenzee inderdaad een zwakke schakel te zijn in de Oost-Atlantische flyway,

maar tegenwoordig presteren vliegroustepopulaties waarvoor de Waddenzee belangrijk is gemiddeld even goed als vliegroustepopulaties die minder afhankelijk zijn van de Waddenzee (van Roomen et al., 2022). Uit de laatste resultaten van de broedvogelmonitoring in de Waddenzee blijkt dat veel vogels die in de Waddenzee broeden negatieve trends ervaren, sommige zelfs meer dan op vliegrouteniveau (van Roomen et al., 2022). Slecht broedsucces is geïdentificeerd als een belangrijke oorzaak voor de waargenomen achteruitgang bij de meeste broedvogelsoorten (Koffijberg et al., 2022). Voor trekvogels die buiten het broedseizoen in de Waddenzee verblijven, laat het merendeel van de soorten momenteel trends zien die gunstiger zijn in de Waddenzee dan op vliegrouteniveau wat een verbetering is ten opzichte van 10 jaar geleden. Slechts drie soorten doen het nog steeds minder goed in de Waddenzee dan in de trekroute als geheel: Aalscholver, Kluut en Tureluur (van Roomen et al., 2022).

Swimway

Veel mariene en estuariene vissoorten zijn op een bepaald moment in hun levenscyclus afhankelijk van de Waddenzee. De meerderheid van deze soorten brengt slechts een deel van hun leven door in de Waddenzee, als juveniel om zich te voeden en te groeien, of als volwassene om te paaien of voedsel te zoeken, of op weg tussen zee- en zoetwater habitats. Al deze functionele leefgebieden en de verbindingroutes daartussen zijn dus noodzakelijk voor vis om hun levenscyclus te voltooien. Voor sommige soorten bevindt paai-, opgroei- en foerageergebied zich binnen enkele tientallen tot honderden meters terwijl andere soorten (zoals de zalm, rivierprik en de paling) vele honderden tot duizenden kilometers zwemmen om hun levenscyclus te voltooien. De route die ze hierbij afleggen en de functionele leefgebieden die hiermee verbonden worden wordt een Swimway genoemd (PRW, 2021). Een trilaterale Expertgroep Swimway werkt aan het verbeteren van de situatie voor vissen in de Waddenzee. In 2019 werd een Trilateraal Waddenzee Swimway Vision Action Program gepubliceerd (Swimway, 2019). Dit actieprogramma omvat stappen om de doelstellingen voor vis te verwezenlijken.

De Eems-Dollard is een estuarium (zoet-zoutovergang type A1): een permanente geleidelijke verbinding tussen zoet en zout (Donk et al., 2022). Het is een belangrijke verbinding voor met name trekvis zoals fint. De vismigratierivier bij de Afsluitdijk kan zorgen voor een brakwater verbindingzone en zal de connectiviteit tussen zoet en zout voor migrerende vis verbeteren (Donk et al., 2022). Zoet-zout overgangen staan verder beschreven in hoofdstuk 5.3 onder het kopje estuariëne gradiënten.

6.4 Robuuste en veerkrachtige ruimtelijke kenmerken

Hoewel het bepalen van de omvang van geschikte leefgebieden complex is en sterk afhankelijk van de soortgroep, zijn in de Leidraad Zoute- en Overgangswateren (Olde Wolbers, et al., 2024) minimale oppervlaktes gegeven. Daarbij zijn een aantal regels aangehouden (Olde Wolbers, et al., 2024):

- **Grote schaal:**

In kust- en deltagebieden zijn grote aaneengesloten ecosystemen van meerdere vierkante kilometers optimaal, met:

 - voldoende ruimte voor natuurlijke dynamiek;
 - een aaneenschakeling van verschillende micro-habitats die zich spontaan op de juiste locatie kunnen ontwikkelen en;
 - voldoende habitatoppervlakte voor mobiele soorten die grote leefgebieden nodig hebben.
- **Kleinere schaal:**

Kleinere gebieden met voldoende oppervlak om van een functioneel habitat te spreken, waarbij de stelregel is "hoe groter hoe beter" en een minimale omvang van een leefgebied bedraagt 100 vierkante meter, met voldoende ruimte om:

 - meerdere individuen te herbergen
 - ecologische processen ruimte te geven, zoals populatiegroei of verplaatsing/distributie.

Meer specifiek worden in de Leidraad (Olde Wolbers, et al., 2024) de volgende oppervlaktes en eisen aan leefgebieden gegeven:

- Biobouwers
 - Voor echte riffen van biobouwers als schelpdieren of kokerwormen is minimaal 300 vierkante meter nodig voor er sprake is van een echt leefgebied. In natuurlijke deltasystemen kan de omvang vele malen groter zijn;
 - Voor macrofaunasoorten die zich op harde substraten in zoute kustwateren voortplanten, zoals zeeekat en dwerginktvis, is een omvang van ongeveer 2 vierkante meter meestal klein, maar wel een geschikt voortplantingshabitat;
 - Voor vestiging van bijvoorbeeld juveniele oesters en schelpkokerwormen zijn specifieke habitatelementen geschikt zoals schelpen, (bamboe)stokken, zeegras en wieren waar minimaal 300 vierkante meter voor nodig is.
- Vissen
 - De minimale omvang van leefgebieden voor vissen is sterk afhankelijk van de levensstadia en van de soorten;
 - Voor grotere of mobiele vissen is minimaal één hectare nodig, bereikbaar voor migrerende individuen;
 - Vissen met een beperkte migratie hebben minimaal 100 vierkante meter nodig;
 - Aanwezigheid van structuur zoals zeegrasvelden of schelpdierriffen;
 - Zorg dat de leefgebieden die vissen in hun verschillende levensstadia nodig hebben onderling zijn verbonden.
- Vogels
 - Voor een sleutelgebied, waar een vogelpopulatie zich duurzaam kan handhaven, is een oppervlak nodig in de orde van grootte van meerdere honderden hectares (100 tot 500 hectare (1-5 km²)).
 - Combineer zowel broed- als foerageergebied. Foerageergebieden van vogels moeten niet te ver van hun broedgebieden of rustgebieden liggen;
 - Realiseer een buffer tussen een broedgebied en predatoren of menselijke verstoring;
 - Voor een duurzame populatie zeearenden is in totaal wel 1000 hectare (10 km²) nodig.
- Zeezoogdieren
 - Voor zeehonden en bruinvissen zijn leefgebieden groot en aaneengesloten, minimaal één vierkante kilometer;
 - Het is belangrijk dat het visrijke wateren zijn, zonder menselijke verstoring en zonder vervuiling van oppervlaktewater, die in open verbinding staan met de Noordzee.

6.5 Leemten in kennis ruimtelijke kenmerken

Van Beek et al. (2021) geven aan dat de beschikbare kaarten van actuele en potentiële waarden voor de onderwaternatuur onvoldoende onderscheidend zijn. Er kan bijvoorbeeld geen antwoord gegeven worden op de vraag welke delen van de Waddenzee betere bescherming verdienen uit oogpunt van actuele of potentiële ecologische kwaliteiten. Of de vraag waar het zo dynamisch is dat antropogene bodemberoering geen wezenlijke impact heeft. Voor zonering van ontwikkeling en gebruik is er behoefte aan een meer gedetailleerde kaart van het onderwaterlandschap van de Nederlandse Waddenzee met verdere kartering van de dynamiek (via bijvoorbeeld golfenergie én voorkomen van sessiele soortgroepen) en de saliniteitgradiënten maar ook van het substraat en de connectiviteit (Van Beek et al., 2021).

7 Synopsis

De druk op het ecosysteem van de Waddenzee neemt toe door onder andere klimaatverandering. Natuurbescherming in een dergelijk veranderend systeem vereist een focus op behoud van de waarden en niet op de status (vaste toestand) van het systeem wat een van de belangrijke uitdagingen is voor het beheer van de Waddenzee (Kabat et al., 2012). Voor de PAGW en de rol van het streefbeeld van de Waddenzee daarbij betekent dit dat er vooral aandacht moet zijn op het handhaven of verbeteren van de belangrijkste waarden van de Waddenzee onder veranderende condities in plaats van een vastgestelde toestand (status) van de Waddenzee na te streven of te behouden. Een veerkrachtige Waddenzee (het vermogen van een systeem om verstoringen te absorberen en zich te reorganiseren terwijl het veranderingen ondergaat) is een voorbeeld van de waarde van het systeem.

Deze studie is erop gericht zo goed mogelijk te beschrijven hoe een veerkrachtige en robuuste Waddenzee eruit zou kunnen zien wat betreft ecologisch functioneren, processen, tijdschalen, soortgroepen en verbindingen op het niveau van de gehele Waddenzee. De beschrijving is gebaseerd op wetenschappelijke en grijze literatuur over de historische en huidige toestand van de onderwaternatuur van de Waddenzee.

Alvorens in te gaan op de onderwaternatuur is eerst een korte beschouwing gegeven over de begrippen veerkracht en robuustheid. Veerkracht is het vermogen van een ecosysteem om verstoring te ondergaan, te reorganiseren en te blijven functioneren, waarbij het ecosysteem in wezen dezelfde functie, structuur, identiteit en feedback behoudt (Gunderson, 2000; Levin & Lubchenco, 2008; Walker et al., 2004). Robuustheid is de mate van weerstand tegen veranderingen, zodat een gewenste toestand behouden blijft ondanks fluctuaties in het ecosysteem (Mumby et al., 2014). De termen worden ook wel als synoniemen gebruikt aangezien het bij zowel robuustheid als ecologische veerkracht gaat om de hoeveelheid verstoring die een systeem kan ondergaan zonder verandering in stabiliteitstoestand, waarbij de aanwezigheid van meerdere stabiele toestanden en overgangen daartussen wordt verondersteld (Gunderson, 2000; Levin & Lubchenco, 2008). Ter versimpeling gebruiken we voor deze literatuurstudie de termen robuustheid en veerkracht gezamenlijk als zijnde het vermogen van een ecosysteem om verstoring te ondergaan en te blijven functioneren zonder grootschalige, kenmerkende veranderingen (Levin & Lubchenco, 2008).

Belangrijke kenmerken voor een robuuste en veerkrachtige Waddenzee zijn de abiotiek (met name alle door getijden aangedreven processen), (bio)diversiteit, heterogeniteit, functionele redundantie (soorten die het verlies van anderen kunnen compenseren), connectiviteit en opbouw/organisatie van het voedselweb (Dittmann, 1999; Fath, 2015; Firet et al., 2018; Hunsicker et al., 2011; Levin & Lubchenco, 2008; van Beek et al., 2021; Westerlaan, 2010; Worm et al., 2006).

De basis voor een veerkrachtig ecosysteem is dat de Waddenzee zich op een natuurlijke wijze moet kunnen gedragen en ontwikkelen (Dankers et al., 1990; Dittmann, 1999; Westerlaan, 2010). Hieronder valt ook het stimuleren van natuurlijke processen zoals natuurherstel en verbetering van de abiotische/milieuomstandigheden. Indien echter wordt uitgegaan van een natuurlijke ontwikkeling zullen vanaf 2050 de stijging van de temperatuur en zeespiegel de Waddenzee transformeren tot een ecosysteem dat er oorspronkelijk niet was; de westelijke Waddenzee gaat verdrinken, er slaat meer zand af van de eilanden en het areaal wadplaten en kwelders zal afnemen (Baptist, 2021; Dankers et al., 1990; Louters et al., 1994). Naarmate de zeespiegel stijgt, neemt het zandvangvermogen van de Waddenzee toe tot het dynamisch evenwicht is hersteld. De ontwikkeling naar een nieuwe toestand van dynamisch evenwicht van het systeem is afhankelijk van de mate van zeespiegelstijging en sedimentaanbod. Om het verdrinken van de Waddenzee tegen te gaan is dus voldoende sedimentaanbod nodig (suppleties) maar ook biotoopmodificaties als het stimuleren van kweldergroei (Baptist, 2021). Biobouwers spelen ook een rol bij morfologische processen en zijn in aanzienlijke delen van het wad bepalend voor de topografie en bathymetrie ervan (Speelman et al., 2009). De verwachting is dat mosselbanken en zeegrasvelden een bijdrage leveren aan de aangroei van eilanden en het vertragen van afslag (Govers et al., 2017). Naast sedimenttransporten zijn andere abiotische factoren belangrijk voor een robuuste en veerkrachtige Waddenzee. Zo is een vermindering in troebelheid van belang voor herstel van zeegrasvelden en mogelijk

ook voor het efficiënter functioneren van het Waddenzee ecosysteem (Smits et al., 2024; van Beusekom, 2005).

Bekend is dat een grotere diversiteit robuustheid biedt in mariene ecosystemen (Levin & Lubchenco, 2008; Worm et al., 2006). Door met name exploitatie en dijk aanleg zijn in de Waddenzee in de afgelopen 2000 jaar echter 144 soorten (20% van de totale macrobiota) verdwenen (Lotze, 2005; Lotze et al., 2005; Wolff, 2000, 2005). Aan de andere kant zijn er ook nieuwe (invasieve) soorten gevestigd in de Waddenzee die nog steeds toenemen in aantal en niet als bedreiging worden gezien (Brinkman & Jansen, 2007; Olde Wolbers, et al., 2024). Heterogeniteit is een ander kenmerk van robuustheid (Levin & Lubchenco, 2008) en geeft de structurele of ecologische variatie aan die nodig is voor (bio)diversiteit, wat tot uiting komt in de verscheidenheid aan ecotopen/habitats in de Waddenzee. Het project Waddenmozaïek (Govers et al., 2018), waarbij het sublitoraal van de Waddenzee in kaart zal worden gebracht en potentiële beheersmaatregelen voor bescherming en herstel worden onderzocht, zal hier meer inzicht in kunnen geven. Herstel van estuariene gradiënten in het Waddengebied zal naar verwachting leiden tot een uitbreiding van het brakwaterareaal en daarmee een toename van de habitatdiversiteit en is ook van belang voor vismigratie (Barletta et al., 2017; Janssen, 2000). Daarnaast zorgt het spui-beheer in de Afsluitdijk voor zoutfluctuaties wat invloed heeft op het herstel van zeegras in de westelijke Waddenzee (van der Heide et al., 2006).

Naast de heterogeniteit en diversiteit is ook de organisatie van het ecosysteem van belang. Een ecosysteem is pas robuust als het de juiste mate van organisatie heeft waarbij zowel de efficiëntie en de redundantie voldoende zijn, dus genoeg soorten om tegenslag op te vangen maar niet zodanig veel dat het systeem inefficiënt wordt (Fath, 2015). De productiviteit speelt dus ook een rol in de veerkracht en robuustheid van de Waddenzee.

De draagkracht van de Waddenzee wordt bepaald door zowel de primaire productie van het fytoplankton als door die van het microfytobenthos (Kromkamp & Philippart, 2015; Riekenberg et al., 2022). De bijdragen van beide zijn afhankelijk van de waterdiepte, waarbij het microfytobenthos belangrijker is in ondieper water (Ebenhöh et al., 2004). Een deel van het microfytobenthos benut zeer efficiënt een extra voedingsbron via de microbiële lus (nutriënten uit herwerkt organisch materiaal), wat mogelijk een rol speelt bij de uitzonderlijke benthische productiviteit die wordt waargenomen binnen het ecosysteem van de Waddenzee (Riekenberg et al., 2022). Fytoplanktonbiomassa is tussen de periode 1970–1977 en de periode 1978–1987 meer dan verdubbeld en bleef daarna (1988–2003) min of meer constant. De primaire productiviteit daalde echter in de jaren negentig, alhoewel het niveau in 2003 nog wel hoger lag dan tijdens de periode 1970–1977 (Philippart et al., 2007). Meer recente data geven aan dat de daling inmiddels is gestagneerd (Jacobs et al., 2020).

Benthische ongewervelde fauna zijn de grootste herbivore schakel in het voedselweb van het systeem en zijn op hun beurt een belangrijke voedselbron voor vogels, vissen en andere ongewervelde soorten. De soortenrijkdom van benthische fauna in de Waddenzee blijkt hoger in het sublitoraal dan in het intergetijdengebied (Dekker & Drent, 2013). In tegenstelling tot droogvallende delen speelt in het sublitoraal de predatie door meeuwen en steltlopers nauwelijks nog een rol en wordt de benthosdichtheid vooral door predatie door krabben, zeesterren en andere sublitorale organismen bepaald (Ens et al., 2007). De omvang van populaties ongewervelde bodemdieren is in de periode 1990–2015 gemiddeld niet veranderd, terwijl voor de individuele soorten en soortgroepen er wel veranderingen waarneembaar zijn. Zo is het nonnetje bijvoorbeeld sterk afgenomen terwijl schelpdieren gemiddeld zijn toegenomen (CBS et al., 2024a; Kamermans & Asch, 2018; Troost et al., 2023). De veranderingen hebben echter niet tot grote verschuivingen in functionele groepen geleid (Drent et al., 2017).

Biobouwers (zeegras, mosselen, *Lanice*, *Sabellaria*) zijn kenmerkend voor een hoge biodiversiteit (Dekker & Drent, 2013; Ens et al., 2007; Saier, 2002; Troost et al., 2023) en daarmee dus ook robuustheid (Levin & Lubchenco, 2008; Worm et al., 2006). Zeegrasvelden en platte oesterbanken zijn verdwenen uit het sublitoraal van de Waddenzee. Het herstel daarvan is ruim 30 jaar geleden al voorgesteld als maatregel om een streefbeeld voor de Waddenzee te bereiken (Dankers et al., 1990). Effectief beheer om de veerkracht van zeegrasvelden te verbeteren zou maatregelen omvatten die gericht zijn op het verbeteren van de waterkwaliteit (saliniteit/spui-beheer, troebelheid, nutriënten), maar zou zich evenzeer moeten richten op bescherming door het gebruik van beschermde gebieden en visserijbeheer (Unsworth et al., 2015). Met betrekking tot verbetering van de waterkwaliteit is er vanwege de positieve feedback van zeegras op de

troebelheid geen rechtlijnige response van het ecosysteem te verwachten (zie ook hoofdstuk 1). Uitgaande van het optreden van regimeverschuivingen in de Waddenzee en de rol van positieve feedback daarbij, vereist het terugkeren naar de vorige staat van het ecosysteem dat de externe (abiotische) conditie (in dit geval troebelheid) afneemt tot lagere waarden dan de waarden waarbij de verschuiving heeft plaatsgevonden (Kéfi et al., 2016). Bij het herstellen van zeegras in de Waddenzee moet zorgvuldig rekening worden gehouden met 1) de herintroductie van positieve feedbackmechanismen door middel van herstelmaatregelen, 2) de keuze van de donorpopulatie en het tijdstip van transplantatie, en 3) de locatieselectie op basis van de lokale biotische en abiotische omstandigheden (Rehlmeyer et al., 2024). Bovendien zal de nutriëntbelasting met minimaal 40% gereduceerd moeten worden (Van Katwijk et al., 2024). De rifbouwende polychaete worm *Sabellaria* sp. komt nog steeds voor in de Waddenzee, al worden in het Nederlandse deel tegenwoordig slechts sporadisch levende individuen gevonden (Baptist et al., 2023). De beste locaties voor herstel van *Sabellaria* riffen in de Waddenzee zijn gebieden met een hoge habitatgeschiktheid (met name geulwanden) die voor visserij gesloten zijn (Baptist et al., 2023).

Predator-prooi relaties en interspecifieke concurrentie speelt ook een rol in de veerkracht en robuustheid van een ecosysteem. Zo veroorzaakt bijvoorbeeld het verminderen van het aantal top predatoren door overbevissing en jacht een keten van effecten op de structuur en het functioneren van mariene ecosystemen (Hunsicker et al., 2011). Na de sterke afname in het verleden zijn zeehonden in aantal weer enorm toegenomen waarbij de gewone zeehond een duidelijke rol als top predator inneemt (Aarts et al., 2019).

Kwantitatieve gegevens

Bij de beschrijving van een veerkrachtige en robuuste Waddenzee is door de opdrachtgever specifiek gevraagd om kwantitatieve gegevens, over bijvoorbeeld de historische omvang van schelpdierbanken, met als reden om dergelijke getallen (of liever nog ranges) als stip op de horizon te kunnen gebruiken. Daarbij is vooral gezocht naar oppervlaktes van habitats en leefgebieden voor soorten en niet naar populatieomvang. Het opnemen van aantallen van soorten is in eerdere literatuur ongeschikt bevonden als beschrijving van een robuuste en veerkrachtige Waddenzee omdat er dan geen rekening gehouden kan worden met de natuurlijke dynamiek en verschuivingen tussen soorten (Dankers et al., 1990). Datzelfde geldt voor omvang van habitats, die ook aan zowel biotische als abiotische dynamiek onderhevig zijn. Hieronder volgt een opsomming van kwantitatieve waarden die gevonden zijn, wat alleen als overzicht van beschikbare informatie dient:

- Voor riffen van biobouwers als schelpdieren of kokerwormen is minimaal 300 vierkante meter nodig voor er sprake is van een echt leefgebied (Olde Wolbers, et al., 2024).
- de historische omvang van de sublitorale groot zeegrasvelden in de westelijke Waddenzee zijn geschat op 6.000 – 15.000 ha (van Katwijk, 2000; Wanink & van der Graaf, 2008).
- de geschatte huidige potentie (habitatgeschiktheid) van de sublitorale groot zeegrasvelden ligt tussen 24 en 135 ha (Smits et al., 2024).
- Voor natuurlijke mosselbanken kan gestreefd worden naar 3200 ha, met een hoeveelheid mosselen fluctuerend tussen enkele miljoenen en 200 miljoen kg (Dankers et al., 1990). Daarbij is niet aangegeven of de referentie voor het sublitoraal en/of litoraal was bedoeld.
- Voor een hoeveelheid kwelders die vergelijkbaar is met het door kwelders bedekte percentage in de 17e en 18e eeuw, kan men een referentie aanhouden van 5-10% van het oppervlak van de Waddenzee (Dankers et al., 1990).
- Er worden in de Leidraad zoute- en overgangswateren (Olde Wolbers, et al., 2024) minimale oppervlaktes van leefgebieden genoemd. Leefgebieden zijn soortspecifiek en naast de omvang speelt ook de kwaliteit een belangrijke rol. De generieke getallen genoemd in de Leidraad zijn dus niet direct te gebruiken voor een robuuste en veerkrachtige Waddenzee. Dit gaat om:
 - Een minimale omvang van een leefgebied bedraagt 100 vierkante meter (Olde Wolbers, et al., 2024);
 - Voor grotere of mobiele vissen is minimaal één hectare nodig, bereikbaar voor migrerende individuen (Olde Wolbers, et al., 2024);
 - Vissen met een beperkte migratie hebben minimaal 100 vierkante meter nodig (Olde Wolbers, et al., 2024);
 - Voor een sleutelgebied, waar een vogelpopulatie zich duurzaam kan handhaven, is een oppervlak nodig in de orde van grootte van meerdere honderden hectares (Olde Wolbers, et al., 2024);

-
- Voor een duurzame populatie zeearenden is in totaal wel 1000 hectare nodig (Olde Wolbers, et al., 2024);
 - Voor zeehonden en bruinvissen zijn leefgebieden groot en aaneengesloten, minimaal één vierkante kilometer (Olde Wolbers, et al., 2024).

8 Dankwoord

Onze dank gaat naar Anouk Goedknecht, Tjisse van der Heide, Oscar Franken en Sander Holthuijsen voor hun reflectie op een conceptversie van deze literatuurstudie.

9 Kwaliteitsborging

Wageningen Marine Research beschikt over een ISO 9001:2015 gecertificeerd kwaliteitsmanagementsysteem. De organisatie is gecertificeerd sinds 27 februari 2001. De certificering is uitgevoerd door DNV.

Literatuur

- Aarts, G., Brasseur, S., Poos, J. J., Schop, J., Kirkwood, R., van Kooten, T., Mul, E., Reijnders, P., Rijnsdorp, A. D., & Tulp, I. (2019). Top-down pressure on a coastal ecosystem by harbor seals. *Ecosphere*, *10*(1). <https://doi.org/10.1002/ecs2.2538>
- Baptist, M. (2021). Natuurambities voor de Waddenzee. *Landschap*, *38*(1), 7–13.
- Baptist, M. J. (2017). *Ecologisch perspectief hydromorfologische verbetering Eems-Dollard 2050: Beoordeling van het streefbeeld voor de Eems-Dollard voor zes hydromorfologische maatregelrichtingen*. <https://doi.org/10.18174/426901>
- Baptist, M. J., Coolen, J. W. P., Bos, O. G., Verdaat, J. P., Meijboom, A., Bittner, O., Peck, N., & Weide, B. E. van der. (2024). *Restoration of the bio-engineer Sabellaria spp. In the Wadden Sea*. Wageningen Marine Research.
- Baptist, M. J., & Tamis, J. E. (2015). *Review van ecologische probleembeschrijvingen voor het Eems estuarium*.
- Baptist, M. J., van der Wal, J. T., de Groot, A. V., & Ysebaert, T. J. W. (2016). *Ecotopenkaart Waddenzee volgens de ZES.1 typologie (0373599285)*.
- Baptist, M. J., van der Wal, J. T., Folmer, E. O., Gräwe, U., & Elschot, K. (2019). An ecotope map of the trilateral Wadden Sea. *Journal of Sea Research*, *152*. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2019.05.003>
- Baptist, M. J., van der Wal, J. T., Folmer, E. O., Gräwe, U., & Elschot, K. (2022). Corrigendum to "An ecotope map of the trilateral Wadden Sea" [Journal of Sea Research 152 (2019) 101761](S1385110118303472)(10.1016/j.seares.2019.05.003). *Journal of Sea Research*, *182*. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2022.102176>
- Baptist, M. J., Verhoogt, A., Bos, O., & Coolen, J. W. P. (2023). *Herstel van Sabellaria-riffen in de Waddenzee (concept versie)*.
- Barletta, M., Lima, A. R. A., Costa, M. F., & Dantas, D. V. (2017). *Estuarine Ecozones and the Associated Fauna: Ecological Information as the Basis for Ecosystem Conservation* (pp. 479–512). https://doi.org/10.1007/978-3-319-56179-0_16
- Berghahn, R., & Ruth, M. (2005). The disappearance of oysters from the Wadden Sea: A cautionary tale for no-take zones. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, *15*(1), 91–104. <https://doi.org/10.1002/aqc.635>
- Beukema, J. J., Cad, G. C., & Dekker, R. (1997). How Two Large-Scale "Experiments" Illustrate the Importance of Enrichment and Fishery for the Functioning of the Wadden Sea Ecosystem. *Senckenbergiana Maritima*, *29*(1/6), 37–44.
- Beukema, J. J., & Cadée, G. C. (1986). Zoobenthos responses to eutrophication of the dutch wadden sea. *Ophelia*, *26*(1), 55–64. <https://doi.org/10.1080/00785326.1986.10421978>
- Beukema, J. J., Cadée, G. C., & Dekker, R. (2002). Zoobenthic biomass limited by phytoplankton abundance: Evidence from parallel changes in two long-term data series in the Wadden Sea. *Journal of Sea Research*, *48*, 111–125. www.elsevier.com/locate/seares
- Beukema, J. J., & Dekker, R. (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. <https://doi.org/10.3354/meps287149>
- Beverton, R. J. H. (1995). SPATIAL LIMITATION OF POPULATION SIZE; THE CONCENTRATION HYPOTHESIS. In *Netherlands Journal of Sea Research* (Vol. 34, Issue 3, pp. 1–6).
- Bootsma, M., Coops, H., & Drost, H. (2002). Referenties voor nat Nederland. *Landschap*, *1*. https://www.landschap.nl/wp-content/uploads/2002-1_63-69.pdf

-
- Borst, A. C. W., Verberk, W. C. E. P., Angelini, C., Schotanus, J., Wolters, J. W., Christianen, M. J. A., Zee, E. M. van der, Derksen-Hooijberg, M., & Heide, T. van der. (2018). *Foundation species enhance food web complexity through non-trophic facilitation*. 13(8). <https://edepot.wur.nl/459968>
- Bouma, H., De Jong, D. J., Twisk, F., & Wolfstein, K. (2005). *Zoute wateren EcotopenStelsel (ZES.1) / A Dutch Ecotope System for Coastal Water (ZES.1)*. <http://resolver.tudelft.nl/uuid:a31936f4-db7c-4df1-b456-52a6c7bde532>
- Brasseur, S. (2018). *Stranding and rehabilitation in numbers: Population development and stranding data on the Dutch coasts 1990-2016: Analysis of new data from a public database*. <https://doi.org/10.18174/440805>
- Brinkman, A. G. & Jansen. (2007). *Draagkracht en exoten in de Waddenzee*.
- Buhr, K.-J. (1979). Eine Massensiedlung von *Lanice conchilega* (Polychaeta: Terebellidae) im Weser-Ästuar. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.*, 17, 101–149.
- Cadee, C. C. (1980). A review of data on production and import of organic carbon in the western Wadden Sea. *Hydrobiological Bulletin*, 14(3), 225–226.
- Cadee, G. C., & Hegeman, J. (1991). PHYTOPLANKTON PRIMARY PRODUCTION, CHLOROPHYLL AND SPECIES COMPOSITION, ORGANIC CARBON AND TURBIDITY IN THE MARSDIEP IN 1990, COMPARED WITH FOREGOING YEARS. *HYDROBIOL. BULL*, 25(1), 29–35.
- Cadée, G. C., & Hegeman, J. (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, 97–100. www.elsevier.com/locate/seares
- Cardoso, J. F. M. F., Witte, J. I., & van der Veer, H. W. (2006). Intra- and interspecies comparison of energy flow in bivalve species in Dutch coastal waters by means of the Dynamic Energy Budget (DEB) theory. *Journal of Sea Research*, 56(2), 182–197. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2006.03.011>
- CBS, PBL, RIVM, & WUR. (2024a). Fauna in de Waddenzee, 1990-2015 (indicator 1597, versie 01, 30 oktober 2017) www.clo.nl. Centraal Bureau voor de Statistiek (CBS), Den Haag; PBL Planbureau voor de Leefomgeving, Den Haag; RIVM Rijksinstituut voor Volksgezondheid en Milieu, Bilthoven; en Wageningen University and Research, Wageningen. *CLO Indicatoren*. <https://www.clo.nl/indicatoren/nl159701-fauna-in-de-waddenzee-1990-2015>
- CBS, PBL, RIVM, & WUR. (2024b). Vogels in het Waddengebied, 1990-2020 (indicator 1560, versie 03, 5 november 2021). In *Www.clo.nl. Centraal Bureau voor de Statistiek (CBS), Den Haag; PBL Planbureau voor de Leefomgeving, Den Haag; RIVM Rijksinstituut voor Volksgezondheid en Milieu, Bilthoven; en Wageningen University and Research, Wageningen*.
- Christianen, M. J. A., Middelburg, J. J., Holthuijsen, S. J., Jouta, J., Compton, T. J., van der Heide, T., Piersma, T., Sinninghe Damsté, J. S., van der Veer, H. W., Schouten, S., & Olf, H. (2017). Benthic primary producers are key to sustain the Wadden Sea food web: Stable carbon isotope analysis at landscape scale. *Ecology*, 98(6), 1498–1512. <https://doi.org/10.1002/ecy.1837>
- Colina Alonso, A., van Maren, D. S., Oost, A. P., Esselink, P., Lepper, R., Kösters, F., Bartholdy, J., Bijleveld, A. I., & Wang, Z. B. (2024). A mud budget of the Wadden Sea and its implications for sediment management. *Communications Earth & Environment*, 5(1), 1–9. <https://doi.org/10.1038/s43247-024-01315-9>
- Colosimo, I., de Vet, P. L. M., van Maren, D. S., Reniers, A. J. H. M., Winterwerp, J. C., & van Prooijen, B. C. (2020). The Impact of Wind on Flow and Sediment Transport over Intertidal Flats. *Journal of Marine Science and Engineering*, 8(11), Article 11. <https://doi.org/10.3390/jmse8110910>
- Compton, T. J., Bodnar, W., Koolhaas, A., Dekinga, A., Holthuijsen, S., Horn, J. ten, McSweeney, N., Gils, J. A. van, & Piersma, T. (2016). Burrowing Behavior of a Deposit Feeding Bivalve Predicts Change in Intertidal Ecosystem State. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 4. <https://doi.org/10.3389/fevo.2016.00019>

-
- Compton, T. J., Holthuijsen, S., Koolhaas, A., Dekinga, A., Horn, J. ten, Smith, J., Galama, Y., Brugge, M., Wal, D. van der, Meer, J. van der, Veer, H. W. van der, & Piersma, T. (2013). Distinctly variable mudscapes: Distribution gradients of intertidal macrofauna across the Dutch Wadden Sea. *Journal of Sea Research*, *82*, 103–116. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2013.02.002>
- Couperus, B., Gastauer, S., Fässler, S. M. M., Tulp, I., van der Veer, H. W., & Poos, J. J. (2016). Abundance and tidal behaviour of pelagic fish in the gateway to the Wadden Sea. *Journal of Sea Research*, *109*, 42–51. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2016.01.007>
- Craeymeersch, J. A., van Stralen, M. R., & Smaal, A. C. (2023). Impact of mussel seed fishery on subtidal sediment and macrozoobenthos in the western Wadden Sea. *Journal of Sea Research*, *192*. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2023.102353>
- Craeymeersch, J., Drent, J., Jansen, J. M., Glorius, S., & Stralen, M. van. (2013). *Effecten van mosselzaadvisserij op sublitorale natuurwaarden in de westelijke Waddenzee: Samenvattend eindrapport*. www.imares.wur.nl.
- Dankers, N., Cremer, J., Dijkman, E., Brasseur, S., Dijkema, K., Fey, F., De, M., & Smit, J. C. (2006). *Ecologische Atlas Waddenzee*.
- Dankers N., Dijkema, K. S., Franeker, J. A. van, Leopold, M. F., Smit, C. J., & Wolff, W. J. (1993). Natuurlijke systemen in de maritieme invloedssfeer. In L. A. van, M. J. Wassen, & N. Dankers (Eds.), *Onderzoek nagenoeg-natuurlijke referentie-ecosystemen*. Rijksuniversiteit Utrecht.
- Dankers, N., Dijkema, K. S., Reijnders, P. J. H., & Smit, C. J. (1990). *De Waddenzee in de toekomst- waarom en hoe te bereiken?*
- Dankers, N. M. J. . A., Kühl, H., & Wolff, W. J. (1983). Invertebrates of the Wadden Sea. In *Ecology of the Wadden Sea* (Vol. 1, pp. 1–221). AA Balkema.
- Dankers, N., Smit, C., Dijkman, E., & Cremer, J. (2005). *ECOSYSTEEMBESCHRIJVING WADDENZEE*.
- De Jonge, V. N. (1990). *Response of the Dutch Wadden Sea ecosystem to phosphorus discharges from the River Rhine* (Hydrobiologia, Vol. 195, pp. 49–62).
- De Jonge, V. N. (1997). *High Remaining Productivity in the Dutch Western Wadden Sea Despite Decreasing Nutrient Inputs from Riverine Sources* (Marine Polhaion Bulletin, Vol. 34, Issue 6).
- De Jonge, V. N., Bakker, J. F., & Van Stralen, M. (1996). *Recent changes in the contributions of river Rhine and North Sea to the eutrophication of the western Dutch Wadden Sea* (NETHERLANDS JOURNAL OF AQUATIC ECOLOGY, Vol. 30, Issue 1, pp. 27–39).
- de Paoli, H., van de Koppel, J., van der Zee, E., Kangeri, A., van Belzen, J., Holthuijsen, S., van den Berg, A., Herman, P., Olf, H., & van der Heide, T. (2015). Processes limiting mussel bed restoration in the Wadden-Sea. *Journal of Sea Research*, *103*, 42–49. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2015.05.008>
- De Smet, B. (2015). *The importance of Lanice conchilega reefs in trophic linkages in intertidal areas* [Gent University]. https://www.researchgate.net/publication/292333902_The_importance_of_Lanice_conchilega_reefs_in_trophic_linkages_in_intertidal_areas
- De Wolf, P. (1983). BIO-INDICATORS AND THE QUALITY OF THE WADDEN SEA. *Environmental Monitoring and Assessment*, *3*, 355–367.
- Dekker, R., & Drent, J. (2013). *The macrozoobenthos in the subtidal of the western Dutch Wadden Sea in 2008 and a comparison with 1981-1982 Royal Netherlands Institute for Sea Research*.
- Den Hartog, C., & Polderman, P. J. G. (1975). Changes in the seagrass populations of the Dutch Waddenzee. *Aquatic Botany*, *1*, 141–147. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(75\)90019-4](https://doi.org/10.1016/0304-3770(75)90019-4)
- Dickson, J., Franken, O., Watson, M. S., Monnich, B., Holthuijsen, S., Eriksson, B. K., Govers, L. L., van der Heide, T., & Bouma, T. J. (2023). Who lives in a pear tree under the sea? A first look at tree reefs as a complex natural biodegradable structure to enhance biodiversity in marine systems. *Frontiers in Marine Science*, *10*. <https://doi.org/10.3389/fmars.2023.1213790>

-
- Didderen, K., van der Have, T. M., Bakker, E. G. R., & Japink, M. (2022). *Platte oester Waddenzee—Aanzet strategie en plan van aanpak voor herstel*. (Rapport 21-301). Bureau Waardenburg.
- Dijkema, K. S. (1991). *Towards a Habitat Map of The Netherlands, German and Danish Wadden Sea* (09518312/91; Ocean & Shoreline Management, Vol. 16, pp. 1–21).
- Dittmann, S. (1999). *The Wadden Sea Ecosystem* (S. Dittmann, Ed.). Springer Berlin Heidelberg.
<https://doi.org/10.1007/978-3-642-60097-5>
- Donk, S. van, Hamer, A., & Tangelder, M. (2022). *Zoet-zoutovergangen in Nederland onder de loep: Typering, functioneren, ecologische sleutelfactoren en aanbevelingen voor beheer*.
<https://doi.org/10.18174/567804>
- Dörjes, J. (1987). Die Biota des Sublitorals. In G. Gerdes & W. E. Krumbein (Eds.), *Mellum; Portrait einer Insel* (pp. 141–152). Kramer.
- Dörjes, J. (1992). Langzeitentwicklung makrobenthischer Tierarten im Jadebussen (Nordsee) während der Jahre 1974 bis 1987. *Senckenbergiana Maritima*, 22, 37–57.
- Drent, J., Bijkerk, R., Herlyn, M., Grotjahn, M., Voß, J., Carausu, M.-C., & Thieltges, D. W. (2017). *Wadden Sea Quality Status Report Macrozoobenthos*.
- Drent, J., & Dekker, R. (2013). *How different are subtidal Mytilus edulis L. communities of natural mussel beds and mussel culture plots in the western Dutch Wadden Sea?* NIOZ.
- Duin, W. E. van, Esselink, P., & Elschot, K. (2019). *Vastelandskwelders Waddenzee: Dynamiek en diversiteit door beheer en inrichting*. Artemisia-rapport 2018-01, Artemisia-kwelderonderzoek.
- Ebenhöh, W., Kohlmeier, C., Baretta, J. W., & Flöser, G. (2004). Shallowness may be a major factor generating nutrient gradients in the Wadden Sea. *Ecological Modelling*, 174(3), 241–252.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2003.07.011>
- ED2050. (2016). *Programma Eems-Dollard 2050 Meerjarig adaptief programma voor ecologische verbetering*.
- Elias, E. P. L., Spek, A. J. F. van der, Wang, Z. B., & Ronde, J. de. (2012). Morphodynamic development and sediment budget of the Dutch Wadden Sea over the last century. *Netherlands Journal of Geosciences - Geologie En Mijnbouw*, 91(3), 293–310.
<https://doi.org/10.1017/S0016774600000457>
- Ens, B. J., Craeymeersch, J. A., Fey, F. E., Heessen, H. J. L., Smaal, A. C., Brinkman, A. G., Dekker, R., van der Meer, J., & van Stralen, M. R. (2007). *Sublitorale natuurwaarden in de Waddenzee. Een overzicht van bestaande kennis en een beschrijving van een onderzoekopzet voor een studie naar het effect van mosselzaadvisserij en mosselkweek op sublitorale natuurwaarden*.
- Eriksson, B. K., van der Heide, T., van de Koppel, J., Piersma, T., van der Veer, H. W., & Olf, H. (2010). Major Changes in the Ecology of the Wadden Sea: Human Impacts, Ecosystem Engineering and Sediment Dynamics. *Ecosystems*, 13(5), 752–764. <https://doi.org/10.1007/s10021-010-9352-3>
- Essink, K., Dettmann, C., Farke, H., Laursen, K., Lüerßen, G., Marencic, H., & Wiersinga, W. (Eds.). (2005). *Wadden Sea Quality Status Report 2004*.
- Fath, B. D. (2015). Quantifying economic and ecological sustainability. *Ocean and Coastal Management*, 108, 13–19. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2014.06.020>
- Firet, M. J., Sas, H., Kangeri, A., van Heusden, W., Walker, P., Tentij, M., & Janssen, G. (2018). *Uitwerking discussiepaper. Samen werken aan een Veerkrachtig voedselweb. Behoud en ontwikkeling voedselweb, biobouwers, flyway en swimway Wadden*.
- Folmer, E. (2017). *Systematiek voor de bescherming van sublitorale natuur in de Waddenzee-perspectieven voor het convenant Viswad*.
- Franken, O., & al, et. (2023). Hard substraat Waddenzee houvast voor 17 soorten. *De Levende Natuur*, 124(3), 124–129.
- Galatius, A., Brasseur, S., Hamm, T., Jeß, A., Meise, K., Meyer, J., J., S., U., S., O., S., J., T., & Thøstesen, C. (2023). *Survey Results of Harbour Seals in the Wadden Sea in 2023. Common Wadden Sea*

-
- Secretariat, Wilhelmshaven, Germany. https://www.waddensea-worldheritage.org/sites/default/files/Harbour_Seal_Report_2023.pdf
- Giesen, W. B. J. T., van Katwijk, M. M., & den Hartog, C. (1990). Eelgrass condition and turbidity in the Dutch Wadden Sea. *Aquatic Botany*, 37(1), 71–85. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(90\)90065-S](https://doi.org/10.1016/0304-3770(90)90065-S)
- Giesen, W. B. J. T., Van Katwijk, M. M., & Den Hartog, C. (1990). Temperature, salinity, insolation and wasting disease of eelgrass (*Zostera marina* L.) in the Dutch Wadden Sea in the 1930's. *Netherlands Journal of Sea Research*, 25(3), 395–404. [https://doi.org/10.1016/0077-7579\(90\)90047-K](https://doi.org/10.1016/0077-7579(90)90047-K)
- Gittenberger, A., Rensing, M., Dekker, R., Niemantsverdriet, P., Schrieken, N., & Stegenga, H. (2015). *Native and non-native species of the Dutch Wadden Sea in 2014* (GiMaRIS report 2015_08). GiMaRIS report 2015_08.
- Gittenberger, A., Rensing, M., Stegenga, H., & Hoeksema, B. (2010). Native and non-native species of hard substrata in the Dutch Wadden Sea. *Nederlandse Faunistische Mededelingen*, 33, 21–76.
- Gittenberger, A., Rensing, M., Stegenga, H., & Hoeksema, B. W. (2009). *Inventarisatie van de aan hard substraat gerelateerde macroflora en macrofauna in de Nederlandse Waddenzee*.
- Gittenberger, A., Rensing, M., Veer, van der, H. W., Philippart, C. J. M., Hoorn, van der, B., D'Hont, A., Wesdorp, K. H., Schrieken, N., Klunder, L., Kleine-Schaars, L., Holthuijsen, S., & Stegenga, H. (2019). *Native and non-native species of the Dutch Wadden Sea in 2018* (GiMaRIS rapport 2019_09). GiMaRIS. https://www.nederlandsesoorten.nl/linnaeus_ng/app/views/literature2/reference.php?id=6466
- Gotje, W., Cleveringa, J., & De Jong, M. (2016). *Rijke onderwaterbestortingen Waddenzee*. <https://www.researchgate.net/publication/311457171>
- Govers, L., Heide, T. van der, Olf, H., & Smeele, Q. (2018). *Waddenmozaïek Naar een rijkgeschakeerde wadbodem*. Natuurmonumenten.
- Govers, L., van der Heide, T., Olf, H., Smeele, Q., & van der Eijk, A. (2017). Laat Griend weer wandelen. *De Levende Natuur*, 118(5), 181–187.
- Gräfnings, M. L. E., Govers, L. L., Heusinkveld, J. H. T., Silliman, B. R., Smeele, Q., Valdez, S. R., & van der Heide, T. (2023). Macrozoobenthos as an indicator of habitat suitability for intertidal seagrass. *Ecological Indicators*, 147, 109948. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2023.109948>
- Gräfnings, M. L. E., Grimm, I., Valdez, S. R., Findji, I., van der Heide, T., Heusinkveld, J. H. T., Meijer, K. J., Eriksson, B. K., Smeele, Q., & Govers, L. L. (2024). Restored intertidal eelgrass (*Z. marina*) supports benthic communities taxonomically and functionally similar to natural seagrasses in the Wadden Sea. *Frontiers in Marine Science*, 10. <https://doi.org/10.3389/fmars.2023.1294845>
- Gräfnings, M. L. E., Hijner, N., Heusinkveld, J. H. T., Zwarts, M., Maldonado, G., Wiersema, H., Cammenga, R., Smeele, Q., van der Heide, T., & Govers, L. L. (2024). Exploring the Potential of Seed-Based Dwarf Eelgrass () Restoration. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 34(9), e4235. <https://doi.org/10.1002/aqc.4235>
- Gunderson, L. H. (2000). ECOLOGICAL RESILIENCE-IN THEORY AND APPLICATION. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 31, 425–439. www.annualreviews.org
- Hagmeier, A., & Kändler, R. (1927). Neue Untersuchungen im nordfriesischen Wattenmeer und auf den fiskalischen Austernbänken. *Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen (Helgoland)*, Band XVI(6), 1–90.
- Holthuijsen, S. (2019). *Waddenmozaïek Cruise report bemonstering sublitoraal Nederlandse Waddenzee 2019*. NIOZ. <https://www.waddenmozaiek.nl/wp-content/uploads/2024/03/Cruisereport-Waddenmozaiek-2019.pdf>
- Hornman, M., Kavelaars, M., Koffijberg, K., Winden, E. van, Els, P. van, Jong, A. de, Kleefstra, R., Schoppers, J., Slaterus, R., Turnhout, C. van, & L, S. (2022). *Watervogels in Nederland in 2019/2020*. Sovon rapport 2022/06, RWS-rapport BM 22.03. www.sovon.nl

-
- Hunsicker, M. E., Ciannelli, L., Bailey, K. M., Buckel, J. A., White, J. W., Link, J. S., Essington, T. E., Gaichas, S., Anderson, T. W., Brodeur, R. D., Chan, K. S., Chen, K., Englund, G., Frank, K. T., Freitas, V., Hixon, M. A., Hurst, T., Johnson, D. W., Kitchell, J. F., ... Zador, S. (2011, December). Functional responses and scaling in predator-prey interactions of marine fishes: Contemporary issues and emerging concepts. In *Ecology Letters* (Vol. 14, Issue 12, pp. 1288–1299).
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01696.x>
- IJsseldijk, L. L., Camphuysen, K. C. J., Nauw, J. J., & Aarts, G. (2015). Going with the flow: Tidal influence on the occurrence of the harbour porpoise (*Phocoena phocoena*) in the Marsdiep area, The Netherlands. *Journal of Sea Research*, 103, 129–137. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2015.07.010>
- Jacobs, P., Kromkamp, J. C., Van Leeuwen, S. M., & Philippart, C. J. M. (2020). Planktonic primary production in the western Dutch Wadden Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 639, 53–71.
<https://doi.org/10.3354/meps13267>
- Jacobs, P., Riegman, R., & Van Der Meer, J. (2015). Impact of the blue mussel *Mytilus edulis* on the microbial food web in the Western Wadden Sea, The Netherlands. *Marine Ecology Progress Series*, 527, 119–131. <https://doi.org/10.3354/meps11227>
- Jacobs, P., Riegman, R., & van der Meer, J. (2016). Impact of introduced juvenile mussel cultures on the pelagic ecosystem of the western Wadden Sea, The Netherlands. *Aquaculture Environment Interactions*, 8, 553–566. <https://doi.org/10.3354/AEI00196>
- Jager, Z. (2013). *Biodiversiteit kunstmatig hard substraat in de Noordzee*. ZiltWater.
- Jak, R. G., Lubsch, A., & Beier, U. (2020). *Haalbaarheid van het aanlanden van zeesla uit de Waddenzee: Randvoorwaarden en richtlijnen voor het oprichten van een commerciële aanvoerstroam*.
<https://doi.org/10.18174/522760>
- Jak, R. G., & Walraven, L. van. (2022). *Sleutelaspect Zoöplankton. Analysedocument voor de basismonitoring Wadden (C030/22)*. Wageningen University and Research.
https://basismonitoringwadden.waddenzee.nl/publish/pages/491/c030-22_rapport_sleutelaspect_zooplankton-wadden_final_rj-mbu.pdf
- Jaksic, L., Rienstra, J., Meijers, C., & Blauw, A. (2024). *Invloed afvoerregimes IJsselmeer op saliniteit Waddenzee: Modelstudie en voorzichtige doorvertaling naar ecologische effecten*. Deltares.
<https://www.deltares.nl/expertise/publicaties/invloed-afvoerregimes-ijsselmeer-op-saliniteit-waddenzee-modelstudie-en-voorzichtige-doorvertaling-naar-ecologische-effecten>
- Jansen, H., Kamermans, P., Glorius, S., & van Asch, M. (2019). *Draagkracht van de Oosterschelde en westelijke Waddenzee voor schelpdieren: Evaluatie van veranderingen in de voedselcondities en schelpdierbestanden in relatie tot de mosselkweek in de periode 1990-2016*.
<https://doi.org/10.18174/504079>
- Janssen, G. M. (1993). De eutrofiering van de Noordzee en Waddenzee, een tussenbalans. Zien we al resultaten van het saneringsbeleid? *H2O*, 26(4), 86–91.
- Janssen, G. M. (2000). *Herstel van estuariene gradienten in het waddengebied. Een onderbouwing van de ecologische meerwaarde van dit herstel en een eerste aanzet tot uitwerking*.
- Jouta, J., de Goeij, P., Lok, T., Velilla, E., Camphuysen, C. J., Leopold, M., van der Veer, H. W., Olff, H., Overdijk, O., & Piersma, T. (2018). Unexpected dietary preferences of Eurasian Spoonbills in the Dutch Wadden Sea: Spoonbills mainly feed on small fish not shrimp. *Journal of Ornithology*, 159(3), 839–849. <https://doi.org/10.1007/s10336-018-1551-2>
- Jung, A. S., Brinkman, A. G., Folmer, E. O., Herman, P. M. J., van der Veer, H. W., & Philippart, C. J. M. (2017). Long-term trends in nutrient budgets of the western Dutch Wadden Sea (1976–2012). *Journal of Sea Research*, 127, 82–94. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2017.02.007>
- Kabat, P., Bazelmans, J., van Dijk, J., Herman, P. M. J., van Oijen, T., Pejrup, M., Reise, K., Speelman, H., & Wolff, W. J. (2012). The Wadden Sea Region: Towards a science for sustainable development. *Ocean and Coastal Management*, 68, 4–17. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2012.05.022>

-
- Kabat, P., Jacobs, C. M. J., Hutjes, R. W. A., Hazeleger, W., Engelmoer, M., Witte, J. P. M., Roggema, R., Lammerts, E. J., Bessembinder, J., Hoekstra, P., & Berg, M. van den. (2009). *Klimaatverandering en het Waddengebied. Position paper Klimaat en Water*. Longman.
- Kamermans, P., & Asch, M. van. (2018). *Monitoring draagkracht voor schelpdieren in relatie tot opschaling MZIs in de Waddenzee en Oosterschelde*. <https://doi.org/10.18174/452371>
- Kéfi, S., Holmgren, M., & Scheffer, M. (2016). When can positive interactions cause alternative stable states in ecosystems? *Functional Ecology*, *30*(1), 88–97. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12601>
- Kleefstra, R., Bregnballe, T., Frikke, J., Günther, K., Hälterlein, B., Hansen, M. B., Hornman, M., Meyer, J., & Scheiffarth, G. (2022). *Wadden Sea Quality Status Report Migratory birds Wadden Sea Quality Status Report-Migratory birds 2*.
- Kleinhans, M. G., Douma, H., Addink, E. A., Coumou, L., Deggeller, T., Jentink, R., Paree, E., & Cleveringa, J. (2021). Salt Marsh and Tidal Flat Area Distributions Along Three Estuaries. *Frontiers in Marine Science*, *8*. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.742448>
- Knottnerus, O. S. (2005). History of human settlement, cultural change and interference with the marine environment. *Helgoland Marine Research*, *59*(1), 2–8. <https://doi.org/10.1007/s10152-004-0201-7>
- Koffijberg, K., Bregnballe, T., Frikke, J., Hälterlein, B., Bentzon Hansen, M., Meyer, J., Reichert, G., Umland, J., & van der Meij, T. (2022). *Breeding birds*. In: *Wadden Sea Quality Status Report*. Eds.: Kloepper S. & Meise K.,. Common Wadden Sea Secretariat; Last updated 06.09.2022. www.qsr.waddensea-worldheritage.org/reports/breeding-birds
- Koppel, J. V. D., Heide, T. V. D., Altieri, A. H., Eriksson, B. K., Bouma, T. J., Olf, H., & Silliman, B. R. (2015). Long-distance interactions regulate the structure and resilience of coastal ecosystems. *Annual Review of Marine Science*, *7*, 139–158. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010814-015805>
- Kraan, M., Bogaardt, M.-J., Tulp, I., & Quirijns, F. (2012). *Memo: Naar een Rijke Visstand-Inventarisatie*. www.imares.wur.nl
- Kromkamp, J. C., & Philippart, C. J. M. (2015). *Primaire productie in het waddengebied: Meten en berekenen*.
- Leopold, M. F., & Baptist, M. J. (2016). *De buitengewone biologie van buitendeltas (rapport C076/16)*. IMARES. <https://edepot.wur.nl/388893>
- Leote, C., Mulder, L. L., Philippart, C. J. M., & Epping, E. H. G. (2016). Nutrients in the Western Wadden Sea: Freshwater Input Versus Internal Recycling. *Estuaries and Coasts*, *39*(1), 40–53. <https://doi.org/10.1007/s12237-015-9979-6>
- Levin, S. A., & Lubchenco, J. (2008). Resilience, Robustness, and Marine Ecosystem-based Management. *BioScience*, *58*(1), 27–32. <https://doi.org/10.1641/B580107>
- Lotze, H. K. (2005). Radical changes in the Wadden Sea fauna and flora over the last 2,000 years. *Helgoland Marine Research*, *59*(1), 71–83. <https://doi.org/10.1007/s10152-004-0208-0>
- Lotze, H. K., Reise, K., Worm, B., van Beusekom, J., Busch, M., Ehlers, A., Heinrich, D., Hoffmann, R. C., Holm, P., Jensen, C., Knottnerus, O. S., Langhanki, N., Prummel, W., Vollmer, M., & Wolff, W. J. (2005). Human transformations of the Wadden Sea ecosystem through time: A synthesis. *Helgoland Marine Research*, *59*(1), 84–95. <https://doi.org/10.1007/s10152-004-0209-z>
- Louters, T., Gerritsen, F., & Essink, K. (Karel). (1994). *Het mysterie van de wadden: Hoe een getijdesysteem inspeelt op de zeespiegelstijging*. Ministerie van Verkeer en Waterstaat, Directoraat-Generaal Rijkswaterstaat, Rijksinstituut voor Kust en Zee/RIKZ.
- Maathuis, M. A. M., Couperus, B., Molen, J. van der, Poos, J. J., Tulp, I., & Sakinan, S. (2023). Resolving the variability in habitat use by juvenile small pelagic fish in a major tidal system by continuous echosounder measurements. *Marine Ecology Progress Series, SPF2*. <https://doi.org/10.3354/meps14368>

-
- Manche, P., Poot, M., Kleefstra, R., Koffijberg, K., Maathuis, M., Schekkerman, H., & Van Roomen, M. (2023). *Aantallen en verspreiding van visetende broedvogels in het Nederlandse Waddengebied in mei-juni 2022*. www.sovon.nl
- Marijt, M. A. T., Wolma, A., Bruil, L., Hijner, N., Heusinkveld, J., Stegen, T. V. D., Hill, Y., Govers, L. L., & Kamp, M. V. D. (2024). *Rapportage kennisontwikkeling Groot en Klein zeegras 2023-2024*. Witteveen+Bos Raadgevende ingenieurs B.V. www.witteveenbos.com
- Meesters, H. W. G., Brinkman, A. G., Van Duin, W. E., Lindeboom, H. J., & Van Breukelen, S. (2009). *Graadmeterstelsel Biodiversiteit zoute wateren I. Beleidskaders en indicatoren*.
- Meijer, K. J., Franken, O., Heide, T. van der, Holthuijsen, S. J., Visser, W., Govers, L. L., & Olf, H. (2023). Characterizing bedforms in shallow seas as an integrative predictor of seafloor stability and the occurrence of macrozoobenthic species. *Remote Sensing in Ecology and Conservation*, 9(3), 323–339. <https://doi.org/10.1002/rse2.312>
- Mengist, W., Soromessa, T., & Legese, G. (2020). Method for conducting systematic literature review and meta-analysis for environmental science research. *MethodsX*, 7, 100777. <https://doi.org/10.1016/j.mex.2019.100777>
- Ministerie van LNV. (2004). *Ruimte voor een zilte oogst. Naar een omslag in de Nederlandse schelpdiercultuur. Beleidsbesluit Schelpdiervisserij 2005 – 2020*.
- Möbius, K. (1873). Untersuchung der Austernbänke. *Schriften Des Naturwissenschaftlichen Vereins Für Schleswig-Holstein*, 1, 11–12.
- Mouritsen, K. N., Tompkins, D. M., & Poulin, R. (2005). Climate warming may cause a parasite-induced collapse in coastal amphipod populations. *Oecologia*, 146(3), 476–483. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0223-0>
- Mumby, P. J., Chollett, I., Bozec, Y.-M., & Wolff, N. H. (2014). Ecological resilience, robustness and vulnerability: How do these concepts benefit ecosystem management? *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 7, 22–27. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2013.11.021>
- Nauta, J., Meijer, K. J., de Groot, L. W., Reijers, V. C., Bouma, T. J., van der Wal, D., Olf, H., Holthuijsen, S. J., Bijleveld, A. I., van der Veer, H. W., Franken, O., & Govers, L. L. (2024). Mutual facilitation between foundation species *Mytilus edulis* and *Lanice conchilega* promotes habitat heterogeneity on tidal flats. *Frontiers in Marine Science*, 11. <https://doi.org/10.3389/fmars.2024.1354009>
- Olde Wolbers, R., Didderen, K., Dorenbosch, M., Jenniskens, G., Have, T. M. V. der, Hoekema, L. R. E., Cuperus, J., Holthuijsen, S. J., Helsloot, F. C., Reitsma, J. M., Haterd, R. J. W., Geest, G. J. V., Coops, H., Spronsen, B. P. N. van, & Liefveld, W. M. (2024). *KRW Leidraad Zoute en brakke wateren*. Waardenburg Ecology & RHDHV, in opdracht van Rijkswaterstaat. <https://open.rijkswaterstaat.nl/@279273/leidraad-waterkwaliteit-natuur/>
- Paree, A., Kers, A. S., Jentink, R., Hendriks, J.-R., & Baptist, M. J. (2021). *Toelichting op de zoute ecotopenkaart Waddenzee 2017*. Rijkswaterstaat Centrale Informatievoorziening. https://www.google.com/url?sa=t&rct=j&q=&esrc=s&source=web&cd=&cad=rja&uact=8&ved=2ahUKewjGmd_nqc6EAxXA_bsIHYfdAGMQFnoECBAQAQ&url=https%3A%2F%2Fopen.rijkswaterstaat.nl%2Fpublish%2Fpages%2F84903%2Ftoelichting_op_de_zoute_ecotopenkaart_waddenzee_2017_biological_monitoring_zoute_rijkswateren.pdf&usq=AOvVaw2yasQclUTore2JKdVVPsjk&opi=89978449
- Peletier, H., & Janssen, G. M. (2004). *De levende natuur als ecosysteemvormer in kustgebieden*. Rapport RIKZ/2004.005.
- Perkol-Finkel, S., & Airoldi, L. (2010). Loss and Recovery Potential of Marine Habitats: An Experimental Study of Factors Maintaining Resilience in Subtidal Algal Forests at the Adriatic Sea. *PLOS ONE*, 5(5), e10791. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0010791>
- Philippart, C. J. M., Baptist, M. J., Bastmeijer, C. J., Bregnballe, T., Buschbaum, C., Hoekstra, P., Laursen, K., Leeuwen, S. M. V., Oost, A. P., Wegner, M., & Zijlstra, R. (2024). *Wadden Sea Quality Status Report Climate change Wadden Sea Quality Status Report-Climate change 2*.

-
- Philippart, C. J. M., Beukema, J. J., Cadée, G. C., Dekker, R., Goedhart, P. W., Van Iperen, J. M., Leopold, M. F., & Herman, P. M. J. (2007). Impacts of nutrient reduction on coastal communities. *Ecosystems*, *10*(1), 95–118. <https://doi.org/10.1007/s10021-006-9006-7>
- Philippart, C. J. M., & Cadée, G. C. (2000). Was total primary production in the western Wadden Sea stimulated by nitrogen loading? *Helgol Mar Res*, *54*, 55–62.
- Philippart, C. J. M., Cadée, G. C., van Raaphorst, W., & Riegman, R. (2000). Long-term phytoplankton-nutrient interactions in a shallow coastal sea: Algal community structure, nutrient budgets, and denitrification potential. *Limnology and Oceanography*, *45*(1), 131–144. <https://doi.org/10.4319/lo.2000.45.1.0131>
- Philippart, C. J. M., Lindeboom, H. J., van der Meer, J., van der Veer, H. W., & Witte, J. I. (1996). Long-term fluctuations in fish recruit abundance in the western Wadden Sea in relation to variation in the marine environment. *ICES Journal of Marine Science*, *53*, 1120–1129. <https://academic.oup.com/icesjms/article/53/6/1120/592483>
- Philippart, C. J. M., Van Aken, H. M., Beukema, J. J., Bos, O. G., Cadée, G. C., & Dekker, R. (2003). Climate-related changes in recruitment of the bivalve *Macoma balthica*. *Limnology and Oceanography*, *48*(6), 2171–2185. <https://doi.org/10.4319/lo.2003.48.6.2171>
- Phung, A. T., Tulp, I., Baeyens, W., Elskens, M., Leermakers, M., & Gao, Y. (2015). Migration of diadromous and landlocked smelt populations studied by otolith geochemistry. *Fisheries Research*, *167*, 123–131. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2015.02.004>
- Piersma, T. ;, Kraan, C. ;, & Dekinga, A. (2009). *Hoe het nonnetje verdween uit de Waddenzee*. <http://www.rug.nl/research/portal>.
- Poiesz, S. S. H., Witte, J. I. J., van der Meer, M. T. J., van der Veer, H. W., & Soetaert, K. E. R. (2021). Trophic structure and resource utilization of the coastal fish community in the western Wadden Sea: Evidence from stable isotope data analysis. *Marine Ecology Progress Series*, *677*, 115–128. <https://doi.org/10.3354/meps13855>
- Poiesz, S. S. H., Witte, J. I. J., & van der Veer, H. W. (2020). Only a few key prey species fuel a temperate coastal fish food web. *Marine Ecology Progress Series*, *653*, 153–166. <https://doi.org/10.3354/meps13472>
- Pouwels, R. (2000). *LARCH: Een toolbox voor ruimtelijke analyses van een landschap*. Wageningen Environmental Research. <https://research.wur.nl/en/publications/larch-een-toolbox-voor-ruimtelijke-analyses-van-een-landschap>
- PRW. (2015). *Species Fact Sheets for the Wadden Sea Fish Strategy* (Scientia Marina, Vol. 73, Issue SUPPL. 1). <https://doi.org/10.3989/scimar.2009.73s1141>
- PRW. (2018). *Rol van top-predatoren in het Waddengebied*. https://rijkwaddenzee.nl/wp-content/uploads/2018/07/Rol_Toppredatoren_17072018.pdf
- PRW. (2021). *SWIMWAYS WADDEN RAPPORT 2021 SAMEN WERKEN AAN EEN WADDENGEBIED VOL MET VIS*. Programma naar een Rijke Waddenzee.
- PRW. (2023). *Voortgangsrapportage Mosselconvenant 2022*. Programma naar een Rijke Waddenzee (PRW). <https://www.omgevingsweb.nl/wp-content/uploads/po-assets/952679.pdf>
- PRW & Arcadis. (2018). *Praatplaat Waddenzee*. https://rijkwaddenzee.nl/wp-content/uploads/2018/08/Praatplaat-maatregelen-WADDEN_niets-doen-of-hard-substraat.pdf
- Rabaut, M., Audfroid Calderón, M., Van de Moortel, L., van Dalssen, J., Vincx, M., Degraer, S., & Desroy, N. (2013). The role of structuring benthos for juvenile flatfish. *Journal of Sea Research*, *84*, 70–76. Scopus. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2012.07.008>
- Rehlmeyer, K., Franken, O., van der Heide, T., Holthuijsen, S. J., Meijer, K. J., Olf, H., Lengkeek, W., Dideren, K., & Govers, L. L. (2024). Reintroduction of self-facilitating feedbacks could advance subtidal eelgrass (*Zostera marina*) restoration in the Dutch Wadden Sea. *Frontiers in Marine Science*, *11*. <https://doi.org/10.3389/fmars.2024.1253067>

-
- Reijers, V., Govers, L., Heide, T., Temmink, R., Bouma, T., Luna Murillo, B., Nauta, J., Heusinkveld, J., Gräfnings, M., Hijner, N., Lamers, L., Christianen, M., Penning, E., fivash, greg, Smeele, Q., Zwarts, M., Hoeijmakers, D., Wiersema, H., Lengkeek, W., & Eijk, A. (2020). *Op Griend gaat de natuur voor*. 121, 156–175.
- Reijnders, P. J. H., Dijk, J. V., & Kuiper, D. (1995). RECOLONIZATION OF THE DUTCH WADDEN SEA BY THE GREY SEAL *Halichoerus grypus*. In *Biological Conservation* (Vol. 71, pp. 231–235).
- Ricklefs, K., Franken, O., Glorius, S., Mascioli, F., Nielsen, P., Reimers, H.-C., & Trampe, A. (2022). *Wadden Sea Quality Status Report Subtidal habitats*.
- Riegman, R. (2014). *Schatting van de primaire productie in de Waddenzee in de laatste drie decennia*. IMARES. <https://edepot.wur.nl/300646>
- Riekenberg, P. M., van der Heide, T., Holthuijsen, S. J., van der Veer, H. W., & van der Meer, M. T. J. (2022). Compound-specific stable isotope analysis of amino acid nitrogen reveals detrital support of microphytobenthos in the Dutch Wadden Sea benthic food web. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.951047>
- Saier, B. (2002). Subtidal and intertidal mussel beds (*Mytilus edulis* L.) in the Wadden Sea: Diversity differences of associated epifauna. In *Helgoland Marine Research* (Vol. 56, Issue 1, pp. 44–50). <https://doi.org/10.1007/s10152-001-0097-4>
- Sanders, M. E., Henkens, R. J. H. G., Veraart, J. A., Woltjer, I., Rossum, J. G. M. van der G., & Clement, J. (2016). *Kansen voor ontwikkeling van robuuste natuur in Nederland*. <https://doi.org/10.18174/391877>
- Scheffer, M. (2010). Foreseeing tipping points. *Nature*, 467, 411–412. <https://www.nature.com/articles/467411a>
- Scheffer, M., Bascompte, J., Brock, W. A., Brovkin, V., Carpenter, S. R., Dakos, V., Held, H., Nes, E. H. van, Rietkerk, M., & Sugihara, G. (2009). Early-warning signals for critical transitions. *Nature*, 461(7260), 53–59. <https://doi.org/10.1038/nature08227>
- Scheffer, M., Hosper, S. H., Meijer, M.-L., Moss, B., & Jeppesen, E. (1993). Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends in Ecology & Evolution*, 8(8), 275–279. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(93\)90254-M](https://doi.org/10.1016/0169-5347(93)90254-M)
- Schop, J., Abel C., Brasseur S., Galatius A., Jeß A., Meise K., Meyer J., Stejskal O., Neer A. van, Siebert U., Teilmann J., & Thøstesen, C. B. (2023). *Grey seal numbers in the Wadden Sea and on Helgoland in 2022–2023. Common Wadden Sea Secretariat, Wilhelmshaven, Germany*. https://www.waddensea-worldheritage.org/sites/default/files/2023_grey%20seal%20report.pdf
- Schuster, O. (1952). Die Vareler Rinne im Jadebusen. Die Bestandteile und das Gefüge einer Rine im Watt. *Abh. Senckenberg. Naturforsch. Ges*, 486, 1–38.
- Slijkerman, D. M. E., Tamis, J. E., & Baptist, M. J. (2014). *Maatregelen ter verbetering van het Eems—Dollard estuarium: Quick scan van 92 MIRT maatregelen en relatie met DPSIR*. IMARES. <https://edepot.wur.nl/327113>
- Smits, B., Jaksic, L., & Dijkstra, J. (2024). *Modellering van abiotiek voor en na afsluiting Zuiderzee: Relevantie voor herstelkansen ondergedoken Groot zee gras*. Deltares.
- Speelman, H., Oost, A., Verweij, H., & Wang, Z. B. (2009). *De ontwikkeling van het waddengebied in tijd en ruimte. Position paper geowetenschap* (0582339030). Longman.
- Swimway. (2019). *Trilateral Wadden Sea Swimway Vision Action Programme*. Common Wadden Sea Secretariat.
- Teal, L. R., van Hal, R., van Kooten, T., Ruardij, P., & Rijnsdorp, A. D. (2012). Bio-energetics underpins the spatial response of North Sea plaice (*Pleuronectes platessa* L.) and sole (*Solea solea* L.) to climate change. *Global Change Biology*, 18(11), 3291–3305. Scopus. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2012.02795.x>

- Troost, K. (2010). Causes and effects of a highly successful marine invasion: Case-study of the introduced Pacific oyster *Crassostrea gigas* in continental NW European estuaries. *Journal of Sea Research*, 64(3), 145–165. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2010.02.004>
- Troost, K., Ende, D. van den, Asch, M. van, & Stralen, M. van. (2019). *Ontwikkeling en verspreiding van schelpdieren en andere bodemdieren in het sublitoraal van de westelijke Waddenzee in de periode 1992-2017*. Wageningen Marine Research. <https://edepot.wur.nl/511713>
- Troost, K., van Asch, M., Cornelisse, S., Glorius, S., van den Ende, D., van Es, Y., Keur, M., Perdon, K. J., van der Pool, J., Suykerbuyk, W., van Zweeden, C., & van Zwol, J. (2023). *Schelpdierbestanden in de Nederlandse kustzone, Waddenzee en zoute deltawateren in 2022*. <https://doi.org/10.18174/588755>
- Troost, K., van der Meer, J., & van Stralen, M. (2022). The longevity of subtidal mussel beds in the Dutch Wadden Sea. *Journal of Sea Research*, 181. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2022.102174>
- Troost, K., Van Stralen, M. R., Van Zweeden, C., Bakker, A., & Perdon, & J. (2010). *Inventarisatie van het sublitorale wilde mosselbestand in de westelijke Waddenzee in het voorjaar van 2010*.
- Tulp, I., Bolle, L. J., Chen, C., Dänhardt, A., Haslob, H., Jepsen, N., Leeuwen, A. van, Poiesz, S. S. H., Scholle, J., Vrooman, J., Vorberg, R., Walker, P., & Bolle, J. (2022). *Fish. In: Wadden Sea Quality Status Report. Eds.: Kloepper S. et al., Common Wadden Sea Secretariat, . Common Wadden Sea Secretariat*. qsr.waddensea-worldheritage.org/reports/fish
- Tulp, I., Bolle, L. J., & Rijnsdorp, A. D. (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(1–2), 54–73. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2008.04.004>
- Tulp, I., Griffioen, B., E, W., Couperus, B., Knaap, I. van der, J, H., Eriksson, K., Mathijssen, D., & Jager, Z. (2024). *Het functioneren van het Eems estuarium voor vis: Literatuurstudie en meerjarig onderzoeksplan*. Wageningen Marine Research.
- Tulp, I., Keller, M., Navez, J., Winter, H. V., de Graaf, M., & Baeyens, W. (2013). Connectivity between Migrating and Landlocked Populations of a Diadromous Fish Species Investigated Using Otolith Microchemistry. *PLoS ONE*, 8(7). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0069796>
- Tulp, I., van der Veer, H. W., Walker, P., van Walraven, L., & Bolle, L. J. (2017). Can guild- or site-specific contrasts in trends or phenology explain the changed role of the Dutch Wadden Sea for fish? *Journal of Sea Research*, 127, 150–163. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2016.10.001>
- Unsworth, R. K. F., Collier, C. J., Waycott, M., Mckenzie, L. J., & Cullen-Unsworth, L. C. (2015, November). A framework for the resilience of seagrass ecosystems. In *Marine Pollution Bulletin* (Vol. 100, Issue 1, pp. 34–46). Elsevier Ltd. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2015.08.016>
- van Beek, I., Buitenkamp, M., & Firet, M. (2021). *Onderwaternatuur Waddenzee Advies concretiserend streefbeeld onderwaternatuur*.
- van Beusekom, J. E. E. (2005). A historic perspective on Wadden Sea eutrophication. *Helgoland Marine Research*, 59(1), 45–54. <https://doi.org/10.1007/s10152-004-0206-2>
- van Beusekom, J. E. E., Bot, P., Carstensen, J., Grage, A., Kolbe, K., Lenhart, H.-J., Pätsch, J., Petenati, T., & Rick, J. (2017). *Eutrophication* (Wadden Sea Quality Status Report. Eds.: Kloepper S. et Al). Common Wadden Sea Secretariat; updated 05.11.2018. qsr.waddensea-worldheritage.org/reports/eutrophication
- Van Beusekom, J. E. E., Buschbaum, C., & Reise, K. (2012). Wadden Sea tidal basins and the mediating role of the North Sea in ecological processes: Scaling up of management? *Ocean & Coastal Management*, 68, 69–78. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2012.05.002>
- Van Beusekom, J. E. E., & De Jonge, & V. N. (2002). *Long-term changes in Wadden Sea nutrient cycles: Importance of organic matter import from the North Sea* (Hydrobiologia, Vol. 475, pp. 185–194).
- van Beusekom, J. E. E., Weigelt-Krenz, S., & Martens, P. (2008). Long-term variability of winter nitrate concentrations in the Northern Wadden Sea driven by freshwater discharge, decreasing riverine

-
- loads and denitrification. *Helgoland Marine Research*, 62(1), Article 1.
<https://doi.org/10.1007/s10152-007-0092-5>
- van de Koppel, J., Rietkerk, M., Dankers, N., & Herman, P. M. J. (2005). Scale-dependent feedback and regular spatial patterns in young mussel beds. *The American Naturalist*, 165(3).
<https://doi.org/10.1086/428362>
- van den Ende, D., van Asch, M., van Stralen, M., & Troost, K. (2023). *Inventarisatie van het wilde sublitorale mosselbestand van de westelijke Waddenzee in het voorjaar van 2023*.
<https://doi.org/10.18174/629175>
- van den Oever, A., van Son, L., & Schepp, K. (2024). *Zeegraskartering MWTL Waddenzee en Oosterschelde 2023*. www.waardenburg.eco
- van der Have, T. M., Kamermans, P., & van der Zee, E. M. (2018). *Flat oysters in the Eijerlandse gat, Wadden Sea*.
- van der Heide, T., Van Katwijk, M. M., & Geerling, G. W. (2006). *Een verkenning van de groeimogelijkheden van ondergedoken Groot zeegras (Zostera marina) in de Nederlandse Waddenzee*.
- van der Heide, T., van Nes, E. H., Geerling, G. W., Smolders, A. J. P., Bouma, T. J., & Van Katwijk, M. M. (2007). Positive feedbacks in seagrass ecosystems: Implications for success in conservation and restoration. *Ecosystems*, 10(8), 1311–1322. <https://doi.org/10.1007/s10021-007-9099-7>
- van der Heide, T., Weerman, E., & Olf, H. (2012). Waddensleutels: Mosselbanken en andere biobouwers aan de basis voor een gezonde Waddenzee? *De Levende Natuur*, 113(3), 101–106.
- van der Veer, H. W., Dapper, R., Henderson, P. A., Jung, A. S., Philippart, C. J. M., Witte, J. I. J., & Zuur, A. F. (2015). Changes over 50 years in fish fauna of a temperate coastal sea: Degradation of trophic structure and nursery function. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 155, 156–166.
<https://doi.org/10.1016/j.ecss.2014.12.041>
- van der Veer, H. W., van Raaphorst, W., & N Bergman, M. J. (1989). *Eutrophication of the Dutch Wadden Sea: External nutrient loadings of the Marsdiep and Vliestroom basin* *+ (Vol. 43, pp. 501–515).
- van der Zee, E., Rippen, A., & Latour, J. (2017). *Natuurwaarden sublitorale Waddenzee*.
<http://www.waddenzeevismonitor.nl/>
- van Katwijk, M. M. (2000). *Possibilities for restoration of Zostera marina beds in the Dutch Wadden Sea*.
- van Katwijk, M. M., van Beusekom, J. E. E., Folmer, E. O., Kolbe, K., de Jong, D. J., & Dolch, T. (2024). Seagrass recovery trajectories and recovery potential in relation to nutrient reduction. *Journal of Applied Ecology*, 61(8), 1784–1804. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14704>
- van Raaphorst, W., & de Jonge, V. N. (2004). Reconstruction of the total N and P inputs from the IJsselmeer into the western Wadden Sea between 1935–1998. *Journal of Sea Research*, 51(2), 109–131.
<https://doi.org/10.1016/j.seares.2003.07.002>
- van Roomen, M., Agblonon, G., Citegetse, G., Crowe, O., Langendoen, T., Nagy, S., Schekkerman, H., & Winden, E. van. (2022, September). *East Atlantic Flyway*. In: *Wadden Sea Quality Status Report*. Eds.: Kloepper S. et al. Common Wadden Sea Secretariat. qsr.waddensea-worldheritage.org/reports/east-atlantic-flyway
- van Roomen, M., van Turnhout, C., van Winden, E., Koks, B., Goedhart, P., Leopold, M., & Smit, C. (2005). Trends van benthivore watervogels in de Nederlandse Waddenzee 1975–2002: Grote verschillen tussen schelpdiereneters en wormeneters. *Limosa*, 78, 21–38.
- van Walraven, L., Daan, R., Langenberg, V. T., & van der Veer, H. W. (2017). Species composition and predation pressure of the gelatinous zooplankton community in the Western Dutch Wadden Sea before and after the invasion of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865. *Aquatic Invasions*, 12(1), 5–21. <https://doi.org/10.3391/ai.2017.12.1.02>
- Versteegh, M., Piersma, T., & Olf, H. (2004). Mogelijke implicaties van de verwaarlozing van kennis over zeebodempluimverstoreningen. *De Levende Natuur*, 105(1), 6–9.

-
- Villwock, W. (1956). *Untersuchungen über die Tonnen- und Bodenfauna im Fahrwasserbereich des Emsmündungsgebietes*.
- Vorberg, R. (1997). *Auswirkungen der Garnalenfischerei auf den Meeresboden and die Bodenfauna des Wattenmeeres*. 1–191.
- Vorberg, R., Fey, F., & Jansen, J. (2009). *Mapping of subtidal habitats. Thematic Report No. 13*. In: Marencic, H. & Vlas, J. de (Eds.), 2009. *Quality Status Report 2009. WaddenSea Ecosystem No. 25. Common Wadden Sea Secretariat, Trilateral Monitoring and Assessment Group, Wilhelmshaven, Germany*.
- Walker, B., Holling, C. S., Carpenter, S., & Kinzig, A. (2004). Resilience, Adaptability and Transformability in Social–ecological Systems. *Ecology and Society*, 9(2). <https://doi.org/10.5751/ES-00650-090205>
- Walraven, L. V., Dapper, R., Nauw, J. J., Tulp, I., Witte, J. I. J., & Veer, H. W. van der. (2017). *Long-term patterns in fish phenology in the western Dutch Wadden Sea in relation to climate change*. 127, 173–181. <https://edepot.wur.nl/417586>
- Wanink, J. H., & van der Graaf, A. j. (2008). *Zeegras in de Waddenzee. Rol in de Waddenzee en in Nederland, kansen in de toekomst en wettelijk kader*.
- Wereld Natuur Fonds. (2017). *Living Planet Report. Zoute en zilte natuur in Nederland*. (9789074595247).
- Westerlaan, P. (2010). *Resilience in the Wadden ecosystem A case study on the resilience approach in addressing uncertainties in climate adaptation*. Master thesis, Utrecht University. https://www.waddenacademie.nl/fileadmin/inhoud/pdf/06-wadweten/Scripties/Thesis_Petra_Westerlaan.pdf
- Wetzel, M. A., Scholle, J., & Teschke, K. (2014). Artificial structures in sediment-dominated estuaries and their possible influences on the ecosystem. *Marine Environmental Research*, 99, 125–135. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2014.04.008>
- Wiersinga, W. A., Van Der Wal, J. T., Jak, R. G., & Baptist, M. J. (2011). *Vier kijkrichtingen voor de mariene natuur in 2040*.
- Wissel, C. (1984). A universal law of the characteristic return time near thresholds. *Oecologia (Berlin)*, 65, 101–107.
- Witte, S., Dickson, J., Franken, O., Holthuijsen, S., Govers, L. L., Olf, H., & van der Heide, T. (2024). Enhancing ecological complexity in soft-bottom coastal ecosystems: The impact of introducing hard substrates. *Restoration Ecology*, 32(4), e14126. <https://doi.org/10.1111/rec.14126>
- Wolff, W. J. (1983). *The Ecology of the Wadden Sea: Vol. Vols. 1–3 + appendices*. A.A. Balkema.
- Wolff, W. J. (2000). The south-eastern North Sea: Losses of vertebrate fauna during the past 2000 years. *Biological Conservation*, 95, 209–217. www.elsevier.com/locate/biocon
- Wolff, W. J. (2005). The exploitation of living resources in the Dutch Wadden Sea: A historical overview. *Helgoland Marine Research*, 59(1), 31–38. <https://doi.org/10.1007/s10152-004-0204-4>
- Worm, B., Barbier, E. B., Beaumont, N., Duffy, J. E., Folke, C., Halpern, B. S., Jackson, J. B. C., Lotze, H. K., Micheli, F., Palumbi, S. R., Sala, E., Selkoe, K. A., Stachowicz, J. J., & Watson, R. (2006). Impacts of Biodiversity Loss on Ocean Ecosystem Services. *Science*, 314(5800), 787–790. <https://doi.org/10.1126/science.1132294>
- Zee, E. M. van der, Angelini, C., Govers, L. L., Christianen, M. J. A., Altieri, A. H., Reijden, K. J. van der, Silliman, B. R., Koppel, J. van de, Geest, M. van der, Gils, J. A. van, Veer, H. W. van der, Piersma, T., Ruiter, P. C. de, Olf, H., & Heide, T. van der. (2016). *How habitat-modifying organisms structure the food web of two coastal ecosystems*. 283(1826). <https://edepot.wur.nl/440054>

Verantwoording

Rapport: C098/24

Projectnummer: 4318100743

Dit rapport is met grote zorgvuldigheid tot stand gekomen. De wetenschappelijke kwaliteit is intern getoetst door een collega-onderzoeker en het verantwoordelijk lid van het managementteam van Wageningen Marine Research.

Akkoord: Dr. R.G. Jak
Onderzoeker

Handtekening:



Datum: 9 januari 2025

Akkoord: Dr. A.M. Mouissie
Business Manager Projecten

Handtekening:



Datum: 9 januari 2025

Bijlage 1 Doelstellingen uit het advies concretisering streefbeeld onderwaternatuur

Bron: Van Beek et al. (2021): Onderwaternatuur Waddenzee Advies concretisering streefbeeld onderwaternatuur.

Doelstellingen voor functionele groepen:

- Alle functionele groepen zijn in natuurlijke verhoudingen aanwezig in de leefgebieden die geschikt zijn voor de betreffende groepen.
- Biobouwers (zeegras, riffen van sabelaria, sertularia, kokerwormen, schelpdieren) krijgen de ruimte als kern van zones van grotere biodiversiteit op bestaande en in potentie kansrijke plekken.
- We streven naar een maximaal areaal ongestoord leefgebied voor soorten die de hoeveelheid zwevende stof in waterkolom verminderen (vastleggers, filteraars).
- Habitat voor voortplanten en opgroeien heeft een optimaal areaal en de benodigde gradiënten.
- Biobouwers en biobrekers krijgen voor de vervulling van hun ecosysteemfunctie alle ruimte voor een natuurlijke habitat- en populatieopbouw.
- Het mariene ecosysteem van de Waddenzee is gezond en weerbaar door een grote functionele biodiversiteit. Voldoende soorten vervullen eenzelfde functie, wat het ecosysteem robuust maakt voor verstoringen.
- Pelagische en demersale vissoorten krijgen alle ruimte voor een natuurlijke populatieopbouw. Vissen kunnen oud en groot worden; meso- en toppredatoren zijn op systeemniveau (weer) een ecologische factor van betekenis.
- Hogere trofische niveaus consumeren nutriënten in de vorm van biomassa. Op deze manier komen de nutriënten zo veel en zo goed mogelijk beschikbaar voor deze hogere trofische niveaus.
- Oogst is mogelijk zolang de habitat- en populatieopbouw niet wordt verstoord en de natuurlijke biomassaverhouding tussen de trofische niveaus in tact blijft.
- In het systeem is geen sprake van door de mens gestuurde bottom-up-effecten (door disbalans onderin de voedselketen) of top-downeffecten (door druk op toppredatoren). Menselijke activiteiten leiden niet tot voedselconcurrentie in het systeem

Doelstellingen voor het voedselweb:

- Verstoringen in het interactieweb zijn alleen van natuurlijke aard.
- Het aandeel mesopredatoren en toppredatoren (visetende middelgrote en grote vissen zoals kabeljauw, haaien en roggen, zeehonden, bruinvis) is in biomassa en verspreiding in evenwicht met rest van de voedselpiramide.
- Er is een ruime soorten biodiversiteit (soortenrijkdom en gelijkmatigheid) en functionele biodiversiteit binnen functionele groepen.
- Op elk trofisch niveau komen meerdere soorten voor die door verschillende levenswijze (o.a. voedselkeuze) de keteninteracties versterken en diversifiëren.

Doelstellingen voor leefgebieden:

- Er zijn maximale arealen habitats van goede kwaliteit voor gemeenschappen die substantieel bijdragen aan levensgemeenschappen op meerdere trofische niveaus, functionele groepen en/of energie- en stoffenstromen; de kenmerken en de ecologische potentie van de wadbodem zijn daarbij bepalend.
- Er zijn optimale gradiënten (kwaliteit en oppervlakte/lengte) voor minder mobiele soorten die substantieel bijdragen aan levenscycli van meerdere functionele groepen en/of energie en stoffenstromen door meerdere trofische niveaus
- Deze habitats en gradiënten ontwikkelen zich op een natuurlijke manier, ongestoord door exogene factoren, passend bij de klimatologische en hydro-morfologische veranderingen.
- We herstellen, beschermen en versterken kwetsbare levensgemeenschappen.
- Er zijn open verbindingen met de Noordzee en stroomgebieden (achterland), ondersteund met technische alternatieven voor migrerende soorten waar dat niet anders kan.

Doelstellingen rondom het fundament van de Waddenzee:

- Er is alleen natuurlijke aan- en afvoer van sediment in de Waddenzee.
- De omvang van diepe delen/geulen (areaal en diepte) ondersteunt temperatuurbuffering en verticale zoet-zoutgradiënten, zeker in kombergingen die verbonden zijn met stroomgebieden.
- De getijprisma's (watervolumes) per komberging en deelgebied zijn optimaal voor bovenstaande doelstellingen, binnen de (nieuwe) systeemgrenzen van dijken en dammen.
- Neerslag en verdamping in hele stroomgebieden bepalen de variaties in het zoutgehalte (ruimtelijk en in de tijd) en deze variaties zijn nooit funest voor organismen.
- Er is alleen natuurlijke variatie in troebelheid (doorzicht).
- Er is een maximaal areaal natuurlijk hard substraat (biobouwers), inclusief gebieden die kansen bieden voor natuurlijke vestiging van biobouwers.
- Antropogeen hard substraat wordt zo nodig ingezet om ecosysteemprocessen (zoals biobouwers) op gang te helpen, maar alleen als eerste aanzet voor natuurlijk herstel (oplossing voor het startprobleem).

Doelstellingen rondom energie- en stoffenstromen:

- De natuurlijke aanvoer en interne recirculatie van nutriënten (door remineralisatie) zijn niet limiterend voor de primaire productie; de natuurlijke aanvoer van bouwstoffen (organisch materiaal) en nutriënten uit de stroomgebieden en de remineralisatie van deze stoffen zijn optimaal.
- De energie en bouwstoffen die ontstaan bij de primaire productie (door fotosynthese) komen in principe aan alle trofische niveaus ten goede.
- De benthisch-pelagische koppeling tussen energie- en stoffenstromen in het water en in de bodem en de nutriëntenbuffering in het sediment is optimaal. De kennis over deze koppeling is toegenomen en er zijn geen onbedoelde of ongewenste interacties meer.
- Er is alleen sprake van natuurlijke limitatie van stoffen.
- Het systeem heeft voldoende draagkracht om genoeg voedsel (biomassa) te produceren om het systeem te onderhouden, met een goede verdeling van de biomassa over alle consumenten.
- De oogst voor menselijke consumptie wordt bepaald door de omvang van de biomassa-productie van de doelsoort én de consumptie van de soort in de voedselketen.

Bijlage 2 Kandidaatsoorten Streefbeeld Onderwaternatuur

Bron: Van Beek et al. (2021): *Onderwaternatuur Waddenzee Advies concretisering streefbeeld onderwaternatuur.*

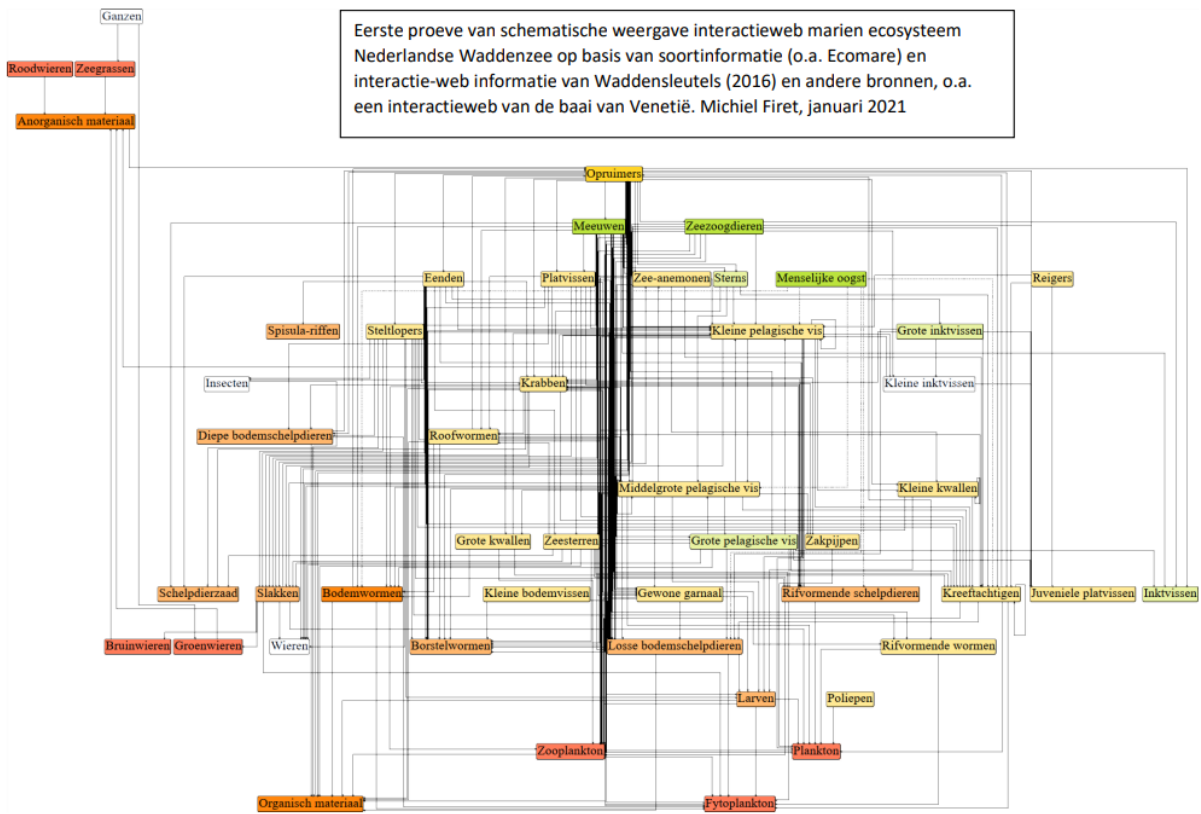
Appendix: Kandidaatsoorten Streefbeeld Onderwaternatuur								
Functionele groep	Soortgroep	Indicatorsoorten	Functie	Genoemd in beschermings-regelgeving? TS = typische soort D = doelsoort Ref. [1], [2], [4]	Huidige toestand Ref. [3]	Indicator voor menselijke invloed?	Hoog- of laag-dynamisch voorkomen Ref. [6]	Klimaat- gevoeligheid
Bodemvegetatie	Waterplanten	Groot zeegras (ondergedoken)	Afremming waterbeweging, sediment stabiliserend, zeer belangrijk habitat voor diverse biota	KRW en OSPAR	Niet aanwezig	Ja, vooral voor bodemberoering	Waarschijnlijk relatief laagdynamisch	Weinig T-gevoelig? (komt in warme streken voor)
	Sessiele algen	Zeesla	Onbekend	Nee	Veranderlijk	Onbekend	Onbekend	Onbekend
Rifvormende soorten (epi- bentisch)	Schelpdierriffen	Mosselbanken	Afremming waterbeweging, sediment stabiliserend, habitat voor diverse biota, voedsel duikeenden	N2000 (TS), KRW en OSPAR	Aanwezig	Ja, vooral voor bodemberoering	Laagdynamisch	Weinig T-gevoelig? (komen sublitoraal ook in warme streken voor)
		Japane oesterbanken	Afremming waterbeweging, sediment stabiliserend, habitat voor diverse biota	Nee	Aanwezig			
		Platte oesterbanken	Afremming waterbeweging, sediment stabiliserend, habitat voor diverse biota	OSPAR	Spaarzaam aanwezig			
	Kokerwormen	Lanice riffen	Sediment stabiliserend, habitat voor diverse biota (o.a. paaiplaats platvis)	N2000 (TS) en OSPAR	Aanwezig		Hoog- en laagdynamisch	Onbekend
		Sabellaria riffen	Afremming waterbeweging, sediment stabiliserend, habitat voor diverse biota	OSPAR	Onbekend			
Overige epibenthische fauna	Poliepen	Sertularia	Vestigingsplaats voor mosselzaad, verder onbekend Eigen waarn.	Nee	Aanwezig	Onbekend	Laagdynamisch	
		Anemonen	Onbekend	Nee	Spaarzaam aanwezig			
	Chordadieren	Zakpijpen	Onbekend, zijn vaak invasieve exoten	Nee	Aanwezig (teveel?)			
Endo-benthische fauna	Schelpdieren	Kokkel	Platvisvoedsel (syphons) en vogelvoedsel	N2000 (TS)	Aanwezig	Visserij	Hoog- en laagdynamisch	Mogelijk T-gevoelig
		Nonnetje	Platvisvoedsel (syphons) en vogelvoedsel	N2000 (TS)	Aanwezig	Nee?		Sterk T-gevoelig
		Strandgaper	Mogelijk platvisvoedsel (syphons)	N2000 (TS)	Aanwezig	Nee	Hoogdynamisch	Weinig T-gevoelig. (komen sublitoraal ook in warme streken voor)
		Ensis	Vogelvoedsel (duikeenden)	N2000 (TS)	Zeer veel aanwezig	Gestimuleerd door bodemberoering		

	Overige invertebraten	Zandzager	Sedimentomwoeler/stimuleert zuurstoftransport, platvisvoedsel	N2000 (TS)	Aanwezig			
		Zeeduizendpoot	Sedimentomwoeler/stimuleert zuurstoftransport, platvisvoedsel	N2000 (TS)	Aanwezig			
		Wadpier	Sedimentomwoeler/stimuleert zuurstoftransport	-	Aanwezig			
Schaaldieren	Krabben	?	Vogelvoedsel (meeuwen e.d.)	Nee	Aanwezig			
	Garnalen	?	Divers visvoedsel	Nee	Aanwezig			
Vissen	N2000 soorten	Fint	Kleine soorten, jonge jaarklassen: voedsel voor sterns, lepelaars e.d. Grotere soorten: voedsel voor grotere vissen en zeezoogdieren	N2000 (D)	Spaarzaam aanwezig, herstellend	Visserij	NVT	Onbekend
		Zeeprik		N2000 (TS)	Sterk afnemend			Sterk T-gevoelig
		Rivierprik		Nee	Spaarzaam aanwezig			T-gevoelig?
	Indicatorsoorten SWIMWAY Programme Ref. [5]	Demersaal, jong: Schol e.a.	N2000 (TS)	Aanwezig	T-gevoelig?			
		Pelagisch, jong: Haring e.a.	N2000 (TS)	Aanwezig	T-gevoelig?			
		Resident: Puitaal e.a.	Nee	Spaarzaam aanwezig	T-gevoelig?			
		Trekvissen: Spiering e.a.	Nee	Spaarzaam aanwezig	T-gevoelig?			
		Zeevissen: Ruwe haai e.a.	Nee	Spaarzaam aanwezig	T-gevoelig?			
Overig	Zeepaardje	?	Nee	Zeer zeldzaam	Vooraf afhankelijk van zeegras	T-gevoelig?		
Pelagische soorten (overig)	Kwallen	Ribkwal	Visvoedsel. Invasieve exoot	Nee	Spaarzaam aanwezig (teveel?)	Nee	T-gevoelig?	
		?					T-gevoelig?	
Zeezoogdieren	Zeehonden	Grijze zeehond	Toppredatoren, zelf ook weer voedsel voor diverse dieren bij afsterven	N2000 (D)	Sterk aanwezig	Verstoring	Weinig T-gevoelig?	
		Gewone zeehond						
	Dolfijnachtigen	Bruinvis		Nee	Af en toe aanwezig	Visserij	T-gevoelig? (komt naar Noordzee door T-toename?)	

Bronverwijzingen in de 'Kandidaatsoorten tabel' in de appendix corresponderen met deze nummers (Van Beek et al., 2021):

1. Aanwijzingsdocument Natura 2000-gebied Waddenzee, 2009
2. Profieldocument Habitatype 1110, Permanent overstroomde zandbanken, versie 2014
3. Briefrapportage voor het onderdeel Waterbodem t.a.v. Kernteam Basismonitoring, KarinTroost en Martin Baptist, WMR, 16-12-2020
4. Evaluatie van OSPAR aanbevelingen voor bedreigde en / of achteruitgaande soorten en habitats in Nederland, Oscar G. Bos, Jacqueline E. Tamis, Wageningen University & Research rapport C006/20NL, januari 2020
5. Trilateral Wadden Sea Swimway Vision, Action Programme, Version: 1.1 (25 May 2019), CWSS/ Trilateral SWIMWAY Group
6. Review effecten natuurlijke bodemdynamiek en menselijke bodemberoering in de sublitorale Waddenzee, Anneke Rippen et al., Altenburg en Wymenga voor Rijkswaterstaat/Programma naar een Rijke Waddenzee, 2020

Weergave interactieweb marien ecosysteem Nederlandse Waddenzee (Van Beek et al., 2021).



Wageningen Marine Research
T +31 (0)317 48 70 00
E marine-research@wur.nl
www.wur.nl/marine-research

Bezoekersadres:

- Ankerpark 27 1781 AG Den Helder
- Korringaweg 7, 4401 NT Yerseke
- Haringkade 1, 1976 CP IJmuiden



Wageningen Marine Research levert met kennis, onafhankelijk wetenschappelijk onderzoek en advies een wezenlijke bijdrage aan een duurzamer, zorgvuldiger beheer, gebruik en bescherming van de natuurlijke rijkdommen in zee-, kust- en zoetwatergebieden.

De missie van Wageningen University & Research is 'To explore the potential of nature to improve the quality of life'. Binnen Wageningen University & Research bundelen Wageningen University en gespecialiseerde onderzoeksinstituten van Stichting Wageningen Research hun krachten om bij te dragen aan de oplossing van belangrijke vragen in het domein van gezonde voeding en leefomgeving. Met ongeveer 30 vestigingen, 7.600 medewerkers (6.700 fte) en 13.100 studenten en ruim 150.000 Leven Lang Leren-deelnemers behoort Wageningen University & Research wereldwijd tot de aansprekende kennisinstellingen binnen haar domein. De integrale benadering van de vraagstukken en de samenwerking tussen verschillende disciplines vormen het hart van de unieke Wageningen aanpak.