

Book of abstracts

VLIZ Young
Scientists' Day

Brugge, Belgium
5 March 2004

VLIZ Special Publication 17
2004

MODELLERING VAN GROEI EN PREDATIE VAN HARING (*CLUPEA HARENGUS*) IN HET SCHELDE-ESTUARIUM

Van de Putte Anton

Katholieke Universiteit Leuven, Departement Biologie, Laboratorium voor Aquatische Ecologie
Charles De Bériotstraat 32, B-3000 Leuven
E-mail: anton.vandeputte@bio.kuleuven.be

Estuaria spelen dankzij een hoge voedselconcentratie (door nutriëntrijke afvloeiing) en verminderde predatiedruk (ten gevolge van hogere turbiditeit) een belangrijke rol in de levenscyclus van verschillende vissoorten. Sommige vissen brengen er hun hele leven door. Migrerende vissoorten passeren estuaria op weg naar hun paaigebieden. Sommige mariene vissoorten zoals grondels en haringachtigen komen vooral tijdens de juveniele levensstadia voor in het estuarium.

De biomassa van de visgemeenschap in het Schelde-estuarium wordt gedomineerd door haring. In de wintermaanden is er een sterke toename van de densiteit van haring in het brakwaterdeel van de Schelde. Het seizoenaal voorkomen van haring zou verklaard kunnen worden door een optimale habitatkeuze beïnvloed door de temperatuursafhankelijke groei en een verminderd predatierisico in de turbiede brakwaterzone.

In deze thesis worden, op basis van gegevens die in de literatuur beschikbaar zijn, een aantal modellen opgesteld die in staat moeten zijn de habitatvoorkeur van de haring te voorspellen, waarbij de Noordzee, de Voordelta en de brakwaterzone van de Schelde als mogelijke habitatten worden beschouwd en wijting als voornaamste predator. De modellen die hiervoor gebruikt werden zijn een bio-energetisch groeiemodel dat de temperatuurvariatie tussen de verschillende habitatten in rekening brengt en een predatiemodel dat de relatieve predatiekans in de verschillende habitatten bepaalt. Tot slot worden voorspellingen van de twee voorgaande modellen geïntegreerd in een dynamisch model dat de habitatvoorkeur van haring in het Schelde-estuarium bepaalt.

Hieronder worden de drie modellen verder toegelicht aan de hand van de belangrijkste onderdelen. Hierbij worden dezelfde symbolen gebruikt als in de eindverhandeling, voor zover de betekenis van deze symbolen niet in deze samenvatting voorkomt, verwijs ik naar de eindverhandeling.

Bio-energetisch groeiemodel

Het groeiemodel dat wordt aangewend is gebaseerd op het bio-energetisch model van Kitchell *et al.* (1977) en van Stewart en Binkowski (1986) die een model opstelden voor *Alosa pseudoharengus*, een euryhaliene haringachtige, die algemeen voorkomt in Lake Michigan, Verenigde Staten.

Het bio-energetisch model beschrijft het energetisch evenwicht van een organisme. Hierbij wordt de hoeveelheid geconsumeerde energie in evenwicht gebracht met het totale metabolisme, het verlies van afvalstoffen en de groei van de vis.

$Consumptie = \text{metabolisme} + \text{verliezen} + \text{groei}$

Dit evenwicht kan verder in detail worden uitgewerkt. Hierbij wordt het totale metabolisme opgesplitst in de respiratie R , het actieve metabolisme A en de specifieke dynamische actie SDA . De verliezen worden bepaald door egestie F en excretie U . De aangroei in biomassa is opgedeeld in somatische groei dB en de productie van gonaden G .

Het totale energiebudget wordt zodoende weergegeven als volgt:

$$C = (R + A + S) + (F + U) + (dB + G)$$

Consumptie

De consumptie kan bepaald worden als de maximale consumptie in functie van de temperatuur $f(T)$ volgens het Thornton en Lessem algoritme (1978). Daarnaast is er ook een factor p met $0 < p < 1$ die de dagelijkse maximale consumptie limiteert. Deze factor wordt bekomen door de gemodelleerde groei te fitten door een gekend eindgewicht.

$$C = C_{\max} \times p \times f(T)$$

De p -waarde geeft het consumptiegedrag van de haringen weer. Meer bepaald drukt ze een proportie uit van de maximale consumptie nodig om een vooraf vastgesteld eindpunt in de kromme te bereiken. Hierbij zal het energetisch rendement dus hoger zijn bij een lagere p -waarde. Binnen het model van Kitchell wordt een constant p -waarde aangenomen, hoewel deze eigenlijk mee kan variëren in functie van de omgeving.

De Thornton en Lessem temperatuurscurve is het resultaat van twee sigmoïde krommen die de toename en de afname van de temperatuursafhankelijkheid weergeeft en geeft een goede benadering voor koudwatervissoorten, vooral bij lagere temperaturen.

De aldus bekomen specifieke consumptie kan ook worden weergegeven als specifieke energieconsumptie. Dit kan door het geconsumeerde gewicht (g) te vermenigvuldigen met de energie-inhoud ($J g^{-1}$) van de geconsumeerde prooi.

$$C_E = C \times \text{energie-inhoud prooi}$$

Respiratie

De dagelijkse specifieke respiratie R_E ($J g^{-1} d^{-1}$) wordt berekend in functie van de energie-inhoud van de predator, de omgevingstemperatuur, $f(T)$ en de activiteit, $ACTIVITEIT$.

$$R_E = RA \times W_E^{RB} \times f(T) \times ACTIVITEIT$$

De temperatuursafhankelijke functie $f(T)$ verloopt, in tegenstelling met de optimalisatie-curve van het Thornton en Lessem algoritme, exponentieel met de zwemsnelheid (Stewart *et al.*, 1983) en de activiteit van de vissen wordt bepaald door de zwemsnelheid en de temperatuur.

Specifieke dynamische actie, egestie en excretie

Egestie (F) en excretie (U) worden bepaald als een constante proportie van consumptie (Kitchell *et al.*, 1977). De kosten van vertering (SDA) van de vis worden bepaald als een constant deel van de geassimileerde energie.

$$F_E = FA \times C_E$$

$$U_E = UA \times (C_E - C_F)$$

$$S_E = SDA \times (C_E - F)$$

Groei

De dagelijkse specifieke groei RG_E wordt op basis van het energiebudget berekend.

$$RG_E = C_E - R_E - SDA_E - F_E - U_E$$

De totale energie-inhoud (J) van een vis kan eenvoudig omgezet worden in het gewicht uitgedrukt in gram. De parameters die gebruikt werden in het model zijn afkomstig van de literatuur. De temperatuursgegevens voor de Noordzee en de Schelde komen uit de RIKZ gegevensbank (www.waterbase.nl).

Predatiemodel

Het predatiemodel bepaalt het risico dat een individuele haring loopt om gepredateerd te worden door een wijting. Dit risico is habitat specifiek. Bij de bepaling van het predatierisico wordt uitgegaan van drie onafhankelijke kansen die een doorslaggevende invloed zullen hebben op de predator-prooi interactie en zodoende ook op de overlevingskansen van een individuele haring. De gemodelleerde kansen zijn:

- de kans dat een haring wordt opgemerkt door zijn predator;
- de kans dat deze haring door zijn predator kan worden opgegeten;
- de kans dat de haring een ontmoeting met een predator die in staat is om hem te consumeren niet overleeft (1-overlevingskans).

Het risico op detectie door een predator

Beauchamp *et al.* (1999) berekenen de ontmoetingskans als functie van het zoekvolume en de prooidensiteit. Het zoekvolume is het gebied dat een predator kan afspeuren op zoek naar zijn prooi en is afhankelijk van de zwemsnelheid en de

reactieve afstand (RD), de afstand waarop een prooi kan worden waargenomen en waarop een predator reageert door een aanval uit te voeren.

Omdat de zee een open systeem is, in tegenstelling tot gesloten meren waarvoor Beauchamp *et al.* hun model opstelden, is het veel moeilijker de prooidensiteiten te bepalen. Bovendien zal door het voortdurende spel van jagen en vluchten een homogenisatie ontstaan van de prooidensiteit. Om deze redenen beperken we ons in het waarnemingsmodel tot de veranderingen in de reactieafstand binnen de verschillende habitatten die in beschouwingen worden genomen.

Het risico op ingestie door de predator

De kans op effectieve inname door een predator werd gemodelleerd in functie van de hoogte van de prooi en de muilkarakteristieken van de predator. Hierbij gaan we ervan uit dat de mondgrootte van de predator en de hoogte van de prooi de belangrijkste determinanten zijn om te bepalen welke prooigroottes geconsumeerd worden. De prooivissen worden immers doorgaans met de kop of de staart eerst ingenomen, zodat de maximale grootte van de prooi wordt bepaald door de verhouding van de prooihoogte tot de muilgrootte van de predator (Hambricht *et al.*, 1991). Er wordt aangenomen dat enkel prooien met een hoogte kleiner of gelijk aan de muilgrootte kunnen ingenomen worden. Op deze manier kunnen vissen door voldoende te groeien aan hun predators ontsnappen (*size-refuge* of een vlucht in de grootte). Omdat de lengte van een vis gerelateerd is aan de mondopening, wordt de kwetsbaarheid uitgedrukt als een ratio tussen de lengte van de prooi en de lengte van de predator.

In het model werden twee ingestieratio's berekend: een eerste ingestieratio heeft een eerder theoretische basis, met name de gemeten muilhoogtes en vishoogtes en geeft in feite de prooien weer die potentieel geconsumeerd worden. De tweede ingestieratio, op basis van gegevens uit maaganalyses, geeft weer welke prooien effectief geconsumeerd worden.

Overlevingskans van de prooi bij een ontmoeting met een predator

De kans op het niet overleven van een aanval is gelijk aan 1 min de kans die een haring heeft om te ontsnappen, indien hij aangevallen wordt door een wijting. Gallego en Heath (1994) hebben dit verschil onderzocht voor haring (34 tot 80 mm) met wijting als predator. Dit onderzoek geeft aan dat de postmetamorfe prooien significant meer reageerden op een aanval dan de premetamorfe prooien. Daarnaast hadden premetamorfe prooien die niet reageerden op een aanval een significante kans om te overleven wat niet het geval was voor de postmetamorfe prooi. Het totale aanvalssucces verschilt echter niet zo duidelijk maar toch is de overlevingskans van een postmetamorfe haring (46%) kleiner dan die van een premetamorfe haring (60%).

Dynamische modellering van habitatkeuze

Dynamische programmering is een algoritmische methode die toelaat de optimale strategie binnen een dynamisch systeem te bepalen. Dynamische systemen worden gekenmerkt door hun toestand X op een tijdstip t weergegeven als $X(t)$ (toestandsvariabele). Deze toestandsvariabele X kan een of meerdere componenten bevatten zoals lichaamsgewicht, somatische energiereserve, andere biochemische reserves, territoriumgrootte, het aantal nakomelingen waarvoor gezorgd moet worden of andere factoren die relevant kunnen zijn. Deze toestandsvariabele zal in de loop van de tijd veranderen onder invloed van het gedrag van het organisme maar ook door uitwendige omgevingsfactoren die het organisme niet kan controleren (Houston *et al.* 1988; Clark, 1993)

Het hier gebruikte dynamische algoritme optimaliseert het foerageergedrag van juveniele haring onder predatiedruk. Aangezien haring pas reproduceert vanaf het 3^e levensjaar, wordt de grootte of het gewicht voorgesteld als maat voor de fitness. Hoe groter het individu, hoe meer somatische reserves dit individu heeft en hoe meer energie kan geïnvesteerd worden in het produceren van nakomelingen.

Somatische reserves worden aangemaakt bij consumptie maar worden tevens gebruikt bij metabolische processen en bij de verwerking van afvalstoffen. De gewichtstoename van juveniele haring tijdens een periode t wordt berekend met behulp van het groeimodel. De keuze voor een bepaald habitat impliceert een zeker predatierisico dat wordt afgewogen tegen potentiële groei. Het is belangrijk erop te wijzen dat de beide parameters (groei en predatie) in dit model niet als constant beschouwd kunnen worden. Hun waarde varieert immers wekelijks in functie van temperatuur, turbiditeit en in functie van de toestandsvariabele (de grootte van de haring).

Gebruikmakend van de submodellen voor groei en predatie werden beide parameters berekend voor elke lengte tussen 0 en 15 cm en voor een periode van 52 weken. Dit resulteerde in drie matrices voor het groeimodel en twee keer drie matrices voor met predatierisico's.

Evaluatie van de modellen

Er werden een aantal theoretische experimenten uitgevoerd om de verschillende modellen uit te testen. Hiervoor werd ervan uitgegaan dat elke week van het jaar een haring ontluikt bij een gewicht van 0,006 g en op een jaar tijd groeit tot een gewicht van 13 g. Dit experiment gaf duidelijk het probleem met de p-waarde weer. De optimale groei komt voor bij 14°C. Bij een temperatuurstoename zal de specifieke groeisnelheid opnieuw afnemen om dan negatief te worden bij een temperatuur van 20-21°C. Deze kritische temperatuur wordt niet overschreden in het habitat zee maar wel, tijdens de zomermaanden, in de Voordelta en Schelde. Zodat de p-waarden in het habitat zee het gunstigst zijn. Omdat er een sterke gewichtsafname is in het habitat Schelde zal deze afname gecompenseerd worden door een (onrealistisch) verhoogde groeisnelheid en een abnormaal groeiverloop. Dit resulteert uiteindelijk in onrealistische p-waarden.

Het voordeel van dit model van Kitchell *et al.* (1977) en van Stewart en Binkowski (1986) is dat het een modulaire opbouw heeft en dat aparte modules aangepast kunnen worden, waarbij de energiedichtheid van prooi en predator als rekeneenheid worden gebruikt. Bovendien kunnen de aparte modules onafhankelijk gekozen en aangepast worden. Dit laat toe om bepaalde componenten beter uit te werken, of om nieuwe componenten toe te voegen.

Naast het verder verifiëren van de parameterwaardes die gebruikt worden in het model is de p-waarde de component met de meeste ruimte voor verbetering. Bijvoorbeeld door deze afhankelijk te maken van de variaties in prooibesikbaarheid in functie van de verschillende gebieden en de seizoenale variaties.

Het experiment van het groeimodel werd verder uitgebreid naar het predatiemodel, om zo het gecombineerd effect van predatie en groei te bekijken. Hierbij wordt ervan uitgegaan dat éénzelfde, in de tijd variabele, wijtingpopulatie in de drie habitatten aanwezig is.

De detectiekans zal onafhankelijk van zijn van de grootte. De ingestiekans wordt sterk bepaald door de grootte van de aanwezige predatoren. Hierdoor zal een haring die later op het jaar ontluikt een grotere ingestiekans vertonen, terwijl een haring die vroeg op het jaar ontluikt, de predatie als het ware ontgroeit en zo een vrij lage ingestiekans heeft. Hetzelfde is ook van toepassing voor de lengteafhankelijke ontsnappingskans. Het gedachte-experiment maakt duidelijk dat het gemiddelde predatierisico in de brakwaterzone Schelde tot vier keer lager ligt dan in zee. Dit resultaat geeft ook aan dat er een trade-off kan bestaan tussen groei en predatie. Er is echter nog een ander opvallend bijkomend resultaat. Hoewel de predatiekans in de verschillende habitatten verschilt, is er een duidelijk terugkerend patroon, waarbij haringen die in het begin en op het einde van het jaar ontluiken een lagere gemiddelde predatiekans ondervinden in het eerste levensjaar. Dit komt overeen met de paaiperiode van de haring. Dit suggereert dat de timing paaiperiode mogelijk bepaald worden door een strategie die erop gericht is predatiedruk te minimaliseren.

De eerste module van het predatiemodel lijkt goed te kloppen. Immers in andere studies werd het effect van turbiditeit op predatie ook duidelijk gemaakt. Het is moeilijk uit te maken welk van de twee ingestiemodellen het beste functioneert. Er is echter een lichte voorkeur voor de tweede ingestieratio aangezien dit biologisch beter onderbouwd is. De module die de ontsnappingskans bepaalt is in feite te beperkt om invloed uit te oefenen op de habitatselectie en zou dan geëlimineerd mogen worden. Een andere component is de populatiestructuur van de predator, die onvoldoende duidelijk was op het moment dat deze thesis werd afgewerkt. Extra gegevens moeten het mogelijk te maken te modelleren op basis van een dynamischere predatorpopulatie.

De resultaten van de dynamische modellering geven aan dat onder invloed van de predatie een preferentie ontstaat voor de meer turbide zones in de Voordelta en Schelde. Onder invloed van het ongunstig temperatuursregime in de zomer zal de haring kortstondig terugkeren naar de zee. In het najaar zien we echter een sterke voorkeur voor het estuarium. Juveniele haringen zullen in het najaar slechts terugkeren naar de zee indien ze voldoende groot geworden en niet meer gepredateerd kunnen worden. De timing van deze resultaten komt niet zo goed overeen met de

waargenomen migraties. Zo voorspelt het model de jaarlijkse aanwezigheid haring in de Schelde in de maanden januari-februari niet. Echter lengteklassen waarvan het model voorspelt dat ze preferentieel de brakwaterzones van de Schelde gebruiken, worden effectief in de Schelde aangetroffen.

Het spreekt voor zich dat de resultaten van het dynamische model in sterke mate bepaald worden door de keuze van de parameters. Bovendien is de nauwkeurigheid van het dynamisch model beperkt door de gebruikte software. Betere software zoals matlab of fortan90 moet toelaten een meer gedetailleerde modellering uit te voeren.

Tot slot zou ik willen opmerken dat deze verhandeling dateert van het academiejaar 2001-2002 en het model in tussentijd verder is uitgebouwd en ingediend als artikel door Dr. Joachim Maes die deze eindverhandeling eveneens heeft begeleid.

Referenties

- Beauchamp D.A., C.M. Baldwin, J.L. Vogel and C.P. Gubala. 1999. Estimating diel, depth-specific foraging opportunities with a visual encounter rate model for pelagic piscivores. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 56 (Supplement1):128-139.
- Clark C.W. 1993. Dynamic models of behaviour: an extension of life history theory. *Trends Ecol. Evol.* 8:205-209
- Gallego A. en M.R. Heath. 1994. The development of schooling behaviour in Atlantic herring *Clupea harengus*. *J Fish. Biol.* 45(4):569-588.
- Hambricht K.D., R.W. Drenner, S.R. Mc Comas, and N.G. Hairston, Jr. 1991 Gape-limited piscivores, planktivore size refuges and the trophic cascade hypothesis. *Arch. Hydrobiol.* 121:389-404.
- Houston A., C. Clark, J. Mc Namara en M. Mangel. 1988. Dynamic models in behavioural and evolutionary ecology. *Nature* 332: 29-34.
- Kitchell J.F., D.J. Stewart en D. Weininger. 1977. Applications of a bioenergetics model to yellow perch (*Perca flavescens*) and walleye (*Stizostedion vitreum vitreum*). *J. Fish. Res Board Can.* 34:1922-1935.
- Stewart D.J. en F.P. Binkowski. 1986. Dynamics of consumption and food conversion by Lake Michigan alewives: An energetics-modeling synthesis. *Trans Am. Fish Soc.* 115:643-659.
- Stewart D.J., D. Weininger, D.V. Rottiers and T.A. Edsall. 1983. An energetic model for lake trout, *Salvelinus namaycush*: application to the Lake-Michigan population. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 40 (6): 681-698.