

University of Groningen

## Bottom-up and top-down forces in a tropical intertidal ecosystem

de Fouw, Jimmy

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

*Document Version*

Publisher's PDF, also known as Version of record

*Publication date:*  
2016

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

*Citation for published version (APA):*

de Fouw, J. (2016). *Bottom-up and top-down forces in a tropical intertidal ecosystem: The interplay between seagrasses, bivalves and birds*. [Thesis fully internal (DIV), University of Groningen]. Rijksuniversiteit Groningen.

**Copyright**

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

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

**Take-down policy**

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

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



Summary

Samenvatting

Résumé

## Summary

The main objective of the research in this thesis was to understand the relative importance of top-down and bottom-up forces on the functioning of tropical intertidal seagrass meadows. Seagrass beds play an important ecosystem-structuring role through their capacity to alter abiotic conditions creating strong bottom-up effects. At the same time, predators can also exert crucial community structuring top-down effects through trophic cascades in these ecosystems, which suggests that the interplay between top-down and bottom-up effects may be essential for the functioning of these ecosystems. Key questions in this thesis were: How can an intertidal seagrass ecosystem function under the constant risk of biochemical stress conditions (high sulfide levels, bottom-up effects). What is the function of mutualistic interactions (bottom-up effects)? What is the role of a migrant top-predator (top-down effects)? And finally, do bottom-up and top-down effects have synergistic impacts on ecosystem functioning and does this give us better insight into how seagrass ecosystems may respond to possible enhanced environmental stress condition?

In this thesis, I tried to answer the above question by using model species: seagrass *Zostera noltii*, the lucinid bivalve *Loripes lucinalis* and a migratory avian predator, the red knot *Calidris canutus*, in a intertidal tropical ecosystem of a UNESCO Natural World Heritage Site, Banc d'Arguin in Mauritania (West Africa).

## BOTTOM-UP FORCES – TROPICAL SEAGRASS MEADOWS

Seagrass beds are essential for coastal zones worldwide, as they provide coastal protection, act as carbon and nutrient sinks, and serve as keystone habitat for economically valuable species such as fish. In addition, seagrass beds are known as ‘ecosystem engineers’. Such ecosystem engineers are able to alter the physical conditions of their environment which is not only beneficial for themselves, but for many associated species, thereby also called ‘foundation species’. For example, they create a positive feedback by reducing hydrodynamics, stabilizing sediments and accumulating organic matter from the water column. As a consequence however, seagrass beds also create a negative feedback, because accumulation of organic matter stimulates decomposition controlled by sulphate-reducing bacteria that produce sulfide, being highly toxic to seagrasses and all other life. How seagrass beds cope with sulfide stress remained a mystery for a long time. Our research showed that here the three-stage mutualistic interaction plays an important role. Seagrasses engage in a mutualistic interaction with lucinid bivalves (*L. lucinalis*) and their sulfide-oxidizing, gill-inhabiting bacteria (‘endosymbionts’) to reduce sulfide stress, resulting in a positive feedback. The gill bacteria consume the toxic sulfide and use it as an energy source which is also transported to the bivalves. The bivalves and their endosymbionts not only profit from sulfide that is indirectly provided by seagrasses due to organic matter trapping, but also from oxygen released by seagrass roots (chapter 2).

## DISRUPTION OF BOTTOM-UP FORCES

There is growing evidence that alteration of the bottom-up forcing can lead to major disturbance of the ecosystem. For instance, disturbances such as habitat loss and fragmentation, eutrophication, and global warming have led to biodiversity loss. Simultaneously, disturbances change the interaction between bottom-up and top-down forcing. As in our seagrass system, many other marine foundation species, like salt marches and corals, depend on mutualistic interactions where they additionally reduce physical stress or gain resources. This strong community-wide dependence on these interactions in these ecosystems also incurs a clear risk: they bind multiple species to one common fate, and disruption of the bottom-up forces may therefore lead to habitat degradation and biodiversity losses. In this thesis, we used a combination of experiments, field surveys, and descriptive data, computer models and GIS analyses to investigate the breakdown of a facultative three-stage mutualistic interaction.

Analysis of Normalized Difference Vegetation Index (NDVI – a proxy for seagrass cover) suggests a decrease of seagrass in the same period as a drought and heat events. This period was followed by a sharp decline of seagrass. Although both 2010 and 2011 in Mauritania were reportedly warm and characterized by drought, our analyses of local climate data suggest that the summer of 2011 was particularly warm, windy and dry leading to a high evaporative demand. In chapter 3 we investigated whether the die-off could be related to low-tide desiccation stress caused by drought, wind and heat anomalies, and if disruption of a feedback was an important factor of the observed decline. Before showing changes over time, we performed spatial analyses showing that seagrass cover (NDVI) was lower at higher elevation, suggesting that desiccation stress during low-tide exposure reduces seagrass cover at higher elevations. This landscape-scale wide NDVI decrease was supported by ground observations demonstrating a 50% decrease in seagrass cover between 2009 and 2013. Field surveys demonstrated that degrading seagrass patches had significant lower *Loripes* densities and higher sediment sulfide levels compared to healthy patches. Experimental manipulation of *Loripes* densities confirmed that the loss of mutualism strength, triggered by desiccation stress, enhances seagrass degradation (chapter 3). These findings were supported by simulations of a parameterized model, which demonstrated how the mutualism stabilizes intrinsically unstable seagrass beds by alleviating sulfide toxicity. However, a minor increase in seagrass mortality (as a proxy for desiccation stress) triggers mutualism breakdown, causing seagrass degradation (chapter 4).

Ecosystem shifts following gradual environmental change or perturbations of strong positive feedbacks have been described for a wide range of systems. Several studies have shown that subtle temperature increases can lead to shifts in ecosystems states. Strong positive feedbacks can cause alternative states (i.e. bistability), i.e. due to the changing environmental conditions a critical threshold is crossed causing a shift to an alternative state. The feedbacks described in our seagrass ecosystem may indicate that there might be alternative stable states (chapter 3). To examine whether our system shows bistability

we used potential analysis, a method for detecting feedbacks and alternative states. If seagrass changes gradually in response to enhance desiccation stress over the elevation gradient, the frequency distribution of seagrass cover should be unimodal, whereas feedback-driven sudden shifts between two states would typically result in a bimodal distribution frequency. A potential analysis can identify peaks in the frequency distribution ('attractors') over an environmental stress gradient.

Although the potential analysis of NDVI data and model simulation results suggest feedback-driven sudden shifts instead of a gradual response, we did not find evidence for alternative stable states (chapter 3). Instead, the strong mutualistic feedback causes the occurrence of so-called "slow-fast" cycles when environmental stress is enhanced, – a phenomenon very similar to what was proposed as a potential explanation for cyclic shifts in shallow lakes. In our case, the system shows abrupt transitions between a seagrass- and barren state, the states are not stable but tend to stay relatively long in these conditions. Potential analysis on the model results showed that slow-fast dynamics create the same kind of bimodality in frequency distributions as alternative stable states. So far, this kind of multimodality has been attributed to alternative stable states. However, we need to be cautious drawing conclusion on potential analysis as there are multiple examples of systems which may have slow-fast dynamics. Therefore, it is important to have sound mechanistic insights of the system when interpreting potential analysis. Obviously, there is a need for debate and further investigation on this topic to put these finding into perspective (chapter 4).

## TOP-DOWN EFFECTS OF RED KNOTS?

Banc d'Arguin is the main wintering area of the red knot, where the nominate subspecies *C. c. canutus* feeds intensively in the intertidal seagrass beds on molluscs. Because, *Loripes* is the most abundant prey and of high energetic quality, one would expect that *Loripes* is the main prey for red knots, potentially creating a strong top-down effect by disrupting the mutualistic seagrass-lucinid interaction. In contrast to our expectations, faeces analysis revealed that on average only 50% of the red knot diet consisted out of *Loripes* (chapter 5), and the local depletion ('giving-up-densities'- GUD) was far less than expected based on earlier experiments in the Wadden Sea. Recent studies showed that the lower dietary contribution of *Loripes* could be explained by mild toxicity of these bivalves due to the stored sulfide compounds. Therefore, red knots need to counterbalance their diet with other bivalves.

The higher GUDs came to a surprise as red knots have a unique sensory organ in the tip of the bill to detect hard-shelled prey buried in soft wet sediments without direct contact ('remote touch'). So, a priori one would expect that red knots would be capable of depleting *Loripes* in the soft sediments of the seagrass beds, but on the contrary, our research showed that in high seagrass densities red knots detect their prey by direct touch rather than remotely. Physical modelling of the pressure field build-up around a probing

bill showed that in seagrass the pressure field no longer reveals the presence of the prey (chapter 6). In fact, seagrass indirectly conceals its detoxifier for its main predator, by obstructing the remote touch, and, in combination with the toxicity of the bivalves, preventing disruption of the feedback. It appears that a strong trophic cascade interfering with the mutualistic seagrass-lucinid interaction, which could be expected based on the large population size of the avian predator, is lower than expected.

In degrading seagrass beds, however, top-down effect may start to play a role again as knots may find their prey more efficiently in this type of habitat. In chapter 6 we argue that the searching efficiencies of red knots decreased with seagrass biomass, as a consequence red knots should choose feeding patches with no or low seagrass densities and high prey densities. However, in chapter 7 we could show that such sites hardly exist in Banc d'Arguin. The mudflats here are either sparsely covered by seagrass with low densities of prey that should be relatively easy to find, or densely covered with high densities of prey that should be harder to detect. Intake-rate maximizing red knots would have to find an optimum at intermediate seagrass densities. Indeed, as predicted, our experiments showed that red knots attained high searching efficiencies at low prey densities in degrading patches with little or no seagrass, and low searching efficiencies with high prey densities in dense seagrass beds. Using field observations on red knot densities, we showed that red knots in the field are found at intermediate seagrass densities where intake rates potentially are maximized. Although we could not differentiate between active choice or random choice. Regardless the mechanism behind their distribution, intake rate were highest on degrading seagrass (chapter 7), therefore, the top-down effects of red knots may interact with the die-off event by depleting detoxifying Lucinid bivalves and possibly accelerating seagrass degradation.

## INTERPLAY BETWEEN BOTTOM-UP AND TOP-DOWN EFFECTS

To investigate the top-down effect of red knots the model presented in chapter 5 was extended, by adding predation pressure by red knots. Here, I assumed an intake rate according a functional response type II, *Loripes* depletion rates based on the toxic-constraint and assumed a negative relationship between searching efficiency and seagrass shoot density, based on our experimental findings in chapter 6. Interestingly, the model predicted that red knots may not be able to disrupt the mutualistic feedback in healthy seagrass. One may expect that this is due to the obstruction of seagrass, but in contrast this was the consequence of the toxic constraint, which limits red knots in their *Loripes* intake rate (chapter 8). Model bifurcation analysis showed that predation pressure should be extremely high to have an effect on the system. Red knot feeding densities should exceed on average 170 birds ha<sup>-1</sup> to consume enough *Loripes* to push the system over a critical threshold to disrupt the mutualistic feedback causing unstable cyclic dynamics (note that average red knot densities in Banc d'Arguin may reach 6–10 ha<sup>-1</sup>). In degrading seagrass, however, as argued above, red knots may affect the dynamics of a seagrass

bed. A more thorough modelling examination showed that, red knots, in natural densities ( $10 \text{ ind. ha}^{-1}$ ), are indeed capable to speed up the degrading event by depleting *Loripes* causing further accumulation of sulfide and seagrass degradation. Therefore, we may conclude that the top-down effect of red knots likely accelerates the runaway degradation of the seagrass beds. The modelling exercise in chapter 8 is obviously a simplification of reality and interpretation of these results should be taken with cautious. But this theoretical exercise is a step in the direction to better understand the interplay between top-down and bottom-up forces in general, but especially for the Banc d'Arguin intertidal seagrass ecosystem.

In conclusion, this thesis shows that bottom-up forces are driving the Banc d'Arguin ecosystem, although, bottom-up and top-down effects have synergistic impacts on ecosystem functioning and that their interaction can explain rapid and large-scale ecosystem collapse. Although our model species, the red knot is studied in detail, it appears that prey detection works significantly different in seagrass beds than on bare mudflats in the Wadden Sea. This thesis also points out a risk of mutualism dependent marine ecosystems: environmental change can disrupt inherent mutualism-driven positive feedback, causing severe ecosystem change. I therefore emphasize that conservation and restoration should not focus on a single species or stressor type, but should instead develop a more process-based integrated network approach taking into account trophic and non-trophic interactions (e.g. mutualism, predation and habitat modification) to be able to predict ecosystem response to environmental change.





## Samenvatting

Grenzend aan de Sahara en de Oost-Atlantische Oceaan ligt het Waddengebied Banc d'Arguin. Het natuurgebied is er een van contrasten. Aan de landkant bevindt zich een droge warme woestijn waar leven amper mogelijk is. Aan de zee kant barst het van het leven met een zeer hoge biodiversiteit. Varend door het gebied kun je dolfijnen, gitaarroggen en zelfs schildpadden tegenkomen. De wadplaten, die 2 keer per dag bij laagwater 6 tot 8 uur droogvallen, worden bedekt met zeegras (met name *Zostera noltii*). In dit zeegras leven schelpdieren, kleine garnaltjes, krabben etc. die zich voeden met zeegras, algen of nog kleinere levende organismen. Het leven in het wad voedt op hun beurt de twee miljoen wadvogels die gedurende de winter hier onder warme tropische omstandigheden overleven. Dit maakt Banc d'Arguin het belangrijkste overwinteringsgebied voor wadvogels in de Oost-Atlantische migratie route. Deze migratieroute bestaat uit een keten van waddengebieden waaronder onze Waddenzee die deze massale migratie, voor sommige vogels tot in de Arctic, mogelijk maakt. De diversiteit aan leven en het belang van Banc d'Arguin, ook voor onze Waddenzee, is iets wat Nederlandse ecologen al sinds begin jaren tachtig inspireert om er onderzoek te doen.

Zeegrasvelden zijn essentiële ecosystemen voor kustzones wereldwijd. Ze bieden kustbescherming, fungeren als koolstofopslag, recyclen voedingsstoffen en dienen als sleutelhabitat voor economisch waardevolle soorten zoals vis. Zeegrasvelden worden wereldwijd bedreigd door toegenomen menselijke activiteiten in de kustgebieden. De achteruitgang is vergelijkbaar met die van koraalriffen en tropisch regenwoud. Op veel plaatsen wordt daarom geprobeerd om deze ecosystemen te beschermen of te herstellen. Het onderzoek in dit proefschrift probeert hier aan bij te dragen door onderzoek te doen in een relatief ongerept zeegras ecosysteem.

De belangrijkste doelstelling van dit proefschrift was het functioneren van een tropisch inter-getij zeegrasveld inzichtelijker te maken. Zeegrassen staan ook bekend als 'biobouwers' of 'ecosysteem ingenieurs'. Biobouwers passen hun omgeving aan door bijvoorbeeld golven te breken, het water helder te maken of een vaste ondergrond te vormen op de anders zandige zeebodem. Zo creëren ze geschikte leefomstandigheden voor zichzelf én voor veel andere soorten. Zeegrassen hebben daardoor een belangrijke sturende rol als fundering van onderuit het ecosysteem (*bottom-up*). Tegelijkertijd kunnen predatoren, zoals wadvogels, een cruciale rol spelen door het ecosysteem van bovenaf te beïnvloeden door bijvoorbeeld schelpdieren te eten (*top-down*). In dit proefschrift heb ik onderzocht in welke mate het samenspel tussen bottom-up en top-down effecten het functioneren van een waddenecosysteem kunnen bepalen. Belangrijke vragen in dit proefschrift zijn: Hoe kan een zeegrasveld functioneren onder het voortdurende risico van biochemische stress (hoge sulfide concentraties, bottom-up)? Wat is de functie van een gespecialiseerd partnerschap (mutualisme, bottom-up effect)? Wat is de rol van een migrerende predator (top-down effect)? En tot slot, wat voor effect heeft het samenspel van bottom-up en top-down effecten op de werking van dit waddenecosysteem en kunnen we, door deze

processen inzichtelijk te maken, beter voorspellen hoe een zeegrasveld reageert op veranderende milieumomstandigheden?

In dit proefschrift heb ik bovenstaande vragen onderzocht met behulp van modelsoorten, waaronder zeegras, *Z. noltii*, een tweekleppig schelpdier, *Loripes lucinalis*, en een migrerende predator, de kanoet *Calidris canutus*, in een tropisch inter-getij zeegrasveld in het UNESCO wereldnatuur erfgoed, Banc d'Arguin in Mauritanië (West-Afrika).

## BOTTOM-UP EFFECTEN: TROPISCH ZEEGRASVELD

Zeegrassen creëren vaak een positieve terugkoppeling (*feedback*) door de hydrodynamica (bijv. golfslag) te verminderen, sediment te stabiliseren en accumulatie van organisch materiaal uit de waterkolom te bevorderen. Dat laatste veroorzaakt een negatieve terugkoppeling omdat geaccumuleerd organisch materiaal wordt omgezet in het giftige sulfide, een gasvormige stof met een typische rotte-eieren lucht. Hoe zeegrassen konden omgaan met deze hoge sulfide concentraties was voor een lange tijd een mysterie. Een gespecialiseerd partnerschap (mutualisme) bleek hier cruciaal voor te zijn. Zeegrassen krijgen namelijk hulp van schelpen van de familie *Lucinidae* (*L. lucinalis*) en de bacteriën die in de kieuwen leven van de schelpen. Deze kieuwbacteriën oxideren namelijk het giftige sulfide voor hun energievoorziening waardoor ze de sulfide concentraties verminderen. Dit resulteert in een positieve terugkoppeling die in feite de negatieve terugkoppeling, de sulfide productie, breekt. De kieuwbacteriën geven op hun beurt weer belangrijke voedingsstoffen aan de schelp. Naast het gebruik van de sulfide, profiteren de schelpen en de kieuwbacteriën ook van het zuurstof, wat door het zeegras met behulp van hun wortels in de zuurstofarme bodem wordt gepompt (hoofdstuk 2).

## VERSTORING VAN BOTTOM-UP EFFECTEN

Naast zeegras zijn er nog veel meer mariene biobouwers die hulp krijgen van eencellige organismen. Koralen kunnen zonder deze samenwerking zelfs niet overleven. Hoewel zeegrassen, kwelderplanten en mangrovebomen niet altijd samenwerken met andere soorten, krijgen ook zij vaak hulp. Echter, doordat dit soort ecosystemen vaak leunen op deze samenwerking is er ook een groot risico. Bij het uiteenvallen van de samenwerking kan het hele ecosysteem uit elkaar vallen, wat gepaard kan gaan met verlies van de biodiversiteit. Een klassiek voorbeeld is wanneer koralen de algen waarmee ze samenwerken afstoten onder invloed van klimaatsverandering (hittegolven) met als gevolg het 'verbleken' van korraalriffen. Dat zulke veranderingen niet alleen de koraalsymbiose bedreigen, maar ook een vergelijkbare samenwerking in zeegrasecosystemen laten we zien in hoofdstuk 3.

Analyse van satellietbeelden (NDVI als proxy voor zeegrasbedekking) lieten zien dat een droge warme periode zorgde voor een versterkte afname van zeegras. Hoewel het

klimaat in Mauritanië normaal erg warm en droog is, liet onze lokale klimaat analyse zien dat de zomer van 2011 bijzonder warm, winderig en droog was. Dit heeft mogelijk geleid tot een hoge verdampingsemissies van het zeegrasveld, met verdroging als gevolg. In hoofdstuk 3 onderzochten we of de waargenomen zeegrasafname kan worden gerelateerd aan droogtestress tijdens laagwater die wordt veroorzaakt door de extreme weersomstandigheden. Daarnaast onderzochten we of de verstoring van het mutualisme een belangrijke bijdrage heeft aan de zeegrasafname. Een ruimtelijke analyse van de satellietbeelden liet zien dat zeegras op de hogere delen eerder afnam dan op de lagere delen, wat een indicatie is dat zeegras op de hogere delen langer blootgesteld werd aan droogtestress tijdens laagwater. De daling in NDVI wordt ondersteund door veldwaarnemingen. Samen lieten zij een daling zien van 50% tussen 2009 en 2013. Veldwaarnemingen lieten eveneens zien dat de afstervende zeegrasplekken aanzienlijk minder sulfide consumerende *Loripessens* bevatten daardoor veel hogere sulfide concentraties bevatten dan de gezonde zeegras delen. Een veldexperiment liet zien dat versterking van de samenwerking, door toevoeging van schelpen, het verdroging degradatie proces kon vertragen (hoofdstuk 3). Een computermodel bevestigde onze bevindingen en liet zien dat de samenwerking tussen de schelpen en het zeegras een belangrijke buffer tegen sulfide stress was. Echter, een kleine toename in zeegras mortaliteit zorgde er voor dat de samenwerking uit elkaar viel met een sterke afname in zeegras als gevolg (hoofdstuk 4). Dit liet dus zien dat een kleine verandering in omgevingsfactoren, leidend tot verhoogde mortaliteit van het zeegras, al een desastreus effect kon hebben.

Verskillende studies hebben aangetoond dat subtiele toename in de temperatuur tot verschuivingen in ecosystemen kunnen leiden. Verstoring van systemen met sterke positieve terugkoppelingen kunnen leiden tot twee alternatieve evenwichtstoestanden. Als gevolg van de veranderende milieuomstandigheden wordt een kritische drempel overschreden, waardoor het systeem verschuift van de ene naar de andere evenwichtstoestand. De terugkoppeling beschreven voor ons systeem kan mogelijk leiden tot alternatieve evenwichtstoestanden (hoofdstuk 3). Om dit te onderzoeken gebruikten we een analyse ('potential analysis') die terugkoppelingen of alternatieve evenwichtstoestanden kan detecteren. Hoewel de analyse van de satellietbeelden en onze modelsimulaties wijzen op een terugkoppeling gedreven verschuiving in toestanden, vonden we geen bewijs voor alternatieve evenwichtstoestanden (hoofdstuk 3). Wel zagen we dat verstoring van de sterke mutualistische terugkoppeling zorgt voor zogenaamde cycliciteit onder invloed van verhoogde stress. In ons geval veranderde het systeem abrupt van een toestand met veel zeegras naar een toestand zonder zeegras. Deze toestanden zijn niet stabiel, in tegenstelling tot systemen met alternatieve stabiele evenwichtstoestanden, maar blijven relatief lang hangen in deze toestand om vervolgens zeer abrupt te shiften naar de andere toestand. Ons onderzoek liet zien dat dit soort cycliciteit veel parallellen vertoont met systemen met alternatieve evenwichtstoestanden. Echter de dynamiek die werd blootgelegd door onze analyse is tot op heden toegeschreven aan dynamiek met alternatieve evenwichtstoestanden. Voorzichtigheid is dus geboden tijdens de interpretatie van de uitkomsten van dergelijke analyses aangezien er meerdere voorbeelden zijn van ecosystemen

die dezelfde soort dynamiek als ons systeem kunnen hebben. Het is daarom belangrijk goede mechanistische inzichten te hebben van een studiesysteem voor dergelijke analyses worden toegepast. Dit vraagt om een breed debat en verder onderzoek omtrent dit onderwerp, zodat het één ander in het juiste perspectief gezet kan worden (hoofdstuk 4).

## TOP-DOWN EFFECTEN VAN KANOETEN?

Banc d'Arguin is een van de belangrijkste overwinteringsgebieden van de kanoet. De ondersoort *C. c. canutus* eet hier voornamelijk schelpen in een zeegrasveld. Omdat *Loripes* de meest voorkomende schelp is, en een hoge voedingswaarde heeft, zou men verwachten dat *Loripes* de belangrijkste prooi is met als gevolg een mogelijk sterk top-downeffect door het verstoren van de samenwerking tussen het zeegras en *Loripes*. In tegenstelling tot onze verwachtingen bleek dat gemiddeld slechts 50% van het dieet bestond uit *Loripes* (hoofdstuk 5). Recente studies toonden aan dat de lagere dieet bijdrage van *Loripes* kan worden verklaard door milde toxiciteit van deze schelpen als gevolg van de opgeslagen sulfide verbindingen (opgeslagen door de kieuwbacteriën). Door de toxiciteit moeten kanoeten hun dieet aanvullen met andere prooien.

Kanoeten beschikken over een uniek zintuig in het puntje van hun snavel. Hiermee kunnen kanoeten begraven prooien detecteren in het natte sediment zonder direct contact ('remote touch') en zijn ze in staat om prooien erg snel te vinden. Dus zou men verwachten dat kanoeten in staat zouden moeten zijn om *Loripes* plaatselijk te kunnen weggeeten. Maar wat blijkt in hoge zeegras dichtheden hebben kanoeten moeite met het detecteren van hun prooien en vinden ze hun prooien op basis van directe aanraking in plaats van op afstand. Een computermodel, die de druk opbouw van de snavel van de kanoet simuleerde, liet zien dat het gecreëerde drukveld niet langer de prooien zichtbaar maakte in zeegras (hoofdstuk 6). In feite verbergt zeegras indirect zijn detoxificerende schelp voor zijn belangrijkste predator. In combinatie met de toxiciteit van de schelpen voorkomt dit de verstoring van de mutualistische terugkoppeling. Het blijkt dus dat een sterke doorwerking van bovenaf door de voedselketen, die kon worden verwacht op basis van de grootte van de kanoeten populatie, hun efficiënte zoeken en gunstige vlees/schelp verhouding in *Loripes*, lager is dan verwacht.

In afstervende zeegrasvelden is echter wel een sterk effect van de kanoeten mogelijk. Onder deze omstandigheden kunnen kanoeten hun prooien weer makkelijker vinden omdat hier het zeegras afneemt. In hoofdstuk 6 lieten we zien dat de prooi zoekefficiëntie van de kanoeten afnam met zeegrasdichtheid. Dit heeft als gevolg dat kanoeten moeten zoeken naar plekken met weinig zeegras en veel prooien. Echter in hoofdstuk 7 hebben we laten zien dat zulke plekken nauwelijks voorkomen in de Banc d'Arguin. De plekken met weinig zeegras bevatten eigenlijk altijd ook weinig prooien, terwijl plekken met veel prooien altijd in dichte zeegrasmatten liggen. Om genoeg te kunnen eten om te overleven moeten kanoeten opzoek naar een optimum, wat te vinden is in intermediaire zeegras-dichtheden. En inderdaad zoals voorspeld lieten onze experimenten zien dat kanoeten

hun hoogste zoekefficiëntie behaalden in degraderende zeegras met intermediaire zee-grasplekken met relatief lage prooidichtheid en een lage zoekefficiëntie op plekken met veel prooien en hoge zeegrasdichtheden. Met behulp van veldwaarnemingen van kanoeten dichtheden, toonden we aan dat kanoeten inderdaad de hoogste dichtheden behaalden op plekken met intermediair zeegras waar ze potentieel hun hoogste voedsel opname behalen. We konden helaas niet laten zien of kanoeten actief onderzoek gingen naar deze plekken of dat ze willekeurig verspreid waren. Ongeacht het exacte mechanisme achter de verspreiding, zoekefficiënties zijn het hoogste in plekken met intermediair zeegras (hoofdstuk 7). Het top-down effect is hier dus schijnbaar mogelijk met als gevolg dat kanoeten de afbraak van de mutualistische interactie en daarmee degradatie van het ecosysteem kunnen versnellen.

### SAMENSPEL TUSSEN BOTTOM-UP EN TOP-DOWN EFFECTEN

Om het mogelijk top-down effect van kanoeten te onderzoeken is het model uit hoofdstuk 5 uitgebreid met kanoeten. Het model voorspelt dat kanoeten niet in staat zijn om genoeg schelpen weg te eten om de mutualistische interactie te kunnen verstoren. In eerste instantie verwachten we dat dit toe te schrijven is aan de zeegrasobstructie. Maar, in tegenstelling tot de verwachting, was dit het gevolg van de toxiciteit van de schelpen. Kanoeten zijn hierdoor beperkt in hun opnamesnelheid (hoofdstuk 8). Een model analyse toonde aan dat predatiedruk erg hoog moet worden om effect te kunnen hebben. Kanoeten moeten namelijk een gemiddelde dichtheid van 170 vogels ha<sup>-1</sup> halen, om genoeg *Loripessen* weg eten om het systeem onder een kritische drempel te duwen, zodat ze de mutualistische interactie verstoren (gemiddelde kanoeten dichtheden in Banc d'Arguin zijn 6–10 vogels ha<sup>-1</sup>). Echter zoals hierboven opgemerkt, liet het model ook zien dat in gedegradeerde zeegrasvelden kanoeten in natuurlijk dichtheden mogelijk instaat waren om het degradatie proces te versnellen. Door hier de resterende *Loripes* weg te eten nam het giftige sulfide toe. Daarom kunnen we concluderen dat het top-down effect van kanoeten waarschijnlijk een cumulatief effect is wat het afsterven van het zeegras doet versnellen. Het computermodel uit hoofdstuk 5 en 8 is uiteraard een vereenvoudiging van de werkelijkheid en de interpretatie van deze modelresultaten moeten met voorzichtigheid worden behandeld. Deze theoretische oefening is een stap in de richting om de wisselwerking tussen top-down en bottom-up krachten in het algemeen beter te begrijpen maar vooral voor het Banc d'Arguin inter-getij zeegras ecosysteem.

De conclusie van dit proefschrift is dat het samenspel tussen bottom-up en top-down effecten een belangrijke bijdrage levert aan het functioneren van een tropisch wadden zeegras ecosysteem. En dat de interactie tussen deze effecten het uit elkaar vallen van een ecosysteem mogelijk verklaart. Hoewel onze modelsoort, de kanoet, in detail is bestudeerd, blijkt dat prooidetectie aanzienlijk anders werkt in zeegrasvelden dan op kale wadplaten in de Waddenzee. Dit proefschrift wijst ook op een risico van mariene ecosystemen die leunen op een mutualistische interacties. Door kleine veranderingen in het milieu kan

de interactie verbreken, waardoor het ecosysteem zeer verstoort raakt. Daarom is het verstandig om bij het behoud en de herstelmaatregelen van ecosystemen niet één organisme of één soort verandering in de omgeving te volgen, maar een proces-georiënteerd geïntegreerd netwerk van meerdere processen tegelijkertijd, zoals de interacties binnen de voedselketen (bijvoorbeeld mutualisme, predatie en biobouwers). Hierdoor kan beter een vinger aan de pols gehouden worden en/of beter voorspeld worden hoe een ecosystem kan reageren op verstoring.

## Résumé

Le parc national du Banc d'Arguin se situe entre le désert du Sahara et l'océan Atlantique. C'est un espace naturel plein de contrastes. Du côté mer la vie est abondante et la biodiversité exceptionnelle, du côté désert un climat chaud et sec où la vie est presque impossible. Les balades en bateau sont riches en découvertes et les rencontres avec les dauphins, tortues de mer et raies-guitares ne sont pas rares. A marée basse laissent apparaître deux fois par jour les herbiers de zostères (*Zostera noltii*). Dans ces herbiers vivent entre autres des mollusques, de petites crevettes en des crabes qui se nourrissent de zostère, d'algues et de plus petits organismes vivants. Ces petits animaux des herbiers marins servent à leur tour de nourriture à deux millions d'oiseaux venant hiverner dans le parc. Le parc national du Banc d'Arguin est ainsi le domaine d'hivernation le plus important pour les oiseaux suivant la voie de migration atlantique est. Cette route migratoire est constituée d'une chaîne de vasières avec entre autres les vasières de la mer de Wadden, rendant possible la migration de certaines espèces jusqu'en Arctique. La richesse en biodiversité et l'importance du Banc d'Arguin pour les sites tels que la mer de Wadden intéresse et inspire chercheurs et écologues depuis les années quatre-vingt.

Les herbiers de zostères constituent à l'échelle mondiale des écosystèmes essentiels pour les zones côtières. Ils protègent les côtes de l'érosion, emmagasinent le dioxyde de carbone, recyclent les éléments nutritifs et abritent des espèces économiquement importantes comme les poissons. Ces herbiers sont menacés à l'échelle mondiale par l'augmentation des activités humaines dans les zones côtières. Le déclin de ces herbiers est comparable à celui des barrières de corail et des forêts tropicales.

Le but le plus important de ma thèse est de contribuer par la recherche à la protection et à la restauration des herbiers de zostères. Pour cela il faut étudier et essayer de comprendre le fonctionnement de ces herbiers intertidaux. Les herbiers de zostères sont aussi connus en tant que bio-constructeurs et d'ingénieurs des écosystèmes marins. Ces bio-constructeurs marins influencent leur environnement en cassant l'effet des vagues, en fixant les sédiments des fonds sableux, rendant ainsi l'eau plus claire. Les zostères créent ainsi des conditions de vie adéquates pour elles même et pour de nombreuses autres espèces. Les zostères jouent aussi un rôle important dans l'établissement des bases nécessaires à la construction de leur propre écosystème (bottom-up). De la même façon, les prédateurs jouent un rôle crucial en influençant leur écosystème, par exemple en se nourrissant de mollusques (top-down). Lors de ma thèse j'ai étudié l'influence du rapport bottom-up/top-down sur le fonctionnement de l'écosystème des vasières.

Les questions que je me suis posé sont: Comment fonctionne un herbier de zostères sous l'effet permanent d'un stress biochimique (haute concentration en sulfites, bottom-up)? Quelle est la fonction des collaborations spécifiques (mutualisme, bottom-up effect)? Quel est le rôle d'un prédateur migrateur (top-down effect)? Et enfin, quelle est l'influence du rapport bottom-up/top-down sur le fonctionnement de l'écosystème des vasières et pouvons nous par l'étude de ces processus mieux prédire les réactions des her-



biers de zostères aux modifications que subit leur environnement.

Lors de ma thèse j'ai cherché la réponse à ces questions en prenant pour modèle d'étude les zostères (*Z. noltii*), un mollusque bivalve, *Loripes lucinalis* et un prédateur migrateur, le bécasseau maubèche *Calidris canutus*, dans un herbier de zostères tropical intertidal du Parc National du Banc d'Arguin en Mauritanie.

## EFFETS BOTTUM-UP HERBIER DE ZOSTÈRES TROPICAL

Les zostères créent souvent une réaction positive (feedback) sur leur environnement direct en diminuant par exemple l'effet hydrodynamique (influence des vagues), en stabilisant les sédiments marins et en favorisant l'accumulation de la matière organique. La matière organique ainsi accumulée est transformée en sulfite, gaz toxique avec une odeur typique d'œufs pourris. Comment les herbiers de zostères peuvent survivre à de telles concentrations de sulfites était jusqu'ici un mystère. La solution semble résider dans la relation particulière qu'entretiennent les zostères avec le mollusque bivalve *Loripes lucinalis* (mutualisme). Dans les branchies de ce mollusque vivent des bactéries capables d'oxyder les sulfites pour produire de l'énergie. C'est de cette façon qu'elles réduisent la concentration environnante en sulfites. Les bactéries des branchies produisent à leur tour des éléments nutritifs importants pour le mollusque. Ces mollusques et leurs bactéries ne profitent pas seulement des sulfites mais aussi de l'oxygène que les zostères pompent dans le sol grâce à leurs racines. (Chapitre 2).

## PERTURBATION DE L'EFFET BOTTOM-UP

Les zostères ne sont pas les seuls organismes marins bio-constructeurs recevant l'aide d'organismes unicellulaires. Le corail ne peut exister sans ce type de collaboration. Cette forme de collaboration qu'établissent les zostères mais aussi les plantes des prés salés et les arbres des mangroves avec d'autres espèces est fragile. Il suffit que l'un des partenaires disparaisse pour qu'un écosystème tout entier soit mis en danger (Chapitre 3).

L'analyse d'images satellites montre une diminution de taille des herbiers de zostères suite aux périodes chaudes et sèches. Bien que le climat mauritanien soit habituellement chaud et sec, les études climatiques ont montré que l'été 2011 fut en particulier très chaud, venteux et sec, ce qui a accentué le processus d'évaporation de l'eau dans les herbiers de zostères. Dans le chapitre 3 nous avons étudié la relation entre la diminution de la taille des herbiers de zostères et le stress dû aux conditions climatiques extrêmes, accentuant la sécheresse à marée basse. À côté de cela nous avons étudié l'influence de la perturbation du mutualisme sur le rétrécissement des herbiers de zostères. L'analyse des images satellites montre que la concentration en zostère diminue plus rapidement dans les parties hautes des herbiers que dans les parties basses. En effet, les zostères situées dans les parties hautes de l'herbier sont à marée basse plus longtemps soumises à l'effet de

stress produit pas la sécheresse. L'analyse des images satellites et les observations faites sur le terrain montrent une diminution de taille de 50% entre 2009 et 2013. Les observations sur le terrain révélèrent aussi une faible concentration de mollusques bivalves *Loripes* dans les parties mourantes de l'herbier, induisant ainsi une plus forte concentration en sulfites que dans ces parties de l'herbier que dans celles étant encore en bonne santé. Une expérience effectuée sur le terrain a montré qu'il est possible de retarder la dégradation des zostères en ajoutant des coquillages *Loripes* à l'environnement des zostères (chapitre 3). La collaboration entre le coquillage et les zostères se révéla très importante pour combattre le stress créé par la forte concentration en sulfites. Cependant, une petite augmentation du taux de mortalité des zostères provoqua une perturbation immédiate de la collaboration entre le coquillage et les zostères, ce qui se traduit par une forte diminution de la concentration en zostères (chapitre 4). Cela démontra qu'une petite perturbation des facteurs environnementaux provoquant une augmentation du taux de mortalité des zostères pouvait avoir des conséquences désastreuses.

Différentes études ont démontré qu'une subtile augmentation de la température pouvait provoquer un décalage dans les écosystèmes. La perturbation des systèmes ayant une forte réponse positive conduit à deux états d'équilibre alternatif. Suite à la perturbation des conditions environnementales le système se retrouve décalé d'un état d'équilibre à l'autre (chapitre 3).

## **EFFET TOP-DOWN EXERCÉ PAR LE BÉCASSEAU MAUBÈCHE?**

Le Parc National du Banc d'Arguin est un des sites d'hivernation les plus importants pour le bécasseau maubèche. La sous espèce *C. c. canutus* se nourrit ici principalement de coquillages dans les herbiers de zostères. *Loripes* étant le coquillage le plus répandu et le plus nourrissant on pourrait s'attendre à ce que ce coquillage soit la proie la plus recherchée par les bécasseaux. Cela aurait pour conséquence un fort effet top-down dû à la perturbation des possibilités de collaboration entre zostères et *Loripes*. A l'encontre de nos attentes, le régime alimentaire des bécasseaux ne semble être composé que pour 50% de *Loripes* (chapitre 5). De récentes études ont montré que la faible quantité de *Loripes* dans le régime alimentaire des bécasseaux pouvait être expliquée par la toxicité légère de ce coquillage (conséquence directe de l'emménagement de sulfites par les bactéries situées dans les branchies du coquillage). Du fait de la toxicité de ce coquillage, les bécasseaux doivent compléter leur menu avec d'autres petites proies.

Le bécasseau maubèche possède un organe sensitif exceptionnel au bout de son bec. Grâce à cela il peut détecter les proies enterrées dans le sédiment humide sans contact direct avec celles-ci ('remote touch'). Ils sont ainsi capables de détecter leurs proies très rapidement. On pourrait donc s'attendre à ce qu'en certains endroits les bécasseaux mangent tous les coquillages présents dans le sédiment. Mais à l'inverse de cela, il semblerait que dans les zones de forte concentration en zostères les bécasseaux aient plus de mal à détecter leur proie. Ils détectent alors leurs proies par contact direct et non à distance

(chapitre 6). Les zostères semblent cacher de façon indirecte le petit coquillage à son prédateur principal. Combiné à la toxicité du coquillage, cela empêche la perturbation de l'équilibre mutualiste.

Dans les herbiers de zostères mourant, l'importante influence du bécasseau est possible. Dans ces conditions, le bécasseau est capable de trouver ses proies plus facilement. Dans le chapitre 6 nous avons démontré que l'efficacité du bécasseau à la recherche de sa proie diminue en fonction de l'augmentation de la concentration de l'herbier en zostères. Ce qui signifie que les bécasseaux devraient rechercher les endroits riches en proies et peu colonisés par les zostères. Cependant, nous avons montré dans le chapitre 7 que ce genre d'endroit n'est pas courant dans les vasières du Banc d'Arguin. Les endroits pauvres en zostères sont aussi pauvres en proies et les endroits riches en proies se situent toujours là où les zostères prolifèrent. Pour trouver assez de nourriture pour pouvoir survivre, les bécasseaux doivent aller à la recherche d'herbier de zostères en situation de concentration intermédiaire. Et en effet, comme nos études le laissaient penser, les bécasseaux atteignent les meilleurs résultats d'efficacité à la recherche de leurs proies dans les herbiers de zostères en état de dégradation, c'est à dire possédant une relative faible concentration de proies. À l'aide de comptage des populations de bécasseaux sur le terrain nous avons pu démontrer que les plus fortes concentrations de bécasseaux se situent en effet dans les zones intermédiaires des herbiers de zostères, là où les bécasseaux peuvent se nourrir le mieux et le plus facilement. L'effet top-down semble donc être possible, ayant pour conséquence l'accélération de la dégradation de l'écosystème. La perturbation du mutualisme entre *Loripes* et zostères étant causée par le bécasseau.

## RELATION ENTRE L'EFFET BOTTOM-UP EN TOP-DOWN

Pour pouvoir étudier l'effet top-down du bécasseau, nous avons intégré le bécasseau au modèle présenté dans le chapitre 5. Ce modèle prédit que les bécasseaux ne sont pas capables de se nourrir d'assez de coquillages pour perturber l'interaction mutualiste. Dans un premier temps nous pensions que cela était dû à la forte concentration en zostères, mais contrairement aux attentes nous nous sommes rendu compte que c'était plutôt la cause de la toxicité des coquillages. Celle-ci limite la rapidité avec laquelle les bécasseaux peuvent se nourrir (chapitre 8). Le modèle analytique montre que la pression exercée par la prédation doit être très forte pour avoir un effet. Le nombre de bécasseaux doit être en moyenne de 170 oiseaux par ha pour qu'une quantité suffisante de *Loripes* soit consommée, le système bascule alors sous un seuil critique et l'interaction mutualiste est perturbée (la concentration moyenne en bécasseau dans le Banc d'Arguin est d'environ 6 à 10 oiseaux par ha). Cependant, le modèle ci-dessus montre aussi que dans les herbiers de zostères en mauvais état une concentration moyenne normale de bécasseaux est capable d'accélérer le processus de dégradation de ces herbiers. Comme les bécasseaux se nourrissent des derniers *Loripes*, la concentration en sulfite augmente. C'est pourquoi nous pouvons en conclure que l'effet top-down des bécasseaux est probablement un effet cumulatif

qui accélère la dégradation des herbiers de zostères. Le modèle analytique utilisé dans les chapitres 5 et 8 est bien entendu une simplification de la réalité et l'interprétation de ces modèles doit être traitée avec précaution. Cet exercice théorique se voue à expliquer l'interaction entre l'effet top-down et l'effet bottom-up dans les herbiers de zostères intertidaux du Banc d'Arguin.

La conclusion de cette thèse est que l'interaction entre effets bottom-up et top-down contribue de façon importante au fonctionnement de l'écosystème des herbiers tropicaux de zostères. L'interaction entre ces effets peut aussi expliquer la destruction de ce type d'écosystème. Bien que l'espèce choisie comme modèle, le bécasseau maubèche, ait été étudié en détail, il semblerait que la façon dont l'oiseau détecte ses proies dans les herbiers de zostères soit différente de la technique utilisée en mer de Wadden. Cette thèse met aussi en évidence les risques liés aux écosystèmes marins reposant sur une interaction mutualiste. De petites modifications de l'environnement peuvent interrompre l'interaction et perturber tout un écosystème. Pour pouvoir protéger et restaurer convenablement de tels écosystèmes il est nécessaire de ne pas suivre seulement une espèce ou une sorte de changement de l'environnement mais de suivre toute une chaîne de processus comme les interactions à l'intérieur même de la chaîne alimentaire (par exemple, mutualisme, prédation et bio-constructeurs). Grâce à cela on peut plus facilement prédire la réaction d'un écosystème lors d'une perturbation.

