

De handel en wandel van Kokkel en Nonnetje in hun eerste levensjaar

**Kennis en inzicht voor herstel, inrichting en beheer op
basis van literatuur en veldonderzoek**

Rapport RIKZ/2001.036

De handel en wandel van Kokkel en Nonnetje in hun eerste levensjaar

**kennis en inzicht voor herstel, inrichting en beheer op
basis van literatuur en veldonderzoek**

Rapport RIKZ/2001.036

B. Kornman
P. Kamermans
P. Tydeman

Inhoudsopgave

VOORWOORD

SAMENVATTING

1	INLEIDING	9
1.1	ACHTERGROND	9
1.2	PROBLEEM- EN DOELSTELLING VAN HET ONDERZOEK	10
1.3	OPZET VAN HET ONDERZOEK	11
1.4	LEESWIJZER	12
2	ABIOTISCHE EN BIOTISCHE FACTOREN EN HET VOORKOMEN VAN SCHELPDIEREN IN HET INTERGETIJDEGEBIED	13
2.1	INLEIDING	13
2.2	VOORKOMEN VAN SCHELPDIEREN	15
2.2.1	<i>Inleiding</i>	15
2.2.2	<i>Primaire vestiging</i>	16
2.2.3	<i>Secundaire vestiging</i>	18
2.2.4	<i>Groei en reproductie</i>	19
2.3	INVLOED BIOTISCHE FACTOREN OP VOORKOMEN SCHELPDIEREN	19
2.3.1	<i>Eigenschappen van de schelpdieren</i>	19
2.3.2	<i>Biologische bodemruwheid en biologische sedimentstabiliteit</i>	20
2.3.3	<i>Bioturbatie</i>	21
2.3.4	<i>Predatie, interferentie en concurrentie</i>	21
2.4	INVLOED ABIOTISCHE FACTOREN OP VOORKOMEN SCHELPDIEREN	22
2.4.1	<i>Klimaat</i>	23
2.4.2	<i>Saliniteit</i>	23
2.4.3	<i>Bodemeigenschappen</i>	24
2.4.4	<i>Hydrodynamiek</i>	24
2.4.5	<i>Substraatdynamiek</i>	28
2.5	SYNTHESE	30
3	HET VELDONDERZOEK	36
3.1	INLEIDING	36
3.2	DE ONDERZOEKSLOCATIES	36
3.3	METINGEN	37
3.3.1	<i>Plaat van Baarland</i>	37
3.3.2	<i>Groninger Wad</i>	39
3.4	RESULTATEN VELDONDERZOEK PLAAT VAN BAARLAND EN GRONINGER WAD	39
3.4.1	<i>Primaire vestiging</i>	39
3.4.2	<i>Handhaving</i>	42
3.4.3	<i>Groei</i>	43
3.5	DISCUSSIE RESULTATEN	44
3.5.1	<i>Primaire vestiging</i>	44
3.5.2	<i>Handhaving</i>	45
3.5.3	<i>Groei</i>	45
4	CONCLUSIES	46
4.1	INLEIDING	46

4.2	CONCLUSIES UIT HET ONDERZOEK	46
4.3	IMPLICATIES VOOR BEHEER EN INRICHTING	47
5	LITERATUURLIJST	49
6	GEREALISEERDE PRODUCTEN BINNEN HET ONDERZOEK	59

Lijst van figuren

- Fig. 1.1 Geomorfologie intergetijdengebied Westerschelde en gemiddelde biomassa (Vroon et al, 1997).
- Fig. 2.1 Conceptueel model dat weergeeft hoe fysische en biologische factoren van invloed kunnen zijn op het voorkomen van schelpdieren in intergetijdengebieden. (De verschillende levensstadia van de schelpdieren worden weergegeven met gele blokjes. De processen die het voorkomen bepalen zijn met roze blokjes weergegeven. Uitwisseling tussen water en bodem en de interactie tussen de factoren wordt met blauwe pijlen weergegeven. Hoe de levenscyclus zich afwisselend voltrekt in het water en in de bodem wordt weergegeven met de zwarte pijlen).
- Fig. 2.2 Nonnetjeslarven in de waterkolom (n/m^3) en Nonnetjesbroed op verschillende hoogtes op een plaat (n/m^2) in de Waddenzee in de periode van 14 mei tot 16 juni. (De grootte van larven en broed was tussen 125 μm en 250 μm . De waterdiepte en overspoelingsduur zijn aangegeven voor de verschillende locaties op de plaat (naar Günther, 1991)).
- Fig. 2.3 Schematische weergave van de twee migraties die Nonnetjes in hun eerste levensjaar uitvoeren in de Waddenzee (naar Beukema, 1993).
- Fig. 2.4 Dichtheden van pas gevestigde Nonnetjes in de westelijke Waddenzee (naar Piersma, 1995).
- Fig. 2.5 Globale indicatie van de invloed van hydrodynamiek en substraatdynamiek op vestiging, handhaving en groei van schelpdieren in intergetijdengebieden.
- Fig. 3.1 Ligging Plaat van Baarland en Groninger Wad.
- Fig. 3.2 Stroomsnelheid Plaat van Baarland en Groninger Wad.
- Fig. 3.3 Meetnet op Plaat van Baarland.
- Fig. 3.4 Meetnet op Groninger Wad.
- Fig. 3.5 Primaire vestiging Nonnetje en Kokkel op Plaat van Baarland, juni 1997.
- Fig. 3.6 Vergelijking primaire vestiging Nonnetje op Groninger Wad en Plaat van Baarland, juni 1997.
- Fig. 3.7 Substraatdynamiek bij doortij en springtij op Plaat van Baarland rond de primaire vestiging, juni 1997.
- Fig. 3.8 Sedimentsamenstelling Plaat van Baarland, juni 1997.
- Fig. 3.9 Dichtheden adulte Nonnetjes en Kokkels op Plaat van Baarland, april 1997.
- Fig. 3.10 Lokale populatieontwikkeling Nonnetjes op de Plaat van Baarland, 1997.
- Fig. 3.11 Lokale populatieontwikkeling Kokkels op de Plaat van Baarland, 1997.
- Fig. 3.12 Lengte-frequentieverdeling op verschillende dagen van de Kokkels op de Plaat van Baarland, 1997.

voorwoord

Het in dit rapport beschreven onderzoek heeft plaatsgevonden in het kader van studies van het RIKZ naar de effecten van inrichting en gebruik van estuaria op de daar aanwezige levensgemeenschappen. Bij deze studies vormen relaties tussen het voorkomen van bodemdieren en omgevingsfactoren een belangrijk aandachtspunt. Dit rapport is de weerslag van een drie jaar durend bureau- en veldonderzoek naar de invloed van water- en sedimentbeweging op het voorkomen van schelpdieren in zacht substraat in het intergetijdengebied. Het onderzoek is gefinancierd vanuit WONS waterkeren (DYNASTAR) en WONS waterbeheren (IN*GE) en uitgevoerd in samenwerking met het Nederlands Instituut voor Oecologisch Onderzoek - Centrum voor Estuariene en Mariene Oecologie, Rijksuniversiteit Groningen - vakgroep Mariene Biologie, Universiteit Utrecht - vakgroep Fysische Geografie, Delta Project Management, Bureau Waardenburg en Universiteit Wageningen. Vanuit deze instituten hebben Daan Bos, Hilda Bouma, Peter de Vries, Marco Duiker, Kaj van Doorn en Marit Borst het onderzoek uitgevoerd onder begeleiding van Peter Herman, Wim Wolff, Jan-Rik van den Berg, Aart Kroon en Paul Torfs. Vanuit het RIKZ zijn Aad Smaal, Kees Storm, Karel Essink, Peter Tydeman, Jetty Eppinga (†), Bart Kornman, Harm Verbeek, Fred Twisk en Jaap Graveland bij het onderzoek betrokken geweest.

samenvatting

Door menselijke ingrepen in het kustwatersysteem treden er veranderingen op in de morfologie en hydraulica. Deze abiotische omgevingsfactoren zijn van belang voor de leefomstandigheden van bodemdieren. Bodemdieren zijn het voedsel voor vogels, vissen en andere predatoren. Door de positie van bodemdieren in het ecosysteem kunnen menselijke ingrepen, via veranderingen in de morfologie en hydraulica, invloed hebben op de ecologie van het watersysteem. Kennis over de relatie tussen morfologie-hydraulica en bodemdieren is daarom essentieel bij het ontwerpen, beoordelen en evalueren van beheers- en inrichtingsmaatregelen.

Bij het RIKZ wordt onderzoek gedaan naar de relaties tussen abiotische karakteristieken van het intergetijdengebied en het ruimtelijk en temporeel voorkomen van bodemdieren. De verspreiding, biomassa en soortensamenstelling van het benthos is afhankelijk van verschillende abiotische en biotische factoren. Verschillen in leefwijze en de aanpassing van de verschillende soorten aan deze omgevingsfactoren resulteren in een per soort karakteristiek voorkomen in het intergetijdengebied. Afhankelijk van de beschouwde tijd- en ruimteschalen wordt het voorkomen in meer of mindere mate bepaald door specifieke omgevingsfactoren. Op de schaal van estuaria wordt de totale biomassa bepaald door het voedselaanbod. Binnen een estuarium wordt het ruimtelijk patroon in de aanwezigheid en verspreiding van soorten in hoge mate gestuurd door de saliniteitsgradient. Binnen een saliniteitszone, of delen van het intergetijdengebied, wordt het voorkomen van de soorten beïnvloed door hoogteligging, sedimentsamenstelling en hydrodynamiek. Het klimaat is een belangrijke factor achter de variatie in de aanwezigheid van soorten in de tijd. In het hier gerapporteerde onderzoek is specifiek gekeken naar de mogelijke invloed van hydrodynamiek (stroming) en substraatdynamiek (bewegen van het sediment) op de ruimtelijke en temporele variatie in de verspreiding en het gedrag van schelpdieren in het intergetijdengebied. Het onderzoek richtte zich op de vestiging, handhaving en groei van de schelpdieren. Veldonderzoeken in de Westerschelde (Plaat van Baarland) en Waddenzee (Groninger Wad) vormden een belangrijk onderdeel van het onderzoek. Bij het veldwerk is gedurende een jaar de ontwikkeling van de populatie van Nonnetje en Kokkel gevolgd en zijn de hydro- en substraatdynamische omstandigheden gemeten. Hierbij is gekeken naar de ruimtelijke verdeling van en temporele variatie in de vestiging, handhaving (sterfte en migratie) en groei in het eerste levensjaar van deze schelpdieren en de mogelijke invloed van de sedimentbeweging en stroming hierop.

Het beeld dat uit het veldonderzoek en uit de literatuur naar voren komt is dat in het vroegste levensstadium van deze bodemdieren, d.w.z. bij de vestiging, de lokale hydrodynamische omstandigheden dominant zijn voor het bepalen van de ruimtelijke verdeling van de broedjes in het intergetijdengebied. Tijdens de vestiging maken de pelagische larven (broedjes) van het Nonnetje en de Kokkel, ze zijn dan ongeveer 0,3 mm groot, de overgang van water naar de bodem. De vestiging was op de Plaat van Baarland het grootst hoog in het intergetijdengebied terwijl op het Groninger Wad de grootste dichtheden laag in het intergetijdengebied werden gevonden. De grootte van de vloed- en

ebstroomsnelheden in het intergetijdengebied, en de daarmee samenhangende sedimentbeweging, blijken het vestigingspatroon te bepalen. Als de stroomsnelheid en sedimentbeweging te hoog wordt spoelen de broedjes uit de bodem. Op de Plaat van Baarland is de dynamiek laag in het intergetijdengebied zo hoog dat de broedjes zich daar slechts zeer moeilijk kunnen vestigen. Op het Groninger Wad is de stroomsnelheid veel lager dan op de Plaat van Baarland, waardoor de broedjes zich laag in het intergetijdengebied goed kunnen vestigen. Een maand na de vestiging vindt migratie van de schelpdieren plaats, ze zijn dan 2 tot 3 mm groot. Op de Plaat van Baarland migreren ze naar de lager gelegen, relatief meer dynamische delen van het intergetijdengebied. De vestigingspatronen vlakken hierdoor uit maar de dichtheden waren in het najaar nog steeds het grootst op de locaties waar de hoogste vestiging was opgetreden. In de Waddenzee vindt na de primaire vestiging migratie plaats naar de hoger gelegen delen van het intergetijdengebied. Dit migreren lijkt een actief proces te zijn. Dit gedrag wordt mogelijk veroorzaakt door competitie om voedsel of door interferentie als gevolg van de hoge vestigingsdichtheden. Bij de handhaving van de schelpdieren gaan biotische factoren de ontwikkeling in de ruimtelijke verdeling meer meebepalen. In de Waddenzee is ook geconstateerd dat in de winter 1^e jaars Nonnetjes van hoger gelegen delen naar lager gelegen delen in het intergetijdengebied migreren. In het najaar zijn, op de Plaat van Baarland, de Kokkels die laag in het intergetijdengebied zitten gemiddeld 10 tot 15 mm groot terwijl in de hoog gelegen delen de kokkels gemiddeld 5 tot 6 mm groot zijn. De groeimogelijkheden in het lager gelegen deel zijn beter omdat de kokkel, een filterfeeder, door de langere overspoelingsduur van de lager gelegen delen meer tijd heeft om te eten. De Nonnetjes, een facultatieve deposit- en filterfeeder, zijn op de Plaat van Baarland in het najaar allemaal ongeveer even groot namelijk 7 mm.

Implicaties voor beheer en inrichting

Uit het onderzoek is gebleken dat er in het intergetijdengebied gebieden zijn waar een grote vestiging plaatsvindt van het broed van Nonnetje en Kokkel. In de Waddenzee liggen deze 'vestigingsgebieden' globaal tussen de laagwaterlijn en de 0 m NAP lijn. In de Westerschelde lijken deze gebieden globaal boven de 0,5 m NAP lijn te liggen. Voor het verkrijgen van een goede schelpdierpopulatie zijn de vestigingsgebieden van cruciaal belang. Ook omdat vanuit de vestigingsgebieden de schelpdieren naar andere delen van het intergetijdengebied migreren waar de vestiging lager of niet mogelijk was als gevolg van de hydrodynamische omstandigheden. Bij het beheer is het noodzakelijk rekening te houden met deze vestigingsgebieden. Door ingrepen (baggeren, storten) kunnen de hydrodynamische omstandigheden in het intergetijdengebied veranderen waardoor het areaal van deze vestigingsgebieden mogelijk vermindert. Verstoring van deze vestigingsgebieden kan negatieve gevolgen hebben voor de vestiging van schelpdieren en daarmee voor een schelpdierpopulatie. Bij de inrichting van een intergetijdengebied moet worden gestreefd naar een mozaïek van gebieden met lagere en hogere dynamiek. Het is nodig om delen in dat intergetijdengebied te hebben waar de maximum dieptegemiddelde stroomsnelheid niet boven 0,5 tot 0,6 m/s uitkomt. Hiermee zijn de hydrodynamische condities geschikt voor primaire vestiging van schelpdieren. De gradiënt in de hoogteligging dient niet te steil te zijn (<1:500). Door gebieden te creëren die gekenmerkt worden door een diversiteit aan dynamiek en gradiënten in hoogteligging wordt een diversiteit aan habitats gemaakt waardoor zowel vestigings- als groeigebieden voor schelpdieren voorhanden zijn. Het inzicht dat deze studie heeft opgeleverd zal toegepast gaan worden in verder onderzoek zoals het maken van een ecotopenclassificatie.

1 Inleiding

1.1 Achtergrond

In het Nederlandse kustgebied worden al decennia lang ingrepen gedaan o.a. ten behoeve van de landaanwinning, kustverdediging en scheepvaart. Deze menselijke ingrepen leiden tot veranderingen in de morfologie en hydraulica, de morfodynamiek, in de directe omgeving van de ingreep. Maar vaak kunnen deze ingrepen ook tot ver buiten de directe omgeving tot veranderingen in de morfodynamiek leiden. Deze fysische veranderingen kunnen op kleine en grote schaal leiden tot veranderingen van het ecosysteem.

Een duidelijk voorbeeld van de effecten van ingrepen zijn de veranderingen die zijn opgetreden in de Westerschelde als gevolg van de verdiepingsactiviteiten. De grootschalige morfologische dynamiek is afgenomen waardoor de omvang van de platen en de plaathoogte is toegenomen en de slikhoogte op veel plaatsen is afgenomen (Huijs, 1996). Tegelijkertijd vertoont de bodem steeds meer beweging, de dynamiek op kleine schaal neemt toe (Vroon et al, 1997). Niet alleen de oppervlakte aan en hoogte van het intergetijdengebied maar ook belangrijke habitatkarakteristieken als sedimentsamenstelling en hydrodynamiek kunnen zich dus wijzigen (Huijs, 1995). Deze fysische omgevingsfactoren zijn van belang als leefomstandigheden van de bodemdieren. De bodemdieren in het intergetijdengebied zijn het voedsel voor vogels, vissen en andere predators. Het voorkomen en de aantallen vogels in het intergetijdengebied wordt in belangrijke mate gereguleerd door de mogelijkheid in de dagelijkse voedsel behoefte te voorzien (Evans, 1976; Goss-Custard, 1985). De voedselopnamemogelijkheden voor bodemdieretende vogels worden met name bepaald door de omvang van het beschikbare prooiaanbod (Piersma, 1987), de verdeling daarvan in het intergetijdengebied (Zwarts, 1980) en de beschikbare tijd om erop te kunnen foerageren (droogvalduur). Al deze aspecten hebben een relatie met de morfologie en hydraulica. Door de sleutelpositie van bodemdieren in het ecosysteem kunnen menselijke ingrepen, via de veranderingen in de morfologie en hydraulica, in belangrijke mate de ecologie van een watersysteem beïnvloeden. Kennis over de relatie tussen morfologie-hydraulica en bodemdieren is daarom essentieel bij het nemen van beheers- en inrichtingsmaatregelen (Bos, 1996).

In het kader van deze problematiek zijn bij het Rijksinstituut voor Kust en Zee (RIKZ) studies gedaan naar de relaties tussen abiotische karakteristieken van het zoute watersysteem en het voorkomen van fauna en studies naar de gevolgen van menselijk handelen op b.v. bodemdieren. Doel van deze studies is duidelijk te krijgen wat de mogelijke gevolgen zijn van ingrepen en een veranderende morfologie en hydraulica in het kustwatersystemen voor de samenstelling en verspreiding van fauna in het ecosysteem (bv. Jager, 1999). Deze kennis kan worden gebruikt voor het vormgeven van herstel- of natuurontwikkelingsprojecten of voor het maken van prognoses van de ecologische effecten ten gevolge van morfologische en hydraulische veranderingen bij het aanleggen van bv. de tweede Maasvlakte, vaargeulverruiming in de Westerschelde of het aanleggen van een vliegveld in zee.

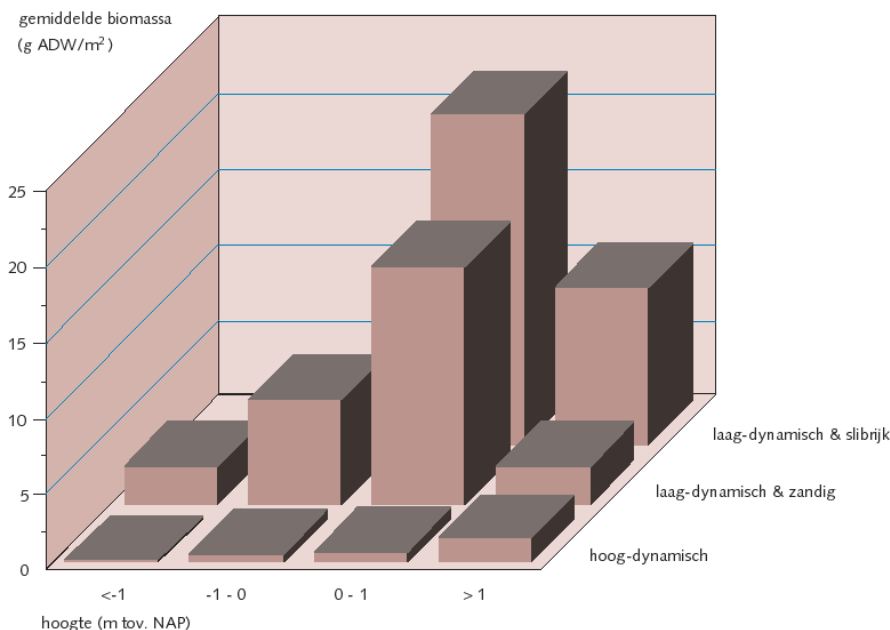
Het in dit rapport beschreven onderzoek is het resultaat van een dergelijke studie. Het onderzoek is uitgevoerd binnen de projecten IN*GE, onderdeel SEBES, en DYNASTAR, onderdeel ECOMOR in de periode 1995-1999.

1.2 Probleem- en doelstelling van het onderzoek

De verspreiding, soortensamenstelling, dichtheid en biomassa van bodemdieren is afhankelijk van een groot aantal abiotische en biotische factoren. Abiotische factoren zijn o.a. saliniteit en sedimentsamenstelling en de dynamiek hierin. Biotische factoren zijn o.a. primaire produktie en predatie. Verschillen in leefwijze en de aanpassing van de verschillende soorten bodemdieren aan de abiotische en biotische factoren resulteren in een per soort karakteristiek voorkomen in het intergetijdengebied (Van der Meer, 1991).

Het ruimtelijke patroon in het bodemdiervoorkomen in de Westerschelde wordt op de schaal van het estuarium gestuurd door de saliniteitsgradiënt en de primaire produktie (voedselbeschikbaarheid) (Heip et al, 1995). Binnen een saliniteitszone (zout, brak of zoet) in het estuarium komen in het intergetijdengebied duidelijk verschillen in dichtheden en soorten voor. Hierbij lijkt een relatie te bestaan tussen het bodemdiervoorkomen en de sedimentsamenstelling en hoogteligging. Maar dergelijke relaties verklaren het voorkomen in beperkte mate. De gedachte is dat, naast sedimentsamenstelling, hydrodynamiek en substraatsdynamiek een belangrijke invloed hebben op de ruimtelijke variatie in het voorkomen van bodemdieren (Ysebaert & Meire, 1991). Een sterke aanwijzing hiervoor wordt gegeven in Vroon et al. (1997). Op basis van geomorfologisch uiterlijk en hoogteligging van het intergetijdengebied kon een onderscheid in biomassa worden gevonden tussen 'hoog' en 'laag' dynamische delen. Het geomorfologische uiterlijk wordt verondersteld een weerspiegeling te zijn van de grootte van de hydro- en substraatsdynamische condities. De 'hoogdynamische' delen (bv. megaribbelsvelden) worden gekarakteriseerd door een veel lagere biomassa dan de 'laagdynamische' delen (figuur 1.1). De grootste biomassa wordt gevonden op een hoogte net boven NAP.

Figuur 1.1
Geomorfologie Intergetijdengebied
Westerschelde en gemiddelde biomassa
(Vroon et al., 1997)



Binnen de delen van het intergetijdengebied die als 'laagdynamisch' zijn geclassificeerd worden ook grote verschillen in biomassa gevonden. Deze verschillen kunnen op basis van sedimentsamenstelling niet significant worden verklaard (Bos, 1996). Binnen deze als 'laagdynamisch' geclassificeerde delen bestaat ook een variatie in de grootte van hydro- en substraatdynamiek. Het vermoeden is dat ook in deze relatief laagdynamische gebieden de hydro- en substraatdynamiek belangrijke verklarende variabelen zijn voor de ruimtelijke variatie in het bodemdiervoorkomen. De gegevens om de invloed van de hydro- en substraatdynamiek op het voorkomen van bodemdieren te onderbouwen ontbraken echter. Om meer inzicht te krijgen in die invloed is drie jaar lang onderzoek verricht. Doelstelling van dit "SEBES-ECOMOR" onderzoek was:

Het verkrijgen van inzicht in de invloed van hydro- en substraatdynamiek op het bodemdiervoorkomen in het intergetijdengebied. Het voorkomen is gedefinieerd als de temporele ontwikkeling en ruimtelijke variatie in de vestiging, handhaving (migratie en sterfte) en groei van bodemdieren en kan worden uitgedrukt in bijvoorbeeld aantallen soorten, dichtheden en biomassa.

In het intergetijdengebied leven een groot aantal soorten bodemdieren, zoals wormen, schelpdieren en kreeftachtigen. Op basis van hun grootte worden deze onderverdeeld in micro-, meio- en macrozoöbenthos. Het onderzoek heeft zich beperkt tot schelpdieren en daarin is specifiek gekeken naar twee soorten die in zacht substraat leven: *Macoma baltica* (Nonnetje) en *Cerastoderma edule* (Kokkel). De keuze voor deze twee soorten werd ingegeven door het feit dat deze algemeen voorkomen in het Nederlandse zoute intergetijdengebied. Daarmee zijn ze een belangrijke voedselbron voor bijvoorbeeld vogels, terwijl de Kokkel ook van belang is voor de schelpdiervisserij. Daarnaast is er ook een verschil in levenswijze tussen Nonnetje en Kokkel waardoor er een verschil kan zijn in de invloed van substraatdynamiek op bijvoorbeeld de handhaving.

1.3 Opzet van het onderzoek

Het onderzoek is in drie jaar uitgevoerd door biologen en geomorfologen. In onderlinge samenwerking hebben zij biologische, fysische en morfologische metingen en analyses verricht. Veldonderzoeken op de Plaat van Baarland in de Westerschelde en op het Groninger Wad in de Waddenzee vormden een belangrijk onderdeel van het onderzoek. Doel hiervan was om door het gelijktijdig meten van de heersende hydro- en substraatdynamiek en het bodemdiervoorkomen inzicht te krijgen in de veronderstelde invloed. De keuze om zowel in de Westerschelde als de Waddenzee onderzoek te doen werd ingegeven door het verschil in hydrodynamica tussen deze gebieden. In het eerste jaar is een pilot-studie in het veld uitgevoerd om methoden en technieken te testen. In het tweede jaar heeft het hoofdveldwerk plaatsgevonden. Naast het veldwerk zijn verschillende bureaustudies uitgevoerd waarin o.a. literatuuronderzoek is gedaan naar de invloed van abiotische en biotische factoren op het voorkomen van bodemdieren in het algemeen en meer specifiek naar de invloed van stroomsnelheid, overspoelingsduur, erosie-sedimentatie en sedimenttransport (de hydro- en substraatdynamiek) op de ruimtelijke en temporele variatie in vestiging, handhaving en groei van schelpdieren. Analyse van de metingen en het verklaren van de uitkomsten heeft in het derde jaar plaatsgevonden.

1.4 Leeswijzer

In hoofdstuk 2 wordt een uitgebreid beeld geschetst van de invloed van abiotische en biotische omgevingsfactoren op het voorkomen van schelpdieren. Er wordt stilgestaan bij de vestiging, handhaving en groei van schelpdieren in het intergetijdengebied en de wijze waarop biologische en fysische processen de populatieontwikkeling beïnvloeden. Het hoofdstuk wordt afgesloten met een synthese waarbij specifiek wordt stil gestaan bij de mogelijke invloed van hydro- en substraatdynamiek. De onderzoekslocaties, het veldonderzoek en de resultaten van de veldmetingen worden in hoofdstuk 3 beschreven en bediscussieerd. In hoofdstuk 4 worden de conclusie weergegeven en worden de implicaties van de resultaten voor inrichting en beheer geschetst.

2 Abiotische en biotische factoren en het voorkomen van schelpdieren in het intergetijdengebied

2.1 Inleiding

Het voorkomen van bodemdieren is afhankelijk van zowel abiotische als biotische omgevingsfactoren. Een hele reeks factoren speelt hierbij, op verschillende tijd- en ruimteschalen, een rol. Hierbij moet worden gedacht aan klimaat, saliniteit, voedselaanbod, sedimentsamenstelling, stroomsnelheid en sedimenttransport. Verschillen in leefwijze, mobiliteit en de aanpassing aan de abiotische en biotische omstandigheden van verschillende soorten bodemdieren resulteren in een per soort karakteristieke verspreiding. Hierdoor kunnen gebieden gekenmerkt worden door specifieke soorten bodemdieren.

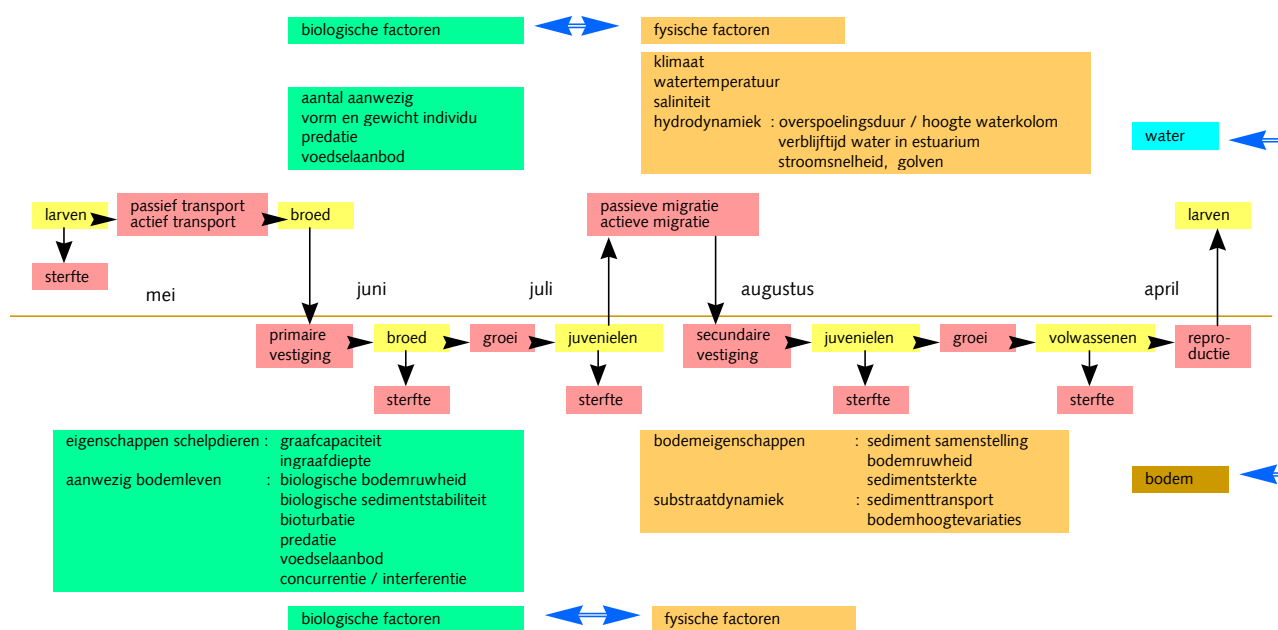
In dit hoofdstuk wordt de invloed van abiotische en biotische factoren en processen op de temporele en ruimtelijke variatie in het voorkomen van schelpdieren in het intergetijdengebied beschreven. Voorbeelden van deze factoren en processen zijn de samenstelling van de bodem, bodembeweging, het omwerken van het sediment door Wadpieren of de diepte waarop de schelpdieren zitten ingegraven. Schelpdieren die in zacht substraat leven doorlopen verschillende levensstadia in het water en in de bodem. Hierdoor lenen zij zich uitstekend voor het bestuderen van de relatie tussen het voorkomen van bodemdieren enerzijds en morfologie en hydraulica van een bepaald gebied anderzijds. Gedurende het larvale stadium bevinden de dieren zich in het water. Wanneer de hydrodynamische omstandigheden het toelaten zullen ze naar de bodem zinken. Na een korte periode (maand) treedt onder bepaalde omstandigheden migratie via het water op, waarna de dieren voor een tweede keer op de bodem terecht komen. Tijdens hun verdere leven zijn de schelpdieren ingegraven in de bodem. Hier zijn ze relatief veilig voor predators. Bodemerosie kan tot gevolg hebben dat de dieren uitspoelen. Naast die veiligheid door ingraving zijn de dieren afhankelijk van contact met het bodemoppervlak voor voedsel en zuurstof. Dit contact wordt gehandhaafd met behulp van twee flexibele buisvormige organen, de sifonen. De instroom-sifon wordt gebruikt voor voedsel- en zuurstofopname, terwijl de feces het dier verlaten via de uitstroom-sifon. Plotselinge begraving door een laag sediment die groter is dan de maximale lengte van de sifonen en/of de graafcapaciteit van het schelpdier, kan overleving belemmeren of onmogelijk maken (Bijkerk, (1988).

Het Nonnetje (*Macoma balthica*) en de Kokkel (*Cerastoderma edule*) zijn twee algemeen voorkomende soorten schelpdieren in het zachte substraat in de Nederlandse kustwateren. In Nederland worden Nonnetjes tot een lengte van 2.5 cm gevonden. De ingraafdiepte van volwassen dieren is seizoensgebonden en varieert van 3 tot 10 cm (Zwarts & Wanink, 1989). Het Nonnetje heeft een instroom- en uitstroom-sifon die los van elkaar bewogen worden. Het meeste voedsel wordt van de bodem gegraasd, maar onder bepaalde omstandigheden wordt een deel van het voedsel uit het water opgenomen (Kamermans, 1994). Kokkels bereiken een grootte van 4 cm. De sifonen van de Kokkel zijn veel korter dan die van het Nonnetje. Dit resulteert in een kleinere gemiddelde

ingraafdiepte van ongeveer 2 cm (Zwarts & Wanink, 1989). De Kokkel is voor de voedselopname afhankelijk van filtratie van het water (Kamermans, 1994).

Uit bovenstaande korte beschrijving wordt duidelijk dat hydrodynamiek en substraatdynamiek een grote rol kunnen spelen bij het voorkomen van schelpdieren in intergetijdengebieden. De basis voor de beschrijving van de invloed van omgevingsfactoren in de volgende paragrafen van dit hoofdstuk wordt gevormd door het conceptuele model gepresenteerd in figuur 2.1. In dit figuur wordt weergegeven welke fysische en biologische factoren van invloed zijn op het voorkomen van schelpdieren. Antropogene factoren, zoals het effect van vervuiling met b.v. zware metalen of voedingsstoffen, of effecten van visserij, of baggeren en storten van sediment op het voorkomen van de schelpdieren vallen buiten het bestek van dit rapport. De plaats van hydrodynamiek en substraatdynamiek in

Figuur 2.1 Conceptueel model dat weergeeft hoe fysische en biologische factoren van invloed zijn op het voorkomen van schelpdieren in het intergetijdengebied. (De verschillende levensstadia worden weergegeven met gele blokjes. De processen die het voorkomen bepalen zijn met roze blokjes weergegeven. Uitwisseling tussen water en bodem en de interactie tussen de factoren wordt weergegeven door de pijlen. Hoe de levenscyclus zich afwisselend voltrekt in het water en de bodem wordt met zwarte pijltjes weergegeven)



het schema laat zien dat met deze factoren rekening moet worden gehouden bij het nemen van beheers- en inrichtingsmaatregelen. Een toename van gebieden met een hoge stroomsnelheid in een estuarium zou bijvoorbeeld het gebied waar jonge schelpdieren naar de bodem kunnen zinken verkleinen. Evenzo kan een grotere bodembeweging de omstandigheden voor het voorkomen van schelpdieren minder gunstig maken. Dergelijke veranderingen kunnen grote gevolgen hebben voor de rest van het ecosysteem. Sommige vogelsoorten zijn bijvoorbeeld afhankelijk van de schelpdieren voor hun voedsel.

De grootte van het getijverschil varieert langs de Nederlandse kust. In de monding van de Westerschelde is het verschil ongeveer 4 m, in de westelijke Waddenzee ongeveer 1.5 m en in de oostelijk Waddenzee ongeveer 3 m. Door deze verschillen zal de dynamiek eveneens verschillen; de gemiddelde stroomsnelheden zullen in de Westerschelde hoger zijn dan in de Waddenzee. In gebieden met een relatief hoge dynamiek zullen de biotische factoren een kleinere invloed hebben op de temporele en ruimtelijke variatie in vestiging, handhaving en groei van schelpdieren dan in gebieden met een relatief lage dynamiek. Door op twee locaties onderzoek te doen (Westerschelde en Waddenzee) waartussen een verschil in dynamiek bestaat kan het relatieve belang van hydrodynamiek en substraatdynamiek t.o.v. andere omgevingsfactoren beter worden vastgesteld.

Een belangrijk aspect bij het beschouwen van de invloed van omgevingsfactoren op het voorkomen van bodemdieren zijn de tijd- en ruimteschalen waarop processen zich afspelen en datgene wat wij waarnemen. Alles wat wij waarnemen doen we op een bepaalde plaats en op een bepaald tijdstip, en op een bepaalde ruimteschaal en bepaalde tijdschaal. Men is zich goed bewust van de tijd en plaats van de waarnemingen. Van de tijd- en ruimteschaal van processen die de waarneming bepalen is men zich vaak veel minder bewust, ondanks het feit dat processen sterk bepalend zijn voor datgene wat wij waarnemen. Een voorbeeld hiervan is dat wij in een bepaald jaar waarnemingen doen van het voorkomen van bijvoorbeeld Kokkels op een plaat en dit trachten te verklaren op basis van fysische factoren die we in dat zelfde jaar hebben gemeten. Hierbij kun je dan een correlatie vinden tussen deze twee. Toch hoeft dit geen causaal verband te zijn, want het kan zo zijn dat het voorkomen van Kokkels in dat bepaalde jaar bepaald is door de uitzinking die in het voorgaande jaar heeft plaatsgevonden. Of het patroon is door verplaatsingen van jonge dieren in dat bepaalde jaar ontstaan en heeft niets meer te maken met de fysische factoren die je op dat moment aan het meten bent. Een ander voorbeeld betreft de relatie tussen stroomsnelheid en korrelgrootte van het sediment. Over het algemeen wordt fijn sediment aangetroffen op plaatsen met lage stroomsnelheden en grof sediment bij hoge stroomsnelheden. Op een bepaalde plaats voor de kust van Nova Scotia in Canada vinden we echter fijn sediment bij hoge stroomsnelheden (Hollister & McCave, 1984). Dit sediment is daar in vroeger tijden onder andere hydrodynamische omstandigheden terecht gekomen. De hoeveelheid is zo groot dat, zelfs bij de huidige hoge stroomsnelheden, nog niet al het sediment naar een andere plaats is getransporteerd. Dat ook de ruimteschaal waarop men kijkt effect heeft wordt geïllustreerd door het volgende voorbeeld. Aan de hand van een literatuurstudie naar productie en consumptie van biologische deeltjes in estuaria komen Heip et al. (1995) tot de volgende conclusie: op estuarium schaal is de groei van filterende bodemdieren afhankelijk van de groeimogelijkheden voor eencellige algen, terwijl lokale verschillen in groei worden veroorzaakt door verschillen in voedselaanbod als gevolg van de hydrodynamiek.

2.2 Voorkomen van schelpdieren

2.2.1 Inleiding

Het voorkomen van schelpdieren in intergetijdengebieden is de resultante van verschillende processen. Voordat wordt overgegaan tot de bespreking van de effecten van de verschillende factoren op het voorkomen van schelpdieren, worden eerst de begrippen **vestiging**, **handhaving** en **groei** uitgelegd. De schelpdieren laten in het voorjaar geïnitieerd door een stijging van de

watertemperatuur grote hoeveelheden ei- en zaadcellen vrij in het water (o.m. De Wilde & Berghuis, 1977; Honkoop & Van der Meer, 1997). De cellen vormen zich tot larven en bevinden zich gedurende dit larvale stadium in het water (zie figuur 2.1). De sterfte van larven kan oplopen tot wel 50% per dag (Stoner, 1990). Wanneer de hydrodynamische omstandigheden het toelaten zullen de inmiddels in broed veranderde larven naar beneden zinken voor **primaire vestiging** in de bodem (zie figuur 2.1). De hoeveelheid geproduceerde larven en de sterfte (o.a. predatie) in de larvale fase bepalen hoeveel larven aan de primaire vestiging in het intergetijdengebied kunnen deelnemen. Ook in de vestigingsfase treedt sterfte op, bv. door begraving van het broed. Vervolgens treedt in het eerste levensjaar onder bepaalde omstandigheden migratie via het water op, waarna de schelpdieren zich voor de tweede keer op de bodem kunnen vestigen. Door sterfte is een kleiner aantal schelpdieren beschikbaar voor de migratie bij deze zogenaamde **secundaire vestiging** (zie figuur 2.1). Tijdens de verdere groei leven de schelpdieren ingegraven in de bodem en treedt opnieuw sterfte op, bv. door predatie of voedseltekort. De overlevende dieren bereiken door **groei** de volwassen staat en kunnen weer voor nieuwe larven zorgen (zie figuur 2.1).

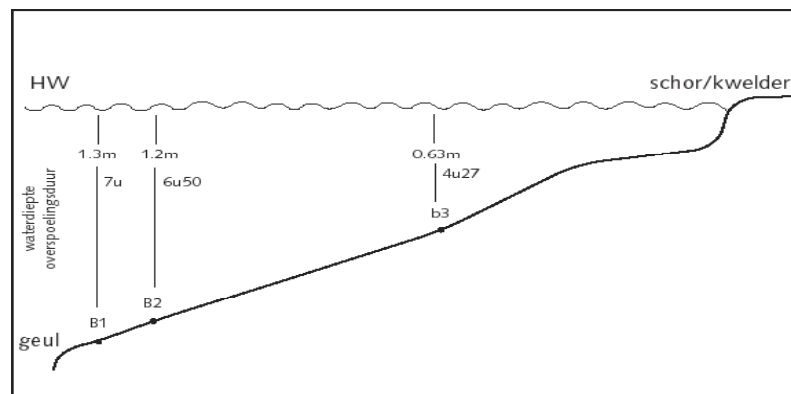
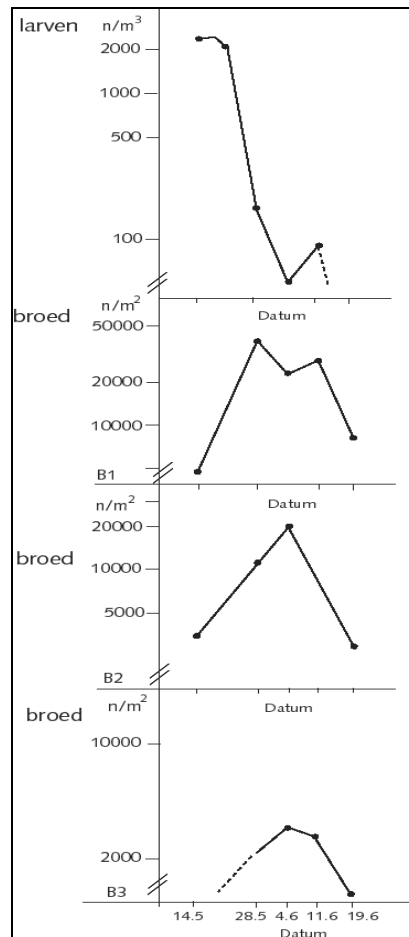
In dit rapport worden schelpdieren voorkomend in intergetijdengebieden onderzocht. Dat wil zeggen dat larven die niet in dat gebied zijn geproduceerd, maar zich daar wel vestigen van buiten het systeem komen. Evenzo zullen dieren die naar de geul migreren uit het systeem verdwijnen. In dit verband is het belangrijk om de schaal waarop het voorkomen wordt gezien te bepalen. Migratie op kleine schaal (bijvoorbeeld enkele m²) kan verlies uit het ene deel van de plaat en toename in het andere deel van de plaat betekenen, terwijl diezelfde migratie bekeken op de schaal van de gehele plaat een gelijkblijvend netto resultaat geeft en dus niet als een verlies wordt beschouwd. Sterfte is echter altijd een verlies onafhankelijk van de schaal waarop gekeken wordt. **Handhaving** betreft het aanwezig blijven op de plaat. Dat betekent dat het deel van de schelpdieren dat niet verdwijnt door sterfte of door migratie naar andere delen van het intergetijdengebied zich handhaaft.

2.2.2 Primaire vestiging

Door de samensmelting van ei- en zaadcellen die de volwassen schelpdieren hebben losgelaten ontstaan larven. Ongeveer 3 weken daarna hebben de vrij in het water zwevende larven schelpjes gevormd. Ze zijn dan rond de 0.3 mm groot en worden broed genoemd. Dit is het moment waarop het broed overgaat tot vestiging op het substraat, de zogenaamde primaire vestiging of broedval. Günther (1991) vond tijdens een studie in de Waddenzee rond half mei ieder getij rond de 2000 broedjes van het Nonnetje per m³ water en twee weken daarna tot 50.000 broedjes per m² in de bodem (figuur 2.2). De voorraad larven die zich in het water bevindt heeft invloed op de primaire vestiging. Zo zal het water boven een plaats hoog in de getijzone minder potentiële vestigers bevatten dan lager in de getijdenzone. De ruimtelijke patronen van primaire vestiging worden in de literatuur verklaard door een combinatie van passieve depositie en actieve selectie van de broedjes (Butman, 1987; Woodin, 1991). Passieve depositie betekent dat het broed de bodem alleen bereikt door sedimentatie uit de waterkolom c.q. uitzinking. Wanneer de waterbeweging te groot is ten opzichte van de valsnelheid van de broedjes (ca. 1.7 mm/s, Johsson et al., 1991), kunnen de broedjes niet uitzinken. In het intergetijdengebied zal uitzinken plaats vinden tijdens perioden met lage stroomsnelheden, zoals rond het moment van hoog water. Na uitzinking moet het broed in staat zijn een plaats in het sediment te handhaven.

Figuur 2.2

Nonnetjeslarven in de waterkolom (n/m^3) en Nonnetjesbroed op verschillende hoogtes op een plaat (n/m^2) in de Waddenzee in de periode 14 mei tot 16 juni. (De grootte van het larven broed was tussen de 125 en 250 μm . Waterdiepte en overspoelingsduur zijn aangegeven voor de verschillende locaties. (naar Günther, 1991))



Dat vereist een niet te grote sedimentbeweging, zodat de schelpdieren niet losraken en weer in de waterkolom worden gebracht. Door hun geringe soortelijk gewicht hebben broedjes een veel grotere kans dan zandkorrels om opgewerveld te worden. Broedjes kunnen zich echter ingraven om uitspoelen te voorkomen. Het proces van uitzinken tijdens perioden met lage stroomsnelheden en opwerveling tijdens perioden met hogere stroomsnelheden zal uiteindelijk leiden tot een netto vestiging.

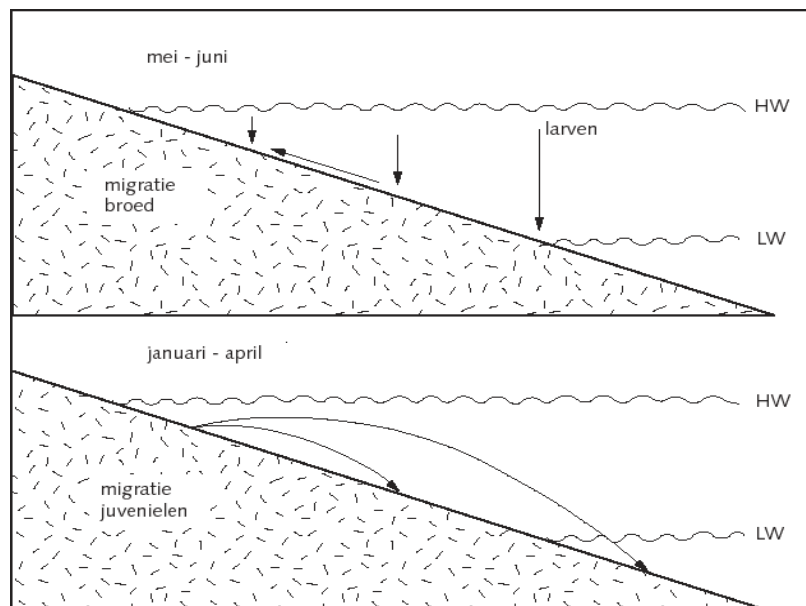
De primaire vestiging wordt echter niet alleen bepaald door fysische factoren, zoals stroomsnelheid en bodemruwheid, en ingraafcapaciteit van het broed. Daarnaast kunnen ook andere biologische factoren van belang zijn. Broedjes

kunnen bijvoorbeeld een selectiviteit hebben voor een bepaald sediment/substraat, bv. waar veel voedsel aanwezig is. We spreken dan van actieve selectie (Grassle et al., 1992). Actieve selectie zal vooral van belang zijn bij relatief lage hydro- en substraatdynamiek. Een ander voorbeeld is dat op plaatsen waar volwassen dieren in grotere aantallen aanwezig zijn de vestigingsdichtheden van broed lager zijn (André & Rosenberg, 1991; Hines et al., 1989). Dit kan te maken hebben met filtratie van in het water zwevende larven en broedjes door de volwassenen, of met begraving van het broed door bewegingen van de volwassenen in het sediment.

2.2.3 Secundaire vestiging

Na de primaire vestiging kunnen de schelpdieren, ze worden dan juvenielen genoemd, opnieuw in de waterkolom terecht komen door waterbewegingen die opwerveling van sediment en juvenielen veroorzaken. Golfwerking en hoge stroomsnelheden kunnen uitspoeling van schelpdieren veroorzaken (Emerson & Grant, 1991). De kleinste individuen zijn het meest gevoelig voor deze passieve opwerveling. Zij hebben de kortste sifonen en dus de kleinste ingraafdiepte. Naast transport door opwerveling kunnen ze het substraat ook actief verlaten vanwege ongunstige leefomstandigheden, zoals voedselgebrek door de aanwezigheid van grote aantallen foeragerende juvenielen. Een algemeen verschijnsel bij schelpdieren is de vorming van een slijmdraad (o.m. Sigurdsson et al., 1976). Met behulp van een dergelijke slijmdraad kunnen de dieren actief het substraat verlaten en de verblijftijd in de waterkolom verlengen. De slijmdraad vergroot het zweefvermogen, maar het transport blijft afhankelijk van de stroming. De "beslissing" om actief het sediment te verlaten, zou omgekeerd evenredig kunnen zijn met de kwaliteit van de primaire vestigingsplaats. De kwaliteit kan bijvoorbeeld afhangen van het voedselaanbod. In de Waddenzee migreren Nonnetjes en Kokkels met een schelpenlengte tot 4 mm in hun eerste zomer naar plaatsen met lagere aantallen gevestigde schelpdieren, dat is hoger in het intergetijdengebied (Armonies, 1992; Beukema, 1993). In hun eerste winter verplaatsen Nonnetjes met een schelpenlengte van 2 tot 8 mm zich met de ebstroom van de intergetijdengebieden richting de Noordzee (Beukema & De Vlas, 1989; Armonies & Hellwig-Armonies, 1992). De twee jaarlijkse massale migraties van Nonnetjes in de Waddenzee zijn weergegeven in figuur 2.3.

Figuur 2.3
Schematische weergave van de twee migraties die Nonnetjes in hun eerste levensjaar uitvoeren in de Waddenzee (naar Beukema, 1993)



Migratie van Nonnetjes is niet beperkt tot de Waddenzee. In een estuarium aan de Oostkust van de Verenigde Staten werden in de zomer migrerende Nonnetjes (400 - 500 μm) aangetroffen in de vloedstroom (Garrison & Morgan, 1999). In alle gevallen wordt de verklaring gezocht in een verplaatsing naar een locatie waar de voedselomstandigheden gunstiger zijn. Op die gunstigere locaties was predatie op schelpdieren met het formaat van broed waarschijnlijk te groot, wat primaire vestiging in die gebieden belemmerde. Ook hier geldt weer dat het belang van passieve migratie ten opzichte van actieve migratie groter zal zijn bij hogere dynamische omstandigheden.

2.2.4 Groei en reproductie

Na de grote verplaatsingen in hun eerste levensjaar bewegen de dieren zich in principe alleen nog over korte afstanden. De groei van de schelpdieren hangt af van allerlei fysische en biologische factoren. Het voedsel van schelpdieren bestaat uit ééncellige algen. Deze algen bevinden zich zowel in het water als op de bodem. Aanvoer van vers water is met name van belang voor dieren die de algen uit het water filteren zoals de Kokkel. Bij te lage stroomsnelheid en geringe verticale menging van het water kan voedseluitputting optreden. Voor dieren die de algen voornamelijk op de bodem verzamelen, zoals het Nonnetje, is de hoogteligging van de plaat belangrijk. De hoge delen ontvangen meer licht en dat biedt betere groeimogelijkheden voor de bodemalgen en dus een beter voedselaanbod voor het Nonnetje (Hummel et al., 1996).

De groei van schelpdieren kan geremd worden door interacties met andere individuen. Bij een groot aantal dieren per oppervlakte kunnen de instroom sifonen van Nonnetjes elkaar raken tijdens het foerageren. Dit zou het voedselopname gedrag kunnen verstoren (Olafsson, 1986). Ook wordt bij aanwezigheid van grote aantallen het voedselaanbod lokaal uitgeput, wat de groei kan verminderen (Kamermans et al., 1992).

Bij het Nonnetje begint de aanleg van ei- of zaadcellen in de zomer en is al voltooid aan het begin van de winter (Caddy, 1967). Bij de Kokkel begint de aanleg later en zijn de ei- en zaadcellen pas voltooid vlak voor het vrijlaten of paaïen (Boyden, 1971). Het paaïen van Nonnetjes en Kokkels wordt in gang gezet door de stijging van de temperatuur in het voorjaar tot boven een bepaalde waarde. Bij het Nonnetje is dit 10 °C (Caddy, 1967; De Wilde, 1975) en bij de Kokkel 15 °C (Boyden, 1971). Hierdoor vindt het paaïen en dus vestigen van het Nonnetje eerder plaats dan van de Kokkel.

2.3 Invloed biotische factoren op voorkomen schelpdieren

In de volgende paragrafen wordt de invloed van biotische factoren op de temporele en ruimtelijk variatie in vestiging, handhaving en groei van Kokkels en Nonnetjes beschreven. Bij deze bespreking zal vooral nadruk worden gelegd op de verschillende levensstadia die het schelpdier in de tijd doormaakt. In sommige gevallen zal kort aandacht worden besteed aan seizoenale patronen. Het ruimtelijke patroon betreft vooral de verspreiding van schelpdieren in het intergetijdengebied. Tevens zal worden ingegaan op specifieke verschillen in effect voor Kokkels en Nonnetjes.

2.3.1 Eigenschappen van de schelpdieren

Schelpdierlarven worden gevoed door een dooierzak en door opname van voedsel uit de waterkolom. De eieren van Nonnetjes zijn groter dan die van

Kokkels (respectievelijk een diameter van 106 μm en van 78 μm) en bevatten meer voedingsstoffen (Honkoop et al., 1999). Door de groei van de larven verandert hun soortelijk gewicht waarschijnlijk al in de periode dat ze nog in de waterkolom zweven. Het gewichtstoename van het broed hangt af van de groeisnelheid. De valsnelheid van het individu bepaalt, samen met de hydrodynamische omstandigheden, de uitzinksnelheid. Nonnetjes en Kokkels vestigen zich bij een grootte van 250-300 μm (Armonies & Hellwig-Armonies, 1992; Bonsdorf et al., 1995). Temporele verschillen in broedval zijn gerelateerd aan de aanwezigheid van larven in de waterkolom (Bonsdorf et al., 1995). Alleen in de periode dat er larven aanwezig zijn kan broedval optreden.

Schelpdieren bezitten een voet. Dat is een spier die tussen de twee schelphelften door naar buiten wordt gestoken en waarmee de dieren gravende bewegingen kunnen maken. Hierdoor kunnen ze zich ingraven in het sediment. Ingraven gaat het snelst als er water op de plaat staat. De graafcapaciteit is iets minder in nat sediment en graven in droog sediment is niet mogelijk (Coffensmout & Rees, 1999). De Kokkel kan zich snel ingraven, maar houdt het graven niet lang vol door een hoog waterverbruik en de weerstand die de bolle schelp ondervindt bij het graven (Trueman et al., 1996). Kokkels tot 3 jaar oud kunnen zich sneller ingraven dan oudere Kokkels (Kristensen, 1957). Het Nonnetje is een uitstekende graver door de gespierde platte voet, platte schelp en een laag waterverbruik tijdens het graven (Kranz, 1974). Broed heeft een beperkte graafcapaciteit en een laag gewicht (Roegner et al., 1995). Hierdoor is het risico op uitspoeling voor deze groep groter.

Schelpdieren blijven hun hele leven doorgroeien. Dit betekent dat de oudere dieren langere sifonen hebben waardoor ze zich dieper kunnen ingraven dan juvenielen. De ingraafdiepte bepaalt de mate van bescherming tegen uitspoeling en tegen predatie door vogels. Kokkels hebben veel kortere sifonen dan Nonnetjes en zitten dus ook ondieper ingegraven (Zwarts & Wanink, 1989). Daardoor zijn ze gevoeliger voor uitspoeling dan Nonnetjes. Nonnetjes zijn in de zomer minder diep in het sediment ingegraven dan in de winter. In de zomer grazen ze de bodem af voor voedsel, waarbij een ondiepere positie in het sediment betekent dat een groter gebied begraasd kan worden. In de winter zitten ze dieper en zijn het filtreerders. Kokkels halen hun voedsel uit het water en vertonen deze seizoenswisseling in ingraafdiepte niet (Zwarts & Wanink, 1989).

2.3.2 Biologische bodemruwheid en biologische sedimentstabiliteit

Bij het proces van vestiging speelt bodemruwheid een belangrijke rol. De aanwezigheid van een lage bodemschuifspanning is een voorwaarde voor vestiging. Deze bodemschuifspanning is een functie van bodemruwheid en stroomsnelheid. De aanwezigheid van bodemdieren kan de bodemruwheid beïnvloeden. De kokers van kokerwormen kunnen bijvoorbeeld boven het sediment oppervlak uitsteken. Hierdoor zal het stromingspatroon van het water worden beïnvloed (Carey, 1983; Eckman & Nowell, 1984; Luckenbach, 1986). Hiermee dus ook op de broedjes die zich in de waterkolom bevinden.

Het vergroten van de bodemstabiliteit is vaak een biologisch proces. Een groep van ééncellige algen die op de bodem leven zijn de kiezelwieren. Sommige soorten scheiden suikerachtige stoffen uit om zich verticaal te kunnen bewegen in de bodem als reactie op het getij. Deze suikers plakken sedimentdeeltjes aan elkaar en dit verkleint de kans op opwerveling (de Jonge & van den Berghs, 1987).

Bodemruwheid en bodemstabiliteit hebben ook effect op het voedselaanbod in het water. Dit is belangrijker voor de Kokkel dan voor het Nonnetje (Fréchette & Bourget, 1985). Losse bodems, zonder aan elkaar gekitte sedimenten, zullen in het algemeen meer opwerveling van sediment vertonen. De aanwezigheid van dat sediment in de waterkolom kan een negatief effect hebben op de voedselopname (zie substraaddynamiek 2.4.5).

2.3.3 Bioturbatie

Bioturbatie is biologische substraaddynamiek. Bodemdieren kunnen door hun graaf- en foerageeractiviteiten sediment omwerken. De grootte van de omwerking is afhankelijk van de soort en de hoeveelheid aanwezige bodemdieren. Cadée (1976) vond dat, als gevolg van Wadpier activiteit, een tot 33 cm dikke laag sediment in een jaar kon worden omgewerkt. Meyers (1977) bepaalde dat de bovenste centimeter van het sediment kan worden omgewerkt in minder dan 4 dagen. Dit type sedimentbeweging kan tot gevolg hebben dat andere soorten zich niet kunnen vestigen of handhaven. Wilson (1981) bestudeerde het effect van de activiteiten van een wadpiersoort op andere dieren en vond sterfte van buisbouwende wormen als gevolg van begraving. Ook schelpdieren kunnen hinder ondervinden van het bioturbatieproces. Verwijderingsexperimenten lieten zien dat in afwezigheid van Wadpieren de aanwezigheid van Nonnetjes broed groter was (Flach, 1992). Ratcliffe et al. (1981) vonden dat Nonnetjes broed kwetsbaarder werd voor uitspoeling door foerageeractiviteiten van grotere soortgenoten. Deze laatste maakten de oppervlakte structuur van het sediment los dat daardoor instabiel werd. Turner et al. (1997) vonden een lagere vestiging van schelpdierbroed in de buurt van volwassen soortgenoten en brachten dit in verband met de verstoring van het sediment door graasactiviteiten van de volwassenen.

Het netto effect van de invloed van organismen op de hydro- en substraaddynamiek zoals beschreven onder 3.3.2 en 3.3.3 hangt af van stromingscondities, beddingvormen, substraatsamenstelling en het soort bodemdieren. Het belang van bioturbatie neemt af met een toename van de hoeveelheid sedimenttransport (Jumars & Nowell, 1984). Volgens Grant (1983) is het aandeel van bioturbatie aan de totale substraaddynamiek in normale omstandigheden meestal beperkt tot enkele procenten.

2.3.4 Predatie, interferentie en concurrentie

Predatie is een belangrijke biologische factor die in vrijwel alle levensfasen van de schelpdieren en op alle locaties op de plaat een rol speelt. Door het bewegende karakter van een watermassa is predatie door rovers in de waterkolom, zoals vissen, moeilijk vast te stellen. Met betrekking tot sterfte van schelpdierlarven is dan ook voornamelijk literatuur beschikbaar over het effect van bodempredators. Filtrerende schelpdieren en wormen kunnen de larven uit de waterkolom verwijderen. Door middel van veldexperimenten aan de westkust van Zweden bepaalden André & Rosenberg (1991) dat 400 volwassen Kokkels per m² de vestiging van Kokkel broed met 40 % verminderden. Dit aantal per m² is veel lager dan wat maximaal gevonden kan worden in het veld. Krabben, garnalen, platvissen en grazende schelpdieren en wormen nemen broed en juvenielen van de bodem op (Reise, 1985). Ook volwassen schelpdieren zijn niet veilig voor predatie. Vooral steltlopers kunnen met hun lange snavels diep in het sediment reiken. De ingraafdiepte van de schelp bepaalt de veiligheid. Daarnaast is de grootte van de schelp belangrijk. De Kanoetstrandloper eet bijvoorbeeld alleen Nonnetjes tussen de 9 mm en 16 mm (Zwarts et al., 1992). Nonnetjes kunnen zich dieper ingraven in de bodem dan Kokkels vanwege hun langere sifonen. Die sifonen staan, doordat ze

grazende bewegingen over de bodem maken, zelf ook bloot aan rovers. Platvissen en garnalen kunnen delen van de sifonen afbijten (De Vlas, 1985). Hoewel de afgebeten delen weer aan kunnen groeien, kan predatie op sifonen tijdelijk leiden tot een verminderde voedselopname en een kleinere ingraafdiepte (Kamermans & Huitema, 1994). Dit verhoogt het risico op vogelpredatie. Er is sprake van een afweging tussen foerageermogelijkheden en kans op predatie. De enige schelpdiersoort in het Nederlandse intergetijdengebied die zo groot wordt dat een veilige diepte van meer dan 20 cm kan worden bereikt is de Strandgaper (*Mya arenaria*). De geringe beweeglijkheid maakt deze soort echter gevoelig voor begraving.

Vogelpredatie is intensiever op die delen van de plaat die langer droogvallen, terwijl predatie door krabben, garnalen en vissen plaatsvindt als het intergetijdengebied onder water staat en dus hoger is op de diepere delen. Beukema (1993) verklaart het patroon van migratie van broed en juvenielen van het Nonnetje op het Balgzand (een intergetijdengebied in de westelijke Waddenzee) o.a. aan de hand van verschillen in predatie-intensiteit (zie ook figuur 2.3). Na primaire vestiging migreren de broedjes naar hoger gelegen delen van de plaat om predatie door garnalen te ontlopen. Na 7 tot 10 maanden groei vindt opnieuw migratie plaats in de tegenovergestelde richting, naar lager gelegen delen van de plaat. Deze delen van de plaat staan langer onder water waardoor predatie door vogels minder is.

Naast predatie kan ook interferentie (elkaar hinderen) effect hebben op het voorkomen van schelpdieren. In experimenten in een stroomgoot en in het veld veroorzaakte beweging van een slak extra opwerveling van net gevestigde Strandgapers (Dunn et al., 1999).

Concurrentie om voedsel is een factor die in alle levensfasen de groei van schelpdieren kan verminderen. Bij voedselgebrek kan sterfte optreden. Daarnaast zullen schelpdieren zich beneden een bepaald gewicht niet meer voortplanten (Honkoop et al., 1999). Hoe groter het aantal dieren dat voedsel van dezelfde bron opneemt, hoe sterker de voedselconcurrentie. Groeisnelheden zijn doorgaans lager in gebieden waar de stand van de eigen soort hoog is. Bij het Nonnetje kan groeivermindering al op veel kleinere schaal optreden dan bij de Kokkel, omdat lokale uitputting van voedsel sneller optreedt op de bodem dan in de, langs de dieren stromende, watermassa (Kamermans et al., 1992). Bij hoge dichtheden filtreerders (meer dan 2000 individuen per m²) kunnen echter ook Kokkels verminderde groei laten zien (Jensen, 1992; Kamermans, 1993). Migratie van schelpdieren wordt ook in verband gebracht met verminderde groeimogelijkheden door concurrentie op de primaire vestigings locatie (Beukema, 1993).

2.4 Invloed abiotische factoren op voorkomen schelpdieren

De invloed van abiotische factoren op de temporele en ruimtelijk variatie in vestiging, handhaving en groei van Kokkels en Nonnetjes wordt in de volgende paragrafen beschreven. Zowel variatie tijdens het doorlopen van verschillende levensstadia, als seizoenale patronen worden behandeld. Voor ruimtelijke patronen wordt gekeken naar de variatie in effecten op verschillende locaties in het intergetijdengebied en in het estuarium. Specifieke verschillen in effecten voor Kokkels en Nonnetjes worden aangegeven.

2.4.1 Klimaat

De produktie van ééncellige algen is gerelateerd aan temperatuur en licht. Deze variatie in het voedselaanbod is een van de oorzaken van de seizoensfluctuaties in biomassa (individueel gewicht). In de Waddenzee is de zomer een twee maal grotere hoeveelheid bodemdieren aanwezig, dan in de winter (Beukema, 1974). In de winter is er geen aanwas meer, treedt sterfte op door vorst en vindt predatie plaats waardoor de aantallen afnemen. In het voorjaar en zomer vindt over het algemeen groei en reproductie van bodemdieren plaats, terwijl in de herfst en winter gewichtsverlies optreedt (Beukema, 1974; Zwarts, 1991).

Na een strenge winter wordt over het algemeen een goede broedval van schelpdieren waargenomen (Beukema, 1992b). Tijdens een strenge winter is de temperatuur laag en hebben koudbloedige schelpdieren lage metabolische kosten. Als gevolg hiervan produceren Kokkels en Nonnetjes meer eieren met een hoger vetgehalte na een koude winter dan na een zachte winter (Honkoop & van der Meer, 1998; Honkoop et al., 1999). De eieren van de Kokkels zijn bovendien groter (Honkoop & van der Meer, 1998). Tijdens koude winters is er vaak veel instraling van zonlicht (weinig bewolking) en komt de groei van ééncellige algen eerder op gang dan tijdens zachte winters met veel bewolking. Dit betekent een beter voedselaanbod voor de larven en het broed. Daarnaast kan de voorafgaande winter effect hebben op de hoeveelheid predators. Na een strenge winter zijn weinig predators (garnalen, krabben) aanwezig en komen zij later op de platen (Beukema, 1991; 1992a). Hierdoor is predatie op net gevestigde schelpdieren lager. De temperatuur kan ook effect hebben op het gedrag van de dieren. Bij temperaturen onder de 4 °C kan de Kokkel slechter graven. Hierdoor zijn Kokkels in strenge winters mogelijk gevoeliger voor uitspoeling, maar ook voor dood vriezen. IJsgang kan grote sterfte veroorzaken onder de ondiep ingegraven Kokkels (Kristensen, 1957).

Stormen zijn ook een belangrijke klimaatgestuurde factor. Het effect van stormen op het voorkomen van schelpdieren wordt besproken onder hydro- en substraatdynamiek (§ 2.4.4 en 2.4.5).

2.4.2 Saliniteit

Kokkels en Nonnetjes kunnen voorkomen bij een range aan saliniteiten. In de zoutgehalte-gradiënt in een estuarium wordt het voorkomen van de schelpdieren beperkt door de stroomopwaarts gevonden lage saliniteiten. De minimum saliniteit voor het Nonnetje is 4 ‰ (Wolff, 1973). De minimum saliniteit waarbij Kokkels nog kunnen voorkomen is hoger (18 tot 20 ‰, Muus, 1967; Wolff, 1973). Dit heeft consequenties voor de ruimtelijke verspreiding van de schelpdieren. De Westerschelde bijvoorbeeld heeft een zout deel in het westen (18 - 29 ‰) en een brak deel in het oosten (8 - 18‰). In het oosten vindt ieder jaar wel Kokkel vestiging plaats, maar de soort overleeft daar niet vanwege de lage saliniteit in najaar of winter (Craeymeersch, 1999). Het zoutgehalte en de fluctuatie daarin heeft veel invloed op het bodemdiervoorkomen op de schaal van een estuarium.

Zoutgehalte kan, naast de overleving, ook de vestiging van schelpdieren beïnvloeden. De toevoer van zoet rivier water kan leiden tot een verhoogde concentratie aan larven in het zoute water. Door verschillen in soortelijk gewicht bevindt de zoute laag zich dicht bij de bodem waardoor de kans op contact van larven met de bodem wordt vergroot (Boicourt, 1982).

2.4.3 Bodemelgenschappen

De meest gebruikte parameter om sedimentsamenstelling te beschrijven is de korrelgrootte. Dit is een makkelijk te bepalen parameter. Volwassen Kokkels en Nonnetjes komen voor in een brede range van sedimentsamenstellingen, variërend van heel slibrijk tot heel zandig (Wolff, 1973). Ruimtelijke patronen van voorkomen van schelpdieren correleren vaak met de korrelgrootte van het sediment, maar er is weinig bewijs dat dit de sturende factor is. Andere factoren die covariëren met korrelgrootte zijn waarschijnlijk veel belangrijker (Snelgrove & Butman, 1994). Dit zijn bijvoorbeeld voedselaanbod of stroomsnelheid. In een bepaald gebied kan de waterbeweging de sedimentsamenstelling bepalen doordat zware deeltjes eerder uitzinken dan lichte. Op beschutte plaatsen vind je dan meer slib, terwijl het sediment grover is op onbeschutte plaatsen. De korrelgrootte is over het algemeen een reflectie van de gemiddelde lokale stroming. Het voedselaanbod varieert met de korrelgrootte, omdat op slibbige sedimenten meestal meer eencellige bodemalgen voorkomen dan op zandige.

De sedimentsamenstelling beïnvloedt de bodemruwheid en sedimentstabiliteit. De biologische factoren die bodemruwheid en sedimentstabiliteit kunnen verkleinen of vergroten zijn besproken onder 2.3.2. Ook fysische factoren kunnen van invloed zijn op de bodemruwheid en sedimentstabiliteit en zo effect hebben op de vestiging van schelpdieren. De aanwezigheid van schelpen en stenen in fijne sedimenten vergroot bijvoorbeeld de ruwheid. Pratt (1953) vond in dergelijke gebieden hoge aantallen schelpdieren in de bodem en bracht dit in verband met verhoogde vestiging in de luwte van de schelpen en stenen.

Ruimtelijke patronen van primaire vestiging van schelpdieren correleren vaak met de aanwezigheid van fijn sediment (Snelgrove & Butman, 1994). De correlatie zou een gevolg kunnen zijn van rustige hydrodynamische omstandigheden op die locaties, waardoor niet alleen slib, maar ook broedjes, die meestal een vergelijkbare valsnelheid hebben, uitzinken. Maar er zijn ook aanwijzingen dat de broedjes gebruik maken van actieve selectie van slibbige gebieden (Günther, 1991). Dit lijkt vooral te maken te hebben met het grotere voedselaanbod op slibbige plaatsen (Grassle et al., 1992). Directe aanwijzingen van actieve selectie komen alle van laboratorium experimenten waarbij de stroomsnelheid van het water boven de test-substraten laag (7 cm/s) of nihil was. In dynamische gebieden zoals de Westerschelde, met diepte gemiddelde stroomsnelheden boven het intergetijdengebied tot 1 m/s, vindt een dergelijke actieve selectie waarschijnlijk niet op grote schaal plaats. Pas als de hydrodynamische omstandigheden onder een bepaalde, nog onbekende, drempelwaarde liggen zal actieve selectie op substraat een rol spelen.

Het is dus niet zozeer de sedimentsamenstelling per sé die patronen in het voorkomen van schelpdieren in intergetijdengebieden bepaalt, maar juist de daar aanwezige hydro- en substraatdynamiek. Dat deze zaken zeer nauw met elkaar verband houden wordt duidelijk in onderstaande paragrafen.

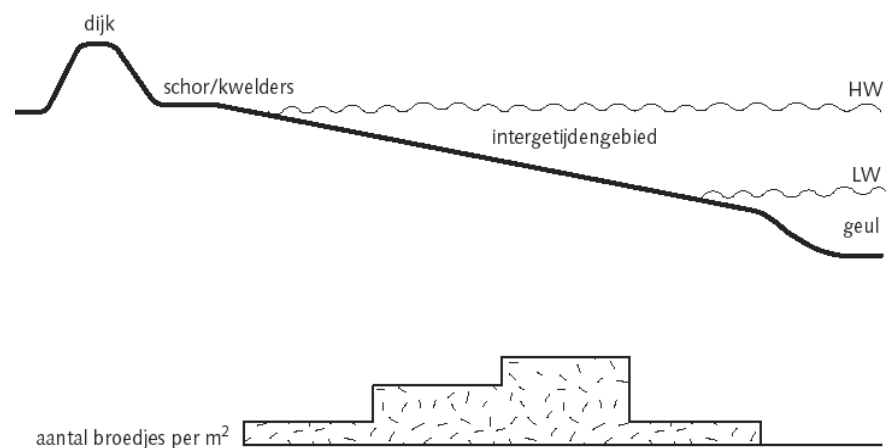
2.4.4 Hydrodynamiek

Getij en golfwerking en de daaruit voortvloeiende waterbeweging en overspoeling worden hier tezamen hydrodynamiek genoemd. De stroming en overspoelingsduur bepalen in belangrijke mate het transport en aanbod van larven, de aanvoer van voedsel voor schelpdieren en de duur en grootte van de substraatdynamiek. Hierdoor is hydrodynamiek waarschijnlijk één van de belangrijkste sturende factoren in het voorkomen van schelpdieren in het intergetijdengebied.

Overspoelingsduur

De overspoelingsduur van het intergetijdengebied heeft gevolgen voor het voorkomen van schelpdieren. De hoogteligging en de getijamplitude bepalen samen de overspoelingsduur van de plaat. Een locatie die diep ligt zal langer bedekt worden door water en het volume van de waterkolom is groter. Hierdoor zijn op die locatie meer larven aanwezig boven de plaat en hebben ze langer de tijd om contact te maken met het sediment. Verschillende studies in de Waddenzee hebben laten zien dat de broedval van Nonnetjes (figuur 2.4) en Kokkel groter is op de lager gelegen delen van het intergetijdengebied (Kreger, 1940; Günther, 1991; Armonies & Hellwig-Armonies, 1992; Jensen, 1992; Beukema, 1993; Armonies, 1996; Piersma, 1995). De overspoelingsduur heeft ook gevolgen voor de groei van schelpdieren. Het in het water aanwezige voedsel is natuurlijk alleen beschikbaar als de plaat bedekt is met water. Kokkels kunnen hierdoor alleen voedsel opnemen als de plaat onder water staat. Dit heeft gevolgen voor de ruimtelijke verdeling. In de Waddenzee toonde Jensen (1992) aan dat de groei van volwassen Kokkels een positief verband lieten zien met de overspoelingsduur van de plaat. Beukema (1993) observeerde in de Waddenzee dat Nonnetjes de beste groei vertoonden bij een diepte van 0.25 tot 0.50 m onder NAP.

Figuur 2.4
Dichtheden van pas gevestigde Nonnetjes in de Westelijke Waddenzee (naar Piersma, 1995)



Beukema (1993) verklaart deze betere groei t.o.v. hoger gelegen delen door aan te nemen dat de Nonnetjes hun voedsel uit het water filteren. Hummel et al. (1996) vonden echter in het Deltagebied een slechtere groei van Nonnetjes op nog lager gelegen delen van platen (1 m onder NAP). Zij schrijven dit toe aan een verminderd aanbod van bodemalgen als gevolg van slechtere lichtomstandigheden. Verminderde groei heeft gevolgen voor de voortplanting. Dit kan worden geïllustreerd met een voorbeeld van het Nonnetje dat kleinere eieren produceert als het zich hoger op de plaat bevindt (Honkoop & van der Meer, 1997).

Waterbeweging

De waterbeweging door getij en golfwerking is het sturende proces achter substraatdynamiek, het substraat is meer of minder beweeglijk, afhankelijk van sedimentsterkte, stroomsnelheid en aangevoerde golfenergie. Als gevolg van een storm kan een plaat bijvoorbeeld sterk van vorm veranderen. De bodembeweging die daarbij optreedt kan uitspoeling en begraving van schelpdieren veroorzaken. Morfologische onregelmatigheden en geultjes, kunnen lokaal het hydrodynamisch milieu sterk beïnvloeden. De hydrodynamische omstandigheden in intergetijdengebieden variëren in ruimte en tijd bv.: Spring-doodtijcyclus, de gemiddelde stroomsnelheid neemt met de

hoogte af en in het najaar en de winter is, als gevolg van stormen, de golfinvloed meestal groter dan tijdens het voorjaar en de zomer.

Snelgrove et al. (1999b) vonden op het continentaal plat voor de kust van New Jersey (Verenigde Staten) dat verschillen in larvenaandoer op een schaal van enkele km resulteerden in verschillen in vestiging. Maar Bonsdorff et al. (1995) vonden in de Oostzee geen relatie tussen aantallen aanwezige larven in het water en aantallen gevestigde broedjes op die plaats. Zij schrijven dit o.a. toe aan verstoring van het sediment door platvissen die gaten in de bodem veroorzaken bij het voedsel verzamelen. Het transport van schelpdierlarven wordt beïnvloed door de waterbeweging. Bij bemonstering gedurende een getijcyclus van de waterkolom boven een plaat in Californië (Verenigde Staten) observeerde Levin (1986) temporele patronen in aantallen. Dit duidt erop dat de larven geen gelijkmatige ruimtelijke verdeling vertoonden, maar in groepen voorkwamen die met het getij heen en weer werden bewogen. In dit verband is de verblijftijd van het water in het estuarium belangrijk. Bij een heel korte verblijftijd zouden nog niet gevestigde broedjes het estuarium uit getransporteerd kunnen worden. De meeste vestiging kan plaatsvinden als de stroomsnelheid ongeveer nul is. Intergetijdengebieden met een grote getijamplitude hebben slechts een korte periode waarbinnen de stroomsnelheden voldoende laag zijn voor vestiging, namelijk gedurende het moment van hoogwater (Gross et al., 1992). In de Seine Baai vertoonden larven van een wormensoort een gelaagde verdeling in de waterkolom, hogere concentraties onderin, onder kalme omstandigheden en een homogene verdeling bij veel waterbeweging (Lagadeuc, 1992). De kans dat een larve in aanraking komt met het substraat is dus groter onder kalme omstandigheden.

Het optreden van ruimtelijke patronen in vestiging van broed is afhankelijk van de heersende hydrodynamiek. Een experiment van Eckman (1983) laat zien dat kleine onregelmatigheden in het bodemoppervlak, zoals in het zand geplaatste strootjes, grote gevolgen kunnen hebben voor de waterbeweging. Kleine veranderingen in stroming kunnen vestiging van bodemdieren veroorzaken. Het vestigen van schelpdierbroed op de bodem vindt zowel plaats door passieve depositie, als door een actieve respons op bepaalde, vooralsnog onbekende, karakteristieken van het sediment. Als het sediment bevalt dan graaft het broed zich in, bevalt het niet dan vindt geen ingraving plaats en kan het broed meegevoerd worden door de stroming. Broedjes kunnen alleen uitzinken onder relatief rustige hydrodynamische omstandigheden. Het relatieve belang van passieve depositie en actieve selectie voor vestiging van het broed van verschillende soorten schelpdieren is onderzocht met behulp van experimenten. Snelgrove et al. (1993) en Snelgrove (1994) brachten depressies aan in de bodem die gunstige omstandigheden creëerden voor passieve depositie, terwijl slib compartimenten waarbij de bovenkant zich op gelijke hoogte bevond als het omringende sediment zorgden voor gunstige omstandigheden voor actieve selectie. De experimenten werden in het laboratorium en in het veld onder omstandigheden met en zonder stroming uitgevoerd. De uitkomst was dat meer vestiging optrad in de depressies. Dit wil zeggen dat passieve, door hydrodynamische omstandigheden gestuurde, vestiging belangrijker was dan actieve selectie in respons op het substraat. Depressies in de bodem kunnen ontstaan door bioturbatie. In vervolg experimenten testten Snelgrove et al. (1998, 1999ab) verschillende typen sediment onder gelijke hydrodynamische omstandigheden in het laboratorium en in het veld. Larven van verschillende schelpdiersoorten selecteerden het type sediment van volwassen soortgenoten. Onder gelijke hydrodynamische omstandigheden vindt dus actieve selectie plaats. Deze resultaten laten zien dat hydrodynamiek in de eerste plaats de vestiging bepaalt en dat actieve selectie

pas optreedt als de hydrodynamische omstandigheden onder een bepaalde drempelwaarde liggen en verder gelijk zijn.

Na de primaire vestiging van het broed treedt vaak transport van inmiddels juveniele schelpdieren op. Hierbij staan de schelpdieren opnieuw bloot aan hydrodynamische krachten. Bij Nonnetjes vindt het actief verlaten van het sediment alleen plaats bij relatief kalm weer met windsnelheden onder de 10 m/s terwijl passieve erosie van de juvenielen juist alleen voorkomt tijdens storm (Armonies, 1994).

Als de schelpdieren zich hebben gevestigd is het van belang die positie in het sediment te behouden. Tot een grootte van 2 mm zijn Kokkels overgeleverd aan eb- en vloedstromen en worden ze regelmatig in grote hoeveelheden getransporteerd. Op deze manier kunnen grote hoeveelheden broed op één plaats terechtkomen, de zogenaamde kokkelbanken (Baggerman, 1953). Roegner et al. (1995) bepaalden in het laboratorium de stroomsnelheid waarbij uitspoeling van net vestigde broedjes van de Strandgaper optrad. De broedjes waren 240 - 270 μm groot. Bij een diepte gemiddelde stroomsnelheid in de goot van 0,16 m/s werd 20 % uitgespoeld, bij 0,29 m/s 35 % en bij 0,35 m/s 100%. Dode broedjes werden veel sneller uitgespoeld dan levende. Dit geeft aan dat graafgedrag van essentieel belang is voor het behouden van de positie in het sediment. Uitspoeling kan resulteren in transport naar gebieden waar overleving niet meer mogelijk is. De stroomsnelheid waarbij Roegner et al. (1995) 100 % uitspoeling vonden is lager dan de maximaal waargenomen snelheden in Nederlandse intergetijdengebieden. Dit betekent dat uitspoeling hier een belangrijke verliespost kan zijn voor de handhaving van jonge schelpdieren. Zware stormen kunnen uitspoeling van volwassen Kokkels en Nonnetjes veroorzaken, wat kan resulteren in sterfte (Clay, 1962; Ratcliffe, 1981). In de Waddenzee vond Schuitema (1970) een afname van 15% in aantallen Kokkels per m^2 binnen vier dagen als gevolg van een storm met een gemiddelde windkracht van 8 Beaufort (60 km/u).

De waterbeweging speelt een belangrijke rol in de aanvoer van voedsel voor schelpdieren en kan als zodanig de ruimtelijke en temporele patronen in voorkomen beïnvloeden. Een kortere verblijftijd van het water in een estuarium levert een groter voedselaanbod voor filtreerders. Filtreerders reageren direct op het voedselaanbod. In Canada observeerden Vincent et al. (1988) dat Strandgapers hun buisopeningen zo oriënteren dat hun positie t.o.v. de heersende stroomrichting het meest gunstig voor voedselopname is. Grizzle et al. (1992) vonden een positieve relatie tussen de stroomsnelheid en de groei van de Amerikaanse Venusschelp. Filtreerders hebben een optimale voedselopname bij gemiddelde stroomsnelheden, d.w.z. niet te laag, want dan treedt uitputting op, maar ook niet te hoog, want dan wordt het filteren belemmerd door opgewerveld sediment (Wildish et al., 1992). Kamermans (1993) toonde aan dat Kokkels in de buurt van een mosselbank een lagere groeisnelheid vertoonden en een minder gevulde maag hadden. Het aangevoerde water bevatte minder voedsel, omdat het eerst over de mosselbank was gestroomd waardoor de mossels al veel voedsel uit het water konden filteren. Ook voor het voedselaanbod van grazers is waterbeweging van belang. Bij hoge stroomsnelheden wordt de ontwikkeling van een laag eencellige bodemalgen belemmerd, omdat het sediment teveel in beweging is. Daarnaast kunnen de sifonen van Nonnetjes bij dieptegemiddelde stroomsnelheden in een stroomgoot groter dan 20-30 cm/s geen graasbewegingen meer uitvoeren (Levinton, 1991). Onder andere hydrodynamische omstandigheden (b.v. geen extreem lage of hoge stroomsnelheid) kan voedsel juist accumuleren in depressies in het sediment

(VonBlaricom, 1982). Bij zeer lage stroomsnelheden worden te weinig voedingsstoffen voor de bodemalgen aangevoerd, waardoor een tekort aan voedsel voor de grazers ontstaat. Zowel voor grazers zoals het Nonnetje, als filtreerders zoals de Kokkel, is het voedselaanbod dus optimaal bij stroomsnelheden van ongeveer 10 tot 15 cm/s. Stroomsnelheden die worden opgegeven bij experimentele studies zijn meestal veel lager dan wat gebruikelijk is in een estuarium. Metingen van stroomsnelheden in estuaria vinden echter meestal op een bepaalde diepte plaats. Met de exponentiele afname van de snelheid richting sedimentoppervlak wordt dan geen rekening gehouden (Wildish & Kristmanson, 1993).

2.4.5 Substraatdynamiek

Substraatdynamiek wordt gedefinieerd als (1) de beweging van het sediment bij het optreden van sedimenttransport en (2) bodemhoogtevariëaties als gevolg van netto erosie en sedimentatie (naar Duiker, 1996). Hydrodynamiek en sedimentsterkte bepalen de substraatdynamiek. Door de ruimtelijke en temporele variaties in hydrodynamiek zoals die zijn aangegeven in 2.4.4 zal de substraatdynamiek in het intergetijdengebied het volgende beeld kunnen vertonen: bij toenemende bodemhoogte van het intergetijdengebied een afnemende substraatdynamiek, met springtij en in najaar/winter meer sedimentbeweging dan tijdens doodtij en voorjaar/zomer. Het voorkomen van schelpdieren wordt beïnvloed door substraatdynamiek middels stimulering, stress en sterfte ten gevolge van opgewerveld sediment, omwoeling, uitspoeling en begraving. De belangrijkste invloeden van substraatdynamiek op het voorkomen van schelpdieren zijn het in staat zijn om zich in de bodem te handhaven en de mogelijkheid hebben tot het zoeken van voldoende voedsel.

Substraatdynamiek heeft effect op de ruimtelijke verspreiding van bodemdieren. In South Carolina bestudeerden Holland & Dean (1977) een schelpdier soort met een ingraafdiepte tot 70 cm. Deze soort kwam wel voor op de platen maar niet in de minder stabiele kreekranden. Waarschijnlijk kan het dier de gaten in de bodem waar de sifon doorheen beweegt niet in stand houden als het sediment teveel beweegt. Op de dynamischere kreekranden kwamen voornamelijk boven op het sediment levende kreeftachtigen voor. Naast de soorten die worden aangetroffen, kan ook het aantal dieren dat voorkomt worden bepaald door de substraatdynamiek. In het oostelijk deel van de Westerschelde worden de meeste bodemdieren gevonden op slibrijke laagdynamische plaatsen, iets minder dieren op de zandige laagdynamische plaatsen en beduidend lagere hoeveelheden op de hoogdynamische plaatsen (zie figuur 1.1).

Sedimenttransport

Door de waterstandsverschillen gedurende een getij komt vrijwel ieder stukje substraat in een intergetijdengebied gedurende kortere of langere tijd onder invloed te staan van stroming. Sedimenttransport is afhankelijk van de kritische bodemschuifspanning. Dit is de drempel waarboven het begint te bewegen en/of op te wervelen en wordt bepaald door de korrelgrootte van het sediment, de dichtheid van het sediment en de invloed van biota op de sedimentsterkte.

De invloed van het, dagelijks optredende, sedimenttransport op het voorkomen van schelpdieren in het intergetijdengebied is afhankelijk van de levenswijze, het levensstadium van de dieren en de duur en grootte van het transport. Zo kan de mate van sedimenttransport en het al of niet optreden van opwerveling van groot belang zijn voor het broed van schelpdieren, omdat het zich moet kunnen handhaven na vestiging. In de eerste levensfase zijn de broedjes

ongeveer 500 μm groot en is de ingraafdiepte en -capaciteit klein. Bij het optreden van grotere sedimenttransporten wordt de kans op opwerveling van broedjes groter. Ook kunnen broedjes begraven worden. Een studie in Canada toonde een sterk positief verband tussen horizontaal transport van sediment en broed van de Strandgaper. Het meeste broed (8-15 mm groot) werd gevonden in sedimentvallen die het meeste sediment bevatten (Emerson & Grant, 1991). In een interdisciplinaire studie in een getijdengebied in Nieuw Zeeland werd het effect van sedimenttransport en -omwerking op het transport van juveniele schelpdieren bestudeerd. Het bodemtransport was 55 kg/m^2 per dag en het suspensief transport was 0.4 kg/m^2 per dag op 0.15 m boven de bodem. Het transport resulteerde in een dagelijkse vervanging van de bovenste 2-3 mm van de bodem (Grant et al., 1997). Er werd echter geen verband gevonden tussen de aanwezigheid van een op het Nonnetje gelijkende soort (grootte 4 mm) in sedimentvallen en de hoeveelheid sediment in die vallen (Turner et al., 1997). Dit duidt erop dat deze juvenielen geen gebruik maakten van passieve migratie, maar van actieve migratie.

Met behulp van experimenten in een stroomgoot bestudeerden Nowell et al. (1989) hoe het gedrag van enkele schelpdiersoorten wordt beïnvloed door sedimenttransport. Een soort verwant aan het Nonnetje gebruikte tentakels aan de uiteinden van de instroom-sifon als een scherm tegen inwaaiend sediment. Daarnaast werd de sifon regelmatig schoongemaakt d.m.v. "niezen". Ook werd de sifon ver boven het sediment uitgestoken om inname van opgewerveld sediment te voorkomen. Filtreerders raken het ingenomen sediment kwijt door het als zogenaamde pseudo-feces via de instroom-sifon weer naar buiten te werken voor het de mond bereikt. Experimenten van Turner & Miller (1991) lieten voor de Amerikaanse Venusschelp zien dat er een positief verband bestaat tussen de hoeveelheid opgewerveld sediment en de productie van pseudo-feces. Lage gehalten aan gesuspendeerd sediment kunnen dienen als voedsel en zo een positief effect hebben op de groeisnelheid van filtreerders zoals de Oester en de Strandgaper (Grant et al., 1990; Emerson, 1990), maar een toename van de opwerveling van sediment leidt tot verminderde groei van schelpdieren (Grant & Thorpe, 1991). Vergelijking van wereldwijd verzamelde gegevens over lokale windomstandigheden en het op die plaats voorkomen van bodemdieren liet een duidelijk negatief verband zien tussen dynamiek en groei, dat werd toegeschreven aan negatieve effecten van transport van sediment op de groei van de bodemdieren (Emerson, 1989). Behalve met energie verlies door productie van pseudofeces kan dit te maken hebben met het feit dat opgewerveld sediment zorgt voor een verminderde hoeveelheid licht wat de groei van de als voedselbron dienende eencellige algen belemmert.

Bodemhoogtevariaties

Bodemhoogtevariaties worden bepaald door de verhouding tussen afvoer (erosie) en aanvoer (sedimentatie) van materiaal. De invloed van erosie en sedimentatie op de ruimtelijke en temporele patronen in voorkomen van schelpdieren is afhankelijk van de leefwijze en het levensstadium van de dieren en de grootte van de bodemhoogtevariaties.

Veel schelpdieren zitten op een bepaalde diepte ingegraven en vanuit deze positie wordt voedsel verzameld, door grazen of filtreren, of een combinatie van deze twee. De schelpdieren zijn in staat hun positie in het sediment te veranderen door zich in of uit te graven. Indien de sedimentatie of erosie sneller verloopt dan het dier kan bijhouden, door zich respectievelijk uit of in te graven, zal deze worden begraven of uitgespoeld en vervolgens kunnen sterven. Emerson & Grant (1991) vonden in Canada een afname van 2000 -

4000 juveniele Strandgapers per m⁻² in 24 h bij sterke bodemhoogtevariëaties als gevolg van een storm. Herstel van de populatie trad niet op binnen de daaropvolgende onderzoeksperiode van 5 maanden. Als reden wordt genoemd dat de schelpdieren langzaam groeien in het koude water, en dus klein blijven en ondiep ingegraven, waardoor ze lang gevoelig blijven voor uitspoeling. Het is echter wel zo dat na verloop van tijd herstel van de bodemdierpopulatie zal plaatsvinden, hoewel de voorkomende soorten mogelijk kunnen verschillen. In een experiment in een stroomgoot konden Nowell et al. (1989) voedselzoekmogelijkheden, gedrag en stress voor verschillende schelpdiersoorten koppelen aan de migratie van bodemribbels gedurende een getijcyclus. Tijdens de ribbelmigratie vertoonden de schelpdieren geen horizontale verplaatsingen. Een soort verwant aan het Nonnetje had geen moeite contact met het sediment oppervlakte te behouden met behulp van de flexibele sifon. Een grote kokkelachtige vertoonde een opwaartse beweging gedurende de migratie van de ribbel over het dier heen. En een zeer kleine schelpdiersoort (maximale schelpenlengte van 5 mm) moest regelmatig de ingraafdiepte aanpassen gedurende de migratie van een ribbel. Het aanpassen van de ingraafdiepte kost extra energie en tijd die niet aan voedselopname besteed kunnen worden.

Gebieden die in grote mate en/of regelmatig blootgesteld zijn aan sedimentatie of erosie worden gekenmerkt door specifieke soorten bodemdieren. In de Westerschelde vormen hoogdynamische platen, ook wel megaribbelgebieden genoemd, samen ongeveer één derde van het intergetijdengebied (Huys, 1995). In deze gebieden komen slechts weinig bodemdieren voor (Vroon et al., 1997). De oorzaak hiervoor moet worden gezocht in het feit dat de bodemdynamiek zo groot is dat slechts enkele diep ingegraven of mobiele soorten zich kunnen handhaven.

2.5 Synthese

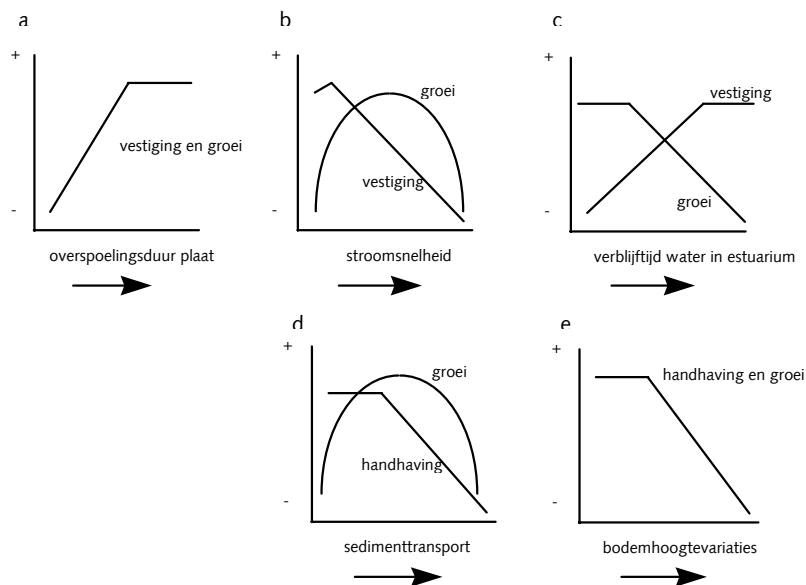
Het voorkomen van bodemdieren wordt bepaald door een reeks abiotische en biotische omgevingsfactoren. De leefwijze en aanpassing van bodemdieren aan de omgevingsfactoren resulteren in een ruimtelijke en temporele variatie in vestiging, handhaving en groei van bodemdieren c.q. in een per soort karakteristiek voorkomen in het intergetijdengebied. Afhankelijk van de tijd- en ruimteschalen wordt het voorkomen in meer of mindere mate bepaald door specifieke omgevingsfactoren. Op de schaal van estuaria wordt de totale biomassa bepaald door het voedsel aanbod (Heip et al., 1995). Binnen een estuarium wordt het ruimtelijke patroon in hoge mate gestuurd door de saliniteitsgradiënt. Binnen een saliniteitszone en delen van het intergetijdengebied, wordt het voorkomen in meer of mindere mate beïnvloed door abiotische factoren als hoogteligging, sedimentsamenstelling, hydrodynamiek en substraatdynamiek en door biotische factoren als bioturbatie, predatie en concurrentie om voedsel. Het klimaat is de belangrijkste factor achter de variatie in tijd. Het voedselaanbod is sterk afhankelijk van licht en temperatuur waardoor er in de winter veel minder voedsel is. Ook het voorkomen van bepaalde stormperiodes in een jaar heeft invloed; bodemdieren kunnen uitspoelen als gevolg van erosie door stormen of sterven als gevolg van strenge vorst. Bij de levenswijze of aanpassing van bodemdieren is zouttolerantie, de ingraafcapaciteit en -diepte, het vergaren van voedsel door filteren van water of grazen over de bodem van invloed op de vestiging, handhaving en groei.

Deze studie heeft zich gericht op onderzoek naar de invloed van hydro- en substraatdynamiek op de vestiging, handhaving en groei van schelpdieren. Hydrodynamiek is de door getij, golven en morfologie gestuurde waterbeweging en overspoelingsduur. Substraatdynamiek is het, van de waterbeweging en sedimentsterkte afhankelijke, sedimenttransport en de netto sedimentatie en erosie. Bij de hydrodynamiek en substraatdynamiek in het intergetijdengebied kan onderscheid worden gemaakt tussen de 'dynamiek' als gevolg van de cyclische c.q. dagelijkse getijbeweging en de 'dynamiek' als gevolg van "events" zoals stormen of het lokaal migreren van afwateringsgeultjes. Bij deze "events" treden in relatief korte tijd hoge sedimenttransporten en/of sterke erosie of sedimentatie op waardoor bodemdieren uitspoelen of begraven worden. In de literatuur zijn veel voorbeelden te vinden die dergelijke effecten beschrijven. Na deze "events" treedt na verloop van tijd altijd herstel van de bodemdierpopulatie op, mits er niet weer een "event" optreedt. Hierdoor is deze dynamiek van minder belang voor het beheer hoewel het patroon in voorkomen wel mede bepaald wordt door bijvoorbeeld stormen.

De invloed van de door het dagelijks getij gedreven hydrodynamiek en substraatdynamiek op vestiging, handhaving en groei van schelpdieren is daarentegen veel belangrijker voor het beheer. De positieve dan wel negatieve gevolgen van veranderingen in deze cyclische dynamiek, die bijvoorbeeld ontstaan door menselijke ingrepen, zijn vaak definitief en kunnen dus een permanente verandering in de schelpdierpopulatie teweegbrengen. Over de invloed van deze hydro- en substraatdynamiek zijn in de literatuur weinig duidelijke voorbeelden te vinden. Gezien de verschillende levensfasen die een eerstejaars schelpdier door maakt zal deze invloed variëren. In de vroegste levensfase (larve en broed) leven de dieren eerst in het water en als ze zich in de bodem vestigen hebben ze maar een beperkte graafcapaciteit en ingraafdiepte, zodat ze dicht aan het bodemoppervlak leven. Hierdoor zullen ze in de eerste levensfase veel meer beïnvloed worden door de waterbeweging en sedimentbeweging dan in een later levensstadium wanneer ze dieper ingegraven leven. Hieronder (fig. 2.5) wordt een schematisch overzicht gegeven van de mogelijke invloed van de hydro- en substraatdynamiek op de vestiging, handhaving en groei van schelpdieren en daarmee op het ruimtelijke en temporele patroon in voorkomen van Nonnetje en Kokkel in het intergetijdengebied.

Met een toename in overspoelingsduur van de plaat zal de vestiging van schelpdieren toenemen (figuur 2.5a). Ook de groei van de schelpdieren zal toenemen bij een langere overspoelingsduur van de plaat (figuur 2.5a). Hierbij zal een sterker effect optreden voor de filterende Kokkels, dan voor de voornamelijk grazende Nonnetjes. Op een bepaald moment zal verdere toename van de overspoelingsduur niet meer leiden tot een toename in vestiging of groei, omdat dan de hoeveelheid larven of het voedselaanbod limiterend is geworden.

Figuur 2.5
Globale indicatie van de invloed van hydrodynamiek en substraatdynamiek op vestiging, handhaving en groei schelpdieren in het intergetijdengebied.



Bij hele lage stroomsnelheden zal een toename in waterbeweging de kans op contact tussen broed en bodem bevorderen, maar een verder toenemende stroomsnelheid zal leiden tot een afname in vestiging van schelpdieren, ze kunnen niet uitzinken (figuur 2.5b). De groei van de schelpdieren vertoont een optimum met betrekking tot stroomsnelheden (figuur 2.5b). Ook hier geldt dat de groei van de filterende Kokkels sterker wordt bepaald door de stroomsnelheid dan de groei van grazende Nonnetjes. Bij te lage snelheden kan voedseluitputting optreden en bij te hoge snelheden wordt zoveel sediment opgewerveld dat voedselopname wordt gehinderd. De vestiging van schelpdieren vertoont een positieve relatie met de verblijftijd van het water in een estuarium (figuur 2.5c). Bij een hele korte verblijftijd worden veel larven het estuarium uit getransporteerd voor ze zich kunnen vestigen. Bij een lange verblijftijd wordt op een bepaald moment de hoeveelheid larven limiterend voor vestiging. De groei van de schelpdieren zal een tegenovergesteld verband vertonen (figuur 2.5c). Bij een korte verblijftijd en dus hoge verversingssnelheid van het water in een estuarium is altijd voldoende voedsel aanwezig. Bij een langere verblijftijd van het water treedt uitputting van het voedselaanbod voor filtreerders, zoals de Kokkel, op. Boven een bepaalde drempelwaarde zal een toename in sedimenttransport de kans op vestiging van broed verkleinen en de kans op opwerveling van net gevestigde broedjes vergroten (figuur 2.5d). Sedimenttransport is afhankelijk van het type sediment en stroomsnelheid. Er zal dus voor verschillende plaatsen en tijdstippen een andere drempelwaarde zijn waarboven opwerveling van sediment en daardoor ook van broedjes optreedt. De groei van de schelpdieren is het grootst bij gemiddelde sedimenttransporten (figuur 2.5d). Bij lage transportsnelheden is de aanvoer van nieuw voedsel laag. Dit is vooral van belang voor de grazende schelpdieren zoals het Nonnetje. Bij hoge transportsnelheden hindert het in het water aanwezige sediment de voedselopname door filtreerders. Een toename in bodemhoogtevariaties leidt tot een toename in uitspoeling en begraving van broed, juvenielen en volwassenen. Dit heeft een afname in handhaving van de schelpdieren tot gevolg (figuur 2.5e). Geringe bodembewegingen zullen nog geen effect hebben, maar wanneer de bewegingen een bepaalde grootte hebben ten opzichte van de ingraafdiepte van de schelpdieren zullen deze uitgespoeld of begraven worden. Volwassen Nonnetjes zijn over het algemeen dieper ingegraven (10 cm diep) in het sediment en zullen dus beter bestand zijn tegen bodemhoogtevariaties dan

Kokkels (2-3 cm diep). De voedselopname van grazers en filtreerders wordt gehinderd door bodemhoogtevariëaties en zal dus het best zijn bij geringe bodemhoogtevariëaties (figuur 2.5e). Ook hier geldt dat pas boven een bepaalde mate van bodembeweging zich een effect zal voordoen. De langere en flexibele sifonen van het Nonnetje zorgen ervoor dat deze soort beter zal kunnen reageren op veranderingen in bodemhoogte dan de Kokkel.

Ruimtelijke patronen in hydro- en substraatdynamiek veroorzaken ruimtelijke patronen in het voorkomen van schelpdieren. Op die delen van een plaat waar de overspoelingsduur het langst is en de stroomsnelheid het laagst is kan de meeste vestiging van schelpdieren plaatsvinden. Omdat de overspoelingsduur lager op de plaat het langst is, maar de stroomsnelheid daar over het algemeen juist hoger is, zal de meeste vestiging plaats vinden op een locatie waar beide factoren tezamen de beste vestigingsomstandigheden opleveren. Handhaving van de schelpdieren is het grootst in gebieden met lage sedimentdynamiek. Een optimale groei van filterfeeders vindt plaats bij een lange overspoelingsduur, met gemiddelde stroomsnelheden en sedimenttransporten. Deze omstandigheden zijn te vinden op locaties die zich niet extreem hoog of extreem laag op de plaat bevinden. Voor depositfeeders is dit minder duidelijk.

Temporele patronen in hydro- en substraatdynamiek veroorzaken temporele patronen in het voorkomen van schelpdieren. De vestiging van broed in het intergetijdengebied zal vooral plaatsvinden op het moment van hoogwater als de stroomsnelheid het laagst is. Ook tijdens doortij kan zich meer vestiging voordoen, omdat de periode met lage stroomsnelheden dan langer is. Tijdens een storm zal er meer uitspoeling zijn, en dus minder handhaving, dan tijdens perioden met kalm weer. Ook zal de groei van de schelpdieren negatief worden beïnvloed door substraatdynamiek als gevolg van een storm. De frequentie, duur en intensiteit van het sedimenttransport en de bodemhoogtevariëaties zijn belangrijk voor het voorkomen van schelpdieren. Bij een toenemende intensiteit zal de duur van minder belang worden. Een kortdurende storm, waarbij veel dieren worden uitgespoeld of begraven, zal een grotere invloed hebben op het schelpdiervoorkomen dan langdurig transport van kleine hoeveelheden sediment.

In bovenstaande bespreking is uitgegaan van een situatie waarbij uitsluitend de hydro- en substraatdynamiek het voorkomen van schelpdieren bepalen. In werkelijkheid spelen ook andere fysische en biologische processen tegelijkertijd een rol. Het relatieve belang van fysische en biologische factoren verschilt per levensstadium en per soort. Het volgende voorbeeld illustreert dit. Tijdens een multidisciplinaire studie in Nieuw Zeeland relateerden Legendre et al. (1997) de ruimtelijke verspreiding van twee schelpdiersoorten aan ruimtelijke patronen in fysische factoren, zoals overspoelingsduur en waterbeweging, en biologische factoren, zoals interferentie tussen juvenielen en volwassenen. Zij vonden een sterker verband met fysische factoren voor de kleinere levensstadia dan voor de grotere. Daarnaast werd de verspreiding van een filtrerende soort met een ingraafdiepte van 3 cm meer bepaald door fysische factoren dan een op 7-10 cm diepte ingegraven grazende soort. Naast verschillen per levensstadium en per soort, kan het relatieve belang van fysische factoren ook variëren per locatie in het intergetijdengebied en per tijdstip. Predatie is bijvoorbeeld een biologische factor die onder bepaalde omstandigheden belangrijker kan zijn dan fysische factoren. Laag in een getijzone zou bijvoorbeeld wel vestiging van broed kunnen plaatsvinden, maar door de hoge predatiedruk zullen de broedjes zich daar niet kunnen handhaven (Beukema, 1993). Evenzo is na een zachte winter de broedval van schelpdieren meestal minder. Dit wordt waarschijnlijk niet veroorzaakt door verminderde vestiging, maar door de

aanwezigheid van grotere aantallen predators na een zachte winter (Beukema et al., 1998).

3 Het veldonderzoek

3.1 Inleiding

Op de Plaat van Baarland en het Groninger Wad is de primaire vestiging, handhaving en groei van twee schelpdieren, het Nonnetje en de Kokkel, in hun eerste levensjaar gevolgd. Gelijktijdig zijn hydrodynamiek, substraatdynamiek en sedimentsamenstelling gemeten. De keuze om in deze gebieden onderzoek te doen werd ingegeven door het feit dat de hydrodynamische omstandigheden in deze gebieden sterk verschillen. Hierdoor is het beter mogelijk om het relatieve belang van de hydrodynamiek en substraatdynamiek voor de populatieontwikkeling van Nonnetje en Kokkel ten opzichte van andere omgevingsfactoren vast te stellen. Het veldonderzoek heeft zich gericht op de invloed van getijgedreven dynamiek op het voorkomen van Nonnetje en Kokkel.

Eerst wordt ingegaan op de twee onderzoekslocaties en de algemene overeenkomsten en verschillen in morfologie en hydraulica tussen de gebieden. Vervolgens wordt kort ingegaan op de meetmethoden en opzet van de fysische en biologische metingen. Detail informatie over de methoden, technieken, uitgevoerde analyses en resultaten is te vinden in Bouma et al. (2001a,b). Daarna wordt het beeld van de ruimtelijke variatie en temporele ontwikkeling in de vestiging, handhaving en groei in relatie tot de fysisch-morfologische omstandigheden geschetst. Tenslotte worden verklaringen gegeven voor de ontwikkelingen in de schelpdierpopulatie

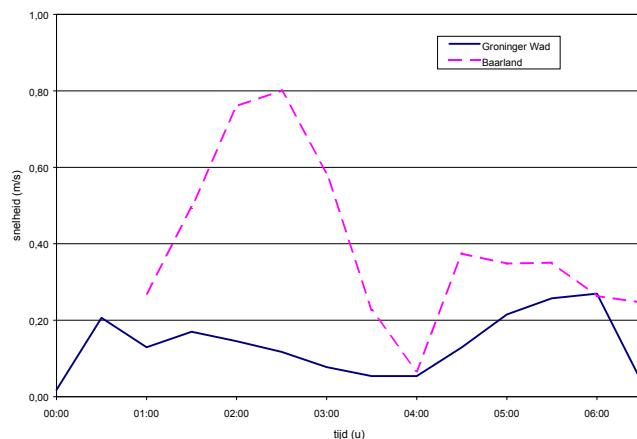
3.2 De onderzoekslocaties

De Plaat van Baarland ligt in de westelijke helft van de Westerschelde (figuur 3.1), in de zogenaamde mariene overgangszone (Ysebaert & Meire, 1991). De geringe variaties in het zoutgehalte hier hebben, in tegenstelling tot de soms grote variaties in het oostelijk deel, geen invloed op het voorkomen van Nonnetje en Kokkel.

Het Groninger Wad ligt in de oostelijke helft van de Waddenzee (figuur 3.1). Het gebied ligt ingeklemd tussen de kwelderwerken aan de zuidzijde en de vaargeul van de Zuid Oost Lauwers aan de noordzijde. Op enkele plaatsen wordt het wad doorsneden door zijgeulen die vanaf de Zuid Oost Lauwers tot aan de kwelderwerken lopen. Zoutgehaltes gemeten in de Zuid Oost Lauwers varieerden in 1997 tussen 27,6 en 32,4‰.

Een duidelijk verschil tussen deze twee gebieden is de heersende hydrodynamiek. Dit laat zich goed zien in het verschil in stroomsnelheden tussen deze twee gebieden (figuur 3.2). Op de Plaat van Baarland is de maximum vloodsnelheid, bij springtij, ongeveer 0,8 m/s terwijl dit op het Groninger Wad ongeveer 0,2 m/s is. De maximum ebsnelheid op de Plaat van Baarland is duidelijk lager dan de maximum vloodsnelheid. Op het Groninger Wad lijkt de maximum ebsnelheid iets hoger te zijn dan de maximum vloodsnelheid.

Figuur 3.2
Gemeten verschil stroomsnelheid Plaat van
Baarland en Groninger Wad, springtij



Het sediment op de Plaat van Baarland kan gekarakteriseerd worden als fijnzand; Het gewichtspercentage van de fractie $< 63\mu\text{m}$ in de bovenste 5 cm van de bodem varieert tussen de 10 en 20 %. De D_{50} , de mediane korrelgrootte van de zandfractie in de bovenste 5 cm, ligt tussen de 120-180 μm .

Het sediment op het Groninger wad is merendeels fijnzandig. In een strook van ca 100 meter breedte, net aan de buitenzijde van de kwelderwerken gelegen, is de toplaag van het wad slikkig. Dichter naar de vaargeul toe zijn er ook plaatsen te vinden met matig grof zand. De mediane korrelgrootte ligt tussen de 120 en 180 μm . Er zijn geen duidelijk verschillen in sedimentkarakteristieken tussen de Plaat van Baarland en het Groninger Wad (tabel 3.1).

Tabel 3.1 Vergelijking fysische omgevingsfactoren Plaat van Baarland en Groninger Wad.

	Plaat v. Baarland	Groninger Wad
Gem. getijslag (m)	4	2
U, vloed (m/s), springtij	0,8	0,2
U, eb (m/s), springtij	0,4	0,3
D_{50} zandfractie (μm)	120-180	120-180
Gewichtsporc. $< 63 \mu\text{m}$ (%)	10-20	10-20
Zoutgehaltes (‰)	20-28	27-33

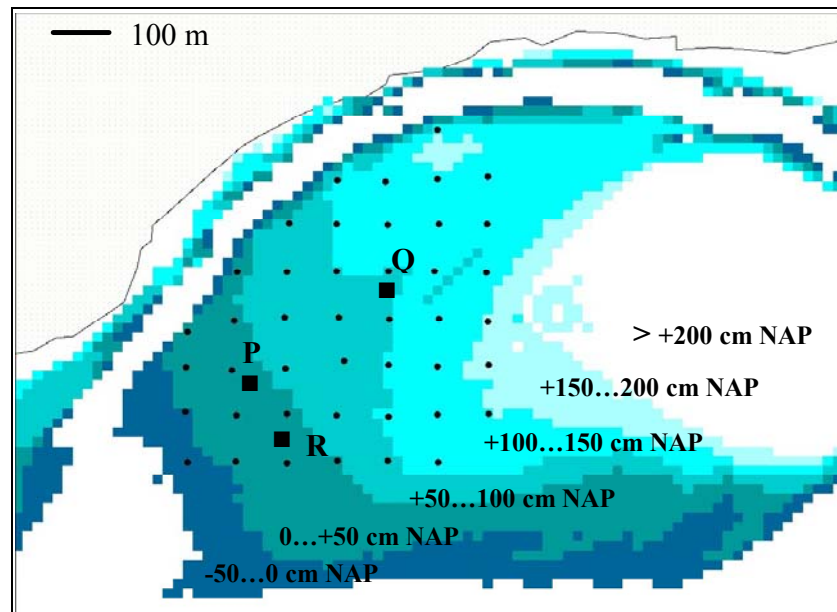
3.3 Metingen

3.3.1 Plaat van Baarland

Op de Plaat van Baarland zijn twee meetnetten opgezet om respectievelijk de temporele variatie en ruimtelijk ontwikkeling in het schelpdiervoorkomen te kunnen meten. Voor het monitoren van de temporele ontwikkeling in de schelpdieren en de fysisch-morfologische condities zijn drie meetstations verspreid over de plaat gebruikt (P, Q, en R figuur 3.3). In ieder meetstation zijn van april tot november 1997 iedere twee weken 8 bodemonsters gestoken, op willekeurige plaatsen in een gebied van 20*20 m rond het station, voor het bepalen van het aantal schelpdieren. Gelijktijdig werd de substraatdynamiek en bodemhoogte gemeten. In deze stations werden de hydrodynamische condities gemeten: stroomsnelheden, waterstanden en golven.

Voor het meten van de ruimtelijk variatie in schelpdiervoorkomen is gebruik gemaakt van een meetnet waarbij een raster van 43 meetpunten, met een maaswijdte van 100*100 meter, over de westelijke helft van de plaat is gelegd (figuur 3.3). Deze punten lagen tussen de -0,5 en 1,5 m NAP.

Figuur 3.3
Meetnet op Plaat van Baarland.



Dit meetnet is op een aantal gericht gekozen tijdstippen bemonsterd: een keer in april om de beginsituatie (T_0) vast te leggen, vervolgens iedere twee weken rond de periode van de vestiging van Nonnetje en Kokkel (mei-juni) en een keer in juli, oktober en november. Bij deze metingen werden voor het bepalen van de dichtheden van Nonnetje en Kokkel drie bodemonsters gestoken op willekeurige plaatsen in een gebied van 5*5 m rond een meetpunt. Tevens zijn metingen gedaan van de substraatdynamiek en bodemhoogte en monsters genomen voor het bepalen van de sedimentsamenstelling.

De grootte van de primaire vestiging is bepaald door het aantal schelpdieren in de klasse 0,3 - 1 mm te tellen. Op basis van literatuur gegevens werd aangenomen dat de schelpdierlarven bij deze grootte tot het bodemleven overgaan. De mate van groei en handhaving is bepaald door het aantal schelpdieren in de klassen 1-2, 2-3, ..., 9-8, 10-15 en 15-20 mm vast te stellen. Deze aantallen zijn naar dichtheden (aantal/m²) omgerekend. De dichtheid per grootteklasse wordt bepaald door een aantal processen: vestiging (door bv. migratie) en sterfte van dieren van die grootte, terwijl door hun groei reeds aanwezige dieren tot de klasse kunnen toetreden of die klasse kunnen verlaten.

De substraatdynamiek is gemeten met behulp van tracers. Hierbij is gekleurd zand met in wateroplosbare lijm tot een staafje van 10 cm hoog, 1 cm lang en 0,5 cm breed verlijmd. Een staafje wordt verticaal in de bodem geduwd tot de top van het staafje op gelijke hoogte komt met het bodemoppervlak. Na een of meerdere getijden wordt m.b.v. een steekbuis het staafje met omringend sediment uit de bodem gehaald en bloot gelegd. Vervolgens wordt de lengte van het resterende staafje gemeten en de hoogte van het daarboven liggende sediment. Met deze getallen kan vervolgens de maximale dikte van de laag sediment die gedurende de overspoeling in beweging is geweest worden berekend. Een groot voordeel van deze tracermethode is dat er snel, eenvoudig en op veel punten substraatdynamiek metingen te verrichten zijn. Nadeel is dat niet bekend is welke processen de gemeten dynamiek hebben veroorzaakt en hoe snel het verloopt. Het kan door bodemtransport (bewegen ribbels) ontstaan of door eerst erosie en dan sedimentatie gedurende een of meerdere overspoelingen. Meetapparatuur om dit wel te kunnen doen was niet voorhanden. De methode is daarom vooral geschikt om onderlinge (relatieve)

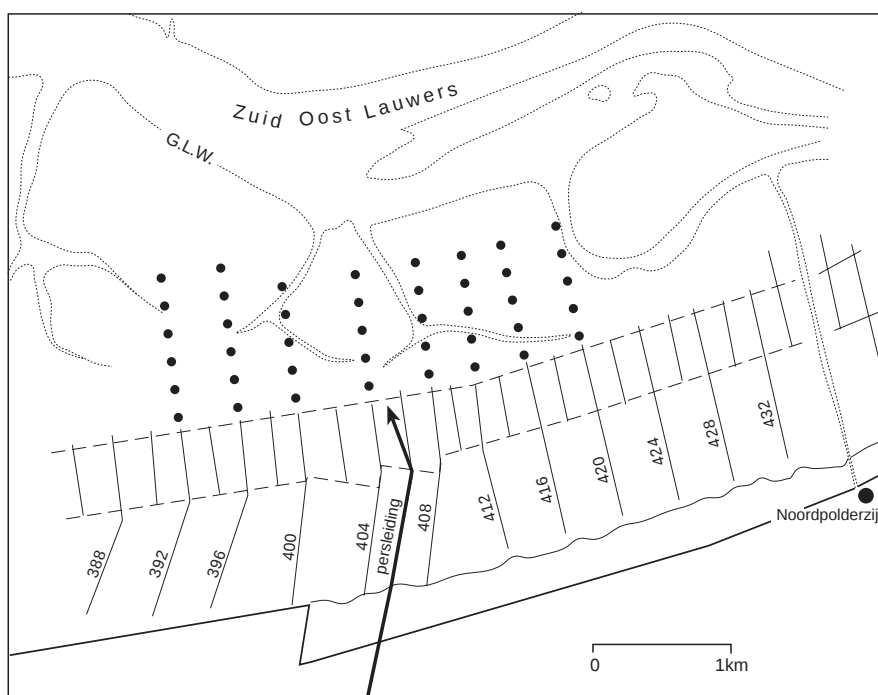
vergelijkingen tussen meetpunten in één gebied te maken. Relaties met de processen kunnen met name indicatief afgeleid worden uit de hydrodynamische metingen.

De sedimentsamenstelling is bepaald door in april, juni, juli en november monsters te nemen in de meetpunten en het gewichtspercentage van de fractie kleiner dan $63\ \mu\text{m}$ te bepalen en de korrelgrootteverdeling van de zandfractie ($> 63\ \mu\text{m}$) te bepalen.

3.3.2 Groninger Wad

Op het Groninger Wad was in 1997 een meetnet opgezet om de primaire vestiging van het Nonnetje te bepalen. Het meetnet bestond uit een raster van 42 punten verdeeld over 8 raaien, die in het verlengde van een hoofddam van de kwelderwerken lagen (zie figuur 3.4). Deze hoofddammen liggen ongeveer 400 m uit elkaar. De afstand tussen twee punten op een raai bedroeg ongeveer 200m.

Figuur 3.4
Meetnet op Groninger Wad.



De grootte van de primaire vestiging is bepaald door het aantal schelpdieren in de klasse 0,3 - 1 mm te tellen. De substraatdynamiek is gemeten met de zelfde methode als op de Plaat van Baarland. De hydrodynamiek is alleen gemeten in 1998 met het instrumentarium dat in het kader van het onderzoek van Stelder (2000) is gebruikt. Hiermee kon het verschil in hydrodynamiek tussen het Groninger Wad en de Plaat van Baarland worden vastgesteld.

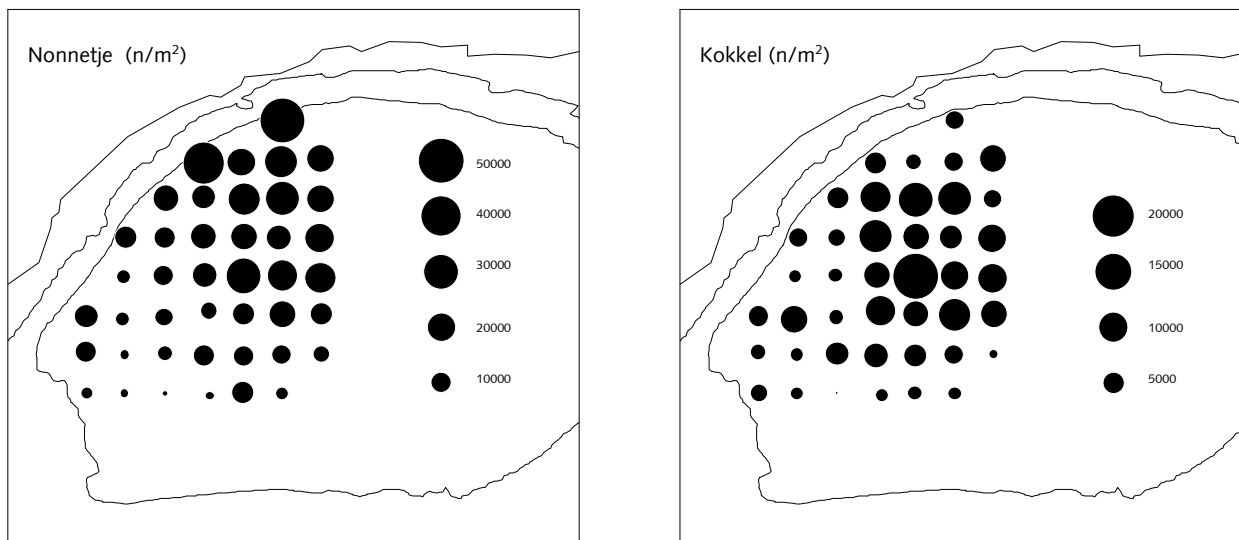
3.4 Resultaten veldonderzoek Plaat van Baarland en Groninger Wad

3.4.1 Primaire vestiging

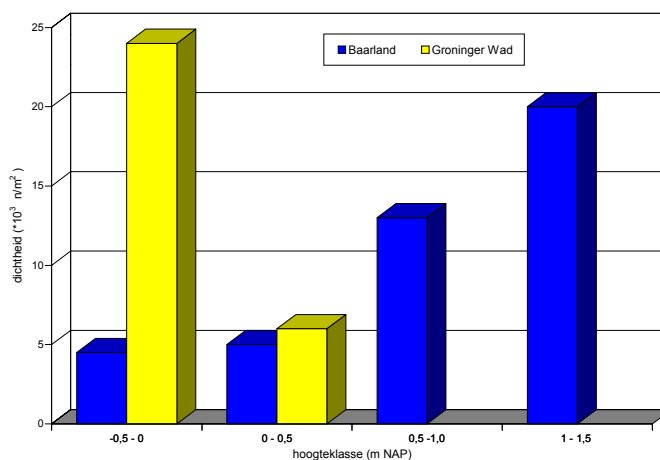
De primaire vestiging op de Plaat van Baarland van Nonnetje en Kokkel vertoont een duidelijke ruimtelijke trend. Hierbij nemen de dichtheden toe gaande van het laaggelegen zuidwestelijke naar het hooggelegen noordoostelijke deel van het meetnet; voor het Nonnetje van ongeveer 1.000 tot 80.000 (N/m^2) en voor de Kokkel van ongeveer 200 tot 40.000 (N/m^2)

(figuur 3.5). De broedval van het Nonnetje, begin juni, was drie weken eerder dan die van de Kokkel. Dit ruimtelijk beeld is tegengesteld aan de primaire vestiging die in de westelijke Waddenzee is geconstateerd (zie figuur 2.4). De metingen op het Groninger Wad laten zien dat daar de primaire vestiging het hoogst was in de lager gelegen delen van het intergetijdengebied (figuur 3.6).

figuur 3.5
Primaire vestiging Nonnetje en Kokkel op
Plaat van Baarland, juni 1997



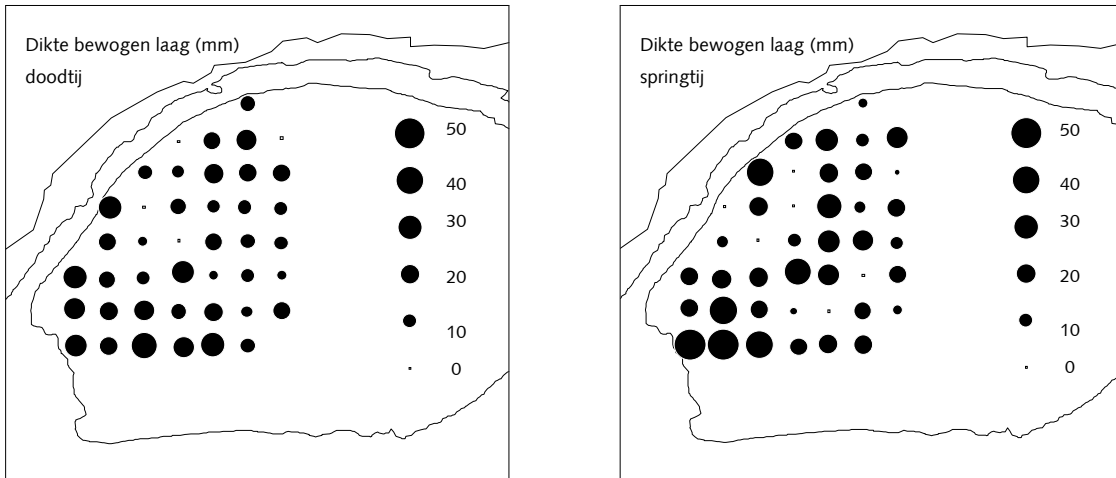
Figuur 3.6
Vergelijking dichtheden primaire vestiging
(broed) Nonnetje Groninger Wad en Plaat
van Baarland, juni 1997



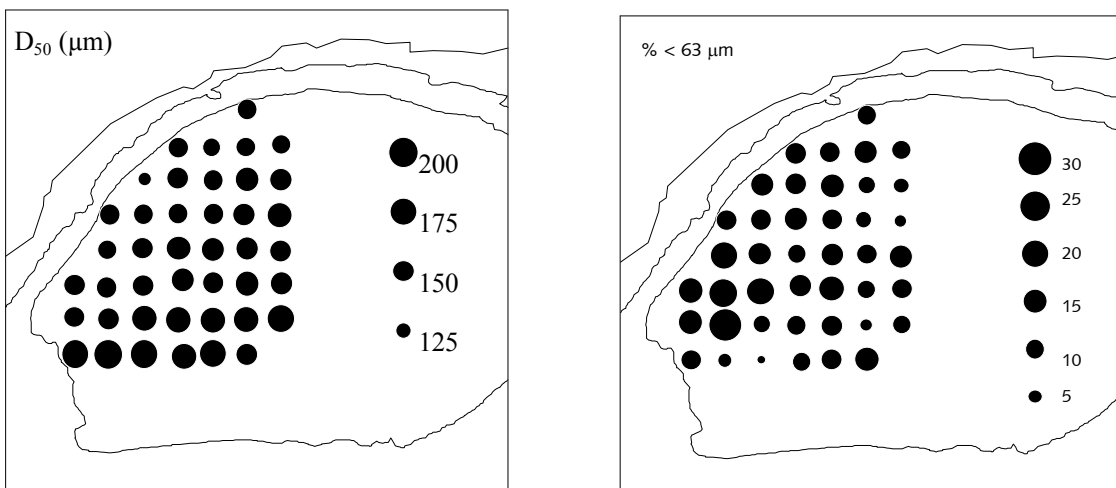
In de substraatdynamiek en hydrodynamische condities op de Plaat van Baarland is eveneens een ruimtelijke trend aanwezig. De dikte van de laag sediment die beweegt is het grootst laag in het intergetijdengebied (figuur 3.7). Dit correleert met de hydrodynamische condities waarbij in het algemeen de stroomsnelheden afnemen met toenemende bodemhoogte in het intergetijdengebied.

Een ruimtelijke trend in de sedimentsamenstelling met bodemhoogte was niet aanwezig op de Plaat van Baarland (figuur 3.8). In het gewichtspercentage kleiner dan 63 μm en de mediane korrelgrootte van de zandfractie zit een geringe variatie.

.....
Figuur 3.7
Substraatdynamiek bij doodtij en springtij op
Plaat van Baarland rond primaire vestiging,
juni 1997.

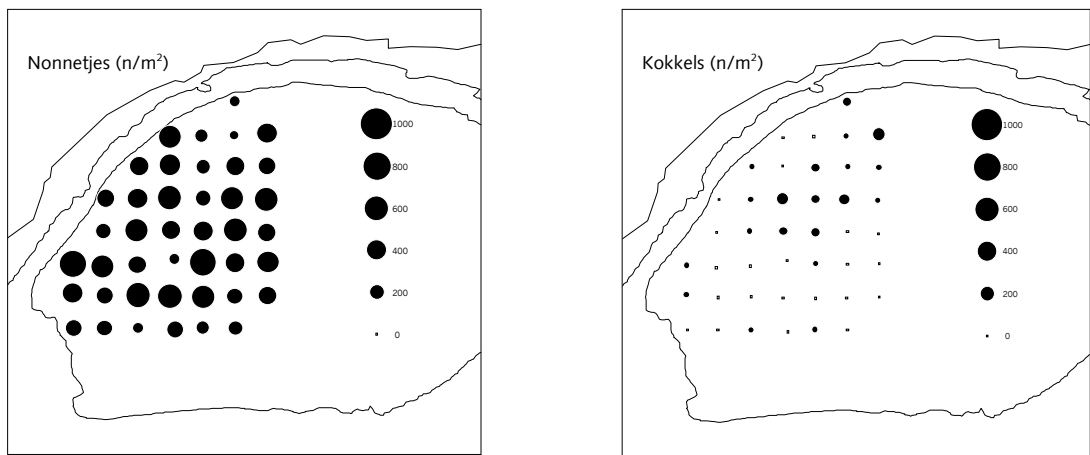


.....
figuur 3.8
Sedimentsamenstelling Plaat van Baarland,
juni 1997



In april 1997 bedroegen de dichtheden adulte Nonnetjes en Kokkels op de Plaat van Baarland enkele honderden exemplaren per vierkante meter (figuur 3.9). Dit zijn relatief lage aantallen, wat mogelijk het gevolg is geweest van de strenge winter in 1996-1997. Een ruimtelijk trend in adulte dichtheden was niet aanwezig.

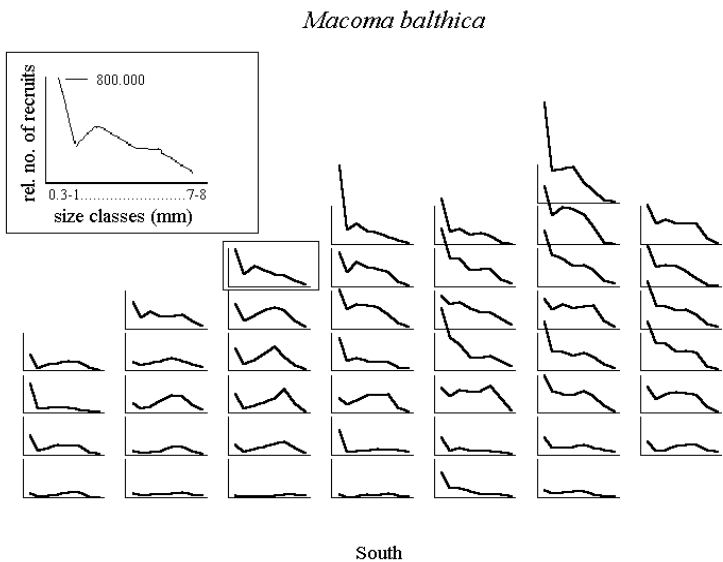
.....
Figuur 3.9
Dichtheden adulte Nonnetjes en Kokkels op
Plaat van Baarland, april 1997



3.4.2 Handhaving

Onder handhaving wordt verstaan het aanwezig blijven op de plaat. Door sterfte en migratie zal de schelpdierpopulatie, na de primaire vestiging, een ontwikkeling doormaken waardoor veranderingen in dichtheden zullen optreden. Samen met de groeisnelheid van de schelpdieren zal dit het verloop in de tijd van de dichtheden in de verschillende grootteklassen bepalen (de schelpdieren groeien naar de volgende grootte klassen). Op de Plaat van Baarland is geconstateerd dat de groeisnelheid van het Nonnetje constant was. Onder de voorwaarde dat sterfte continu plaatsvindt betekent dit dat de aantallen geleidelijk zullen afnemen. De opeenvolgende grootteklassen bevatten steeds minder dieren. Indien op een bepaalde plaats het aantal dieren in een bepaalde grootteklasse duidelijk groter is als op een eerder tijdstip in de bijbehorende kleinere grootteklasse dan kan dit alleen het gevolg zijn van immigratie van elders.

.....
Figuur 3.10
Lokale populatieontwikkeling Nonnetjes op
de Plaat van Baarland.

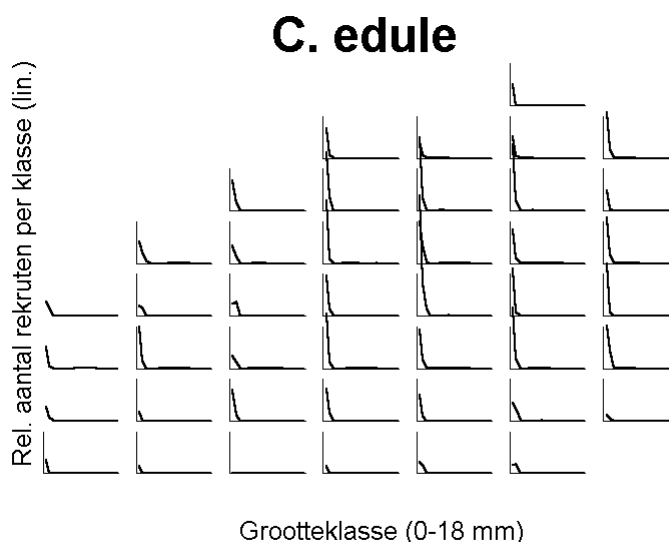


Dat totale aantal dieren dat in de loop van de tijd is voorgekomen is bepaald door van elke grootte klasse de bij de verschillende bemonsteringen gevonden aantallen te integreren over de tijd die tussen de op een volgende bemonsteringstijdstippen lag. In principe loopt dit van tijdstip x waarbij er geen dieren van die bepaalde grootte zijn gevonden, naar tijdstip y waarop het

maximum aantal wordt gevonden tot het tijdstip z waarop er weer geen dieren zijn met die bepaalde grootte (de beesten zijn dan uit de klasse gegroeid en/of gestorven en mogelijk ook gemigreerd). Dit is het oppervlak onder de grafiek van schelpdierdichtheidsverloop van een bepaalde grootte klasse in de tijd. In figuur 3.10 is op elk meetpunt te zien dat er na de primaire vestiging (kleinste grootte klasse) de aantallen afnemen. In het hoger gelegen deel van het meetnet neemt het totale aantal dieren in op een volgende grootteklassen af. In het lager gelegen deel zien we op een aantal meetpunten de aantallen in opeenvolgende grootte klassen toenemen. Dit kan alleen verklaard worden door migratie van schelpdieren naar deze meetpunten. De totale populatie Nonnetjes in het meetnet kon als gesloten beschouwd worden (Bouma et al. 2000a). Dit pleit er voor dat binnen het meetnet Nonnetjes van de hoger gelegen naar de lager gelegen deel zijn gemigreerd.

De handhaving van de Kokkel laat een ander beeld zien (figuur 3.11). De handhaving na de primaire vestiging is zeer slecht vergeleken met het Nonnetje; De broedjes verdwijnen over het hele meetnet in veel grotere hoeveelheden. Een duidelijke migratie van de hoger naar de lager gelegen delen is niet vastgesteld.

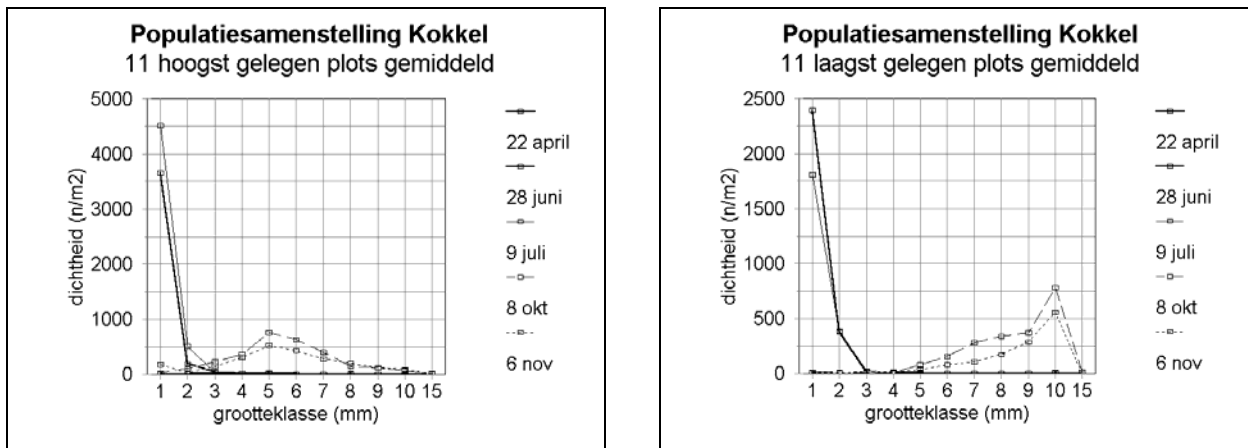
.....
Figuur 3.11
Lokale populatieontwikkeling Kokkels op de
Plaat van Baarland.



3.4.3 Groei

Op de Plaat van Baarland is een duidelijk verschil in groeisnelheid bij de Kokkels geconstateerd met hun positie in het intergetijdengebied. In november is de gemiddelde lengte van de Kokkels in de laagst gelegen delen van het meetnet tussen de 10 en 15 mm en in de hoogst gelegen delen tussen de 5 en 6 mm (figuur 3.12). Bij het Nonnetje is geen enkel verschil in groei met de hoogteligging geconstateerd. De gemiddelde lengte op de Plaat van Baarland bedraagt in november 1997 overall ongeveer 7 mm.

.....
Figuur 3.12
Lengte frequentie verdeling op verschillende
dagen van de Kokkels op de Plaat van
Baarland, 1997



3.5 Discussie resultaten

3.5.1 Primaire vestiging

Primaire vestiging is, biologische omgevingsfactoren even niet in acht genomen, het netto resultaat van uitzinken van broedjes uit de waterkolom en resuspensie vanaf de bodem, na een willekeurig aantal getijden. Uitzinken is afhankelijk van de valsnelheid van broedjes en de hydrodynamische krachten (bodemschuifspanning, turbulentie). Resuspensie is afhankelijk van de graafcapaciteit van broedjes en de hydrodynamische krachten waardoor sediment en broedjes kunnen worden bewogen en opgewerveld. Het verschil in de ruimtelijke trend in de dichtheden van primaire vestiging tussen de Plaat van Baarland en Waddenzee wordt veroorzaakt door verschillen in de hydro- en substraatdynamische condities. Op de Plaat van Baarland kan uitzinken alleen plaatsvinden rond hoogwaterkentering (zie figuur 3.2). De hydrodynamische krachten zijn dan laag genoeg zodat de broedjes met hun lage valsnelheid (2 cm/s) uit kunnen zinken en zich aan het sediment kunnen vasthouden of zich ingraven. Aangezien de waterkolom laag in het intergetijdengebied hoger is, is het aanbod van broedjes daar hoger. Dit zou er voor pleiten dat de dichtheden in de vestiging van broedjes laag in het intergetijdengebied hoger is dan hoog in het intergetijdengebied. Dit komt overeen met de Waddenzee. Gezien de zeer lage stroomsnelheden bij vloed op het Groninger Wad (zie figuur 3.2) kan het zo zijn dat broedjes al uitzinken vanaf het moment dat de vloed het intergetijdengebied al overstroomt. Dit zou het patroon in de Waddenzee versterken omdat de broedjes laag in het intergetijdengebied al uitzinken en er dan minder broedjes in de waterkolom aanwezig zijn als de vloed de hoger gelegen delen bereikt. Op de Plaat van Baarland zien we het omgekeerde patroon. Hoogst waarschijnlijk is de resuspensie laag in het intergetijdengebied groter dan hoog in het intergetijdengebied waardoor de primaire vestigingsdichtheden in de hooggelegen delen in het intergetijdengebied hoger zijn. De trend in de gemeten substraatdynamiek is hiervoor een sterke aanwijzing.

Aangezien de adulte populatie van de schelpdieren gelijkmatig over het meetnet is verdeeld hebben deze geen invloed gehad op het ontstaan van het ruimtelijke patroon van de primaire vestiging.

3.5.2 Handhaving

Het migratie patroon op de Plaat van Baarland is tegengesteld aan het patroon dat in de Waddenzee is geconstateerd; in de Waddenzee migreren na de primaire vestiging de schelpdieren van de lagere naar de hogere delen van het intergetijdengebied (zie figuur 2.3). Het migreren kan passief of actief gebeuren. Onder passief wordt verstaan dat de schelpdieren geresuspendeerd worden als gevolg van bv. erosie van het sediment en vervolgens op een ander plek weer naar de bodem zinken. Indien dit het geval zou zijn dan moeten op de Plaat van Baarland de dichtheden laag op de Plaat sterker afnemen dan hoog op de Plaat omdat daar de kans op resuspensie groter is. Hierdoor zou het primaire vestigingspatroon versterkt worden. Zoals uit figuur 3.10 blijkt is dat niet het geval. Op de Plaat van Baarland lijkt de migratie een actief proces. Hierbij verlaten de schelpdieren 'bewust' het sediment op de plek waar ze bij de primaire vestiging terecht zijn gekomen. Vervolgens komen ze dan op een andere plek terecht. Het actief migreren wordt zeer waarschijnlijk gestuurd door competitie om voedsel op de primaire vestigingslocaties. De dichtheden zijn zo groot dat daar sprake is van interferentie tussen de schelpdieren.

Opvallend is de slechte handhaving van het Kokkel broed in vergelijking tot het Nonnetje. De oorzaak hiervan is niet duidelijk. Mogelijk heeft het Kokkel broed een mindere graafcapaciteit dan broed van het Nonnetje en spoelt daardoor sneller weg waardoor de sterfte groter zal zijn. Als volwassen dier zitten Kokkels minder diep (2 cm) ingegraven dan Nonnetjes (5-10 cm)

3.5.3 Groei

De groei van schelpdieren is sterk afhankelijk van de hoeveelheid voedsel die vergaard kan worden. Voedselaanbod en -beschikbaarheid worden bepaald door fysische en biologische omgevingsfactoren (H2). Voor een filterfeeder als de Kokkel zal het aanbod groter worden bij toenemende overspoelingsduur. De groeisnelheid van kokkels die zich lager in het intergetijdengebied bevinden zou hierdoor bevorderd worden t.o.v. kokkels die zich hoger in het intergetijdengebied bevinden. De resultaten van de Plaat van Baarland onderschrijven dit.

Het Nonnetje is een depositfeeder, maar kan ook als filterfeeder zijn voedsel vergaren waardoor de invloed van hoogteligging op voedselaanbod twee kanten heeft. Hoger in het intergetijdengebied is de groei van microfytobenthos (bodemalgen) beter doordat er meer licht komt. Het aanbod van voedsel voor het Nonnetje als depositfeeder is daar dus beter. In verschillende onderzoeken (H2) is aangetoond dat het Nonnetje hoger in het intergetijdengebied sneller groeit. Op de Plaat van Baarland is er geen verschil in groei met de hoogte geconstateerd. Waardoor dit komt is niet duidelijk; mogelijk is het voedsel hoog op de Plaat van Baarland beperkt door interferentie bij het voedsel zoeken als gevolg van de hoge dichtheden eerstejaars Nonnetjes.

4 Conclusies

4.1 Inleiding

Onderzocht is welke invloed de stroming en sedimentbeweging heeft op het voorkomen van schelpdieren die in zacht substraat in het intergetijdengebied leven. Veldonderzoek is verricht op een locatie in de Waddenzee, het Groninger Wad, en in de Westerschelde, de Plaat van Baarland. Deze gebieden verschillen onderling met name in hydrodynamische condities; Op de Plaat van Baarland is de maximum vloedsnelheid ongeveer vier keer hoger dan op het Groninger Wad. Hierdoor is het beter mogelijk om het relatieve belang van stroming en sedimentbeweging (de hydro- en sedimentdynamiek) ten opzichte van andere omgevingsfactoren vast te stellen. Gedurende het eerste levensjaar is de populatieontwikkeling van Nonnetje en Kokkel gevolgd: vanaf het moment dat de primaire vestiging (mei-juni) plaatsvond en de daar opvolgende handhaving en groei van deze schelpdieren in de zomer tot aan het begin van het winterseizoen (november). Gedurende die periode zijn ook de hydro- en substraatdynamische omstandigheden gemonitord.

4.2 Conclusies uit het onderzoek

Bij de primaire vestiging, het moment dat de broedjes de overgang maken van het water naar de bodem, zijn de stroomsnelheden en sedimentbeweging sturend voor het ontstaan van het ruimtelijk patroon in de dichtheden van de broedjes in het intergetijdengebied. Er zijn duidelijke verschillen in het vestigingspatroon tussen Waddenzee en Westerschelde. In de Westerschelde komen de grootste dichtheden voor op de hoger gelegen delen van het intergetijdengebied. In de lager gelegen delen zijn de substraatdynamische omstandigheden dusdanig dat de broedjes (ongeveer 0,5 mm groot) zich daar moeilijker kunnen vestigen omdat ze snel uitspoelen. In de Waddenzee zijn de vestigingsdichtheden het hoogst laag in het intergetijdengebied. Op het moment dat de intergetijdengebieden onderlopen zijn de stroomsnelheden zo laag dat de broedjes waarschijnlijk al kunnen uitzinken. Hierdoor is de hoeveelheid broedjes in de waterkolom al sterk afgenomen als deze de hoger gelegen delen bereiken. Bovendien is de substraatdynamiek in dit intergetijdengebied veel lager dan in de Westerschelde waardoor ze minder uitspoelen.

Na de vestiging volgt de handhaving. In deze levensfase treedt sterfte en migratie op. Ook hier zijn tegengestelde ontwikkelingen geconstateerd tussen Waddenzee en Westerschelde. Op de Plaat van Baarland is vrij snel (maand) na de vestiging migratie opgetreden, van de hoger gelegen delen naar de lager gelegen en dus meer dynamische delen van het intergetijdengebied. De schelpdieren zijn dan 2 à 3 mm groot en zijn dan kennelijk in staat om de substraatdynamische omstandigheden te weerstaan die bij de vestiging nog een beperking vormden. In de Waddenzee is geconstateerd dat er migratie plaatsvindt van de lager gelegen naar de hoger gelegen delen van het intergetijdengebied. Voor zowel de Waddenzee als de Westerschelde geldt dat deze migratie niet het gevolg is van de fysische omstandigheden zoals

stroomsnelheid of sedimentbeweging, waardoor ze uitspoelen. De migratie wordt gestuurd door biotische factoren. Voedseltekorten of interferentie lijken hierbij de aanleiding te vormen voor het actief migreren van deze schelpdieren.

Op de Plaat van Baarland zijn de Nonnetjes begin november ongeveer 7 mm groot. Er zijn geen verschillen in groeisnelheden tussen hoog en laag gelegen delen van het intergetijdengebied geconstateerd. Bij de Kokkels is wel een verschil in groeisnelheid geconstateerd. De Kokkels in het laag gelegen deel van het intergetijdengebied waren in november gemiddeld 10-15 mm groot, terwijl in de hoog gelegen delen ze 5 tot 6 mm groot waren. Dit verschil wordt verklaard door het feit dat de kokkel een filterfeeder is. Door de langere overstromingsduur in de lagere delen kunnen kokkels langere tijd voedsel vergaren.

In gebieden waar zeer hoge stroomsnelheden en dus ook zeer grote sedimentbewegingen (megaribbels) optreden komen weinig bodemdieren voor, alleen enkele zeer mobiele soorten (kreeftachtigen) kunnen hier overleven. Ook sterke erosie of sedimentatie als gevolg van bv. stormen ('events') heeft een duidelijke invloed op het voorkomen. Bodemdieren worden onder zeer dynamische omstandigheden snel uitgespoeld of begraven.

De resultaten van deze studie zullen gebruikt worden in verder onderzoek. Hierbij kan onder andere gedacht worden aan het maken van een ecotopenclassificatie voor de zoute wateren.

4.3 Implicaties voor beheer en inrichting

In het intergetijdengebied komen gebieden voor waar een relatief hoge primaire vestiging van schelpdieren plaatsvindt die in zacht substraat leven. De grootte van de lokale stroomsnelheid bepaalt welke deel van een intergetijdengebied een potentieel vestigingsgebied is. Deze gebieden zijn voor het verkrijgen van een gezonde schelpdierpopulatie van groot belang. Een klein oppervlak aan vestigingsgebied is minder gunstig voor de populatie dan een groot oppervlak. Dit geldt niet alleen voor de primaire vestiging maar ook voor de handhaving. De schelpdieren migreren vanuit de vestigingsgebieden naar het omliggende gebied, waar primaire vestiging laag of onmogelijk was door de heersende hydro- of substraaddynamische condities.

Deze vestigingsgebieden verdienen de aandacht in het beheer van intergetijdengebieden. Een afname van het oppervlak aan deze habitats zal de primaire vestigingsmogelijkheden verminderen. Dit kan gevolgen hebben voor de algehele schelpdierpopulatie. Bij het evalueren van effecten van menselijke ingrepen in of bij intergetijdengebieden is het dan ook noodzakelijk aandacht te schenken aan deze vestigingsgebieden. De hydrodynamische omstandigheden mogen niet dusdanig wijzigingen dat de vestigingsmogelijkheid sterk verminderd of zelfs onmogelijk worden. De resultaten van het onderzoek pleiten er voor om bij de inrichting van een intergetijdengebied naar een mozaïek van gebieden met lagere en hogere dynamiek te streven. Het is nodig om delen in dat intergetijdengebied te hebben waar de maximum dieptegemiddelde stroomsnelheid niet boven 0,5 tot 0,6 m/s uitkomt. De gradiënt in de hoogteligging dient niet te steil te zijn. Een indicatie voor een goede gradiënt is de helling van de Plaat van Baarland (1:400) en van het Groninger Wad (1:1500). Door gebieden te creëren die gekenmerkt worden door een variatie aan dynamiek en gradiënten in

hoogteligging wordt een diversiteit aan habitats gemaakt die de schelpdieren ten goede komt.

5 Literatuurlijst

- André, C. & R. Rosenberg (1991). Adult-larval interactions in the suspension-feeding bivalves *Cerastoderma edule* and *Mya arenaria*. Marine Ecology Progress Series 71: 227-234.
- Armonies, W. (1992). Migratory rhythms of drifting juvenile molluscs in tidal waters of the Wadden Sea. Marine Ecology Progress Series 83: 197-206.
- Armonies, W. (1994). Drifting meio- and macrobenthic invertebrates on tidal flats in Königs-hafen: a review. Helgoländer Meeresuntersuchungen 48: 299-320.
- Armonies, W. (1996). Changes in distribution patterns of 0-group bivalves in the Wadden Sea: byssus-drifting releases juveniles from the constraints of hydrography. Journal of Sea Research 35(4): 323-334.
- Armonies, W. & M. Hellwig-Armonies (1992). Passive settlement of *Macoma balthica* spat on tidal flats of the Wadden Sea and subsequent migration of juveniles. Netherlands Journal of Sea Research 29(4): 371-378.
- Baggerman, B. (1953). Spatfall and transport of *Cardium edule* (L.). Archives Neerlandaise Zoologique 10: 315-342.
- Beukema, J.J. (1974). Seasonal changes in the biomass of the macro-benthos of a tidal flat in the Dutch Wadden Sea. Netherlands Journal of Sea Research 8: 94-107.
- Beukema, J.J. (1991). The abundance of shore crabs *Carcinus meanas* (L.) on a tidal flat in the Wadden Sea after cold and mild winters. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 153: 97-113.
- Beukema, J.J. (1992a). Dynamics of juvenile shrimp *Crangon crangon* in a tidal-flat nursery of the Wadden Sea after mild and cold winters. Marine Ecology Progress Series 83: 157-165.
- Beukema, J.J. (1992b). Expected changes in the Wadden Sea benthos in a warmer world: lessons from periods with mild winters. Netherlands Journal of Sea Research 30: 73-79.
- Beukema, J.J. (1993). Successive changes in distribution patterns as an adaptive strategy in the bivalve *Macoma balthica* (L.) In the Wadden Sea. Helgoländer Meeresuntersuchungen 47: 287-304.
- Beukema, J.J., P.J.C. Honkoop & R. Dekker (1998). Recruitment in *Macoma baltica* after mild and cold winters and its possible control by egg production and shrimp predation. Hydrobiologia 375/376: 23-34.

Beukema, J.J. & J. de Vlas (1989). Tidal-current transport of thread-drifting postlarval juveniles of the bivalve *Macoma balthica* from the Wadden Sea to the North Sea. *Marine Ecology Progress Series* 52: 193-200.

Bijkerk, R (1988). Ontsnappen of begraven blijven. De effecten op bodemdieren als gevolg van baggerwerkzaamheden. Literatuuronderzoek. RDD Aquatic Ecosystems, Groningen.

Boicourt, W.C. (1982). Estuarine larval retention mechanism on 2 scales. In: V.S. Kennedy (ed). *Estuarine comparisons*. Academic Press. New York, 445-457.

Bonsdorff, E., A. Norkko & C. Boström (1995). Recruitment and population maintenance of the bivalve *Macoma balthica* (L.) - factors affecting settling succes and early survival on shallow sandy bottoms. In: Proc. 28th EMBS, A. Eleftheriou, A.D. Ansell & C.J. Smith (Eds.). Olsen & Olsen, Fredensborg, 253-260.

Bos, D. (1996). Effecten van morfologische ingrepen in estuaria op foerageermogelijkheden van vogels. Probleemschets, relevante processen en onderzoeksrichting. DPM/RWS-RIKZ werkdocument RIKZ/OS-96.801x.

Bouma, H., J.M.C. Duiker, P.P. de Vries, P.M.J. Herman & W.J. Wolff (2001a). Spatial pattern of primary settlement of *Macoma balthica* (L.) and *Cerastoderma edule* (L.) in relatioin to sediment dynamics on a highly dynamic intertidal sandflat. *Journal of Sea Research*, 45, 79-93.

Bouma, H., P.P. de Vries, J.M.C. Duiker, P.M.J. Herman & W.J. Wolff (2001b). Migration of the bivalve *Macoma balthica* (L.) on a highly dynamic intertidal sandflat in the Westerschelde estuary, The Netherlands. *Marine Ecology Progress Series*, in press.

Boyden, C.R. (1971). A comparative study of the reproductive cycles of the cockles *Cerastoderma edule* and *C. glaucum*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 51: 605-622.

Butman, C.A. (1987). Larval settlement of soft-sediment invertebrates: the spatial scales of pattern explained by active habitat selecton and the emerging role of hydrodynamical processes. *Oceanography and Marine Biology: an annual review* 25: 113-165.

Caddy, J.F. (1967). Maturation of gametes and spawning in *Macoma balthica* (L.). *Canadian Journal of Zoology* 45: 955-965.

Cadée, G.C. (1976). Sediment reworking by *Arenicola marina* on tidal flats in the Dutch Wadden Sea. *Netherlands Journal of Sea Research* 10: 440-460.

Carey, D.A. (1983). Particle resuspension in the benthic boundary layer induced by flow around polychaete tubes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 40 supplement: 301-308.

Clay, E. (1962). Literature survey of the common fauna of estuaries. No. 13, *Cardium edule* L. Cole, H.A. (1956). A preliminary study of growth-rate in cockles (*Cardium edule* L.) in relation to commercial exploitation. *Journal du Conseil* 22: 77-90.

-
- Coffensmout, S.S. & E.I.S. Rees (1999). Burrowing behaviour and dispersion of cockles *Cerastoderma edule* L. following simulated fishing disturbance. *Fisheries Research* 40: 65-72.
- Craeymeersch, J.A. (1999). Ruimtelijke verschillen en temporele fluctuaties in het voorkomen van bodemdieren in het Deltagebied: een verkennende studie. Rapport CO56/99, RIVO.
- Dunn, R., L.S. Mullineaux & S.W. Mills (1999). Resuspension of postlarval soft-shell clams *Mya arenaria* by the mud snail *Ilyanassa obsoleta*. *Marine Ecology Progress Series* 180: 223-232.
- Eckman, J.E. (1983). Hydrodynamic processes affecting benthic recruitment. *Limnology and Oceanography* 28: 241-257.
- Eckman, J.E. & A.R.M. Nowell (1984). Boundary skin friction and sediment transport about an animal-tube mimic. *Sedimentology* 31: 851-862.
- Emerson, C.W. (1989). Wind stress limitation of benthic secondary production in shallow, soft-sediment communities. *Marine Ecology Progress Series* 53: 65-77.
- Emerson, C.W. (1990). Influence of sediment disturbance and water flow on the growth of the soft-shell clam, *Mya arenaria* L. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 47: 1655-1663.
- Emerson, C.W. and J. Grant (1991). The control of soft-shell clam (*Mya Arenaria*) recruitment on intertidal flats by bedload transport. *Limnology and Oceanography* 36: 1288-1300.
- Evans, P.R. (1976). Energy balance and optimal foraging strategies in shorebirds: some implications for their distributions and movements in the non-breeding season. *Ardea* 64: 11-139.
- Flach, E.C. (1992). Disturbance of benthic infauna by sediment reworking activities of the lugworm *Arenicola marina*, *Netherlands Journal of Sea Research* 30: 81-89.
- Fréchette, M. & E. Bourget (1985). Energy flow between the pelagic and benthic zones: factors controlling particulate organic matter available to an intertidal mussel bed. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 42: 1158-1165.
- Garrison, L.P. & J.A. Morgan (1999). Abundance and vertical distribution of drifting, post-larval *Macoma* spp. (Bivalvia: Tellinidae) in the York River, Virginia, USA. *Marine Ecology Progress Series* 182: 175-185.
- Goss-Custard, J.D. (1985). Foraging behaviour of wading birds and the carrying capacity of estuaries. In: R.M. Sibley & R.H. Smiths (eds). *Behavioural ecology - ecological consequences of adaptive behaviour*. Blackwell Scientific Publications. Oxford, 169-188.
- Grant, J. (1983). The relative magnitude of biological and physical sediment reworking in an intertidal community. *Journal of Marine Research* 41: 673-689.

-
- Grant, J. , C.T. Enright & A. Griswold (1990). Resuspension and growth of *Ostrea edulis*: a field experiment. *Marine Biology* 104: 51-59.
- Grant, J. & B. Thorpe (1991). Effects of suspended sediment on growth, respiration, and excretion of the soft-shell clam (*Mya arenaria*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 48: 1285-1292.
- Grant, J., S.J. Turner, P. Legendre, T.M. Hume & R.G. Bell (1997). Patterns of sediment reworking and transport over small spatial scales on an intertidal sandflat, Manukau Harbour, New Zealand. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 216: 33-50.
- Grassle, J.P., P.V.R. Snelgrove & C.A. Butmann (1992). Larval habitat choice in still water and flume flows by the opportunistic bivalve *Mulinia lateralis*. *Netherlands Journal of Sea Research* 30: 33-44.
- Grizzle, E.R., L. Langan & W.H. Howell (1992). Growth responses of suspension-feeding bivalve molluscs to changes in water flow: differences between siphonate and nonsiphonate taxa. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 162: 213-228.
- Gross, T.F., F.E. Werner & J.E. Eckman (1992). Numerical modelling of larval settlement in turbulent bottom boundary layers. *Journal of Marine Research* 50: 611-642.
- Günther, C.P. (1991). Settlement of *Macoma balthica* on an intertidal sandflat in the Wadden Sea. *Marine Ecology Progress Series* 76: 73-79.
- Heip, C.H.R., N.K. Goosen, P.M.J. Herman, J. Kromkamp, J.J. Middelburg & K. Soetaert (1995). Production and consumption of biological particles in temperate tidal estuaries. In: *Oceanography and Marine Biology: an annual review* 33: 1-149.
- Hines, A.H., M.H. Posey & P.J. Haddon (1989). Effect of adult suspension- and deposit-feeding bivalves on recruitment of estuarine infauna. *The Veliger* 32: 109-119.
- Holland, A.F. & J.M. Dean (1977). The biology of the stout razor clam *Tagelus plebeius*. I. Animal-sediment relationships, feeding mechanism, and community biology. *Chesapeake Science* 18: 58-66.
- Hollister, C.D. & I.N. McCave (1984). Sedimentation under deep-sea storms. *Nature* 309: 220-225.
- Honkoop, P.J.C. & J. van der Meer (1997). Reproductive output of *Macoma balthica* populations in relation to winter-temperature and intertidal-height mediated changes of body mass. *Marine Ecology Progress Series* 149: 155-162.
- Honkoop, P.J.C. & J. van der Meer (1998). Experimentally induced effects of water temperature and immersion time on reproductive output of bivalves in the Wadden Sea. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 220: 227-246.
- Honkoop, P.J.C., J. van der Meer, J.J. Beukema & D. Kwast (1999). Reproductive investment in the intertidal bivalve *Macoma balthica*. *Journal of Sea Research* 41: 203-212.

Huijs, S.W.E. (1995). Geomorfologische ontwikkeling van het intergetijdengebied in de Westerschelde. Universiteit Utrecht, Fysische Geografie, IMAU R 95-3.

Huijs, S.W.E. (1996). De ontwikkeling van de morfologie in de Westerschelde in relatie tot menselijke ingrepen, 1955-1994. Universiteit Utrecht, Fysische Geografie, IMAU R 96-17.

Hummel, H., P. Bijok & R. Bogaards (1996). Effects of tidal zonation on size and genetic traits of *Mytilus edulis* (L.) and *Macoma balthica* (L.). Pol. Arch. Hydrobiol. 43: 431-445.

Jager, Z. (1999). Het functioneren van de Eems-Dollard als kinderkamer voor platvis. Deel 2: Vestiging van schol, bot en tong in het intergetijdengebied in relatie tot sedimentsamenstelling en hoogteligging. RIKZ rapport RIKZ-99.040.

Jensen, K.T. (1992). Dynamics and growth of the cockle, *Cerastoderma edule*, on an intertidal mud-flat in the Danish Wadden Sea: effects of submersion time and density. Netherlands Journal of Sea Research 28: 335-345.

Jonge, V.N. de & J. van den Bergs (1987). Experiments on the resuspension of estuarine sediments containing benthic diatoms. Estuarine and Coastal Shelf Science 24: 725-740.

Jumars, P.A. & A.R.M. Nowell (1984). Effects of benthos on sediment transport: difficulties with functional grouping. Continental Shelf Research 3: 115-130.

Kamermans, P. (1993). Food limitation in cockles (*Cerastoderma edule* (L.)): influences of location on tidal flat and of nearby mussel beds. Netherlands Journal of Sea Research 31: 71-81.

Kamermans, P. (1994). Similarity in food source and timing of feeding in deposit- and suspension-feeding bivalves. Marine Ecology Progress Series 104: 63-75.

Kamermans, P. & H.J. Huitema (1994). Shrimp (*Crangon crangon* L.) browsing upon siphon tips inhibits feeding and growth in the bivalve *Macoma balthica* (L.). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 175: 59-75.

Kamermans, P., H.W. van der Veer, L. Karczmarski & G.W. Doeglas (1992). Competition in deposit- and suspension-feeding bivalves: experiments in controlled outdoor environments. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 162: 113-135.

Kranz, P.M. (1974). The anastrophic burial of bivalves and its paleoecological significance. J. Geol. 82: 237-265.

Kreger, A. (1940). On the ecology of *Cardium edule*. Arch. Neerl. Zool. 4: 157-200.

Kristensen, I. (1957). Differences in density and growth in a cockle population in the Dutch Wadden Sea. Archs. Neerl. Zool. 12: 351-453.

-
- Lagadeuc, Y. (1992). Vertical distribution of *Pectinaria koreni* larvae in the Bay of Seine - influence on transport and recruitment. *Oceanologica Acta* 15: 95-104.
- Legendre, P., S.F. Thrush, V.J. Cummings, P.K. Dayton, J. Grant, J.E. Hewitt, A.H. Hines, B.M. McArdle, R.D. Prodmore, D.C. Schneider, S.J. Turner, R.B. Whitlatch & M.R. Wilkinson (1997). Spatial structure of bivalves in a sandflat: scale and generating processes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 216: 99-128.
- Levin, L.A. (1986). The influence of tides on larval availability in shallow waters overlying a mudflat. *Bulletin of Marine Science* 39: 224-233.
- Levinton, J.S. (1991). Variable feeding in three species of *Macoma* (Bivalvia: tellinacea) as a response to water flow and sediment transport. *Marine Biology* 110: 375-383.
- Luckenbach, M.W. (1986). Sediment stability around animal tubes: The roles of hydrodynamic processes and biotic activity. *Limnology and Oceanography* 31: 779-787.
- Meer, van der J. (1991). Exploring macro benthos environment relationship by canonical correlation analysis. *J. Exp. Mar. Biol.* 148: 105-120.
- Meyers, A.C. (1977). Sediment processing in a marine subtidal sandy bottom community: II. Biological consequences. *Journal of Marine Research* 35: 633-647.
- Muus, B.J. (1967). The fauna of the Danish estuaries and lagoons. Distribution and ecology of dominating species in the shallow reaches of the mesohaline zone. *Meddl. Danmarks Fisk. Havundersog.* 5: 1-316.
- Nowell, A.R.M., P.A. Jumars, R.F.L. Self, J.B. Southard (1989). The effect of sediment transport and deposition on infauna: results obtained in a specially designed flume. In: G. Lopez, G. Taghon, J. Levinton (eds) (1989). *Ecology of marine deposit feeders. Lecture notes on coastal and marine studies.* Springer Verlag Berlin.
- Olafsson, E.B. (1986). Density dependence in suspension-feeding and deposit-feeding populations of the bivalve *Macoma balthica*: a field experiment. *Journal of Animal Ecology* 55: 517-526.
- Peterson, C.H. & R. Black (1991). Preliminary evidence for the progressive sestonic food depletion in incoming tide over a broad tidal sand flat. *Estuarine coastal Shelf Science* 32: 405-413.
- Piersma, T. (1987). Production by intertidal benthic animals and limits to their predation by shorebirds: a heuristic model. *Marine Ecology Progress Series* 38: 187-196.
- Piersma, T. (1995). Shorebird flyways and intertidal benthic communities. A proposal submitted to the PIONIER programme of NWO.
- Pratt, D.M. (1953). Abundance and growth of *Venus mercenaria* and *Callocardia morhuana* in relation to the character of bottom sediments. *Journal of Marine Research* 12: 60-74.

-
- Ratcliffe, P.J., N.V. Jones & N.J. Walters (1981). The survival of *Macoma balthica* (L.) in mobile sediments. In: Feeding and survival strategies of estuarine organisms. Ed. N.V. Jones & W.J. Wolff. Plenum Press New York: 91-108.
- Reise, K. (1985). Tidal flat ecology. An experimental approach to species interactions. Springer-Verlag.
- Roegner, C., C. André, M. Lindegarth, J.E. Eckman & J. Grant (1995). Transport of recently settled soft-shell clams (*Mya arenaria* L.) in laboratory flume flow. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 187: 13-26.
- Schuitema, K.A. (1970). Verspreiding en verplaatsing van *Cardium edule* L. binnen een populatie. NIOZ verslag 1970-7.
- Sigurdsson, J.B., C.W. Titman & P.A. Davies (1976). The dispersal of young post-larval bivalve molluscs by byssus threads. *Nature, Lond.* 262: 386-387.
- Snelgrove, P.V.R. (1994). Hydrodynamic enhancement of invertebrate larval settlement in microdepositional environments - colonization tray experiments in muddy habitat. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 176: 149-166.
- Snelgrove, P.V.R. & C.A. Butman (1994). Animal-sediment relationships revisited: cause versus effect. *Oceanography and Marine Biology: an annual review* 32: 111-177.
- Snelgrove, P.V.R., C.A. Butman & J.P. Grassle (1993). Hydrodynamic enhancement of larval settlement in the bivalve *Mulinia lateralis* (Say) and the polychaete *Capitella* sp. I in microdepositional environments. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 168: 71-109.
- Snelgrove, P.V.R., J.P. Grassle & C.A. Butman (1998). Sediment choice by settling larvae of the bivalve *Spisula solidissima* (Dillwyn) in flow and still water. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 231: 171-190.
- Snelgrove, P.V.R., J. Grant & C.A. Pilditch (1999a). Habitat selection and adult-larvae interactions in settling larvae of soft-shell clam *Mya arenaria*. *Marine Ecology Progress Series* 182: 149-159.
- Snelgrove, P.V.R., J.P. Grassle, J.F. Grassle, R.F. Petrecca & H.G. Ma (1999b). *In situ* habitat selection by settling larvae of marine soft-sediment invertebrates. *Limnology and Oceanography* 44: 1341-1347.
- Stelder, B. Jansen- (2000). A system analysis of salt marsh development along the mainland coast of the Dutch Wadden Sea . Thesis, Universiteit Utrecht.
- Stoner, D.S. (1990). Recruitment of a tropical colonial ascidian: relative importance of pre-settlement vs. post-settlement. *Ecology* 71: 1682-1690.
- Turner, E.J. & D.C. Miller (1991). Behavior and growth of *Mercenaria mercenaria* during simulated storm events. *Marine Biology* 111: 55-64.
- Turner, S.J., J. Grant, R.D. Pridmore, J.E. Hewitt, M.R. Wilkinson , T.M. Hume & D.J. Morrissey (1997). Bedload and water-column transport and colonization processes by post-settlement benthic macrofauna: Does infaunal density matter? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 216: 51-75.

-
- Trueman, E.R., A.R. Brand & P. Davis (1966). The dynamics of burrowing of some common littoral bivalves. *Journal of Experimental Biology* 44: 469-492.
- Vincent, B., G. Desrosiers & Y. Gratton (1988). Orientation of the infaunal bivalve *Mya arenaria* L. in relation to local current direction on a tidal flat. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 124: 205-214.
- Vlas, J. de (1985). Secondary production by siphon regeneration in a tidal flat population of *Macoma balthica*. *Netherlands Journal of Sea Research* 19: 147-164.
- VonBlaricom, R.G. (1982). Experimental analyses of structural regulation in marine sand community exposed to oceanic swell. *Ecological Monographs* 52: 283-305.
- Vroon, J., C. Storm & J. Coosen (1997). Westerschelde, stroom of stroom? Eindrapport van het Project Oostwest, een studie naar de beïnvloeding van fysische en verwante biologische patronen in een estuarium. RWS, rapport RIKZ-97.023.
- Wilde, P.A.W.J. de (1975). Influence of temperature on behaviour, energy metabolism, and growth of *Macoma balthica* (L.). In: Proc. 9th Europ. Mar. Biol. Symp. H. Barnes Ed., Aberdeen University Press, Aberdeen, 239-256.
- Wilde, P.A.W.J. de & E.M. Berghuis (1977). Laboratory experiments on the spawning of *Macoma balthica*; its implications for production research. In: D.S. McLusky & A.J. Berry. Physiology and behaviour of marine organisms. Pergamon Press, Oxford, 375-384.
- Wildish, D.J. & D.D. Kristmanson (1993). Hydrodynamic control of bivalve filter feeders: a conceptual view. In: Bivalve filter feeders in estuarine and coastal ecosystem processes. NATO ASI Series, Series G: ecological sciences edn, vol. 33, R.F. Dame (ed.), Berlin: Springer, 299-324..
- Wildish, D.J., D.D. Kristmanson & A.M. Saulnier (1992). Interactive effect of velocity and seston concentration on giant scallop feeding inhibition. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 155: 161-168.
- Wilson jr., W.H. (1981). Sediment mediated interactions in a densely populated infaunal assemblage: the effects of the polychaete *Abarenicola pacifica*. *Journal of Marine research* 39, 4, p 735-748.
- Wolff, W.J. (1973). The estuary as a habitat. *Zoologische verhandelingen* 126: 1-242. Rijksmuseum voor Natuurlijke historie, Leiden.
- Woodin, S.A. (1991). Recruitment of infauna: positive or negative cues? *American Zoologist* 31: 797-807.
- Ysebaert, T. & P. Meire (1991) Het macrozoobenthos van de Westerschelde en beneden Zeeschelde. Rapport Rijksuniversiteit Gent, W.W.E. oktober 1991.
- Zwarts, L. (1980). Intra- and interspecific competition for space in estuarine bird species in a one-prey situation. *Proc. Int. Orn. Congress* 17, p. 1045-1050.
- Zwarts, L. (1991). Seasonal variation in bodyweight of the bivalves *Macoma balthica*, *Scrobicularia plana*, *Mya arenaria* and *Cerastoderma edule* in the Dutch Wadden Sea. *Netherlands Journal of sea Research* 28: 231-245.

Zwarts, L. & J. Wanink (1989). Siphon size and burying depth in deposit- and suspension-feeding benthic bivalves. *Marine Biology* 100: 227-240.

Zwarts, L. A-M. Blomert & J.H. Wanink (1992). Annual and seasonal variation in the food supply harvestable by knot *Calidris canutus* staging in the Wadden Sea in late summer. *Marine Ecology Progress Series* 83: 129-139.

6 Gerealiseerde producten binnen het onderzoek

Voorstudies

Bos, D. (1996). Effecten van morfologische ingrepen in estuaria op fourageermogelijkheden van vogels. Probleemschets, relevante processen en onderzoeksrichting. Delta project management. Werkdocument RIKZ/OS-96.801

Bos, D. en A.C. Smaal (1996). Draagkracht van wadvogelhabitat bij veranderende morfologie; de rol van substraatdynamiek, -samenstelling en hoogteligging van intergetijdengebied. Projectbeschrijving en verslag pilotstudie. Bureau Waardenburg. Werkdocument RIKZ/OS-96.831x.

Duiker, J.M.C. (1996a). Substraatdynamiek als schakel tussen morfologie en ecologie. Rapport vooronderzoek DYNASTAR*ECOMOR. Universiteit Utrecht, vakgroep Fysische Geografie, IMAU R 96.03.

Duiker, J.M.C. (1996b). Meetprogramma substraatdynamiek als schakel tussen morfologie en ecologie. Rapport meetplan veldonderzoek DYNASTAR*ECOMOR voor de periode april 1996-maart 1997. Universiteit Utrecht, vakgroep Fysische Geografie, IMAU R 96.04.

Duiker, J.M.C. en D. Bos (1996). Substraat-benthos-vogels. Pilot studie Plaat van Baarland. Werkdocument RIKZ/OS-96.833x.

Tussenproducten

Borst, M. (1999). Broedval van een Nonnetje. Een model. Afstudeerrapport LUW, Werkdocument RIKZ/OS-99.842x

Bouma, H., J.M.C. Duiker, P.P. de Vries (1997). Rapportage ecomorfologisch onderzoek. Plaat van Baarland 1997. NIOO-CEMO Afdeling Oecosysteem studies, Rijksuniversiteit Groningen vakgroep Mariene Biologie, Universiteit Utrecht, vakgroep Fysische Geografie. Werkdocument RIKZ/OS-97.813x.

Doorn, K. van (1997). De modellering van golven en stroming op de Plaat van Baarland in de Westerschelde. Werkdocument RIKZ/OS-97.832.

Duiker, J.M.C. (1998). Vestiging en resuspensie van het nonnetje op de Plaat van Baarland. Een verkennende studie. Universiteit Utrecht, vakgroep Fysische Geografie, IMAU R 98-12.

Duiker, J.M.C. (1998). Hydrodynamische omstandigheden gedurende het DYNASTAR*ECOMOR en INGE*SEBES onderzoek op basis van de data opgenomen in DONAR. Universiteit Utrecht, vakgroep Fysische Geografie, IMAU R 98-04.

Duiker, J.M.C., H. Bouma en P.P. de Vries (1997). Resultaten ecomorfologisch onderzoek Plaat van Baarland 1997. Deel 1: februari-juli 1997. NIOO-CEMO Afdeling Oecosysteem studies, Rijksuniversiteit Groningen vakgroep Mariene

Vries, P.P. de, J.M.C. Duiker, H. Bouma (1998). Resultaten ecomorfologisch onderzoek Plaat van Baarland. Deel 2: juli 1997 - februari 1998. NIOO-CEMO Afdeling Oecosysteem studies, Rijksuniversiteit Groningen vakgroep Mariene Biologie, Universiteit Utrecht vakgroep Fysische Geografie.

Eindproducten

Bouma, H., J.M.C. Duiker, P.P. de Vries, P.M.J. Herman & W.J. Wolff (2001a). Spatial pattern of primary settlement of *Macoma balthica* (L.) and *Cerastoderma edule* (L.) in relation to sediment dynamics on a highly dynamic intertidal sandflat. *Journal of Sea Research*, 45, 79-93.

Bouma, H., P.P. de Vries, J.M.C. Duiker, P.M.J. Herman & W.J. Wolff (2001b). Migration of the bivalve *Macoma balthica* (L.) on a highly dynamic intertidal sandflat in the Westerschelde estuary, The Netherlands. *Marine Ecology Progress Series*, in press.

Bouma, H. en P.M.J. Herman (1998). De invloed van fysische omgevingsfactoren op de vestiging, handhaving en groei van bodemdieren. Inzichten voor inrichting- en beheermaatregelen op basis van veld- en literatuuronderzoek. RUG, vakgroep Mariene Biologie en NIOO-CEMO afdeling Oecosysteem Studies.