

Nederlands Instituut voor Visserij Onderzoek (RIVO) BV

Postbus 68
1970 AB IJmuiden
Tel.: 0255 564646
Fax.: 0255 564644
Internet: postkamer@rivo.dlo.nl

Postbus 77
4400 AB Yerseke
Tel.: 0113 572781
Fax.: 0113 573477

RIVO Rapport

Nummer: C052/01

Rijkswaterstaat
Rijksinstituut voor Kust en Zee/RIKZ
Bibliotheek (Den Haag)

C-1493-850

De relatie tussen het voorkomen van vissoorten en garnaal in de *Demersal Fish Survey* in relatie tot het zoutgehalte en andere habitatvariabelen in de Waddenzee, Oosterschelde en Westerschelde

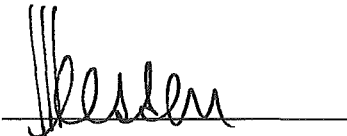
W.F. de Boer, H.C. Welleman en W. Dekker

Opdrachtgever: Ministerie van Verkeer & Waterstaat
Directoraat-Generaal Rijkswaterstaat
Rijksinstituut voor Kust en Zee / RIKZ
T.a.v. de heer Dr. J. de Vlas
Postbus 207
9750 AE HAREN

Project nummer: 999.00042.01

Contractnr. RIKZ: 65101735

Akkoord: Dr. H.J.L. Heessen
Plv. Hoofd Afdeling Biologie & Ecologie

Handtekening: 

Datum: Augustus 2001

In verband met de
verzelfstandiging van de
Stichting DLO, waartoe tevens
RIVO behoort, maken wij sinds 1
juni 1999 geen deel meer uit van
het Ministerie van Landbouw,
Natuurbeheer en Visserij. Wij zijn
geregistreerd in het
Handelsregister Amsterdam
nr. 34135929
BTW nr. NL 808932184B09.

Aantal exemplaren:	20
Aantal pagina's:	54
Aantal tabellen:	29
Aantal figuren:	24
Aantal bijlagen:	1

De Directie van het RIVO is niet aansprakelijk voor gevolgschade, alsmede voor schade welke voortvloeit uit toepassingen van de resultaten van werkzaamheden of andere gegevens verkregen van het RIVO; opdrachtgever vrijwaart het RIVO van aanspraken van derden in verband met deze toepassing.
Dit rapport is vervaardigd op verzoek van de opdrachtgever hierboven aangegeven en is zijn eigendom. Niets van dit rapport mag weergegeven en/of gepubliceerd worden, gefotokopieerd of op enige andere manier zonder schriftelijke toestemming van de opdrachtgever.

Inhoudsopgave:

Samenvatting	3
Summary	6
Verantwoording	8
1. Introductie	9
1.1 Habitatvariabelen en soortensamenstelling	11
1.2 De invloed van het zoutgehalte	12
2. Doelstelling	14
3. Methoden	15
3.1 Bemonstering.....	15
3.2 Dataset bewerking.....	16
3.3 Habitatvariabelen.....	17
3.4 De soortenrijkdom van de vangsten	20
3.5 Transformatie van variabelen.....	20
3.6 Statistische analyse	21
3.7 Interpretatie van de resultaten: een voorbeeld	25
4. Resultaten.....	28
4.1 De vangsten.....	28
4.2 De habitatvariabelen	29
4.3 Correlaties tussen omgevingsfactoren	30
4.4 Soortensamenstelling in het najaar	31
4.5 Soortensamenstelling in het voorjaar.....	33
4.6 Voorjaar-najaar verschil in vangsten	34
4.7 Trends in visdichtheden over de jaren	34
4.8 Voedselbeschikbaarheid.....	35
4.9 Het voorkomen van vissoorten in relatie tot abiotische factoren	35
4.10 Correlaties tussen abiotische factoren en dichtheden vis	36
4.11 Voorbeelden van enkele vissoorten	39
4.12 De relatie tussen soortenrijkdom en het zoutgehalte	40
5. Discussie	42
5.1 Soorten: verspreiding en dichtheden	42
5.2 Correlaties tussen dichtheden en habitatfactoren	43
5.3 Bruikbaarheid van de resultaten.....	47
5.4 Effect op de soortendiversiteit.....	48
6. Aanbevelingen.....	50
7. Referenties	51

Samenvatting

In het kader van de uitbreiding van de spuicapaciteit in de Afsluitdijk is het van belang te weten hoe vissen reageren op een verandering van het zoutgehalte. De doelstelling van deze studie is om het verschil in dichtheden van vissen en garnalen te analyseren aan de hand van een verschil in habitatfactoren, met nadruk op de invloed van het zoutgehalte. Daarvoor is gebruik gemaakt van vangstgegevens uit de Nederlandse estuariene gebieden die zijn uitgevoerd van 1970-2000 in het kader van de *Demersal Fish Survey* onder verantwoording van het RIVO. Deze vangstgegevens zijn in deze studie aangevuld met een aantal extra variabelen (zoals sedimentsamenstelling, stroomsnelheden en getijdengegevens).

De DFS-vangsten laten een typische estuariene visfauna zien. De gevangen vissoorten behoren voor het grootste gedeelte tot de mariene juveniele migranten (63%) en tot de estuariene residente vissoorten (32%). Vissoorten behorende bij andere guildes komen wel regelmatig voor maar de vangsten zijn klein. De vissoorten met de hoogste dichtheden zijn schaar, schol en grondels, waarbij de platvissoorten worden gedomineerd door juveniele vissen. Binnen de estuariene residente vissen zijn het de grondels die de hoogste dichtheden hebben, lagere dichtheden worden gevonden voor zeenaalden, puitaal en 8 andere vissoorten. Het aantal soorten dat in de Waddenzee gevangen is, is groter dan in de Westerschelde, de Oosterschelde of de Eems-Dollard. Dit wordt veroorzaakt door de grotere vangstintensiteit in het relatief grote gebied. In de Waddenzee zijn 58 verschillende vissoorten gevangen. De totale dichtheden aan vis zijn het grootst in de Waddenzee met 141 vissen/1000m², het laagst in de Westerschelde met 53 vissen/1000m². De dichtheden in het voorjaar zijn een orde groter dan de najaarsdichtheden, wat vooral wordt veroorzaakt door de grote dichtheden aan juveniele platvissen. Als de verspreiding van de vissoorten wordt bekeken in de verschillende brakke zones zien we dat er een aantal vissoorten is dat relatief vaker gevangen worden in de minst brakke zones. Er zijn weinig vangsten gedaan in de zoete gedeelten van de estuaria, zodat er eigenlijk alleen maar conclusies getrokken kunnen worden over water met een zoutgehalte groter dan 16‰. Estuariene residente vissen worden iets vaker gevangen in het minst zoute gedeelte van het estuarium, het mesohaliene gedeelte.

De invloed van de habitatfactoren is onderzocht met behulp van een *Generalised Linear Model* (GLM). Als afhankelijke variabele is de dichtheid van de vissen gebruikt, logaritmisches getransformeerd. Voor het doel van deze studie is een groot aantal vissoorten onderverdeeld in twee leeftijdscategorieën, de 0-groep en een groep ouder dan 1 jaar, om de verschillen in habitatkeuze binnen de soort beter te kunnen bestuderen. Deze twee groepen zijn apart geanalyseerd in het GLM. Een groot aantal verklarende variabelen is gebruikt om de verschillen in dichtheden tussen de vangsten te interpreteren. Er zijn twee verschillende GLM-analyses

uitgevoerd omdat de verklarende factoren niet over de gehele studietijd verzameld waren. In het eerste model is het zoutgehalte meegenomen als verklarende factor samen met de breedtegraad, de waterdiepte, de oppervlaktetemperatuur, de getijdefase en de stroomsnelheid. Bovendien is voor bentische vissen die invertebraten eten de dichtheid aan garnalen meegenomen als verklarende factor. Als nominale variabele is het gebied gebruikt en het jaar, zodat er gecorrigeerd kon worden voor een verschil in jaarklassterkte en voor een regionaal verschil in dichtheden die niet door één van de habitatfactoren verklaard kan worden. In het tweede model is een aantal andere variabelen toegevoegd, waaronder NAP-diepte, doorzicht (Secchi-diepte), de afstand tot mosselbanken en andere harde substraten en de mediane korrelgrootte van het sediment.

De GLM-resultaten laten een groot aantal significante correlaties zien. Een verschil in de levenswijze of voedselkeuze van de vis leidt niet tot duidelijk andere GLM resultaten. De dichtheid van pelagische, visetende vissoorten blijkt bijvoorbeeld, evenals bij bentische vissen, gecorreleerd te zijn met factoren als mediane korrelgrootte. De habitatfactoren met de meeste significante correlaties zijn de diepte, de dichtheid van garnalen en de breedtegraad. Het effect van het zoutgehalte is relatief klein in vergelijking met deze factoren. Maar vanuit het belangrijkste is de invloed van het jaar en het gebied. Een verschil in jaarklassterkte of een regionaal verschil in dichtheden is relatief gezien het vaakst significant gecorreleerd met de getransformeerde dichtheden vis. Het zijn deze twee modeltermen (en de interactie van de twee) die het grootste percentage van de waargenomen variantie in dichtheden verklaren. Model 1 en Model 2 verklaren gemiddeld 31% en 28% van de variantie in dichtheden, zodat er een groot percentage onverklaarde variantie overblijft. Omdat ongeveer de helft van de verklaarde variantie verklaard wordt door verschil in jaarklasse en regionale verschillen blijft het erg moeilijk om voorspellingen te doen. De invloed van de andere habitatfactoren is namelijk relatief klein, maximaal 2% per habitatfactor. Een verlaging van het zoutgehalte heeft dus in sommige gevallen een significant effect op de dichtheid van een bepaalde vissoort, maar dit effect wordt overschaduwd door de random effecten en de invloed van jaar en gebied op de dichtheden van de vissen. De relatieve invloed van de habitatfactoren zal echter toenemen als de visdichtheid in één bepaald gebied wordt bestudeerd, rekening houdend met een jaarlijks verschil in jaarklassterkte. Ook als alle vissoorten samen genomen worden in de analyse en gekeken wordt naar de totale dichtheid aan vissen of de totale biomassa komen dezelfde patronen naar voren: jaarklassterkte en verschil in gebied zijn de belangrijkste factoren. Ook blijkt er geen verband te bestaan tussen de soortenrijkdom van de vangsten, uitgedrukt als in de Shannon-Wiener H' index en het zoutgehalte van het water. Er is geen afname in de soortenrijkdom van de vangsten geconstateerd in de minst brakke gedeelten van de estuaria, zoals dat in andere studies wel is aangetoond. Wel is er voor sommige gebieden, met water van een zoutgehalte $>26\text{‰}$, een significante negatieve correlatie tussen het zoutgehalte en de

soortendiversiteit. Waarschijnlijk heeft deze afname te maken de habitatheterogeniteit in het gebied.

Summary

In order to assess the impact of the expected increase in freshwater output through the sluices in the Afsluitdijk on the fish fauna it is important to study the relation between fish abundance and salinity. This aim of this study was to analyse differences in fish and shrimp densities among Dutch estuarine areas, and to relate these differences with environmental factors, with the emphasis on changes in salinity. Data were collected in the framework of the Demersal Fish Survey between 1970-2000 under responsibility of the RIVO. Data on sediment composition, current velocities and tidal phase were added to the catch data.

The catches of the DFS were typical for an estuarine fish fauna. Most fish species were part of the marine juvenile migrant species group (63%) or the estuarine resident fish species (32%). The catches of other fish species that were caught regularly were generally low. The species with the highest densities were dab, plaice and gobies. Juvenile dominated most flatfish species. Within the estuarine resident species group gobies were the most numerous, followed by pipefishes, viviparous blenny and eight other estuarine species. A total of 58 different fish species were recorded from the Wadden Sea. The highest species diversity was found in the Wadden Sea, with lower values for the Oosterschelde, Westerschelde and the Ems-Dollard estuary. This was partly caused by the larger size of the area and the higher sampling intensity. Also the total fish density was highest in the Wadden Sea, on average 141 fishes/1000m². Lowest values were recorded from the Westerschelde with 53 fishes/1000m². Fish density was highest during spring than during autumn, because juvenile flatfishes were more abundant during spring. Some fish species were caught more regularly when salinity was low. However, sampling intensity was relatively low in these waters and the results of this study can only be used for water systems with a salinity higher than 16‰. Estuarine resident species were caught more often in mesohaline waters.

The effect of different habitat factors was studied using a *Generalised Linear Model* (GLM). Logarithmically transformed density data were used as the dependent variable. In order to separate juveniles and older fishes, a large number of fish species were divided into two age groups, a 0-group and a +1, as a relatively high abundance of juveniles can screen the habitat preference of older fishes. The two age groups were therefore analysed separately. A high number of independent environmental variables were used for the explanation in the GLM. Two different GLM analyses were carried out, because environmental factors were not available for all catches. The first model included salinity, longitude, water depth, water temperature, tidal phase and current velocity. Shrimp density was included as environmental variable for only invertebrate-feeding benthic fish species. Area and Year were used as independent, nominal variables, so that the model corrected for differences in year classes and for differences

between estuarine areas that were not explained by one of the other habitat factors. The second model also comprised several other independent variables, such as NAP-depth, turbidity (measured as Secchi-depth), distance to mussel banks and other hard substrates and median grainsize of the sediment.

The GLM results showed a high number of significant correlations. These correlations with independent variables did not differ among fish species with different feeding strategies or with a different position in the water column. The density of pelagic, fish-eating fish species was also correlated significantly with factors such as median grainsize. The independent variables with the highest number of significant correlations were water depth, shrimp density and longitude. Influence of salinity was low in comparison with other factors included in the analysis. The nominal factors year and area, however, contributed most to the amount of explained variation. A difference in year class or a regional difference in densities was relatively more often correlated with fish density differences. The latter two model factors and their interaction term were responsible for the largest amount of explained variance, about half of the total amount explained by the Models. Model 1 and Model 2 explained on average 31% and 28% of the observed differences in fish densities. This might be considered too low to use the results of the two models for extrapolation, as a large amount of total variance remains unaccounted for. Moreover, as about half of the Model-explained variance was explained by the two nominal factors year and area. The impact of the other model factors was relatively small with a maximum of 2% of explained variance per factor. In some cases a change in salinity did significantly alter the fish densities, but this effect was overruled by random effects and the impact of year and area on fish densities. The relative impact of the habitat factors will increase, however, if fish densities in only one area will be studied and if differences in year classes are taken into account. Also if all fish species are lumped in the analyses and GLM is used to analyse difference in total density or total biomass a similar pattern emerges: year and area are the most important model factors. No correlation could be found between the species richness of the catches, expressed as the Shannon-Wiener index of diversity and the salinity. No decrease in species diversity could be detected in estuarine waters with lowest salinity, as illustrated by other studies. Some areas, with a salinity higher than 26‰, had significant negative correlation coefficients when salinity and species diversity was compared. This is probably influenced by a decrease in habitat heterogeneity in these areas.

Verantwoording

Het DFS databestand is voor deze studie uitgebreid met een aantal andere variabelen. Deze variabelen zijn beschikbaar gesteld door een aantal collegae van het RIVO en het RIKZ die niet direct bij de analyse betrokken waren. Daarvoor willen we in eerste instantie Raymond Nijssen (RIKZ-Haren) bedanken die er zorg voor heeft gedragen dat alle gegevens tenslotte beschikbaar kwamen. Hij heeft ook de getijdefase berekend aan de hand van de Laag Water-tijden. Ook willen we Desirée den Os (RIVO-Yerseke), Kees van der Male (RIKZ-Middelburg) en Koos Doekes (RIKZ-Den Haag) bedanken. Zij hebben elk een ander gedeelte van de omgevingsvariabelen geleverd. Joep de Leeuw (RIVO), Cora de Leeuw, Zwannette Jager en Jaap de Vlas (RIKZ) zijn zo vriendelijke geweest om eerdere versies van het manuscript van commentaar te voorzien.

1. Introductie

De aanleiding van deze studie is de ontwikkeling rondom de Afsluitdijk. De spuicapaciteit van de sluizen moet de komende jaren worden vergroot omdat er naar verwachting meer zoet water gespuid moet worden. Bovendien is er een verkennende studie gestart om een grote brakke zone rondom deze wateruitlaten te creëren. Deze twee ingrepen zullen consequenties hebben voor de zoutgradiënt in de Waddenzee. Het is daarom van belang de relatie te onderzoeken tussen de dichtheden van vissoorten in de Waddenzee en het zoutgehalte. Deze kennis kan gebruikt worden om de effecten van een verandering van het zoutgehalte op de visfauna te kwantificeren.

In hoeverre is het mogelijk om de verschillen in dichtheden van bepaalde estuariene vissoorten te verklaren door een verschil in habitatvariabelen? In de studie naar de kinderkamerfunctie van de estuariene gebieden bleek dat de visdichtheden maar voor een klein gedeelte door verschil in jaarklasse, verschil in gebied en verschil in diepte verklaard konden worden (Welleman & Dekker, 2001). Met uitzondering van de aal, kon de variatie in visdichtheden meestal maar voor minder dan 40% verklaard worden door de modeltermen. Verschillen in gebied en in jaarklasse bleken belangrijker dan een verschil in diepte bij de interpretatie van visdichtheden. In hun studie suggereerden de auteurs om meerdere factoren in de analyse mee te nemen, zodat verschillen in ruimte en tijd zoals bodemgesteldheid, troebelheid en zuurstofconcentratie de analyse zouden kunnen verbeteren.

Estuaria spelen een belangrijke rol bij de opgroei van juveniele vis. Estuaria worden dan ook wel als kinderkamers beschouwd, vooral voor bepaalde mariene vissoorten zoals de schol, de tong en de haring (Hovenkamp en van der Veer 1993, Elliott en Dewailly 1995, van der Veer en Rijnsdorp 1995, Welleman *et al.* 2000). Deze kinderkamerfunctie wordt waarschijnlijk positief gestimuleerd door de goede foerageeromstandigheden en de bescherming tegen predatie in estuariene gebieden (Ruiz *et al.* 1993).

De omstandigheden waaronder de vissen opgroeien worden gezien als een belangrijke factor in de populatiedynamica van die soorten. De aanwezigheid van voedsel en predatoren en de variatie in temperatuur, zoutgehalte, habitatstructuur, waterdiepte en hydrodynamische factoren spelen een belangrijke rol in de overleving en het reproductief succes van platvissen (Gibson 1994). Verschillende soorten kunnen verschillende optima hebben betreffende hun habitatvariabelen. Een kleine verschuiving in voorkeur kan platvisdichtheden van verschillende soorten doen toenemen in verschillende gebieden. Deze aanpassingen moeten worden gezien als een effect van lange evolutionaire processen waardoor een habitatvoorkeur ontstaat die de overleving van de soort optimaliseert (Burke *et al.* 1991). Vissoorten verschillen daardoor

meestal in hun optimumcurves als het gaat om de veranderingen in dichtheden in reactie op een verandering van een abiotische factor. Harris en Cyrus (2000) waren in staat om de visfauna te classificeren al naar gelang de sterkte van de correlatie tussen abiotische factoren (temperatuur, zoutgehalte en troebelheid) en visdichtheden. Typische estuariene soorten waren sterk negatief gecorreleerd met het zoutgehalte, maar positief gecorreleerd met de troebelheid en de temperatuur. Voor mariene soorten waren de correlaties juist omgekeerd, een positieve correlatie met het zoutgehalte en een negatieve correlatie met de troebelheid en de temperatuur. In het algemeen is er nog maar weinig bekend over de soortspecifieke reacties van estuariene vissen op biotische (bijvoorbeeld predatie en competitie) en abiotische factoren (Elliott en Dewailly 1995, Marshall en Elliott 1998). Algemeen wordt aangenomen dat de abiotische component belangrijker is dan de biotische.

In het overzicht van Gibson (1994) worden de invloed van habitatvariabelen beschreven op de dichtheden van bepaalde platvissoorten. De temperatuur wordt vooral gezien als belangrijk in relatie tot het stimuleren van de groei van jonge platvissen, die toeneemt bij een hogere watertemperatuur. Gibson beschouwt de correlatie tussen een daling van het zoutgehalte en een stijging van de aantallen vis als een indirect verband, omdat variaties in zoutgehalte vaak samengaan met een verandering in de sedimentsamenstelling en de temperatuur. De sedimentsamenstelling heeft een belangrijke indirecte rol als het gaat om de prooidichtheden, voor platvissen is het bovendien van belang dat ze zich kunnen ingraven in het sediment. De hogere dichtheden vis in ondieper water worden ook gezien als een indirect effect, omdat de voedselbeschikbaarheid in dergelijke wateren kan toenemen, de kans op predatie kan afnemen in het vaak troebeler water (Ruiz *et al.* 1993) en de temperatuur hoger is, wat de groei weer kan bevorderen. Bovendien kunnen inter- en intraspecifieke factoren een rol spelen, zoals het verminderen van competitie, of het verkleinen van de kans op kannibalisme (Walsh *et al.* 1999). De getijdenbeweging kan ook een rol spelen in de distributie van vis. Juveniele vissen maar soms ook adulte vissen kunnen gebruik maken van de getijdenbewegingen voor verplaatsing, via het selectief getijdentransport (de Veen 1978, Arnold en Metcalfe 1995, Gibson 1997). De getijdencyclus heeft weer een ander effect op vissen die voedselzoeken op droogvallende platen.

De voedselbeschikbaarheid kan ook van invloed zijn op de visdichtheden. Jager *et al.* (1993) vonden een effect van de sedimentsamenstelling op de dichtheden van juveniele platvissen. Zij vermoedden dat deze correlatie veroorzaakt werd door de hogere dichtheid van potentiële prooidieren (*Corophium volutator*) op substraten met een relatief laag slibgehalte, waardoor de visdichtheden van schol en bot op deze sedimenten toenam. De studie van Jager *et al.* was uitgevoerd in de Eems-Dollard, een gebied met een relatief laag zoutgehalte (12-26‰). Zij vonden significante relaties tussen platvisdichtheden en het zoutgehalte. Ook hier dachten de

auteurs aan een indirecte relatie, omdat de platvissen beschutte bodems verkiezen met fijn zand of slib, gebieden die vaak ook een laag zoutgehalte hebben. Kerstan (1991) vond ook een negatieve correlatie tussen zoutgehalte en dichtheden juveniele bot in de Duitse Waddenzee. Ook hij gaf aan dat de achterliggende oorzaak waarschijnlijk een hogere voedselbeschikbaarheid was in de meer zoete delen van de estuaria. Andere studies, uitgevoerd in andere gebieden, vonden soortgelijke correlaties tussen een stijgend zoutgehalte en een dalende dichtheid aan platvissen (Allen en Baltz 1997, Walsh *et al.* 1999). De correlatie die gevonden is tussen de spieringdichtheden en copepoden in het Elbe-estuarium wordt eveneens verklaard door het concentreren van vis op plekken met een grotere dichtheid aan prooidieren (Bernát *et al.* 1994). Omdat het zoöplankton toenam bij een toename van het zoutgehalte, zien we een voorkeur van de spiering voor de meer zoutere delen van het estuarium. De hoge dichtheden van steenbolk en wijting in de Oosterschelde worden door Hostens en Hamerlynck (1994) ook verklaard door de hoge dichtheden aan garnalen, hun favoriete prooi.

Lokale of temporele veranderingen in één van de omgevingsvariabelen kunnen invloed hebben op de visdichtheden. Zo veranderde na de constructie van de Oosterscheldekering de dichtheden van bepaalde vissoorten. De stroming in de Oosterschelde nam af waardoor de sedimentatie van slib toenam. In reactie hierop nam de dichtheid van platvissoorten toe, maar verminderden de dichtheden van zandspiering en smelt, die meer dynamische milieus verkiezen (Hostens en Hamerlynck 1994).

1.1 Habitatvariabelen en soortensamenstelling

Als de soortensamenstelling van vissen in enkele grote Europese estuaria wordt vergeleken blijkt dat er gemeenschappelijke patronen zijn in de opbouw van de gemeenschap (Elliott en Dewailly 1995), maar dat er op soortsniveau verschillen zijn. Europese estuaria worden typisch gedomineerd door estuarien residente vis, mariene dwaalgasten en mariene seizoensmigranten, met ongeveer een gelijke verdeling tussen de groepen. De belangrijkste voedselbron is de combinatie van invertebraten en vis in het dieet. Er zijn relatief weinig herbivore vissen of vissen die alleen van vis leven. Het grootste gedeelte leeft op een zachte bodem en heeft een bentische levenswijze (zie Tabel 1). Er zijn meerdere studies die laten zien dat de structuur van de visgemeenschap in estuariene gebieden kan verschillen, zowel in de tijd als in de ruimte (Hamerlynck *et al.* 1993, Cattrijsse *et al.* 1994, Thiel en Potter 2001). In sommige studies kunnen de abiotische factoren, zoals temperatuur, zuurstofconcentratie of waterdiepte, deze verschillen vaak slecht verklaren. Grote veranderingen in het zoutgehalte hebben vaak géén grote veranderingen in de soortensamenstelling van de vissen tot gevolg (Hartgers *et al.* 1996, zie overzicht in Cattrijsse *et al.* 1994). Andere studies vonden wel een redelijke tot goede correlatie tussen habitatvariabelen en de structuur van de visgemeenschap

(Rakocinski *et al.* 1992, Thiel *et al.* 1995, Szedlmayer en Able 1996, Allen en Baltz 1997, Marshall en Elliott 1998, Harris en Cyrus 2000). Hamerlynck *et al.* (1993) waren in staat de epibentische fauna, vis en macrobenthos van de Voordelta, de Oosterschelde en de Westerschelde te classificeren, waarbij het zoutgehalte en het substraat de belangrijkste verklarende variabelen waren. Het is helaas onduidelijk in hoeverre deze goede fit veroorzaakt werd door het meenemen van de macrobenthos in hun analyse.

In de studie van Allen en Baltz kon de samenstelling van de platvissengemeenschap voor 66% verklaard worden door drie samengestelde variabelen: een seizoenscomponent (variatie in zuurstof en temperatuur), een dieptecomponent (diepte en afstand tot de kust) en een zout- en sediment component. Cattrijsse *et al.* (1994) vonden een redelijke fit tussen de vissoortensamenstelling en de hoeveelheid detritus in het water. Dit kan worden uitgelegd als een koppeling tussen verschillende trofische niveaus: het detritus is de belangrijkste voedselbron voor vele kleine crustaceeën en andere invertebraten, die weer door de vissen gegeten worden. Een toename van de habitat heterogeniteit kan de soortenrijkdom vergroten, waarschijnlijk door het aanbod van een groter aantal niches (Szedlmayer en Able 1996).

1.2 De invloed van het zoutgehalte

De verschillende habitats of ecotopen worden zelden getypeerd door één enkele variabele, vaak spelen meerdere variabelen een rol in deze typering. Toch blijkt het zoutgehalte vaak één van de belangrijkste factoren als het gaat om de interpretatie van de visgemeenschappen, zoals hierboven is beschreven. Deze invloed wordt veroorzaakt door een soortspecifieke verandering in dichtheden onder invloed van een verandering van het zoutgehalte. Vissoorten hebben vaak een verschillende reactie op veranderingen van het zoutgehalte (Christensen *et al.* 1997, Cyrus en Blaber 1992, Marshall en Elliott 1998, Araújo *et al.* 1999). Bovendien zijn er ook verschillen binnen de soort, namelijk tussen juveniele en adulte vissen. Deze verschillen kunnen verklaard worden doordat de energie die gebruikt wordt voor de osmoregulatie niet beschikbaar is voor de groei. De groei van vissen is in minder zout water vaak sneller. Dit is vooral van belang voor juveniele vissen die zo snel mogelijk dienen te groeien om hun kansen op predatie door andere vissen te verkleinen (Ruiz *et al.* 1993). Daarom worden juveniele vissen vaak in grotere dichtheden aangetroffen in minder zout water dan hun grotere soortgenoten (Blaber 1997, Christensen *et al.* 1997, Cardona 2000).

Een patroon dat in estuariene gebieden vaak wordt waargenomen is dat het aantal soorten afneemt met de zoutgradiënt van zout naar zoet water, er worden minder soorten aangetroffen in het meest zoete gedeelte van het estuarium. Dit patroon is vooral bij macrofauna aangetoond, zoals voor de Westerschelde, de Eems-Dollard en andere estuaria (Mees *et al.* 1993, Ysebaert *et al.* 1998), maar ook voor vissen (Henderson 1989, Peterson en Ross 1991,

Thiel *et al.* 1995, Whitfield 1996, Maes *et al.* 1998, Wagner 1999, Thiel en Potter 2001). Deze stroomopwaartse afname in soortenrijkdom wordt veelal verklaard door de grote temporele variaties van abiotische factoren (zoals het zoutgehalte) in de minst zoute zones van het estuarium, wat de zone ongeschikt maakt voor vestiging door estuariene soorten (Wolff 1983, Peterson en Ross 1991). Deze geleidelijke verandering in abiotische factoren heeft tot gevolg dat de gemeenschappen verschillend zijn in de poly-, meso-, en oligohaliene zone. In het meest zoute gedeelte van het estuarium wordt een gemeenschap aangetroffen die gedomineerd wordt door mariene soorten. Het mesohaliene gedeelte wordt gedomineerd door typische brakwatersoorten en de zoetere delen door een zoetwatergemeenschap met brakwatersoorten (Ysebaert *et al.* 1998). Deze transitie doet zich niet alleen voor bij macrofauna maar ook bij vissen (Henderson 1989, Wagner 1999). Niet alleen neemt stroomopwaarts de soortenrijkdom van de macrofauna af, ook wordt in de minst brakke, zoetere delen vaak de laagste biomassa aangetroffen (Ysebaert *et al.* 1998).

2. Doelstelling

De doelstelling van deze studie, verricht in opdracht van RIKZ Haren, kan worden samengevat als het interpreteren van het voorkomen van vissoorten in relatie tot habitatkarakteristieken, zoals zoutgehalte, diepte en andere factoren. De studie tracht aan te geven wat het effect zal zijn van het verlagen van het zoutgehalte op de verschillende vissoorten. De gevonden correlaties kunnen gebruikt worden in het kader van het ES[2]-project, waarin de invloed wordt onderzocht van een grotere spuicapaciteit (van zoet water uit het IJsselmeer) op de fauna van de Waddenzee. Voor een achtergrond van dit project verwijzen we naar Walker *et al.* (2000).

3. Methoden

3.1 Bemonstering

Het huidige DFS monitoringsprogramma wordt door drie schepen tegelijkertijd in het najaar (september/oktober) uitgevoerd in een tijdsbestek van 5 weken. In de periode 1970 tot en met 1986 is ook in het voorjaar (maart/april) in een tijdsbestek van 4 weken bemonsterd. De survey in het voorjaar wordt niet gebruikt in de routineopwerking en is daardoor jarenlang ongebruikt gebleven. Het RIVO-monitoringsproject wordt uitgevoerd in vijf gebieden, de kust, de Waddenzee, de Voordelta en de Ooster- en Westerschelde (Figuur 1). In het kader van de hier gepresenteerde studie is alleen gebruik gemaakt van de gegevens uit de Waddenzee (inclusief het Eems-Dollard estuarium), de Oosterschelde en de Westerschelde. De Westerschelde en het Eems –Dollard estuarium hebben beide nog een duidelijke zoet-zout gradiënt, iets dat in de Waddenzee is verdwenen met de constructie van de Afsluitdijk. Voor deze studie waren de data van de najaarstrekken beschikbaar van 1970-2000 en de voorjaarstrekken van 1983-1986. In de Tabellen 2-4 staat het aantal beschikbare trekken per jaar onderverdeeld over de verschillende gebieden en de schepen die de bemonstering hebben uitgevoerd.

In de estuaria wordt gevist met een 3 meter boomkor, opgetuigd met een garnalennet met een gestrekte maas van 20 mm, een klossenpees en één wekker. De trekken duren 15 minuten en er wordt in de richting van het tij gevist met een snelheid van 4 knopen over de bodem. De over de bodem afgelegde afstand, de oppervlaktetemperatuur van het water, de windrichting en -kracht, de fase van het getij, de tijd, dag en maand worden per trek genoteerd. Van elke trek wordt de lengteverdeling van alle vissoorten tot op de hele cm en van garnalen tot op de hele mm gemeten. Vissen van 10.0 –10.9 cm worden genoteerd als lengteklasse 10. Van alle platvissoorten worden de otolieten (gehoorsteentjes) verzameld om later, in het laboratorium, de leeftijd van de vis te kunnen aflezen.

De monitoring is gestratificeerd naar waterdiepte opgezet. De dieptestrata lopen van 0-5m, 5-10m, 10-20m en >20 m. Alleen in het kustwater wordt er regelmatig dieper dan 20 meter gevist. In de praktijk bleek het lastig om alle jaren een zelfde inspanning per dieptebereik uit te voeren. Dit is bijvoorbeeld het geval in de Oosterschelde waar de bathymetrie in de loop der jaren is gewijzigd, of doordat vroege najaarsstormen het zeegaande werk verhinderen. Er zijn ook verschillen in inspanning ontstaan doordat niet altijd met dezelfde schepen is gewerkt (zie Tabel 3). De dieptestratificatie in het Nederlandse kustwater tot 1984 verschilt mede hierdoor ook aanzienlijk met de huidige najaarsopnamen.

3.2 Dataset bewerking

Het aantal juvenielen van een bepaalde soort is vaak vele malen groter dan het aantal vissen in de oudere jaarklassen. Een bepaalde habitatvoorkeur van de grotere jaarklassen kan daarom verscholen blijven als deze groep samen met de 0-groep geanalyseerd wordt. Bovendien kunnen verschillende leeftijdscategorieën een verschillende habitatvoorkeur hebben (Jager *et al.* 1993, Walsh *et al.* 1999, Cardona 2000). Het is daarom van belang om de correlaties tussen de visdichtheden en de omgevingsfactoren van de 0-groep en de oudere jaarklassen (genaamd 1+) apart te analyseren. Deze opsplitsing in twee verschillende leeftijdscategorieën is gemaakt voor de garnaal en voor de vissoorten weergegeven in Tabel 5. Voor de grenzen tussen de verschillende leeftijdscategorieën is gebruik gemaakt van de studie van Welleman *et al.* (2000, zie Tabel 5).

Bepaalde patronen worden soms pas duidelijk als alle vissoorten samengenomen worden en bijvoorbeeld de totale biomassa vis per oppervlakte wordt gebruikt in de analyse. Daarvoor is een extra variabele aangemaakt, biomassa vis, die is berekend uit het aantal vissen van een bepaalde soort in de vangst en de lengteverdeling van deze groep vissen. Daarbij is gebruik gemaakt van de soortspecifieke verhouding tussen lengte en gewicht. Aan de hand van deze soortspecifieke lengte-gewicht relatie (Welleman 1999) is het aantal vissen van een bepaalde vissoort omgerekend naar biomassa.

Vissoorten kunnen onderverdeeld worden in een aantal guildes of ecologische groepen. In dit manuscript worden de vissoorten onderverdeeld aan de hand van de classificaties van Hovenkamp en de Veer (1993), Elliott en Dewailly (1995) en Welleman *et al.* (2000) in:

- estuarien resident
- diadroom
- mariene dwaalgasten
- mariene seizoensmigranten
- mariene juveniele migranten
- zoetwater vissoorten

Bovendien is de verticale verspreiding en de prooi keuze van belang. Een overzicht van deze ecologische karakterisering per vissoort is te vinden in Tabel 1. Deze factoren zijn belangrijk bij de interpretatie van de correlaties tussen de dichtheden van een bepaalde vissoort en de habitatvariabelen. Zo kunnen er voor mariene dwaalgasten misschien zwakke correlaties gevonden worden tussen dichtheden en habitatvariabelen, maar kunnen er voor estuariene bentische vissen sterkere correlaties gevonden worden.

In de dataset is een aantal soorten samengenomen omdat er onzekerheid was of de soorten wel goed gedetermineerd waren. Dit betreft de roggen (*Raja* spp.), de brakwatergrondel en het dikkopje (*Pomatoschistus* spp.) en de kleine en grote zeenaald (*Syngnathus* spp.). Deze soorten zijn in de analyse op genus-niveau samengenomen en resultaten worden op dit niveau vermeld. Gevonden correlaties zullen moeilijk interpreteerbaar zijn omdat afzonderlijke soorten verschillende reacties kunnen hebben in relatie tot de omgevingsvariabelen. De grote en kleine zeenaald (*Syngnathus acus* en *rostellatus*) hebben bijvoorbeeld een duidelijk verschillende voorkeur, de grote zeenaald komt meer in het kustwater voor met zand en modderbodems, terwijl de kleine zeenaald meer een estuariene vissoort is op zandbodems met zeegras (Nijssen en de Groot 1987). Bij de brakwatergrondel en het dikkopje (*Pomatoschistus* spp.) doet zich een zelfde soort probleem voor, waarbij het dikkopje volgens de literatuur in zouter water voorkomt (zie ook Maes *et al.* 1998).

3.3 Habitatvariabelen

In de DFS-data zijn onderstaande variabelen meegenomen bij de registratie van de vangsten:

1. het tijdstip:	dag, maand, jaar en uur	(1970-2000)
2. het getij:	het aantal uren na HW	(alleen gemeten na 1982)
3. de locatie:	als geografische coördinaten	(1970-2000)
4. de diepte:	het aantal meters water onder de boot	(1970-2000)
5. het zoutgehalte:	gegeven in g/l	(gemeten tot 1986)
6. de watertemperatuur:	in °C	(1970-2000)
7. de afgelegde afstand	in m	(1970-2000)

Het zoutgehalte en de getijdefase zijn niet voor de gehele studieperiode gemeten. Voor deze analyse is geprobeerd de ontbrekende gegevens te berekenen aan de hand van de andere bekende gegevens. Zo is de getijdefase berekend aan de hand van de locatie en het tijdstip van de vangst. In het databestand van de RIKZ zijn tijdreeksen beschikbaar van LW (gemeten data, zie Tabel 6). Voor onze studie is een programma gemaakt dat voor elke vangstlocatie het dichtstbijzijnde meetstation bepaalde en automatisch de getijdefase berekende voor het tijdstip van de vangst (het aantal uren na het laatste LW). Deze berekende waarden zijn vervolgens uitgezet tegen de waargenomen waarden ter validatie en met een correlatietoets is de overeenkomst tussen beide variabelen beschreven.

Naast deze aanvulling van de getijdefase is bekeken of het zoutgehalte relatief constant is per locatie, of misschien alleen afhangt van de getijdefase. Een correlatie tussen de getijdefase en het zoutgehalte zou de mogelijkheid kunnen bieden om de ontbrekende zoutgehaltes te berekenen uit de andere bekende variabelen.

Het uitgangspunt van deze studie was te onderzoeken welke invloed het zoutgehalte heeft op de soortensamenstelling en hoe de visdichtheden veranderen bij een veranderend zoutgehalte. Het is waarschijnlijk dat andere factoren, naast het zoutgehalte, hierbij ook een belangrijke rol spelen. Daarbij valt te denken aan de beschikbaarheid van voedsel, of andere variabelen die een bepaalde locatie voor de vis karakteriseren, zoals sedimentsamenstelling, stroomsnelheden, of de aanwezigheid van mosselbanken. Als aanvulling op de bestaande variabelen zijn daarom een aantal extra variabelen bepaald voor de locaties:

1. NAP-diepte
2. Stroomsnelheden
3. Sedimentsamenstelling: mediane korrelgrootte
4. Nabijheid van mosselbanken en ander hard substraat

De diepte van een locatie ten opzichte van NAP is berekend aan de hand van lodingsgegevens uit 1985-1990. Dit grid is relatief fijnmazig, omdat de diepte bepaald is op elke meter op raaien met een afstand van 200 m. Aan de hand van deze lodingsgegevens wordt een grid van 20 m gemaakt met behulp van het DIGIPOL-model waarbij de diepte berekend wordt voor elk punt in het grid. Dit grid is gebruikt voor de bepaling van de NAP-diepte voor de locaties.

Een andere RIKZ-dataset betreft de stroomsnelheden. De maximale eb- en de maximale vloodsnelheden (m/s) zijn berekend met behulp van het WAQUA en SIMONA model. Voor de Westerschelde gaat het om een modellering van 1995, voor de Waddenzee van 1999. Voor de Oosterschelde zijn twee simulaties uitgevoerd, één in 1983 en een ander van 1996 omdat er veranderingen in de stroomsnelheden zijn opgetreden na de bouw van de Oosterscheldekering. De dataset van 1983 is gebruikt voor de vangsten die dateren van vóór de bouw van de kering (1987) en die van 1996 voor vangsten van ná de bouw. De stroomsnelheden zijn beschikbaar in een grid dat gebruikt is voor de bepaling van de stroomsnelheden op de locaties. Omdat er kleine verschillen zijn tussen de drie datasets (er zijn andere dagen gebruikt bij de berekening van de stroomsnelheden) zijn de waarden gestandaardiseerd door de maximale stroomsnelheid van een locatie te delen door het waargenomen maximum van de stroomsnelheid in de dataset in dat specifieke gebied. Deze gestandaardiseerde variabele, PSTROOM, is in de rest van de analyse gebruikt.

Ook zijn er gegevens beschikbaar met betrekking tot de sedimentsamenstelling. Deze gegevens zijn afkomstig van het GeoSea programma, uitgevoerd van 1989-1995 voor de Waddenzee. Voor de Westerschelde is gebruik gemaakt van de MacLaren-punten uit 1993. Uit deze dataset zijn de mediane korrelgroottes genomen voor de locaties. Deze mediane

korrelgroottes waren alleen beschikbaar voor de Waddenzee en Westerschelde, niet voor de Oosterschelde.

Twee andere variabelen zijn aangeleverd door het RIVO-CSO (Yerseke). Het betreft hier gegevens over de aanwezigheid van mosselbanken en andere harde substraten. Deze gegevens waren alleen beschikbaar voor de jaren 1994-2000. Voor elk locatie is de afstand bepaald tot visbare mosselbanken en tot andere harde substraten (zandkokerwormen, schelpen of lage dichtheden aan mossels). Beide afstanden zijn meegenomen als variabelen in de dataset.

Een laatste variabele betreft een indicatie van de voedselrijkdom. Het is bekend dat garnalen een belangrijke voedselbron kunnen zijn voor bentische vissen. Garnalen zijn ook bemonsterd in de DFS. De dichtheid aan garnalen zou meegenomen kunnen worden als verklarende variabele in het model, maar dat is in een bepaald opzicht gevaarlijk, omdat een overeenkomst in de garnalen en visdichtheden zou kunnen wijzen in de richting van associatie tussen verschillende soorten zonder dat er een causaal verband tussen de soorten bestaat. Daarom is in de analyse eerst een correlatiematrix gemaakt tussen de visdichtheden en de garnalendichtheid (beide log (N+1) getransformeerd), waarbij onderscheid is gemaakt tussen verticale distributie van de vis en voedselkeuze. Aan de hand van deze tabel zijn de veronderstellingen getoetst en is een keuze gemaakt voor welke vissoorten de garnalendichtheid als verklarende factor kan worden meegenomen.

Bovenstaande extra variabelen zijn toegevoegd aan de originele dataset. Deze uitgebreide dataset is vervolgens gebruikt in de data-analyse, waarbij er van zowel de voorjaars- als de najaarstrekken twee verschillende databestanden zijn gemaakt. De eerste versie betreft de vangsten, het aantal gevangen vissen per trek, samen met de originele en nieuwe omgevingsvariabelen. Deze set is gebruikt voor het berekenen van de vangstsamenstelling, de soortenrijkdom van de vangst en het voorkomen van vissoorten in relatie tot het zoutgehalte. Dit databestand vermeldt alleen de vangsten van vissen die gevangen zijn in een bepaalde trek en geeft geen waarde als een bepaalde vissoort niet gevangen is. Deze zogenaamde 0-waarden moeten aan de dataset worden toegevoegd als men bijvoorbeeld de dataset wil analyseren op de relatie tussen de dichtheden van een bepaalde soort en de omgevingsvariabelen. Deze nulwaarden zijn belangrijk, omdat de aan- of afwezigheid van een vis niets zegt over de responscurve van de vis in reactie op een veranderende omgevingsfactor. Het zijn juist de verschillen in absolute aantallen die de responscurves zichtbaar maken. Daarom is een tweede dataset aangemaakt, die identiek is aan de eerste, maar waarbij de 0-waarden zijn toegevoegd. Door het toevoegen van deze 0-waarden krijgt elke

trek evenveel regels (records) in de dataset, met één record voor elke vissoort en leeftijdscategorie die in de hele periode van 1970-2000 gevangen is.

De voorjaarsvangsten zijn onder andere omstandigheden uitgevoerd dan de najaarsvangsten. Ze kunnen niet direct aan elkaar gekoppeld worden, omdat de invloed van het seizoen niet geheel duidelijk is. Ook is de totale dataset kleiner in het voorjaar, slechts 4 jaar in vergelijking met 31 jaar in het najaar. Een ander verschil is dat de voorjaarsvangsten erg beïnvloed worden door een groot aantal jonge vissen in de trekken. Deze juvenielen domineren de aantallen en kunnen de habitatvoorkeur van de vissen vertroebelen. Daarom is voor de correlatietesten tussen dichtheden en omgevingsfactoren alléén gebruik gemaakt van de najaarstrekgegevens en zijn voor de andere analyses de voor- en najaarsgegevens apart geanalyseerd.

Een aantal vissoorten is weinig gevangen, wat een correlatie tussen dichtheden en omgevingsfactoren bemoeilijkt. Voor een goede analyse zijn zoveel mogelijk vangsten nodig om het verschil in dichtheden onder andere omgevingscondities in kaart te brengen. Er is daarom besloten om alleen die vissoorten in het model te betrekken die in alle najaarstrekken (1970-2000) meer dan 100 keer gevangen zijn.

3.4 De soortenrijkdom van de vangsten

Het aantal soorten dat per vangst geregistreerd wordt hangt gedeeltelijk af van de hoeveelheid gevangen vis. In grote vangsten met meer vissen, worden gemiddeld genomen meer vissoorten waargenomen. Er is meestal een asymptotisch verband tussen de het totaal aantal gevangen vissoorten en de grootte van het monster, het totaal aantal soorten neemt bij de eerste monsters sterk toe, maar zwakt vervolgens af omdat de soorten al in eerdere vangsten zijn geregistreerd. In een log-log grafiek is daarom een lineair verband zichtbaar als het aantal soorten wordt uitgezet tegen de vangstinspanning. Het is daarom nodig te corrigeren voor de steekproefgrootte (aantal vissen in de vangst), voordat de soortenrijkdom berekend kan worden. Een standaardmethode om dit te doen is door het berekenen van de index voor soortendiversiteit, de Shannon-Wiener H' . Deze wordt per vangst berekend aan de hand van de proportie, p_i , die het aandeel van soort- i in de vangst weergeeft:

$$H' = -\sum p_i (\log_2 p_i)$$

De Shannon-Wiener index is als extra variabele toegevoegd aan de dataset.

3.5 Transformatie van variabelen

Een aantal variabelen is voor de analyse getransformeerd. Ten eerste betreft dat de vangstgegevens. Het aantal gevangen vissen per trek is omgerekend naar aantal vis/1000m²,

gebruikmakend van de afstand waarover gevis is en de boombreedte (3 m), om voor het verschil in visinspanning te corrigeren. Deze visdichtheden, die een maat zijn voor de CPUE (*Catch Per Unit Effort*) zijn vervolgens getransformeerd naar logaritmische waarden ($\log_{10}(X+1)$) om aan randvoorwaarden van het gebruik van GLM en andere statistische toetsen te kunnen voldoen (zie Welleman en Dekker 2001).

Deze transformatie heeft twee doelen:

- een multiplicatieve interactie tussen verklarende variabelen wordt omgezet in een additieve. Als op plaats A twee maal zoveel vis gevangen wordt als op plaats B, en in jaar X wordt er drie maal zoveel gevangen als in jaar Y, dan is de verhouding tussen de vangsten op plaats A in jaar X en op plaats B in jaar Y niet 5:1, maar 6:1. De log-transformatie maakt van de vermenigvuldiging ($2 \cdot 3$) een optelling, en vereenvoudigt daarmee de analyse tot een standaard lineaire regressie.
- normaliseren van de statistische verdeling. Het verschil tussen de werkelijk waargenomen vangstgrootte en de (statistisch) verwachte vangst blijkt niet constant. Grotere vangsten blijken een groter verschil te tonen. Een vangst van twee vissen, waar er maar één verwacht werd, is tenslotte een veel grotere afwijking dan een vangst van 1002, waar er maar 1001 verwacht werden. De log-transformatie maakt van de waargenomen verschillen bij benadering een normale (Gaussische) verdeling.

3.6 Statistische analyse

Voor de correlatie tussen het voorkomen van vis en de omgevingsfactoren is gebruik gemaakt van twee verschillende statistische toetsen, de *Pearson Product Moment* correlatiecoëfficiënt (r) en *Generalised Linear Models* (GLM). De correlatiecoëfficiënt is gebruikt voor het testen van correlatie tussen twee verschillende variabelen, bijvoorbeeld tussen een omgevingsfactor en de soortenrijkdom.

De GLM is gebruikt voor het testen van de correlatie tussen de visdichtheden en de omgevingsfactoren. Deze methode leent zich goed voor gevallen zoals de DFS omdat het zowel nominale variabelen als variabelen op intervalschaal gelijktijdig kan meenemen in de analyse. Het GLM is een soort variantieanalyse (Anova) met meerdere factoren waarbij verschillende covariaten worden meegewogen in de analyse. Een GLM is vergelijkbaar met een multiple regressie waarbij de nominale variabelen als *dummy variables* in de analyse worden betrokken. De afhankelijke variabele in het GLM is het aantal vis ($\log_{10}(N+1)$), waarbij de verschillende soorten en de verschillende leeftijdscategorieën één voor één apart in het model worden gestopt, zodat resultaten betrekking hebben op alleen die ene vissoort of op een bepaalde leeftijdscategorie.

In de DFS hebben we te maken met nominale variabelen waar de test rekening mee zou moeten houden om de correlatie tussen dichtheden vis en omgevingsfactoren te onderzoeken. De nominale variabelen die in ons geval van belang zijn, zijn:

Variabelen	Naam:
♦ Jaar: illustreert het verschil in jaarklassterkte	Jaar
♦ Locatie: houdt verband met regionale verschillen	Area

Het jaar wordt ingevoerd als nominale variabele om te corrigeren voor een verschil in jaarklassterkte. De samenstelling van de visfauna kan van jaar op jaar enorm verschillen onder invloed van veranderingen in aantallen van verschillende vissoorten. Door het jaar in te voeren als nominale variabele wordt hiervoor in de analyse gecorrigeerd. De variabelen op intervalschaal zijn:

Variabelen:	Naam:
♦ De waargenomen fase van het getij: het uur na HW	Tfase
♦ De berekende fase van het getij: uur na LW	Tij*
♦ NAP	Nap*
♦ Diepte	Depth
♦ Troebelheid: Secchi	Secc
♦ Afstand tot mosselbed	Mossel*
♦ Afstand tot hard substraat	Subst*
♦ Zoutgehalte oppervlaktewater	Ssal
♦ Temperatuur oppervlaktewater	Stemp
♦ Longitude	Long
♦ Sedimentsamenstelling: mediane korrelgrootte	Korrel*
♦ Stroomsnelheid: gestandaardiseerde maximale stroomsnelheid	Pstroom*
♦ Garnalendichtheid (onder de commerciële maat)	Garntje ^s
♦ Garnalendichtheid (boven de commerciële maat)	Garnaal ^s

**extra variabelen niet aanwezig in originele DFS dataset, maar berekend op basis van locatie*

^s alleen meegenomen in het model voor bepaalde vissoorten

Een GLM is vergelijkbaar met een multiple regressie, dat wil zeggen dat de variabelen op intervalschaal getoetst worden op hun lineair verband met de afhankelijke variabele. Dit is een standaard methode waarbij de relatie tussen afhankelijke en onafhankelijke variabelen zo eenvoudig mogelijk worden weergegeven. Het is daarom de aanbevolen eerste stap (Haefner 1996) in een uit te voeren correlatie analyse. In het geval van de hier beschreven analyse zijn we echter op zoek naar zogenaamde respons-curves, de reactie van aantallen vis van een bepaalde soort op de verandering in bijvoorbeeld het zoutgehalte. Deze respons-curves zijn

meestal niet lineair, maar worden vaak weergegeven door een klokvormige relatie, een optimum-curve, waarbij minimale dichtheden aan vis worden aangetroffen bij zeer hoge en zeer lage zoutconcentraties en maximale dichtheden worden gevonden bij intermediaire zoutconcentraties. Om deze reden is van een aantal variabelen ook een kwadratische factor meegenomen in de analyse.

Variabelen:	Kwadratische factor:
♦ Tfase	Tfase2
♦ Tij	Tij2
♦ Nap	NAP2
♦ Depth	Depth2
♦ Secc	Secc2
♦ Ssal	Ssal2
♦ Korrel	Korrel2
♦ Pstroom	Pstroom2

Een probleem bij de analyse is dat er een aantal ontbrekende velden zijn, het zoutgehalte is alleen tot 1986 gemeten, maar gegevens van de mosselbanken zijn alleen beschikbaar vanaf 1994 (zie Tabel 7). Het betrekken van beide variabelen in de analyse zou geen records opleveren waarvan beide variabelen bekend zijn zodat het GLM geen berekening kan maken van de correlaties en de effecten. Bovendien zijn niet alle variabelen in alle gebieden gemeten (zie Tabel 7), de afstand tot mosselbanken, de afstand tot hard substraat, de mediane korrelgrootte en het zoutgehalte ontbreken soms helemaal voor één van de vier gebieden. Er moet ook rekening gehouden worden met het feit dat er in principe wel vangsten zijn waarvan alle omgevingsfactoren bekend zijn, (bv vanaf 1994 voor alleen de Waddenzee) maar dat de vissoort in kwestie niet in alle vangsten aanwezig was. Er kunnen zoveel nulvangsten zijn dat een dergelijk uitgebreid GLM niet mogelijk is, omdat door het betrekken van alle variabelen in de analyse, het GLM aantal vangsten met meer dan 0 vissen het aantal vrijheidsgraden moet overtreffen om tot een bruikbare schatting te komen. Er zijn in principe een aantal mogelijkheden om dit probleem op te lossen:

- ♦ het berekenen van de ontbrekende waarden (zoals is gedaan voor de getijdefase) aan de hand van andere bekende variabelen
- ♦ het vervangen van de ontbrekende waarden door het gemiddelde of de mediaan van de wel aanwezige waarden
- ♦ het niet meenemen van alle variabelen in de analyse
- ♦ het weglaten van de betreffende observatie zodat er in het extreme geval geen bruikbare waarnemingen over blijven

Er is in dit geval daarom gekozen om twee verschillende modellen te maken, één met een maximale omvang voor het berekenen van de invloed van het zoutgehalte en andere omgevingsfactoren en één waarin de afstand tot mosselbedden kan worden meegenomen. In Tabel 7 staat schematisch aangegeven met welk gedeelte van de dataset de twee modellen hebben gewerkt. Samenvattend zien de twee modellen er als het volgt uit:

Model 1:

nominale factoren: Jaar en Area

covariaten: Tij, NAP, Depth, Ssal, Stemp, Long, Stroom, Pstroom, Garntje, Garnaal

Model 2:

nominale factoren: Jaar en Area

covariaten: Secc, Tfase, Mossel, Subst, Korrel, Tij, NAP, Depth, Stemp, Long, Stroom, Pstroom, Garntje, Garnaal

Het GLM kan interactietermen meenemen in de analyse, zoals gebruikelijk is bij een variantie-analyse met meerdere factoren. Het meenemen van alle interactietermen is echter niet in alle opzichten biologisch verdedigbaar of interpreteerbaar. In het geval van 15 verschillende factoren of covariaten zou dat een totaal van ($15 \times 14 =$) 210 verschillende interactietermen opleveren. Er is in deze analyse voor gekozen om alleen enkele interactietermen mee te nemen die mogelijkster van belang zouden kunnen zijn bij de interpretatie van de correlaties:

- ◆ Area * Diepte
- ◆ Area * Ssal
- ◆ Area * Korrel

Bij de presentatie van de het GLM resultaten zal per vissoort en leeftijdsklasse een variantietabel worden gepresenteerd, waarin de variantie per factor en covariaat wordt gepresenteerd. Gekozen is om een Type III-analyse uit te voeren waarbij het effect van elk van de factoren wordt geanalyseerd, nadat de afhankelijke variabele (visdichtheden) maximaal is opgeschoond voor de andere factoren. Om de resultaten beter te kunnen presenteren zal ook de Eta^2 aangegeven worden, dat is het percentage verklaarde variantie per factor (vergelijkbaar met een R^2 die zowel voor nominale als kwantitatieve variabelen gebruikt kan worden). In ons geval hebben we de Eta^2 berekend uit de ratio tussen de SS die verklaard wordt per factor en de totale SS. Bovendien zal uit de variantietabel het totaal berekend worden van de verklaarde variantie van alle meegenomen factoren en covariaten én het verschil tussen dit totaal en het

model, hetgeen te interpreteren is als het effect van onderlinge afhankelijkheid tussen de variabelen in het model (*multicollinearity*). Voor het analyseren van de mogelijke aanwezigheid van multicollineariteit tussen de factoren zal bovendien een correlatietabel gemaakt worden waarbij de correlatiecoëfficiënten tussen elk paar omgevingsfactoren berekend wordt.

3.7 Interpretatie van de resultaten: een voorbeeld

De interpretatie van een variantietabel, zoals die in de resultaten zal worden gepresenteerd, is vrij complex, omdat er veel conclusies uit getrokken kunnen worden. Daarom zal er een voorbeeld gebruikt worden om de belangrijkste kenmerken te beschrijven. In Tabel 8 en 9 is een voorbeeld gegeven van de resultaten van Model 1 en Model 2 op de vangstgegevens van het harnasmannetje in de najaarsvangsten. Een variantietabel laat zien hoe de totale variantie in de dataset verklaard kan worden door een aantal factoren, of onafhankelijke parameters. In ons geval is de afhankelijke variabele de dichtheid van de vis per trek, getransformeerd naar logaritmische waarden ($\log_{10}(N+1)$). Door nu een aantal omgevingsvariabelen in de analyse mee te nemen kunnen we kijken of deze variabelen wel of niet van invloed zijn op de dichtheden van de vis. Als een gedeelte van de variantie niet verklaard kan worden door de variabelen, wordt deze weggeschreven onder *Error*. We zien in de eerste tabel dat het *Model* een *Sum of Squares* (SS) heeft van 26.364 en de *Error* 48.790 bijdraagt. Dat wil zeggen dat over de totale variantie van (*Total*) 75.153 bijna 1/3 verklaard wordt door het model en 2/3 niet verklaard kan worden en wordt weggeschreven als onverklaarde variantie. Het gedeelte (proportie) van de verklaarde variantie is ook te vinden onder Eta^2 . De Eta^2 van het Model is 0.351, dat wil zeggen dat 35.1 % van de variantie verklaard kan worden door de factoren die in het model zijn meegenomen. Bij deze proporties en percentages moet wel rekening gehouden worden met het feit dat ze betrekking hebben op de logaritmisches getransformeerde vangstgegevens. Voor een effect van de factoren op de absolute aantallen vis/1000m² moet eigenlijk eerst teruggetransformeerd worden. Maar de Eta^2 is een goede parameter om te gebruiken voor de vergelijking van de variantietabellen van verschillende vissoorten. Omdat de totale variantie per vissoort erg verschilt levert deze directe vergelijking van SS onbruikbare resultaten op, maar kan de Eta^2 wel vergeleken worden. Deze Eta^2 -waarde is vergelijkbaar met een R^2 die voor correlaties wordt gebruikt. Voor een samenvatting van variantie-analyses zullen alleen deze Eta^2 's gebruikt worden, met een indicatie van de significantie van de parameter. Naast de verschillende factoren staan meerdere kolommen, waarin het gedeelte van de totale variantie dat door het model wordt verklaard, wordt verdeeld over de verschillende factoren. In de eerste tabel zien we dat van het totaal van 35.1% het meeste verklaard wordt door de nominale factoren JAAR en AREA, respectievelijk 6.3 en 1.3%. en dat bovendien de interactie tussen deze twee (JAAR * AREA) nog eens 12.0% bijdraagt wat het totaal brengt op 19.6%. Dat wil zeggen dat er grote plaatselijke en temporele verschillen zijn in dichtheden harnasmannetjes: er zijn grote verschillen tussen de jaren die verklaard kunnen worden door een verschillende

jaarsterkte van de vis, en er zijn grote verschillen tussen de gebieden (zie Figuur 1 voor gebruikte codes). Daarbovenop is nog eens een interactie-effect gevonden, wat wil zeggen dat de jaarklassterkte sterk fluctueert met het gebied, dus niet overal even sterk toe- of afneemt. Dit JAAR en AREA effect is voor iemand die geïnteresseerd is in één gebied en rekening houdt met een verschil in jaarklassterkte misschien niet altijd even interessant. De totale variantie in dichtheden in één bepaald gebied in één bepaald jaar kan geschat worden door de totale variantie (100%) te verminderen met het JAAR en AREA effect (totaal 19.6) en is met de overgebleven 80.4% nog steeds relatief groot

Voor het bepalen of een factor wel of niet significant gecorreleerd is met de dichtheden vis, moet natuurlijk ook naar de F-waarde gekeken worden. Daarvoor wordt eerst de totale SS verdeeld over de vrijheidsgraden (df) in de tabel, en wordt het *Mean Square* (MS) uitgerekend. De F-waarde is de ratio tussen deze hoeveelheid verklaarde variantie per vrijheidsgraad (MS) en het gedeelte onverklaarde variantie. Als het verklaarde gedeelte relatief hoog is, is de factor significant gecorreleerd met de visdichtheden.

Voor het doel van deze studie is het van belang om naar de andere omgevingsvariabelen te kijken, enkele daarvan zijn significant in de analyse: TIJ, DEPTH en GARNTJE. Maar van beide variabelen is de Eta^2 relatief laag, in alle gevallen $<1\%$. Dat wil zeggen dat minder dan 1% van de totale variantie in de dichtheden verklaard kan worden door een verschil in TIJ of door een verschil in DEPTH of door een verschil in de dichtheid van kleine garnalen. Toch is de grootte van de SS van deze twee variabelen in verhouding met de totale SS zo groot dat de F-waarde wel significant is. Als een dergelijke variabele significant is, is het nog niet duidelijk of deze positief dan wel negatief met de visdichtheden is gecorreleerd. Daarom is een extra kolom toegevoegd, waarin voor de covariaten het teken (+ of -) is gegeven, afhankelijk van het correlatiesignaal. Dit teken kan niet voor nominale variabelen worden gegeven (JAAR, AREA) omdat de test alleen kijkt of er verschillen zijn tussen verschillende jaren of gebieden.

Als men niet geïnteresseerd is in het JAAR en AREA effect neemt de relatieve invloed op de visdichtheden van variabelen zoals TIJ, DEPTH of GARNTJE toe. Een inschatting van dit effect kan verkregen worden door de variantie die verklaard wordt door JAAR en AREA af te trekken van het totaal ($100-19.6=80.4\%$) en het effect van de andere variabelen te vergelijken met de overgebleven variantie (80.4%). Maar omdat het percentage verklaarde variantie van bijvoorbeeld TIJ kleiner is dan 1% maakt het niet veel uit of de invloed van TIJ nu vergeleken wordt met de totale 100% of de overgebleven 80.4%.

De waarden die onder MS (*Mean Square*) gegeven worden zijn berekend door de totale SS per factor te delen door het aantal vrijheidsgraden. Op die manier is goed te zien wat de invloed is

van elke factor in de analyse op de dichtheden van de vis. Zo is te zien dat het MS_{jaar} bijna twee keer zo groot is als het MS_{area} , wat wil zeggen dat de verschillen in dichtheden als twee jaren met elkaar vergeleken worden groter is dan het effect van de vergelijking van de dichtheden tussen twee verschillende gebieden.

Ook is een aantal kwadraten meegenomen in de analyse. Bij de interpretatie van deze *Quadrat factors* moet enige voorzichtigheid betracht worden. Hij is meegenomen omdat theoretisch mag worden aangenomen dat de dichtheden vis volgens een optimumcurve gecorreleerd zijn met omgevingsfactoren zoals NAP, DEPTH en SSAL. Een optimumcurve kan vormgegeven worden door het meenemen van zowel de lineaire term als de kwadratische term ($Y = ax + bx^2 + c$). Als alleen de kwadratische vorm significant is in de variantietabel, maar niet de lineaire term, kan geconcludeerd worden dat ook de kwadratische term zijn betekenis verliest. In Tabel 8 is geen van de kwadratische termen significant. In Tabel 9, die een uitdraai laat zien voor hetzelfde harnasmannetje maar dan voor Model 2, zijn zowel DEPTH als DEPTH2 significant gecorreleerd met dichtheden van het harnasmannetje. Er kan daarom geconcludeerd worden dat de visdichtheden gecorreleerd zijn met diepte volgens een optimumcurve, maar dat de correlatie zwak is, omdat de totale Eta^2 nog onder de 3% zit.

Een andere interpretatiemogelijkheid is de vergelijking van Tabel 8 en Tabel 9. Beide modellen zijn gebaseerd op een andere selectie uit de dataset en overlappen elkaar niet, omdat ze gebruik maken van visdichtheden uit verschillende jaren (Tabel 7). JAAR is in beide gevallen significant, wat een bevestiging oplevert van de eerdere gevonden correlatie. Er zijn andere factoren die in beide tabellen worden meegenomen (TIJ, NAP, DEPTH, STEMP, STROOM, PSTROOM, LONG). TIJ was in Model 1 wel significant, maar in Model 2 niet. Het onderstreept daarmee de zwakke correlatie die gevonden was in Model 1. Een andere verklaring kan zijn dat de gevonden significante correlaties toeval waren, omdat bij een dergelijke analyse, waarbij vele verbanden worden getoetst, 1 op de 20 gevonden correlaties waarschijnlijk op toevalligheid berust. Het is daarom van belang om niet te veel waarde te hechten aan correlatiecoëfficiënten die significant zijn op het 5%-niveau.

4. Resultaten

4.1 De vangsten

De resultaten zijn gebaseerd op in totaal 5723 trekken, waarvan er 5204 in het najaar zijn gedaan en 519 in het voorjaar. Het merendeel van de trekken is uitgevoerd in de Waddenzee inclusief het Eems-Dollard estuarium (64% van het totaal) en een kleiner gedeelte is afkomstig van de Ooster- (19%) en Westerschelde (18%). In het begin van het bemonsteringsprogramma is een iets lagere bemonsteringsfrequentie gevolgd, aan het einde is deze iets toegenomen (Figuur 2). Tussen 1970 en 2000 zijn minimaal 149 en maximaal 215 trekken per jaar uitgevoerd. Figuur 3 laat de ruimtelijke verdeling zien van de vistrekken in de drie gebieden. De Figuur laat zien dat de trekken vooral zijn gelokaliseerd in de diepere delen van de gebieden, voornamelijk in de geulen. De ondiepere delen, zoals op het wantij onder de eilanden van de Waddenzee, zijn minder intensief bemonsterd. Dit wordt veroorzaakt door de diepgang van de schepen die een bemonstering boven de hogere platen in de weg staat. Uit deze figuren valt ook op te maken dat elk jaar niet precies dezelfde locatie bemonsterd wordt, er is een redelijk grote spreiding in de locaties. Onder ideale omstandigheden zouden alle locaties 30 keer bemonsterd moeten zijn geweest. Dit aantal wordt echter nooit gehaald. In totaal zijn er maar 25 locaties die meer dan 20 keer zijn bemonsterd, 149 locaties zijn tussen de 10-19 keer bemonsterd en 846 locaties zijn minder dan 10 keer bemonsterd. Dit wordt waarschijnlijk beïnvloed door lokale omstandigheden, zoals het weer en het getij, maar ook door oriëntatiemoeilijkheden die pas de laatste tijd zijn verbeterd door het gebruik van de GPS.

De 519 voorjaarstrekken zijn vooral in april uitgevoerd, de najaarstrekken hebben vooral betrekking op vangsten van september en oktober, met enkele uitzonderingen voor augustus en november (Tabel 2). De vistrekken vonden plaats tussen 5 uur 's ochtends en 8 uur 's avonds met twee duidelijke pieken rond 9-10 uur in de ochtend en 1-3 uur in de middag (Figuur 4). De trekken zijn gemaakt met referentie naar het aantal uren na HW (Hoog Water). De trekken zijn ongeveer gelijk verdeeld over de getijdenfase, na HW zijn er in totaal per uur minimaal 196 trekken en maximaal 263 trekken beschikbaar per uur, zonder een duidelijk patroon over deze periode.

Met behulp van de geregistreerde LW-tijden, zoals die in Donar beschikbaar zijn, is het aantal uren na de LW berekend voor alle locaties. Deze berekende tijden kunnen vergeleken worden met de waargenomen getijdefase omdat pas vanaf 1982 het aantal uren na HW is geregistreerd. Figuur 5 laat de relatie tussen de waargenomen en de berekende waarden zien voor het Waddengebied. De overeenkomst tussen waargenomen en berekende waarden is groot. Een lineaire regressie, zonder te corrigeren voor uitlopers die aan het begin en het eind van de punten te zien zijn, bevestigt de significante correlatie tussen de variabelen

($F_{1,2113}=12743$, $p<0.001$). De verklaarde variantie (*adjusted* R^2) is hoog met 86%. Voor de Oosterschelde en de Westerschelde bestaat er ook een dergelijke relatie die in beide gevallen significant is (respectievelijk $F_{1,430}=635$, $p<0.001$ en $F_{1,445}=1085$, $p<0.001$). De R^2 is iets lager met 60% voor de Oosterschelde data en 71% voor de Westerschelde. In de analyse konden beide variabelen worden meegenomen zodat ook voor de in eerste instantie ontbrekende getijden-waarden (de jaren vóór 1982) nu gegevens beschikbaar zijn.

4.2 De habitatvariabelen

De diepte waarop gevestigd wordt verschilt significant tussen de gebieden (Figuur 6; analyse van najaarstrekken; Kruskal Wallis $H=1109$, $df=2$, $p<0.001$). De mediane waterdiepte is kleiner voor de Waddenzee, grotere diepten komen voor in zowel de Oosterschelde als de Westerschelde. Waterdiepten groter dan 20 m zijn bijvoorbeeld haast niet waargenomen in de Waddenzee, maar komen wel incidenteel voor in de beide Schelde-estuarium. De mediane diepten zijn 7 m voor de Waddenzee, 13 m voor de Oosterschelde en 10 m voor de Westerschelde.

De temperatuur van het oppervlaktewater verschilt natuurlijk over de seizoenen en is lager in het voorjaar (Figuur 7). Verder blijkt dat de temperaturen in het najaar in de Waddenzee iets lager zijn dan in de Oosterschelde en Westerschelde. Dit hangt waarschijnlijk samen met de grotere invloed van het Noordzeewater in de Waddenzee in vergelijking met de Wester- en Oosterschelde. Het grilliger patroon van de frequentieverdeling in het voorjaar wordt beïnvloed door het kleinere aantal waarnemingen in die periode.

Het zoutgehalte verschilt per estuarium en per seizoen (Figuur 8). In het voorjaar is het zoutgehalte beduidend lager dan in het najaar, waarschijnlijk onder invloed van de grotere afvoer van zoet water via rivieren en spuiwerken tijdens de winter en in het vroege voorjaar. De verlaging van het zoutgehalte in het voorjaar is vooral duidelijk in de Westerschelde en in het Eems-Dollard estuarium. Het grootste gedeelte van de vangsten (52%) vond plaats in de polyhaline zone met een zoutgehalte tussen de 18-30‰. Daarnaast is de euhaline zone (>30‰) goed bevestigd met 45% van alle vangsten. Er zijn slechts 47 vangsten (3%) uit de mesohaline zone (5-18‰), deze zijn voornamelijk afkomstig uit het voorjaar in de Westerschelde. In het najaar fluctueerde het zoutgehalte tussen de 14-34‰.

De zoutgehalten zijn na 1986 helaas niet meer gemeten. Uit de gegevens blijkt wel dat vaste locaties ook een relatief stabiel zoutgehalte hebben. De variatie coëfficiënt (CV) is voor het zoutgehalte gemiddeld 13.1%, maar als de gemiddelde CV berekend wordt per locatie, waarbij de fluctuaties in het zoutgehalte alleen maar worden vergeleken met het gemiddelde zoutgehalte op dat specifieke punt, daalt deze tot 6.8%. Voor een gedeelte is deze variatie waarschijnlijk te verklaren door de getijdefase. Bij laag water is de invloed van inkomend zoet

water groter, bij hoog water is er een relatief grotere invloed van het zoute zeewater. Als we nu dit effect zouden kunnen modelleren, kunnen we misschien de ontbrekende zoutgehaltes, van die waarnemingen na 1986 waarbij het zoutgehalte niet is waargenomen, berekenen aan de hand van de getijdefase en het gemiddelde zoutgehalte van een specifieke locatie. Figuur 9 laat inderdaad zien dat het zoutgehalte varieert met de getijdefase. Iets lagere waarnemingen worden waargenomen rondom LW, hogere waarden zijn te vinden tussen 4 en 10 uur na LW, bij HW. De sinusvormige verschuiving in het zoutgehalte kan worden beschreven door een kwadratische functie of een derdegraads polynoom, maar de variatie van de zoutgehaltes is vrij groot en in beide gevallen wordt slechts 0.2 % van de variantie in het zoutgehalte beschreven door een dergelijke functie. Omdat de locatie verantwoordelijk is voor 50% van de totale variantie en de getijdefase de fluctuatie in het zoutgehalte per locatie slecht beschrijft, is er voor gekozen om ontbrekende zoutgehaltes niet te berekenen, maar ze als *missing values* in de analyse te handhaven.

4.3 Correlaties tussen omgevingsfactoren

De omgevingsvariabelen zijn niet onafhankelijk van elkaar, zoals te zien valt uit Tabel 10. Dit wordt veroorzaakt doordat verschillende variabelen tegelijk veranderen onder invloed van bijvoorbeeld de afstand tot de kust. Als men een hypothetische lijn trekt van de monding van een rivier naar open zee, zal in het algemeen de diepte toenemen, het zoutgehalte toenemen, het doorzicht toenemen en de temperatuur en de sedimentsamenstelling veranderen. Deze variabelen zijn onderling gecorreleerd en er is daardoor een hoge mate van *collineariteit* tussen de variabelen. In Tabel 10 valt te zien dat bepaalde variabelen inderdaad sterk met elkaar gecorreleerd zijn. Omdat we voor deze studie vooral geïnteresseerd zijn in het zoutgehalte is het van belang de factoren die gecorreleerd zijn met het zoutgehalte te bestuderen (Tabel 10). Zo zien we dat het zoutgehalte positief gecorreleerd is aan de diepte (hoe dieper, hoe zouter het water), het doorzicht en het tij. Negatieve correlaties werden gevonden voor NAP-diepte en de garnalendichtheden. Wat opvalt is dat alle variabelen een groot aantal significante correlatiecoëfficiënten heeft.

De hierboven gepresenteerde beschrijvende statistiek van de abiotische parameters is van belang om een goede indruk te krijgen van de verdeling van de variabelen. Een ander aspect dat aandacht verdient zijn de veranderingen in de loop van de studieperiode. Is het zoutgehalte van 1970 tot 2000 bijvoorbeeld constant gebleven? In Tabel 11 is een overzicht gegeven van de correlatiecoëfficiënten van de abiotische factoren met het jaar. Uit deze gegevens blijkt dat er kleine veranderingen zijn opgetreden. De gemiddelde diepte is iets toegenomen, het doorzicht is veranderd afhankelijk van het gebied en het zoutgehalte is licht gedaald. Een andere belangrijke factor is dat de dichtheden van garnalen in alle gebieden zijn afgenomen. Deze afname kan consequenties hebben voor vissoorten die garnalen eten. De temperatuur

heeft de grootste correlatiecoëfficiënt en is met 3°C over de afgelopen 30 jaar sterk toegenomen. Om de veranderingen in de tijd van het zoutgehalte en de temperatuur in de verschillende gebieden beter te illustreren verwijzen we naar Figuur 10 en 11. In deze Figuur is goed te zien dat voor alle vier de gebieden de temperatuur is gestegen over de studieperiode en het zoutgehalte licht gedaald in de periode waarover het zoutgehalte is gemeten. Figuur 10 laat ook zien dat de gebieden verschillen in hun gemiddelde temperatuur met de Eems-Dollard als koudste en de Westerschelde als warmste studiegebied. Deze toename van de temperatuur kan consequenties hebben voor de lay-out van het GLM. In het GLM worden JAAR en AREA meegenomen als nominale factoren. Deze twee modelfactoren, samen met hun interactie, kunnen veel van de variatie in visdichtheden verklaren die ook door een verschil in temperatuur kan worden verklaard (zie ook de Discussie).

4.4 Soortensamenstelling in het najaar

In Tabel 12 zijn de dichtheden van de vissoorten te vinden van alle beschikbare najaarstrekken in de vier gebieden. Deze tabel is berekend op basis van het totaal aantal gevangen vis (bijna 3.4 miljoen stuks) en het totaal aantal trekken (5192). Als we eerst naar de verschillen in dichtheden kijken tussen de gebieden valt op dat de vissen gevangen in de Eems-Dollard meestal ook voorkomen in de Waddenzee, maar soms in iets andere dichtheden. De Oosterschelde en de Westerschelde verschillen meer van de Waddenzee. In totaal staan er 83 soorten of jaarklassen vermeld, waarvan er 75 in de Waddenzee voorkomen, 66 in de Oosterschelde en in de Westerschelde en 51 in de Eems-Dollard. Deze aantallen kunnen niet direct met elkaar vergeleken worden omdat de vangstinspanning niet gelijk was in de gebieden. Om hiervoor te corrigeren zal in Hoofdstuk 4.12 een vergelijking gemaakt worden van de soortenrijkdom in de gebieden. De schol, de schor en de grondels worden het meest gevangen. Interessanter is misschien te kijken naar de vissoorten die maar in één van de vier gebieden gevangen worden. Deze soorten worden in Tabel 13 nogmaals genoemd samen met het totaal aantal gevangen vissen. Voor de Waddenzee zijn de unieke soorten de pos, de heek, de baars, de blankvoorn, de makreel. De zoetwatervissen zijn waarschijnlijk afkomstig uit het IJsselmeer of andere zoete wateren. Het gaat in deze gevallen om kleine aantallen, maar soms zijn er meer regelmatige vangsten. Voor de Oosterschelde zijn de unieke soorten vooral grondelsoorten, het zeepaardje, een rog en een zonnevis. De enige unieke vissoort voor de Westerschelde is de doornhaai. Voor de Eems-Dollard werden geen unieke vissoorten geregistreerd.

In Tabel 12 wordt ook duidelijk dat de grootte van het gebied een rol speelt. In principe is er een dubbel logaritmisch verband tussen het totaal aantal soorten en areaal van het studiegebied. In de grotere Waddenzee is de vangstinspanning ook groter geweest. Dit verklaart voor een gedeelte het groter aantal soorten dat waargenomen wordt in de

Waddenzee. Vooral bij de mariene dwaalgasten is dat duidelijk te zien, in de Waddenzee worden de meeste dwaalgasten waargenomen, zij het vaak in lage dichtheden.

Een vergelijking van de aantallen en de vangstfrequentie in Tabel 12 leert dat aantallen vis van een bepaalde vissoort soms relatief laag zijn, maar dat de vis wel regelmatig in kleine hoeveelheden wordt gevangen. Een paar voorbeelden: de puitaal komt in 45% van de vangsten voor, maar de dichtheden van de puitaal zijn over alle vangsten berekend altijd lager dan $2/1000\text{m}^2$. Hetzelfde geldt voor de tong, zeenaalden, steenbolk, bot, zeedonderpad, wijting, kabeljauw, vijfdradige meun, en het harnasmannetje. Al deze soorten komen veelvuldig voor, maar in relatief kleine aantallen. Het voorkomen en de verspreiding van vissoorten wordt daarom beter beschreven door de vangstfrequentie dan door het aantal gevangen vissen. In Tabel 14 is daarom de vangstfrequentie gebruikt om de verspreiding van de vissoorten in de drie brakke zones aan te geven, waarbij een onderscheid is gemaakt tussen meso-, poly- en euhaliene zone.

Aan de hand van de gegevens uit Tabel 12 kan ook een andere bepalende factor duidelijk gemaakt worden: de vangstefficiëntie. De makreel en de sprot zijn pelagische vissoorten en goede zwemmers. Ze komen in grotere aantallen voor dan de cijfers hier aangeven. Deze soorten worden slecht gevangen met de boomkor omdat ze het vistuig weten te ontwijken en omdat ze relatief weinig bij de bodem voorkomen. Andere pelagische soorten zijn onder andere de haring, de fint, de koornaarvis, ansjovis, harders, geep, driedoornige stekelbaars, blauwe wijting, smelt en spiering (zie Tabel 1). Het voorkomen en de dichtheden van deze vissen kan niet goed bestudeerd worden met de resultaten uit de DFS.

Tabel 14 geeft een overzicht van de najaarsvangsten in de vier gebieden, waarbij de verschillende brakke zones (meso-, poly- en euhaliene zone) afzonderlijk zijn onderscheiden. De gegevens zijn berekend uit de vangsten waarbij ook het zoutgehalte is genoteerd, alle vangsten zijn van vóór 1986. De verschillen tussen Tabel 14 en Tabel 12 worden dan ook verklaard door het verschil in data die als basis dienden voor de berekening. Onder aan Tabel 14 is het aantal trekken gegeven waarop de berekening gebaseerd is. Te zien valt dat het aantal vangsten in de mesohaliene zone, de zone met het laagste zoutgehalte, relatief laag is met respectievelijk 11 en 7 vangsten. Wat opvalt in deze Tabel is dat sommige als estuarien geclassificeerde vissen niet een heel duidelijke voorkeur lijken te hebben voor de minder brakke, zoetere wateren, zoals de zeedonderpad, het harnasmannetje, de zandspiering en de slakdolf. Een lichte voorkeur voor minder zout water is duidelijk voor de estuariene botervis en de puitaal. Er zijn geen vissoorten die alleen in de mesohaliene zone waargenomen zijn. Enkele soorten (geep, dwergtong, juveniele zeebaarzen, harders, koolvis, roggen en sardien) zijn alleen in de polyhaliene gebieden gevangen en niet in het euhaliene gedeelte. Maar zonder uitzondering gaat het hier om relatief

kleine vangsten. De voorkeur voor relatief zoetere gebieden wordt duidelijker als de percentages van de verschillende deelgebieden met elkaar vergeleken worden. Dan ziet men dat bijvoorbeeld de aal meer gevangen wordt in de meer zoetere gebieden. Dit geldt bijvoorbeeld ook voor de zeedonderpad, de bot en de puitaal.

Ook voor de mariene soorten zijn de verschillen niet groot. Enkele soorten, zoals de horsmakreel, de pietermannen en verrassenderwijze de estuariene zeedonderpad (>1 jaar), worden relatief vaker gevangen in zouter water, maar meestal worden de soorten met bijna een gelijke frequentie gevangen in de euhaliene en polyhaliene zone.

Als we de gegevens gebruiken uit Tabel 14, met referentie naar de verschillende guildes, kunnen we Figuur 12 construeren. De Figuur laat zien dat de gemiddelde vangstfrequentie van estuarien residente soorten licht afneemt van de meso- naar de polyhaliene zone. Voor de andere groepen zijn ook lichte verschuivingen te zien, maar de verschillen zijn klein.

4.5 Soortensamenstelling in het voorjaar

De gegevens over de soortensamenstelling van de vis in het voorjaar zijn gebaseerd op in totaal 514 trekken uit vier jaren van 1983-1986. De soortensamenstelling van de vangsten in de vier gebieden wordt gegeven in de Tabellen 15 en 16. Tabel 15 geeft een overzicht van de verdeling van de soorten over het totaal aantal gevangen vissen en een overzicht van de vangstfrequentie van de vissen. Een klein aantal soorten domineert de vangsten, vooral de schol, de tong en de garnalen. De verspreiding van de soorten is beter te zien in de vangstfrequentiegegevens. De vergelijking van het percentage vissen per soort en van het percentage vangsten waarbij de soort gevangen werd laat een zelfde soort beeld zien als in het najaar: veel vissoorten worden in kleine aantallen gevangen, maar worden wel heel regelmatig gevangen. In totaal 18 verschillende vissoorten worden in meer dan 10% van de vangsten geregistreerd. Omdat de vangstinspanning tussen voor- en najaar zo verschillend was is Tabel 15 moeilijk te vergelijken met Tabel 12.

Tabel 16 geeft een overzicht van de vangstfrequentie van de vissoorten in de vier verschillende gebieden verdeeld over de drie verschillende brakke zones. Deze tabel is berekend over de trekken waarvan het zoutgehalte bekend was, in totaal 250 trekken. De data laten voor sommige estuariene vissoorten een iets duidelijker voorkeur zien voor relatief zoetere condities, zoals voor de zeedonderpad, de aal en de puitaal. Het is in ieder geval niet zo dat, omdat de vangsten in het voorjaar zijn gedaan in wateren met een gemiddeld lager zoutgehalte (Figuur 8), de estuariene vissoorten ook een duidelijker voorkeur laten zien voor deze minder zoute gebieden. Als men de gegevens samenvat ziet men dat de verschillende vissoorten ook in het voorjaar nooit echt alleen in één bepaalde brakke zone te vinden zijn, maar voorkomen in

vangsten van verschillend zoutgehalte. Dit patroon wordt bevestigd door Figuur 13, waarin een lichte toename is te zien van de mariene dwaalgasten in de euhaliene zone, evenals voor de mariene juveniele migranten. De estuariene vissoorten hebben daarentegen een gemiddeld hogere vangstfrequentie in de mesohaliene zone.

4.6 Voorjaar-najaar verschil in vangsten

Tabel 17 geeft een vergelijking van de totale vangstsamenstelling van het voor- en najaar. Er ontbreekt een aantal vissoorten in het voorjaar die wel in het najaar gevangen is. Dit wordt gedeeltelijk veroorzaakt door de tien keer grotere visinspanning in het najaar. Toch vallen er een aantal andere interessante waarnemingen op. Ten eerste is dat een vissoort die alleen maar in het voorjaar is waargenomen, de zalm, hetgeen waarschijnlijk te verklaren is door de migratie van deze diadrome vis. Daarnaast is er een aantal vissoorten waarvan de 0-klasse minder gevangen wordt dan de oudere jaarklassen in het voorjaar: de kabeljauw en de wijting. Ook is te zien dat er een aantal vissoorten is dat wel gevangen wordt in het voorjaar, maar in minder grote aantallen: de vijfdradige meun, de schar, wijting, zeenaalden en de steenbolk. De afwezigheid van enkele vissoorten in het voorjaar, die in grote aantallen aanwezig waren in het najaar, is een ander aspect wat opvalt. Dit geldt voor de *Pomatoschistus* grondels die in 46% van de najaarsvangsten voorkwamen en de horsmakreel.

4.7 Trends in visdichtheden over de jaren

Behalve een specifieke habitatvoorkeur kunnen de dichtheden van de vis ook veranderen onder invloed van andere factoren. Het is goed mogelijk dat de gemiddelde dichtheid van een bepaalde vissoort kan toenemen terwijl het habitat niet verandert, bijvoorbeeld door een toename van de paaipopulatie in andere gebieden. Om dit te onderzoeken hebben we per gebied en per vissoort de gemiddelde dichtheden gecorreleerd aan het jaar. Een overzicht van deze correlatiecoëfficiënten wordt gegeven in Tabel 18. In deze Tabel is een aantal opmerkelijke significante toe- en afnamen te zien van verschillende vissoorten. Bij de estuariene residenten is geen duidelijk algemeen patroon te zien. De dichtheden van de slakdolf nemen in zowel de Oosterschelde als de Westerschelde significant af, maar de andere vissoorten laten of geen significante trends zien, of alleen in één van de vier gebieden. Voor de diadrome vissen zijn alleen significante positieve correlatiecoëfficiënten gevonden, voor de rivierprik en de 1+ spiering. De mariene dwaalgasten zijn vaak niet in alle vier de gebieden gevangen, de kleine pieterman neemt significant toe in zowel de Waddenzee als de Westerschelde. De tongschar laat een zelfde trend zien, maar dan juist voor de Oosterschelde en in de Eems-Dollard. Voor de mariene seizoensmigrant worden alleen voor de grauwe poon zwakke negatieve trends gevonden. De meeste significante correlaties worden gevonden onder de mariene juveniele migranten. De correlatiecoëfficiënten zijn voor deze vissen ook relatief groot. Wat bovendien

opvalt is dat als er een significante relatie gevonden wordt voor een bepaalde vis, bijvoorbeeld voor de schaar, in een bepaald gebied en deze relatie bijvoorbeeld negatief is, dat alle andere significante relaties voor dezelfde vis in andere gebieden of van andere leeftijdscategorieën dan ook negatief zijn. Dit geldt voor de haring (significante toename in alle gebieden), de zeebaars (significante toename), de smelt (significante toename) de schaar (significante afname in alle gebieden), de schol (significante afname), en de tong (significante afname). Een andere opvallende trend is de significante afname van de dichtheid van garnalen van zowel garnalen boven als onder de commerciële maat, in de Westerschelde en Oosterschelde. De correlatiecoëfficiënten tussen de dichtheden en de jaren zijn ook relatief hoog voor de garnaal. Ter illustratie van de significante trends, is in Figuur 14 en 15 het verloop van de dichtheden van de kleine garnalen en slakdolf gegeven.

4.8 Voedselbeschikbaarheid

Garnalen zijn een potentiële voedselbron voor bepaalde vissoorten zoals bot, wijting en andere bentische of demersale vissoorten die invertebraten eten. In een eerste verkennende analyse is daarom gekeken naar de correlatie tussen het aantal vissen in een trek en het aantal garnalen, onderverdeeld in kleine en grote garnalen. Verwacht mag worden dat vooral de invertebraten-etende vissen positief gecorreleerd zijn met de garnalendichtheden. Tabel 19 laat de correlatieresultaten zien. Inderdaad blijken de bentische vissen en vooral die soorten waarbij invertebraten onderdeel uitmaken van het dieet een positieve correlatie zien met het aantal garnalen. In sommige gevallen is de correlatie relatief hoog met een $r > 0.10$. Deze positieve correlatie zegt in principe niets over een causaal verband. Het kan natuurlijk zijn dat een positieve correlatie te maken heeft met een associatie tussen de soorten, beide soorten verkiezen hetzelfde habitat. Op basis van deze resultaten is er voor gekozen om de garnalendichtheden alleen mee te nemen in de analyse als voorspellende variabele bij die soorten die invertebraten eten en een bentische of demersale levenswijze hebben.

4.9 Het voorkomen van vissoorten in relatie tot abiotische factoren

Figuur 16 geeft een overzicht van de verdeling van het zoutgehaltes waaronder de verschillende vissoorten gevangen worden, met referentie naar de medianen en de kwartielen. De patronen komen overeen met de gegevens uit Tabel 14 en 16. Soorten die in relatief zoeter water meer gevangen worden zijn de aal, zeebaars, snotolf, haring en spiering. Soorten die in juist de meer zoutere vangsten voorkomen zijn de tarbot, blauwe wijting, koornaarvis, en horsmakreel. Ook in deze grafieken is goed te zien dat de intervallen relatief groot zijn en dat er weinig vissoorten zijn die een kleine niche bezetten wat betreft het zoutgehalte alleen onder een klein interval van bepaalde zoutgehaltes voorkomen. Omdat het zoutgehalte gemiddeld iets lager lag in het voorjaar, zien we dat de onderste grenzen ook lager uitvallen in het voorjaar in

vergelijking met het najaar, maar de verschillen tussen de minima en de maxima blijven groot. Een paar kleine verschillen vallen op, zoals de hogere frequentie aan vangsten van de stekelbaars en de Gobiidae in relatief minder zout water.

4.10 Correlaties tussen abiotische factoren en dichtheden vis

In de Excel-file vartab.xls (als bijlage aanwezig op diskette) worden de verschillen variantietabellen gepresenteerd voor Model 1 en Model 2. Daarbij zijn de vissoorten onderverdeeld naar vissoorten die wel en vissoorten die geen garnalen in hun dieet hebben. De dichtheden garnalen zijn alleen meegenomen als verklarende factor voor bentische en demersale vissen met invertebraten in hun dieet. Een synthese van de resultaten wordt gegeven in Tabel 20-24, waarin de significante correlaties worden uitgelicht, samen met het percentage verklaarde variantie per factor (n.b. het verschil in de soorten/categorieën die voor model 1 en 2 gebruikt worden wordt verklaard doordat er soms niet genoeg data waren om de modelberekening uit te voeren). De belangrijkste conclusies die uit deze resultaten getrokken kunnen worden, kunnen samengevat worden in de volgende punten:

Voor Model 1 (met zoutgehalte, gegevens van 1970-1986):

- Het Model 1 is voor de meeste vissoorten significant, dat wil zeggen dat de factoren de visdichtheden beter voorspellen dan een random model.
- Alle modelfactoren kunnen tot een maximum van 55.3% de verschillen in dichtheden verklaren, maar meestal ligt dit percentage onder de 40% (Figuur 17). Het gemiddelde percentage dat verklaard wordt door Model 1 is 31% (Tabel 24)
- De twee nominale factoren JAAR en AREA zijn veruit de belangrijkste factoren in het Model. Van de door het Model verklaarde variantie, wordt altijd meer dan 2/3 verklaard door deze twee factoren samen (Figuur 18), alle andere 13 variabelen zijn maar verantwoordelijke voor het resterende 1/3 deel van de verklaarde variantie.
- In sommige gevallen zijn deze andere factoren (LONG, DEPTH, STEMP, SSAL, TIJ, NAP, PSTROOM, GARNTJE, GARNAAL en de kwadratische termen) significant gecorreleerd met de dichtheden vis per vissoort, maar zij verklaren elk afzonderlijk nooit meer dan 2% van de waargenomen variantie. Dat wil zeggen dat ze als verklarende termen weinig bruikbaar zullen zijn voor voorspellingen, omdat hun invloed te niet wordt gedaan door de factoren JAAR en AREA en door random processen (meegenomen in de ERROR-term). Binnen hetzelfde jaar en gebied (bijvoorbeeld rond de Afsluitdijk) zal de invloed van deze andere factoren echter toenemen.
- De multicollineariteit is belangrijk, maar is meestal ondergeschikt aan de invloed van JAAR en AREA. Het is wel belangrijker dan de andere variabelen in het model.

Voor Model 2 (met korrelgrootte en afstand tot mosselbanken, data van 1994-1999):

- De bovenstaande conclusies kunnen ook worden getrokken voor Model 2,
- Het Model is significant, maar het percentage verklaarde variantie ligt altijd onder de 50%, gemiddeld genomen ligt het percentage op 28%
- JAAR en AREA zijn ook hier de belangrijkste factoren in het model
- Andere factoren dragen slechts bij tot maximaal 2% (met twee uitschieters daarboven)
- Multicolineariteit is belangrijk in het model

Het is nu mogelijk om aan de hand van deze resultaten te kijken welke factoren significant gecorreleerd zijn per vissoort. Daarbij zou vooral gekeken kunnen worden naar de levenswijze van de vis, het guildetype en de voedselkeuze. Als voorbeeld kan de zeedonderpad dienen (Tabel 20-21), een estuariene vissoort die een bentische levenswijze heeft en van invertebraten en andere vissen leeft. Als we naar de 1+ categorie kijken, zien we dat JAAR en AREA een significant effect hebben op de dichtheden. Verder nemen de aantallen significant toe bij een toename van de lengtegraad (LONG), bij een toename van het aantal uren na LW (TIJ) en bij een stijging van de dichtheden van kleine garnalen (GARNTJE). Er is verder een negatief verband tussen de aantallen zeedonderpad en de watertemperatuur van het oppervlak. Het percentage verklaarde variantie van JAAR is 6.7, de andere factoren dragen minder dan 2% bij aan de totaal verklaarde variantie. Gebruikmakend van deze resultaten kunnen we stellen dat een verandering van de temperatuur een effect zal hebben op de dichtheden van 1+ zeedonderpad. Maar dit effect zal ondergeschikt zijn aan het effect van de jaarklassterkte. Ook blijft er voor deze vissoort nog steeds 64% van de totale variantie over die niet verklaard kan worden, wat wil zeggen dat de random variatie van de dichtheden vele malen groter is dan het effect van de verandering van de temperatuur.

Als we voor de zeedonderpad het percentage verklaarde variantie van de modeltermen JAAR en AREA buiten beschouwing laten blijft er $(100 - 8.3 - 6.7 - 1.1 =)$ 83.9% van de totale variantie over. Daarmee stijgt het relatieve effect van de andere modeltermen. Een goed overzicht van de toename van dit effect van de andere modeltermen, bij het buiten beschouwing laten van het JAAR en AREA effect, kan verkregen worden door Figuur 17 beter te bestuderen. Door het "wegdenken" van de onderste drie kolomfragmenten (JAAR, AREA en interactie) kan een indruk verkregen worden van de toename van de relatieve invloed van de andere factoren zoals het zoutgehalte etc. In sommige gevallen (zoals voor de schaar, de kabeljauw en de rode poon) stijgt de relatieve invloed van de andere modeltermen met 20-30%.

De bentische vissoorten springen er niet echt uit in Tabel 20 en 21 (zie het overzicht in Tabel 22-23). STEMP en DEPTH lijken relatief iets belangrijker te zijn voor deze groep vissen, maar

het percentage verklaarde variantie is ook hier in alle gevallen relatief laag. Het percentage verklaarde variantie door het zoutgehalte (SSAL) is voor deze groep ook niet hoger dan voor de andere vissoorten.

Een andere mogelijkheid om de GLM-resultaten te interpreteren is door een synthese te maken van de significante modeltermen, waarbij de soorten worden samengenomen al naar gelang hun overeenkomst in voedselkeuze of verticale stratificatie. Verwacht kan worden dat voor bijvoorbeeld benthische vissoorten relatief meer significante correlaties worden gevonden voor de modeltermen KORREL of MOSSEL, en dat DEPTH, NAP en SECC belangrijke factoren zijn voor pelagische vissen. Ook kan het dieet van belang zijn. Vissoorten die alléén invertebraten in hun dieet opnemen zouden een groot aantal significante correlaties moeten hebben met GARNAAL en GARNTJE. In Tabel 22 en 23 is het aantal significante correlaties gedeeld door het totaal aantal vergelijkingen en op die manier het percentage van significante correlaties uitgerekend voor vissoorten onderverdeeld naar verticale stratificatie en voedselkeuze. Als we eerst naar de resultaten van Model 1 kijken zien we nogmaals het belang van JAAR, AREA en de interactie van deze termen. Verder hebben LONG, DEPTH en GARNAAL een relatief groot aantal significante modeltermen. Vissen die alleen invertebraten in hun dieet hebben, hebben een relatief groot aantal significante correlaties voor STEMP, TIJ, PSTROOM en de garnalendichtheden, en voor de kwadratische factoren DEPTH2 en PSTROOM2. Als we naar de onderverdeling op basis van de verticale stratificatie kijken zien we inderdaad dat pelagische vissen relatief weinig door habitatfactoren worden beïnvloed, maar dat DEPTH wel belangrijk is. Benthische vissoorten hebben daarentegen wel een relatief groot aantal significante modeltermen. Een ander aspect wat opvalt is dat het zoutgehalte (SSAL) slechts voor een klein aantal significante modeltermen verantwoordelijk is, zeker als in aanmerking wordt genomen dat op basis van het groot aantal vergelijkingen wat in deze analyse gemaakt kan worden, 5% van de vergelijkingen toevalligerwijs significant kan zijn, zonder dat ze daadwerkelijk van invloed zijn. Een juiste manier zou zijn om een Bonferroni-correctie uit te voeren waarin het niveau van significantie wordt verminderd van 5% naar $5/(\text{totaal aantal vergelijkingen})$.

De resultaten van Model 2 (Tabel 23) laten soortgelijke verschillen zien. SECC en DEPTH blijken hier belangrijk, naast JAAR en AREA. Wat hier opvalt is dat een voedselkeuze van alleen vertebraten niet een veel hoger aantal significante correlaties met habitatfactoren tot gevolg heeft. De verticale stratificatie laat verrassenderwijze wel een hoog aantal significante correlaties zien voor pelagische vissen, terwijl hier de benthische vissen er niet echt uitspringen.

In Figuur 19 en 20 en Tabel 25 is een overzicht gegeven van de correlatie tussen de visdichtheid per trek en het zoutgehalte, waarbij alle vissoorten zijn samengenomen. Er is geen significant verband tussen het aantal vis/1000 m² en het zoutgehalte, maar wel een zwakke

significante negatieve correlatie tussen de totale biomassa vis en het zoutgehalte. De NAP-diepte is positief gecorreleerd met het aantal gevangen vissen per 1000m². Belangrijker in deze bivariate vergelijking lijkt de Longitude (LONG) te zijn en DEPTH, SECC, STEMP, NAP, KORREL en PSTROOM. Het zijn LONG, DEPTH, SECC en NAP die correlatiecoëfficiënten hebben groter dan 0.10. Door al deze variabelen mee te nemen in een GLM, gebruikmakend van Model 1 en Model 2, zijn de resultaten verkregen zoals geïllustreerd in Tabel 26. Het blijkt dat de voornaamste verklarende factor ook hier JAAR en AREA zijn en er een ondergeschikt belang is van de variabele die hierboven zijn beschreven. Er is kennelijk een grote onderlinge correlatie tussen de variabelen, waarbij JAAR en AREA de beste verklarende nominale factoren blijken te zijn. De dichtheid wordt het beste verklaard door Model 1, met een totaal percentage verklaarde variantie van 47%.

4.11 Voorbeelden van enkele vissoorten

In dit hoofdstuk worden kort de resultaten beschreven van de analyse van de meest voorkomende vissoorten en de estuariene vissoorten.

De vissoorten met de hoogste dichtheden zijn de 0-groep schar en schol. Beide platvissoorten gebruiken de estuariene gebieden als kinderkamer en de dichtheden van de juvenielen zijn dan ook een factor groter dan de dichtheden van de oudere vissen samen. De beide 0-groepen domineren de najaarsvangsten met respectievelijk 21 en 23% van de het totaal aantal gevangen vissen. Ze hebben beide een bentische levenswijze, maar de schar prefereert iets meer zanderig substraat dan de schol. De schar wordt in minimaal 67% van alle vangsten gemeld, voor de schol is dat percentage 81. Zowel de vangstfrequentie als de dichtheden zijn voor de Waddenzee en de Eems-Dollard hoger dan in de Oosterschelde en Westerschelde. De dichtheden in de Westerschelde zijn voor beide groepen relatief laag. Model 1 voorspelt voor beide vissoorten goed de dichtheden, voor de schol is dat zelfs 55.3% van de waargenomen variantie en daarmee de visgroep met de beste modelfit. Het JAAR effect is groter voor de schar, terwijl voor de schol de multicollineariteit uitzonderlijk groot is. Beide groepen hebben een positieve correlatie met de garnalendichtheden, voor de schar zijn dat garnalen onder de commerciële maat, voor de schol juist de garnalen boven deze maat. De dichtheden 0-groep schol zijn bovendien positief gecorreleerd met het zoutgehalte. De invloed van deze modeltermen is echter klein met een $\text{Eta}^2 < 2\%$. Enkele kwadratische factoren zijn ook significant, maar deze zijn, omdat hun lineaire variant niet significant is, minder van belang. Model 2 laat ook een goede fit zien, maar de schol onderscheidt zich hier omdat deze groep enkele significante modeltermen heeft met habitatfactoren zoals LONG (significant minder vis bij een kleinere breedtegraad), DEPTH (toename dichtheden in dieper water), TFASE (toename van de dichtheden in de uren na HW) en SECC (afname in helder water).

Bij de estuariene residente vissoorten en leeftijdscategorieën zijn het eigenlijk alleen de grondels die een significante bijdrage leveren aan de totale aantallen. Wat vooral bij deze groep opvalt is dat de vangstfrequenties zo hoog zijn, maar de aantallen laag. Gemiddeld genomen maakt deze groep 32% uit van het totaal, maar deze bijdrage is vooral kleiner in de Oosterschelde. De Westerschelde onderscheidt zich omdat daar de dichtheden relatief hoog zijn met 32.82 vis/1000m² ten opzichte van een totale visdichtheid van 52.60 vis/1000m². De grondels laten een significante afname zien bij een toename van het zoutgehalte, grotere dichtheden worden aangetroffen in zoeter water. De andere vissoorten laten geen significante af- of toename zien in relatie tot het zoutgehalte. Grondels hebben ook een significante afname in water bij sterke stroomsnelheden. De temperatuur lijkt belangrijk voor deze estuariene vissoorten met een aantal significante afnamen van dichtheden bij een toename van de temperatuur (botervis, puitaal, zeedonderpad). De diepte heeft voor de 0-groep bot een negatief effect op de dichtheden, de aantallen nemen dus toe in ondieper water. De garnalendichtheden hebben een positief effect op de dichtheden van de meeste estuariene vissoorten. Model 2 laat voor veel estuariene vissoorten een toename zien in dieper water. De getijdedefase heeft een positief effect op de dichtheden met hogere aantallen in vangsten die later na HW zijn gedaan. Naarmate het doorzicht toeneemt nemen de aantallen van sommige estuariene vissoorten af (putaal, zeenaald, bot). De botervis is de enigste vissoort die geassocieerd lijkt te zijn met mosselbeddenbanken omdat de dichtheden toenemen in vangsten die dicht bij mosselbanken zijn gedaan. De bot en de putaal zijn de enigste vissoorten met een significante correlatie met de korrelgrootte, in beide gevallen nemen de dichtheden toe op fijner sediment.

4.12 De relatie tussen soortenrijkdom en het zoutgehalte

De gemiddelde soortenrijkdom per vangst (Shannon-Wiener H') is niet gelijk in de vier gebieden ($F_{3,5186}=62.351$, $p<0.001$). In een *multiple comparison test* (Scheffé-test, met $p=0.05$) blijkt de gemiddelde soortenrijkdom iets hoger in de Waddenzee en het Eems-Dollard estuarium (H' respectievelijk 1.86 ± 0.62 s.d. en 1.91 ± 0.61 , onderling zijn deze twee niet verschillend), iets lager in de Oosterschelde ($H'=1.76\pm 0.59$) en het laagst in de Westerschelde ($H'=1.57\pm 0.64$). Als de gebieden samen worden genomen en dezelfde test nogmaals wordt gedaan om te kijken of de drie brakke zones onderling verschillen in hun soortenrijkdom, blijkt een Anova dit te bevestigen ($F_{2,1429}=5.944$, $p<0.005$), maar de verschillen zijn zo klein dat een *multiple comparison test* geen verschillen tussen de drie zones kan vinden.

Het zoutgehalte fluctueerde in het najaar tussen de 14-34‰. Er moet gecorrigeerd worden voor de vangstinspanning (de totale vangstgrootte) door de Shannon-Wiener index voor soortendiversiteit uit te rekenen. In Tabel 25 valt te zien dat andere abiotische factoren in

sommige gevallen wel gecorreleerd zijn met de soortendiversiteit, maar dat de Pearson correlatiecoëfficiënten in alle gevallen klein zijn, beneden de 0.10.

Een andere methode om te kijken naar het effect van het zoutgehalte op de soortendiversiteit is door het maken van zogenaamde *species-effort* curves, waarbij de cumulatieve vangsten worden uitgezet tegen het totaal aantal gevangen soorten. Deze curves kunnen gemaakt worden voor de verschillende brakke zones: meso-, poly- en euhaliene zone en voor de vier verschillende gebieden (Figuur 21 en 22). De cumulatieve soortenrijkdom van de vier gebieden verschilt licht. Door de grotere vangstinspanning in de Waddenzee loopt deze curve meer door. Opvallend is dat de Waddenzee-curve nog behoorlijk toeneemt aan het eind, wat veroorzaakt wordt door een aantal nieuwe soorten die pas de laatste jaren in de Waddenzee zijn geregistreerd (Tabel 12). De Eems-Dollard curve eindigt het laagst, en heeft daarmee het kleinst aantal vissoorten van de vier gebieden.

Voor de toename van de soortenrijkdom met de visinspanning in de drie brakke zones, zijn de vier verschillende gebieden samen genomen (Figuur 21). De mesohaliene zone is minder goed bemonsterd en de curve eindigt daarom eerder. De andere twee brakke zones hebben een betere bemonstering waarbij de curve van de polyhaliene zone iets boven die van de euhaliene zone loopt. De curven van de polyhaliene en euhaliene zone kruisen elkaar drie keer, waardoor het duidelijk wordt dat er over het verdere loop van de mesohaliene curve niet veel te zeggen valt. De relatie tussen het zoutgehalte en de soortendiversiteit wordt nog beter geïllustreerd door Figuur 23. In deze figuur is geen positieve trend zichtbaar van een toenemende soortendiversiteit bij een toename van het zoutgehalte zoals dat door andere studies wel is aangetoond (zie Introductie). Dat kan te maken doordat er verschillende estuaria in de analyse worden samengenomen en het zou kunnen zijn dat deze positieve correlatie wel aanwezig is als de estuaria of de verschillende kombergingsgebieden apart worden geanalyseerd. De resultaten van deze vergelijkingen zijn te vinden in Tabel 27. Geen van de correlatietesten laat een positief significant verband zien, maar tot onze verrassing zijn alle correlatiecoëfficiënten negatief en zijn er drie significante negatieve correlatieresultaten, voor twee kombergingsgebieden in de Waddenzee en voor de Oosterschelde. Deze drie negatieve correlaties (Figuur 24) laten een langzame trend zien waarbij de soortenrijkdom afneemt in de zoutere delen van het estuarium.

In de bivariate correlatieanalyse (Tabel 25) blijkt de soortenrijkdom significant met een aantal andere habitatvariabelen, maar de correlatiecoëfficiënten zijn kleiner dan 0.10. H' is, niet significant, negatief gecorreleerd met het zoutgehalte. Gebruikmakend van GLM Model 1 en Model 2 zijn dezelfde zwakke correlaties gevonden (Tabel 28) met ook hier een relatief grote invloed van JAAR en AREA.

5. Discussie

5.1 Soorten: verspreiding en dichtheden

In Tabel 12 en Tabel 15 wordt een beschrijving gegeven van het voorkomen van de verschillende vissoorten in de estuariene gebieden. In het voorjaar (data uit 4 jaar) worden de vangsten gedomineerd door jonge schol en tong. De meeste analyses in dit rapport zijn echter gebaseerd op de najaarsvangsten, omdat deze over een veel groter aantal jaren beschikbaar waren (31 jaar). In deze najaarsvangsten zijn het vooral de grondels en de jonge schar en schol die het grootste gedeelte van de vangst uitmaken, de dichtheden van deze drie categorieën samen zijn in totaal precies 2/3 van de totale dichtheid. Als alle typische estuariene residente vissen samengenomen worden, maken deze 32% van de totale dichtheid van gevangen vissen uit. De aanwezigheid van diadrome, mariene dwaalgasten, seizoensmigranten en zoetwatervissen is relatief klein, het grootste gedeelte van de gevangen vissen behoort tot de categorie van mariene juveniele seizoensmigranten met een totaal van 68% van het totaal. Deze gegevens onderstrepen het belang van deze estuaria als kinderkamer voor bepaalde mariene vissoorten. Bepaalde vissoorten komen relatief vaker voor in één van de vier studiegebieden. Zo zijn de aantallen bot, zeedonderpad, schar, schol, tong, spiering en garnalen hoger in de Waddenzee en de Eems-Dollard in vergelijking met Oosterschelde en Westerschelde. De totale dichtheden van vis zijn in de Waddenzee en het Eems-Dollard estuarium ook meer dan twee keer zo hoog als in de Schelde-estuarium. Omgekeerd zijn de grondels weer iets talrijker in de Westerschelde en komt de steenbolk in grotere dichtheden voor in de Oosterschelde. Verhoudingsgewijs wordt de Westerschelde veel meer door estuariene residente vissoorten gekenmerkt dan de andere estuariene gebieden, met 58% van het totaal van de vissen behorende tot deze categorie. De Waddenzee, de Oosterschelde en het Eems-Dollard estuarium hebben percentages van respectievelijk 28%, 33% en 29%. De Waddenzee wordt gekenmerkt door een relatief grotere invloed van de Noordzee, wat het grote percentage mariene dwaalgasten verklaart. De absolute dichtheden van vissen in de Westerschelde zijn met 52.6 vis/1000m² lager dan in de Waddenzee (141.05 vis/1000m²). Hamerlynck *et al.* (1993) suggereerden dat de lage dichtheden van estuariene vissen, zoals de puitaai, in de Westerschelde te maken kunnen hebben met de grotere vervuiling in deze zeearm. De hoge concentratie aan kwik in de Westerschelde zou de overleving van de juvenielen negatief beïnvloeden. Toch spreken de hier gepresenteerde resultaten deze conclusie enigszins tegen, omdat de relatieve dichtheden van estuariene vissen groot zijn in de Westerschelde. Maes *et al.* (1998) toonden aan dat de lage zuurstofconcentraties in sommige maanden een belangrijke invloed lijken te hebben op de visdichtheden in de Westerschelde (zie ook voor de Elbe: Thiel *et al.* 1995).

Het is algemeen bekend dat met de gebruikte vismethode niet alle vissoorten even goed bemonsterd worden. De dichtheden van niet-bentische vissoorten en grote, snelzwemmende vissen zullen relatief onderschat zijn. Voor een discussie over de efficiency van het gebruikte vistuig verwijzen we naar Kuiper (1975), Ruth en Berghahn 1989, Kerstan (1991), Hostens en Hamerlynck (1994) en Hartgers *et al.* (1996).

Voor een deel zijn de verschillen in dichtheden van verschillende vissoorten te verklaren door de beschikbaarheid van geschikt habitat, maar ook speelt kennelijk de factor gebied (AREA) een rol, zonder dat dat weerspiegeld wordt door één van de omgevingsvariabelen (zie het vervolg van de Discussie). Bovendien spelen er ook andere factoren een rol die de populatiegrootte en daarmee de dichtheden kunnen beïnvloeden en die niet zijn meegenomen in de analyse. De fint wordt bijvoorbeeld meer gevonden in de Eems-Dollard en de Waddenzee, waarschijnlijk omdat een redelijk grote populatie van deze diadrome vis in de Duitse en Deense kustwateren voorkomt. De geografische verspreiding van vissen is belangrijk, omdat verschillende gebieden worden samengenomen in de analyse (Daan *et al.* 1990, Rogers *et al.* 1998). Enkele soorten uit de warmere zuidelijker Lusiteaanse fauna, zoals het zeepaardje (Jiming 1982), worden daarom wel aangetroffen in de Wester- en Oosterschelde maar niet in de Waddenzee. Maar over het algemeen zijn er geen grote verrassingen in de soortenlijst en komt de soortensamenstelling van de visfauna overeen met de gegevens van andere estuaria of eerdere studies (Dankers *et al.* 1978, Hovenkamp en van der Veer 1993, Knijn *et al.* 1993, Elliott en Dewailly 1995, Jager 1998). Ook komt de verspreiding van de vissoorten over de verschillende brakke zones overeen met de bestaande kennis. Het voorkomen van bijvoorbeeld de zeebaars in relatief zoet water is ook in andere studies aangetoond (Aráujo *et al.* 1999). De tabellen kunnen ook gebruikt worden om de associatie tussen de soorten te bestuderen. Deze associatie is in sommige gevallen uit te leggen als een gelijke keuze van het habitat. In andere gevallen zien we een overeenkomst omdat predatoren voorkomen in habitats met een goede beschikbaarheid van hun prooidieren, bijvoorbeeld garnalen. Dit verklaart mogelijk ook de gelijksoortige voorkeur van de kleine pieterman en de *Pomatoschistus*-grondels, hun favoriete prooi (Hamerlynck *et al.* 1993).

5.2 Correlaties tussen dichtheden en habitatfactoren

Het is uit de analyse duidelijk geworden dat een groot gedeelte van de variatie in dichtheden niet verklaard kan worden door de modelfactoren die zijn meegenomen. In veel gevallen ligt het percentage onverklaarde variantie boven de 60-80%. Uit de GLM-analyses blijken JAAR en AREA veruit de belangrijkste verklarende variabelen te zijn. In sommige gevallen verklaren ze meer dan 10% van de waargenomen variantie in dichtheden van de vis en samen zijn ze verantwoordelijk voor het grootste gedeelte (2/3) van de verklaarde variantie van de beide modellen. De interactie tussen JAAR en AREA is ook belangrijk (Figuur 17 en 18), er is kennelijk

sprake van lokale sterke jaarklassen en het verschil in jaarklasse treedt niet altijd overal even sterk op maar verschilt per gebied. De variantietabellen beschrijven de invloed van de verschillende factoren voor de bestudeerde vissoorten. Het meest opvallende is wel de zeer lage voorspelbare waarde van de andere biotische en abiotische factoren, terwijl er in sommige gevallen wel een sterke relatie verwacht kon worden. Bepaalde vissoorten hebben volgens andere bronnen een duidelijke voorkeur voor een bepaald substraat. De analyse laat echter zien dat de korrelgrootte in sommige gevallen misschien wel significant gecorreleerd was met de dichtheden, maar dat het percentage verklaarde variantie altijd kleiner dan 2% was. Andere factoren waren niet significant gecorreleerd. Er werd bijvoorbeeld geen significante correlatie gevonden tussen het doorzicht (SECC) en de dichtheden aan garnalen. Ook waren sommige platvissoorten niet gecorreleerd met de korrelgrootte of met een van hun belangrijkste prooidieren, de garnaal. De zeedonderpad, die voorkeur heeft voor mosselbanken wordt niet significant meer gevangen dicht bij mosselbanken. Er kan eigenlijk maar één conclusie getrokken worden uit deze resultaten: visdichtheden verschillen sterk van jaar tot jaar en van gebied tot gebied, een verschil in jaarklasse en een gebiedsinvloed zijn daarbij van belang, maar de andere variabelen zijn daaraan ondergeschikt en hebben soms een aantoonbare, maar altijd een klein effect op de visdichtheden. Toch dient daarbij opgemerkt te worden dat dit kleine effect van deze variabelen wel van belang kan zijn. Als men in een bepaald jaar nabij de Afsluitdijk wekelijks een aantal vangsten zou doen in de verschillende brakke zones, zal men verschillen in de vangsten kunnen zien van bijvoorbeeld het harnasmannetje. In een dergelijke setting vallen de invloeden van JAAR en AREA weg, omdat ze constant zijn, een verschil in jaarklasse (JAAR) is niet meer relevant en ook is het gedeelte van de variantie dat door AREA verklaard wordt niet meer van belang. Op een dergelijk lokaal niveau zal de invloed van de habitatfactoren toenemen en zichtbaar worden door een verschil in vangsten. De factoren die in de variantietabellen als significant worden aangemerkt zullen een groter effect hebben op dit lokale niveau. Een visser op het Wad maakt gebruik van deze invloeden door zijn visgebied zo te kiezen dat hij zijn vangsten maximaliseert. Het zijn deze lokale effecten onder invloed van wisselende jaarklassterkte, die wel degelijk tot een merkbaar verschil in visdichtheden kunnen leiden. Een indruk van de toename van het effect van de andere modeltermen, bij het buiten beschouwing laten van het JAAR en AREA effect kan verkregen worden door de totale variantie te verminderen met het percentage verklaarde variantie van JAAR, AREA en de interactie van deze twee. In Figuur 17 is dit grafisch zichtbaar. Het elimineren van het JAAR en AREA effect leidt tot een verhoging van de invloed van de andere modeltermen met soms 20-30%. Ook neemt in dit geval natuurlijk het effect van de multicollineariteit en het error-effect toe. Omdat bijna alle modeltermen een percentage verklaarde variantie hebben kleiner dan 2% zal hun invloed bij een dergelijke stijging van 1/4 maar minimaal toenemen en altijd onder de 3% blijven.

De resultaten staan in contrast met de resultaten van andere studies, die zowel op het soortsniveau als op de structuur van de visgemeenschap grotere effecten hebben gevonden van abiotische factoren (Henderson 1989, Hamerlynck *et al.* 1993, Maes *et al.* 1998, Marshall en Elliott 1998). In deze studies komen vooral het zoutgehalte, de temperatuur en de troebelheid naar voren als de belangrijkste structurerende factoren. Gedeeltelijk kan dat misschien verklaard worden door een verschil in analysemethode. Een analyse waarbij geen rekening wordt gehouden met een verschil in jaarklasse kan soms een hoge correlatie laten zien tussen visdichtheden en habitatvariabelen, terwijl deze verschillen misschien beter verklaard hadden kunnen worden door een nominale variabele zoals jaarklasse of gebied. Ook uit onze analyses blijkt dat in een één-op-één vergelijking van habitatfactoren met de dichtheden aan vis er soms wel hoge correlatiecoëfficiënten worden gevonden (zie bijvoorbeeld Tabel 25, waarin verscheidene abiotische factoren r-waarden hebben >0.10), maar als alle variabelen samen worden meegenomen in een GLM, blijkt dat de verschillen in vangsten beter door JAAR en AREA verklaard worden dan door habitatfactoren. Wel dient rekening gehouden met de collineariteit tussen de verklarende factoren. Door JAAR en AREA mee te nemen in het Model kunnen bepaalde effecten verborgen blijven. Als voorbeeld kan de temperatuur dienen. In de analyse is een toename geconstateerd van de temperatuur van het oppervlaktewater over de studieperiode. Sommige vissoorten lieten een significante relatie zien van hun dichtheden met de temperatuur. De grootte van het effect van temperatuur is waarschijnlijk onderschat omdat de modellen ook rekening houden met een verschil van JAAR en AREA. Verschillen in dichtheden die door de temperatuur verklaard hadden kunnen worden kunnen ook door een verschil in JAAR en AREA verklaard worden. Deze analyse was niet in staat de collineariteit van JAAR, AREA en temperatuur apart te kwantificeren.

Omdat het totaal percentage verklaarde variantie relatief laag is van de modellen en omdat in het model de invloed van de nominale factoren jaar en gebied relatief groot is, is de voorspellende waarde van het model relatief klein. Verschillen in habitatfactoren zijn daarmee ondergeschikt aan andere factoren, zoals een verschil in jaarklasse. Het maken van habitat- of ecotoopkaarten (zie b.v. de Jong *et al.* 1998) zal voor de vissen in de Nederlandse estuaria dus niet leiden tot een betere voorspelling betreffende de verspreiding van estuariene vissoorten.

Hartgers *et al.* (1996) gebruikten een gedeelte van dezelfde RIVO-dataset voor een multivariate analyse van de visgemeenschap. Deze classificatie was niet erg succesvol, omdat zij slechts een zeer klein gedeelte van de totale variantie kon verklaren met de ordinatiemethode. Ook de Jong *et al.* (1998) konden geen grote verschillen ontdekken in de soortensamenstelling van de vangsten. Beide studies concludeerden dan ook dat estuariene vissen onder verschillende omstandigheden gevangen kunnen worden en een tolerantie hebben voor fluctuaties van de omgevingsvariabelen. In een tweedimensionale grafiek, die de resultaten illustreerde van een

Principal Component Analysis uitgevoerd door Hartgers *et al.* (1996), werd slechts 20% van de waargenomen variantie verklaard door de twee assen. Deze afwezigheid van een goede fit wijten zij gedeeltelijk aan het meenemen van de nul-waarnemingen in de analyse. De grote hoeveelheid nulvangsten zou inderdaad tot een vergroting van het percentage onverklaarde variantie kunnen leiden. Daarom is in Tabel 29 een overzicht gegeven van de GLM-resultaten van het harnasmannetje waarbij alle nulvangsten buiten de analyse zijn gehouden. Een vergelijking van deze resultaten met de resultaten van het GLM waarin de nulvangsten wel zijn meegenomen is te maken door Tabel 29 met Tabel 8 en 9 te vergelijken. In de Model 1-analyse, waarbij de nulvangsten niet zijn meegenomen, stijgt het percentage verklaarde variantie van 35% naar 48%. Maar er is geen groot verschil tussen de significantie van de modeltermen, behalve dat in de resultaten van de analyse die is uitgevoerd mét de nulvangsten een groter aantal modeltermen significant is. Aan de hand van deze resultaten blijkt dat, zoals verwacht, het percentage totaal verklaarde variantie wel vergroot wordt door het niet meenemen van de nulvangsten, maar dat de modelresultaten niet wezenlijk verschillen van de analyse met nulvangsten. Daarbij dient te worden opgemerkt dat het meenemen van de nulvangsten in de analyse op theoretische gronden beter is.

Het is belangrijk op te merken dat in de analyse maar een beperkt aantal omgevingsfactoren kon worden meegenomen. Gegevens betreffende de voedselbeschikbaarheid (anders dan garnalen) of het zuurstofgehalte waren bijvoorbeeld niet beschikbaar. Ook kan de vraag gesteld worden of de data wel op de juiste manier verzameld zijn. Zo is de temperatuur, het zoutgehalte en de getijdefase gemeten of geschat aan het oppervlak en kan de waarde van deze variabelen aan de bodem verschillen. Verder is gebruik gemaakt van extrapolaties (getijde, sedimentsamenstelling, stroomsnelheden) die misschien niet altijd een juiste beschrijving geven van de omstandigheden ter plekke. Er blijkt dus ruimte voor verbetering van de analyse.

De modellen laten zien dat een verschil in jaarklassterkte een belangrijke oorzaak is van de geconstateerde verschillen in visdichtheden. Het laat zien dat de grootte van de jaarklasse van jaar tot jaar sterk varieert. Dit is in eerste instantie te verklaren door een verschil in het reproductieve succes van de vis, zoals dat voor platvissen al eerder is aangetoond (van Beek *et al.* 1989). Maar er zijn ook andere factoren die hieraan zouden kunnen bijdragen en die niet zijn meegenomen in de analyse. Daarbij valt te denken aan een hoge vismortaliteit die van jaar tot jaar kan verschillen, of andere omgevingsfactoren die van jaar tot jaar anders zijn. Er kunnen fysische en biologische veranderingen in een estuarium plaatsvinden die hun effect kunnen hebben op de visstand (zie b.v. Vroon *et al.* 1997 en van Berchum en Wattel 1997 voor een studie van respectievelijk de Westerschelde en Oosterschelde). Ook zou gedacht kunnen worden aan een verschil in voedselbeschikbaarheid. Bij het GLM wordt voor een verschil in

jaarklassterkte gecorrigeerd. Daardoor kunnen bepaalde patronen verborgen blijven, bijvoorbeeld een toename van de visdichtheden over de jaren. In Tabel 18 is te zien dat bepaalde soorten een significante toe- of afname laten zien in de tijd. Deze veranderingen van de populatiegrootte van de vis kunnen doorzetten, onafhankelijk van de verandering van de omgevingsfactoren. Figuur 14 en 15 illustreren de afname van de slakdolf en de garnalen over de jaren in de verschillende gebieden. Deze afname van garnalen verdient extra de aandacht omdat garnalen weer een belangrijke voedselbron zijn voor bepaalde vissoorten. De correlatiecoëfficiënten (Tabel 18) van de visdichtheden over de jaren zijn bovendien vaak hoog ($r > 0.30$). Samen met de resultaten van het GLM, kan daarom geconcludeerd worden dat jaarinvloeden de grootste invloed op de visdichtheden hebben.

In Model 1 en 2 is een aantal factoren meegenomen die misschien niet direct visdichtheden beïnvloeden, maar indirect wel van belang kunnen zijn. Het is aannemelijk dat de beschikbaarheid van voedsel een rol speelt in de habitatkeuze van vis. Voor bentische vissen, die leven van epifauna of infauna, is dit waarschijnlijk gekoppeld aan de sedimentsamenstelling. De mediane korrelgrootte kan daarom gerelateerd zijn aan visdichtheden omdat het indirect de bodemfauna bepaalt. Het is daarom te verwachten dat benthos-etende vissoorten meer afhankelijk zijn van de substraatsamenstelling dan visetende vissen of pelagische vissen. Tabel 20 en 21 laten echter zien dat deze hypothese niet bevestigd kan worden. Zelfs dichtheden van pelagische vissen blijken significant gecorreleerd met de korrelgrootte, en voor deze groep vissen is dat niet minder vaak dan voor bentische vissen. Waarschijnlijk speelt hierbij een andere achterliggende factor een rol, zoals de correlatie tussen korrelgrootte en de afstand tot het zeegat.

5.3 Bruikbaarheid van de resultaten

Hoe bruikbaar is de DFS dataset voor het voorspellen van de veranderingen in de Waddenzee in het kader van het [ES]2-project? Het zoutgehalte in de najaarsvangsten varieert van 15-34‰. De mesohaliene zone is relatief slecht bemonsterd in de DFS en de oligohaliene zone is afwezig. Bovendien is het zoutgehalte bepaald aan het oppervlak. Waterlagen aan de bodem hebben naar alle waarschijnlijkheid een hoger zoutgehalte door de stratificatie van de verschillende waterstromen. Een verschil van 5‰ tussen het oppervlak en de bodem is op enige kilometers van de spuipunten heel gewoon (de Vlas, pers. comm. 2001). Een ander probleem is dat de DFS niet random over de estuariene gebieden plaatsvindt. Figuur 3 laat zien dat de ondiepe platen minder frequent bemonsterd zijn. Deze ondiepere platen kunnen een groot deel uitmaken van de brakke zone rondom de Afsluitdijk. Het gebruik van de gevonden correlaties voor de nieuwe brakke zone wordt daardoor bemoeilijkt, ten eerste omdat het zoutgehalte in deze zone waarschijnlijk gemiddeld lager zal liggen dan in het water waarin de DFS heeft plaatsgevonden en ten tweede, omdat de zone voor een relatief groot gedeelte uit

droogvallende platen zal bestaan. Bij de interpretatie van de gegevens dient er daarom rekening mee gehouden te worden dat er geen voorspellingen gedaan kunnen worden over visdichtheden in brakke wateren met een zoutgehalte kleiner dan 15‰. Een sterke correlatie tussen bijvoorbeeld het zoutgehalte en de visdichtheden geldt alleen voor de zoutgehaltes waaronder de vangsten zijn verricht. Het extrapoleren van deze correlatie is niet goed mogelijk, vooral omdat de relatie waarschijnlijk beter door een optimum curve wordt beschreven dan door een rechte lijn. Dit maakt het voorspellen van visdichtheden in brakke wateren met een zoutgehalte onder de 15‰ onmogelijk. Het is heel goed mogelijk dat de vissamenstelling in brakke wateren onder de 15‰ (zie bijvoorbeeld Thiel *et al.* 1995, Maes *et al.* 1998, Araújo *et al.* 1998, 1999) anders is dan in de hier beschreven resultaten. Deze studie is vooral gericht op de invloed van het zoutgehalte op de dichtheden van vis in estuariene gebieden in Nederland. Deze vraag is van belang om de mogelijke consequenties in te schatten voor een verlaging van het zoutgehalte in de Waddenzee als gevolg van een toename van de spuicapaciteit in de Afsluitdijk.

Het zoutgehalte is slechts één van de vele variabelen die de visdichtheden bepalen. Bovendien wordt de invloed van het zoutgehalte vaak beschouwd als indirect, een verandering in het zoutgehalte gaat vaak samen met een verandering van de sedimentsamenstelling of een verandering in de voedselbeschikbaarheid. Alleen het verlagen van het zoutgehalte hoeft geen consequenties te hebben voor de andere habitatvariabelen, de sedimentsamenstelling kan bijvoorbeeld gelijk blijven bij een verlaging van het zoutgehalte. Het zijn juist deze onderliggende factoren die van invloed zijn op de verandering van de dichtheden. Dat maakt het voorspellen van het effect van de verlaging van het zoutgehalte extra moeilijk.

5.4 Effect op de soortendiversiteit

Er is geen significant positieve correlatie gevonden tussen het zoutgehalte en de soortenrijkdom van de vis, iets wat in andere studies wel is gevonden. Wat meespeelt in de hier gebruikte dataset is dat er weinig vangsten waren uit het mesohaliene gedeelte en geen één uit het oligohaliene gedeelte. Het is vooral in deze oligohaliene zone waar normaliter de grootste daling in soortenrijkdom wordt geregistreerd. Zelfs de Westerschelde, het estuarium met de grootste zoutgradiënt, liet geen significante correlatie zien. De stroomopwaartse afname in soorten wordt waarschijnlijk veroorzaakt door een toename van de temporele variatie van het zoutgehalte, wat de relatief zoetere delen van het estuarium ongeschikt maakt voor vestiging van estuariene soorten (Wolff 1983). De relatie is in eerste instantie voor macrofauna gevonden en later ook aangetoond voor de visfauna. Een dergelijke relatie is ook aangetoond voor vis in de Westerschelde (Maes *et al.* 1989) en andere Europese estuaria (zie Introductie). Doordat vissen mobieler zijn dan macrofauna en lange excursies kunnen maken buiten geschikt habitat is het ook te verwachten dat de correlatie zwakker zou zijn voor vissoorten. Een ander aspect

wat meespeelt bij de bestudering van de soortendiversiteit is de habitatheterogeniteit. Een grotere verscheidenheid aan verschillende habitats in een gebied zal het aantal habitatspecifieke soorten doen toenemen. Helaas zijn er in onze dataset geen gegevens opgenomen met betrekking tot habitatdiversiteit. De drie significante negatieve correlaties tussen het zoutgehalte en de soortendiversiteit voor drie verschillende kombergingsgebieden zijn verrassend en tegengesteld aan de verwachting. De correlaties zijn voor alle drie de vergelijkingen niet erg sterk, maar wat wel opvalt is dat voor alle kombergingsgebieden apart de correlatiecoëfficiënten ook negatief zijn. De interpretatie van deze negatieve correlatiecoëfficiënten is niet makkelijk. De drie significante vergelijkingen hebben betrekking op zoutgehaltes boven de 26‰. Het gaat hier kennelijk om relatief zout water. We vermoeden dat de negatieve correlaties te maken hebben met een afname van de habitatheterogeniteit in dieper (en daarmee zouter) water.

6. Aanbevelingen

De volgende aanbevelingen zijn op basis van de hier gepresenteerde resultaten geformuleerd:

- Het blijkt haast onmogelijk om de invloed van één variabele te onderzoeken in een veldsituatie waarbij legio andere factoren ook van belang zijn. Er zullen gecontroleerde vangsten moeten worden gedaan in het kader van een proefopzet die is ontworpen om een specifieke vraagstelling te beantwoorden.
- Voor dergelijke studies verdient het bovendien aanbeveling om meer habitatfactoren ter plekke te bemonsteren. Ook zou dan bijvoorbeeld de afgelegde weg, de temperatuur, het zoutgehalte en andere variabelen op de boomkor gemeten kunnen worden in plaats van op de boot, of in plaats van een berekening achteraf door middel van extrapolatie uit andere datasets.
- Het verdient aanbeveling om de dataset aan te vullen met vangsten uit de oligohaliene en mesohaliene zone om de relatie tussen het zoutgehalte en de visdichtheden beter te kunnen onderzoeken.
- Indien mogelijk zou de habitatheterogeniteit op en rondom de locaties gekwantificeerd moeten worden en zou deze variabele meegenomen moeten worden in de analyse.

7. Referenties

- Allen, R.L. en D.M. Baltz, 1997. Distribution and microhabitat use by flatfishes in a Louisiana estuary. *Environmental Biology of Fishes*, 50: 85-103.
- Araújo, F.G., R.G. Bailey en W.P. Williams, 1998. Seasonal and between year variations of fish populations in the middle Thames estuary: 1980-1989. *Fisheries Management and Ecology* 5(1): 1-21.
- Araújo, F.G., R.G. Bailey en W.P. Williams, 1999. Spatial and temporal variations in fish populations in the upper Thames estuary. *Journal of Fish Biology*, 55: 836-853.
- Arnold, G.P. en J.D. Metcalfe, 1995. Seasonal migrations of plaice (*Pleuronectes platessa*) through the Dover Strait. *Marine Biology*, 127: 151-160.
- Beek, F.A. van, A.D. Rijnsdorp en R. de Clerck, 1988. Monitoring juvenile stocks of flatfish in the Wadden Sea and the coastal areas of the southeastern North Sea. *Helgoländer Meeresuntersuchungen* 43(3-4): 461-477.
- Berchum, A.M. van en G. Wattel, 1997. De Oosterschelde van estuarium naar zeearm. Bekkenrapportage 1991-1996. Rapport RIKZ-97.034. 95 pp.
- Bernàt, N., B. Köpcke, S. Yassier, R. Thiel en K. Wolfstein, 1994. Tidal variation in bacteria, phytoplankton, zooplankton, mysids, fish and suspended particulate matter in the turbidity zone of the Elbe estuary; interrelationships and causes. *Netherlands Journal of Aquatic Ecology*, 28(3-4): 467-476.
- Blaber, S. J. M. 1997. Fish and fisheries of tropical estuaries. Chapman & Hall, London.
- Burke, J.S., J.M. Miller en D.E. Hoss, 1991. Immigration and settlement pattern of *Paralichthys dentatus* and *P. lethostigma* in an estuarine nursery ground, North Carolina, U.S.A. *Netherlands Journal of Sea Research*, 27(3/4): 393-405.
- Cardona, L. 2000. Effects of salinity on the habitat selection and growth performance of Mediterranean grey mullet *Mugil cephalus* (Osteichthys, Mugilidae). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 50: 727-737.
- Cattrijsse, A., E.S. Makwaia, H.R. Dankwa, O. Hamerlynck en M.A. Hemminga, 1994. Nekton communities of an intertidal creek of a European estuarine brackish marsh. *Marine Ecology Progress Series*, 109: 195-208.
- Christensen, J.D., M.E. Monaco en T.A. Lowery, 1997. An index to asses the sensitivity of Gulf of Mexico species to changes in estuarine salinity regimes. *Gulf Research Reports*, 9(4): 219-229.
- Cyrus, D.P. en S.J.M. Blaber, 1992. Turbidity and salinity in a tropical northern Australian estuary and their influence on fish distribution. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 35: 545-563.
- Daan, N., P.J. Bromley, J.R.G. Hislop en N.A. Nielsen, 1990. Ecology of North Sea fish. *Netherlands Journal of Sea Research*, 26(2-4): 343-386.

- Dankers, N., W.J. Wolff en J.J. Zijlstra (eds.), 1978. Fishes and fisheries of the Wadden Sea. Final report of the section 'Fishes and fisheries' of the Wadden Sea Working Group. Stichting Veth tot Steun aan Waddenonderzoek, Leiden. 157 pp.
- Elliot, M. en F. Dewailly, 1995. The structure and components of European estuarine fish assemblages. *Netherlands Journal of Aquatic Ecology*, 29(3-4): 397-417.
- Gibson, R.N., 1994. Impact of habitat quality and quantity on the recruitment of juvenile flatfishes. *Netherlands Journal of Sea Research*. 32(2): 191-206.
- Gibson, R.N., 1997. Behaviour and the distribution of flatfishes. *Journal of Sea Research*, 37: 241-256.
- Haefner J.W. (1996) Modelling biological systems; principles and applications. Chapman & Hall, London, 473 pp.
- Hamerlynck, O., K. Hostens, R. v. Arellano, J. Mees en P.A. van Damme, 1993. The mobile epibenthic fauna of soft bottoms in the Dutch Delta (South-West Netherlands): Spatial structure. *Netherlands Journal of Aquatic Ecology*, 27(2-4): 343-358.
- Harris, S.A. en D.P. Cyrus, 2000. Comparison of larval fish assemblages in three large estuarine systems, KwaZulu-Natal, South Africa. *Marine Biology*, 137: 527-541.
- Hartgers, E.M., P.D. de Jonge en A.D. Rijnsdorp, 1996. Spatial distribution of the North Sea fish assemblages with special reference to the coastal and estuarine waters of the Netherlands. Part 2. In: BEON, Habitatkartering en beschrijving van Nederlandse kustwateren. BEON rapport nr. 96-5.
- Henderson, P.A., 1989. On the structure of the inshore fish community of England and Wales. *Journal of the Biological Association U.K.*, 69: 145-163.
- Hostens, K. en O. Hamerlynck, 1994. The mobile epifauna of the soft bottoms in the subtidal Oosterschelde estuary: structure, function and impact of the storm-surge barrier. *Hydrobiologia*, 282/283: 479-496.
- Hovenkamp, F. en H.W. van der Veer, 1993. De visfauna van de Nederlandse estuaria: een vergelijkend onderzoek. NIOZ-rapport 1993-13. 121 pp.
- Jager, Z., 1998. Vissen in troebel water: de betekenis van het Eems-Dollard estuarium voor de visfauna. In: K. Essink en P. Esselink (eds.), Het Eems-Dollard estuarium: interacties tussen menselijke beïnvloeding en natuurlijke dynamiek. Rapport RIKZ-98.020: 128-143.
- Jager, Z., H.L. Kleef en P. Tydeman, 1993. The distribution of 0-group flatfish in relation to abiotic factors on the tidal flats in the brackish Dollard (Ems Estuary, Wadden Sea). *Journal of Fish Biology*, 43(Suppl. A): 31-43.
- Jiming, Y., 1982. The dominant fish fauna in the North Sea and its determination. *Journal of Fish Biology*, 20: 635-643.
- Jong, D.J. de, N. Dankers en R.J. Leewis, 1998. Naar ecologische kaarten van de Waddenzee. BEON rapport nr. 98-13. 24 pp+bijl.

- Jong, P.D. de, H.W. van der Veen en J.I.J. Witte, 1998. Associations between fish species of the Dutch coast and estuaries. Benthos-epibenthos interactions in the Dutch Wadden Sea. BEON rapport nr. 98-16. 18 pp.
- Kerstan, M., 1991. The importance of rivers as nursery grounds for 0- and 1-group flounder (*Platichthys flesus* L.) in comparison to the Wadden Sea. Netherlands Journal of Sea Research, 27(3/4): 353-366.
- Knijn, R.J., T.W. Boon, H.J.L. Heessen en J.R.G. Hislop, 1993. Atlas of North Sea Fishes. Based on bottom-trawl survey data for the years 1985-1987. ICES Cooperative Research Report no. 194. 268 pp.
- Kuiper, B. R. 1977. On the ecology of juvenile plaice on a tidal flat in the Wadden Sea. Netherlands Journal of Sea Research 11(1): 56-91.
- Maes, J., P.A. van Damme, A. Taillieu en F. Ollevier, 1998. Fish communities along an oxygen-poor salinity gradient (Zeeschelde Estuary, Belgium). Journal of Fish Biology, 52: 524-546.
- Marshall, S. en M. Elliott, 1998. Environmental influences on fish assemblage of the Humber Estuary, U.K.. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 46: 175-184.
- Mees, J., A. Dewicke en O. Hamerlynck, 1993. Seasonal composition and spatial distribution of hyperbenthic communities along estuarine gradients in the Westerschelde. Netherlands Journal of Aquatic Ecology, 27(2-4): 359-376.
- Nijssen, H. en S.J. de Groot, 1987. De vissen van Nederland. KNNV, Utrecht. 223 pp.
- Peterson, M.S. en S.T. Ross, 1991. Dynamics of littoral fishes and decapods along a coastal river-estuarine gradient. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 33: 467-483.
- Rakocinski, C.F., D.M. Baltz en J.W. Fleeger, 1992. Correspondence between environmental gradients and the community structure of marsh-edge fishes in a Louisiana estuary. Marine Ecology Progress Series, 80: 135-148.
- Rogers, S.I., A.D. Rijnsdorp, U. Damm en W. Vanhee, 1998. Demersal fish populations in the coastal waters of the U.K. and continental NW Europe from beam trawl survey data collected from 1990 to 1995. Journal of Sea Research, 39: 79-102.
- Ruiz, G.M., A.H. Hines en M.H. Posey, 1993. Shallow water as a refuge habitat for fish and crustaceans in non-vegetated estuaries: An example from Chesapeake Bay. Marine Ecology Progress Series, 99: 1-16.
- Ruth, M. en R. Berghahn, 1988. Biological monitoring of fish and crustaceans in the Wadden Sea – potential and problems. Helgoländer Meeresuntersuchungen 43(3-4): 479-487.
- Szedlmayer, S.T. en K.W. Able, 1996. Patterns of seasonal availability and habitat use by fishes and decapod crustaceans in a southern New Jersey estuary. Estuaries, 19(3): 697-709.
- Thiel, R. en I.C. Potter, 2001. The ichthyofaunal composition of the Elbe Estuary: an analysis in space and time. Marine Biology, 138: 603-616.

- Thiel, R., A. Sepúlveda, R. Kafemann en W. Nellen, 1995. Environmental factors as forces structuring the fish community of the Elbe estuary. *Journal of Fish Biology*, 46: 47-69.
- Veen, J.F. de, 1978. On selective tidal transport in the migration of North Sea plaice (*Pleuronectes platessa*) and other flatfish species. *Netherlands Journal of Sea Research*, 12(2): 115-147.
- Veer, H.W. van der en A.D. Rijnsdorp, 1995. Habitat characteristics of the fish fauna of the Dutch coastal zone. Deel 2. In: G. Wintermans, N. Dankers, H. van der Veer, A.D. Rijnsdorp, P.I. van Leeuwen en B. Vingerhoed, *Habitatkaracteristieken van de Nederlandse kustzone*. BEON rapport nr. 95-12. 16 pp.
- Vroon, J., C. Storm en J. Coosen, 1997. Westerschelde, stram of struis? Eindrapport van het Project Oostwest, een studie naar de beïnvloeding van fysische en verwante biologische patronen in een estuarium. Rapport RIKZ-97.023. 106 pp.
- Wagner, C.M., 1999. Expression of the estuarine species minimum in littoral fish assemblages of the lower Chesapeake Bay tributaries. *Estuaries*, 22(2A): 304-312.
- Walker, P., J. Wanink, J. de Vlas en A.P. Oost, 2000. Verkenning van een natuurlijker zoet-zout overgang rond de Afsluitdijk - Definitiestudie Brakwaterzone. Rijkswaterstaat, Rijksinstituut voor Kust en Zee. RIKZ Rapport 2000.037.
- Walsh, H.J., D. S. Peters en D.P. Cyrus, 1999. Habitat utilization by small flatfishes in a North Carolina estuary. *Estuaries*, 22(3B): 803-813.
- Welleman, H.C. en W. Dekker, 2001. Variatie in visvangsten in de Westerschelde en overige kustwateren tijdens de Demersal Fish Surveys. RIVO Rapport nr. C007/01. 114 pp.
- Welleman, H.C., 1999. Vangstgegevens van vis, garnaal en schelpdieren in het Nederlandse kustwater. RIVO-DLO rapport nr. C017/99. 13 pp+bijl.
- Welleman, H.C., F. Brocken en I. de Boois, 2000. Eindrapportage. Vergelijking dichtheden, groei en mortaliteit Westerschelde-Noordzee. Deelproject 2 uit studie "Kinderkamerfunctie Westerschelde". RIVO rapport nr. C008/00. 32 pp+bijl.
- Whitfield, A.K., 1996. A review of factors influencing fish utilization of South African estuaries. *Transactions of the Royal Society of South Africa*, 51: 115-137.
- Wolff, W.J., 1983. Estuarine benthos. In: Ketchum, B.H. (eds.). *Ecosystems of the world*. Vol. 26, Estuaries and enclosed seas. Elsevier, Amsterdam, p. 151-182.
- Ysebaert, T., P. Meire, J. Coosen en K. Essink, 1998. Zonation of intertidal macrobenthos in the estuaries of Schelde and Ems. *Aquatic Ecology*, 32: 53-71.

Tabel 1. Karakteristieken van de verschillende vissoorten waaronder namen, onderverdeling qua levenswijze en migratiepatroon, verticale stratificatie, bodemtype, voedselkeuze en plek waar de eieren worden afgezet.

Nederlandse naam	Wetenschappelijke naam	Gilde-type	stratificatie	Sedimenttype	Voedseltype	Type eieren
Aal	ANGUILLA ANGUILLA	diadromous	benthic	soft	polych. invert. J fish	eggs pelagic
Ansjovis	ENGRAULIS ENCRASICOLUS	marine seasonal migrant	pelagic	.	polych.	eggs pelagic
Baars	PERCA FLUVIATILIS	freshwater	pelagic			
Blankvoorn	RUTILUS RUTILUS	freshwater	pelagic			
Bot	PLATICHTHYS FLESUS	estuarine resident	benthic	soft	invert. fish	eggs pelagic
Botervis	PHOLIS GUNNELLUS	estuarine resident	benthic	mixed vegetation	invert.	eggs guarded
Brakwatergrondel	POMATOSCHISTUS MICROPS	estuarine resident	benthic	sandy	invert. fish	eggs on bottom
Dikkopje	POMATOSCHISTUS MINUTUS	estuarine resident	benthic	sandy	invert. fish	eggs on bottom
Doornhaai	SQUALUS ACANTHIAS	marine adventitious	benthic	soft	invert. fish	ovoviviparous
Driedoornige stekelbaars	GASTEROSTEUS ACULEATUS	diadromous	pelagic	.	invert. fish	eggs guarded
Driedradige meun	GAIDROPSARUS VULGARIS	marine adventitious	benthic	rough	invert. fish	eggs pelagic
Dwergbolk	TRISOPTERUS MINUTUS	marine adventitious	demersal	rough	invert. fish	eggs on bottom
Dwergtong	BUGLOSSIDIUM LUTEUM	marine adventitious	benthic	sandy	invert.	eggs pelagic
Fint	ALOSA FALLAX	diadromous	pelagic	.	polych. fish	eggs on bottom
Garnaal	CRANGON CRANGON	shrimp	benthic	.	.	.
Geep	BELONE BELONE	marine seasonal migrant	pelagic	.	invert. fish	eggs on vegetation
Gewone pitvis	CALLIONYMUS LYRA	marine adventitious	benthic	soft	invert.	eggs pelagic
Glasgrondel	APHIA MINUTA	estuarine resident	pelagic	.	polych.	eggs protected
Gauwe poon	EUTRIGLA GURNARDUS	marine seasonal migrant	benthic	sandy	invert. fish	eggs pelagic
Griet	SCOPHTHALMUS RHOMBUS	marine juvenile migrant	benthic	soft	invert. fish	eggs pelagic
Grondel spp.	GOBIUS	estuarine resident	benthic			
grondels	POMATOSCHISTUS	estuarine resident	benthic	sandy	invert. fish	eggs on bottom
Grote pieterman	ECHIICHTHYS DRACO	marine adventitious	benthic	soft	invert. fish	eggs pelagic
Grote zeenaald	SYNGNATHUS ACUS	estuarine resident	benthic	mixed	invert. fish	eggs protected
Harders	MUGILIDAE	marine adventitious	pelagic	.	.	eggs pelagic
Haring	CLUPEA HARENGUS	marine juvenile migrant	pelagic	.	invert. fish	eggs on bottom
Harnasmannetje	AGONUS CATAPHRACTUS	estuarine resident	benthic	soft	invert.	eggs on vegetation
Heek	MERLUCCIIUS MERLUCCIIUS	marine adventitious	demersal	mixed	fish	eggs pelagic
Hondstong	GLYPTOCEPHALUS CYNOGLOSSUS	marine adventitious	benthic			
Horsmakreel	TRACHURUS TRACHURUS	marine adventitious	demersal	sandy	invert. fish	eggs pelagic
Kabeljauw	GADUS MORHUA	marine juvenile migrant	demersal	soft	invert. fish	eggs pelagic
Kleine pieterman	ECHIICHTHYS VIPERA	marine adventitious	benthic	soft	invert. fish	eggs pelagic

Kleine zeenaald	SYNGNATHUS ROSTELLATUS	estuarine resident	benthic	sandy vegetation	invert.	eggs protected
Koolvis	POLLACHIUS VIRENS	marine adventitious	demersal	rough	invert. fish	eggs pelagic
Koornaarvis	ATHERINA PRESBYTER	marine juvenile migrant	pelagic	.	invert. fish	eggs on vegetation
Makreel	SCOMBER SCOMBRUS	marine adventitious	pelagic	.	invert. fish	eggs pelagic
Mul	MULLUS SURMULETUS	marine adventitious	benthic	rough	invert.	eggs pelagic
Pijlstaartrog	DASYATIS PASTINACA	marine seasonal migrant	benthic	soft	invert. fish	ovoviviparous
Pollak	POLLACHIUS POLLACHIUS	marine juvenile migrant	demersal	rough	fish	eggs pelagic
Pos	GYMNOCEPHALUS CERNUUS	freshwater	benthic			
Puitaal	ZOARCES VIVIPARUS	estuarine resident	benthic	mixed vegetation	invert.	viviparous
Rivierprik	LAMPETRA FLUVIATILIS	diadromous	benthic	soft	fish	eggs protected
Rode poon	TRIGLA LUCERNA	marine juvenile migrant	demersal	soft	invert. fish	eggs on bottom
Rog spp.	RAJA	marine adventitious	benthic			
Sardien/peiser	SARDINA PILCHARDUS	marine seasonal migrant	pelagic	.	polych. invert.	eggs pelagic
Schar	LIMANDA LIMANDA	marine juvenile migrant	benthic	sandy	invert. fish	eggs on bottom
Schol	PLEURONECTES PLATESSA	marine juvenile migrant	benthic	soft	invert. fish	eggs pelagic
Schurftvis	ARNOGLOSSUS LATERNA	marine adventitious	benthic	soft	invert. fish	eggs on bottom
Slakdolf	LIPARIS LIPARIS	estuarine resident	benthic	mixed	invert. fish	eggs on vegetation
Smelt	HYPEROPLUS LANCEOLATUS	marine juvenile migrant	pelagic	sandy	invert. fish	eggs on bottom
Snoekbaars	STIZOSTEDION LUCIOPERCA	freshwater	pelagic			
Snotolf	CYCLOPTERUS LUMPUS	marine seasonal migrant	benthic	rough vegetation	invert. fish	eggs guarded
Spiering	OSMERUS EPERLANUS	diadromous	pelagic	.	invert. fish	eggs on bottom
Sprot	SPRATTUS SPRATTUS	marine seasonal migrant	pelagic	.	polych.	eggs pelagic
Steenbolk	TRISOPTERUS LUSCUS	marine juvenile migrant	demersal	mixed	invert. fish	eggs on bottom
Stekelrog	RAJA CLAVATA	marine adventitious	benthic	sandy	invert.	eggs protected
Tarbot	SCOPHTHALMUS MAXIMUS	marine juvenile migrant	benthic	soft	fish	eggs pelagic
Tong	SOLEA SOLEA	marine juvenile migrant	benthic	soft	invert.	eggs pelagic
Tongschar	MICROSTOMUS KITT	marine adventitious	benthic	rough	invert.	eggs pelagic
Vierdradige meun	RHINONEMUS CIMBRIUS	marine adventitious	benthic	soft	invert.	eggs pelagic
Vijfdradige meun	CILIATA MUSTELA	marine seasonal migrant	benthic	mixed indifferent	fish	eggs pelagic
Wijting	MERLANGIUS MERLANGUS	marine juvenile migrant	demersal	soft	invert. fish	eggs on bottom
Zalm	SALMO SALAR	diadromous	pelagic	.	invert. J fish	eggs protected
Zandspieringen	AMMODYTIDAE	estuarine resident	benthic	sandy	polych.	eggs on bottom
Zeebaars	DICENTRARCHUS LABRAX	marine juvenile migrant	demersal	mixed indifferent	invert. fish	eggs pelagic
Zeedonderpad	MYOXOCEPHALUS SCORPIUS	estuarine resident	benthic	soft vegetation	invert. fish	eggs guarded
Zeenaalden	SYNGNATHIDAE	estuarine resident	benthic	mixed sandy vegetation	invert.	eggs protected
Zeepaardje	HIPPOCAMPUS	marine adventitious	demersal			

Zeeprk	PETROMYZON MARINUS	diadromous	benthic	soft	fish	eggs protected
Zonnevis	ZEUS FABER	marine adventitious	pelagic	rough vegetation	invert. fish	eggs pelagic
Zwarte grondel	GOBIUS NIGER	estuarine resident	benthic	soft vegetation	invert. J fish	eggs on bottom

Tabel 2. Overzicht van het aantal trekken per gebied per maand, waarbij de jaren zijn samengenomen.

	Voorjaar			Najaar			Totaal
	Waddenzee	Ooster-schelde	Wester-schelde	Waddenzee	Ooster-schelde	Wester-schelde	
Voorjaar							
April	206	109	33				348
Mei	101		70				171
Najaar							
Augustus						25	25
September				1772	688	504	2964
Oktober				1542	279	387	2208
November				7			7
Totaal	307	109	103	3321	967	916	5723

Tabel 3. Aantal trekken tijdens de najaarssurvey per gebied opgesplitst over de verschillende onderzoekingsvaartuigen van LNV.

Schip Jaar	Schollevaar		Stern		Totaal
	Oosterschelde	Westerschelde	Waddenzee	Eems-Dollard	
1970	31	26	85	20	162
1971	29	30	78	21	158
1972	29	28	72	20	149
1973	30	31	73	22	156
1974	32	31	82	21	166
1975	29	26	86	21	162
1976	30	26	86	21	163
1977	27	27	88	21	163
1978	29	28	87	21	165
1979	28	28	77	19	152
1980	27	29	87	21	164
1981	28	27	86	21	162
1982	28	27	86	21	162
1983	27	27	85	21	160
1984	27	27	85	21	160
1985	26	27	84	20	157
1986	26	27	86	21	160
1987	30	28	85	23	166
1988	23	27	77	22	149
1989	38	29	78	23	168
1990	33	29	77	23	162
1991	30	31	86	24	171
1992	36	28	73	28	165
1993	24	27	83	28	162
1994	31	33	78	25	167
1995	34	33	88	26	181
1996	43	33	96	27	199
1997	43	34	90	27	194
1998	42	34	97	26	199
1999	35	35	93	22	185
2000	42	43	104	26	215
Totaal	967	916	2618	703	5204

Tabel 4. Aantal trekken tijdens de voorjaarssurvey per gebied, opgesplitst over de verschillende onderzoekingsvaartuigen van LNV

Schip Jaar	Schollevaar		Stern		Totaal
	Oosterschelde	Westerschelde	Waddenzee	Eems-Dollard	
1983	28	27	87	21	163
1984	29	27	80	21	157
1985	25	22	77	21	145
1986	27	27			54
Totaal	109	103	244	63	519

Tabel 5. Vissoorten die zijn gebruikt in GLM Model 1 en 2, en opgesplitst in twee verschillende leeftijdscategorieën met de daarbij behorende cohortgrens (uit Welleman *et al.* 2000).

Wetenschappelijke naam	Nederlandse naam	Cohortgrens
AGONUS CATAPHRACTUS	Harnasmannetje	
ALOSA FALLAX	Fint	
AMMODYTIDAE	Zandspieringen	
ANGUILLA ANGUILLA	Aal	
ATHERINA PRESBYTER	Koornaarvis	
CALLIONYMUS LYRA	Gewone pitvis	11 cm
CILIATA MUSTELA	Vijfdradige meun	
CLUPEA HARENGUS	Haring	13 cm
CRANGON CRANGON	garnaal	54 mm
DICENTRARCHUS LABRAX	Zeebaars	
ECHIICHTHYS VIPERA	Kleine pieterman	
EUTRIGLA GURNARDUS	Grauwe poon	
GADUS MORHUA	Kabeljauw	24 cm
GOBIIDAE	Grondels	
HYPEROPLUS LANCEOLATUS	Smelt	
LIMANDA LIMANDA	Schar	10 cm
LIPARIS LIPARIS	Slakdolf	
MERLANGIUS MERLANGUS	Wijting	22 cm
MICROSTOMUS KITT	Tongschar	
MYOXOCEPHALUS SCORPIUS	Zeedonderpad	11 cm
OSMERUS EPERLANUS	Spiering	10 cm
PHOLIS GUNNELLUS	Botervis	
PLATICHTHYS FLESUS	Bot	14 cm
PLEURONECTES PLATESSA	Schol	13 cm
SCOPHTHALMUS MAXIMUS	Tarbot	
SCOPHTHALMUS RHOMBUS	Griet	
SOLEA SOLEA	Tong	14 cm
SPRATTUS SPRATTUS	Sprot	14 cm
SYNGNATHIDAE	Zeenaalden	
TRACHURUS TRACHURUS	Horsmakreel	13 cm
TRIGLA LUCERNA	Rode poon	
TRISOPTERUS LUSCUS	Steenbolk	22 cm
TRISOPTERUS MINUTUS	Dwergbolk	
ZOARCES VIVIPARUS	Puitaal	

Tabel 6. Overzicht van de beschikbare meetstations met referentie naar locatie en jaren waarover gemeten is voor de berekening van de getijdefase (data afkomstig uit de Donar database)

Plaats	Code	Coördinaten		beginjaar	eindjaar
Bath	110	73080	379550	1960	1999
Hansweert	120	59050	384960	1960	1999
Terneuzen	130	45780	373060	1960	1999
Vlissingen	140	30480	385220	1960	1999
Westkapelle	160	19870	394300	1960	1999
BergenopZoomnoord	250	77000	386000	1966	1986
Wemeldinge	270	58590	393570	1960	1988
Stavenisse	300	59300	401630	1960	1999
Zierikzee	310	51000	406000	1960	1986
Burghsluis	340	42000	410000	1960	1986
DenHelder	600	111850	553230	1960	1999
OudeSchild	700	118980	561460	1960	1999
Vlielandhaven	710	135280	590000	1960	1999
West-Terschelling	720	143870	597420	1960	1999
Nes	730	179810	604920	1963	1999
Holwerd	750	187550	601850	1969	1998
Harlingen	760	156480	576550	1960	1999
Kornwerderzandbuiten	770	151610	564780	1960	1999
DenOeverbuiten	780	132030	549440	1960	1999
Lauwersoog	800	208850	602790	1970	1999
Schiermonnikoog	805	209170	609500	1966	1999
Eemshaven	930	250750	607900	1979	1999
Delfzijl	970	258000	594430	1960	1999

Tabel 7. Overzicht van de beschikbare gegevens over de jaren. Het aantal beschikbare records is weergegeven per omgevingsvariabele verdeeld over de jaren en over de vier studiegebieden. Het totaal aantal beschikbare trekken in het databestand staat vermeld onder de kolom Trek. De Tabel laat onder andere zien dat als zowel het zoutgehalte en de afstand tot mosselbanken beide tegelijkertijd in een statistische analyse worden betrokken dat geen bruikbare records zou opleveren. De grote vierkanten in de tabel geven het gedeelte van de dataset waarmee Model 1 en Model 2 gebruik van hebben gemaakt.

Model:	2	2	2	2	2	12	12	12	12	12	12	12	1	
Jaar	Trek	SECC	TFAS	Mossel	Subst	Korrel	Tij	Nap	DEPTH	STEMP	Long	Stroom	Pstroom	SSAL
1970	162	0	0	0	0	118	162	142	162	145	162	158	158	141
1971	158	0	0	0	0	115	158	140	158	155	158	152	152	148
1972	149	0	0	0	0	107	149	135	149	149	149	144	144	111
1973	156	0	0	0	0	115	156	138	156	110	156	152	152	51
1974	166	0	0	0	0	120	166	152	166	166	166	164	164	69
1975	162	0	0	0	0	123	85	151	162	159	162	161	161	110
1976	163	0	0	0	0	122	163	151	163	163	163	161	161	77
1977	163	0	0	0	0	125	163	151	163	163	163	162	162	60
1978	165	0	0	0	0	124	165	151	165	165	165	164	164	70
1979	152	0	0	0	0	114	152	141	152	152	152	151	151	73
1980	164	0	0	0	0	125	164	152	164	164	164	162	162	50
1981	162	0	0	0	0	123	162	149	162	161	162	160	160	80
1982	162	106	0	0	0	124	162	151	162	162	162	161	161	73
1983	160	160	106	0	0	123	160	150	160	114	160	158	158	79
1984	160	156	106	0	0	120	160	145	160	159	160	156	156	98
1985	157	157	104	0	0	119	157	141	157	157	157	153	153	76
1986	160	107	160	0	0	122	160	146	160	160	160	154	154	73
1987	166	165	166	0	0	122	166	148	166	165	166	158	158	0
1988	149	147	149	0	0	117	149	134	149	147	149	144	144	0
1989	168	168	168	0	0	123	168	155	168	168	168	164	164	0
1990	162	100	113	0	0	117	162	147	162	129	162	156	156	0
1991	171	110	170	0	0	121	171	144	171	110	171	156	156	0
1992	165	101	165	0	0	116	165	151	165	165	165	160	160	0
1993	162	162	162	0	0	122	162	143	162	160	162	154	154	0
1994	167	103	103	103	103	124	167	150	167	166	167	162	162	0
1995	181	114	181	114	114	128	181	162	181	181	181	169	169	0
1996	199	199	199	123	123	144	199	181	199	199	199	193	193	0
1997	194	194	194	117	117	130	194	163	194	194	194	180	180	0
1998	199	76	148	123	123	143	199	180	199	199	199	194	194	0
1999	185	185	184	115	115	139	185	171	185	185	185	182	182	0
2000	215	215	215	130	130	156	215	194	215	215	215	209	209	0
Wad	2618	1530	1467	646	646	2532	2541	2418	2618	2580	2618	2554	2554	399
OostS	967	399	478	0	0	0	967	867	967	889	967	947	947	369
WestS	916	369	438	0	0	665	916	887	916	831	916	893	893	427
Eems-	703	427	410	179	179	644	703	537	703	687	703	660	660	0
Total	5204	2725	2793	825	825	3841	5127	4709	5204	4987	5204	5054	5054	1195

Tabel 8. Variantietabel van Model 1 van het harnasmannetje. Voor een uitleg van de verschillende kolommen zie de Methode.

AGONUS CATAPHRACTUS			Harnasmannetje			
Source	Type III SS	df	MS	F	p	Eta ² +/-
JAAR	4.751	16	0.297	6.293	***	0.063
AREA	1.008	8	0.126	2.671	**	0.013
LONG	0.014	1	0.014	0.296	n.s.	0.000
DEPTH	0.211	1	0.211	4.470	*	0.003
STEMP	0.049	1	0.049	1.045	n.s.	0.001
SSAL	0.118	1	0.118	2.503	n.s.	0.002
TIJ	0.192	1	0.192	4.074	*	0.003
NAP	0.178	1	0.178	3.768	n.s.	0.002
PSTROOM	0.000	1	0.000	0.001	n.s.	0.000
GARNTJE	0.353	1	0.353	7.483	**	0.005
GARNAAL	0.166	1	0.166	3.526	n.s.	0.002
All factors	7.041					0.094
TIJ2	0.154	1	0.154	3.258	n.s.	0.002
NAP2	0.038	1	0.038	0.804	n.s.	0.001
DEPTH2	0.003	1	0.003	0.055	n.s.	0.000
SSAL2	0.099	1	0.099	2.105	n.s.	0.001
PSTROOM2	0.035	1	0.035	0.744	n.s.	0.000
All factors2	0.329					0.004
JAAR * AREA	8.988	113	0.080	1.686	***	0.120
AREA * DEPTH	0.820	8	0.103	2.173	*	0.011
AREA * SSAL	0.990	8	0.124	2.622	**	0.013
Total interactions	10.798					0.144
Total factors + interactions	18.168					0.242
Multicollinearity	8.196					0.109
Model	26.364	167	0.158	3.346	***	0.351
Error	48.790	1034	0.047	0.000		0.649
Total	75.153	1201	0.000	0.000		1.000

(*= $p < 0.05$, **= $p < 0.01$, ***= $p < 0.001$, n.s.=niet significant)

Tabel 9. Variantietabel van Model 2 van het Harnasmannetje. Voor een uitleg van de kolommen zie de Methode.

AGONUS CATAPHRACTUS			Harnasmannetje				
Source	Type III SS	df	MS	F	p	Eta ²	+/-
JAAR	5.429	5	1.086	21.364	***	0.104	
AREA	0.256	6	0.043	0.839	n.s.	0.005	
LONG	0.103	1	0.103	2.022	n.s.	0.002	
DEPTH	0.816	1	0.816	16.057	***	0.016	+
TFASE	0.070	1	0.070	1.377	n.s.	0.001	
SECC	0.000	1	0.000	0.006	n.s.	0.000	
STEMP	0.162	1	0.162	3.196	n.s.	0.003	
TIJ	0.005	1	0.005	0.105	n.s.	0.000	
MOSSEL	0.018	1	0.018	0.358	n.s.	0.000	
SUBST	0.022	1	0.022	0.429	n.s.	0.000	
NAP	0.095	1	0.095	1.871	n.s.	0.002	
KORREL	0.001	1	0.001	0.017	n.s.	0.000	
PSTROOM	0.171	1	0.171	3.363	n.s.	0.003	
GARNTJE	0.166	1	0.166	3.268	n.s.	0.003	
GARNAAL	0.070	1	0.070	1.373	n.s.	0.001	
All factors	7.384					0.141	
TIJ2	0.007	1	0.007	0.138	n.s.	0.000	
NAP2	0.074	1	0.074	1.447	n.s.	0.001	
DEPTH2	0.378	1	0.378	7.435	**	0.007	-
SECC2	0.049	1	0.049	0.974	n.s.	0.001	
KORREL2	0.012	1	0.012	0.240	n.s.	0.000	
PSTROOM2	0.114	1	0.114	2.243	n.s.	0.002	
TFASE2	0.078	1	0.078	1.538	n.s.	0.001	
All factors2	0.712					0.014	
JAAR * AREA	4.372	25	0.175	3.441	***	0.083	
AREA * DEPTH	0.374	6	0.062	1.227	n.s.	0.007	
Total interactions	4.746					0.091	
Total factors + interactions	12.843					0.245	
Multicollinearity	11.527					0.220	
Model	24.371	62	0.393	7.734	***	0.465	
Error	28.003	551	0.051			0.535	
Total	52.374	613	0.0854			1.000	

(*= $p < 0.05$, **= $p < 0.01$, ***= $p < 0.001$, n.s.=niet significant)

Tabel 10. Pearson correlatiecoëfficiënten (r), niveau van significante (p) en monstergrootte (N) voor de onderlinge correlatie tussen verschillende abiotische factoren.

		LONG	DEPTH	TFASE	SECC	STEMP	SSAL	TIJ	MOSSEL	SUBST	NAP	KORREL	PSTROOM	GARNTJE	GARNAAL
LONG	r		-.3977	-.0468	-.2974	-.3712	-.0051	.0669	.2787	.3916	.3842	-.0708	.1524	.3556	.2302
	N		5204	2793	2725	4987	1439	5127	825	825	4709	3841	5054	5191	5191
	p		***	***	***	***	n.s.	***	***	***	***	***	***	***	***
DEPTH	r	-.3977		-.0145	.2551	.2105	.0925	-.0198	-.0463	-.0221	-.3607	.0968	.0387	-.3509	-.2058
	N	5204		2793	2725	4987	1439	5127	825	825	4709	3841	5054	5191	5191
	p	***		n.s.	***	***	***	n.s.	n.s.	n.s.	***	***	**	***	***
TFASE	r	-.0468	-.0145		.0104	-.0080	.0687	.3244	-.0420	-.0348	-.0708	.0644	.0443	-.0370	-.0039
	N	2793	2793		2408	2693	246	2793	773	773	2511	2117	2689	2789	2789
	p	*	n.s.		n.s.	n.s.	n.s.	***	n.s.	n.s.	***	**	*	n.s.	n.s.
SECC	r	-.2974	.2551	.0104		.2367	.1151	.0401	-.1490	-.0211	-.2062	.0896	-.1854	-.3134	-.3177
	N	2725	2725	2408		2675	342	2725	702	702	2447	2133	2625	2722	2722
	p	***	***	n.s.		***	*	*	***	n.s.	***	***	***	***	***
STEMP	r	-.3712	.2105	-.0080	.2367		.0233	-.0308	-.2426	-.2135	-.1707	.0146	-.0693	-.2074	-.2241
	N	4987	4987	2693	2675		1412	4913	824	824	4508	3727	4844	4975	4975
	p	***	***	n.s.	***		n.s.	*	***	***	***	n.s.	***	***	***
SSAL	r	-.0051	.0925	.0687	.1151	.0233		.0924			-.0540	.0747	-.0220	-.1151	-.0720
	N	1439	1439	246	342	1412		1371			1303	1113	1408	1433	1433
	p	n.s.	***	n.s.	*	n.s.		**			n.s.	*	n.s.	***	**
TIJ	r	.0669	-.0198	.3244	.0401	-.0308	.0924		-.0259	-.0378	-.0090	.0451	.0307	.0095	.0198
	N	5127	5127	2793	2725	4913	1371		825	825	4637	3764	4977	5114	5114
	p	***	n.s.	***	*	*	**		n.s.	n.s.	n.s.	**	*	n.s.	n.s.
MOSSEL	r	.2787	-.0463	-.0420	-.1490	-.2426		-.0259		.4844	-.0068	-.0014	.2859	-.0252	.0773
	N	825	825	773	702	824		825		825	728	778	790	824	824
	p	***	n.s.	n.s.	***	***		n.s.		***	n.s.	n.s.	***	n.s.	*
SUBST	r	.3916	-.0221	-.0348	-.0211	-.2135		-.0378	.4844		-.0841	-.0079	.3206	-.2120	-.1129
	N	825	825	773	702	824		825	825		728	778	790	824	824
	p	***	n.s.	n.s.	n.s.	***		n.s.	***		*	n.s.	***	***	**
NAP	r	.3842	-.3607	-.0708	-.2062	-.1707	-.0540	-.0090	-.0068	-.0841		-.3625	-.4281	.2465	.1441
	N	4709	4709	2511	2447	4508	1303	4637	728	728		3586	4691	4697	4697
	p	***	***	***	***	***	n.s.	n.s.	n.s.	*		***	***	***	***
KORREL	r	-.0708	.0968	.0644	.0896	.0146	.0747	.0451	-.0014	-.0079	-.3625		.3813	-.0798	-.0456
	N	3841	3841	2117	2133	3727	1113	3764	778	778	3586		3813	3833	3833
	p	***	***	**	***	n.s.	*	**	n.s.	n.s.	***		***	***	**
PSTROOM	r	.1524	.0387	.0443	-.1854	-.0693	-.0220	.0307	.2859	.3206	-.4281	.3813		.0577	.1066
	N	5054	5054	2689	2625	4844	1408	4977	790	790	4691	3813		5041	5041
	p	***	**	*	***	***	n.s.	*	***	***	***	***		***	***
GARNTJE	r	.3556	-.3509	-.0370	-.3134	-.2074	-.1151	.0095	-.0252	-.2120	.2465	-.0798	.0577		.7910
	N	5191	5191	2789	2722	4975	1433	5114	824	824	4697	3833	5041		5191
	p	***	***	n.s.	***	***	***	n.s.	n.s.	***	***	***	***		***

(*= $p < 0.05$, **= $p < 0.01$, ***= $p < 0.001$, n.s.=niet significant)

Tabel 11. Pearson correlatiecoëfficiënten (r), niveau van significante (p) en monstergrootte (N) voor de correlatie van de verschillende omgevingsvariabelen en het jaar, waardoor trends in de veranderingen van de variabelen zichtbaar worden.

		Wad	Oost	West	Eems	Totaal
LONG	r	-.0229	-.0032	.0239	.0600	-.0124
	N	2618	967	916	703	5204
	p	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
DEPTH	r	.0341	.1798	.0102	-.0370	.0632
	N	2618	967	916	703	5204
	p	n.s.	***	n.s.	n.s.	***
TFASE	r	-.0042	-.1289	.1237	.0162	-.0042
	N	1467	478	438	410	2793
	p	n.s.	**	*	n.s.	n.s.
SECC	r	-.1143	.3611	.3067	-.2074	.0489
	N	1530	399	369	427	2725
	p	***	***	***	***	*
STEMP	r	.4833	.5894	.6628	.5304	.4925
	N	2580	889	831	687	4987
	p	***	***	***	***	***
SSAL	r	-.1500	-.1156	-.2460	-.1064	-.1582
	N	821	226	214	178	1439
	p	***	n.s.	***	n.s.	***
TIJ	r	.0164	.0037	-.0330	-.0995	-.0104
	N	2541	967	916	703	5127
	p	n.s.	n.s.	n.s.	**	n.s.
MOSSEL	r	-.0317	--	--	-.5197	-.1851
	N	646	0	0	179	825
	p	n.s.	-	-	***	***
SUBST	r	-.0856	--	--	-.3860	-.1732
	N	646	0	0	179	825
	p	*	-	-	***	***
NAP	r	.0052	-.0672	.0605	.0688	-.0025
	N	2418	867	887	537	4709
	p	n.s.	*	n.s.	n.s.	n.s.
GARNTJE	r	-.0564	-.4652	-.3890	-.1980	-.1993
	N	2613	963	915	700	5191
	p	**	***	***	***	***
GARNAAL	r	-.1209	-.5545	-.3386	-.1053	-.2342
	N	2613	963	915	700	5191
	p	***	***	***	**	***

(*= $p < 0.05$, **= $p < 0.01$, ***= $p < 0.001$, n.s.=niet significant)

Tabel 12. Overzicht van de gemiddelde dichtheden van de vissoorten (N/1000m², eerste vier kolommen) in de vier verschillende gebieden in het najaar (1970-2000). In de laatste vier kolommen staan de vangstfrequenties, berekend uit het aantal keer dat de vissoort in de vangst aanwezig was, ongeacht het aantal vissen van die soort). Een “-” betekend dat de vissoort niet gevangen is, de waarde 0.0 impliceert dat de soort wel gevangen is maar de dichtheid of het percentage kleiner dan was 0.1.

Najaar	Dichtheid (N/1000m ²)						Vangstfrequentie				
	Wad	Oost	West	Eems	Gem.	Tot-%	Wad	Oost	West	Eems	Tot
Estuaries resident											
Harnasmannetje	0.88	0.52	0.26	0.95	0.71	0.67	41.0	26.8	21.1	53.7	36.6
Zandspieringen	0.12	0.17	0.05	0.03	0.10	0.10	13.5	21.8	8.5	7.0	13.3
Glasgrondel	-	0.00	-	-	0.00	0.00	-	0.4	-	-	0.1
Grondels (<i>Gobius</i> spp.)	25.29	16.99	28.84	25.18	24.36	22.86	52.9	77.4	82.2	54.7	62.9
Zwarte grondel	-	0.01	-	-	0.00	0.00	-	1.8	-	-	0.3
Slakdolf	0.82	0.07	0.30	1.64	0.70	0.66	34.9	8.5	26.8	52.6	31.0
Zeedonderpad 0 klasse	0.89	0.10	0.01	0.29	0.51	0.48	25.0	7.8	2.6	21.0	17.3
Zeedonderpad >1 jaar	1.36	0.45	0.08	0.45	0.84	0.79	39.0	28.3	14.2	37.0	32.4
Botervis	0.08	0.05	0.00	0.09	0.07	0.06	12.6	10.7	0.5	8.4	9.6
Bot 0 klasse	0.89	0.02	0.15	0.52	0.55	0.51	25.3	2.9	14.1	29.1	19.7
Bot >1 jaar	0.59	0.26	0.30	0.32	0.44	0.41	36.3	24.4	36.2	39.4	34.5
Grondels (<i>Pomatoschistus</i> spp.)	0.84	-	0.35	-	0.49	0.46	0.6	-	2.7	-	0.8
Zeenaalden	5.94	0.33	0.18	3.27	3.53	3.31	41.7	24.8	11.5	34.3	32.2
Puitaal	3.03	0.62	0.01	1.03	1.78	1.67	62.2	32.4	2.8	52.0	44.8
Diadroon											
Fint	0.06	0.00	0.00	0.08	0.04	0.04	3.7	0.1	0.3	6.9	2.9
Aal	0.11	0.20	0.10	0.07	0.12	0.11	12.1	21.7	21.5	14.1	15.8
Driedoornige stekelbaars	0.00	0.01	0.01	0.00	0.01	0.01	0.7	0.9	2.2	1.3	1.1
Rivierprik	0.00	-	0.00	0.00	0.00	0.00	0.7	-	0.2	1.1	0.5
Spiering 0 klasse	3.92	0.00	0.00	1.35	2.15	2.02	24.5	0.6	1.6	38.3	17.9
Spiering >1 jaar	0.41	0.00	0.03	0.98	0.35	0.32	20.7	0.3	5.7	53.9	18.7
Zeeprik	0.00	-	0.00	0.00	0.00	0.00	0.2	-	0.3	0.3	0.2
Zoetwater											
Pos	0.00	-	-	-	0.00	0.00	0.2	-	-	-	0.1
Baars	0.00	-	-	-	0.00	0.00	0.4	-	-	-	0.2
Blankvoorn	0.00	-	-	-	0.00	0.00	0.1	-	-	-	0.0
Snoekbaars	0.00	-	0.00	-	0.00	0.00	0.2	-	0.2	-	0.1

Mariene dwaalgasten

Schurftvis	0.00	0.00	-	0.00	0.00	0.00	0.2	0.1	-	0.1	0.1
Dwergtong	0.00	-	0.00	-	0.00	0.00	0.0	-	0.1	-	0.0
Gewone pitvis 0 klasse	0.03	0.50	0.15	0.01	0.14	0.13	3.3	23.6	5.8	1.9	7.3
Gewone pitvis >1 jaar	0.03	0.18	0.08	0.01	0.06	0.06	3.1	18.1	6.3	1.6	6.2
Kleine pieterman	0.02	0.00	0.00	0.00	0.01	0.01	2.5	0.5	1.5	0.3	1.7
Adderzeenaald	0.00	0.00	0.00	-	0.00	0.00	0.2	0.6	0.1	-	0.2
Driedradige meun	0.00	0.01	0.00	-	0.00	0.00	0.2	1.3	0.4	-	0.4
Hondstong	0.00	-	-	0.01	0.00	0.00	0.3	-	-	0.3	0.2
Zeepaard	-	0.00	-	-	0.00	0.00	-	0.1	-	-	0.0
Heek	0.00	-	-	-	0.00	0.00	0.0	-	-	-	0.0
Tongschar	0.01	0.04	0.00	0.02	0.01	0.01	1.0	6.2	0.2	1.4	1.9
Harders	0.00	0.00	0.00	-	0.00	0.00	0.1	0.2	0.4	-	0.2
Mul	0.00	0.00	0.00	-	0.00	0.00	0.1	0.8	0.1	-	0.2
Koolvis	0.00	0.00	0.00	-	0.00	0.00	0.1	0.1	0.1	-	0.1
Roggen spp.	-	0.00	0.00	-	0.00	0.00	-	0.2	0.4	-	0.1
Vierdradige meun	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1
Makreel	0.00	-	-	-	0.00	0.00	0.1	-	-	-	0.1
Doornhaai	-	-	0.00	-	0.00	0.00	-	-	0.1	-	0.0
Horsmakreel 0 klasse	0.01	0.05	0.17	0.01	0.04	0.04	2.6	9.3	8.9	1.3	4.8
Horsmakreel >1 jaar	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.2	0.5	0.8	0.1	0.3
Dwergbolc 0 klasse	0.00	0.00	-	-	0.00	0.00	0.0	0.2	-	-	0.1
Dwergbolc >1 jaar	0.13	0.01	0.01	0.01	0.07	0.06	5.5	1.8	0.7	1.3	3.4
Zonnevis	-	0.00	-	-	0.00	0.00	-	0.1	-	-	0.0

Mariene juveniele migranten

Koornaarvis	0.00	0.02	0.02	-	0.01	0.01	0.3	2.2	3.8	-	1.2
Haring 0 klasse	6.50	0.93	2.71	1.12	4.07	3.82	55.2	19.2	50.1	44.4	46.2
Haring >1 jaar	0.01	0.00	0.00	0.00	0.01	0.01	1.2	0.5	1.1	1.4	1.1
Zeebaars 0 klasse	0.00	0.01	0.20	-	0.04	0.03	0.2	0.4	4.8	-	1.0
Zeebaars >1 jaar	-	0.00	0.05	-	0.01	0.01	-	1.2	7.8	-	1.6
Kabeljauw 0 klasse	0.62	0.04	0.08	1.10	0.48	0.45	22.3	8.2	17.9	36.0	20.7
Kabeljauw >1 jaar	0.02	0.01	0.01	0.03	0.02	0.02	4.1	2.2	5.2	6.0	4.2
Smelt	0.02	0.03	0.02	0.00	0.02	0.02	5.3	8.3	4.7	0.7	5.1
Schar 0 klasse	30.81	8.79	7.04	31.10	22.58	21.19	76.5	69.5	66.6	70.9	72.7

Schar >1 jaar	3.62	2.09	1.57	1.33	2.66	2.50	51.5	58.8	47.5	38.3	50.4
Wijting 0 klasse	2.67	0.46	0.36	2.20	1.79	1.68	63.2	34.8	39.2	57.0	52.9
Wijting >1 jaar	0.05	0.02	0.02	0.02	0.03	0.03	7.1	4.6	5.8	5.6	6.2
Schol 0 klasse	36.87	10.53	4.34	26.81	24.89	23.36	94.7	88.3	81.7	97.1	91.5
Schol >1 jaar	5.31	5.54	0.37	0.51	3.83	3.60	60.2	85.7	35.0	35.4	57.1
Pollak	0.00	-	0.00	-	0.00	0.00	0.1	-	0.1	-	0.1
Tarbot 0 klasse	0.13	0.00	0.00	0.02	0.07	0.06	1.8	0.2	0.2	1.4	1.2
Tarbot >1 jaar	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.1	0.5	0.5	0.9	0.8
Griet 0 klasse	0.00	-	0.00	0.00	0.00	0.00	0.7	-	0.2	1.1	0.5
Griet >1 jaar	0.02	0.02	0.01	0.01	0.01	0.01	5.0	6.0	3.5	2.4	4.6
Tong 0 klasse	6.20	3.17	2.47	9.69	5.45	5.12	66.9	59.4	73.0	73.9	67.5
Tong >1 jaar	0.27	1.15	0.36	0.02	0.41	0.39	14.7	45.0	34.3	4.7	22.4
Rode poon	0.03	0.01	0.01	0.02	0.02	0.02	6.9	2.4	3.5	5.3	5.3
Steenbolc 0 klasse	0.63	3.55	1.08	0.09	1.18	1.10	25.1	49.9	51.5	13.3	32.8
Steenbolc >1 jaar	0.00	0.00	0.00	-	0.00	0.00	0.0	1.2	1.0	-	0.4
Mariene seizoensmigranten											
Geep	0.00	-	0.00	-	0.00	0.00	0.3	-	0.1	-	0.2
Vijfdradige meun	1.05	0.04	0.13	0.69	0.65	0.61	40.1	8.8	20.3	48.7	32.0
Snotolf	0.00	-	0.00	0.00	0.00	0.00	1.2	-	0.4	0.7	0.8
Pijlstaartrog	0.00	0.00	-	-	0.00	0.00	0.0	0.1	-	-	0.0
Ansjovis	0.00	0.01	0.01	-	0.00	0.00	0.2	0.5	3.8	-	0.9
Grauwe poon	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	1.6	2.6	3.0	2.0	2.1
Sardien/pelser	0.00	0.00	-	-	0.00	0.00	0.0	0.1	-	-	0.0
Sprot 0 klasse	1.59	0.54	0.84	1.12	1.20	1.12	34.0	9.3	36.2	30.3	29.3
Sprot >1 jaar	0.00	-	-	-	0.00	0.00	0.3	-	-	-	0.1
Garnaal 0 klasse	2534.2	333.7	843.0	1649.3	1708.6		98.1	89.1	98.9	97.1	96.4
Garnaal +1 klasse	381.1	93.1	184.9	239.6	274.0		95.4	84.0	98.1	95.1	93.8
TOTALEN/GEMIDDELDEN											
Totalen/gemiddelden	141.05	57.02	52.60	111.27	105.85	100.00					
Estuarien resident	39.86	19.08	30.27	32.82	33.36	31.97	26.45	18.56	15.55	25.81	22.98
Diadroon	4.51	0.21	0.15	2.49	2.67	2.51	8.94	3.38	4.56	16.55	8.16
Zoetwater	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.22	0.00	0.05	0.00	0.12
Mariene dwaalgasten	0.24	0.79	0.43	0.06	0.35	0.33	0.85	2.78	1.14	0.37	1.20
Mariene juveniele migranten	93.77	36.35	20.76	74.08	67.60	63.43	23.49	22.85	22.46	20.66	22.81

Mariene seisoensmigranten	2.66	0.60	1.00	1.83	1.87	1.76	8.63	2.39	7.09	9.08	7.26
Garnaal	2915.3	426.7	1028.0	1888.8	1882.5		96.8	86.6	98.5	96.1	95.1
Totaal aantal vissen (x1000)	1561	261	241	335	2398						
Totaal aantal trekken							2613	963	916	700	5192

Tabel 13. vissoorten die alleen maar in één van de studiegebieden zijn gevangen, samen met de vangststatistieken

	Soortnaam	Wad	Oost	West	Eems	Totaal aantal vis	Totaal aantal vangsten
Glasgrondel	APHIA MINUTA		x			4	4
Zwarte grondel	GOBIUS NIGER		x			51	17
Pos	GYMNOCEPHALUS sp.	x				24	5
Zeepaard	HIPPOCAMPUS sp.		x			1	1
Heek	MERLUCCIOUS MERLUCCIOUS	x				18	1
Baars	PERCA FLUVIATILIS	x				41	11
Roggen spp.	RAJA sp.		x			1	1
Blankvoorn	RUTILUS RUTILUS	x				2	2
Makreel	SCOMBER SCOMBRUS	x				4	3
Doornhaai	SQUALUS ACANTHIAS			x		1	1
Zonnevis	ZEUS FABER		x			1	1

100

[illegible]

GAIDROPSARUS VULGARIS	-	0.5	0.5	0.5	3.8	1.4	2.2	-	0.9	-	0.5	-	-	-
GLYPTOCEPHALUS CYNOGLOSSUS	-	0.7	0.8	0.7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
MERLUCCIOUS MERLUCCIOUS	-	-	0.3	0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
MICROSTOMUS KITT	-	0.2	0.3	0.2	7.5	0.7	3.1	-	-	-	-	-	-	-
MUGILIDAE	-	-	-	-	1.3	-	0.4	-	-	-	-	-	-	-
POLLACHIUS VIRENS	-	0.2	-	0.1	-	-	-	-	0.9	-	0.5	-	-	-
RAJA	-	-	-	-	1.3	-	0.4	-	-	-	-	-	-	-
RHINONEMUS CIMBRIUS	-	0.2	0.3	0.2	-	-	-	-	0.9	-	0.5	-	-	-
TRACHURUS TRACHURUS >1 jaar	-	0.2	0.3	0.2	-	0.7	0.4	-	-	-	-	-	1.4	0.6
TRACHURUS TRACHURUS 0 klasse	-	2.7	3.0	2.8	5.0	12.4	9.8	-	-	16.7	7.0	-	1.4	0.6
TRISOPTERUS MINUTUS >1 jaar	-	6.1	1.3	3.7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
ZEUS FABER	-	-	-	-	-	0.7	0.4	-	-	-	-	-	-	-

Mariene juveniele migranten

ATHERINA PRESBYTER	-	0.2	0.8	0.5	2.5	1.4	1.8	-	0.9	4.4	2.3	-	-	-
CLUPEA HARENGUS >1 jaar	-	1.0	1.0	1.0	-	0.7	0.4	-	0.9	-	0.5	1.9	1.4	1.7
CLUPEA HARENGUS 0 klasse	54.5	41.0	35.7	38.6	12.5	20.7	17.8	85.7	31.6	32.2	33.6	28.6	35.2	31.3
DICENTRARCHUS LABRAX >1 jaar	-	-	-	-	1.3	-	0.4	-	0.9	-	0.5	-	-	-
DICENTRARCHUS LABRAX 0 klasse	-	-	-	-	-	-	-	-	1.7	1.1	1.4	-	-	-
GADUS MORHUA >1 jaar	-	5.3	1.5	3.4	1.3	2.8	2.2	-	3.4	6.7	4.7	3.8	11.3	6.8
GADUS MORHUA 0 klasse	9.1	21.6	23.8	22.5	15.0	7.6	10.2	14.3	29.1	23.3	26.2	52.4	36.6	46.0
HYPEROPLUS LANCEOLATUS	-	2.7	2.3	2.4	6.3	9.0	8.0	-	1.7	2.2	1.9	-	-	-
LIMANDA LIMANDA >1 jaar	36.4	66.3	59.2	62.5	61.3	55.9	57.8	71.4	76.1	54.4	66.8	44.8	59.2	50.6
LIMANDA LIMANDA 0 klasse	100.0	89.1	83.3	86.4	75.0	75.2	75.1	57.1	78.6	62.2	71.0	83.8	93.0	87.5
MERLANGIUS MERLANGUS >1 jaar	9.1	8.0	5.1	6.6	5.0	6.2	5.8	-	8.5	12.2	9.8	-	5.6	2.3
MERLANGIUS MERLANGUS 0 klasse	54.5	63.8	63.5	63.6	33.8	37.2	36.0	-	53.8	42.2	47.2	48.6	64.8	55.1
PLEURONECTES PLATESSA >1 jaar	90.9	79.4	69.1	74.6	92.5	79.3	84.0	28.6	47.9	31.1	40.2	51.4	42.3	47.7
PLEURONECTES PLATESSA 0 klasse	100.0	94.4	93.2	93.9	87.5	91.7	90.2	85.7	90.6	74.4	83.6	97.1	95.8	96.6
SCOPHTHALMUS MAXIMUS >1 jaar	-	0.7	2.0	1.3	-	1.4	0.9	-	-	-	-	1.0	-	0.6
SCOPHTHALMUS MAXIMUS 0 klasse	-	2.2	2.3	2.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
SCOPHTHALMUS RHOMBUS >1 jaar	-	5.1	5.8	5.4	6.3	4.1	4.9	-	1.7	4.4	2.8	-	1.4	0.6
SCOPHTHALMUS RHOMBUS 0 klasse	-	0.5	0.8	0.6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
SOLEA SOLEA >1 jaar	45.5	24.5	12.4	18.9	56.3	34.5	42.2	42.9	35.9	24.4	31.3	2.9	-	1.7
SOLEA SOLEA 0 klasse	81.8	73.8	76.7	75.3	72.5	71.0	71.6	71.4	79.5	81.1	79.9	81.0	71.8	77.3
TRIGLA LUCERNA	-	9.7	7.3	8.4	-	4.1	2.7	-	4.3	7.8	5.6	1.9	7.0	4.0
TRISOPTERUS LUSCUS >1 jaar	-	0.2	-	0.1	3.8	0.7	1.8	-	0.9	3.3	1.9	-	-	-

TRISOPTERUS LUSCUS 0 klasse	18.2	32.0	23.5	27.8	63.8	46.2	52.4	14.3	53.8	40.0	46.7	11.4	8.5	10.2
Marine seizoensmigranten														
BELONE BELONE	-	0.2	-	0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
CILIATA MUSTELA	9.1	32.0	43.0	37.0	5.0	9.7	8.0	14.3	19.7	15.6	17.8	39.0	50.7	43.8
CYCLOPTERUS LUMPUS	-	1.5	1.0	1.2	-	-	-	-	0.9	-	0.5	2.9	-	1.7
DASYATIS PASTINACA	-	0.2	-	0.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
ENGRAULIS ENCRASICOLUS	-	0.2	0.3	0.2	1.3	0.7	0.9	-	-	3.3	1.4	-	-	-
EUTRIGLA GURNARDUS	-	1.5	3.8	2.6	7.5	4.8	5.8	-	4.3	10.0	6.5	1.0	2.8	1.7
SARDINA PILCHARDUS	-	-	-	-	1.3	-	0.4	-	-	-	-	-	-	-
SPRATTUS SPRATTUS	54.5	27.4	29.9	29.0	8.8	15.2	12.9	71.4	43.6	36.7	41.6	28.6	35.2	31.3
CRANGON CRANGON >1 jaar	100.0	97.1	96.7	96.9	95.0	97.2	96.4	100.0	100.0	98.9	99.5	99.0	97.2	98.3
CRANGON CRANGON 0 klasse	100.0	98.5	99.0	98.8	95.0	97.2	96.4	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	98.6	99.4
Totalen														
Estuarien resident	24.1	24.3	21.1	22.7	21.1	18.9	19.7	21.0	18.3	18.0	18.3	25.0	14.9	21.0
Diadromen	18.2	12.0	6.6	9.5	5.8	3.9	4.6	9.5	5.7	5.9	5.9	17.9	10.6	15.0
Mariene dwaalgasten	0.5	1.1	0.7	0.9	1.8	2.5	2.3	-	0.3	2.3	1.1	0.2	0.6	0.4
Mariene juveniele migranten	26.1	27.0	24.8	25.9	25.9	23.9	24.6	20.5	26.2	22.1	24.3	22.2	23.2	22.6
Mariene seizoensmigranten	8.0	7.9	9.7	8.8	3.0	3.8	3.5	10.7	8.5	8.2	8.5	8.9	11.1	9.8
Aantal trekken	11	412	395	818	80	145	225	7	117	90	214	105	71	176

Tabel 15. Overzicht van de gemiddelde dichtheden van de vissoorten (N/1000m², eerste vijf kolommen) in de vier verschillende gebieden in het voorjaar (1983-1986). In de laatste vier kolommen staan de vangstfrequenties, berekent uit het aantal keer dat de vissoort in de vangst aanwezig was, ongeacht het aantal vissen van die soort). Een “-” betekend dat de vissoort niet gevangen is, de waarde 0.0 impliceert dat de soort wel gevangen is maar de dichtheden of het percentage kleiner was dan 0.1.

Voorjaar	Dichtheid (N/1000m ²)						Vangstfrequentie				
	Wad	Oost	West	Eems	Gem.	%	Wad	Oost	West	Eems	Tot.
Estuarien resident											
Bot >1 jaar	22.0	1.4	2.1	5.9	11.8	1.6	27.6	5.8	9.7	3.5	46.7
Bot 0 klasse	13.2	1.8	1.4	7.1	7.7	1.0	16.9	3.7	6.0	2.5	29.2
Botervis	1.5	0.3	0.0	0.9	0.8	0.1	6.4	1.8	0.2	1.9	10.3
Glasgrondel	0.0	-	-	-	0.0	0.0	0.4	-	-	-	0.4
Grondels	24.9	10.2	40.2	-	21.9	2.9	7.8	7.2	11.9	-	26.8
Harnasmannetje	7.1	2.8	4.4	8.3	5.8	0.8	21.6	9.7	11.1	4.5	46.9
Puitaal	89.3	6.0	-	31.6	47.0	6.2	38.1	5.3	-	8.0	51.4
Slakdolf	0.0	0.0	0.1	0.1	0.0	0.0	0.2	0.4	1.2	0.2	1.9
Zandspieringen	0.9	0.8	0.5	0.5	0.8	0.1	5.6	5.6	2.7	1.0	15.0
Zeedonderpad >1 jaar	14.7	5.3	0.5	5.1	8.7	1.2	29.4	8.6	1.9	6.2	46.1
Zeedonderpad 0 klasse	30.7	12.0	1.2	11.3	18.6	2.5	30.5	8.6	4.1	6.6	49.8
Zeenaalden	1.2	0.1	0.2	0.7	0.7	0.1	6.0	0.6	1.8	1.8	10.1
Diadromen											
Aal	1.3	1.6	0.2	6.1	1.7	0.2	8.2	4.9	1.8	4.5	19.3
Driedoornige stekelbaars	0.4	0.0	0.1	0.2	0.2	0.0	2.5	0.4	1.4	0.6	4.9
Fint	0.1	-	-	-	0.0	0.0	0.6	-	-	-	0.6
Spiering >1 jaar	0.7	-	-	15.6	2.2	0.3	4.1	-	-	7.2	11.3
Spiering 0 klasse	23.4	-	-	19.6	13.3	1.8	6.4	-	-	4.3	10.7
Zalm	0.0	-	-	-	0.0	0.0	0.2	-	-	-	0.2
Mariene dwaalgasten											
Adderzeenaald	0.0	-	-	-	0.0	0.0	0.4	-	-	-	0.4
Driedradige meun	-	0.0	-	-	0.0	0.0	-	0.2	-	-	0.2
Dwergbolk	0.1	0.1	-	0.1	0.1	0.0	0.4	0.2	-	0.2	0.8
Dwergtong	0.3	-	-	2.7	0.5	0.1	3.1	-	-	1.4	4.5
Gewone pitvis >1 jaar	0.3	0.8	0.4	0.3	0.4	0.1	2.9	3.5	1.2	0.6	8.2
Gewone pitvis 0 klasse	0.2	0.4	0.3	0.1	0.3	0.0	2.5	3.3	2.3	0.2	8.4

Kleine pieterman	0.0	-	-	-	0.0	0.0	0.2	-	-	-	0.2
Schurftvis	0.1	-	-	0.3	0.1	0.0	0.8	-	-	0.8	1.6
Tongschar	0.0	-	-	-	0.0	0.0	0.2	-	-	-	0.2

Marine juveniele migranten

Griet	0.2	0.1	-	0.0	0.1	0.0	1.4	0.8	-	0.2	2.3
Haring >1 jaar	0.9	0.0	0.0	0.1	0.4	0.1	5.8	0.2	0.2	0.2	6.4
Haring 0 klasse	90.1	1.4	1.4	6.4	43.7	5.8	24.9	3.9	6.0	3.1	37.9
Kabeljauw >1 jaar	4.0	0.8	1.0	7.6	3.2	0.4	10.5	5.1	4.1	2.7	22.4
Kabeljauw 0 klasse	0.3	0.0	0.0	0.5	0.2	0.0	2.7	0.4	0.2	0.8	4.1
Koornaarvis	0.3	0.1	0.0	-	0.2	0.0	1.4	0.6	0.2	-	2.1
Rode poon	0.1	0.4	0.2	0.6	0.2	0.0	0.6	1.0	1.8	0.8	4.1
Schar >1 jaar	28.8	6.1	0.6	2.0	15.2	2.0	26.1	13.2	2.9	3.1	45.3
Schar 0 klasse	23.6	27.7	1.3	6.5	17.9	2.4	22.8	11.7	3.9	4.7	43.0
Schol >1 jaar	85.7	11.0	1.1	4.4	43.4	5.8	31.7	14.8	3.9	2.5	52.9
Schol 0 klasse	687.0	75.8	4.7	368.9	384.1	51.0	45.7	17.3	11.1	11.3	85.4
Smelt	0.1	0.1	0.0	0.5	0.1	0.0	0.8	0.4	0.2	0.8	2.1
Steenbolke >1 jaar	-	0.1	0.0	-	0.0	0.0	-	1.0	0.2	-	1.2
Steenbolke 0 klasse	0.8	1.0	1.0	0.1	0.8	0.1	4.1	4.9	5.6	0.2	14.8
Tarbot	0.0	-	-	0.0	0.0	0.0	1.0	-	-	0.2	1.2
Tong >1 jaar	2.1	4.5	3.5	0.8	2.7	0.4	10.1	8.2	10.1	1.0	29.4
Tong 0 klasse	112.0	33.8	62.6	31.6	76.1	10.1	26.1	12.6	17.9	5.8	62.5
Wijting >1 jaar	14.3	0.9	1.7	4.4	7.8	1.0	14.8	5.3	4.3	3.7	28.0
Wijting 0 klasse	1.7	0.0	0.0	1.4	1.0	0.1	8.9	0.6	0.2	2.1	11.9
Zeebaars	-	0.0	-	-	0.0	0.0	-	0.2	-	-	0.2

Mariene seizoensmigranten

Grauwe poon	0.0	-	0.0	0.3	0.1	0.0	0.4	-	0.2	0.8	1.4
Pijlstaartrog	-	0.0	-	-	0.0	0.0	-	0.2	-	-	0.2
Sardien/pelzer	-	-	-	0.1	0.0	0.0	-	-	-	0.2	0.2
Snotolf	0.0	-	0.0	-	0.0	0.0	0.2	-	0.2	-	0.4
Sprot >1 jaar	0.3	0.0	0.1	0.1	0.2	0.0	3.7	0.2	1.2	0.2	5.3
Sprot 0 klasse	24.1	0.3	1.4	5.7	12.4	1.6	14.2	0.8	4.3	2.3	21.6
Vijfdradige meun	2.4	0.1	0.0	0.1	1.2	0.2	8.0	1.0	0.4	0.2	9.5

753.8

Garnaal	15116	2317	4456	7047	9333		44.9	20.2	19.8	11.5	96.5
Totalen/gemiddelden	1311.4	207.6	132.3	558.4	753.8	100					
Estuarien resident	205.5	40.7	50.6	71.5	123.9	16.4	15.9	4.8	4.2	3.0	27.9
Diadroom	25.8	1.6	0.4	41.4	17.5	2.3	3.7	0.9	0.5	2.8	7.8
Mariene dwaalgasten	1.1	1.3	0.7	3.4	1.3	0.2	1.2	0.8	0.4	0.3	2.7
Mariene juveniele migranten	1052.1	163.6	79.0	435.9	597.3	79.2	12.0	5.1	3.6	2.2	22.9
Mariene seizoensmigranten	26.9	0.4	1.6	6.1	13.8	1.8	3.8	0.3	0.9	0.5	5.5
Totaal aantal vissen (x1000)	157	13	8	17	195						
Totaal aantal trekken							242	108	103	61	514

1999

[illegible]

MICROSTOMUS KITT	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
TRISOPTERUS MINUTUS	-	2	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Mariene juveniele migranten																
ATHERINA PRESBYTER	-	7	-	4	-	2	6	3	-	2	-	2	-	-	-	-
CLUPEA HARENGUS 0 klasse	17	54	57	53	-	18	6	14	20	27	-	23	50	29	30	3
CLUPEA HARENGUS >1 jaar	-	19	6	13	-	2	-	2	-	2	-	2	-	5	4	-
DICENTRARCHUS LABRAX	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
GADUS MORHUA 0 klasse	-	2	20	8	-	2	-	2	-	2	-	2	-	14	13	-
GADUS MORHUA >1 jaar	17	15	34	22	-	23	28	24	10	22	-	17	-	29	26	2
HYPEROPLUS LANCEOLATUS	-	-	-	-	-	-	6	2	5	-	-	2	-	10	9	1
LIMANDA LIMANDA 0 klasse	33	36	49	40	-	52	61	54	20	12	33	16	-	33	30	2
LIMANDA LIMANDA >1 jaar	17	44	60	48	-	75	39	63	5	20	67	17	-	19	17	2
MERLANGIUS MERLANGUS 0 klasse	17	12	40	22	-	2	6	3	-	-	-	-	-	5	4	1
MERLANGIUS MERLANGUS >1 jaar	17	20	57	33	100	18	39	25	5	22	100	20	-	24	22	3
PLEURONECTES PLATESSA 0 klasse	100	98	100	99	100	91	61	83	65	44	67	52	100	95	96	4
PLEURONECTES PLATESSA >1 jaar	83	64	51	61	100	73	50	67	10	17	100	19	-	33	30	3
SCOPHTHALMUS MAXIMUS	-	2	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
SCOPHTHALMUS RHOMBUS	17	2	-	2	-	9	-	6	-	-	-	-	-	-	-	1
SOLEA SOLEA 0 klasse	83	53	51	54	-	75	72	73	95	93	100	94	50	48	48	3
SOLEA SOLEA >1 jaar	50	22	6	18	100	50	33	46	30	61	67	52	-	-	-	3
TRIGLA LUCERNA	-	2	-	1	-	2	17	6	10	15	-	13	-	10	9	1
TRISOPTERUS LUSCUS 0 klasse	-	7	9	7	100	27	33	30	25	34	33	31	-	-	-	2
TRISOPTERUS LUSCUS >1 jaar	-	-	-	-	-	5	11	6	-	2	-	2	-	-	-	-
Mariene seizoensmigranten																
CILIATA MUSTELA	17	12	17	14	-	5	11	6	5	2	-	3	-	-	-	2
CYCLOPTERUS LUMPUS	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	2	-	-	-	-
DASYATIS PASTINACA	-	-	-	-	-	2	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-
EUTRIGLA GURNARDUS	-	2	-	1	-	-	-	-	-	-	33	2	-	5	4	-
SARDINA PILCHARDUS	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	4	-
SPRATTUS SPRATTUS 0 klasse	17	32	31	31	-	-	-	-	40	22	-	27	-	19	17	2
SPRATTUS SPRATTUS >1 jaar	-	7	17	10	-	2	-	2	15	7	-	9	-	-	-	1
CRANGON CRANGON	100	93	94	94	100	91	100	94	100	100	100	100	100	100	100	4

Totalen																
Estuarien resident	34.7	33.2	33.1	33.3	25.0	26.7	15.3	23.4	21.3	20.9	11.1	20.6	50.0	27.4	29.3	
Diadromen	22.2	9.6	6.7	9.3	16.7	5.3	0.9	4.2	5.8	2.0	0.0	3.1	50.0	22.2	24.6	
Mariene dwaalgasten	0.0	2.1	2.9	2.2	11.1	2.8	9.3	4.8	0.0	2.4	14.8	2.3	0.0	2.1	1.9	
Mariene juveniele migranten	22.5	22.9	27.0	24.3	25.0	26.4	23.3	25.5	15.0	18.8	28.3	18.0	10.0	17.6	17.0	
Mariene seizoensmigranten	4.8	7.5	9.4	8.0	0.0	1.3	1.6	1.4	8.6	4.9	4.8	6.0	0.0	4.1	3.7	
Aantal trekken	6	59	35	100	1	44	18	63	20	41	3	64	2	21	23	

Tabel 17. Overzicht van het verschil (in %) van de soortensamenstelling van voorjaar- en najaarsvangsten, gebaseerd op totale aantallen (%N) en vangsfrequentie (%vangst).

		Najaar %N	Voorjaar %N	Najaar %vangst	Voorjaar %vangst
Estuarien resident					
Harnasmannetje	AGONUS CATAPHRACTUS	0.7	0.8	36.6	46.9
Zandspieringen	AMMODYTIDAE	0.1	0.1	13.7	15.0
Glasgrondel	APHIA MINUTA	0.0	0.0	0.1	0.4
Grondels	GOBIIDAE	5.0	3.1	17.2	26.8
Slakdolf	LIPARIS LIPARIS	0.6	0.0	31.0	1.9
Zeedonderpad	MYOXOCEPHALUS SCORPIUS >1 jaar	0.8	1.2	32.4	46.1
Zeedonderpad	MYOXOCEPHALUS SCORPIUS 0 klasse	0.5	2.5	17.3	49.8
Botervis	PHOLIS GUNNELLUS	0.1	0.1	9.6	10.3
Bot	PLATICHTHYS FLESUS >1 jaar	0.4	1.6	34.5	46.7
Bot	PLATICHTHYS FLESUS 0 klasse	0.5	1.0	19.7	29.2
Grondels	POMATOSCHISTUS spp.	18.5	-	46.4	-
Zee-naald spp.	SYNGNATHIDAE	3.1	0.1	32.4	10.1
Puitaal	ZOARCES VIVIPARUS	1.6	6.2	44.8	51.4
Diadroon					
Fint	ALOSA FALLAX	0.0	0.0	2.9	0.6
Aal	ANGUILLA ANGUILLA	0.1	0.2	15.8	19.3
Driedoornige stekelbaars	GASTEROSTEUS ACULEATUS	0.0	0.0	1.1	4.9
Rivierprik	LAMPETRA FLUVIATILIS	0.0	-	0.5	-
Spiering	OSMERUS EPERLANUS >1 jaar	0.3	0.3	18.7	11.3
Spiering	OSMERUS EPERLANUS 0 klasse	2.0	1.7	17.9	10.7
Zee-prik	PETROMYZON MARINUS	0.0	-	0.2	-
zalm	SALMO SALAR	-	0.0	-	0.2
Zoetwater					
Pos	GYMNOCEPHALUS CERNUUS	0.0	-	0.1	-
Baars	PERCA FLUVIATILIS	0.0	-	0.2	-
Blankvoorn	RUTILUS RUTILUS	0.0	-	0.0	-
Snoekbaars	STIZOSTEDION LUCIOPERCA	0.0	-	0.1	-
Marine dwaalgasten					
Schurftvis	ARNOGLOSSUS LATERNA	0.0	0.0	0.1	1.6
Dwergtong	BUGLOSSIDIUM LUTEUM	0.0	0.1	0.0	4.5
Gewone pitvis	CALLIONYMUS LYRA >1 jaar	0.1	0.1	6.2	8.2
Gewone pitvis	CALLIONYMUS LYRA 0 klasse	0.1	0.0	7.3	8.4
Grote pieterman	ECHIICHTHYS DRACO	0.0	-	0.1	-
Kleine pieterman	ECHIICHTHYS VIPERA	0.0	0.0	1.6	0.2
Adderzeenaald	ENTELURUS AEQUOREUS	0.0	0.0	0.2	0.4
Driedradige meun	GAIDROPSARUS VULGARIS	0.0	0.0	0.4	0.2
Hondstong	GLYPTOCEPHALUS CYNOGLOSSUS	0.0	-	0.2	-
Zeepaard	HIPPOCAMPUS	0.0	-	0.0	-
Heek	MERLUCCIIUS MERLUCCIIUS	0.0	-	0.0	-
Tongschar	MICROSTOMUS KITT	0.0	0.0	1.9	0.2
Harders	MUGILIDAE	0.0	-	0.2	-
Mul	MULLUS SURMULETUS	0.0	-	0.2	-
Koolvis	POLLACHIUS VIRENS	0.0	-	0.1	-
Roggen spp.	RAJA spp.	0.0	-	0.1	-
Vierdradige meun	RHINONEMUS CIMBRIUS	0.0	-	0.1	-
Makreel	SCOMBER SCOMBRUS	0.0	-	0.1	-
Doomhaai	SQUALUS ACANTHIAS	0.0	-	0.0	-
Horsmakreel	TRACHURUS TRACHURUS >1 jaar	0.0	-	0.3	-
Horsmakreel	TRACHURUS TRACHURUS 0 klasse	0.0	-	4.8	-
dwergbolk	TRISOPTERUS MINUTUS	0.1	0.0	3.4	0.8

Zonnevis	ZEUS FABER	0.0	-	0.0	-
Mariene juveniele migranten					
Haring	CLUPEA HARENGUS >1 jaar	0.0	0.1	1.1	6.4
Haring	CLUPEA HARENGUS 0 klasse	3.7	5.6	46.1	37.9
Zeebaars	DICENTRARCHUS LABRAX	0.0	0.0	1.6	0.2
Kabeljauw	GADUS MORHUA >1 jaar	0.0	0.4	4.2	22.4
Kabeljauw	GADUS MORHUA 0 klasse	0.4	0.0	20.8	4.1
Smelt	HYPEROPLUS LANCEOLATUS	0.0	0.0	4.7	2.1
Schar	LIMANDA LIMANDA >1 jaar	2.5	2.0	50.0	45.3
Schar	LIMANDA LIMANDA 0 klasse	20.7	2.5	72.2	43.0
Wijting	MERLANGIUS MERLANGUS >1 jaar	0.0	1.0	6.2	28.0
Wijting	MERLANGIUS MERLANGUS 0 klasse	1.6	0.1	52.9	11.9
Schol	PLEURONECTES PLATESSA >1 jaar	3.7	5.8	57.1	52.9
Schol	PLEURONECTES PLATESSA 0 klasse	23.2	50.6	91.5	85.4
Pollak	POLLACHIUS POLLACHIUS	0.0	-	0.1	-
Tarbot	SCOPHTHALMUS MAXIMUS	0.1	0.0	1.2	1.2
Griet	SCOPHTHALMUS RHOMBUS	0.0	0.0	4.6	2.3
Tong	SOLEA SOLEA >1 jaar	0.4	0.4	22.4	29.4
Tong	SOLEA SOLEA 0 klasse	5.1	10.3	67.5	62.5
Rode poot	TRIGLA LUCERNA	0.0	0.0	5.3	4.1
Steenbolk	TRISOPTERUS LUSCUS >1 jaar	0.0	0.0	0.4	1.2
Steenbolk	TRISOPTERUS LUSCUS 0 klasse	1.2	0.1	32.8	14.8
Mariene seizoensmigranten					
Koornaarvis	ATHERINA PRESBYTER	0.0	0.0	1.2	2.1
Geep	BELONE BELONE	0.0	-	0.2	-
Vijfdradige meun	CILIATA MUSTELA	0.6	0.1	32.0	9.5
Snotlof	CYCLOPTERUS LUMPUS	0.0	0.0	0.8	0.4
Pijlstaartrog	DASYATIS PASTINACA	0.0	0.0	0.0	0.2
Ansjovis	ENGRAULIS ENCRASICOLUS	0.0	-	0.9	-
Grauwe poot	EUTRIGLA GURNARDUS	0.0	0.0	2.1	1.4
Sardien/pelzer	SARDINA PILCHARDUS	0.0	0.0	0.0	0.2
Sprot	SPRATTUS SPRATTUS >1 jaar	0.0	0.0	0.1	5.3
Sprot	SPRATTUS SPRATTUS 0 klasse	1.1	1.6	29.3	21.6
Garnaal	CRANGON CRANGON	81.5	92.6	96.4	96.5
Totaal vis of gemiddelde vangst					
Estuarien resident		31.9	16.7	25.8	27.9
Diadromen		2.5	2.3	8.2	7.8
Mariene dwaalgasten		0.3	0.2	1.2	2.7
Mariene juveniele migranten		62.8	79.0	27.1	24.0
Mariene seizoensmigranten		1.8	1.9	6.7	5.1
Zoetwatervis		0.0	-	0.1	-
Totaal aantal vissen of trekken		2398292	195246	5192	514

Tabel 18. Correlatiecoëfficiënten van de gemiddelde jaarlijkse dichtheden van de verschillende soorten in relatie met het jaar, opgesplitst over de vier gebieden. Een significante negatieve relatie voor het Harnasmannetje in de Westerschelde wil bijvoorbeeld zeggen dat de gemiddelde jaarlijkse dichtheid van het Harnasmannetje tussen 1970-2000 in de Westerschelde is afgenomen. De correlaties zijn berekend op jaarlijkse gemiddelden (N=31), waarbij het gemiddelde is genomen van de logaritmische getransformeerde vangsten: $\text{Log}_{10}(\text{Nvis}/1000\text{m}^2+1)$.

		Wad	Oost	West	Eems			Wad	Oost	West	Eems
Estuariaires resident						Mariene seizoensmigranten					
Harnasmannetje	r	-.0230	-.3063	-.3791	-.0774	Geep	r	.2813	--	.1837	--
	p	n.s.	n.s.	*	n.s.		p	n.s.		n.s.	
Zandspieringen	r	.1576	.1351	.2067	.0332	Vijfdradige meun	r	-.0050	-.1634	-.0084	.1891
	p	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.		p	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Glasgrondel	r	--	-.0816	--	--	Snotolf	r	.0060	--	-.1998	.0027
	p		n.s.				p	n.s.		n.s.	n.s.
Grondels	r	.3298	-.4411	-.0113	.1972	Pijlstaartrog	r	-.0816	.2858	--	--
	p	n.s.	*	n.s.	n.s.		p	n.s.	n.s.		
Zwarte grondel	r	--	.4725	--	--	Ansjoavis	r	-.0280	-.1751	.1413	--
	p		**				p	n.s.	n.s.	n.s.	
Slakdolf	r	-.0529	-.3896	-.5808	.0317	Grauwe poon	r	-.4514	-.3885	-.2812	.0190
	p	n.s.	*	**	n.s.		p	*	*	n.s.	n.s.
Zeedonderpad 0 klasse	r	-.0318	-.2657	.0844	.1664	Sardien/pelser	r	.2654	-.2858	--	--
	p	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.		p	n.s.	n.s.		
Zeedonderpad >1 jaar	r	.0301	.1900	.3172	.0639	Sprot 0 klasse	r	-.0126	-.0621	.0846	-.2009
	p	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.		p	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Botervis	r	-.2929	.1549	-.2297	.0619	Sprot >1 jaar	r	.2577	--	--	--
	p	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.		p	n.s.			
Bot 0 klasse	r	.4204	-.3056	.1448	.2446	Marine juveniele migranten					
	p	*	n.s.	n.s.	n.s.	Koornaarvis	r	-.1859	.2041	.2377	--
Bot >1 jaar	r	-.2695	-.0096	-.2050	-.1058		p	n.s.	n.s.	n.s.	
	p	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	Haring 0 klasse	r	.6749	.3158	.5028	.2492
Grondels	r	.2858	--	.2858	--		p	***	n.s.	**	n.s.
	p	n.s.		n.s.		Haring >1 jaar	r	.0216	-.0811	.1005	-.0056
Zeenaalden	r	.5777	-.0602	.0116	.6023		p	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
	p	**	n.s.	n.s.	***	Zeebaars 0 klasse	r	.4496	.2879	.4705	--
Puitaal	r	-.3541	.7321	-.1888	-.2664		p	*	n.s.	**	
	p	n.s.	***	n.s.	n.s.	Zeebaars >1 jaar	r	--	.4181	.5169	--
							p		*	**	
Diadroom						Kabeljauw 0 klasse	r	-.3808	.0441	-.1730	-.3249
Fint	r	-.0233	-.2858	.1673	-.1037		p	*	n.s.	n.s.	n.s.
	p	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	Kabeljauw >1 jaar	r	.2477	-.0970	-.0864	-.0795
Aal	r	-.1616	-.3326	-.3358	.1979		p	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
	p	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	Smelt	r	.4471	.0523	.3746	.0790
Driedoornige stekelbaars	r	-.0170	-.0475	-.1047	-.1424		p	*	n.s.	*	n.s.
	p	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	Schar 0 klasse	r	-.5681	-.2856	-.2133	-.5348
Rivierprik	r	.5927	--	-.1449	.4492		p	**	n.s.	n.s.	**
	p	***		n.s.	*	Schar >1 jaar	r	-.4368	-.0536	-.3584	-.4487
Spiering 0 klasse	r	.3248	-.1200	.1573	-.1689		p	*	n.s.	*	*
	p	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	Wijting 0 klasse	r	-.1824	.0663	-.0652	-.2561
Spiering >1 jaar	r	.4233	.0154	-.3291	.4354		p	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
	p	*	n.s.	n.s.	*	Wijting >1 jaar	r	.0222	-.2148	-.2867	.3080
Zeeprik	r	.3079	--	.2046	.0271		p	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
	p	n.s.		n.s.	n.s.	Schol 0 klasse	r	.1071	.0262	.2277	-.1163
							p	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Mariene dwaalgasten						Schol >1 jaar	r	-.5812	.0758	-.1981	-.6695
Schurftvis	r	.3338	.1429	--	.0612		p	**	n.s.	n.s.	***
	p	n.s.	n.s.		n.s.	Pollak	r	.2305	--	-.1021	--
Dwergtong	r	.0816	--	-.1837	--		p	n.s.		n.s.	
	p	n.s.		n.s.		Tarbot 0 klasse	r	-.0153	.2876	.3108	.3336
Gewone pitvis 0 klasse	r	-.1227	.4836	-.0546	-.2138						

Gewone pitvis >1 jaar	p	n.s.	**	n.s.	n.s.		p	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
	r	-.0353	.5092	.2336	-.0144	Tarbot >1 jaar	r	-.1195	.1104	.2080	-.0362
Kleine pieterman	p	n.s.	**	n.s.	n.s.		p	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
	r	.4193	-.2592	.5959	-.2884	Griet	r	.0002	--	-.1476	.4504
Adderzeenaald	p	*	n.s.	***	n.s.		p	n.s.		n.s.	*
	r	-.2479	.3344	-.1021	--	Griet >1 jaar	r	-.1664	.0591	.2263	.1406
Driedradige meun	p	n.s.	n.s.	n.s.			p	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
	r	-.3220	-.3857	-.2035	--	Tong 0 klasse	r	-.5828	-.3993	-.2506	-.2384
Hondstong	p	n.s.	*	n.s.			p	**	*	n.s.	n.s.
	r	-.3186	--	--	-.2245	Tong >1 jaar	r	-.4139	-.1370	.0094	.2790
Zeepaard	p	n.s.			n.s.		p	*	n.s.	n.s.	n.s.
	r	--	.3062	--	--	Rode poon	r	-.0794	-.2469	-.2531	.1401
Heek	p		n.s.				p	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
	r	-.2858	--	--	--	Steenbolk 0 klasse	r	-.0987	.2938	.2310	.1244
Tongschar	p	n.s.					p	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
	r	.2877	.5399	.3286	.4294	Steenbolk >1 jaar	r	-.0204	.1200	-.1772	--
Harders	p	n.s.	**	n.s.	*		p	n.s.	n.s.	n.s.	
	r	-.0083	-.2458	.3674	--						
Mul	p	n.s.	n.s.	*		Zoetwater					
	r	.1914	.3828	.2245	--	Pos	r	.3062	--	--	--
Koolvis	p	n.s.	*	n.s.	*		p	n.s.			
	r	-.2503	.2041	.0204	--	Baars	r	.3062	--	--	--
	p	n.s.	n.s.	n.s.			p	n.s.			
Roggen spp.	r	--	-.2877	-.2612	--	Blankvoorn	r	.3062	--	--	--
	p		n.s.	n.s.			p	n.s.			
Vierdradige meun	r	-.0845	-.2245	-.0612	.0204	Snoekbaars	r	.3360	--	.3166	--
	p	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.		p	n.s.		n.s.	
Makreel	r	.1692	--	--	--	Garnaal					
	p	n.s.				Garnaal 0 klasse	r	-.1721	-.6986	-.6445	-.3671
Doornhaai	r	--	--	-.0612	--		p	n.s.	***	***	*
	p			n.s.		Garnaal >1 jaar	r	-.3104	-.7780	-.5628	-.2371
Horsmakreel 0 klasse	r	-.0014	-.1113	.2606	.2440		p	n.s.	***	**	n.s.
	p	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.						
Horsmakreel >1 jaar	r	-.0176	-.2961	.3675	-.2858						
	p	n.s.	n.s.	*	n.s.						
Dwergbolk 0 klasse	r	.0408	.2245	--	--						
	p	n.s.	n.s.								
Dwergbolk >1 jaar	r	.0780	.4360	-.0295	.0662						
	p	n.s.	*	n.s.	n.s.						
Zonnevis	r	--	.0204	--	--						
	p		n.s.								

(* = p < 0.05, ** = p < 0.01, *** = p < 0.001, n.s. = niet significant)

Tabel 19. Pearson product-moment correlatie coëfficiënten tussen het aantal garnaal per vangst (boven en onder de commerciële maat) en het aantal vissen per vissoort. Data afkomstig van najaarvangsten (N=5191), zodat N gelijk is voor alle vergelijkingen. Beide dichtheden zijn logaritmische getransformeerd voor de analyse, waarbij alleen die vissoorten zijn meegenomen die meer dan 50 keer gevangen zijn (onafhankelijk het aantal vis).

naam	distributie	voedsel	r	R ²	p	r	R ²	p
Tarbot 0 klasse	benthic	fish	0.023	0.001	n.s.	0.000	0.000	n.s.
Vijfdradige meun	benthic	fish	0.247	0.061	***	0.210	0.044	***
Gewone pitvis >1 jaar	benthic	invert.	-0.103	0.011	***	-0.092	0.008	***
Gewone pitvis 0 klasse	benthic	invert.	-0.115	0.013	***	-0.123	0.015	***
Grondels	benthic	invert.	0.228	0.052	***	0.168	0.028	***
Harnasmannetje	benthic	invert.	0.216	0.047	***	0.235	0.055	***
Puitaal	benthic	invert.	0.251	0.063	***	0.198	0.039	***
Tong >1 jaar	benthic	invert.	-0.037	0.001	**	-0.007	0.000	n.s.
Tong 0 klasse	benthic	invert.	0.266	0.071	***	0.310	0.096	***
Tongschar	benthic	invert.	-0.071	0.005	***	-0.078	0.006	***
Zeenaalden	benthic	invert.	0.220	0.048	***	0.139	0.019	***
Botervis	benthic	invert.	0.054	0.003	***	0.033	0.001	*
Bot >1 jaar	benthic	invert. fish	0.196	0.038	***	0.165	0.027	***
Bot 0 klasse	benthic	invert. fish	0.222	0.049	***	0.164	0.027	***
Grauwe poon	benthic	invert. fish	0.052	0.003	***	0.052	0.003	***
Griet	benthic	invert. fish	0.040	0.002	**	0.039	0.002	**
Griet >1 jaar	benthic	invert. fish	0.006	0.000	n.s.	0.003	0.000	n.s.
Kleine pieterman	benthic	invert. fish	0.005	0.000	n.s.	-0.004	0.000	n.s.
Schar >1 jaar	benthic	invert. fish	0.127	0.016	***	0.176	0.031	***
Schar 0 klasse	benthic	invert. fish	0.320	0.102	***	0.341	0.116	***
Schol >1 jaar	benthic	invert. fish	0.037	0.001	**	0.071	0.005	***
Schol 0 klasse	benthic	invert. fish	0.399	0.159	***	0.357	0.128	***
Slakdolf	benthic	invert. fish	0.238	0.057	***	0.248	0.061	***
Zeedonderpad >1 jaar	benthic	invert. fish	0.155	0.024	***	0.137	0.019	***
Zeedonderpad 0 klasse	benthic	invert. fish	0.208	0.043	***	0.194	0.037	***
Zandspielingen	benthic	polych.	-0.044	0.002	**	-0.006	0.000	n.s.
Aal	benthic	polych. invert. J fish	0.037	0.001	**	0.048	0.002	***
Dwergbolk >1 jaar	demersal	invert. fish	0.006	0.000	n.s.	0.033	0.001	*
Horsmakreel 0 klasse	demersal	invert. fish	-0.060	0.004	***	-0.048	0.002	***
Kabeljauw >1 jaar	demersal	invert. fish	-0.006	0.000	n.s.	0.019	0.000	n.s.
Kabeljauw 0 klasse	demersal	invert. fish	0.136	0.018	***	0.193	0.037	***
Rode poon	demersal	invert. fish	0.096	0.009	***	0.065	0.004	***
Steenbolk 0 klasse	demersal	invert. fish	-0.208	0.043	***	-0.072	0.005	***
Wijting >1 jaar	demersal	invert. fish	0.007	0.000	n.s.	0.033	0.001	*
Wijting 0 klasse	demersal	invert. fish	0.240	0.057	***	0.255	0.065	***
Zeebaars >1 jaar	demersal	invert. fish	-0.080	0.006	***	-0.093	0.009	***
Zeebaars 0 klasse	demersal	invert. fish	-0.003	0.000	n.s.	-0.002	0.000	n.s.
Driedoornige stekelbaars	pelagic	invert. fish	-0.021	0.000	n.s.	-0.014	0.000	n.s.
Haring >1 jaar	pelagic	invert. fish	0.018	0.000	n.s.	0.023	0.001	n.s.
Haring 0 klasse	pelagic	invert. fish	0.157	0.025	***	0.086	0.007	***
Koorbaarvis	pelagic	invert. fish	-0.062	0.004	***	-0.049	0.002	***
Smelt	pelagic	invert. fish	-0.026	0.001	n.s.	-0.001	0.000	n.s.
Spiering >1 jaar	pelagic	invert. fish	0.167	0.028	***	0.125	0.016	***
Spiering 0 klasse	pelagic	invert. fish	0.196	0.039	***	0.115	0.013	***
Sprot 0 klasse	pelagic	polych.	0.080	0.006	***	0.056	0.003	***
Fint	pelagic	polych. fish	0.076	0.006	***	0.012	0.000	n.s.

(*= $p < 0.05$, **= $p < 0.01$, ***= $p < 0.001$, n.s.=niet significant)

Tabel 20 (2 delen). Overzicht van Eta² in procenten van de verschillende factoren in Model 1 voor bentische en demersale vissoorten die wel of niet garnalen in hun dieet hebben. Significante correlaties zijn vetgedrukt aangegeven. Voor variabelen op intervalschaal is een +/- teken gegeven in de laatste kolom die, in het geval van een significante correlatie, het teken van de richtingscoëfficiënt geeft; een + betekent dat er een positieve significante correlatie bestaat tussen de variabele en de dichtheden vis van een bepaalde soort. De vissoorten zijn gegroepeerd op stratum (pelagisch, demersaal of bentisch) en voedsel (invertebraten, vis, of polychaeten).

Vissoort	Stratum	Voedsel	JAAR	AREA	LONG	DEPTH	STEMP	SSAL	TIJ	NAP	PSTROOM	GARNTJE	GARNAAL
Botervis	bent.	inv	1.6	0.4	0.1	0.1	-0.7	0.2	0	0.2	0	0.1	0
Gewone pitvis 0-klasse	bent.	inv	1.9	0.3	-0.4	0.1	0	0.1	0.1	0	0	+0.4	-0.5
Gewone pitvis 1+ klasse	bent.	inv	1.9	0.3	0.2	0	0	0.1	0	0	+0.3	+0.5	0
Grondels	bent.	inv	6.5	0.8	-0.4	0	0.1	-0.6	0.1	0	-0.3	+1.6	0.1
Harnasmannetje	bent.	inv	6.3	1.3	0	0.3	0.1	0.2	+0.3	0.2	0	+0.5	0.2
Puitaal	bent.	inv	4.4	1.3	0.2	0.2	-0.3	0.2	0	0	0	0.1	+0.5
Tong 0-klasse	bent.	inv	8.9	2.1	0.2	0.2	0	0.1	0	-0.3	0	+0.7	+0.4
Tong 1+ klasse	bent.	inv	3.4	3.3	+0.3	+0.4	0	0	+0.7	0	0.1	0.3	+0.3
Tongschar	bent.	inv	1.3	2.8	0.1	0.1	0.1	0	0.2	0	0.1	0.1	0
Zeenaalden	bent.	inv	5.1	0.6	0	0	0	0	0.1	0	0	0	0.1
Aal	bent.	inv/vis	3.8	0.8	+0.9	0.1	0	0.1	0	0	0	0.1	0
Bot 0-klasse	bent.	inv/vis	2.9	2.1	0	-0.5	0	0.1	0.2	0	0	0.1	0.1
Bot 1+ klasse	bent.	inv/vis	3	1.7	+0.3	0.1	0.2	0	0.2	0.1	-0.4	+0.2	0.2
Grauwe poot	bent.	inv/vis	1	1	0	0	0.1	0	0	0	0	0	0
Griet	bent.	inv/vis	3	1.6	0	0	0	0.1	0	0.1	0.1	0.1	0.1
Kleine pieterman	bent.	inv/vis	0.9	2.5	0	0	0	0	0	0.1	0	0.1	0.1
Schar 0-klasse	bent.	inv/vis	13.7	0.3	0	0	0	0.1	0.1	0	0	+0.2	0.1
Schar 1+ klasse	bent.	inv/vis	11	0.6	0.1	0	0	0.1	0.2	-0.4	0	+0.5	-0.5
Schol 0-klasse	bent.	inv/vis	5.8	0.7	0	0.1	0	0	+0.4	0.1	0	0.1	+1.9
Schol 1+ klasse	bent.	inv/vis	3.5	1.7	+0.4	0.1	0	0	0.1	-0.2	0	0	+0.3
Slakdolf	bent.	inv/vis	4.3	3.2	0	0.1	0	0.2	0	0	0	0	+0.7
Zeedonderpad 0-klasse	bent.	inv/vis	9.6	0.8	0	0.5	0.2	0	0.1	0	0	0	+0.7
Zeedonderpad 1+ klasse	bent.	inv/vis	6.7	1.1	+0.7	0.2	-0.6	0.1	+0.2	0.2	0	+0.3	0
Dwergbolke	dem.	inv/vis	3.5	0.1	0.1	0	0	0.1	0	0.1	0	0.1	0
Horsmakreel 0-klasse	dem.	inv/vis	1.6	1	-0.4	0.3	0.1	-0.6	0	0.3	0	0	0
Horsmakreel 1+ klasse	dem.	inv/vis	0.6	0.1	0.1	0	0	0	0.2	0	0.2	0	0
Kabeljauw 0-klasse	dem.	inv/vis	13.2	0.4	0	0	0	0	0	0	0	0	+0.5
Kabeljauw 1+ klasse	dem.	inv/vis	1.9	0.1	0.1	0.2	0	0.1	0	0.1	0	0	0
Rode poot	dem.	inv/vis	7.3	0.3	0	0	0	0.2	0.2	0.2	0	0.1	0
Steenbolke 0-klasse	dem.	inv/vis	6.7	0.7	0.1	+0.5	0.1	0	0	-0.3	0	0	+0.6

Steenbolk 1+ klasse	dem.	inv/vis	0.4	1.2	0	0.2	0	0.1	0.1	0	0.2	0	0
Wijting 0-klasse	dem.	inv/vis	11.9	0.6	0	0.4	0	0	-0.2	-0.2	0	0	+0.8
Wijting 1+ klasse	dem.	inv/vis	9.2	0.8	0	0.7	0.1	+0.5	0	0.1	0	0.1	0
Zeebaars	dem.	inv/vis	0.3	1.3	0	0	0.1	0.1	0	0	0	0	0
Garnaal 0-klasse	bent	inv.	4	0.5	0	0	0	0	0.1	0.1	-0.4	-0.4	-0.4
Garnaal 1+ klasse	bent	inv.	4.7	0.9	-0.4	0	0	0	0	0.1	-0.6	-0.6	-0.6
Zandspieringen	bent	poly	3.2	2.8	-0.8	0.5	0.1	0.1	0	0	0	0	0
Tarbot	bent	vis	0.8	0.1	0.2	0	0.1	0	0.2	0.1	0	0	0
Vijfdradige meun	bent	vis	5.8	0.8	0	0.3	0	0	0	0.1	0.1	0.1	0.1
Haring 0-klasse	pelag.	inv/vis	18.8	1.1	0	-1	0	-0.4	0	0	0	0	0
Haring 1+ klasse	pelag.	inv/vis	0.9	1.2	0	0	0.1	0	0	0	0	0	0
Koornaarvis	pelag.	inv/vis	0.6	0.7	0	-0.5	0	0.2	0	0	0	0	0
Smelt	pelag.	inv/vis	1	0.6	-0.7	0	0	0	0.3	0.1	0	0	0
Spierring 0-klasse	pelag.	inv/vis	3.6	4.9	+0.3	0.3	0	0	0.1	0.1	0	0	0
Spierring 1+ klasse	pelag.	inv/vis	3.5	3.6	0.2	0.3	0	0	0.1	0	0	0	0
Sprot 0-klasse	pelag.	poly	10.2	1.5	0.2	0.2	0	0.1	0	0.1	0	0	0
Sprot 1+ klasse	pelag.	poly	3	2.1	+0.3	0.1	0	0	+0.5	0	-0.3	-0.3	-0.3
Fint	pelag.	poly/vis	7.5	0.1	0.1	0.4	0	0	0	0.1	0	0	0

Vissoort	Stratum	Voedsel	TJ2	NAP2	DEPTH2	SSAL2	PSTROOM2	JAAR * AREA	AREA * DEPTH	AREA * SSAL	Model	Error	Total
Botervis	bent.	inv	0.1	0.1	0.3	0.2	0	10.1	0.9	0.4	16.2	83.8	100
Gewone pitvis 0-klasse	bent.	inv	0.1	0	0.1	0.1	0	8.5	0.3	0.3	16.1	83.9	100
Gewone pitvis 1+ klasse	bent.	inv	0	0.2	0	0.1	-0.5	9.1	1	0.3	19.3	80.7	100
Grondels	bent.	inv	0	0	0.1	+0.5	0.2	15.2	0.6	0.7	41.7	58.3	100
Harnasmannetje	bent.	inv	0.2	0.1	0	0.1	0	12	1.1	1.3	35.1	64.9	100
Puitaal	bent.	inv	0	0.1	-0.3	-0.3	0.1	7.9	1.1	0.9	42.5	57.5	100
Tong 0-klasse	bent.	inv	0	0	0	0.2	0.2	12.6	0.3	1.8	45.4	54.6	100
Tong 1+ klasse	bent.	inv	-0.5	0	-0.3	0	0	10.9	0.4	3.1	37.3	62.7	100
Tongschar	bent.	inv	0.1	0	0.1	0	0	8.6	0	2.5	14.9	85.1	100
Zeenaalden	bent.	inv	0.1	0	0	0	0.1	16	0.5	0.5	30.9	69.1	100
Aal	bent.	inv/vis	0	0	0	0.1	0.2	12.7	0.6	0.8	31.6	68.4	100
Bot 0-klasse	bent.	inv/vis	0.1	0	0.2	0	0	14.1	1.3	1.9	31.4	68.6	100
Bot 1+ klasse	bent.	inv/vis	+0.2	0	0.1	0	0.1	9.8	0.7	1.4	36.9	63.1	100
Grauwe poon	bent.	inv/vis	0.1	0	0	0	0	11.8	0.8	1.1	18.2	81.8	100
Griet	bent.	inv/vis	0.1	0	0	0.1	0	10.5	1	2	18.2	81.8	100
Kleine pieterman	bent.	inv/vis	0	0.1	0	0	0	10.6	0.7	2.9	14	86	100
Schar 0-klasse	bent.	inv/vis	0.1	0	0	0.1	0	13.4	0.5	0.3	46	54	100
Schar 1+ klasse	bent.	inv/vis	0.2	-0.3	0	0.2	0	16.9	0.7	0.5	34.9	65.1	100
Schol 0-klasse	bent.	inv/vis	-0.4	0	0	0	-0.2	8.4	0.3	0.6	55.3	44.7	100
Schol 1+ klasse	bent.	inv/vis	0.1	0	0.1	0	-0.2	6.6	0.1	1.3	47.2	52.8	100
Slakdolf	bent.	inv/vis	0	0	0	-0.4	0	12.8	0.5	3	42.1	57.9	100
Zeedonderpad 0-klasse	bent.	inv/vis	0.1	0	0	0	0.1	14.6	0.8	0.7	33.8	66.2	100
Zeedonderpad 1+ klasse	bent.	inv/vis	0.2	0	0.2	0.2	0.1	8.3	0.4	1.1	36	64	100
Dwergbolke	dem.	inv/vis	0	0	0	0.1	0	15.7	2.4	0.1	31	69	100
Horsmakreel 0-klasse	dem.	inv/vis	0	-0.4	0.2	+0.6	0	10.3	1	0.5	20.4	79.6	100
Horsmakreel 1+ klasse	dem.	inv/vis	0.2	0	0	0	0.1	8.8	0	0.1	13.7	86.3	100
Kabeljauw 0-klasse	dem.	inv/vis	0	0	0.1	0	0	20	0.7	0.2	55.3	44.7	100
Kabeljauw 1+ klasse	dem.	inv/vis	0	0.1	0	0.1	0	9.4	1.2	0.2	17.3	82.7	100
Rode poon	dem.	inv/vis	0.2	0.1	0	-0.4	0	19.1	0.3	0.4	33.2	66.8	100
Steenbolke 0-klasse	dem.	inv/vis	0	0	0	0	0.1	11.3	0.5	0.7	45.5	54.5	100
Steenbolke 1+ klasse	dem.	inv/vis	0.1	0	0.3	0.1	0.2	5.1	0.2	1.4	12.4	87.6	100
Wijting 0-klasse	dem.	inv/vis	+0.2	0.1	0.1	0	0	12.2	0.4	0.5	50.3	49.7	100
Wijting 1+ klasse	dem.	inv/vis	0	0	0.1	-0.7	0	9.7	1.6	0.7	31.5	68.5	100
Zeebaars	dem.	inv/vis	0	0	0	0.1	0	3.7	0.6	0.9	9.7	90.3	100

Garnaal 0-klasse	bent	inv.	0.1	0.1	0.1	0	+0.5	12.1	0.7	0.5	47.1	52.9	100
Garnaal 1+ klasse	bent	inv.	0	0	0.1	0	+1	12.9	0.9	0.8	36.6	63.4	100
Zandspieringen	bent	poly	0.1	0	0	0	0.1	13.1	4.6	3.4	27.8	72.2	100
Tarbot	bent	vis	0.2	0	0	0	0	6.7	0.3	0.1	10.8	89.2	100
Vijfdradige meun	bent	vis	0	+0.3	-0.2	0	0.2	15.4	0.9	0.6	49.4	50.6	100
Haring 0-klasse	pelag.	inv/vis	0	0	0.2	+0.3	0	13.1	0.8	0.9	48.1	51.9	100
Haring 1+ klasse	pelag.	inv/vis	0	0	0	0.1	0	6.9	0.4	1	11	89	100
Koornaarvis	pelag.	inv/vis	0	0	0.1	0.3	0	7.2	0.8	1	12.4	87.6	100
Smelt	pelag.	inv/vis	0.2	0	0	0	0	13.9	0.5	0.5	19.6	80.4	100
Spiering 0-klasse	pelag.	inv/vis	0	0.1	0.1	0	0	11.6	1.2	4.2	38.3	61.7	100
Spiering 1+ klasse	pelag.	inv/vis	0.1	0	0.1	0.1	0	13.5	1	3.3	38	62	100
Sprot 0-klasse	pelag.	poly	0	0	0.1	0	0	13	0.3	1.1	37.2	62.8	100
Sprot 1+ klasse	pelag.	poly	-0.5	0	0.1	0	0.1	10.1	0.2	1.6	33.1	66.9	100
Fint	pelag.	poly/vis	0	0	0	0	0	16.5	0.5	0.3	29.5	70.5	100

Tabel 21 (2 delen). Overzicht van Eta² in procenten van de verschillende factoren in Model 2 voor bentische en demersale vissoorten die wel of niet garnalen in hun dieet hebben. Significante correlaties (p<0.05) zijn vetgedrukt aangegeven. Voor variabelen op intervalschaal is een +/- teken gegeven in de laatste kolom die, in het geval van een significante correlatie, het teken van de richtingscoëfficiënt geeft; een + betekent dat er een positieve significante correlatie bestaat tussen de variabele en de dichtheid van vis van een bepaalde soort. De vissoorten zijn gegroepeerd op stratum (pelagisch, demersaal of bentisch) en voedsel (invertebraten, vis, of polychaeten).

Vissoort	Stratum	Voedsel	JAAR	AREA	LONG	DEPTH	TFASE	SECC	STEMP	TIJ	MOSSEL	SUBST	NAP	KORREL	PSTROOM
Botervis	bent.	inv	1.7	0.5	0.3	0.1	0.2	0.4	-0.9	0	-0.6	+2	0	0.2	0
Gewone pitvis 0-klasse	bent.	inv	0.5	0.5	0.4	0.2	0	0	0.1	0	0	0	0.3	0.5	0
Gewone pitvis 1+ klasse	bent.	inv	0.3	1.6	-1.1	0.2	+0.7	0	+0.7	0.3	0.2	0.5	0	0	0.2
Grondels	bent.	inv	2.4	0.3	0	0.2	0.2	0.3	-0.5	0	0	0.3	0	+0.4	0
Harnasmannetje	bent.	inv	10.4	0.5	0.2	+1.6	0.1	0	0.3	0	0	0	0.2	0	0.3
Puitaal	bent.	inv	0.7	2.9	0.1	0.5	0	-1.2	0.1	0	0	0	0	-1.1	0.1
Tong 0-klasse	bent.	inv	10.5	0.7	0.1	+1.1	0.3	-1.5	+1.7	0.3	0.1	0	-0.4	-0.3	0.1
Tong 1+ klasse	bent.	inv	0.5	1.6	0.2	0	0	-1.5	0.3	0.1	0.1	0	0.2	0	0
Tongschar	bent.	inv	2.4	1.4	0.4	0	+1.2	0.3	0	+0.6	0.1	0.6	0.6	0.3	0.2
Zeenaalden	bent.	inv	1	0.3	0.1	0	0.1	-1.3	0.1	0	0.2	0.2	0.1	0	0
Aal	bent.	inv/vis	1.6	0.8	0.2	0.1	0	0.3	0.4	0.1	+1.8	0	0	-1.3	0.1
Bot 0-klasse	bent.	inv/vis	7.6	1.1	0.1	0.1	+0.6	-2.3	-2	0.2	+0.5	-0.5	0.2	-1.4	0.1
Bot 1+ klasse	bent.	inv/vis	4	2.1	0	+2.3	+0.8	-1.2	0	0	0.4	0.3	+0.6	0.1	0.2
Grauwe poot	bent.	inv/vis	2.9	2.1	+2.6	0	0.2	0.1	0	0	0.3	-1.7	0	0.5	0
Griet	bent.	inv/vis	0.5	0.6	0	0	0.1	0.1	0.2	0	0	0	0	+1.1	0.2
Kleine pieterman	bent.	inv/vis	4	2.7	-1	0.1	+0.9	+1.1	0.3	0	+2.4	0.2	0	0.3	0
Schar 0-klasse	bent.	inv/vis	12.8	0.3	0	0.1	0	0.1	0.2	0.3	0	0	0.1	0	0.1
Schar 1+ klasse	bent.	inv/vis	2.2	1.1	0.1	0	0.1	0	0.2	0.4	0	0	+0.8	0	0.1
Schol 0-klasse	bent.	inv/vis	4.7	1.8	-0.9	0.7	+0.4	-0.5	0	0.4	0	0	0.2	0.1	0.2
Schol 1+ klasse	bent.	inv/vis	1	2.5	0	+0.5	0	-0.6	0	0.1	0	+1	0	0.1	0
Slakdolf	bent.	inv/vis	15.7	0.4	0	+1.2	+0.5	-1	0.1	0.1	0	0	0	0.3	0.2
Zeedonderpad 0-klasse	bent.	inv/vis	14.1	2	0	1.4	+0.6	0	0.1	0.2	0	0	0	0	0.1
Zeedonderpad 1+ klasse	bent.	inv/vis	5	0.6	0	0.1	0.1	-1.1	0.1	0.1	0.2	0.2	0.4	0.1	0
Dwergbolke	dem.	inv/vis	2.2	0.9	0.1	0	0.1	0.1	0	0	0.1	0.1	0.1	0.1	0
Horsmakreel 0-klasse	dem.	inv/vis	0.5	5.5	0.1	0.9	0	0.1	0.1	0	0.6	0.1	0.1	0.4	-1.3
Kabellauw 0-klasse	dem.	inv/vis	5.2	0.8	0	+0.8	0.2	0	0	0	0.1	-0.7	0	+0.5	0.1
Kabellauw 1+ klasse	dem.	inv/vis	9.3	2.6	0.1	0.6	0	0	0.2	0	0.2	0.1	0	0.2	0.1
Rode poot	dem.	inv/vis	3.6	0.7	0.5	0.1	0.1	0.5	0.1	-0.6	0.1	0.6	0.1	0	0.1
Steenbolke 0-klasse	dem.	inv/vis	1.9	1.1	0.1	0	+1	0.1	+0.5	+0.8	0.1	0	0.4	0.1	0
Wijting 0-klasse	dem.	inv/vis	11.3	0.3	0	+1	+0.5	+0.9	+0.7	0.3	0.1	-1	0.1	0.1	0.1

Wijting 1+ klasse	dem.	inv/vis	0.8	0.5	0	0	0.3	0	0.2	0	0.1	0	0.1	0
Zeebaars	dem.	inv/vis	0.7	0.2	0.1	0.1	0	0.1	0.1	0	0.3	0	0.1	0
Garnaal 0-klasse	bent	inv.	3.2	1.5	0.1	0	0.1	0.1	0	0	-1.2	0.2	0	0
Garnaal 1+ klasse	bent	inv.	6.8	1.8	0.4	0.3	0.1	0.2	0.3	0.2	0.2	-0.5	0	0.1
Tarbot	bent	vis	1.2	0.6	0.4	0.2	0	0	0	0.3	0.1	0	+4.2	0.1
Vijfdradige meun	bent	vis	4.3	1.4	0.1	+0.5	-1.7	-0.5	0	0.3	0.3	-0.5	0	0
Zandspijering	bent	poly	2.6	1.5	-0.8	-1	0	0	0	0.1	0	-0.8	0	0.3
Haring 0-klasse	pelag.	inv/vis	6.9	1.7	0	-1.1	0.2	0.1	-0.6	0.2	0.4	0	0	0
Haring 1+ klasse	pelag.	inv/vis	0.6	0.5	0	0.1	0	0.1	0	0.2	0	0.1	0	0.1
Smelt	pelag.	inv/vis	3.1	0.9	0.4	0	0.1	0.2	0	0.1	0.1	0.1	0.1	0
Spiering 0-klasse	pelag.	inv/vis	3.1	2.7	0.3	-1.7	0.1	-1.5	0.1	-0.9	+0.5	0	0	0
Spiering 1+ klasse	pelag.	inv/vis	2.6	1.2	0	-0.5	0.1	-0.7	-1.5	-0.4	+0.7	0	0	0
Fint	pelag.	poly/vis	1.4	0.9	0	0	0	-0.8	0.1	0.5	0.3	0	0	0
Sprot 0-klasse	pelag.	poly	4.6	1.6	-1.3	-1.2	0.2	-0.6	0.3	0.1	-1.3	0.3	0	0.2
Sprot 1+ klasse	pelag.	poly	0.5	0.1	0.2	0.2	0.1	0	0	0.1	0.1	0.1	0.2	0

Vissoort	Stratum	Voedsel	GARNTJE	GARNAAL	TIJ2	NAP2	DEPTH2	SECC2	KORREL2	PSTROOM2	TFASE2	JAAR * AREA	AREA * DEPTH	Model	Error	Total
Botervis	bent.	inv	0.6	0.5	0.1	0	0	0.3	0.2	0	0.1	3.6	0.1	12.1	87.9	100
Gewone pitvis 0-klasse	bent.	inv	0	0.1	0.1	0	0.4	0	0.3	0.2	0	3.3	0.4	10.1	89.9	100
Gewone pitvis 1+ klasse	bent.	inv	0.5	0	0.4	0	0.1	0	0	0.2	0.5	1.5	1.3	11	89	100
Grondels	bent.	inv	-6.1	0	0	0.1	0	0.1	0.1	0	0.3	5.4	0.8	43.6	56.4	100
Harnasmannetje	bent.	inv	0.3	0.1	0	0.1	-0.7	0.1	0	0.2	0.1	5.3	0.7	46.5	53.5	100
Puitaal	bent.	inv	0.2	0.4	0	0	0	0.2	+0.5	0	0	2.7	0.9	39.5	60.5	100
Tong 0-klasse	bent.	inv	0	0.2	0.2	-0.5	-0.5	+0.4	+0.9	0	0.3	9.8	0.6	45.1	54.9	100
Tong 1+ klasse	bent.	inv	0	0.4	0.1	0.3	0.1	+1.1	0	0	0	7	1.9	21.6	78.4	100
Tongschar	bent.	inv	0.2	0	-1	0.2	0.1	0.4	0.1	0.4	-0.9	1.9	0.9	11.4	88.6	100
Zeenaalden	bent.	inv	+0.5	0.2	0	0	0	+0.5	0	0.1	0.1	3.9	1.1	32.1	67.9	100
Aal	bent.	inv/vis	0.4	0.2	0	0	0.2	0.2	+0.9	0.2	0	5.3	0.2	24.4	75.6	100
Bot 0-klasse	bent.	inv/vis	0.2	0	0.2	0.1	0.2	+2	+0.9	0.1	0.3	5.2	0.8	37.6	62.4	100
Bot 1+ klasse	bent.	inv/vis	0	0.4	0	+1	0.2	0.4	0.2	0.4	-0.6	5.1	2.5	30.7	69.3	100
Grauwe poon	bent.	inv/vis	0.1	0	0	0	0.1	0.3	0.3	0.1	0.3	7.3	0.9	14.6	85.2	100
Griet	bent.	inv/vis	0	0	0	0	0.2	0	-0.7	0.4	0.1	6	0.4	11.1	88.9	100
Kleine pieterman	bent.	inv/vis	0.2	0	0.1	0	0.2	-0.3	0.2	0.1	-0.3	4.2	0.4	18.7	81.3	100
Schar 0-klasse	bent.	inv/vis	0	0.3	0.3	0	0.2	0	0	0.1	0	7.7	0.2	34.4	65.6	100
Schar 1+ klasse	bent.	inv/vis	0.1	0.3	0.4	0.4	0	0	0	0	0.1	2.3	0.7	10.9	89.1	100
Schol 0-klasse	bent.	inv/vis	+0.9	+0.6	0.3	0	-1.2	0	0.1	-0.5	-0.5	5.2	2.5	43.6	56.2	100
Schol 1+ klasse	bent.	inv/vis	0.4	0.2	0	0.1	-1.2	0.1	0.1	0	0.1	5.4	2.9	35.4	64.6	100
Slakdolf	bent.	inv/vis	0.1	0	0.1	0	-0.7	0.3	0.2	0.1	0.3	7.5	0.4	42.2	57.8	100
Zeedonderpad 0-klasse	bent.	inv/vis	+0.5	0	0.2	0	0.1	0	0	0	-0.5	7	1.7	45.4	54.6	100
Zeedonderpad 1+ klasse	bent.	inv/vis	0	+1.1	0.1	0.3	0.1	+0.5	0	0.1	0.1	8	1	33.8	66.2	100
Dwergbolke	dem.	inv/vis	0.5	0.2	0	0.1	0.1	0.2	0.1	0.1	0.1	5.9	2.7	24.4	75.6	100
Horsmakreel 0-klasse	dem.	inv/vis	0.1	0.1	0	0	0.2	0.3	0.4	+0.6	0	3.6	3.6	14.3	85.7	100
Kabeljauw 0-klasse	dem.	inv/vis	0	0	0	0	-0.7	0	0.3	0.3	0.1	11.8	0.2	38.9	61.1	100
Kabeljauw 1+ klasse	dem.	inv/vis	0	0	0	0	0.3	0	0.1	0.1	0	13	5.7	31.3	68.7	100
Rode poon	dem.	inv/vis	0	0.1	+0.7	0.1	0.1	0.4	0	0.1	0.1	6.8	0.8	19.8	80.2	100
Steenbolke 0-klasse	dem.	inv/vis	0	0.4	-0.7	0.4	0.1	0.1	0	0	-0.8	5.9	3	31.7	68.3	100
Wijting 0-klasse	dem.	inv/vis	0	+0.4	0.3	0	-1.4	-1.1	0.1	0.2	-0.5	9.8	0.7	49	51	100
Wijting 1+ klasse	dem.	inv/vis	0	0.1	0	0	0	0.1	0.1	0	0.2	3.9	0.4	11.1	88.9	100
Zeebaars	dem.	inv/vis	0	0	0	0	0.1	0.1	0.1	0	0	2.5	0.4	8.3	91.7	100
Garnaal 0-klasse	bent	inv.			0	0.2	0	0.1	0	0	0.1	10.6	1.6	32.5	67.5	100
Garnaal 1+ klasse	bent	inv.			0.3	0.2	0.5	-1.1	0.1	0.1	0.1	8.9	2.2	30.2	69.8	100

Tarbot	bent	vis	0.2	+10	0.3	0	0	0	0	4.9	0.9	24	76	100
Vijfdradige meun	bent	vis	0.2	0	-0.4	0.2	0	0	-1.4	4.6	0.4	49.3	50.7	100
Zandspieringen	bent	poly	0.1	0	+2	0.1	-0.5	0	0	3.5	4	28.8	71.2	100
Haring 0-klasse	pelag.	inv/vis	0.3	0.2	+0.9	0.3	0.2	0	0.2	4.5	1.7	35.2	64.8	100
Haring 1+ klasse	pelag.	inv/vis	0.2	0.1	0.2	0.1	0	0.1	0	1.3	1	5.7	94.3	100
Smelt	pelag.	inv/vis	0	0	0	0.1	-0.5	0	0	3.8	2.6	27.5	72.5	100
Spierring 0-klasse	pelag.	inv/vis	+0.9	0	+2.5	+0.5	+1.3	0	0.2	3.9	1.3	36.7	63.3	100
Spierring 1+ klasse	pelag.	inv/vis	0.4	0	+1	0.1	+0.8	0	0	5.5	0.6	36.7	63.3	100
Flint	pelag.	poly/vis	+0.6	0	0.1	+0.9	0	0	0	3.6	1.3	18.4	81.6	100
Sprot 0-klasse	pelag.	poly	0.1	0	+1.2	0.3	0	0.1	0	9.3	0.2	28.7	71.3	100
Sprot 1+ klasse	pelag.	poly	0.1	0.1	0.2	0	0	0	0	3	0	5.9	94.1	100

Tabel 22. Percentage significante modeltermen (Model 1) van de 48 vissoorten en leeftijdscategorien, onderverdeeld naar het type voedsel (invertebraten, vis, polychaeten) en de verticale verspreiding (bentisch, demersaal, pelagisch)

	Voedsel						Stratum			
	inv	inv/vis	poly	poly/vis	vis	totaal	bent	dem	pelag	totaal
JAAR	67	67	100	100	50	69	75	55	67	69
AREA	42	37	100	0	50	42	50	9	56	42
LONG	33	23	67	0	0	27	32	9	33	27
DEPTH	17	33	33	100	50	31	21	36	56	31
STEMP	17	3	0	0	0	6	11	0	0	6
SSAL	8	10	0	0	0	8	4	18	11	8
TIJ	17	10	33	0	0	13	14	9	11	13
NAP	8	13	0	0	0	10	11	18	0	10
PSTROOM	33	3	33	0	0	13	18	0	11	13
GARNTJE	42	13	0	0	0	19	32	0	0	19
GARNAAL	33	27	0	0	0	25	32	27	0	25
TIJ2	8	10	33	0	0	10	11	9	11	10
NAP2	0	7	0	0	50	6	7	9	0	6
DEPTH2	17	0	0	0	50	6	11	0	0	6
SSAL2	17	17	0	0	0	15	11	27	11	15
PSTROOM2	25	7	0	0	0	10	18	0	0	10
JAAR * AREA	67	63	100	100	50	67	68	55	78	67
AREA * DEPTH	17	20	33	0	50	21	18	18	33	21
AREA * SSAL	42	37	100	0	0	40	46	9	56	40
Model	75	80	100	100	50	79	82	73	78	79
Aantal soorten	12	30	3	1	2	48	28	11	9	48

Tabel 23. Percentage significante modeltermen (Model 2) van de 45 vissoorten en leeftijdscategorien, onderverdeeld naar het type voedsel (invertebraten, vis, polychaeten) en de verticale verspreiding (bentisch, demersaal, pelagisch)

	Voedsel						Stratum			
	inv	inv/vis	poly	poly/vis	vis	total	bent	demer	pelag	total
JAAR	50	78	67	0	50	67	68	67	63	67
AREA	17	37	33	0	50	31	36	22	25	31
AREA2	17	37	33	0	50	31	36	22	25	31
LONG	8	11	67	0	0	13	18	0	13	13
DEPTH	25	44	67	0	50	40	36	44	50	40
TIJ	8	11	0	0	0	9	4	22	13	9
TFASE	17	30	0	0	50	24	32	22	0	24
SECC	33	37	33	100	50	38	43	11	50	38
STEMP	33	19	0	0	0	20	18	22	25	20
MOSSEL	17	19	33	0	0	18	18	0	38	18
SUBST	17	19	33	0	50	20	25	22	0	20
NAP	8	7	0	0	50	9	14	0	0	9
KORREL	25	26	33	0	0	24	25	11	38	24
PSTROOM	0	4	0	0	0	2	0	11	0	2
GARNTJE	17	7	0	0	0	9	14	0	0	9
GARNAAL	0	11	0	0	0	7	7	11	0	7
TIJ2	8	11	0	100	0	11	4	22	25	11
NAP2	8	4	0	0	50	7	11	0	0	7
DEPTH2	17	30	67	0	50	29	25	22	50	29
SECC2	33	19	0	100	0	22	25	11	25	22
KORREL2	17	22	33	0	0	20	21	0	38	20
PSTROOM2	0	7	0	0	0	4	4	11	0	4
TFASE2	8	22	0	0	50	18	21	22	0	18
JAAR * AREA	50	67	33	0	50	58	61	67	38	58
AREA * DEPTH	25	37	33	0	0	31	29	44	25	31
Model	67	81	67	100	100	78	79	78	75	78
Aantal soorten	12	27	3	1	2	45	28	9	8	45

Tabel 24. Gemiddeld percentage verklaarde variantie, waarbij alle vissoorten zijn samengenomen voor de Modeltermen van Model 1 en Model 2.

Factor	Model 1	Model 2
JAAR	4.91	4.06
AREA	1.24	1.28
LONG	0.17	0.28
DEPTH	0.19	0.46
STEMP	0.07	0.3
SSAL	0.11	
TIJ	0.11	0.19
NAP	0.08	
PSTROOM	0.06	0.1
GARNTJE	0.13	0.26
GARNAAL	0.18	0.14
TFASE		0.27
SECC		0.49
MOSSEL		0.3
SUBST		0.29
NAP		0.21
KORREL		0.34
TIJ2	0.1	0.19
NAP2	0.04	0.32
DEPTH2	0.08	0.42
SSAL2	0.12	
SECC2		0.31
KORREL2		0.24
PSTROOM2	0.09	0.11
TFASE2		0.22
JAAR * AREA	11.5	5.78
AREA * DEPTH	0.76	1.3
AREA * SSAL	1.14	
Model	31.3	27.7
Error	68.7	72.3
Total	100	100

Tabel 25. Pearson correlatiecoëfficiënten (r), niveau van significante (p) en monstergrootte (N) voor de correlatie tussen totaal aantal vis (N/1000m²), biomassa vis (g/1000m²), de Shannon-Wiener index voor soortendiversiteit H' en de verschillende abiotische factoren.

		Dichtheid	Biomassa	Shannon H'
YEAR	r	-.0455	-.0671	-.0178
	N	5191	5191	5191
	p	0.001	0.000	0.199
LONG	r	.2429	.1616	.1771
	N	5191	5191	5191
	p	0.000	0.000	0.000
DEPTH	r	-.2308	-.1514	.0378
	N	5191	5191	5191
	p	0.000	0.000	0.006
TFASE	r	-.0215	.0115	.0327
	N	2789	2789	2789
	p	0.256	0.544	0.084
SECC	r	-.1837	-.1429	-.1027
	N	2722	2722	2722
	p	0.000	0.000	0.000
STEMP	r	-.0933	-.1218	-.0519
	N	4975	4975	4975
	p	0.000	0.000	0.000
SSAL	r	-.0070	-.0518	-.0385
	N	1433	1433	1433
	p	0.792	0.050	0.145
TIJ	r	.0075	.0191	.0482
	N	5114	5114	5114
	p	0.589	0.171	0.001
MOSSEL	r	-.0304	.0022	.0065
	N	824	824	824
	p	0.383	0.950	0.853
SUBST	r	-.1286	-.1152	-.0137
	N	824	824	824
	p	0.000	0.001	0.695
NAP	r	.1847	.1268	.0598
	N	4697	4697	4697
	p	0.000	0.000	0.000
KORREL	r	-.0569	-.0663	-.0393
	N	3833	3833	3833
	p	0.000	0.000	0.015
STROOM	r	.0361	.0167	.0030
	N	5041	5041	5041
	p	0.010	0.235	0.834
PSTROOM	r	-.0553	-.0627	-.0174
	N	5041	5041	5041
	p	0.000	0.000	0.216

Tabel 26 (4 delen). De resultaten van de variantieanalyse van achtereenvolgens Model 1 en Model 2, waarbij als afhankelijke variabelen de totale biomassa (g/1000m²) en de totale dichtheid (N/1000m²) genomen zijn.

Model 1:
Biomassa, g/1000m²

Source	Type III SS	df	MS	F	p	Eta ² +/-
YEAR	625.539	16	39.096	3.618	***	0.034
AREA	23.403	8	2.925	0.271	n.s.	0.001
LONG	2.093	1	2.093	0.194	n.s.	0.000
DEPTH	13.515	1	13.515	1.251	n.s.	0.001
STEMP	19.341	1	19.341	1.790	n.s.	0.001
SSAL	0.029	1	0.029	0.003	n.s.	0.000
TIJ	1.626	1	1.626	0.150	n.s.	0.000
NAP	16.662	1	16.662	1.542	n.s.	0.001
PSTROOM	60.524	1	60.524	5.600	*	0.003
All factors	762.732					0.042
TIJ2	1.026	1	1.026	0.095	n.s.	0.000
NAP2	2.709	1	2.709	0.251	n.s.	0.000
DEPTH2	14.714	1	14.714	1.362	n.s.	0.001
SSAL2	0.473	1	0.473	0.044	n.s.	0.000
PSTROOM2	22.319	1	22.319	2.065	n.s.	0.001
All factors2	41.241					0.002
YEAR * AREA	2714.944	113	24.026	2.223	***	0.150
AREA * DEPTH	384.849	8	48.106	4.451	***	0.021
AREA * SSAL	18.157	8	2.270	0.210	n.s.	0.001
Total interactions	3117.950					0.172
Total factors + interactions	3921.923					0.216
Multicollinearity	3029.225					0.167
Model	6951.148	165	42.128	3.898	***	0.383
Error	11195.971	1036	10.807			0.617
Total	18147.118	1201				1.000

(*= $p < 0.05$, **= $p < 0.01$, ***= $p < 0.001$, n.s.=niet significant)

Model 1:
Dichtheid, N/1000m2

Source	Type III SS	df	MS	F	p	Eta ²	+/-
YEAR	410001994	16	25625125	2.689	***	0.022	
AREA	47392656	8	5924082	0.622	n.s.	0.003	
LONG	794399	1	794399	0.083	n.s.	0.000	
DEPTH	126736888	1	126736888	13.299	***	0.007	
STEMP	7023381	1	7023381	0.737	n.s.	0.000	
SSAL	548214	1	548214	0.058	n.s.	0.000	
TIJ	673590	1	673590	0.071	n.s.	0.000	
NAP	1987027	1	1987027	0.209	n.s.	0.000	
PSTROOM	55775771	1	55775771	5.853	*	0.003	-
All factors	650933921					0.035	
TIJ2	773313	1	773313	0.081	n.s.	0.000	
NAP2	676831	1	676831	0.071	n.s.	0.000	
DEPTH2	542922	1	542922	0.057	n.s.	0.000	
SSAL2	788213	1	788213	0.083	n.s.	0.000	
PSTROOM2	36416441	1	36416441	3.821	n.s.	0.002	
All factors2	39197720					0.002	
YEAR * AREA	2879452138	113	25481877	2.674	***	0.156	
AREA * DEPTH	667237054	8	83404632	8.752	***	0.036	
AREA * SSAL	59369415	8	7421177	0.779	n.s.	0.003	
Total interactions	3606058607					0.195	
Total factors + interactions	4296190248					0.233	
Multicollinearity	4297423576					0.233	
Model	8593613825	165	52082508	5.465	***	0.465	
Error	9872939306	1036	9529864			0.535	
Total	18466553131	1201				1.000	

(*= $p < 0.05$, **= $p < 0.01$, ***= $p < 0.001$, n.s.=niet significant)

Model 2:
Biomassa, g/1000m2

Source	Type III SS	df	MS	F	p	Eta ² +/-
YEAR	536.356	5	107.271	10.781	***	0.072
AREA	160.401	6	26.733	2.687	*	0.021
LONG	37.867	1	37.867	3.806	n.s.	0.005
DEPTH	3.426	1	3.426	0.344	n.s.	0.000
TFASE	7.430	1	7.430	0.747	n.s.	0.001
SECC	71.543	1	71.543	7.190	**	0.010
STEMP	26.845	1	26.845	2.698	n.s.	0.004
TIJ	10.124	1	10.124	1.017	n.s.	0.001
MOSSEL	0.111	1	0.111	0.011	n.s.	0.000
SUBST	0.002	1	0.002	0.000	n.s.	0.000
NAP	12.599	1	12.599	1.266	n.s.	0.002
KORREL	0.404	1	0.404	0.041	n.s.	0.000
PSTROOM	0.109	1	0.109	0.011	n.s.	0.000
All factors	867.216					0.116
TIJ2	10.552	1	10.552	1.061	n.s.	0.001
NAP2	17.720	1	17.720	1.781	n.s.	0.002
DEPTH2	5.260	1	5.260	0.529	n.s.	0.001
SECC2	7.728	1	7.728	0.777	n.s.	0.001
KORREL2	0.723	1	0.723	0.073	n.s.	0.000
PSTROOM2	7.401	1	7.401	0.744	n.s.	0.001
TFASE2	7.689	1	7.689	0.773	n.s.	0.001
All factors2	57.072					0.008
YEAR * AREA	486.528	25	19.461	1.956	**	0.065
AREA * DEPTH	93.754	6	15.626	1.570	n.s.	0.013
Total interactions	580.282					0.077
Total factors + interactions	1504.570					0.201
Multicollinearity	489.775					0.065
Model	1994.346	60	33.239	3.340	***	0.266
Error	5502.595	553	9.950			0.734
Total	7496.940	613				1.000

(*= $p < 0.05$, **= $p < 0.01$, ***= $p < 0.001$, n.s.=niet significant)

Model 2:
Dichtheid, N/1000m2

Source	Type III SS	df	MS	F	p	Eta ²	+/-
YEAR	897529936	5	179505987	9.571	***	0.063	
AREA	425653050	6	70942175	3.783	**	0.030	
LONG	37360042	1	37360042	1.992	n.s.	0.003	
DEPTH	65284046	1	65284046	3.481	n.s.	0.005	
TFASE	1179427	1	1179427	0.063	n.s.	0.000	
SECC	152474301	1	152474301	8.130	**	0.011	-
STEMP	78595076	1	78595076	4.191	*	0.006	+
TIJ	28290343	1	28290343	1.508	n.s.	0.002	
MOSSEL	13272796	1	13272796	0.708	n.s.	0.001	
SUBST	582386	1	582386	0.031	n.s.	0.000	
NAP	10020580	1	10020580	0.534	n.s.	0.001	
KORREL	6928865	1	6928865	0.369	n.s.	0.000	
PSTROOM	486588	1	486588	0.026	n.s.	0.000	
All factors	1717657435					0.121	
TIJ2	24360168	1	24360168	1.299	n.s.	0.002	
NAP2	19881922	1	19881922	1.060	n.s.	0.001	
DEPTH2	55692410	1	55692410	2.970	n.s.	0.004	
SECC2	33578048	1	33578048	1.790	n.s.	0.002	
KORREL2	3747664	1	3747664	0.200	n.s.	0.000	
PSTROOM2	5422650	1	5422650	0.289	n.s.	0.000	
TFASE2	1868294	1	1868294	0.100	n.s.	0.000	
All factors2	144551157					0.010	
YEAR * AREA	954750769	25	38190031	2.036	**	0.067	
AREA * DEPTH	305237090	6	50872848	2.713	*	0.021	
Total interactions	1259987858					0.088	
Total factors + interactions	3122196450					0.219	
Multicollinearity	759259903					0.053	
Model	3881456353	60	64690939	3.449	***	0.272	
Error	10371274284	553	18754565			0.728	
Total	14252730637	613				1.000	

(*= $p < 0.05$, **= $p < 0.01$, ***= $p < 0.001$, n.s.=niet significant)

Tabel 27. Pearson correlatiecoëfficiënten (r), niveau van significantie (p) en monstergrootte (N) van de correlatie tussen de Shannon-Wiener index van soortendiversiteit (H') en het zoutgehalte, waarbij de test is uitgevoerd op alle beschikbare gegevens (totaal) en per kombergingsgebied.

AREA		
Totaal	r	-0.039
(610-638)	p	ns
	N	1433
Waddenzee	r	-0.040
610-620 samen	p	0.212
	N	994
610	r	-0.082
	p	ns
	N	203
612	r	-0.327
	p	*
	N	42
616	r	-0.084
	p	ns
	N	259
617	r	-0.059
	p	ns
	N	125
618	r	-0.197
	p	ns
	N	93
619	r	-0.204
	p	*
	N	96
Eems-Dollard	r	-0.074
620	p	ns
	N	176
Oosterschelde	r	-0.200
634	p	**
	N	225
Westerschelde	r	-0.017
638	p	ns
	N	214

(*= $p < 0.05$, **= $p < 0.01$, ***= $p < 0.001$, n.s.=niet significant)

Tabel 28 (2 delen). De resultaten van de variantieanalyse van achtereenvolgens Model 1 en Model 2, waarbij als afhankelijke variabelen de soortendiversiteit (Shannon-H') genomen is.

Model 1:

Shannon-Wiener H'

Source	Type III SS	df	MS	F	p	Eta ² +/-
YEAR	20.327	16	1.270	4.469	***	0.048
AREA	1.157	8	0.145	0.509	n.s.	0.003
LONG	0.000	1	0.000	0.000	n.s.	0.000
DEPTH	0.654	1	0.654	2.300	n.s.	0.002
STEMP	0.648	1	0.648	2.278	n.s.	0.002
SSAL	0.680	1	0.680	2.393	n.s.	0.002 +
TIJ	0.825	1	0.825	2.901	n.s.	0.002
NAP	0.669	1	0.669	2.353	n.s.	0.002
PSTROOM	0.273	1	0.273	0.961	n.s.	0.001
All factors	25.233					0.059
TIJ2	0.981	1	0.981	3.452	n.s.	0.002
NAP2	0.438	1	0.438	1.540	n.s.	0.001
DEPTH2	0.036	1	0.036	0.127	n.s.	0.000
SSAL2	1.231	1	1.231	4.330	*	0.003 -
PSTROOM2	0.273	1	0.273	0.959	n.s.	0.001
All factors2	2.959					0.007
YEAR * AREA	52.427	113	0.464	1.632	***	0.124
AREA * DEPTH	6.352	8	0.794	2.793	**	0.015
AREA * SSAL	1.420	8	0.177	0.624	n.s.	0.003
Total interactions	60.198					0.142
Total factors + interactions	88.390					0.208
Multicollinearity	41.467					0.098
Model	129.856	165	0.787	2.768	***	0.306
Error	294.512	1036	0.284			0.694
Total	424.369	1201				1.000

(*= $p < 0.05$, **= $p < 0.01$, ***= $p < 0.001$, n.s.=niet significant)

Model 2:
Shannon Wiener H'

Source	Type III SS	df	MS	F	p	Eta ² +/-
YEAR	4.657	5	0.931	3.060	**	0.021
AREA	5.682	6	0.947	3.111	**	0.025
LONG	0.721	1	0.721	2.367	n.s.	0.003
DEPTH	3.073	1	3.073	10.095	**	0.014
TFASE	0.161	1	0.161	0.529	n.s.	0.001
SECC	1.217	1	1.217	3.997	*	0.005 -
STEMP	0.539	1	0.539	1.771	n.s.	0.002
TIJ	1.823	1	1.823	5.990	*	0.008 -
MOSSEL	0.147	1	0.147	0.483	n.s.	0.001
SUBST	0.788	1	0.788	2.590	n.s.	0.004
NAP	0.114	1	0.114	0.375	n.s.	0.001
KORREL	0.032	1	0.032	0.106	n.s.	0.000
PSTROOM	0.397	1	0.397	1.304	n.s.	0.002
All factors	19.350					0.086
TIJ2	2.170	1	2.170	7.131	**	0.010 +
NAP2	0.002	1	0.002	0.008	n.s.	0.000
DEPTH2	0.256	1	0.256	0.841	n.s.	0.001
SECC2	0.323	1	0.323	1.061	n.s.	0.001
KORREL2	0.017	1	0.017	0.055	n.s.	0.000
PSTROOM2	0.806	1	0.806	2.649	n.s.	0.004
TFASE2	0.021	1	0.021	0.070	n.s.	0.000
All factors2	3.596					0.016
YEAR * AREA	7.743	25	0.310	1.017	n.s.	0.034
AREA * DEPTH	2.670	6	0.445	1.462	n.s.	0.012
Total interactions	10.413					0.046
Total factors + interactions	33.359					0.148
Multicollinearity	23.298					0.104
Model	56.657	60	0.944	3.102	***	0.252
Error	168.326	553	0.304			0.748
Total	224.983	613				1.000

(*= $p < 0.05$, **= $p < 0.01$, ***= $p < 0.001$, n.s.=niet significant)

Tabel 29 (2 delen). Variantietabellen van Model 1 en Model 2 van *Agonus cataphractus*, waarbij de nulvangsten niet in de analyse zijn meegenomen.

Model 1: zonder nul-vangsten

Agonus cataphractus

Source	Type III SS	df	MS	F	p	Eta ²	+/-
JAAR	2.878	16	0.180	2.916	***	0.074	
AREA	1.713	8	0.214	3.471	***	0.044	
LONG	0.081	1	0.081	1.312	n.s.	0.002	
DEPTH	0.010	1	0.010	0.161	n.s.	0.000	
STEMP	0.087	1	0.087	1.403	n.s.	0.002	
SSAL	0.014	1	0.014	0.228	n.s.	0.000	
TIJ	0.174	1	0.174	2.826	n.s.	0.004	
NAP	0.001	1	0.001	0.017	n.s.	0.000	
PSTROOM	0.044	1	0.044	0.721	n.s.	0.001	
GARNTJE	0.456	1	0.456	7.385	**	0.012	+
GARNAAL	0.235	1	0.235	3.803	n.s.	0.006	
All factors	5.693					0.146	
TIJ2	0.141	1	0.141	2.278	n.s.	0.004	
NAP2	0.129	1	0.129	2.089	n.s.	0.003	
DEPTH2	0.000	1	0.000	0.002	n.s.	0.000	
SSAL2	0.009	1	0.009	0.148	n.s.	0.000	
PSTROOM2	0.027	1	0.027	0.438	n.s.	0.001	
All factors2	0.306					0.008	
JAAR * AREA	8.189	104	0.079	1.276	n.s.	0.210	
AREA * DEPTH	0.484	8	0.060	0.980	n.s.	0.012	
AREA * SSAL	1.662	8	0.208	3.367	***	0.043	
Total interactions	10.335					0.264	
Total factors + interactions	16.333					0.418	
Multicollinearity	2.393					0.061	
Model	18.727	158	0.119	1.921	***	0.479	
Error	20.359	330	0.062	0.000		0.521	
Total	39.086	488	0.000	0.000		1.000	

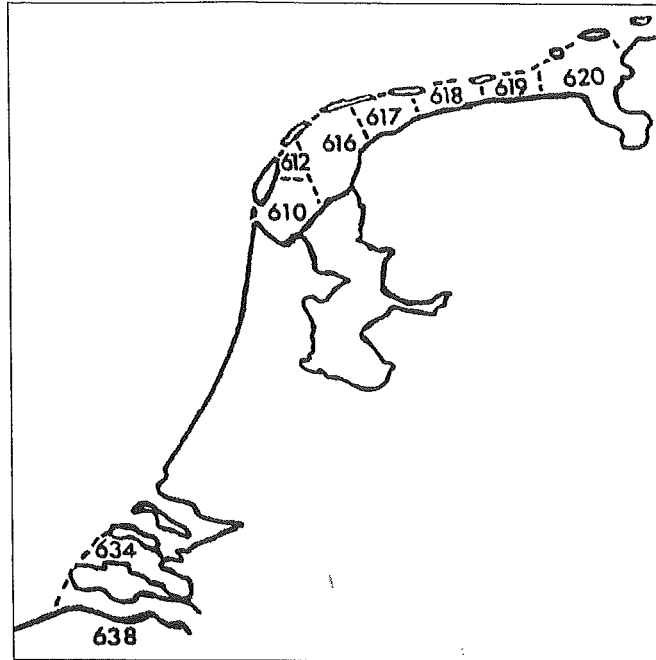
(*= $p < 0.05$, **= $p < 0.01$, ***= $p < 0.001$, n.s.=niet significant)

Model 2: zonder nulvangsten

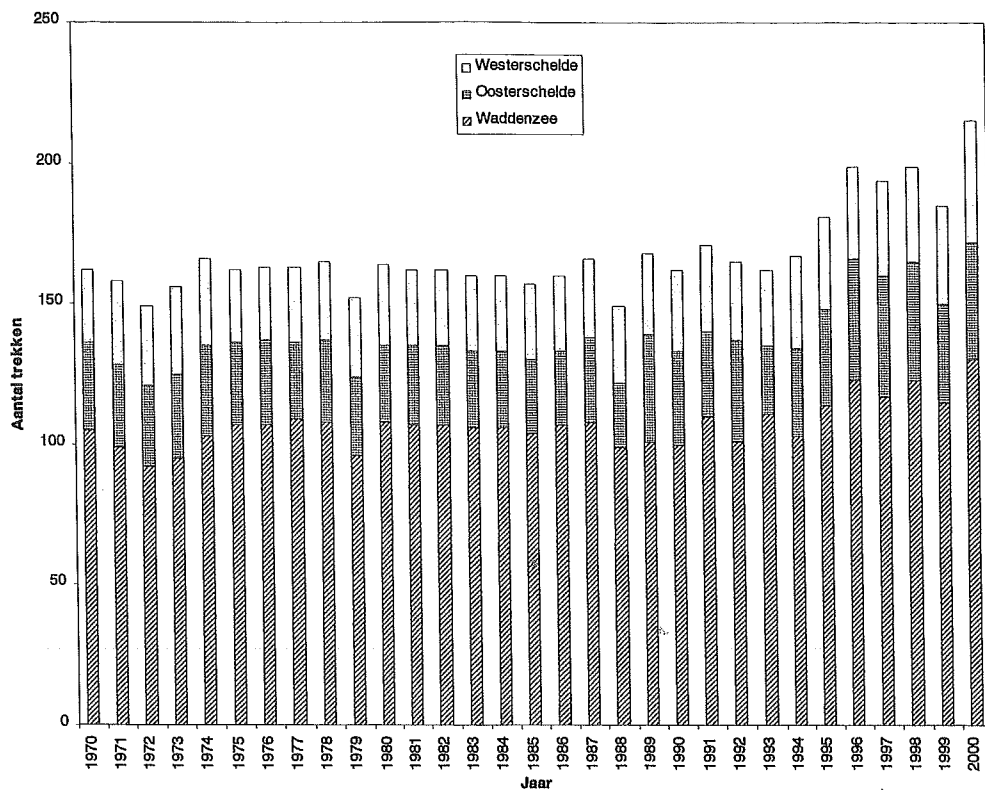
Agonus cataphractus

Source	Type III SS	df	MS	F	p	Eta ²	+/-
JAAR	1.903	5	0.381	5.834	***	0.067	
AREA	0.081	6	0.013	0.207	n.s.	0.003	
LONG	0.070	1	0.070	1.078	n.s.	0.002	
DEPTH	0.612	1	0.612	9.376	**	0.022	+
TFASE	0.010	1	0.010	0.157	n.s.	0.000	
SECC	0.025	1	0.025	0.391	n.s.	0.001	
STEMP	0.128	1	0.128	1.966	n.s.	0.005	
TIJ	0.044	1	0.044	0.679	n.s.	0.002	
MOSSEL	0.000	1	0.000	0.005	n.s.	0.000	
SUBST	0.036	1	0.036	0.558	n.s.	0.001	
NAP	0.188	1	0.188	2.887	n.s.	0.007	
KORREL	0.003	1	0.003	0.041	n.s.	0.000	
PSTROOM	0.242	1	0.242	3.707	n.s.	0.008	
GARNTJE	0.405	1	0.405	6.211	*	0.014	+
GARNAAL	0.000	1	0.000	0.000	n.s.	0.000	
All factors	3.748					0.132	
TIJ2	0.071	1	0.071	1.083	n.s.	0.002	
NAP2	0.170	1	0.170	2.610	n.s.	0.006	
DEPTH2	0.379	1	0.379	5.805	*	0.013	-
SECC2	0.078	1	0.078	1.202	n.s.	0.003	
KORREL2	0.000	1	0.000	0.004	n.s.	0.000	
PSTROOM2	0.127	1	0.127	1.943	n.s.	0.004	
TFASE2	0.014	1	0.014	0.213	n.s.	0.000	
All factors2	0.839					0.029	
JAAR * AREA	2.795	25	0.112	1.714	*	0.098	
AREA * DEPTH	0.274	6	0.046	0.701	n.s.	0.010	
Total interactions	3.069					0.108	
Total factors + interactions	7.656					0.269	
Multicollinearity	6.633					0.233	
Model	14.289	62	0.230	3.533	***	0.502	
Error	14.154	217	0.065			0.498	
Total	28.442	279	0.101944			1.000	

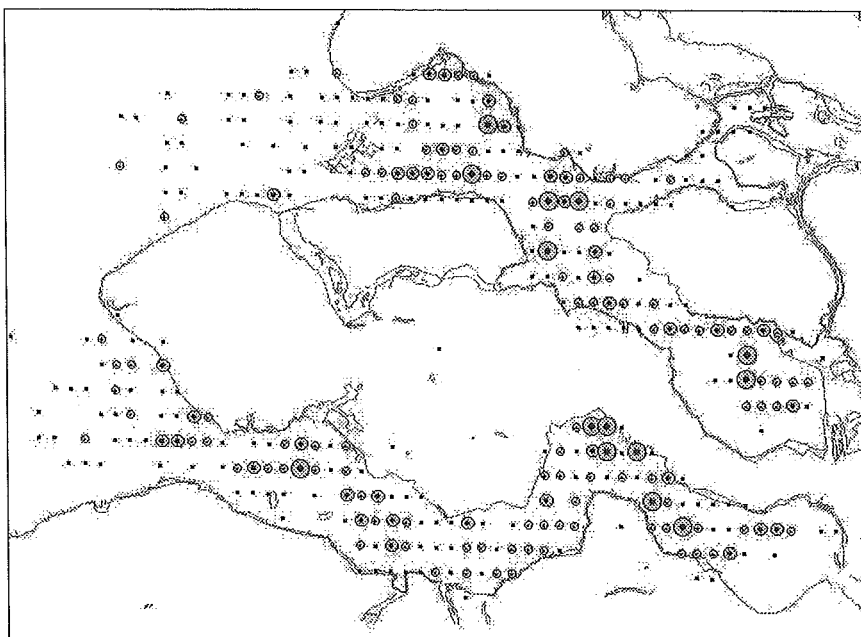
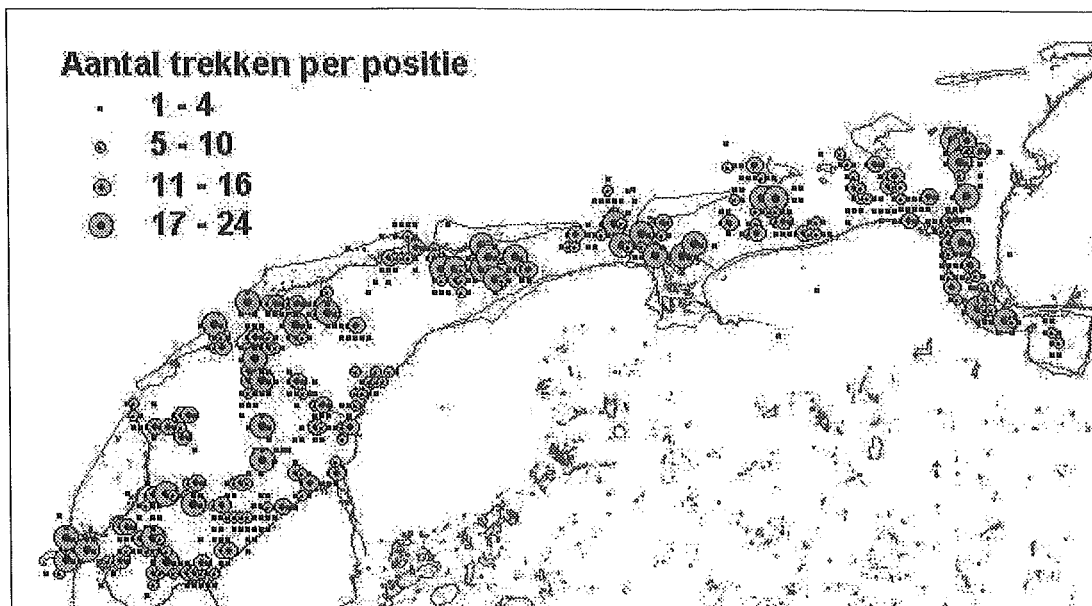
(*= $p < 0.05$, **= $p < 0.01$, ***= $p < 0.001$, n.s.=niet significant)



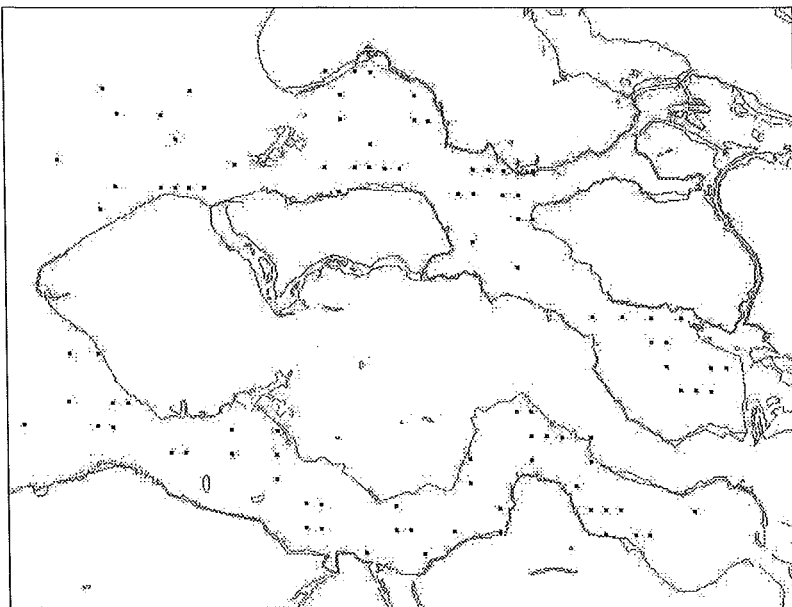
Figuur 1. Gebiedsstratificatie in de Waddenzee (610-619), het Eems-Dollard estuarium (620), de Oosterschelde (634) en de Westerschelde in Zeeuws Vlaanderen (638), zoals gehanteerd in de *Demersal Fish Survey*.



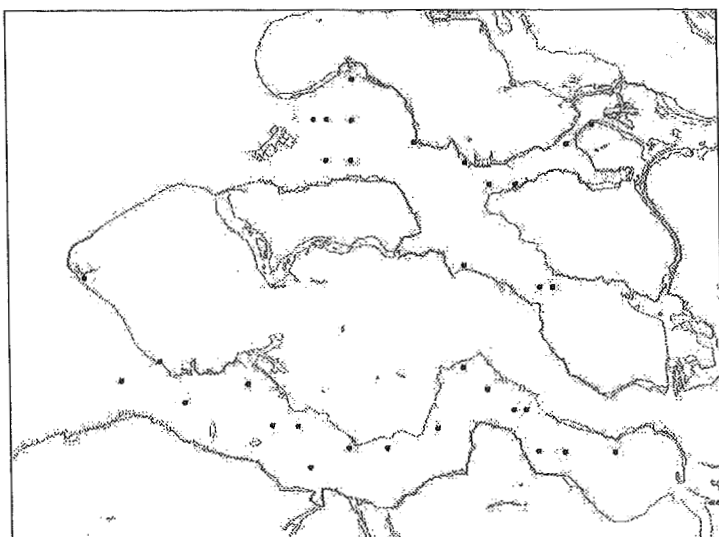
Figuur 2. Totaal aantal DFS najaarstrekken uitgevoerd in de Waddenzee en de Ooster- en Westerschelde sinds 1970



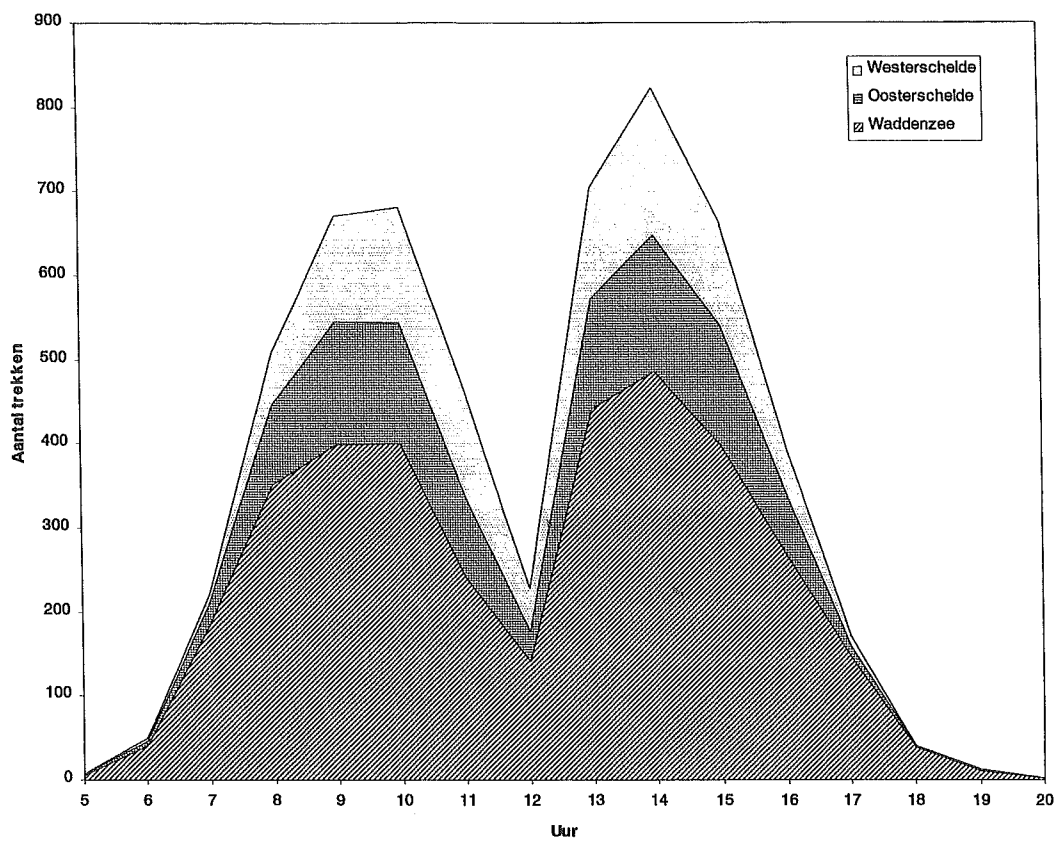
Figuur 3a. Ruimtelijke verspreiding van de najaarstrekken in de drie verschillende gebieden: de Waddenzee (inclusief het Eems-Dollard estuarium), de Oosterschelde en de Westerschelde. Alle trekken uit de periode 1970-2000 zijn in deze analyse samengenomen, waarbij elke trek door een punt wordt weergegeven, trekken uitgevoerd op precies dezelfde locatie worden door een groter symbool getypeerd.



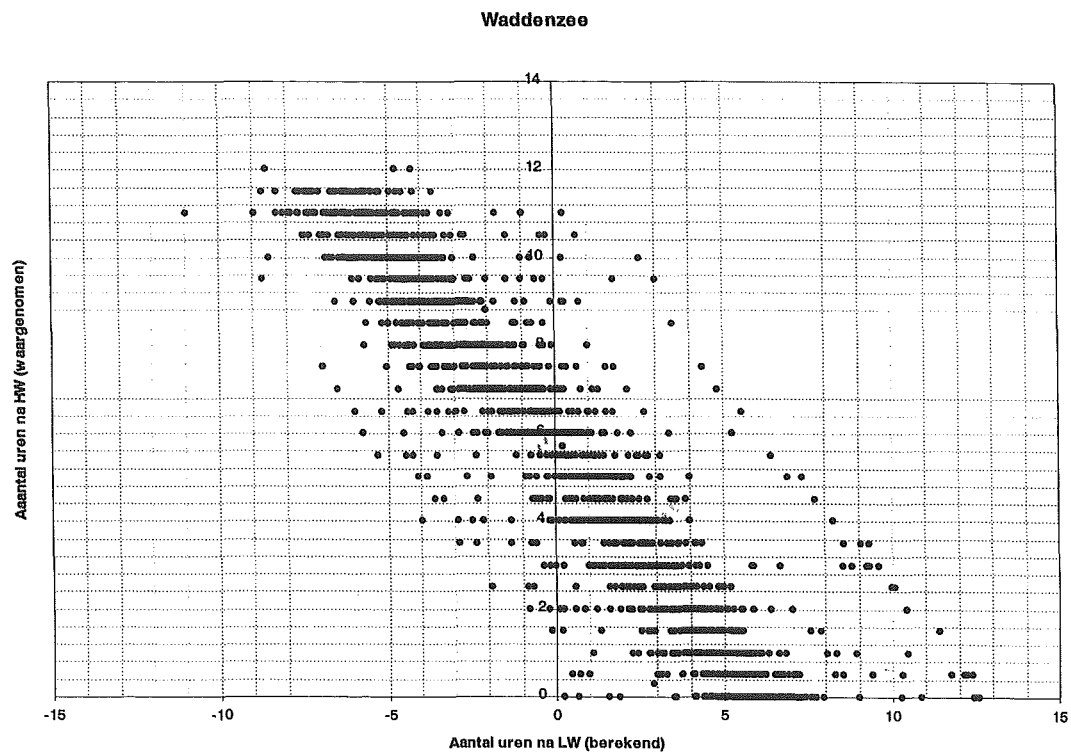
Figuur 3b. Ruimtelijke verspreiding van de voorjaarestrekken in de drie verschillende gebieden: de Waddenzee (inclusief het Eems-Dollard estuarium), de Oosterschelde en de Westerschelde. Alle trekken uit de periode 1983-1986 zijn in deze analyse samengenomen, waarbij elke trek door een punt wordt weergegeven.



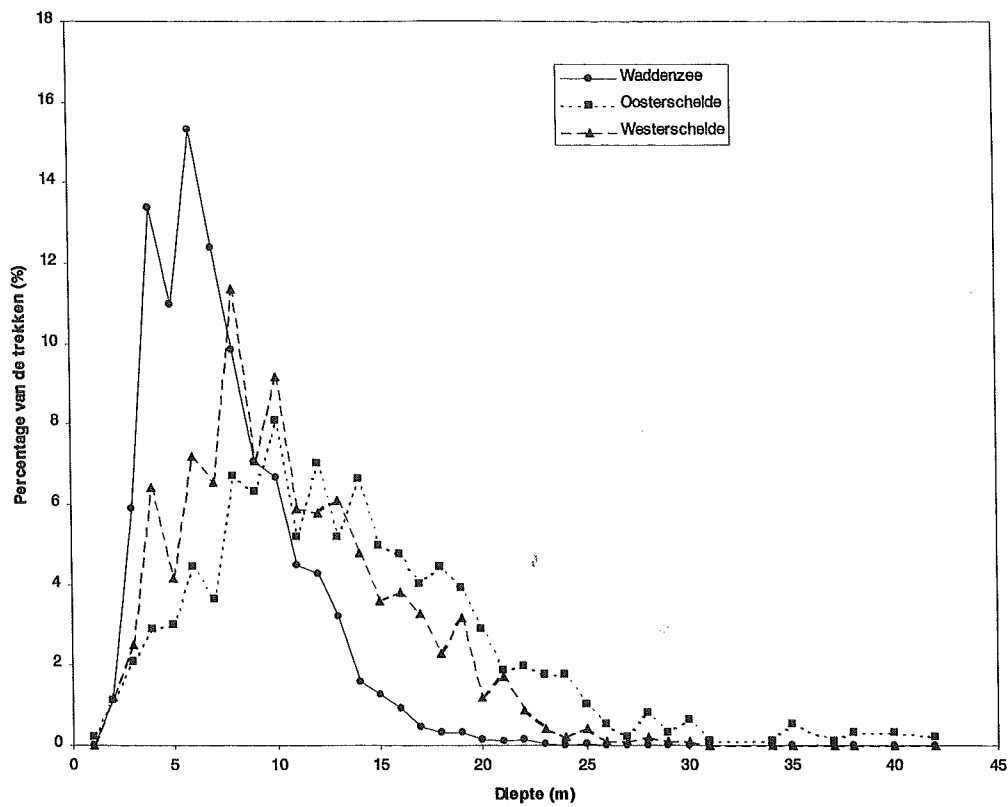
Figuur 3c. Ruimtelijke verspreiding van de trekken in de drie verschillende gebieden uit 1999: de Waddenzee (inclusief het Eems-Dollard estuarium), de Oosterschelde en de Westerschelde. De twee figuren geven een overzicht van de ruimtelijke verspreiding van de najaarstrekken in één enkel jaar (1999), zodat een beter beeld verkregen kan worden van de verspreiding van de vangsten in één bepaald jaar.



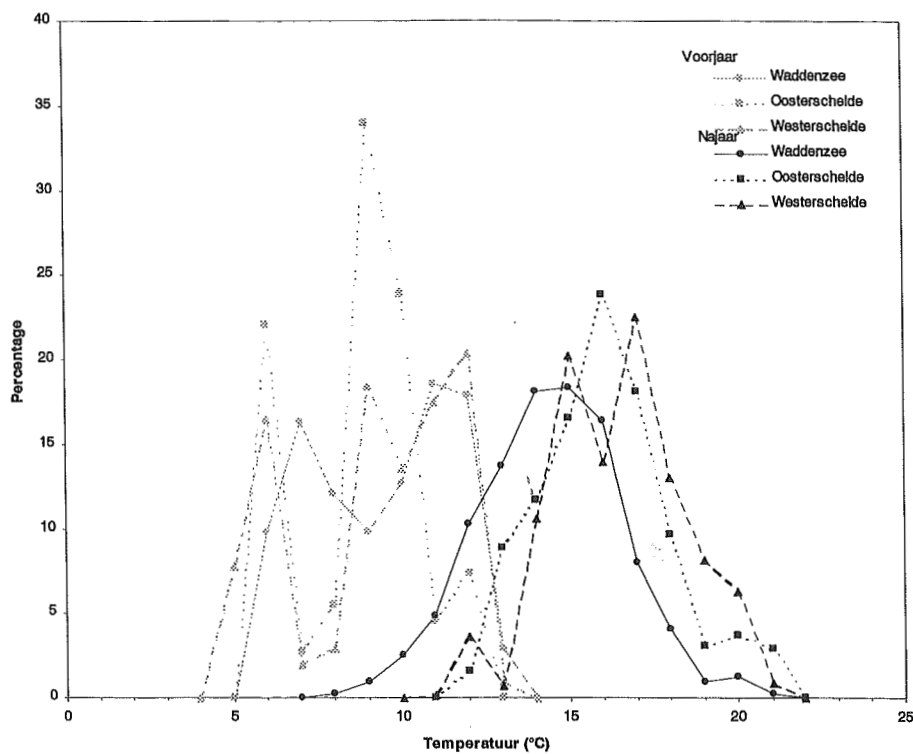
Figuur 4. Cumulatief aantal voorjaars- en najaarstrekken uitgevoerd in de Waddenzee, de Oosterschelde en de Westerschelde sinds 1970 verdeeld over de uren van de dag



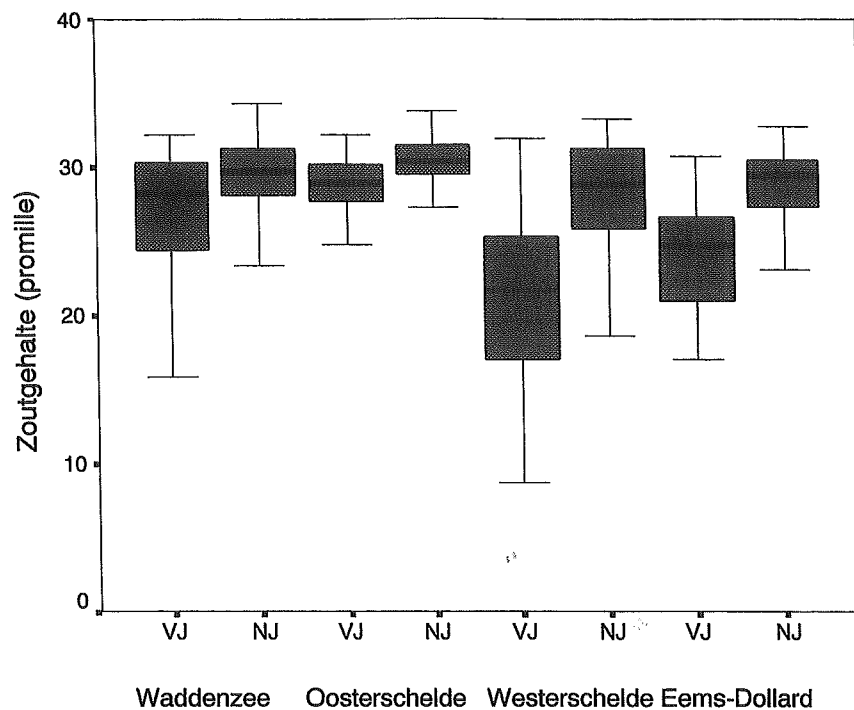
Figuur 5. De relatie tussen het berekende aantal uren na LW (zie methode voor berekening) en het waargenomen aantal uren na HW (zoals waargenomen en geregistreerd tijdens de surveys) voor locaties in de Waddenzee, inclusief het Eems-Dollard estuarium. In de grafiek is slecht te zien dat in het midden van de puntenwolk veel punten op elkaar liggen.



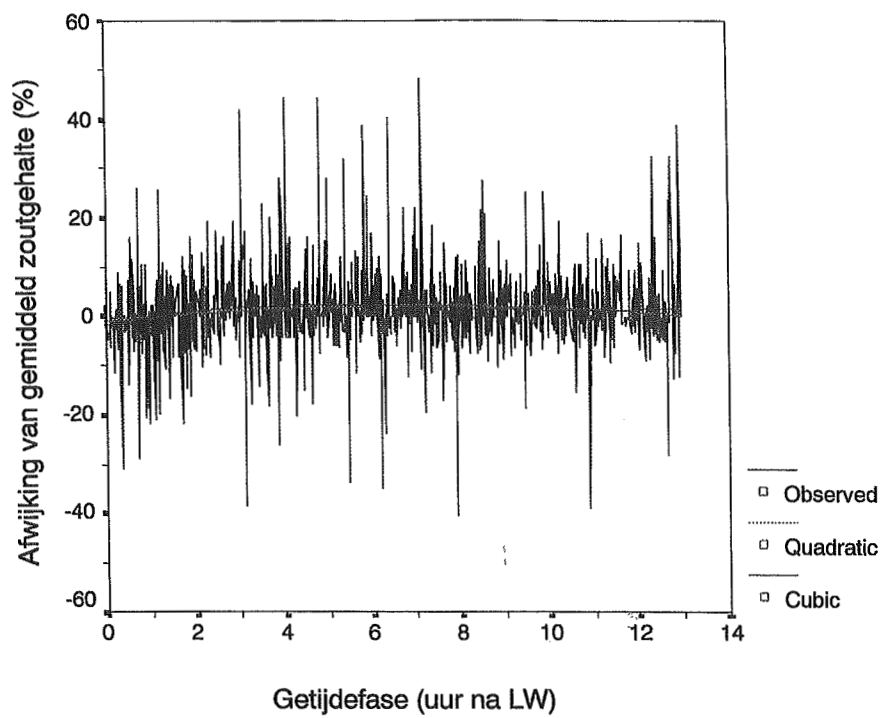
Figuur 6. Frequentieverdeling van de diepteklassen (in m) van de vangsten in de drie verschillende gebieden berekend over de najaarsvangsten van 1970-2000.



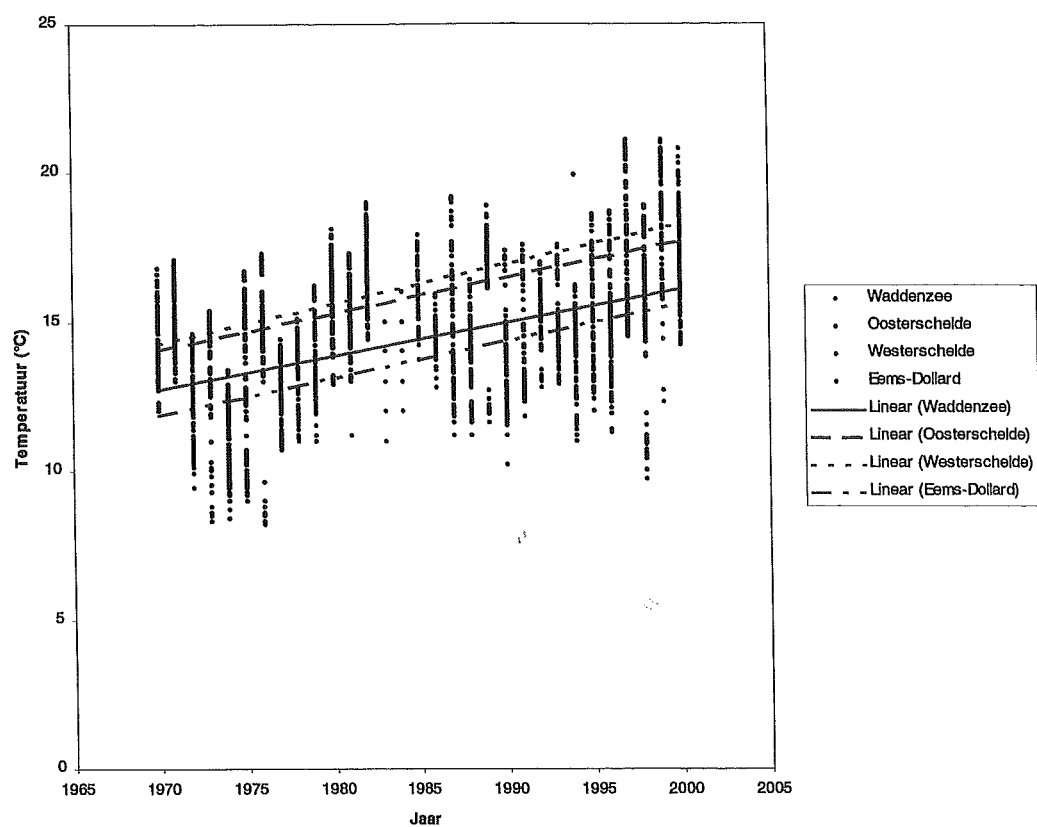
Figuur 7. Frequentieverdeling van de temperatuur van het oppervlaktewater, afzonderlijk berekend over het voor- en najaar. De lijnen geven het percentage aan van waarnemingen per temperatuursklasse van 1°C. De gegevens zijn gebaseerd op in totaal 519 waarnemingen in het voorjaar en 1986 in het najaar.



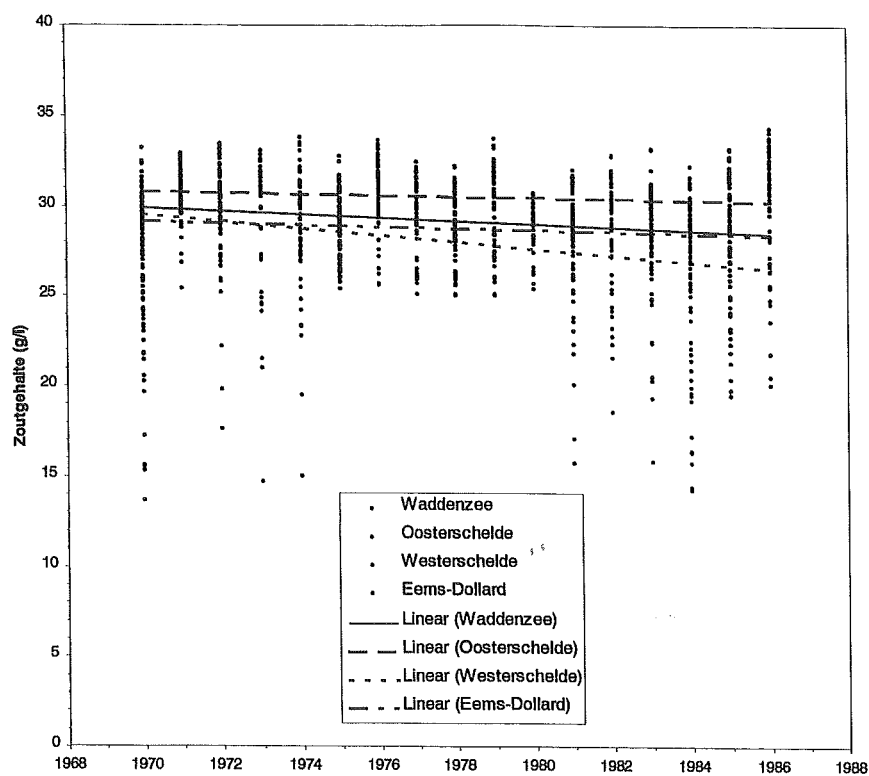
Figuur 8. Mediane waarden en grenzen van de kwartielen van het zoutgehalte in het voorjaar (VJ) en najaar (NJ) voor de vier gebieden.



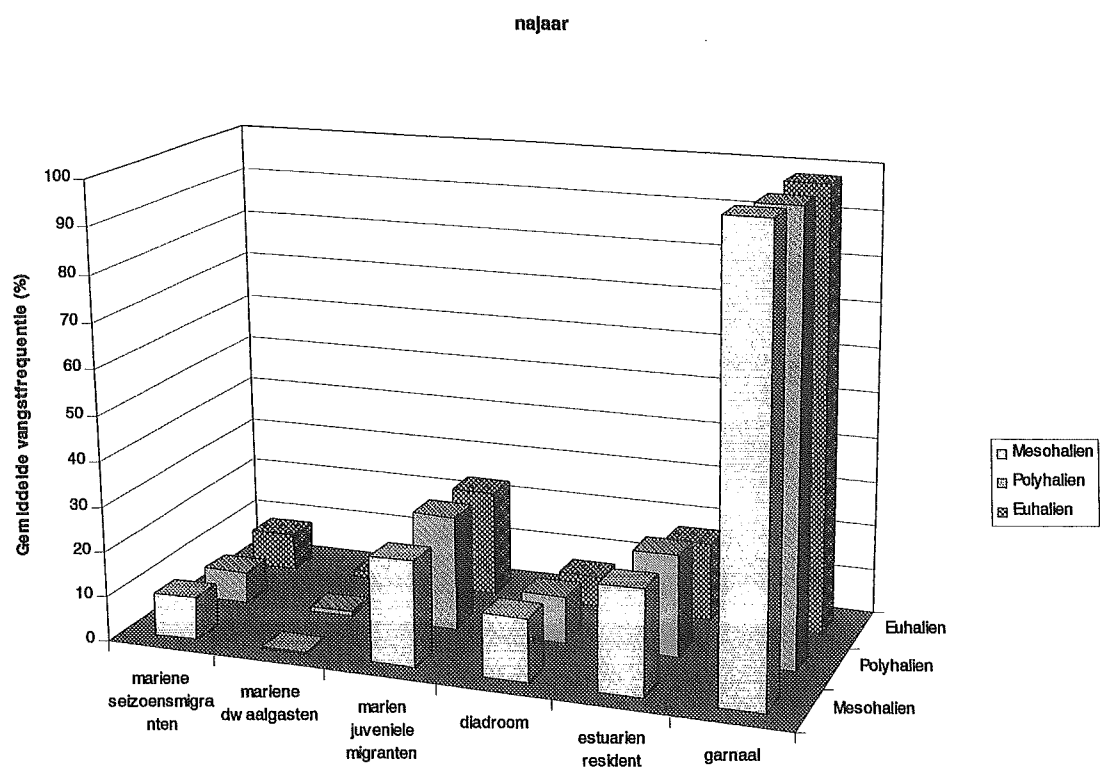
Figuur 9. De fluctuaties in het zoutgehalte over de getijdefase. Voor deze analyse is het gemiddelde van het zoutgehalte per locatie bepaald en is voor elke waarneming de afwijking van dit gemiddelde berekend in percentage. Deze percentages zijn vervolgens uitgezet tegen de getijdefase, zodat het hier zichtbare patroon niet beïnvloed wordt door de regionale verschillen in het zoutgehalte.



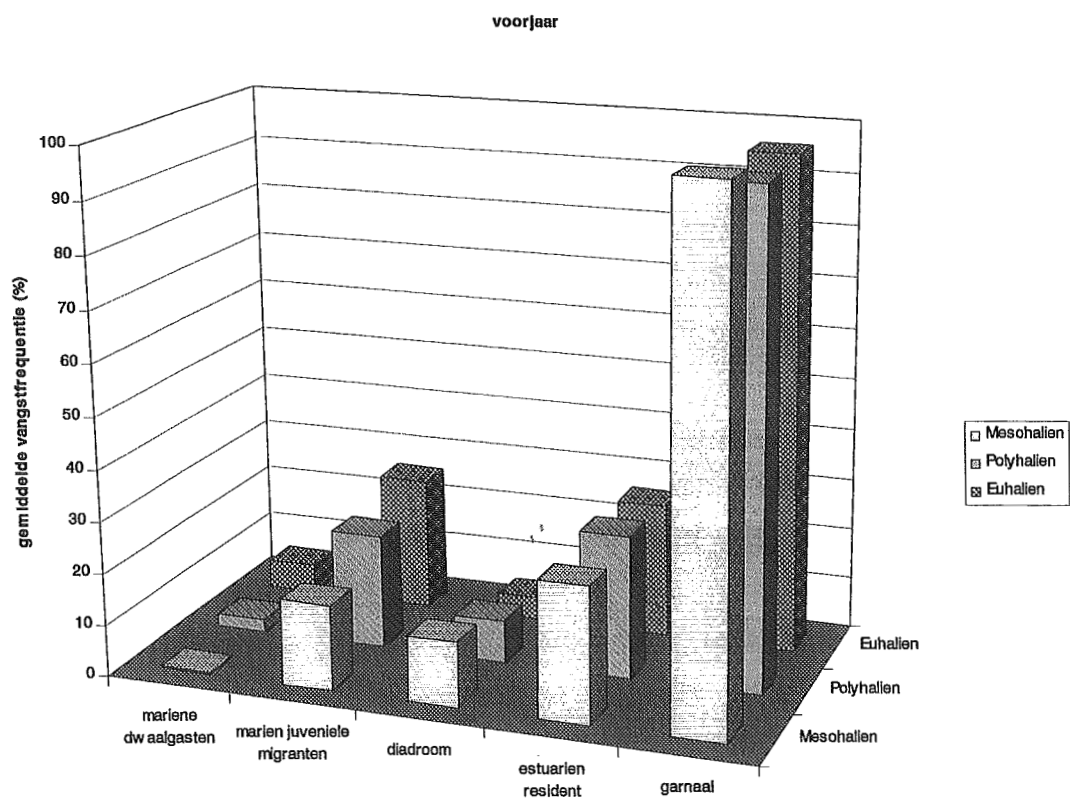
Figuur 10. De veranderingen van de temperatuur in de vier verschillende gebieden over de studieperiode van 1970-2000. Voor resultaten van de statistische testen zie Tabel 11.



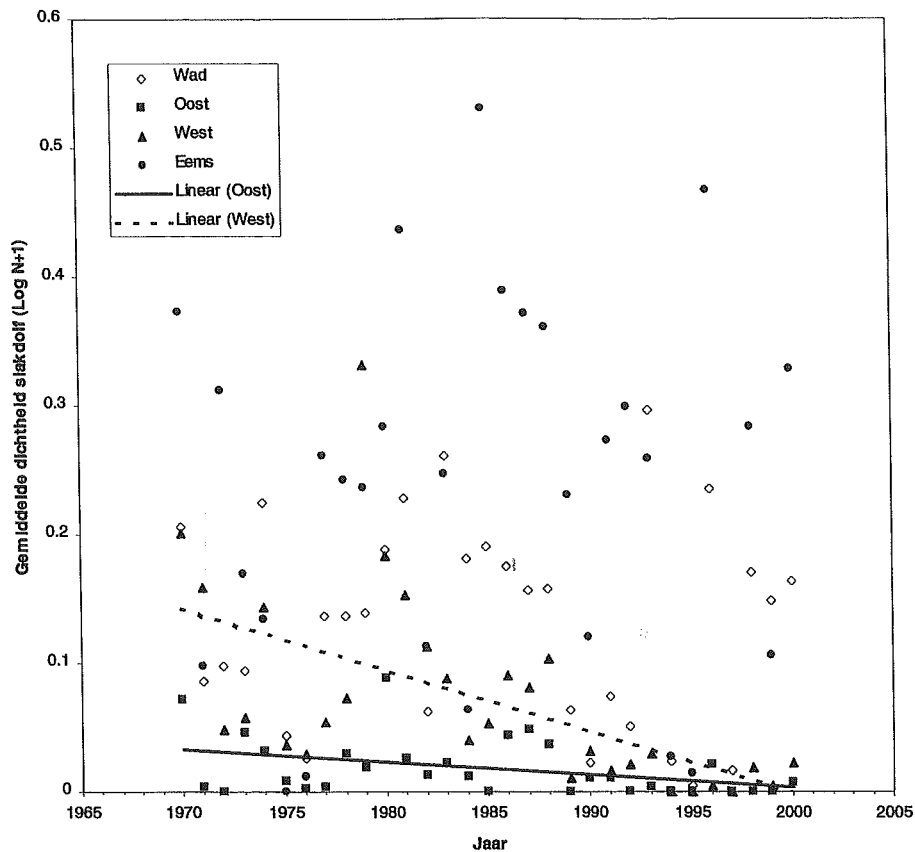
Figuur 11. De veranderingen van het zoutgehalte in de vier verschillende gebieden over de studieperiode van 1970-2000. Voor resultaten van de statistische testen zie Tabel 11.



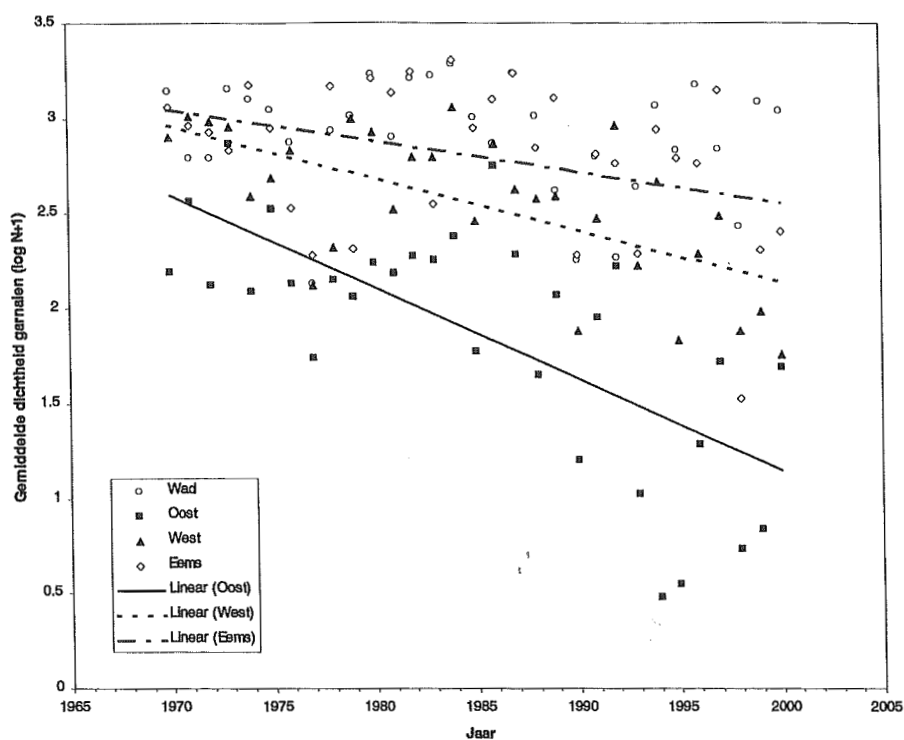
Figuur 12. De gemiddelde vangstfrequentie van verschillende guildesoorten over de drie brakke zones in het najaar. Gegevens afkomstig uit Tabel 14.



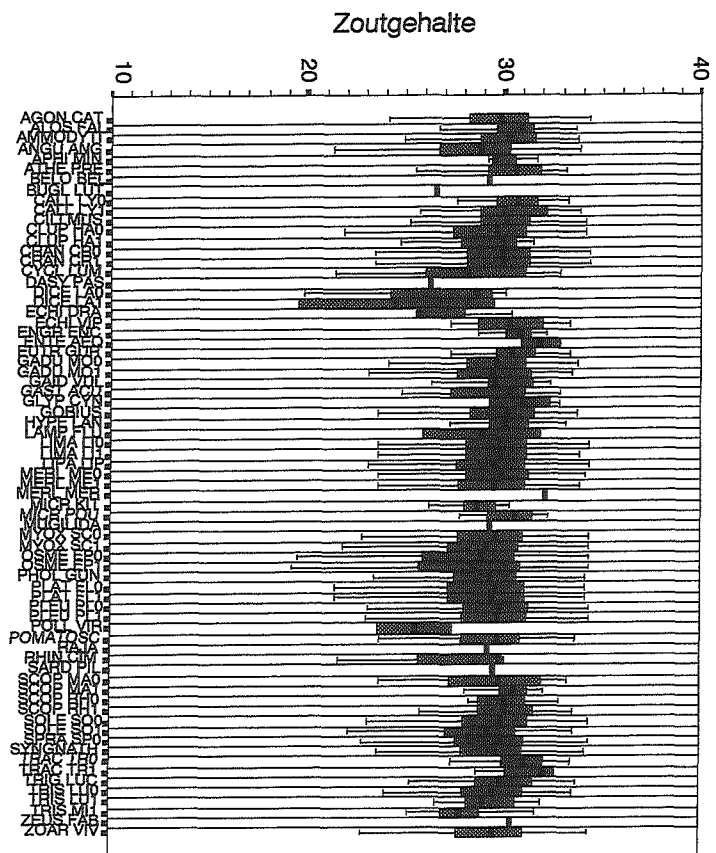
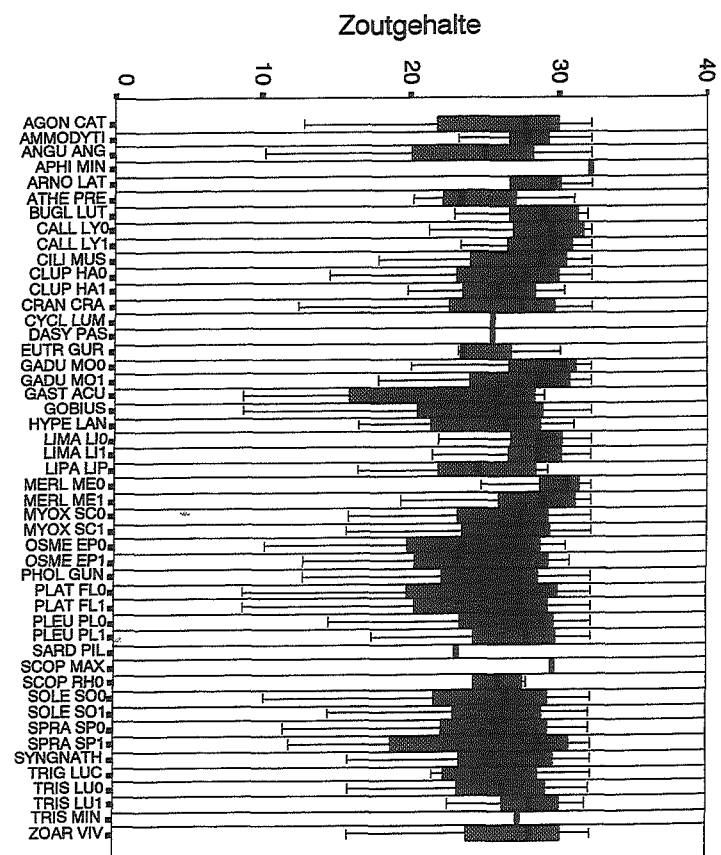
Figuur 13. De gemiddelde vangstfrequentie van verschillende guildesoorten over de drie brakke zones in het voorjaar. Gegevens afkomstig uit Tabel 16.



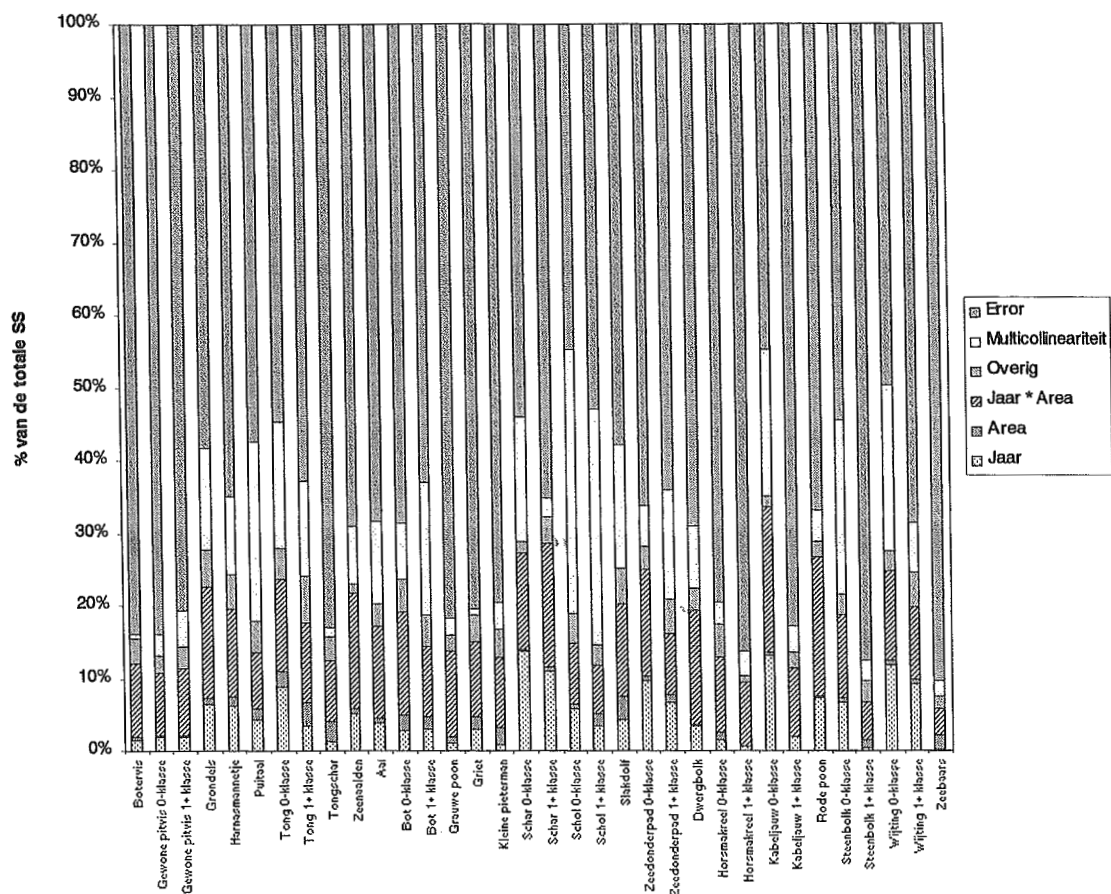
Figuur 14. Het verloop van de gemiddelde jaarlijkse dichtheid van de slakdolf in de vier verschillende gebieden over de studieperiode. De lijnen geven de afnamen weer voor beide soorten voor alleen die gebieden waar een significante correlatiecoëfficiënt gevonden was (zie Tabel 18). De gemiddelde dichtheid is berekend uit de logaritmisches getransformeerde vangstgegevens ($\text{Log } (N/1000\text{m}^2 + 1)$).



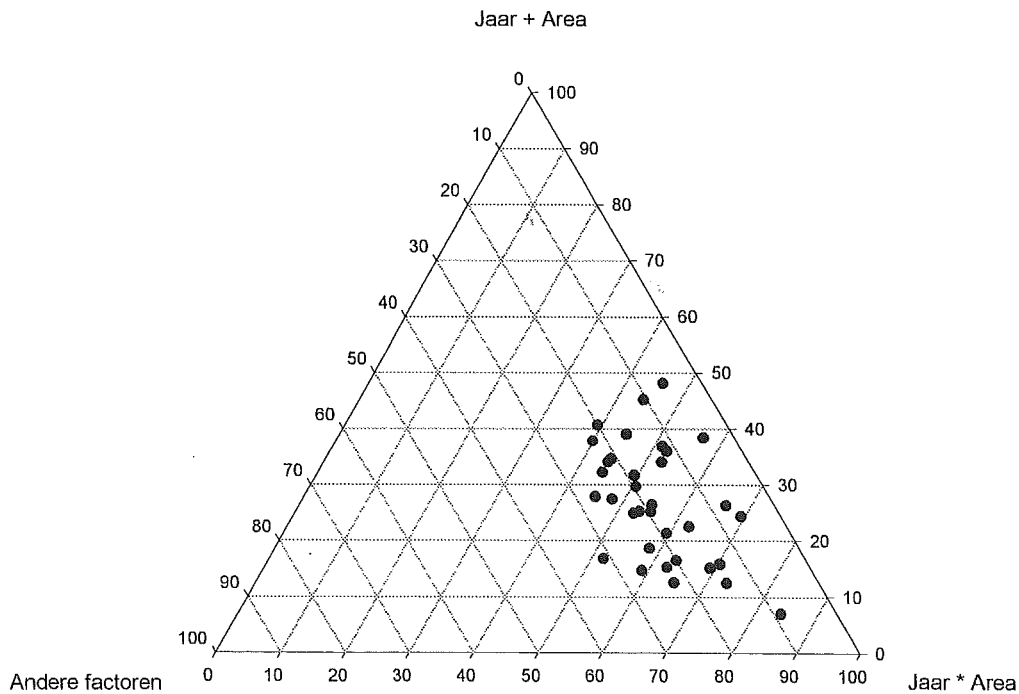
Figuur 15. Het verloop van de gemiddelde jaarlijkse dichtheid van de kleine garnalen in de vier verschillende gebieden over de studieperiode. De lijnen geven de afnamen weer voor beide soorten voor alleen die gebieden waar een significante correlatiecoëfficiënt gevonden was (zie Tabel 18). De gemiddelde dichtheid is berekend uit de logaritmisches getransformeerde vangstgegevens ($\text{Log} (N/1000\text{m}^2 + 1)$).



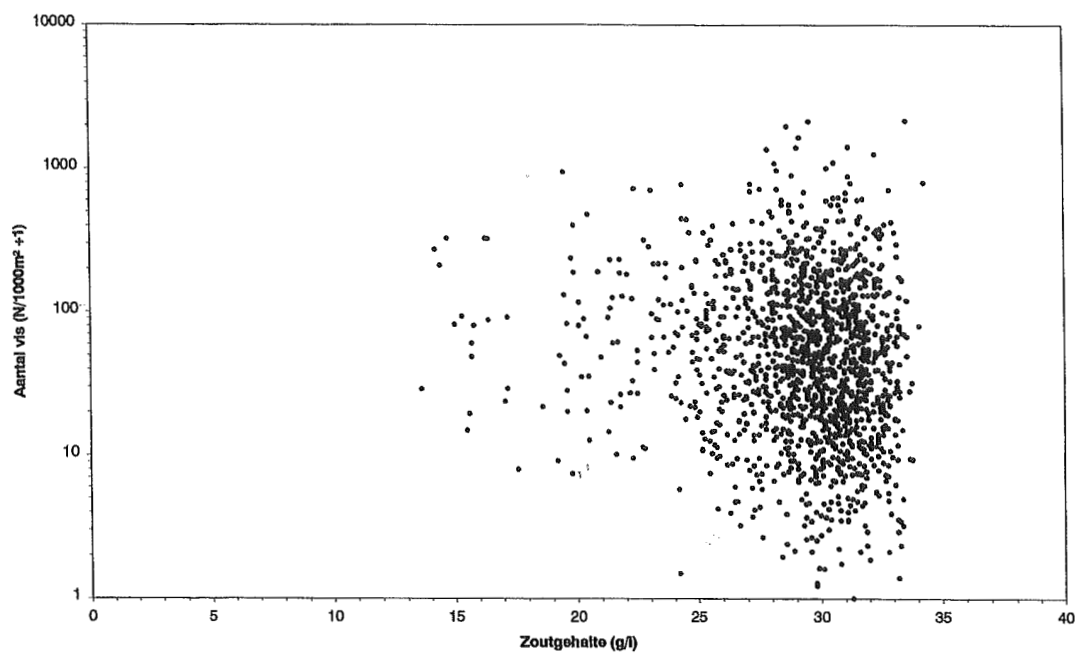
Figuur 16. Overzicht van de verdeling van het zoutgehalte (medianen en 25% kwartielen) van de vangsten van verschillend soorten in het voorjaar (boven) en najaar (onder).



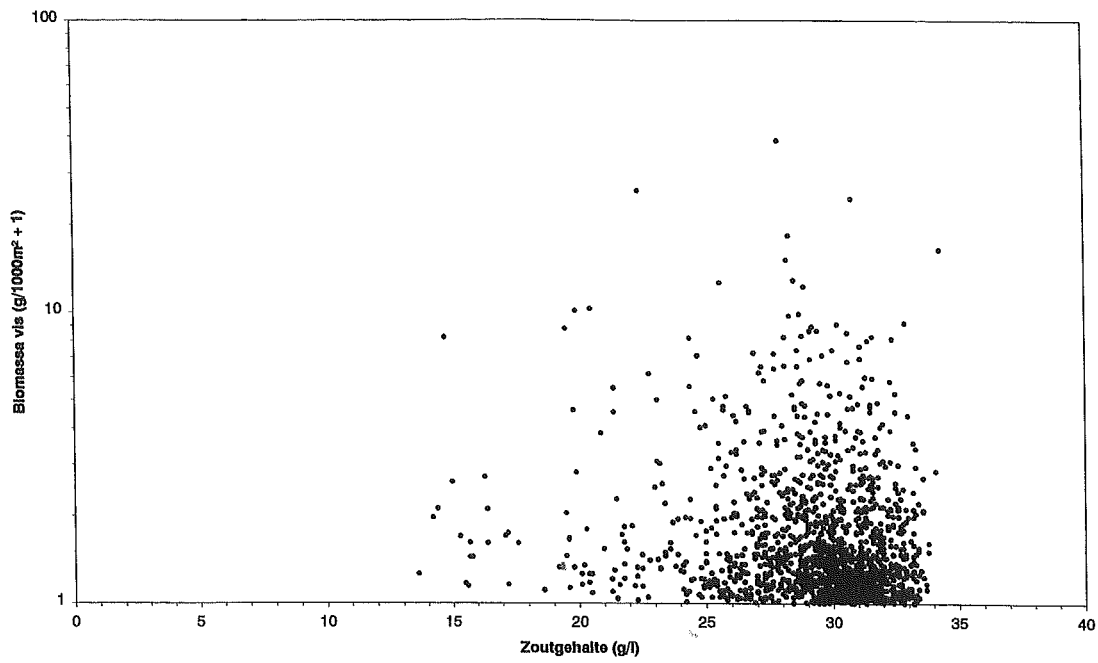
Figuur 17. Een overzicht van verdeling van de totale variantie over de factoren, gebaseerd op Tabel 20, waarbij als voorbeeld heeft gediend de resultaten van Model 1 (met het zoutgehalte, van 1970-1986) voor vissoorten die garnalen in hun dieet hadden. De verdeling van de variantie is hier gegeven voor JAAR, AREA, de interactie JAAR * AREA, alle overige factoren samen, de multicollineariteit en het percentage onverklaarde variantie (ERROR).



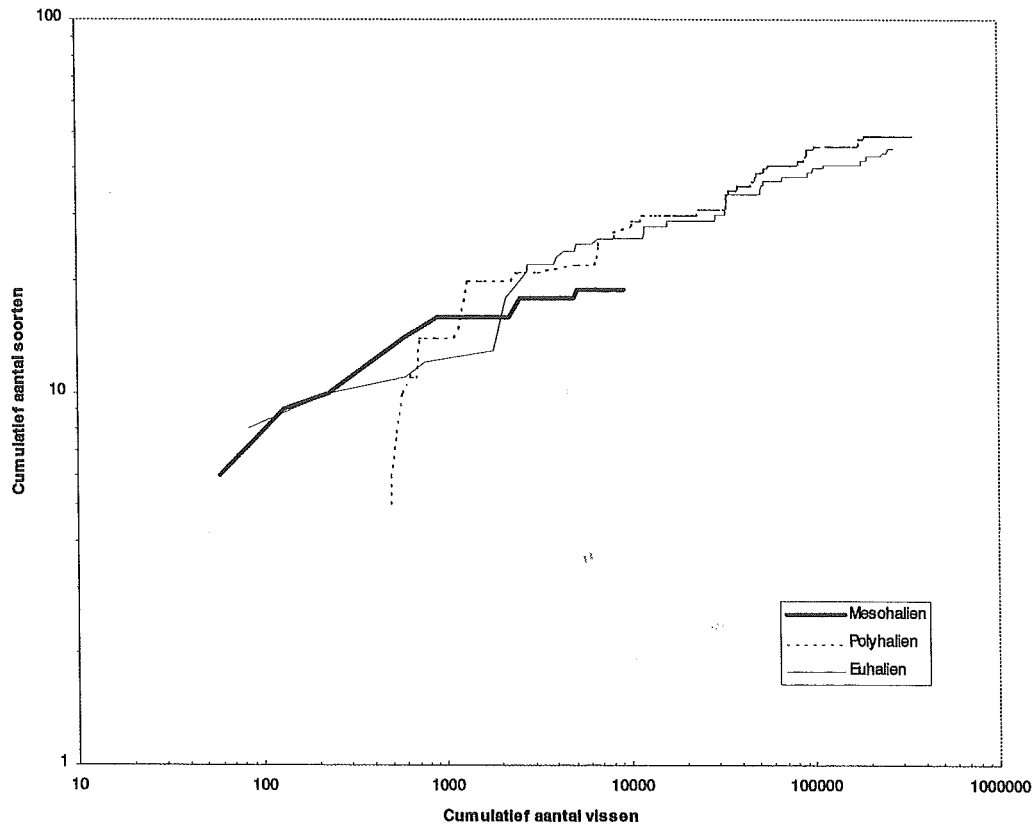
Figuur 18. Een overzicht van de verdeling van het percentage totaal verklaarde variantie gebaseerd op Tabel 20, waarbij als voorbeeld heeft gediend de resultaten van Model 1 (met het zoutgehalte, van 1970-1986) voor vissoorten die garnalen in hun dieet hadden. De grafiek laat de verdeling zien van het percentage verklaarde variantie van de factoren JAAR en AREA samen ($JAAR + AREA$), de interactie ($JAAR * AREA$) en de andere factoren. Daarbij is het totaal van deze drie categorieën gelijk aan het totaal verklaarde variantie min het percentage dat verklaard wordt door de collineariteit tussen de variabelen.



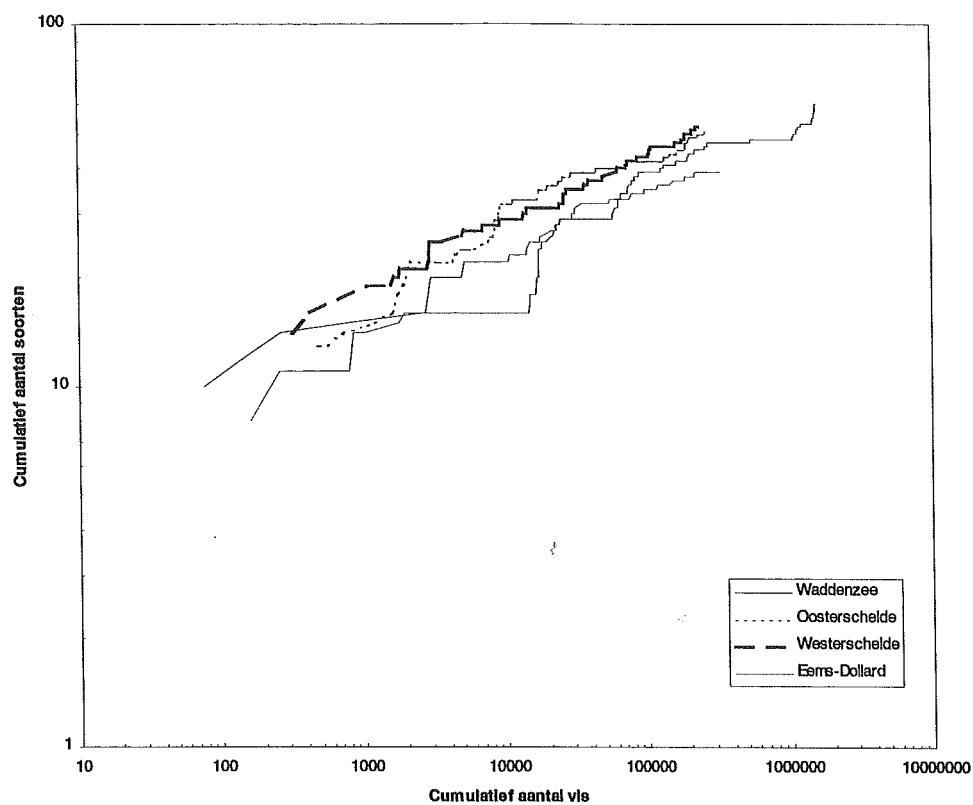
Figuur 19. Per najaarstrek is in deze grafiek het aantal vis ($N/1000m^2 + 1$, op log-as) uitgezet tegen het zoutgehalte.



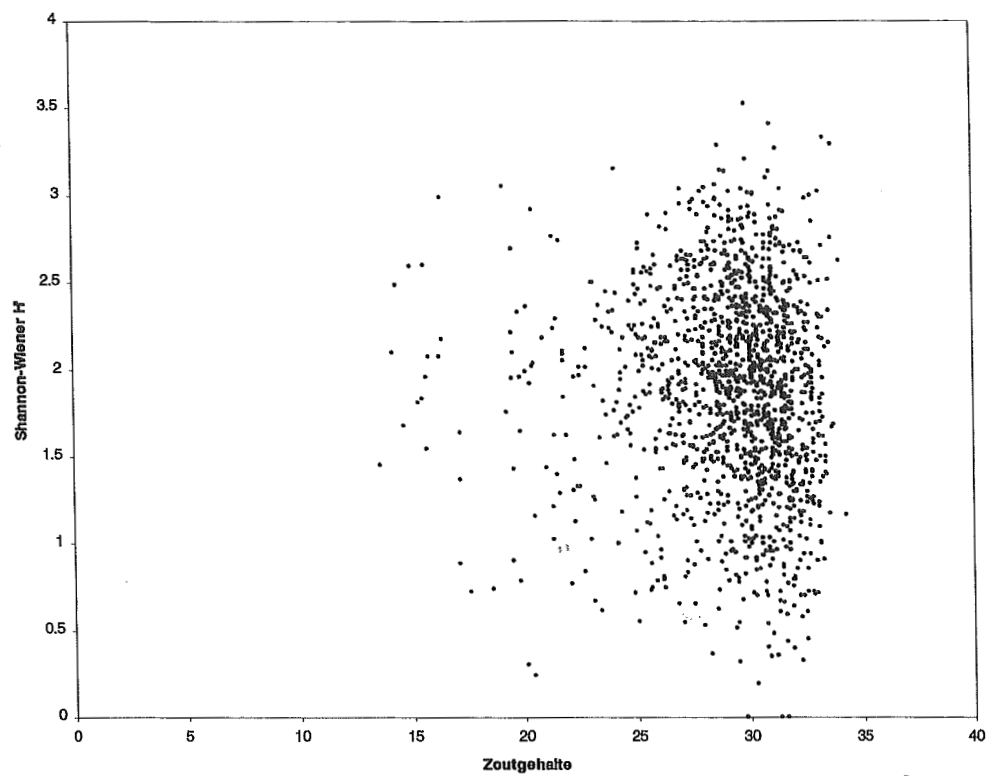
Figuur 20. Per najaarstrek is in deze grafiek de visbiomassa ($\text{g}/1000\text{m}^2 + 1$, op log-as) uitgezet tegen het zoutgehalte.



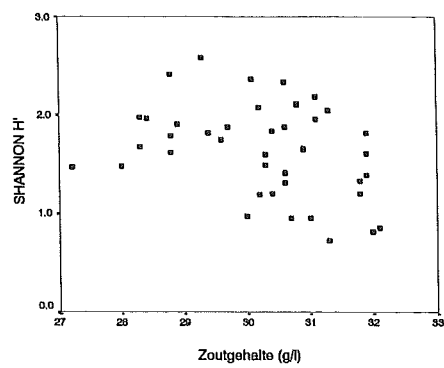
Figuur 21. De toename van het totaal aantal soorten bij een stijgende vangstinspanning voor de verschillende brakke zones (log-assen). De monsters zijn voor de analyse gesorteerd op tijdstip zodat een toename van het totaal aantal vissen (x-as) gezien kan worden als een toename in het tijdstip van bemonstering (1970-2000).



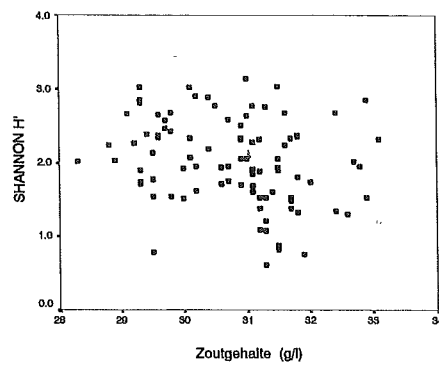
Figuur 22. De toename van het totaal aantal soorten bij een stijgende vangstinspanning voor de verschillende gebieden (log-assen). De monsters zijn voor de analyse gesorteerd op tijdstip zodat een toename van het totaal aantal vissen (x-as) gezien kan worden als een toename in het tijdstip van bemonstering (1970-2000).



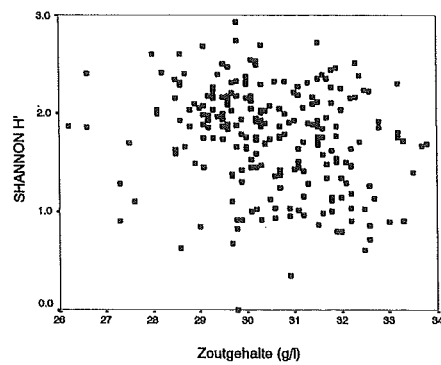
Figuur 23. Per najaarstrek is in deze grafiek de soortendiversiteit (Shannon-Wiener H') uitgezet tegen het zoutgehalte.



Waddenzee: 612



Waddenzee: 619



Oosterschelde: 634

Figuur 24. Relatie tussen het zoutgehalte en de soortendiversiteit van de kombergingsgebieden in de Waddenzee (612 en 619, voor locatie zie Figuur 1) en de Oosterschelde (634). Alle drie de vergelijkingen hadden een significante negatieve correlatie coëfficiënt (zie Tabel 27).