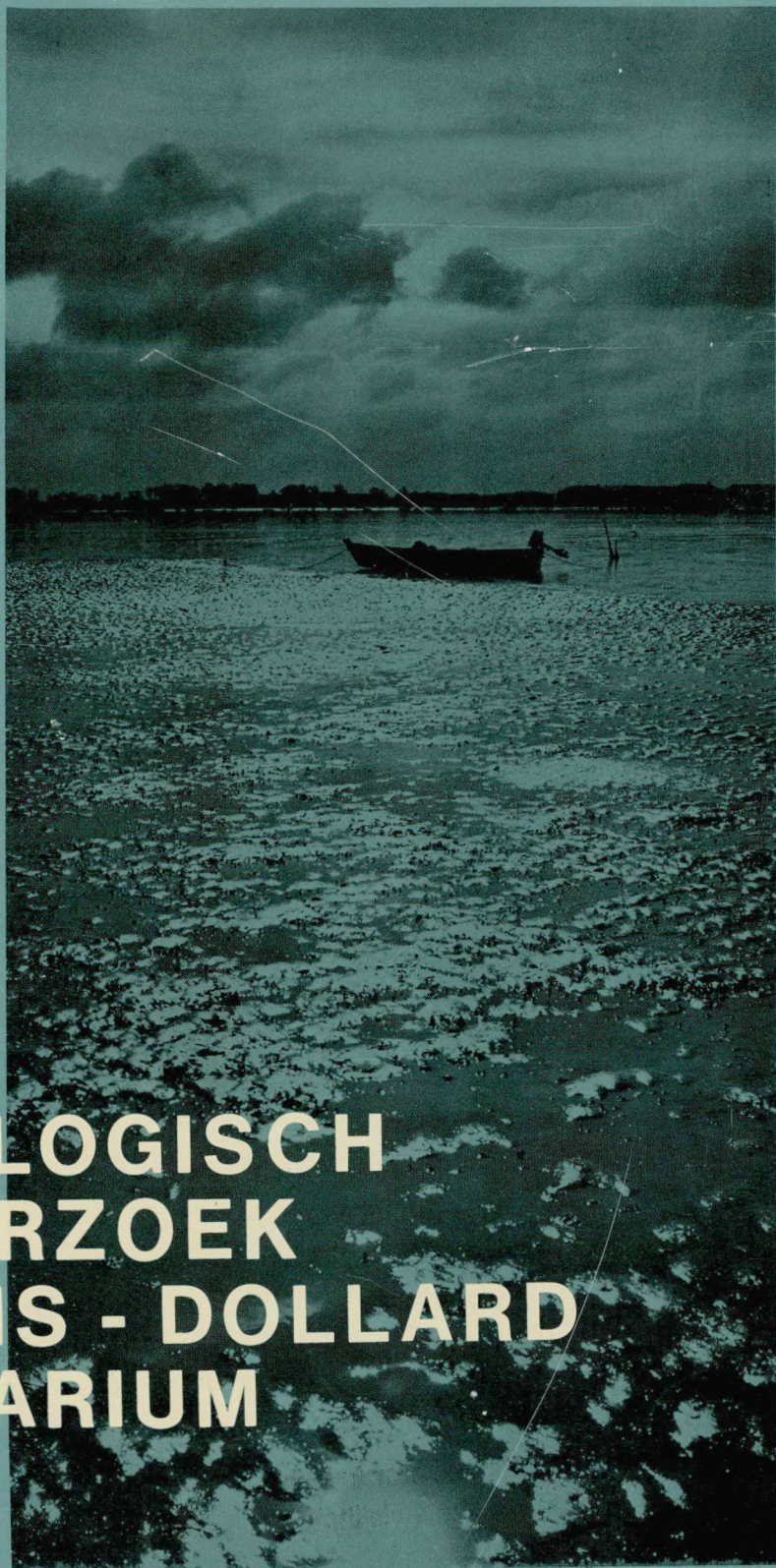


BOEDE PUBLICATIES EN VERSAKEN



**BIOLOGISCH
ONDERZOEK
EEMS - DOLLARD
ESTUARIUM**

2224

Biologisch Onderzoek Eems - Dollard Estuarium

Overzicht van het oecosysteem onderzoek, zoals verricht
tussen 1973 en 1982, in opdracht van

het Ministerie van Verkeer en Waterstaat,

**het Ministerie van Volkshuisvesting, Ruimtelijke Ordening
en Milieubeheer,**

het Ministerie van Onderwijs en Wetenschappen,

het Ministerie van Landbouw en Visserij.

Instituut voor Zeewetenschappelijk onderzoek
Institute for Marine Research

Prinses Elisabethlaan 69

8401 Bredene - Belgium - Tel. 059/80 37 15

Biologisch Onderzoek Eems-Dollard Estuarium

auteurs: BOEDE-groep

gepubliceerd op 30.6.1983 in de serie

BOEDE publicaties en verslagen, 1983 nummer 1

verkrijgbaar bij: BOEDE, Postbus 59,

1790 AB Den Burg, Texel

druk: Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee

ontwerp omslag: H. Hobbelink (NIOZ)

Copyright BOEDE

Inhoud

1. Inleiding	9
2. Het Biologisch Onderzoek Eems-Dollard Estuarium en het beleid	19
3. Hydrografisch en biologisch overzicht	30
4. Nutrienten en zuurstof	54
5. Primaire producenten en primaire productie in water en sediment	70
6. Zoobenthos en zooplankton	90
7. Carnivoren en topcarnivoren	119
8. Organische stof en mineralisatie	144
9. Biomassaverdelingen en koolstofstromen	172
10. Modellen	187
11. Onderzoek naar externe stressfactoren en hun effecten	212
12. Summary and Zusammenfassung	247
13. Publicaties en rapporten van het BOEDE en overige geciteerde literatuur	250

Voorwoord

In de sinds eeuwen gevoerde strijd van Nederland tegen de zee, zijn de estuaria de voornaamste slagvelden geweest, waar de grote watersnoodrampen plaatsvonden en waar dien ten gevolge een groot deel van de waterbouwkundige inventiviteit op is gericht. De afsluiting van de Zuiderzee is al weer zo lang geleden dat we beginnen te vergeten dat dit gebied een estuarium is geweest. Nu de voltooiing van de Deltawerken in zicht is, en daarmee het einde van de Zeeuwse en Zuid-Hollandse estuaria resten ons, de half-open te houden Oosterschelde niet meegerekend, nog slechts twee estuaria: de Westerschelde en de Waddenzee. Een zeer karakteristiek onderdeel van de Waddenzee wordt gevormd door het Eems estuarium, vanwege de volledige overgang van zoet- naar zee-water met het uitgestrekte brakwatergetijdengebied van de Dollard.

Ook dit estuarium is in de loop der tijden nadat het in de zestiende eeuw zijn grootste omvang bereikt had na een reeks van dijkdoorbraken, door landaanwinningswerken en bedijkingen sterk in omvang beperkt. Werd het gebied in vroeger dagen overwegend voor doeleinden van landaanwinning gebruikt, tegenwoordig wordt het benut voor andere doeleinden, zoals scheepvaart, visserij, afvalwaterlozingen, recreatie et cetera.

De voor scheepvaart en kustbescherming noodzakelijke waterstaatkundige ingrepen, zoals het op diepte brengen en houden van vaargeulen, het aanleggen, uitbreiden en onderhouden van havens, het rechte trekken van de kustlijn door bedijking, leiden tot veranderingen in de waterhuishouding en daarmee tot veranderingen in de randvoorwaarden voor de aanwezige levensgemeenschappen.

De afvalwaterlozingen leiden, afhankelijk van hoeveelheid en

samenstelling eveneens tot verschuivingen in de levensgemeenschappen.

In het begin van de zeventiger jaren ontstond de behoefte bij de voor het beleid verantwoordelijke instanties de beleidsbeslissingen die het estuarium betroffen af te kunnen wegen tegen de te verwachten biologische gevolgen van deze beslissingen. Tevens wilde men inzicht verkrijgen in de effecten van de afvalwaterlozingen in de Dollard op het oecosysteem, omdat men, hoewel er al tientallen jaren geloosd werd, beducht was dat vergroten van de geloosde hoeveelheden door directe lozingen op het estuarium middels persleidingen zou leiden tot drastische veranderingen in het oecosysteem.

Op grond van deze overwegingen werd door de vijf ministeries die betrokken zijn bij het beleid ten aanzien van het estuarium het project Biologisch Onderzoek Veenkoloniaal Afvalwater opgezet. Al snel na de start van het onderzoek werd duidelijk dat de invloed van menselijke activiteiten alleen te kwantificeren zou zijn op basis van kennis omtrent het gehele oecosysteem en de processen die het functioneren van dat oecosysteem bepalen. Na het afsluiten van de inventarisatie van de diverse levensgemeenschappen verschoof het zwaartepunt van het onderzoek naar de processen die samenstelling en omvang van de levensgemeenschappen beïnvloeden. Met name werd onderzoek gedaan naar de wisselwerking tussen de levensgemeenschappen en de abiotische milieu-factoren.

Om de wijziging in de doelstelling van het project ook in de naamgeving tot uiting te brengen, werd de naam in 1977 gewijzigd in Biologisch Onderzoek Eems-Dollard Estuarium (BOEDE).

De vergaarde kennis is via een groot aantal rapporten en publicaties onder het oog van geïnteresseerden gebracht, maar, wellicht belangrijker, is ook verwerkt in een wiskundig oecosysteem-model. Dit model, waarvan onderdelen al gebruikt worden voor het onderbouwen van beleidsadviezen, is, hoewel complex, toch maar een sterk vereenvoudigde en daarom grove benadering van de

werkelijkheid. Het biedt evenwel goede mogelijkheden, wanneer het verder uitgebouwd en geëvalueerd wordt, tot het begrijpen van de ingewikkelde oorzaak-gevolg ketens die het gevolg zijn van ingrepen in een oecosysteem.

A handwritten signature in black ink, consisting of a large, stylized initial 'K' followed by a series of connected loops and a final upward stroke.

Dr. H.M. Klouwen

1. Inleiding

1.1. Aanleiding tot het onderzoek	9
1.2. De inhoud van dit rapport	13
1.3. Verantwoording	15

1.1. Aanleiding tot het onderzoek

In dit boek staat een beschrijving van de huidige inzichten in de structuur en het functioneren van het oecosysteem van het Eems-Dollard estuarium. Het beschreven onderzoek is een uitvloeisel van een al sinds de vorige eeuw bestaand probleem: dat van de ernstige watervervuiling in de veenkoloniale kanalen, in noord-oost Nederland.

In de kanalen werd industrieel afvalwater, dat vooral organisch materiaal bevat, geloosd. Het zelfreinigend vermogen van deze kanalen was onvoldoende, en in feite werden de kanalen gebruikt als een waterzuiveringsinstallatie. Het water was zuurstofloos en stonk. Om voor deze ongewenste toestand eindelijk een oplossing te verkrijgen besloot de regering Veenkoloniale Afvalwater persleidingen aan te leggen, om het ongezuiverde afvalwater rechtstreeks op Waddenzee en Eems-Dollard estuarium te lozen.

De hoeveelheid organisch afval die via de leidingen zou worden

afgevoerd, werd in 1970 geraamd op ongeveer $22 \cdot 10^6$ inwoner equivalenten. De grootste bijdrage hieraan was afkomstig van de aardappelmeel industrie met $20 \cdot 10^6$ i.e. (235). Ten aanzien van de keus van de plaats waar de leiding in het estuarium zou uitmonden werd als criterium gesteld dat er geen schadelijke verschuivingen in de levensgemeenschappen mochten optreden. Aangenomen werd dat dit niet zou gebeuren als de zuurstofverzadiging niet onder de arbitraire grens van 50% zou dalen.

De juistheid van deze veronderstelling werd van de zijde van biologen bestreden. Er werd gesteld dat er wel schadelijke gevolgen zouden zijn bij 50% zuurstofverzadiging van langere duur en dat het Eems-Dollard estuarium zeer waarschijnlijk niet in staat zou zijn deze grote hoeveelheden afvalwater te verwerken. Tegen de achtergrond van de opnamecapaciteit van het Eems-Dollard estuarium voor afvalwater van de veenkoloniale industrie (173) werd de druk steeds groter om uit te zien naar alternatieve oplossingen voor het veenkoloniale afvalwater probleem, waaronder mogelijk zuivering bij de bron. Omstreeks 1970 kwam het bedrijfsleven hiervoor met de technische mogelijkheden. Uitgaande daarvan, en met steun van de overheid, werd een saneringsprogramma opgesteld. De uitvoering daarvan is thans nog niet geheel ten einde. Intussen bestond de behoefte aan een grondiger onderbouwing van de inzichten met betrekking tot de opnamecapaciteit van het Eems Dollard estuarium zonder schadelijke gevolgen. Biologisch onderzoek dat zou kunnen leiden tot voorspellingen ten aanzien van de effecten van afvalwaterlozing werd als zeer noodzakelijk gezien voor de vaststelling van criteria ter beoordeling van deze opnamecapaciteit. Opvallend is dat het begrip schadelijk niet nader werd gedefinieerd.

Gezien de consequenties van de lozing van zo grote hoeveelheden afvalwater op het estuarium werd door het Ministerie van Verkeer en Waterstaat een studie toegezegd; deze zou een biologisch onderzoek van het Eems-Dollard estuarium, alsmede chemisch en hydrogra-

fisch onderzoek naar de invloed van vervuiling op het estuarium omvatten.

De Stuurgroep Veenkoloniaal Afvalwater bracht in 1971 een rapport uit: Voorstel tot nader onderzoek inzake de behandeling van het Veenkoloniale Afvalwater (235). Het voorziene Biologisch Onderzoek Veenkoloniaal Afvalwater (BOVA) had als doel:

- Het geven van een kwalitatieve en kwantitatieve beschrijving van het estuarium in zijn huidige staat,
- Het scheppen van mogelijkheden tot het voorspellen van verschuivingen en veranderingen die zullen optreden bij een bepaalde belasting van het estuarium met zuurstofonttrekkende stoffen.

Dit onderzoek zou worden uitgevoerd door een apart aan te stellen groep specialisten, ondergebracht bij TNO, gehuisvest bij het Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee, dat met de coördinatie werd belast, en de Rijksuniversiteit Groningen en betaald door een aantal departementen uit een speciaal stimuleringsfonds. Bij dit onderzoek werd vooral gedacht aan:

- een inventarisatie van de hoeveelheden van een aantal met name genoemde groepen van organismen, zodat vergelijking met andere gebieden, zoals Waddenzee en Deltagebied, mogelijk zou worden
- een studie van de reacties van afzonderlijke soorten planten en dieren op het afvalwater.

Hierbij bleven een aantal aspecten van de biologie van het estuarium buiten beschouwing: dit waren het fytoplankton, de meiofauna, de microfauna, de chemie van de dode organische stof (detritus), en modelstudies. Langzamerhand is het onderzoek toch met die onderwerpen uitgebreid, met uitzondering van het microfauna onderzoek.

In de BOVA groep was het idee dat mathematisch model onderzoek tevens zou kunnen dienen voor de integratie van de deelonderzoeken reeds vroeg ontstaan; doch de daadwerkelijke uitvoering van zulk

onderzoek kon echter eerst in een laat stadium gerealiseerd worden.

Tijdens de periode van het BOVA onderzoek (1972-1976) werd, zoals eerder gesteld, besloten dat tot zuivering van het meeste afvalwater bij de bron, i.c. de fabrieken, overgegaan moest worden. De Veenkoloniale Afvalwaterleiding werd aangelegd, doch mag alleen voor de lozing (van een deel) van het gezuiverde afvalwater gebruikt worden. Toch bleef er, gezien de vragen waarmee de met het beheer belaste departementen te maken hadden, grote belangstelling bestaan voor de gegevens zoals die verzameld werden (zie hoofdstuk 2). Inmiddels was het inzicht gegroeid dat lozingen van afvalwater en eventueel andere ingrepen die het estuarium beïnvloeden gezien moeten worden tegen de achtergrond van de vele andere functies (zie 2.1) die het estuarium vervult. Een en ander leidde tot een heroverweging van het uit te voeren programma; niet alleen de structuur van het estuarium (die op grond van het BOVA programma beschreven zou worden) maar ook de processen in het oecosysteem werden van belang geacht. Hierdoor veranderde de doelstelling en ook de naam: Biologisch Onderzoek Eems-Dollard Estuarium (1977-1982: BOEDE). De nieuwe doelstelling luidde:

- 1) Het opsporen en beschrijven van de factoren die de structuur en het functioneren van het estuariene systeem in de Eems Dollard bepalen. Om dit te bereiken dient een kwalitatieve en kwantitatieve beschrijving te worden gegeven van het oecosysteem in zijn huidige staat en dient te worden nagegaan en beschreven welke processen zich hierin afspelen.
- 2) Het nagaan van veranderingen en het scheppen van mogelijkheden tot het voorspellen van veranderingen die in het oecosysteem kunnen optreden als gevolg van veranderende omstandigheden wat betreft chemische en fysische lozingen, waterstaatkundige ingrepen, etc. Hierbij zal, waar mogelijk, gebruik gemaakt worden van het werken met mathematische (deel)modellen van het oecosysteem.

- 3) Het, met behulp van 1 en 2, aandragen van materiaal ten dienste van het formuleren van het beheersbeleid voor het Eems Dollard estuarium en zo mogelijk voor andere, vergelijkbare, gebieden.

1.2. De inhoud van dit rapport

In de navolgende hoofdstukken wordt ten dienste van het beleid en van het te voeren beheer van het estuarium een overzicht gegeven van de stand van zaken ten aanzien van het uitgevoerde onderzoek en de daaruit ontwikkelde inzichten van de BOEDE groep. Dit boek is geen wetenschappelijke publicatie, maar een korte samenvatting van het onderzoek teneinde het beleid van zo veel mogelijk relevante informatie te voorzien. Het is gebaseerd op eerder gepubliceerde wetenschappelijke publicaties en rapporten (zie lijst van geciteerde literatuur). Daarin zijn de basisgegevens, methoden en de argumentering van de conclusies te vinden. Een deel van de verkregen resultaten zal nog later gepubliceerd worden; op die conclusies wordt hier vooruitgelopen. Een beschrijving en documentatie van de gebruikte mathematische modellen zal eveneens nog gepubliceerd worden.

In hoofdstuk 2 wordt de interactie tussen onderzoek enerzijds en beleid en beheer anderzijds nagegaan en een samenvatting van de belangrijkste resultaten en inzichten gegeven. Ook onderdelen van het onderzoek die niet konden worden uitgevoerd worden daar genoemd.

Hoofdstuk 3 bevat een globale beschrijving van de hydrografie van het estuarium en van een aantal hydrografische processen, samen een beeld gevend van de abiotische omstandigheden in het estuarium. In dat hoofdstuk wordt ook als introductie een korte karakterisering van de onderzochte groepen organismen en hun belangrijkste kenmerken beschreven.

In hoofdstuk 4 worden de voedingsstoffen en de zuurstofhuishou-

ding van het estuarium behandeld, alsmede de factoren die daar invloed op hebben.

De hoofdstukken 5, 6 en 7 geven een meer gedetailleerd overzicht van de resultaten van het onderzoek gedaan aan de flora en fauna.

Hoofdstuk 8 behandelt de samenstelling van de grote hoeveelheid dood organisch materiaal in het estuarium en de afbraak van die organische stof door bacteriën.

Hoofdstuk 9 geeft als synthese voor verschillende delen van het estuarium een overzicht van de biomassa's en koolstofstromen door het oecosysteem.

Tot dusver bevatten de hoofdstukken een tamelijk statische beschrijving van structuur en processen in het estuarium; in hoofdstuk 10, daarentegen, wordt de dynamiek van de interactie tussen structuur en functie, in tijd en ruimte, aan de hand van enkele ontwikkelde mathematische modellen van het estuarium geïllustreerd. Daarmee wordt een hoge mate van integratie van de deelonderzoeken bereikt. Aan de hand van verkregen resultaten wordt de status van de modellen toegelicht.

Hoofdstuk 11 tenslotte behandelt een aantal door de mens veroorzaakte stressfactoren, die de biologische functies van het estuarium zouden kunnen schaden, of dat reeds doen.

1.3. Verantwoording

Het Biologisch Onderzoek Eems Dollard Estuarium werd bijgestaan door een begeleidingscommissie en een deskundigencommissie.

Leden van de begeleidingscommissie zijn thans:

Dr. H.M. Klouwen, voorzitter	Ministerie van Volkshuisvesting, Ruimtelijke Ordening en Milieuhygiëne
ir. P. de Vos, secretaris	Ministerie van Verkeer en Water- staat, Directie Groningen
drs. F. Baerselman	Ministerie van Landbouw en Visserij; NBOR
drs. J. Bezemer	Ministerie van Onderwijs en Wetenschappen
ir. J.F. Deunk	Ministerie van Verkeer en Water- staat, directie Groningen
ir. J.L. Koolen	Ministerie van Verkeer en Water- staat, RIZA
drs. E. Reckman	Ministerie van Volkshuisvesting, Ruimtelijke Ordening en Milieuhygiëne; RPD
ir. H. van 't Sant	Ministerie van Volkshuisvesting, Ruimtelijke Ordening en Milieuhygiëne; DGMH
ir. T.A. Sprong	Ministerie van Verkeer en Water- staat
Dr. P. de Wolf	projectcoördinator BOEDE

De leden van de deskundigencommissie zijn:

ir. J.L. Koolen, voorzitter	Rijks Instituut voor de Zuivering van Afvalwater
Dr. K. Essink, secretaris	Rijks Instituut voor de Zuivering van Afvalwater
Dr. P.H. Nienhuis	Delta Instituut voor Hydrobiolo- gisch Onderzoek
Prof. Dr. H. Postma	Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee
Dr. W.J. Wolff	Rijks Instituut voor Natuurbeheer, afd. estuariene oecologie
Dr. P. de Wolf	projectcoördinator BOEDE

Dit rapport werd geschreven door de BOEDE groep, en wordt ook onder de naam BOEDE gepubliceerd. Aan de tot stand koming van dit rapport werd gewerkt door:

Dr. W. Admiraal	benthische diatomeeën
drs. M.A. van Arkel	macrobenthos
drs. J.W. Baretta	zooplankton + modellen
ir. L.A. Bouwman	meiobenthos
drs. F. Colijn	primaire produktie
Dr. F.B. van Es	aërobe mineralisatie
drs. V.N. de Jonge	hydrografie, nutriënten, slib
Dr. R.W.P.M. Laane	detrituschemie
drs. P. Ruardij	mathematische modellen
drs. H.G.J. Schröder	anaërobe bacteriën
A. Stam	vissen en visserij
Dr. P. de Wolf	projectcoördinator

Hoewel deze auteurs ieder verantwoordelijk zijn voor de achter hun naam genoemde delen van het onderzoek, is dit rapport nadrukkelijk een gezamenlijk produkt.

De genoemde auteurs hebben de desbetreffende onderzoeken uitgevoerd, daarbij geholpen door de leden van de technische staf:

J. Beukema

mevr. A. Bol-den Heijer

mevr. drs. K. Grooters-Romeyn

mevr. M. de Jonge-Swieter

G. Kamstra

A. Kop

ing. H. Malschaert

M. Mulder

H. Peletier

mevr. L.A.H. Venekamp

L.A. Villerius

en voormalige leden van de technische staf:

mevr. W.E. Lewis

J. Nijboer

H. Pelleboer

C.J. Pieters

mevr. M. Rademaker

mevr. W. Uitman-Knol

mevr. G.T. Visser

Bij het afsluiten van dit rapport is het een aangename taak dank te brengen aan een groot aantal personen en instellingen voor hun vaak grote bijdrage aan het welslagen van het Biologisch Onderzoek Eems- Dollard Onderzoek.

Deze dank geldt in de eerste plaats de leden van de begeleidingscommissie en de deskundigencommissie.

Veel dank is verschuldigd aan de leden van de technische staf die steeds met grote inzet en enthousiasme aan dit project hebben bijgedragen.

Dat geldt ook voor de ongeveer 80 studenten en stagiaires die

gedurende kortere of langere tijd aan het onderzoek hebben meege-
werkt.

Het is van groot belang geweest dat dit onderzoek was onderge-
bracht bij het Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee
(directie Prof. Dr. H. Postma en Dr. J.J. Zijlstra) en een tweetal
instituten van de Rijksuniversiteit Groningen, te weten de
Vakgroep Mariene Biologie i.o. (Prof. Dr. C. van den Hoek) en het
Laboratorium voor Microbiologie (Prof. Dr. H. Veldkamp). De
huisvesting in deze instituten en de steeds beschikbare
faciliteiten, adviezen en mogelijkheden voor discussies waren van
grote waarde. Het onderzoek heeft bovendien in grote mate
geprofiteerd van steeds beschikbare gegevens en van de stimu-
lerende discussies met leden van het personeel van

- het Rijks Instituut voor Natuurbeheer, afd. estuariene
oecologie te Texel
- de Meet- en Adviesdienst Rijkswaterstaat te Delfzijl
- het Rijks Instituut voor de Zuivering van Afvalwater en
- het Wasser- und Schiffahrtsamt te Emden.

Tenslotte past het mevr. A. Bol-den Heijer te bedanken voor het
vele typewerk onder hoogspanning, en voor het drukken van dit
rapport, evenals G. Kamstra voor het vele tekenwerk, en H. Hobbe-
link (NIOZ) voor adviezen betreffende de lay-out en het drukken,
en voor het ontwerp en de uitvoering van het omslag.

2. Het Biologisch Onderzoek Eems-Dollard Estuarium en het beleid

2.1. Waarom wordt er onderzoek gedaan ten dienste van het beleid	19
2.2. De ontwikkelingen in het onderzoek van het estuarium	21
2.3. Resultaten van het onderzoek en toepassing ervan voor het beleid	25

2.1. Waarom wordt er onderzoek gedaan ten dienste van het beleid

Al van oudsher en voor vrijwel de hele wereld geldt dat van alle delen van de zee het juist de estuaria zijn die het meeste zijn beïnvloed door de activiteiten van de mens. Lange tijd is er onbeperkt gebruik gemaakt van estuaria, zonder dat daardoor het natuurlijk milieu ernstig werd geschaad en zonder dat er belangen-tegenstellingen ontstonden tussen de verschillende gebruikers. Maar door de toename van de bevolkingsdichtheid, door industrialisatie en vooral door schaalvergroting van allerlei activiteiten kwam het natuurlijk milieu steeds meer onder druk te staan en waren de verschillende activiteiten niet meer met elkaar te verenigen. Hierdoor werd het noodzakelijk een doelgericht beheer

te gaan voeren.

De nota ter voorbereiding van de planologische kernbeslissing Waddenzee noemt een aantal voorbeelden van menselijke activiteiten in de Waddenzee, die allemaal ook betrekking hebben op het Eems-Dollard estuarium:

- Kustbeheer
- Landaanwinning
- Verkeer en vervoer
- Gebruik van havens en industriegebieden
- Opsporing en winning van delfstoffen
- Lozing van afvalwater
- Ontgrondingen
- Recreatie
- Visserij
- Militaire oefeningen

Aangezien het Eems-Dollard estuarium ook uit bestuursoogpunt een integraal deel van de Waddenzee vormt, is de visie van waaruit het beheer wordt gevoerd die welke omschreven is in de planologische kernbeslissing Waddenzee. Daarin wordt de Waddenzee gekarakteriseerd als een uniek natuurgebied, waarvan de waarde ligt in:

- zijn zeer dynamisch karakter
- zijn oecologische betekenis
- zijn betekenis voor de visstand van de Noordzee
- zijn betekenis voor de beleving van een uitzonderlijke landschappelijke schoonheid
- zijn betekenis voor natuurwetenschappelijk onderzoek

De algemene doelstelling voor het beleid ten aanzien van de Waddenzee is: de bescherming, het behoud en waar nodig het herstel van de Waddenzee als natuurgebied. De huidige en voorgenomen activiteiten worden getoetst aan deze doelstelling. Daarbij moet de maatschappelijke wenselijkheid van de betreffende activiteit afgewogen worden tegen de te verwachten gevolgen van de activiteit

voor het natuurlijk milieu van de Waddenzee. Expliciet is vermeld dat er rekening moet worden gehouden met het cumulatief effect van verschillende activiteiten.

Om een prognose over de gevolgen van een bepaalde ingreep op te kunnen stellen is het nodig om kennis te hebben van de samenstelling en het functioneren van de levensgemeenschappen. In concreto komt dit er op neer dat men van alle functioneel verschillende groepen organismen moet weten hoeveel er van voorkomen en welke plaats ze innemen in de levensgemeenschappen. Hoe het voorkomen van deze organismen ruimtelijk en in de tijd varieert en hoe ze elkaar beïnvloeden, hetzij in predator-prooi verhoudingen, hetzij op andere wijze, zoals door onderlinge concurrentie, positieve of negatieve invloed op elkaars milieu, etc. Daarnaast is het nodig te weten hoe de organismen afhankelijk zijn van het fysisch-chemisch milieu. Elk element van het oecosysteem is afhankelijk van andere elementen van het systeem, waardoor het oecosysteem een netwerk vormt van relaties tussen de elementen. Hoewel het Waddenzee milieu vooral vanwege enkele opvallende elementen (vogels, zehonden) positief door de mens wordt gewaardeerd, is het noodzakelijk alle elementen te kennen om een reële schatting te kunnen geven van de gevolgen die een bepaalde ingreep op het milieu zal hebben. Te meer daar onopvallende elementen zoals bacteriën, algen, micro- en meiofauna, het grootste deel van de biologische activiteit van het systeem verzorgen.

2.2. De ontwikkelingen in het onderzoek van het estuarium

Bij de start van het BOVA-BOEDE onderzoek was er in vergelijking met andere delen van de Waddenzee weinig bekend over het Eems-Dollard estuarium. Er was noch van Nederlandse, noch van Duitse zijde veel onderzoek in het gebied gedaan.

Eén van de oudste publicaties over het gebied is de fysisch-

geografische beschrijving van de Dollard door Stratingh en Venema uit 1855 (234), die door de uitgebreidheid van zijn beschrijving nu nog bruikbaar is als referentie uit de periode voordat de grote stroom afvalwater naar de Dollard op gang kwam. In 1907 verscheen van de hand van Lohmeyer (198) een overzicht van de toen in het estuarium voorkomende visfauna. In het begin van de jaren 1950 is er van Duitse zijde hydrografisch en biologisch onderzoek gedaan door Kühl en Mann (192; 193) op de rivier de Eems en in het estuarium, in het kader van onderzoek aan de rivieren van het westelijk deel van de Noordduitse laagvlakte. Het biologisch onderzoek was kwalitatief van aard en veel organismen zijn slechts zeer globaal behandeld. Van Nederlandse zijde is er in de jaren 1954-1956 wetenschappelijk onderzoek in het estuarium gedaan door onderzoekers uit verschillende vakgebieden. Het biologisch onderzoek leverde veel informatie over de samenstelling van flora en fauna maar was niet gericht op het verzamelen van kwantitatieve gegevens. De publicatie van de resultaten vond plaats in 1960 (242). Het sedimentologische en hydrografische werk dat erin beschreven wordt vindt ook nu nog toepassing. Eggink (173) gebruikte in 1965 het daarin beschreven hydrografisch model van het estuarium als basis voor zijn berekeningen van de effecten van afvalwaterlozingen op de zuurstofhuishouding in het estuarium. Dit zelfde model is ook de basis van het huidige mathematisch model voor de simulering van transportverschijnselen (zie 10.3). Tenslotte was er zoölogisch onderzoek gedaan door de Forschungsstelle für Insel- und Küstenschutz op Norderney en waren er ook hydrografische en biologische metingen verricht door medewerkers van het Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee.

Aan het begin van de jaren 1970 was de beschikbare kennis over het estuarium niettemin erg fragmentarisch. Het was dan ook logisch dat het BOVA onderzoek als eerste doel kreeg om een complete beschrijving van het estuarium te maken; niet alleen kwalitatief maar ook kwantitatief (zie 1.1). Daarbij werd aan-

vankelijk onderzoek voorzien naar de volgende groepen organismen: algen in en op de bodem, bacteriën in het water, bacteriën in de bodem, grotere dieren in de bodem (macrobenthos), zooplankton, vissen, krabben en garnalen. Daarnaast werd experimenteel onderzoek voorzien naar de invloed van afvalwater op deze organismen.

Bij de uitvoering van de eerste fase van het onderzoek bleek dat er meer en anderssoortige informatie nodig was om te kunnen begrijpen waarom de organismen in het estuarium er zijn, zoals ze er zijn. Het was nodig onderzoek te doen naar de onderlinge samenhang tussen de verschillende organismen en naar de invloed van de milieuomstandigheden. Het bleek ook gewenst informatie te krijgen over fytoplankton, kleine dierlijke organismen in de bodem (micro- en meiobenthos) en over detritus. Tenslotte was er ook behoefte aan een mathematische integratie van de vele biologische gegevens. Dit alles leidde er toe dat het onderzoek breder werd opgezet en zoals uit de doelstelling van het BOEDE (zie 1.1) blijkt, in algemene zin meer gericht werd op structuur en functie van het oecosysteem van het Eems-Dollard estuarium.

Hoewel het onderzoek bij de uitvoering in een aantal afzonderlijke onderwerpen was verdeeld, vormde het toch een geheel, doordat vanuit een gezamenlijk concept van het oecosysteem werd gewerkt. Het schema in figuur 9.3 geeft een overzicht van dit concept. Die groepen organismen die functioneel een éénheid vormen zijn met hokjes aangegeven en de pijlen geven de interacties tussen deze groepen weer. Het werkelijk aantal interacties is echter nog veel groter, maar hier zijn alleen de belangrijkste weergegeven.

Het oecosysteem kan vanuit verschillende invalshoeken worden benaderd. Zo kan het gekarakteriseerd worden door een beschrijving van de hoeveelheden koolstof waaruit de groepen organismen bestaan en de grootte van de koolstofstromen tussen deze groepen. Maar met een dergelijke benadering zijn niet alle facetten van het oeco-

systeem te beschrijven, zodat er tegelijkertijd ook gekeken moet worden naar bijvoorbeeld de invloed van fysisch-chemische milieufactoren op organismen en omgekeerd naar de modificaties hiervan door de organismen (daling zuurstofgehalte door biologisch verbruik, sediment structurering, etc.). Van al deze facetten kunnen met schema's (zoals in figuur 9.3) de structuur en het relatieve belang van de onderdelen worden weergegeven. Maar dergelijke schema's vormen altijd of een momentopname of de neerslag van een gemiddelde situatie. Het is gewenst ook weer te kunnen geven hoe uit de invloed van de ene grootheid op een andere, een terugkoppeling kan ontstaan naar de eerste grootheid of hoe de beïnvloeding van een grootheid als een kettingreactie doorwerkt op andere grootheden; kortom om het dynamische element van het systeem te kunnen beschrijven. Dit is alleen mogelijk door het systeem met een mathematisch simulatie model te beschrijven. Daaraan is de laatste jaren dan ook veel aandacht besteed.

Hoewel het onderzoek toegepast van aard is, is het tot stand gekomen in wisselwerking met de ontwikkelingen in het zuiver wetenschappelijk onderzoek op estuarien en marien biologisch terrein en heeft op zijn beurt daaraan ook zijn aandeel geleverd. Dit is mede bevorderd, doordat de medewerkers bij instellingen voor wetenschappelijk onderzoek waren gehuisvest (Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee en Rijksuniversiteit Groningen).

De nieuwe inzichten en vragen die tijdens het onderzoek naar voren kwamen, zijn deels in het onderzoeksprogramma opgenomen, maar soms zijn er door gebrek aan tijd, financiële middelen of door het ontbreken van geschikte onderzoeksmethoden ook vragen blijven liggen.

Bij de uitvoering van het onderzoek is er, door vanuit een gemeenschappelijk concept te werken een goede integratie van de afzonderlijke deelonderzoeken bereikt en kon de praktische uitvoering ervan op elkaar worden afgestemd. Daarbij was het van groot belang dat de organisatiestructuur flexibel genoeg was om het

onderzoek tussentijds bij te kunnen stellen. Een dergelijke aanpak van het oecosysteemonderzoek is zowel binnen als buiten Nederland slechts door enkele groepen gerealiseerd. Wellicht ten overvloede moet benadrukt worden dat het bereikte resultaat veel meer is dan de som van een aantal afzonderlijke onderzoeken.

2.3. Resultaten van het onderzoek en toepassing ervan voor het beleid

De resultaten van het onderzoek kunnen in twee categorieën onderscheiden worden. Ten eerste zijn er de basale gegevens die nodig zijn om het oecosysteem te kunnen beschrijven. Ten tweede zijn er de resultaten van het onderzoek naar de vraag hoe het oecosysteem functioneert. Wat betreft de resultaten van de eerste categorie is er nu informatie beschikbaar over de verspreiding van de meest belangrijke organismen, over de samenstelling van de populaties en over de chemische samenstelling van het organisch materiaal. Ook is er inzicht in de ruimtelijke variabiliteit, in de seizoens variatie en in de variatie van jaar tot jaar. Dit is noodzakelijk om bij het maken van vergelijkingen, hetzij met andere gebieden, hetzij bij vervolg onderzoek gevonden verschillen te kunnen onderscheiden van de altijd aanwezige natuurlijke variatie in populaties. Recent is gebleken dat ook het microbenthos (ééncellige dieren in de bodem) en het microzooplankton (één- en meercellige dieren in het water, kleiner dan 200 μm) mogelijk een belangrijke rol in het oecosysteem spelen. Naar deze groepen is nog geen onderzoek gedaan. Binnen het BOEDE is geen onderzoek gedaan naar vogels en zeehonden, maar hierover is wel informatie beschikbaar bij anderen (Rijksinstituut voor Natuurbeheer en Rijksuniversiteit Groningen).

Daarnaast is informatie beschikbaar over de invloed op organismen van fysische en chemische milieufactoren zoals zoutgehalte,

sedimentsamenstelling, temperatuursregime, gesuspendeerd materiaal, stroming en het droogvallen van de wadplaten. Weinig is er echter bekend over de invloed van bijvoorbeeld zware metalen, gechloreerde koolwaterstoffen en radioactieve isotopen. Van een aantal stoffen uit de eerste twee groepen is wel bekend dat het gehalte in dierlijke organismen in de Eems-Dollard hoger is dan in andere delen van de Waddenzee (gegevens RIZA en NIOZ). Dit wijst op een hoge belasting van het estuarium met deze stoffen maar wat daarvan de gevolgen zijn voor het oecosysteem is niet nader onderzocht en hierover kan dus ook met een simulatiemodel niets gezegd worden. Tenslotte is er inzicht verkregen in de relaties tussen de verschillende organismen. Dit berust gedeeltelijk op resultaten van BOEDE onderzoek en gedeeltelijk op de resultaten van wetenschappelijk onderzoek dat elders is uitgevoerd.

Uit het onderzoek blijkt dat er een duidelijk onderscheid is in de opbouw van de levensgemeenschappen in verschillende delen van het estuarium. De Dollard is een soortenarm brakwatersysteem terwijl meer naar zee toe de soortenrijkdom toeneemt en het oecosysteem daar meer op dat van de Waddenzee lijkt. In functioneel opzicht domineert in de Dollard het benthische systeem met als voornaamste energiebron de invoer van organisch materiaal van elders. In het buitengebied daarentegen domineert het pelagische systeem en daar is de lokale produktie van organisch materiaal door algen de voornaamste bron van energie voor het oecosysteem.

De resultaten zijn gedocumenteerd in de publicaties en verslagen van het BOEDE (hoofdstuk 13). Dit rapport vormt daar een samenvatting van. Tevens is een groot deel van de bestaande kennis geïntegreerd bijeengebracht in de vorm van een mathematisch simulatiemodel van het oecosysteem.

Naast het verzamelen van concrete gegevens om het oecosysteem te kunnen beschrijven is het feit dat er nieuwe inzichten werden verkregen in de vraag hoe het Eems-Dollard oecosysteem functioneert en welke rol de verschillende elementen spelen minstens zo

belangrijk. Voorbeelden hiervan zijn: het feit dat verreweg het grootste deel van de omzettingen in het biologische systeem door de allerkleinste organismen worden verricht; de rol van het detritus in het oecosysteem en het feit dat maar een gedeelte ervan biologisch bruikbaar is; de mogelijkheid om een zuurstofbalans op te stellen, waarmee het relatieve belang van verschillende processen voor de zuurstofhuishouding bepaald kan worden; de verhouding tussen de bijdrage van aërobe en anaërobe organismen aan de totale mineralisatie.

Tijdens de uitvoering van het BOEDE onderzoek is er al gebruik gemaakt van de resultaten voor beleidsdoeleinden. Er werden gegevens gebruikt voor de volgende adviezen, rapporten en enkele werkzaamheden in de sfeer van milieu effect rapportage:

- medewerking aan het RIN rapport over: De ecologische consequenties van het omleggen van de Eems door de Dollard (155).
- beschikbaarstelling van gegevens aan ingenieursbureau Dwars Heederik en Verhey BV voor een rapport over de mogelijke gevolgen van de vestiging van een petrochemisch complex op de Eemshaven.
- enkele rapporten over de gevolgen van de aanleg van de Veenkoloniale afvalwaterleiding naar Bierum (Gr.). (BOEDE rapporten 21; 53; 61; 84).
- een rapport over de gevolgen voor het milieu van de mogelijke vestiging van een LNG-aanlanding op de Eemshaven (169).
- gebruikmaking van BOEDE gegevens voor een rapport in opdracht van de NV Gasunie over de gevolgen voor het milieu van de vestiging van een kolenvergassingsinstallatie op de Eemshaven (153; 243).
- een rapport over methoden voor de meting van hoeveelheden slib in suspensie, naar aanleiding van een baggerspecie lozing in de Eems bij Delfzijl (30).
- een publicatie over de hoeveelheid baggerwerk en de hoeveel-

heid materiaal in suspensie in het water (77).

- medewerking aan de inlichtingen ten behoeve van beheersplannen voor de Waddenzee.
- medewerking aan de voorlopige commissie voor milieu effect rapportage ten aanzien van grootschalige berging baggerspecie Rijnmondgebied.
- uitvoering van onderzoek aan de bodemfauna van de Noordzee in het stortingsgebied voor TiO_2 afvalzuur, dat overeenkomstig EEG richtlijnen wordt uitgevoerd (Rijkswaterstaat, directie Noordzee) en rapportage van de resultaten (107).
- advisering over de mogelijke gevolgen van de aanleg van een persleiding voor ongezuiverd afvalwater van de aardappelmeelfabriek in Ter Apel Kanaal, naar Nieuwe Statenzijl, voor de zuurstofhuishouding in de Dollard (116).

Naast de problemen, die in deze adviezen aan de orde zijn gekomen, zijn er nog veel meer menselijke activiteiten die een bedreiging of aantasting van het oecosysteem vormen. In hoofdstuk 11 wordt van enkele voorbeelden (lozing van Veenkoloniaal afvalwater, verhoging van de troebelings, eutrofiëring) besproken hoe deze het oecosysteem beïnvloeden. Daaruit blijkt dat er naast de directe invloed op organismen ook indirecte invloeden kunnen optreden ten gevolge van kettingreacties in het systeem.

Naast de directe toepassing van onderzoeksresultaten voor beleidsadvisering hebben beleidvoerende instanties ook indirect van het onderzoek geprofiteerd. Het heeft bijgedragen aan hun visie op het functioneren van het oecosysteem, zoals onder andere blijkt uit de verbreding van de onderzoeksdoelstellingen bij de overgang BOVA-BOEDE (zie 1.1).

Voor toekomstige beleidsadvisering is het simulatiemodel van het oecosysteem beschikbaar. Dit is de meest compacte samenvatting van een groot deel van de resultaten. Men moet zich hierbij realiseren dat toepassing van het simulatiemodel een ter zake kundige begeleiding vereist om tot een verantwoorde interpretatie van de

uitkomsten te komen. Het beschikbaar komen van het simulatiemodel heeft niet alleen zijn nut voor de problematiek van het Eems-Dollard estuarium. Door zijn universele opzet en doordat het veelal op algemene wetenschappelijke gegevens is gebaseerd, kan het gemodificeerd worden voor andere estuariene gebieden, mits voldoende descriptieve gegevens beschikbaar zijn. Hiermee is al een eerste proef gedaan. Er werd een model opgesteld voor een Canadees estuarium (Cumberland Basin, Bay of Fundy), waarvan de eerste versie in grote lijnen een bevredigend beeld gaf van het daar vigerende oecosysteem.

Terugziend op het BOEDE onderzoek kan geconcludeerd worden dat een gecoördineerde multidisciplinaire opzet en een flexibele planning en organisatie, zodat tussentijdse aanpassingen mogelijk zijn, essentieel zijn voor het slagen van een dergelijk onderzoek. In praktisch opzicht is het van belang dat het onderzoek zich over een termijn van ten minste een aantal jaren uitstrekt en er liefst, zoals bij BOEDE, weinig verloop is in de personele bezetting.

3. Hydrografisch en biologisch overzicht

3.1. Het estuarium	30
3.1.1. Inleiding	30
3.1.2. Morfologie	31
3.1.3. Verdeling en transport van water, op- geloste stoffen en zwevend materiaal	33
3.1.4. Het sediment	43
3.2. Karakterisering van de groepen organismen	45
3.2.1. Energie-stromen	45
3.2.2. Pelagische en epibenthische organismen	46
3.2.3. Benthische organismen	49
3.2.4. Voedselrelaties	52

3.1. Het estuarium

3.1.1. Inleiding

De Waddenzee is een ondiepe kustzee die wordt gekenmerkt door het tijdens eb droogvallen van grote wadoppervlakken. Hierbij vloeit water via een sterk vertakt geulenstelsel naar de hoofdgeulen. De grote getijdegeulen vinden een uitweg naar zee via de zeegaten tussen de eilanden. Tijdens de vloed gebeurt het omgekeerde. De Waddeneilanden vormen een natuurlijke barriere tegen de

Noordzee. De Waddenzee is in feite verdeeld in een aantal getijdebekkens die door relatief hooggelegen platenstelsels achter de eilanden (wantijen) van elkaar gescheiden zijn. Bovendien wordt het gebied op een aantal plaatsen doorsneden door riviermondingen. Het estuarium van de rivier de Eems (zie kaart achterin) vormt zo'n doorsnijding.

In een estuarium zijn zowel de waterbeweging als het gedrag van zwevend materiaal verschijnselen met een complex karakter. Dit is mede een gevolg van de wisselwerking met de vaak ingewikkelde topografie.

Deze fysische processen zijn van belang voor het oecosysteem, omdat ze in vele opzichten een karakteristiek milieu scheppen, dat de randvoorwaarden vormt waarbinnen de biologische processen zich voltrekken. Daarom wordt hieronder eerst een korte schets van de morfologie en waterbeweging gegeven en wordt de onderlinge samenhang tussen waterbeweging en het transport van zwevende stof toegelicht. In 3.2 volgt een beschrijving van de estuariene levensgemeenschappen.

3.1.2. Morfologie

Het estuarium van de rivier de Eems wordt gekarakteriseerd door geulenstelsels, platenstelsels, kwelders, eilanden en dijklichamen als vaste begrenzing van de kustlijn (zie kaart achterin). De begrenzing met de Noordzee wordt gevormd door de lijn Rotterdamroog-Borkum. De verticale begrenzing wordt gevormd door het gemiddeld hoogwater niveau.

In geografisch opzicht kan het onderzoekgebied worden ingedeeld in drie delen. Het zogenaamde "buitengebied" wordt gevormd door het gebied tussen de begrenzing met de Noordzee en de Eemshaven, het "middengebied" is gelegen tussen Eemshaven en de mond van de Dollard, het "binnengebied" omvat de Dollard, het Emders Fahrwasser

en het stroombed van de Eems tot Pogum. Tussen een deel van het Emders Fahrwasser en de rest van de Dollard ligt een kunstmatige scheiding in de vorm van een geleidedam welke echter op een aantal plaatsen gaten vertoont. Het oppervlak van het Eems estuarium tussen Borkum en Leer bedraagt ongeveer 500 km². Het totale oppervlak van de platen die bij gemiddeld laag water droogvallen bedraagt ongeveer 250 km². In het buitengebied valt gemiddeld ongeveer 45% van het gebied bij laag water droog, voor het middengebied is dat 50% en voor de Dollard 80%. De uitgestrekte platenstelsels in de Dollard worden omzoomd door een gordel van kwelders met een oppervlak van ongeveer 9 km². In vergelijking met de rest van de Waddenzee beslaan in het Eems-Dollard estuarium de kwelders met 2% een belangrijk deel van het totale oppervlak. Tabel 3.1 geeft voor de drie deelgebieden van het estuarium een aantal morfologische gegevens.

	buiten	midden	Dollard*)
oppervlak geulen. (m ²)	145.10 ⁶	56,4.10 ⁶	19,7.10 ⁶
gemiddelde geuldiepte (m)	6,6	7,45	6,2
totaal watervolume geulen (m ³)	955.10 ⁶	420.10 ⁶	120.10 ⁶
Oppervlakte droogvallende platen (m ²)	110.10 ⁶	53,1.10 ⁶	82,6.10 ⁶
*) inclusief Eems tot Pogum			

Tabel 3.1. Afmetingen van de drie onderscheiden deelgebieden in het Eems-Dollard estuarium.

3.1.3. Verdeling en transport van water, opgeloste stoffen en zwevend materiaal

De waterbeweging in het Eems estuarium wordt voornamelijk veroorzaakt door het dubbeldaags maangetij en in mindere mate door de rivieraafvoer en de wind. De getijgolf beweegt zich met een gemiddelde periode van 12 uur en 25 minuten door het gebied. Door het passeren van deze golf rijst en daalt het water (vertikale getij). Het gemiddelde verschil tussen hoog en laag water over de laatste vijf jaar is bij Borkum 2,30 m, bij Emden 3,16 m en bij Nieuwe Statenzijl ook iets meer dan 3 m. Het rijzen en dalen van de waterspiegel gaat gepaard met waterverplaatsing (horizontale getij). Dit horizontale getij kan op verschillende manieren worden gekarakteriseerd. Allereerst kan het worden uitgedrukt als een hoeveelheid in- en uitstromend water door een bepaalde dwarsdoorsnede in het gebied. Bij Borkum passeert bij een eb- respectievelijk vloed-periode zo'n $900-1000 \cdot 10^6 \text{ m}^3$ water. Door de afnemende komberging is dit nabij de mond van de Dollard nog slechts $150-200 \cdot 10^6 \text{ m}^3$.

Een andere manier om de horizontale waterbeweging uit te drukken is via de getijweg. Dit is de gemiddelde afstand die het water aflegt tussen twee opeenvolgende kenteringen. Deze afstand varieert en is ongeveer 12 km in de Dollard en ongeveer 17 km in het buitengebied. De stroomsnelheid is ongeveer 0,3 tot 0,4 m.s^{-1} . Maximale stroomsnelheden variëren onder normale weersomstandigheden van 1 m.s^{-1} in de Dollard tot 2 m.s^{-1} in het buitengebied. Nauwkeurige analyse van de op vele plaatsen door de Meet- en Adviesdienst Delfzijl van de Rijkswaterstaat gemeten debieten laat zien dat het water niet alleen heen en weer gaat maar dat er geulen zijn die over de vloed méér water verplaatsen dan over de eb (vloedscharen) en andersom (ebscharen). Ze liggen gewoonlijk als eb- en vloedschaar paarsgewijs gerangschikt en verzorgen een watercirculatie die tot intensieve watermenging leidt. Ook binnen

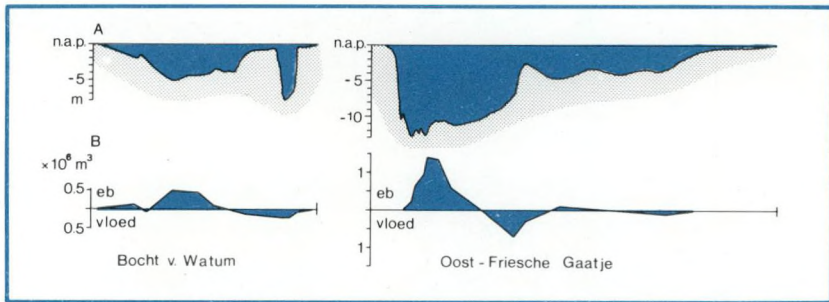


Fig. 3.1. Voorbeeld van een geulensysteem met eb- en vloedscharen. De verdeling van residuele debieten (B) is gegeven voor de dwarsdoorsneden (A) van de Bocht van Watum en het Oost-Friesche Gaatje.

de vloed- en ebscharen bestaan ook weer van dit soort, paarsgewijs georganiseerde wervels, waarvan figuur 3.1 een voorbeeld geeft.

Onder invloed van windsterkte en windrichting kunnen ook nog zogenaamde driftstromen optreden. Ze veroorzaken een watercirculatie die met name in de Dollard en in het buitengebied van het estuarium van belang is. In de Waddenzee kunnen tijdens perioden met sterke wind omvangrijke watertransporten achter de eilanden langs over de wantijen heen plaatsvinden (160). Metingen uitgevoerd door de Meet- en Adviesdienst Delfzijl van Rijkswaterstaat op het wad langs de Oude Westereems, het wad langs de Ransel, en in de Oostereems (zie kaart achterin) toonden aan dat dit proces van driftstromen ook bij lage windsnelheden optreedt maar dat het watertransport kwantitatief gezien van weinig belang is. Dit betekent dat, afhankelijk van windsterkte en windrichting wateruitwisseling tussen het Eems estuarium en aangrenzende delen van de Waddenzee optreedt. De grenzen van het estuarium zijn in het buitengebied daarom niet scherp te trekken.

Naast de hierboven genoemde circulaties bestaat er ook nog een verticale watercirculatie. Deze treedt op in het gebied waar het rivierwater in contact komt met brak estuarium water. Het zoete rivierwater heeft door een lagere dichtheid de neiging over het

brakke water naar zee te stromen terwijl het zoute zeewater door zijn grotere dichtheid en door de getijbeweging onder het lichtere zoete water door schuift (zouttong). Ondertussen mengen beide watermassa's zich gedeeltelijk onder invloed van de turbulente stromingen. Hierdoor ontstaat voor het zoute water een netto transport in stroomopwaartse richting. Deze menging gaat door tot de vertikale dichtheidsverschillen teniet zijn gedaan. Deze estuariene circulatie wordt door de aanvoer van zoet water in stand gehouden.

Een belangrijke rol bij de menging van verschillende waterpakketten speelt de turbulente diffusie ten gevolge van stroomsnelheidsverschillen in verschillende delen van de dwarsdoorsnede van geulen. Het bovenstaande schetst summier een aantal van de vele watercirculatietypen, die allen bijdragen tot de menging van zout- en zoet water welke zich manifesteert in een zoutgradiënt (figuur 3.3) waarvan de steilheid van de curve tegen de plaats voorname-lijk wordt bepaald door de grootte van de rivierafvoer (69).

De menging van het water in het estuarium kan voor modeldoel-einden op een eenvoudige wijze in diffusieconstanten worden uitgedrukt (zie onder). Deze diffusieconstanten representeren in feite de som van alle in het estuarium optredende circulaties en uitwisselingen en hebben maar zeer ten dele iets met moleculaire diffusie of turbulente diffusie te maken. Met behulp van een watertransport model (69) kunnen bij verschillende afvoeren van de Eems en Westerwoldsche Aa de mengtoestand van zout- en zoetwater worden berekend (hoofdstuk 10) en dus in principe ook andere in dat water opgeloste stoffen, zoals nutriënten, zuurstof, koolzuur en microverontreinigingen. Verder kunnen karakteristieken als gemiddelde verblijftijd van het water in het estuarium en de leeftijd van het water worden berekend. De verblijftijd geeft aan hoeveel tijd het kost, voordat een waterdeeltje beginnend op een bepaalde plaats (compartiment) in het estuarium, verdwenen zal zijn uit het estuarium. De leeftijd heeft betrekking op het water dat van

buiten komt (Noordzee, Eems of Westerwoldsche Aa) en geeft de tijd aan dat het water al in het estuarium is. Om de gedachte te bepalen: bij een Eemsafoer van ongeveer $55 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ en een Westerwoldsche Aa afvoer van $9 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ is de verblijftijd van het water in het buitengebied ongeveer een week en in de Dollard ongeveer zeven weken. De gemiddelde verblijftijd van het water kan, afhankelijk van de zoetwater aanvoer, sterk variëren.

De hierboven geschetste estuariene waterbeweging is in evenwicht met de morfologie van het estuarium (231; 77). Dit betekent dat veranderingen aangebracht in de morfologie ten gevolge van bijvoorbeeld baggeren, leiden tot veranderingen in de waterbeweging en dientengevolge ook in die parameters welke direct aan deze waterbeweging gekoppeld zijn. Hierop wordt in 11.3 ingegaan.

De afvoer van de rivier de Eems varieert maximaal tussen 25

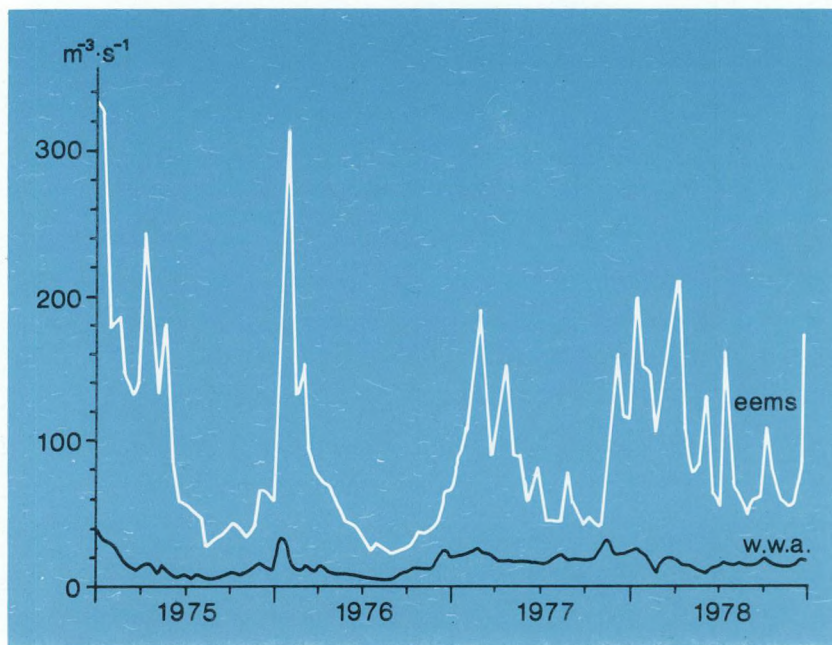


Fig. 3.2. Gemiddelde maandelijkse waterafvoeren van de Eems bij Pogum, en van de Westerwoldsche Aa, voor de jaren 1975-1978.

$\text{m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ in de zomer en $380 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ in het voorjaar, zie figuur 3.2.

De invloed ervan komt duidelijk tot uitdrukking in het door het jaar verschuiven van de zoutgehaltegradiënt (figuur 3.3). In het voorjaar bevindt de isohalien van 15 zich gemiddeld halverwege het Oost Friesche Gaatje en de Bocht van Watum. In de zomerperiode, bij lage rivierafvoeren, schuift deze isohalien ongeveer 20 km op in de richting van de Dollard en naar Pogum verder stroomopwaarts aan de rivier de Eems.

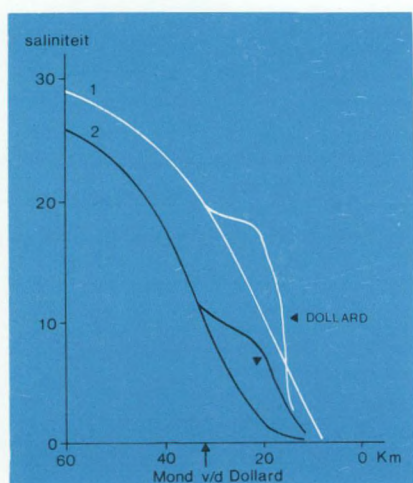


Fig. 3.3.

Verdeling van het zoutgehalte langs de as van het Eems estuarium en de Dollard bij twee verschillende afvoersnelheden van zoetwater: 1.: Eems, $53.3 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ en Westerwoldse Aa, $8.8 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ 2.: Eems, $320 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ en Westerwoldse Aa $31 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$.

De aanvoer van gesuspendeerd materiaal vanuit de rivier en de aanwezigheid van gesuspendeerd materiaal in zee leidt op zich niet tot een gradiënt in gesuspendeerd materiaal. Dit gebeurt wel door de estuariene watercirculatie in het overgangsgebied zoet-brak (figuur 3.4) waardoor een karakteristieke gradiënt ontstaat. Een deel van het gesuspendeerde materiaal dat met het rivierwater wordt afgevoerd zal onder invloed van de stroomsnelheidsafname op de grens zoet-brak gaan uitzakken. Hierbij komt dit materiaal terecht in de zich stroomopwaarts bewegende zoutwig. Eenmaal daarin aangeland kunnen de deeltjes via turbulente diffusie weer in de zoetere bovenlaag terechtkomen waarna de cyclus opnieuw kan

beginnen. Iets dergelijks geldt ook voor het materiaal dat vanuit zee via de zoutwig stroomopwaarts wordt gevoerd (216). Dit mechanisme veroorzaakt in deze zone een ophoping van gesuspendeerd materiaal. Deze zone wordt aangeduid als "troebelingsgebied" en pendelt met de getijfase en de rivierafvoer mee heen en weer tussen Emden en Leer. De rivierafvoeren hebben direct invloed op het maximum gesuspendeerd materiaal gehalte in deze zone (214). Bij een hoge rivierafvoer is dit maximum laag en bij een lage afvoer is dit maximum hoog. Uit het BOEDE databestand is gebleken dat het gemiddelde jaarlijkse gehalte aan gesuspendeerd materiaal tussen Emden en Leer vrijwel constant is.

Het getij zelf is er ook de oorzaak van dat, los van de zoet wateraanvoer, een gradiënt in gesuspendeerd materiaal ontstaat (208; 210; 211; 232; 233). Dit hangt samen met het mechanisme dat de accumulatie van zand en slib in estuaria veroorzaakt. Het getij

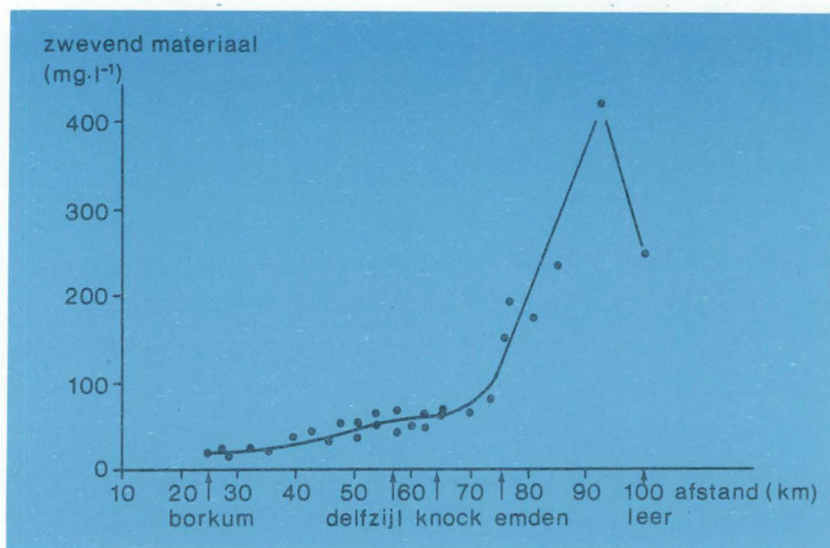


Fig. 3.4. Gradiënt in het gehalte gesuspendeerd materiaal over de lengteas van het estuarium voor de periode 1975-1976. Het zogenaamde troebelingsgebied ligt tussen Emden en Leer.

dat in open zee vrijwel symmetrisch is, wordt door de vorm en ondiepte van estuaria, daar asymmetrisch. Daardoor is tijdens de vloed de maximale stroomsnelheid waarmee de getijgolf het estuarium binnendringt groter dan de stroomsnelheid tijdens de eb. Aangezien de capaciteit om zand en slib te transporteren toeneemt met de stroomsnelheid, kan de vloed meer slib naar binnen brengen dan de eb naar buiten kan brengen. Daar komt nog bij dat speciaal op wadplaten rond hoogwaterkentering materiaal kan sedimenteren zonder dat er bij het inzetten van de eb voldoende stroomsnelheid optreedt om dit materiaal weer te resuspenderen. Dit komt doordat voor het resuspenderen van gesedimenteerd materiaal grotere stroomsnelheden nodig zijn dan de snelheid waarbij datzelfde materiaal kan sedimenteren.

De in figuur 3.4 gegeven slibgradiënt is aan veranderingen onderhevig omdat de gehaltes variëren met de stroomsnelheden (figuur 3.5). Dit levert aanzienlijke variaties op in de zwevende stof concentraties. Op half tij (grootste stroomsnelheden) zijn de concentraties tot maximaal een factor 5 hoger dan rond de kenteringen (minimale stroomsnelheden). Door de verschillen in soortelijke massa zijn deze verschillen voor zand (de fractie groter dan 55 μm diameter) veel sterker dan voor slib (de fractie kleiner dan 55 μm). Verder zijn de concentraties nabij de bodem (figuur 3.5) voor slib gemiddeld 3 tot 5 maal en voor zand 5 tot 10 maal hoger dan aan het wateroppervlak.

Naast de variatie, veroorzaakt door het getij, is er een ook een seizoensvariatie in de concentratie gesuspendeerd materiaal. Deze ontstaat voornamelijk door een toename van de resuspendering in perioden met sterke wind. Daarom zijn in het vierde kwartaal de gemiddelde zwevende stofconcentraties ongeveer 1,5 keer hoger dan in de rest van het jaar. De door wind veroorzaakte concentratieverhogingen verdwijnen weer snel (in ongeveer twee dagen) bij afnemende wind.

De invloed van wind en golven is vooral tijdens hoog water van

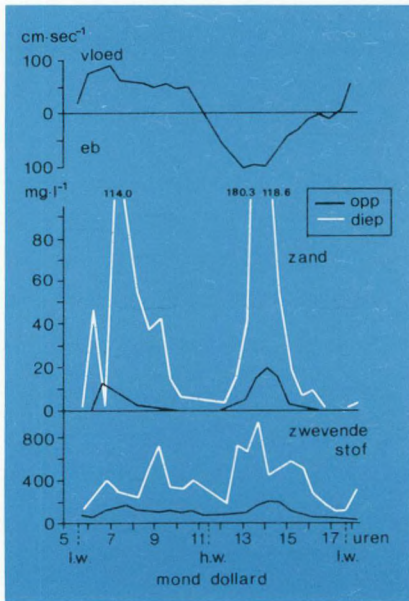


Fig. 3.5.

Variaties in de stroomsnelheid in $\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}$ en het gehalte gesuspendeerd materiaal over de getijcyclus. De hoogste concentraties zand (partikels $> 55 \mu\text{m}$) en slib (partikels $< 55 \mu\text{m}$) worden bereikt in de eb- en vloedstroom dicht bij de bodem (diep), de laagste tijdens kentering en aan het wateroppervlak (opp.). Meting in de mond van de Dollard.

belang aangezien dan de gemiddelde waterdiepte klein is en door de grote strijklengte van de wind, de golfinvloed op de bodem van de platen groot is. Dit leidt tot uitwisseling van sedimenten en ander materiaal (diatomeeën bijvoorbeeld) tussen platen en geulen (zie hoofdstuk 5) en tot een zekere sortering van het sediment. Hierbij speelt de expositie van het wad ten opzichte van de windrichting een belangrijke rol.

Gebleken is dat het gemiddelde gehalte aan gesuspendeerd materiaal variaties vertoont over een aantal jaren (tabel 3.2). Deze variaties werden vastgesteld binnen het BOEDE met behulp van 50 tot 175 jaarlijkse metingen en binnen Rijks Waterstaat met meer dan 500 metingen. De verschillen in de jaargemiddelden zijn klein. De jaarlijkse fluctuaties in de gehalten gesuspendeerd materiaal zijn eveneens terug te vinden in de lichtverzwakkings-coëfficiënt K_d (zie 5.3), die een maat is voor de helderheid van het water. De mogelijke oorzaken van de jaar op jaar variaties worden besproken in 11.3.

jaren	gemiddeld gehalte gesuspendeerd materiaal (mg.l ⁻¹)			K _d (m ⁻¹)
	(1)	(2)	(3)	
1954	45,8			
1970	61,3			
1971	60,4			
1972	90,4			
1975		58,2		
1976		57,6		2,94
1977		68,3		3,18
1978		96,6	91,5	3,69
1979		76,5	82,5	3,37
1980			98,3	3,93

Tabel 3.2. Jaargemiddelden van de concentraties gesuspendeerd materiaal in het Eems-Dollard estuarium gemeten door (1) Postma (209) en Manuels & Rommets (200); (2) BOEDE en (3) RIZA (Rijks Waterstaat). De helderheid is uitgedrukt als een licht verzwakkings-coëfficiënt K_d .

De samenstelling van het gesuspendeerd materiaal in het estuarium is geanalyseerd met behulp van een deeltjesteller. Figuur 3.6 laat voor één monster de verdeling van het materiaal over verschillende grootte klassen zien. De relatief zeldzame grote deeltjes omvatten toch nog een aanzienlijke fractie van het totale volume van het materiaal. Deze spectra zijn op verschillende plaatsen in het estuarium gemeten. Gebleken is dat in het binnen- en buitengebied de relatieve samenstelling weinig van elkaar verschilt, ondanks de opvallende verschillen in de totale gehalten van gesuspendeerd materiaal.

De Waddenzee is onderhevig aan een continue ophoging die ver-

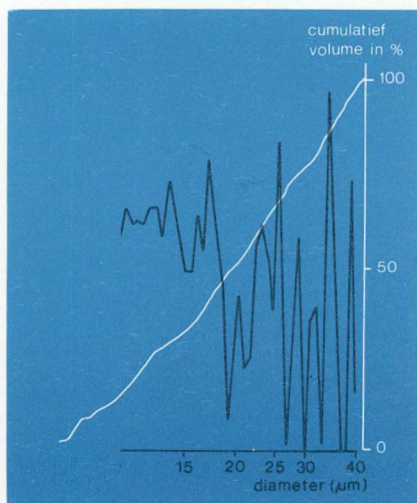


Fig. 3.6.

Grootte-verdeling van gesuspendeerde deeltjes nabij Emden. De volumina van individuele fracties (7-40 μm) zijn weergegeven, en hun procentuele bijdrage aan het totale volume (uitgezet op cumulatieve schaal).

band houdt met de daling van de bodem ten opzichte van het zee niveau. Reenders & van der Meulen (219) schatten, dat de jaarlijkse slib-afzetting in de Dollard circa 8 mm bedraagt. Uit onderzoek in de westelijke Waddenzee blijkt deze ophoging van jaar tot jaar te verschillen, waarbij een normale waarde 7 mm is (179). Voor het Eems estuarium vraagt een jaarlijkse ophoging met 7 mm per jaar ruim $5 \cdot 10^6$ ton sediment. Deze hoeveelheid kan onmogelijk aangevoerd worden door de rivier de Eems, die maar $0,1 \cdot 10^6$ ton afvoert (183). Het materiaal dat in het Eems estuarium sedimenteert moet dus overwegend van mariene oorsprong zijn, hetgeen in overeenstemming is met geologische waarnemingen van Salomons (225), Rudert & Müller (224) en Favejee (178).

Blöcker & Thomsen (157) en Ittekkot et al. (186) hebben concentraties aan gesuspendeerd materiaal van enkele estuaria met elkaar vergeleken. Daarbij valt op dat het zwevende stofgehalte en de troebelheid van het Eems-Dollard estuarium ruim 1,5 keer hoger zijn dan de waarden bepaald in de estuaria van Elbe en Weser (77). De gemiddelde concentratie van gesuspendeerd materiaal in het Eems-Dollard estuarium, zonder het troebelingsgebied, is ook ruim

1,5 keer hoger dan die van de Westerschelde zoals uit gegevens van het RIZA blijkt. Het Eems-Dollard estuarium bevat dus gemiddeld meer gesuspenseerd materiaal per volume eenheid dan de andere genoemde estuaria. Op de consequenties hiervan zal in hoofdstuk 11 verder worden ingegaan.

3.1.4. Het sediment

De bodem in het estuarium bestaat uit verschillende soorten sedimentafzettingen. Deze onderscheiden zich primair van elkaar door hun chemische en mineralogische samenstelling en door de grootte van de afzonderlijke deeltjes. Naast de minerale deeltjes bevat het sediment ook organisch materiaal van zowel dierlijke als plantaardige oorsprong (8.4). Tussen de afzonderlijke partikels bevindt zich het interstitiële of poriewater van het sediment. In dit water bevinden zich de opgeloste stoffen (nutriënten, zuurstof, chloride, sulfaat, opgeloste organische koolstofverbindingen, vrije sulfide)

De minerale deeltjes kunnen naar grootte in klassen (Wentworth-schaal) onderscheiden worden: een grofzand fractie (2-0,25 mm), een fijnzand fractie met een korrelgrootte tussen 250 en 62,5 μm , en silt fractie (62,5-3,9 μm) en een lutum fractie (< 3,9 μm). De meeste sedimenten bestaan uit een mengsel van verschillende grootte klassen. Zo bevatten de zachte, slikkige sedimenten achterin de Dollard naast een aanzienlijk percentage lutum ook nog aanzienlijke hoeveelheden silt en zand. Gewoonlijk vormt zand het hoofdbestanddeel van het sediment. De zand- en siltfracties zijn opgebouwd uit verschillende mineralen, waaronder kwarts (SiO_2) steeds domineert. Het lutum bestaat vooral uit aggregaten van plaatvormige kleimineralen; hieraan zit veelal organisch materiaal vastgehecht, dat zo bijdraagt aan de aggregatenopbouw.

Hierboven is beschreven hoe in het water het gesuspenseerde

materiaal netto kustwaarts getransporteerd wordt tegen de concentratie gradiënt in. Dit accumulatie mechanisme zorgt samen met de resuspendering onder invloed van golfslag en de sedimentatie (afhankelijk van stroomsnelheid) voor een zekere sortering van de sedimentfracties. Een sterk aan golfslag blootgesteld sediment zal zodoende een zandig karakter bezitten, terwijl meer beschut en hoger liggende sedimenten, vooral landinwaarts en kustwaarts, een veel hoger lutumgehalte zullen bereiken. Hierdoor bestaat er een patroon van gradiënten van lutumarme zanden naar lutumrijke sedimenten.

Omdat deze resuspensie-, sedimentatie- en accumulatie-mechanismen ook van toepassing zijn op organische partikels, is het gradiëntenpatroon van organische koolstof in het sediment ongeveer gelijk aan dat van lutum (121). Aan het korrelgrootte-patroon gekoppeld is ook het patroon van het soortelijk gewicht van het sediment, de porositeit (gehalte porie-water als volumepercentage van het sediment) en de permeabiliteit, met dien verstande dat een zandig sediment een hoog soortelijk gewicht, een lage porositeit en een hoge permeabiliteit bezit.

De zwarte kleur van diepere sedimentlagen wordt veroorzaakt door ijzersulfide, dat ontstaat doordat vrije sulfide, opgelost in het interstitiële water, met ijzerionen neerslaat onder vorming van waterrijke, colloïdale ijzersulfiden ($\text{FeS} \cdot n\text{H}_2\text{O}$). De sulfide ontstaat door bacteriële reductie van sulfaat en kan net als ijzersulfide ook weer geoxideerd worden (figuur 8.11). Daarnaast komt sulfide voor in de vorm van het veel stabielere pyriet (FeS_2), dat een lichtere kleur bezit. Door zijn grote stabiliteit kan pyriet ook voorkomen in de aërobe toplaag van het sediment, wanneer het door de graaactiviteit van met name grotere wormen daarheen getransporteerd is. Ijzersulfide speelt een belangrijke rol als anaërobe buffer in het sediment (4.2.1) en vrije sulfide is van betekenis omdat het een toxische stof is, die al bij lage concentraties organismen kan vergiftigen (11.2).

3.2. Karakterisering van de groepen organismen

3.2.1. Energie-stromen

Zoals in ieder oecosysteem, steunen de levensgemeenschappen in het Eems-Dollard estuarium op de aanwezigheid van biologisch bruikbare energie. Zonlicht is de primaire energiebron omdat tijdens fotosynthese door de zogeheten primaire producenten, in het Eems-Dollard estuarium vooral ééncellige algen, lichtenergie wordt gebruikt om uit koolzuur, water en anorganische zouten, organische stof te maken: nieuwe algencellen. De algen worden gegeten (begraasd) door tal van herbivore organismen die hun voedsel deels verbranden voor hun eigen energie en deels gebruiken om eigen biomassa te vormen (secundaire produktie). Naast de primaire produktie is in het estuarium nog een tweede voedselbron belangrijk: organisch materiaal dat door de rivieren en vanuit de Noordzee naar het estuarium wordt aangevoerd, meestal in de vorm van dood organisch materiaal: detritus. Detritus wordt (soms gedeeltelijk) afgebroken door bacteriën, die daarbij opnieuw levend organisch materiaal (of biomassa) vormen. Bacteriën worden weer gegeten door grotere organismen en ondersteunen zo de voedselketen in het estuarium. Afgestorven algen en dieren worden ook door bacteriën afgebroken en hun organische stof wordt daarmee deels teruggeleid naar de levensgemeenschap. In de totale voedselketen kan men dus onderscheid maken in een zogenaamde detritivore tak, waar bacteriën aan de basis staan en een herbivore tak, die gebaseerd is op de fotosynthetische algen. Deze beide onderdelen van de voedselketen zijn in een estuarium nauw verweven. Het is de opzet van oecosysteem onderzoek de stromen van organische stof door de populaties van algen en bacteriën in kaart te brengen en de stofoverdracht in de voedselketen te analyseren. Die voedselstroom wordt, net als de dichtheid van organismen, uitgedrukt in termen van organische koolstof, zodat de concentraties

van diverse organismen en hun voedsel, de snelheid van hun consumptie, respiratie en groei met elkaar vergeleken kunnen worden (zie hoofdstuk 9).

3.2.2. Pelagische en epibenthische organismen

In figuur 3.7 worden enkele algemene vertegenwoordigers van de in het plankton voorkomende groepen organismen afgebeeld.

De hoofdmoot van de primaire producenten in het water, het fytoplankton (zie hoofdstuk 5), wordt gevormd door ééncellige kiezelalgen (diatomeeën) en beweeglijke fytoflagellaten, waarvan de in het late voorjaar in het buitengebied opbloeiende kolonievormende soort (*Phaeocystis pouchetii*) de opvallendste is. De soortensamenstelling van het fytoplankton wisselt sterk in de loop van het jaar; in totaal hebben we met ongeveer 50 algemene diatomeeën soorten te maken en met tenminste 20 soorten fytoflagellaten. Sommige soorten diatomeeën bloeien op in het vroege voorjaar wanneer de concentratie opgelost silicaat hoog is; silicaat is een onmisbaar element voor de opbouw van het diatomeeën skelet. Andere soorten algen bloeien op in de zomer, wanneer de temperatuur en de lichtcondities voor groei optimaal zijn.

Het zooplankton, dat voor een groot deel bestaat uit calanoïde copepoden (roeipootkreeftjes) en in sommige jaargetijden uit de larven van bodembewonende faunasoorten (zie hoofdstuk 6), vormt de belangrijkste groep van secundaire producenten. Ze voeden zich voornamelijk door het water te zeven, waarbij voedseldeeltjes, bijvoorbeeld algencellen en detritus vlokjes met daarop bacteriën gevangen worden. De verspreiding van de 8 soorten calanoïde copepoden in het estuarium vertoont duidelijke patronen over de saliniteits gradiënt in het estuarium en is bovendien seizoensgebonden.

Het microzooplankton, organismen die een net met een maaswijdte

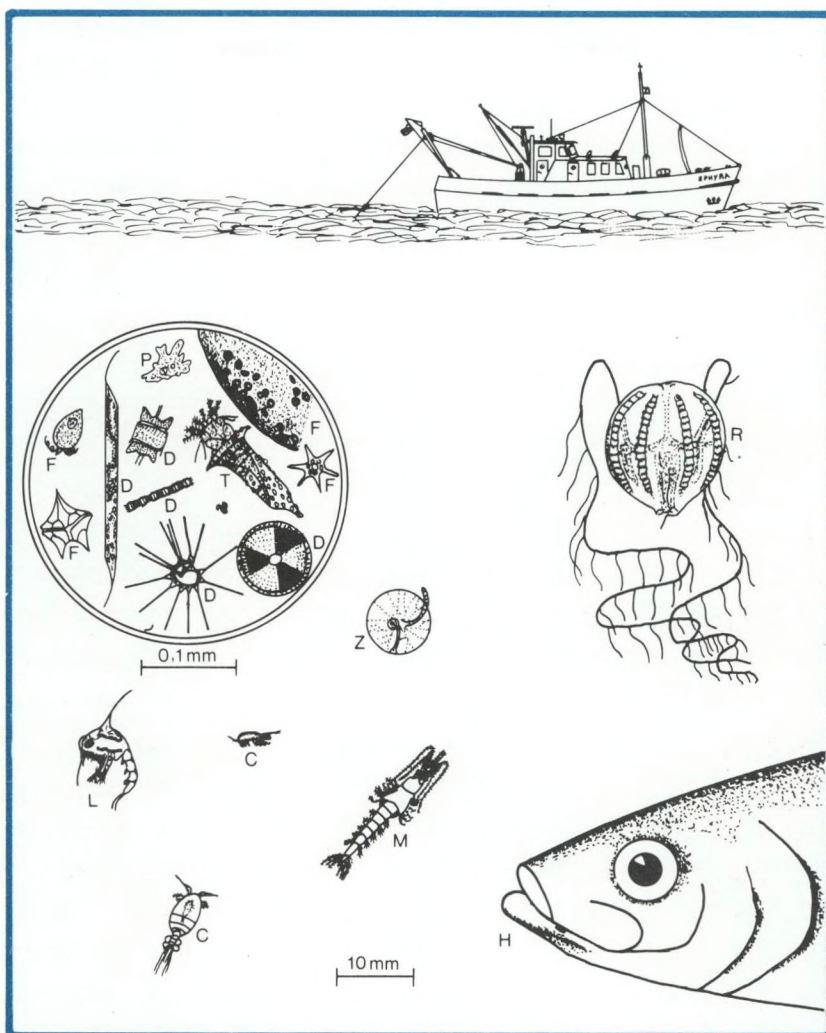


Fig. 3.7. Voorbeelden van enkele in het water levende organismen. Ribkwal (R), Haring (H), Zeevonk (Z), Copepode (C), Myside (M), Larve van een krab (L), Tintinnide (T), Diatomeeën (D), Flagellate algen (F), Protozoa (P).

van 55 μm passeren zoals ciliaten en flagellaten, is in het kader van BOEDE nauwelijks bestudeerd. De laatste jaren werd echter, ook uit de literatuur, steeds duidelijker dat dit microzooplankton een groep organismen is die een kwantitatief belangrijke schakel vormt tussen het fytoplankton en het bacterioplankton enerzijds, en het grotere zooplankton anderzijds. Al deze microscopisch kleine organismen kunnen zich onder gunstige omstandigheden zeer snel (in uren tot dagen) door deling vermenigvuldigen en komen zo tot explosieve opbloei.

Het nekton bestaat uit organismen zoals vissen, garnalen en krabben die met een net met maaswijdten van 0,5 cm worden gevangen. Het wordt naar de plaats waar het voornamelijk fourageert ingedeeld in pelagische en epibenthische soorten (zie hoofdstuk 7). Haring, jonge spiering en sprot zijn voorbeelden van pelagische soorten, die zich met zooplankton of ander macroplankton voeden, terwijl alle platvis, garnalen en krabben tot de epibenthische groep behoren, die zich voedt met benthische fauna. In totaal komen in het estuarium ongeveer 40 soorten vissen voor, 7 soorten krabben en 2 soorten garnalen. Hun generatietijden variëren van een jaar (garnalen) tot enkele jaren (vissen). Desondanks kan hun populatiedichtheid snel veranderen onder invloed van kortstondige variaties in bijvoorbeeld het voedselaanbod. Eieren en larven worden namelijk in grote overmaat geproduceerd en de overlevingskans ervan hangt sterk af van de heersende voedselomstandigheden. Ook zoeken pelagische dieren hoge voedselconcentraties op met als gevolg massale migraties, hetgeen voor een bepaald gebied of deelgebied grote fluktuaties in de populatiedichtheid kan betekenen.

De topcarnivoren in het Eems-Dollard estuarium, vogels en zeezoogdieren (nu alleen nog de zeehond) zijn binnen het BOEDE niet onderzocht. Elders (NIOZ, RIN, R.U. Groningen) is echter voldoende informatie over deze groepen organismen beschikbaar (zie hoofdstuk 7) om ze te kunnen betrekken in algemeen-oecologische

beschouwingen over het Eems-Dollard estuarium, en in beschouwingen over mogelijke gevolgen van menselijk ingrepen in het estuarium (zie hoofdstuk 11).

3.4. Benthische organismen

Figuur 3.8 laat enkele algemene bodem-bewonende organismen zien, die in grote getale de droogvallende platen in het Eems-Dollard bevolken.

De primaire producenten zijn vertegenwoordigd met ruwweg 100 algemene diatomeeën soorten, terwijl enkele soorten blauwwieren aanwezig zijn (zie hoofdstuk 5).

De benthische fauna wordt onderverdeeld in microfauna, meiofauna en macrofauna (zie figuur 3.8). Deze indeling berust in eerste instantie op de grootte van de organismen; de macrofauna kan een zeef met 1 mm grote mazen niet passeren. Meiofauna is kleiner en wordt als meercellig organisme onderscheiden van de ééncellige microfauna. Al deze fauna groepen omvatten ieder weer taxonomisch zeer verschillende organismen. De meiofauna omvat bijvoorbeeld nematoden, harpacticoïde copepoden, oligochaeten, ostracoden en turbellariën. De micro- en meiofauna leeft hoofdzakelijk tussen de zandkorrels (interstitieel), terwijl macrofauna gangen in het sediment kan maken. De omwoeling van het wad door al deze organismen (bioturbatie) is onder andere van belang voor de zuurstofhuishouding van het wad (zie 4.2).

De concentratie van plantaardige en dierlijk organismen in de toplaag van het wad is zeer hoog en de onderlinge voedsel relaties zijn ingewikkeld (zie 3.2.4).

Bacteriën zijn door de grote verschillen in milieuomstandigheden binnen het sediment, vertegenwoordigd door een groot aantal stofwisselingstypen (figuur 3.9). In het zuurstof-rijke deel van het sediment zijn vooral de aërobe heterotrofe bacteriën belang-

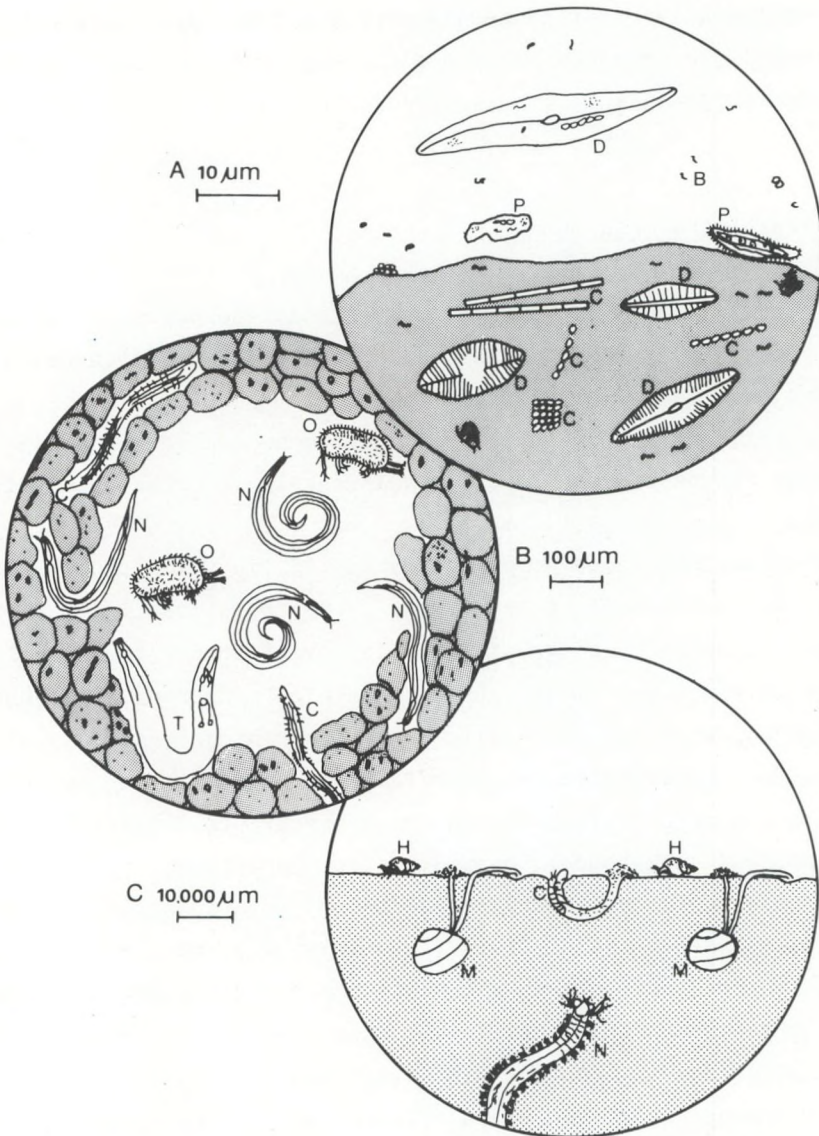


Fig. 3.8. Voorbeelden van enkele algemene bodem-bewonende organismen. A: De micro-flora en microfauna, bacteriën (B), blauwieren (C), protozoën (P) en diatomeeën (D). B: de meiofauna, nematoden (N), oligochaeten (C), platwormen (T) en ostracoden (O). C: de macrofauna, het wadslakje (H), het nonnetje (M); de zeeduizendpoot (N) en de slijkgarnaal (C).

rijk bij het mineralisatieproces (zie 8.5.1). Onder zuurstofloze condities nemen anaërobe bacteriën de plaats van de aërobe heterotrofe bacteriën bij de afbraak van organische stof over. De bij de afbraak van organische stof geproduceerde waterstof wordt bij aërobe heterotrofe bacteriën overgedragen op moleculaire zuurstof, dat hierbij fungeert als terminale waterstof-, of electron-acceptor. Dit is de aërobe ademhaling. Daarnaast bestaat de anaërobe ademhaling, waarbij zuurstofatomen in anorganische verbindingen zoals NO_3^- (nitraat) of SO_4^{2-} (sulfaat) fungeren als terminale waterstof-acceptor (figuur 3.9). De bacteriën die deze processen uitvoeren heten respectievelijk denitrificerende en sulfaatreducerende bacteriën. Verder zijn er vergistingsbacteriën, die organische moleculen als terminale waterstof-acceptor gebruiken, waarbij het gereduceerde organische molecuul wordt uitgescheiden. De uitgescheiden moleculen zijn meestal laagmoleculaire organische koolstof-verbindingen zoals melkzuur, die niet verder vergist kunnen worden. Wel kunnen deze verbindingen verder gemineraliseerd worden door anaërobe sulfaatreducerende bacteriën. In het sediment van het estuarium zijn naast de aërobe heterotrofe bacteriën met name de anaërobe sulfaatreducerende bacteriën van betekenis, niet alleen omdat deze een aanzienlijk deel van de totale mineralisatie voor hun rekening nemen (8.5.2.), maar ook omdat ze daarbij op grote schaal het giftige sulfide of zwavelwaterstof produceren. Dit sulfide kan echter in de bodem met ijzer neerslaan tot ijzer-sulfide, dat het sediment een zwarte kleur geeft. Ook kan sulfide als energiebron gebruikt worden door aërobe sulfide-oxiderende bacteriën, die de sulfide met zuurstof tot sulfaat oxideren. Met de hierbij vrijkomende energie kunnen zij dan CO_2 fixeren en zo hun celmateriaal opbouwen (figuur 3.9). Zij vormen samen met de sulfaatreducerende bacteriën de zwavelcyclus, die aan de gang gehouden wordt door de aanvoer van afbreekbare organische stof uit oppervlakkige sedimentlagen.

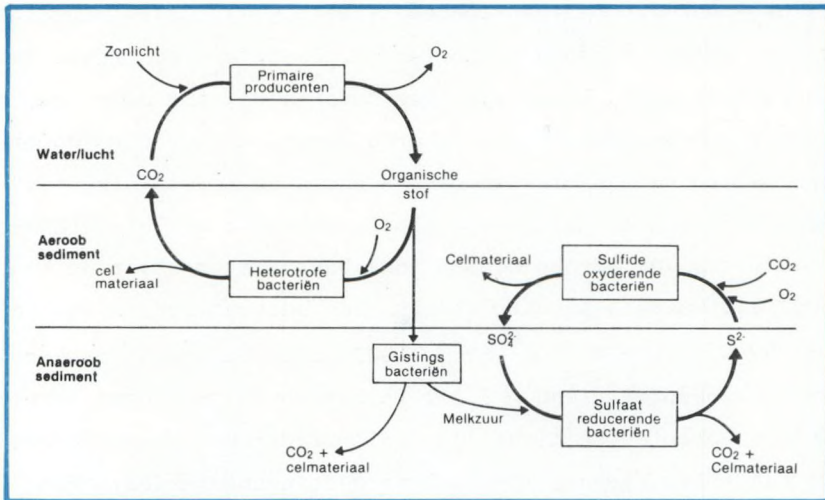


Fig. 3.9. Schema van de koolstof- en zwavelcyclus. Aangegeven is waar de processen zich in, of op het sediment afspelen en welke organismen hierbij betrokken zijn.

3.2.4. Voedselrelaties

De estuariene fauna vertoont grote verschillen in zijn voedsel strategie. Sommige soorten nematoden zijn bijvoorbeeld gespecialiseerd in de opname van diatomeeën of bacteriën, terwijl andere soorten een meer divers dieet hebben (zie hoofdstuk 6). Een deel van de macrofauna soorten, zoals de slijkgarnaal, het wadslakje en het nonnetje, begraast de algenfilm aan het sediment oppervlak, waarin zich tegelijkertijd ook micro- en meiofauna en bacteriën bevinden. De wadpier en de worm *Heteromastus* eten sediment, terwijl schelpdieren het vloedwater filtreren.

Veel secundaire en tertiaire producenten houden zich niet bij één soort voedsel. Daarom spreekt men liever van een voedselweb dan van een voedselketen bij karakterisering van de stroom van voedsel en energie door de verschillende componenten van een oecosysteem.

Uit verschillende feiten blijkt dat er geen strikte scheiding mogelijk is tussen het benthische en pelagische deel-systeem van het Eems-Dollard estuarium. Krabben, garnalen en sommige vissen voeden zich met benthische organismen; door opwerveling van sediment en algen wordt het water troebel en bestaat het fytoplankton soms in meerderheid uit benthische soorten; de verspreiding van macrobenthos larven gebeurt meestal via het water. Met deze feiten en de hiervoor genoemde waarnemingen aan de voedselrelaties stuiten we op een probleem in de oecosysteem-benadering. Enerzijds moet recht gedaan worden aan de specifieke eigenschappen van individuele organismen en hun ingewikkelde relaties (zie hoofdstukken 5 tot en met 8), anderzijds willen we de overheersende regulaties van het gehele oecosysteem opsporen (zie hoofdstuk 9 en 10). De vertaling van gedetailleerde biologische gegevens in abstracte modellen, bijvoorbeeld in een stroom-schema van de organische stof (zie 9.3) is van cruciaal belang voor oecosysteem onderzoek. Om deze abstracte modellen goed te kunnen maken moet echter gedetailleerde kennis van de biologische processen beschikbaar zijn. De nagestreefde benadering van deze problematiek door het BOEDE project werd door de Canadese onderzoeker K. Mann als volgt uitgedrukt: "We must search for over-riding simplicity in the large-scale complexity" (199).

4. Nutrienten en zuurstof

4.1. Nutrienten	54
4.1.1. Nutrienten concentraties	54
4.1.2. Transportprocessen	56
4.1.3. Fysisch-chemische processen	59
4.1.4. Biologische processen	62
4.2. Zuurstof	64
4.2.1. Zuurstof in het sediment	64
4.2.2. Zuurstof in het water	66

4.1. Nutrienten

4.1.1. Nutrienten concentraties

Nutriënten of voedingszouten zijn die verbindingen die naast koolzuur opgenomen worden door algen voor de vorming van nieuwe organische stof. De belangrijkste nutriënten zijn fosfaat en de stikstofverbindingen ammonia, nitriet en nitraat; voorts zijn spore-elementen van belang. Voor de groei van de kiezelwieren (diatomeeën), de belangrijkste algengroep in de estuariene flora, zijn bovendien relatief grote hoeveelheden silicaat nodig. De concentraties van de "macronutriënten" (P, N en Si) reguleren in veel wateren de activiteit en dichtheid van de algenpopulaties.

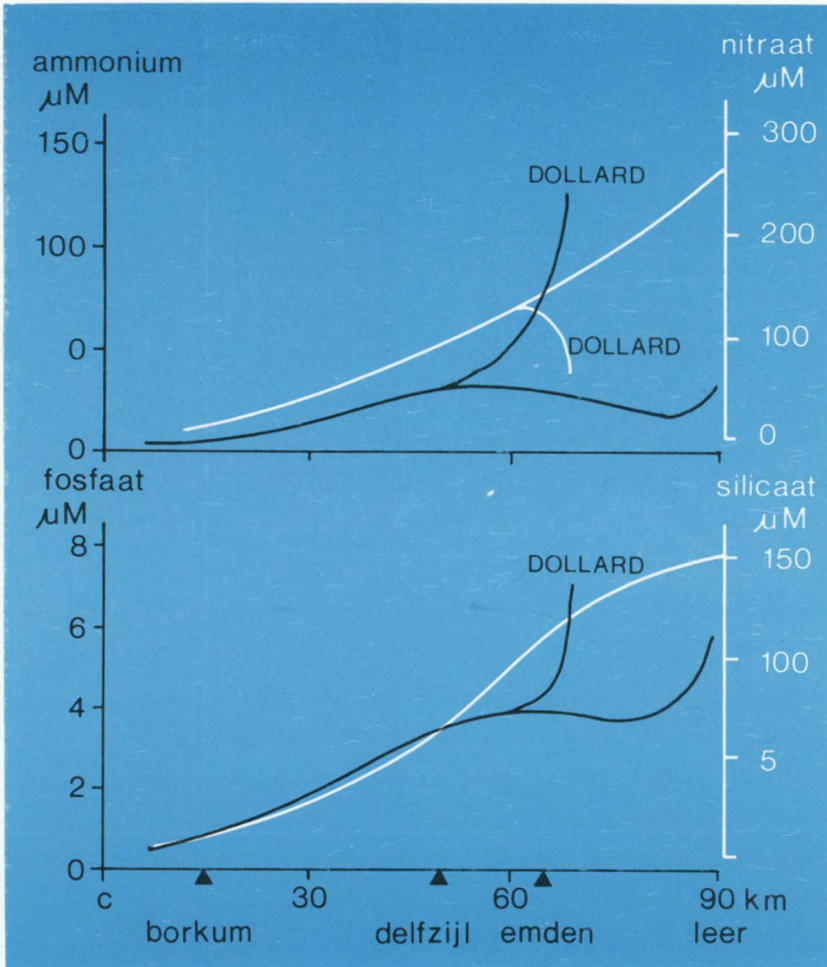


Fig. 4.1. Gradiënt in de concentraties van nutriënten over de lengte-as van het estuarium; een gemiddeld beeld over de jaren 1975 en 1976. De gradiënt in de hoofdgeul van de Dollard is apart weergegeven. In de Dollard treedt een sterke bacteriële oxydatie van het geloosde ammonium op, waarbij nitraat gevormd wordt; hierdoor lopen de gradiënten van deze stoffen tegengesteld.

Het Eems-estuarium wordt gekenmerkt door sterke gradiënten in de concentraties van nutriënten. Nutriënten-rijk zoet water, afkomstig uit bijvoorbeeld de Eems mengt zich hier met nutriënten-arm Noordzee water en dit leidt tot gradiënten in de nutriënten concentraties. Naarmate het water zouter wordt (stroomafwaarts) worden de nutriënten concentraties lager door de verdunning van het rivierwater met zeewater (zie figuur 4.1). Deze verdunning wordt echter door allerlei biologische en fysisch-chemische processen beïnvloed zoals verderop besproken wordt.

Figuur 4.2 illustreert de sterke seizoensvariatie in de nutriënten concentraties zoals die te meten is in het estuarium ter hoogte van Borkum. Hier vinden we in het voorjaar, tijdens opbloeien van het fytoplankton, dat de nutriënten fosfaat, silicaat en de totale hoeveelheid organische stikstof verbindingen (ammonia + nitraat + nitriet) tot bijna niet meer te detecteren concentraties dalen. Alhoewel het Eems-estuarium als geheel een nutriënten-rijk gebied genoemd moet worden treedt toch op bepaalde momenten en plaatsen een uitputting van deze verbindingen op, die de seizoensvariatie van het fytoplankton sterk kan beïnvloeden (zie 4.1.4). In de komende hoofdstukken 4.1.2-4.1.4 worden de processen besproken die de concentraties van de macroelementen in het estuarium reguleren. In hoofdstuk 11.4 wordt de nutriënten toevoer van de Eems vergeleken met die van twee andere rivieren die in de Noordzee uitmonden.

4.1.2. Transportprocessen

De toevoer van nutriënten, die met het zoete water het Eems estuarium binnenkomen, is tamelijk nauwkeurig te kwantificeren. In tabel 4.1 staan de jaarlijkse bijdrage van de rivier de Eems, de Westerwoldsche Aa en de gezamenlijke kleinere bronnen gespecificeerd.

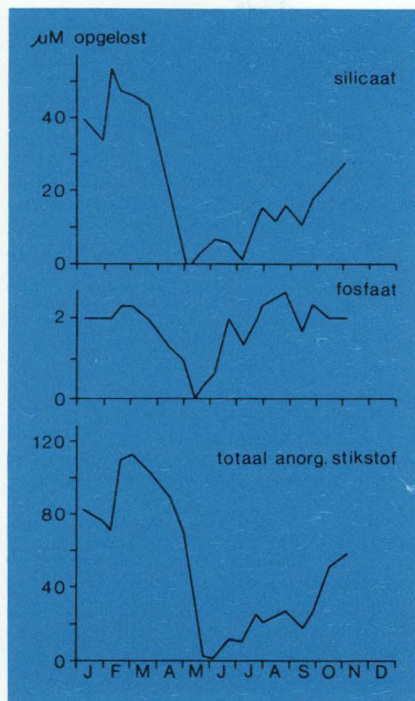


Fig. 4.2.

Seizoensverloop in de concentraties silicaat, fosfaat en totaal anorganische stikstof verbindingen (NH_4^+ , NO_2^- en NO_3^-) in de hoofdgeul ter hoogte van Borkum (gegevens 1980; RIZA).

Voor zowel fosfor, stikstof als silicaat speelt de Eems kwantitatief gezien veruit de belangrijkste rol, ondanks het feit dat de concentraties fosfaat en totaal opgelost stikstof in de Westerswoldse Aa gewoonlijk aanzienlijk hoger zijn dan in de Eems. Voor silicaat geldt dit niet, omdat de concentraties van dit verweringsprodukt weinig door menselijke activiteiten zijn beïnvloed.

De uitwisseling van nutriënten tussen het estuarium en de aangrenzende Noordzee is gecompliceerd, omdat verschillende processen een rol spelen. Enerzijds vindt er een afvoer plaats, doordat nutriënten-rijk zoet water mengt met nutriënten-arm zeewater. Anderzijds vindt er aanvoer plaats van nutriënten vanaf de Noordzee, omdat nutriënten in particulier detritus (resten van organismen) zitten ingebouwd en op verschillende manieren aan slibdeeltjes gekoppeld kunnen zijn en al dit particuliere materiaal onderworpen is aan het transport landinwaarts (3.1.3). Op grond

Aanvoer (tonnen per jaar)	Gegevens uit	Concentraties van	minimum ($\mu\text{mol}\cdot\text{l}^{-1}$)	maximum ($\mu\text{mol}\cdot\text{l}^{-1}$)	
Eems					
N totaal	18500	a,b,c	N (anorg.opgel.)	70	460
P totaal	2190	a,b	Fosfaat	3	20
Silicaat	13700	a,b	Silicaat	40	240
Westerwoldsche Aa					
N totaal	6550	d,f	N (anorg.opgel.)	430	5000
P totaal	890	d,f	Fosfaat	3	100
Silicaat	1625	a,d,e	Silicaat	80	315
Overige bronnen					
N totaal	2780	d,f,g,h			
P totaal	430	d,f,g,h			
Silicaat	>2400	a,d,g			

Getallen berekend met gebruikmaking van: a. BOEDE-metingen; b. Debiet- en WSA, Emden; c. (218); d. Debieten RIZA; e. (182); f. Metingen RIZA; g. (170); h. neerslag berekeningen.

Tabel 4.1. Jaarlijkse aanvoer en minimum en maximum concentraties van enkele nutriënten uit zoetwater bronnen in het estuarium. P totaal bestaat uit particulaire en opgeloste anorganische en organische fosforverbindingen. N totaal bestaat uit particulaire organische stikstofverbindingen en NO_2^- , NO_3^- en NH_4^+ . Silicaat betreft opgeloste silicaat verbindingen. N(anorg.opgel.) betreft NO_2^- , NO_3^- en NH_4^+ . Fosfaat betreft PO_4^{3-} .

van de geschatte sediment aanvoer vanaf de Noordzee en diverse andere hydrografische overwegingen (188) en metingen wordt de import van particulier fosfor vanaf de Noordzee geschat op 3500 ton per jaar.

De verrijking van het kustwater met fosfaat uit de Rijn (11.4) draagt langs deze weg (188) bij tot de hoge concentraties in de Waddenzee en het Eems gebied. Stikstofverbindingen en silicaat worden vermoedelijk op vergelijkbare wijze uit de Noordzee aangevoerd, maar schattingen kunnen daarvan niet worden gemaakt.

4.1.3. Fysisch-chemische processen

Nutriënten komen in het estuarium niet uitsluitend als opgeloste verbindingen voor. Grote hoeveelheden van deze stoffen zijn op de een of ander wijze aan slibdeeltjes (waarschijnlijk vooral klei) in water en bodem gebonden. Tussen de in het (poriën-) water opgeloste en aan deeltjes gebonden nutriënten kunnen karakteristieke concentratie-verdelingen optreden. Deze verdelingen kunnen afhankelijk van het onderliggende proces, worden gereguleerd door bijvoorbeeld de ionconcentratie (zoutgehalte), temperatuur of pH. Figuur 4.3 laat als voorbeeld zien dat bij laag zoutgehalte de geadsorbeerde hoeveelheid fosfaat ten opzichte van de opgeloste hoeveelheid toeneemt. Deze waarneming is van belang voor de verklaring van het transport van fosfaat in het estuarium. Slibdeeltjes verplaatsen zich in de estuariene zout-gradiënten; worden ze daarbij naar gebieden met lage saliniteit verplaatst dan neemt hun fosfaat-lading toe; worden ze zeewaarts getransporteerd dan verliezen ze fosfaat. Op deze wijze kan het slibtransport de verdeling van opgelost fosfaat in het estuarium beïnvloeden.

De gemiddelde verdeling van fosfaat in de hoofdgeul van de Dollard (figuur 4.1) geeft een beeld van de verdunnning van het gewoonlijk zeer fosfaat-rijke Westerwoldsche Aa water in dit

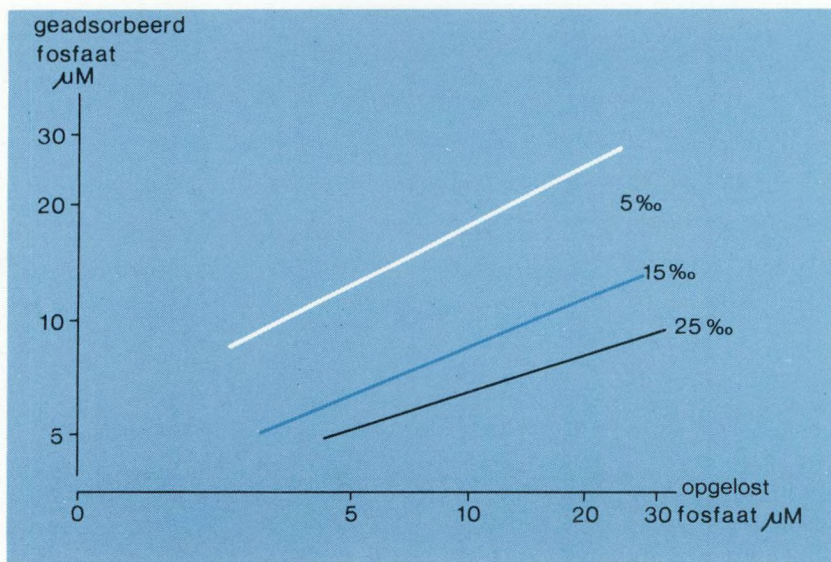


Fig. 4.3. Adsorptie van fosfaat aan gesuspendeerd materiaal afkomstig uit verschillende punten in de zoutgradiënt van het Eems estuarium. Adsorptie-isothermen bepaald bij drie zoutgehaltes.

gebied. Er worden echter ook wel afwijkende concentratiepatronen gevonden (figuur 4.4) waarbij de hoogste waarden niet in de zuidoostelijke Dollard, maar in de centrale delen van dit gebied werden gemeten. Ook deze verdeling demonstreert dat het fosfaat, dat via het zoete water wordt aangevoerd, niet alleen wordt verdund. De interpretatie van dit soort verdelingen levert problemen, omdat de hoge concentraties in het centrale deel van de Dollard veroorzaakt kunnen zijn door afbraak van organisch materiaal, door veranderingen in fysische en chemische omstandigheden in bodem of water, door het wegvangen van fosfaat door het kleirijke bodemsediment nabij de kwelders of een combinatie van deze mogelijkheden. De adsorptie en desorptie van fosfaat aan het estuariene sediment is een proces dat nog niet bevredigend beschreven is.

Figuur 4.5 geeft een voorbeeld van de verdeling van fosfaat en

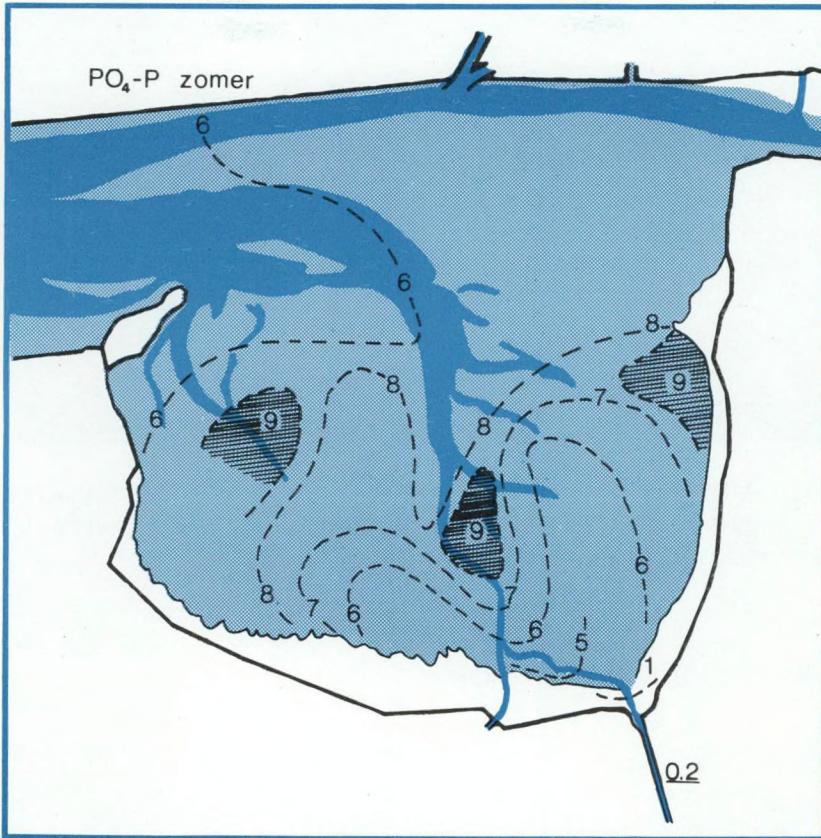


Fig. 4.4. Verdeling van opgelost fosfaat (in μmol) in de Dollard tijdens hoogwater (metingen juli 1976).

silicaat in een sediment kolom met een goed ontwikkelde algenflora. In de toplaag van het sediment trad een sterke pH stijging op als gevolg van de intensieve bicarbonaat opname. Deze pH verandering beïnvloedt de adsorptie aan het sediment van fosfaat en de evenwichtsconcentratie van silicaat, zoals uit andere experimenten bleek. Tegelijkertijd nemen de algen beide nutriënten ook direct in hun cellen op. De resulterende gradiënten in het sediment (figuur 4.5) zijn dan ook de resultante van zowel fysisch-chemische als biologische processen.

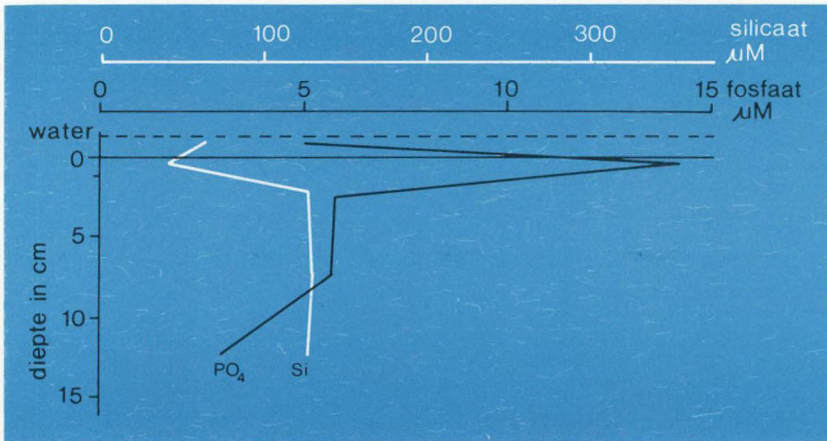


Fig. 4.5. Voorbeeld van een veel voorkomende concentratie verdeling van opgelost fosfaat en silicaat in poeltjes en poriën-water van het sediment in de centrale Dollard tijdens laagwater.

4.1.4. Biologische processen

De concentraties van de nutriënten zoals die in het binnenste deel van het estuarium gevonden zijn (figuur 4.1) zijn zo hoog dat ze verzadigend zijn voor algengroei, dat wil zeggen ze beperken op geen enkele wijze de groei of primaire produktie van het fytoplankton en fytobenthos (zie 11.4).

In de buitenste delen van het estuarium raken in het water de nutriënten concentraties uitgeput (figuur 4.2). Daarbij worden concentraties onderschreden, die in culture experimenten de groeisnelheid van fytoplankton beperken. Deze beperkende concentraties zijn voor fosfaat lager dan $0,5 \mu\text{mol.l}^{-1}$; voor stikstof verbindingen en silicaat liggen ze beneden $5 \mu\text{mol.l}^{-1}$.

Het effect van de gemeten lage nutriënten concentraties op het fytoplankton is moeilijk direct vast te stellen. De reden daarvan is dat de algencellen ook bij zeer lage nutriënten concentraties nog met aanzienlijke snelheid deze stoffen kunnen opnemen (18).

Niettemin vindt de voorjaarsopbloei een abrupt einde wanneer lage nutriënten concentraties bereikt zijn. De uitputting van silicaat leidt daarbij tot het afsterven van diatomeeën, terwijl de alg *Phaeocystis pouchetii*, die geen silicaat nodig heeft, zich juist dan gaat ontwikkelen (zie hoofdstuk 5).

Samengevat kan gesteld worden dat nutriënten limitering in het Eems estuarium weinig voorkomt, maar dat op kritische momenten in het seizoen de concentraties nutriënten wel degelijk een regulerende rol spelen.

Nutriënten kunnen via biologische processen in een scala van verbindingen voorkomen. Ze worden via bepaalde processen uit elkaar gevormd. Bij groei van bacteriën en algen kan stikstof bijvoorbeeld direct uit de lucht of als nutriënten (veelal ammonium of nitraat) uit het water opgenomen worden en in organisch materiaal worden ingebouwd. Bij afbraak gebeurt het omgekeerde en wordt organisch materiaal afgebroken tot bijvoorbeeld aminozuren en van daaruit weer tot ammonium en vervolgens tot nitriet en nitraat. Iedere stap wordt door een apart fysiologisch bacterie type verzorgd. Het hele samenhangende complex van processen met betrekking tot stikstof wordt de stikstofcyclus genoemd.

Enkele aspecten van de stikstofcyclus zijn onderzocht (63; 98; 117; 182) en hebben geleid tot het inzicht dat bij de omzettingen van de anorganische stikstofverbindingen de bodem een belangrijke rol speelt.

Naast de stikstofcyclus onderscheiden we de fosfor- en siliciumcyclus. Over de siliciumcyclus is nog heel weinig bekend.

Tijdens een fytoplanktonbloei is een groot deel van de nutriënten in een gebonden organische vorm aanwezig. Ook na het afsterven van de organismen blijven sommige organische verbindingen van de nutriënten nog lang in particuliere of opgeloste vorm aanwezig. De concentraties opgeloste organische fosfaten en stikstofverbindingen in het Eems estuarium bereiken tijdens de organische fytoplanktonbloei lage waarden. Daarna stijgen de organische

fosfor concentraties weer tot ongeveer $0,5 \mu\text{mol}$ (188). Voor aminozuren liggen deze concentraties tussen $0,2$ en $0,5 \text{ mg.l}^{-1}$. Organische verbindingen waaronder fosfaten worden ook tijdens de groei uitgescheiden door algen cellen (18). De rol van organisch gebonden nutriënten in de nutriëntencycli in het estuarium zijn echter nog niet duidelijk. Niettemin omvatte het binnen BOEDE verrichte onderzoek enkele van de belangrijke biologische en fysisch-chemische processen die bij de analyse van de eutrofiërings problematiek van belang zijn (zie 11.4).

4.2. Zuurstof

4.2.1. Zuurstof in het sediment

Zuurstof is voor vrijwel alle organismen essentieel en zonder speciale aanpassingen kunnen de meeste organismen zelfs niet tijdelijk zonder zuurstof leven. Daarentegen leven anaërobe bacteriën zoals de sulfaatreducerende en de methaanproducerende bacteriën strikt zonder zuurstof. Voor hen werkt zuurstof remmend of is zelfs toxisch. Omdat zuurstof via moleculaire diffusie maar langzaam dieper in het sediment doordringt en de zuurstofconsumptie door respiratie in de top laag hoog is, is de wadbodem op geringe diepte (enkele mm's tot cm's) al zuurstofloos.

Veel macrobenthos organismen zijn aan het leven in een zuurstofloze omgeving aangepast. Ze doen dit bijvoorbeeld door zuurstofrijk water van boven naar beneden te pompen via hun siphon (schelpdieren) of via een gang die ze in het sediment hebben gegraven (wormen). Sommige macrobenthos organismen kunnen een tijdlang zonder zuurstof leven. Ze voorzien dan in hun energiebehoefte door reservesuikers te vergisten tot melkzuur. Ze bouwen daarbij een "zuurstofschuld" op die ingelost moet worden zodra weer zuurstof aanwezig is. Kleinere organismen hebben niet de

mogelijkheid om zelf voldoende zuurstof in het sediment te brengen. Zij zijn afhankelijk van wat er via moleculaire diffusie, percolatie, en bioturbatie in het sediment komt. Deze organismen bevinden zich dan ook voornamelijk in de bovenste cm van de wadbodem, waar voldoende zuurstof wordt aangevoerd. Bij nematoden kan men echter soms twee verschillende populaties aantreffen, één in de zuurstofrijke toplaag en één minder grote populatie op veel grotere diepte in het overwegend zuurstofloze sediment. Nematoden uit de laatste groep zijn aangepast aan een leven onder zuurstofarme omstandigheden.

De oxydeerbare sulfiden in het sediment bestaan voornamelijk uit ijzersulfiden ($\text{FeS} \cdot n \text{H}_2\text{O}$). De concentratie FeS-S in het sediment loopt van gemiddeld $3,5$ in het buitengebied tot $70 \mu\text{mol FeS-S} \cdot \text{cm}^{-3}$ in de zuid-oost Dollard. Deze oxydeerbare sulfiden kunnen opgevat worden als een negatieve zuurstofconcentratie, immers er is een zekere hoeveelheid zuurstof nodig om een sulfide bevattend zuurstofloze sediment weer zuurstofhoudend te laten worden (bijvoorbeeld in de wand van een wormgang). Voor een volledige oxydatie van $5 \mu\text{mol FeS-S} \cdot \text{cm}^{-3}$ is een hoeveelheid zuurstof nodig van $10 \mu\text{mol zuurstof} \cdot \text{cm}^{-3}$. In 1 ml water (10°C en saliniteit 20) zit bij 100% zuurstofverzadiging slechts $0,31 \mu\text{mol}$ zuurstof. Om de totale sulfide hoeveelheid in die ene cm^3 sediment te oxyderen is dus de totale hoeveelheid zuurstof nodig uit 32 ml 100% verzadigd water. Dit toont aan dat zuurstofvrije sedimenten vaak een aanzienlijke "anaërobe buffer" zijn of "zuurstofschuld" in de vorm van sulfiden bezitten. De meeste organismen moeten daarom actief zuurstofrijk water transporteren naar de diepere zuurstofloze lagen waar ze leven.

4.2.2. Zuurstof in het water

Ook in het water is de hoeveelheid zuurstof maar klein: in zee-water is bij 0° C de verzadigingwaarde 11,8 mg.l⁻¹ zuurstof en bij 20° C slechts 7,4 mg.l⁻¹. De oplosbaarheid neemt wat toe bij afnemend zoutgehalte. De zuurstofconcentratie in het water wordt meestal uitgedrukt als een percentage van wat er bij de heersende temperatuur, luchtdruk en zoutgehalte van het water maximaal (in evenwicht met de lucht) oplosbaar is: de verzadigingswaarde. Veel viseieren en vislarven worden al in hun ontwikkeling gestoord wanneer de zuurstofconcentraties maar weinig onderverzadigd zijn. Figuur 4.6 geeft een overzicht van de zuurstofverzadigingspercentages zoals die in de jaren 1974-1979 in de verschillende deelgebieden van het estuarium zijn gemeten. Alleen in het zuidelijke deel van het Grote Gat en in het Schansker Diep (zuidelijke Dollard) wordt vaak een belangrijke stratificatie waargenomen, waarbij tijdens de aardappelmeelcampagne de zuurstofverzadiging vlak boven de bodem van de geul tientallen procenten hoger kan zijn dan aan het oppervlak (figuur 11.4). Dit komt doordat het geloosde zuurstofarme water zoeter en dus lichter is dan het zuurstofrijkere zoute water en er daarom op blijft drijven (zie ook 11.2.2).

In het buitengebied ligt het zuurstofverzadigingspercentage in de winter tussen 90 en 100%, en tijdens de fytoplanktonbloei (in voorjaar en zomer) treedt op grote schaal oververzadiging op (figuur 4.6). Ook is er dan een aanzienlijke dag-nacht fluctuatie (58). De in figuur 4.6 gegeven percentages voor het buitengebied, die in het algemeen overdag zijn verzameld, zijn in de zomer dan ook hoger dan het 24-uurs gemiddelde.

In het middengebied ligt het zuurstofverzadigingspercentage meestal tussen 80 en 90%, waarbij de waarden in het Oost-Friesche Gaatje enkele procenten hoger liggen dan in de Bocht van Watum (zie ook 177). Dit is ten dele toe te schrijven aan de directe

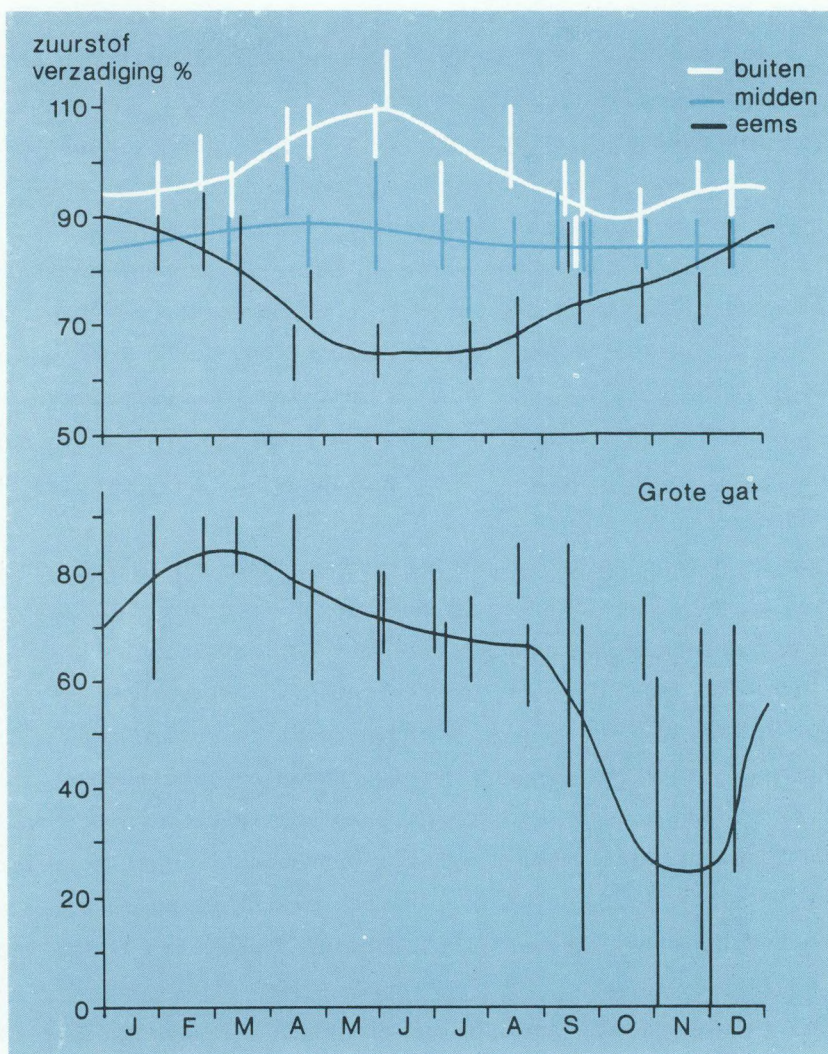


Fig. 4.6. Seizoensontwikkeling in de zuurstofverzadiging van het geulwater in het buitengebied, het middengebied, de Eems en de mond van de Dollard (Grote Gat). Verticale staven geven de spreiding van individuele bepalingen weer.

lozingen van voornamelijk huishoudelijk afvalwater in de Bocht van Watum nabij Delfzijl, en ten dele door het vloedoverschot in het Oost Friesche Gaatje en het eboverschot in de Bocht van Watum (zie 3.1.3). Daardoor stroomt door de eerste geul meer zuurstofrijk water uit het buitengebied, en door de laatste geul meer zuurstofarmer Dollard- en Eemswater.

Opvallend is dat met name in de zomermaanden de zuurstofverzadigingspercentages in de rivier de Eems bovenstrooms van Emden laag zijn: 60-70%. Dit wordt toegeschreven aan de lozing van al dan niet gedeeltelijk gezuiverd afvalwater op de rivier. Ook worden hier dan meestal verhoogde zuurstofconsumptiewaarden gemeten ten opzichte van die in het midden- en buitengebied (zie onder andere 65).

Door de steile gradiënt van het zuurstofgehalte in de Dollard en de plotselinge sterke veranderingen in de herfst, heeft het zuurstofverzadigingspercentage voor dat gebied (figuur 4.6b) een veel grotere spreiding dan voor de rest van het estuarium (figuur 4.6a). In figuur 4.6b zijn de waarden voor de Buiten Aa buiten beschouwing gelaten. De zuurstofverzadigingspercentages in dat water zijn, behoudens perioden in de zomer als een grote opbloei van de blauwalg *Oscillatoria aghardi* optreedt, vrijwel steeds nul. In het grootste deel van de Dollard echter is het zuurstofverzadigingspercentage van januari tot september boven de 60% (en veelal boven 70%).

Een gevolg van de geringe oplosbaarheid van zuurstof in water is dat bij organische verontreiniging van het water de voorraad snel uitgeput kan zijn. Binnen enkele uren kan de aanwezige zuurstof verbruikt zijn, vooral wanneer een explosieve bacteriegroei mogelijk is zoals achterin de Dollard tijdens de veenkoloniale afvalwater lozingen (zie 57). Dan blijkt de aanvoer van zuurstof vanuit de lucht (reaëratie) de belangrijkste bron van zuurstof in het water te zijn (zie 10.3 en 11.2.1).

In het midden- en buitengebied is de zuurstofhuishouding in het

water veel minder verstoord. Door de grotere diepte van de geulen en de geringere bijdrage van wadplaten aan het totale oppervlak, is het aandeel van het sediment in de zuurstofhuishouding geringer. Ook de belasting met organisch afvalwater is daar veel minder dan in de Dollard. Onderzoek naar effecten van lozing van veenkoloniaal afvalwater via de persleiding in Bierum in 1977 en 1978, toonde aan dat die lozingen gering van omvang waren en dat de zuurstofhuishouding in het middengebied niet aantoonbaar verstoord was (149; 61).

5. Primaire producenten en primaire productie in water en sediment

5.1. De algen populaties in het estuarium	71
5.2. Primaire produktie, biomassa verdeling en populatie dynamiek	73
5.2.1. Methoden	73
5.2.2. Fluctuaties in ruimte en tijd	75
5.2.3. Populatie dynamiek	77
5.2.4. Dominante algensoorten	78
5.2.5. Produktiviteit van het estuarium	79
5.3. Sturende fysische en chemische factoren	81
5.3.1. Het lichtklimaat in het estuarium en de groei van het fytoplankton	82
5.3.2. De rol van diffusie in een dichte fyto-benthos-populatie	84
5.4. Het lot van de primaire produktie	86
5.4.1. Het fyto-benthos	86
5.4.2. Het fytoplankton	88

5.1. De algen populaties in het estuarium

Het grootste deel van de plantaardige produktie in het Eems-Dollard estuarium wordt gevormd door de in het water zwevende en de bodem-bewonende micro-algen (hoofdstuk 3). Op grond van ruwe berekeningen (184) kan gesteld worden dat de primaire produktie door meer-cellige algen en zeegrassen veel minder dan 10% van de totale produktie uitmaakt. De primaire produktie van de kwelders en de Noordzee kuststrook is ook voor het estuarium van belang, maar dat materiaal wordt voornamelijk aangevoerd in de vorm van dode restanten (hoofdstuk 9).

De hydrografie van het estuarium (3.1) bepaalt in grote trekken de geschiktheid van het water en de bodem voor de activiteit van micro-algen. In het water zijn de vrijwel volledige verticale menging en de grote troebelheid (en de dientengevolge slechte belichting van de gesuspendeerde algen) opvallende karakteristieken. De uitspreiding van het troebele estuarium water over het wad tijdens de hoogwater periode bewerkt echter een verbetering van de licht omstandigheden in het water. De ritmiek in de belichting ontstaat doordat een wisselwerking tussen daglengte en getij optreedt (figuur 5.1; 46).

De bodem-bewonende microalgen, voornamelijk kiezelalgen (3.2), bevolken het tamelijk onstabiele oppervlak van het droogvallende wad. Dit milieu wordt gekenmerkt door een goede belichting, die evenwel ook afhankelijk is van de getij-cyclus (figuur 5.1; 46). De karakteristieke bruine kleur van het wadoppervlak treedt op wanneer kiezelalgen in dichtheden van circa 10^6 cm^{-2} voorkomen. Zandige, aan golfslag en stroming geëxponeerde platen, bevatten vaak weinig dichte microalgen populaties, terwijl meer beschut gelegen delen van het wad min of meer stabiele populaties dragen. Dichte kiezelalgen-populaties bevorderen door hun slijmproduktie de consolidatie van het wad. De kleinschalige verdeling van kiezelalgen op het wad vertoont op geëxponeerde plaatsen voortdurend

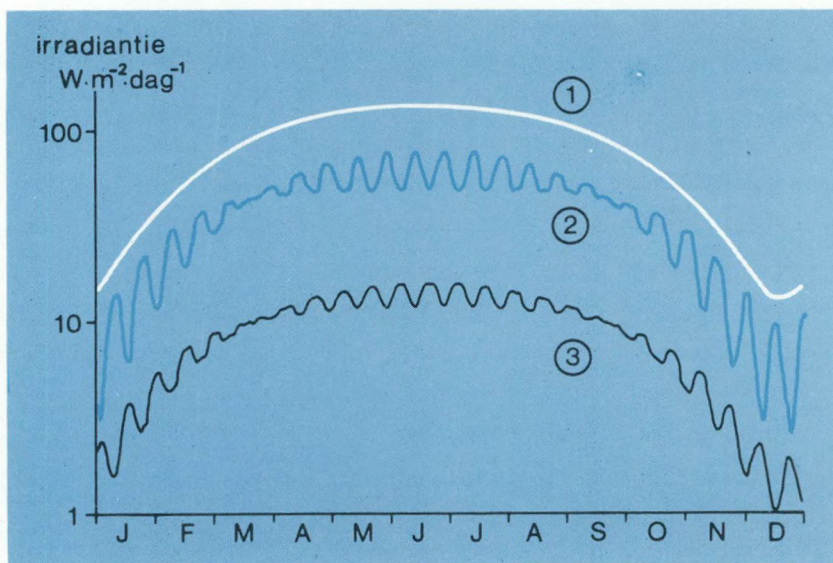


Fig. 5.1. Jaarverloop van de dagelijkse lichtinstraling. 1. Verloop zonder absorptie in estuarium water; 2. instraling aan het oppervlak van het droogvallende wad; 3. instraling in de waterkolom.

veranderingen, terwijl op beschutte plaatsen het verdelingspatroon dagenlang stabiel blijft (109).

Fytoplankton en fytoebenthos zijn geen strikt gescheiden eenheden. Vele soorten estuariene kiezelalgen werden zowel in water monsters als in bodem monsters gevonden (184). Uit laboratorium experimenten blijkt dat ook benthische kiezelalgen uitstekend in suspensie kunnen groeien. Opwerveling en afvoer van bodembewonende kiezelalgen populaties werd waargenomen in het veld en in laboratorium stroommodellen (76; 79; 80).

Het onderzoek aan de estuariene microalgen richtte zich in hoofdzaak op de volgende drie thema's: 1. Bepaling van de primaire produktie, biomassa en de populatie dynamiek, en de bestudering van de ruimtelijke en tijd-afhankelijke patronen hierin (5.2). 2. Onttrafeling van de fysische en chemische factoren die de activiteit en soortsaamenstelling van de populaties bepalen (5.3).

3. Analyse van de processen waarbij de primaire produktie door herbivoren wordt opgegeten dan wel als detritus in het voedselweb verwerkt wordt (5.4).

5.2. Primaire produktie, biomassa verdeling en populatie dynamiek

5.2.1. Methoden

Bij het bepalen van de primaire produktie in het estuarium worden monsters water of sediment geïncubeerd in een doorzichtig vat, waarin de fixatie van ^{14}C -bicarbonaat of de produktie van zuurstof gemeten wordt. De zo gemeten fotosynthese snelheden worden vervolgens geëxtrapoleerd naar een vierkante meter water of wadoppervlak. Bij deze omrekening moet er bijvoorbeeld rekening mee gehouden worden dat het licht tot op zekere diepte in het water doordringt. Daartoe zijn rekenkundige integratie methodes ontwikkeld (103) die rekening houden met de lichtintensiteit op iedere plaats in de waterkolom en het gemeten verband tussen lichtintensiteit en primaire produktie.

De seizoens-ontwikkeling en verspreiding van planktische algen is gevolgd door middel van chlorofyl-a bepalingen en microscopische waarnemingen (50).

De studie van benthische algenpopulaties stuitte op diverse methodische problemen, die samenhangen met hun voorkomen tussen grote massa's dode partikels. Daarom werd een scheidingsprocedure ontwikkeld, waarbij levende microalgen kwantitatief van het anorganische sediment geïsoleerd konden worden (74). Deze methode is ook bruikbaar om diatomeeën, blauwalgen en Euglena-soorten van elkaar te scheiden. Van deze groepen algen werd de koolstof/chlorofyl-a ratio bepaald (75). Wanneer meer groepen algen tegelijkertijd aanwezig waren werden deze gescheiden (74), waarna

per groep de biomassa bepaald werd (83). Met fluorescentie microscopie zijn directe waarnemingen gedaan aan de verdeling van algen-cellen in het sediment (16; 17; 41). Deze laatste methode is gebruikt ter bestudering van de groei-kinetiek van natuurlijke populaties en ook bij het onderzoek aan begrazing door herbivoren (10).

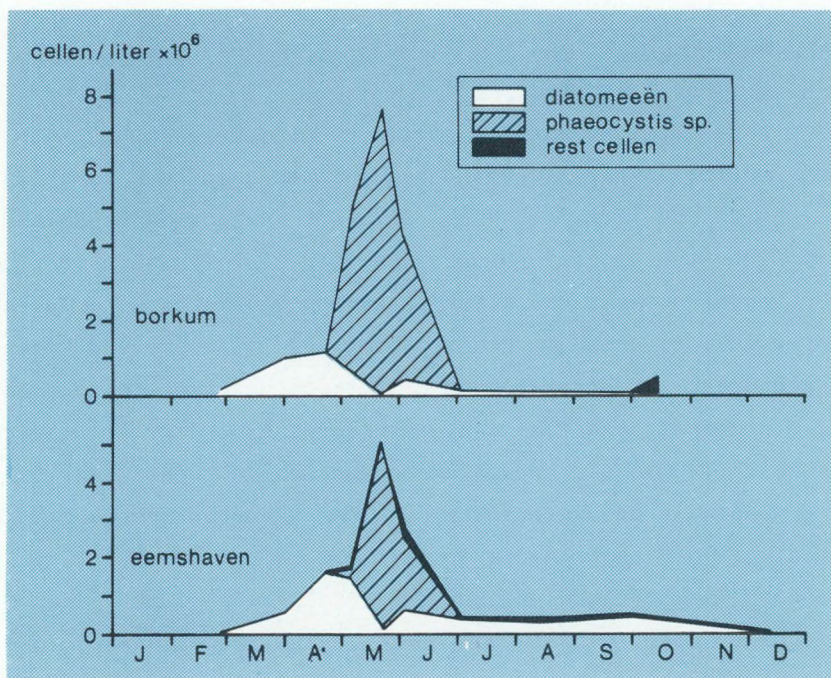


Fig. 5.2. Seizoensverloop in de populaties van planktische diatomeeën en de flagellate alg *Phaeocystis pouchetii* in het buitengebied. Waarnemingen uit 1980.

5.2.2. Fluctuaties in ruimte en tijd

De estuariene microalgen vertonen een grote variatie in ruimte en tijd in hun populatiedichtheid, biomassa en primaire produktie. Figuur 5.2 geeft een beeld van de seizoensfluctuatie in de cel aantallen en figuur 5.3 van de primaire produktie van een produktieve plankton populatie in het buiten-deel van het Eems-Dollard estuarium (50). Het grootste deel van de jaarlijkse primaire produktie wordt hier gevormd in een periode van ongeveer vier maanden.

De patronen in de produktie en biomassa van de bodem bewonende

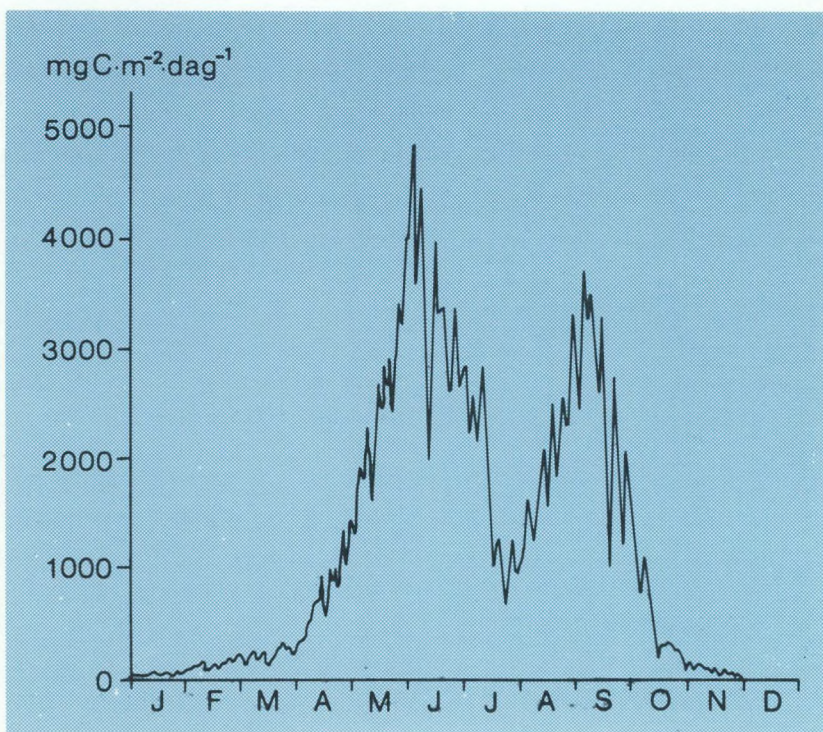


Fig. 5.3. Seizoensfluctuatie in de planktische primaire produktie, gemeten in het buitengebied in 1979. De gemeten snelheden van CO_2 -fixatie zijn langs mathematische weg geïnterpoleerd op grond van de veranderde belichting van de waterkolom.

algen zijn meestal ingewikkeld. De ruimtelijk heterogeniteit in de algen begroeiing van de platen is vaak groot. Deze heterogeniteit of "patchiness" kan worden vastgesteld op een schaal van enkele centimeters tot enkele honderden meters (54; 83; 109; 180; 184; zie ook figuur 5.4). Deze heterogeniteiten bemoeilijken de opsporing van causale verbanden met milieufactoren. Patchiness wordt veroorzaakt door lokale verschillen in begrazing, opwerveling, afspoeling, bioturbatie e.d. Zoals uit figuur 5.4 blijkt kunnen bloeien van benthische algen optreden in het voorjaar, de herfst en zelfs in de winter. Op kleine onderlinge afstanden treden aanzienlijke verschillen in biomassa op. Een factor 2 tot 4 is daarbij heel normaal. De biomassa fluctuaties in de benthische algenpopulaties zijn veel kleiner dan in het fytoplankton. Dit komt enerzijds doordat de biomassa-minima veel minder diep zijn dan die van het fytoplankton, anderzijds door het bestaan van een bovengrens in de biomassa van fytobenthos (zie 5.3.2).

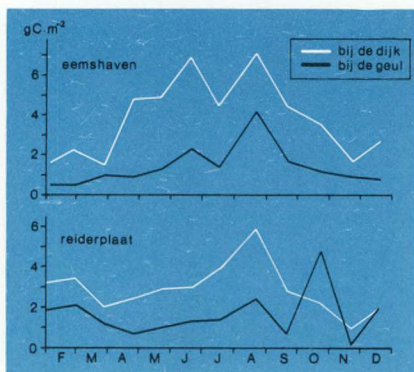


Fig. 5.4.

Seizoensverloop in de biomassa van het fytobenthos in het buitengebied (bij de Eemshaven) en in de Dollard (op de Reiderplaat). De dichtheden van de populaties zijn aan de plaatrand vaak lager dan midden op de platen.

5.2.3. Populatie dynamiek

Het moment waarop het fytoplankton met een opbloei begint wordt bepaald door de lichtomstandigheden in het water. In het voorjaar zet na het overschrijden van een drempelwaarde in de belichting van de waterkolom een explosieve algen ontwikkeling in (figuur 5.2; zie ook 5.3.1; 46). Ook bij het fyto bentos is een verband tussen lichtomstandigheden en de start van de bloeiperiode

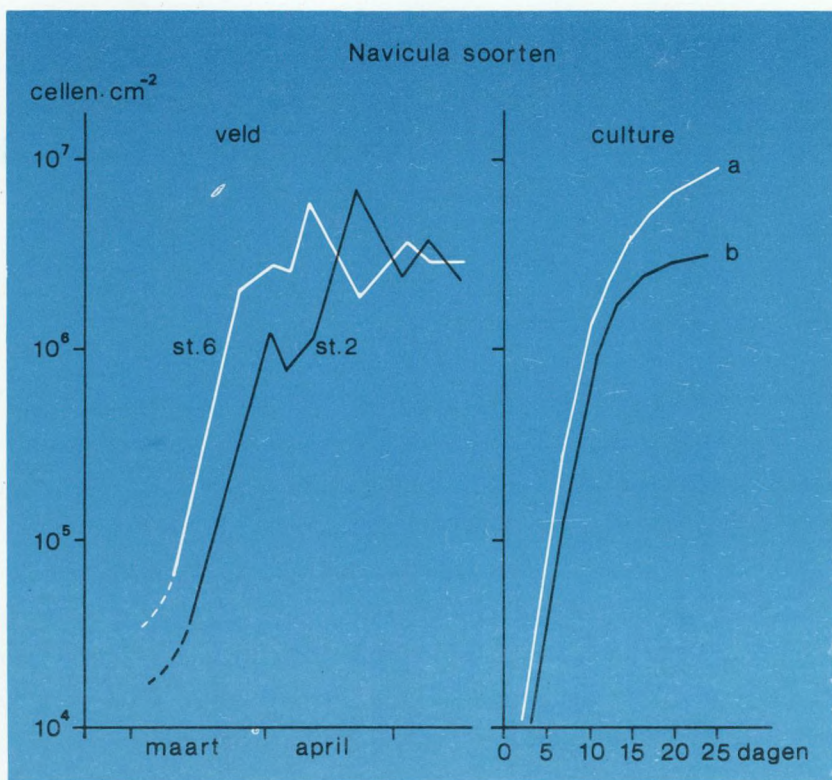


Fig. 5.5. Groeicurves van benthische diatomeeën (*Navicula* soorten) op de Oost Friesche Plaat in 1979 en in cultures, gehouden op een laagje zand. De stations 2 en 6 liggen op respectievelijk 0.8 en 3.2 km van de spuisluis. a en b: Cultures met respectievelijk een optimale en een matige gaswisseling.

vastgesteld. De produktieve periode op laaggelegen stations begint later dan op hooggelegen stations, die langer droogliggen (14; 59). Een eenvoudig voorbeeld van de voorjaarsontwikkeling van een benthische diatomeeën populatie wordt gegeven in figuur 5.5. Zowel in het veld als onder laboratorium omstandigheden blijkt de populatie dynamiek en de produktiviteit van de kiezelwierenpopulaties op dezelfde manier gereguleerd te worden (17). Delingsfrequenties van natuurlijke populaties blijken ongeveer gelijk te zijn aan die van algen in cultures. De groei-beperking die in dichte populaties optreedt wordt onder 5.3.2 besproken.

De populatie dynamiek van planktische en benthische microalgenpopulaties wordt niet alleen bepaald door de groei van deze organismen, maar ook door het verdwijnen van populaties door bijvoorbeeld begrazing, begraving, afspoeling en sterfte (zie 5.4).

5.2.4. Dominante algensoorten

Het fytoplankton in het buitengebied van de Eems-Dollard bestaat voor een belangrijk deel uit kiezelwieren, en daarnaast uit blauwalgen, groenalgen, en flagellaten, waaronder de kolonievormende alg *Phaeocystis pouchetii* (figuur 5.2). Deze laatste alg volgt de voorjaarsopbloei van de diatomeeën op en kan ongeveer de helft van de jaarlijkse produktie voor zijn rekening nemen. De oorzaken van deze opbloei, die ook optreedt in andere delen van de Waddenzee en in een brede strook kustwater, zijn nog niet duidelijk. Uit de waarnemingen over de afgelopen jaren blijkt, dat *Phaeocystis pouchetii* pas in het fytoplankton wordt aangetroffen wanneer de diatomeeënopbloei reeds haar maximum heeft bereikt. Enkele weken na het voorjaarsmaximum in de kiezelwieren ontstaat een nieuwe piek, die uitsluitend gevormd wordt door *P. pouchetii*. Het instorten van de diatomeeënopbloei wordt waarschijnlijk veroorzaakt door het opraken van het silicaat (zie 4.1). Er zijn

aanwijzingen dat het *Phaeocystis* celmateriaal minder goed eetbaar is dan diatomeeën celmateriaal, waardoor dit materiaal mogelijk langs andere wegen in het voedselweb verwerkt wordt dan de diatomeeën (zie 5.4.2). Uit het fyto-benthos zijn een aantal dominante kiezelalgen-soorten geïsoleerd en in cultuur gebracht. Met behulp van deze soorten zijn de effecten van sturende fysische en chemische factoren onderzocht (zie 5.3).

5.2.5. Produktiviteit van het estuarium

De primaire produktie op jaarbasis vertoont een opvallende gradiënt over de lengte-as van het estuarium (figuur 5.6). De fytoplankton produktie in het buitengebied bereikt zeer hoge waarden, terwijl de produktie in de Dollard laag is (50). Dit is voor een groot deel te wijten aan de gradiënt in gesuspendeerd materiaal in het estuarium, want ook in de Dollard vinden we nog aanzienlijke hoeveelheden algen (80). De produktiviteit van het estuariene fytoplankton wordt voornamelijk gereguleerd door 2 factoren: te weten licht en nutriënten. Deze factoren vertonen tegengestelde gradiënten over de lengte-as van het estuarium. Zo ontstaat ter hoogte van de Eems haven een gebied waar het lichtklimaat voldoende gunstig is voor de groei van algen en waar bovendien voortdurend voedingszouten aangevoerd worden vanuit het estuarium en mogelijk ook uit de bodem. De fytoplankton bloeien bereiken onder deze omstandigheden zeer hoge waarden, voor de biomassa $>50 \text{ mg chlorofyl-a.m}^{-3}$ en voor de produktie $>5 \text{ gC.m}^{-2}.\text{dag}^{-1}$ (figuur 5.3). De produktie op jaarbasis bedraagt in het buitengebied 400 gC.m^{-2} en in de Dollard 60 tot 70 gC.m^{-2} . Per volume-eenheid is de fytoplanktonproduktie in beide deelgebieden ongeveer hetzelfde (48 gC.m^{-3}).

De produktie van het fyto-benthos is significant gecorreleerd met het gemiddelde chlorofyl-a gehalte van de bovenste 0,5 cm van

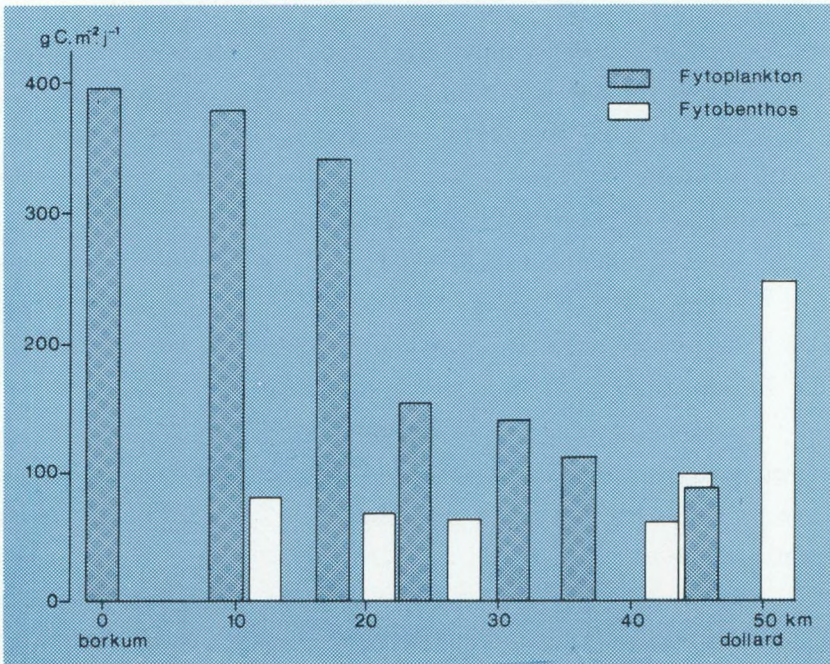


Fig. 5.6. Jaarproductie van planktische en benthische algenpopulaties gerangschikt naar hun positie in het estuarium.

het sediment (49). De jaarlijkse produktie is bovendien afhankelijk van de droogvaltijd (46; 49). Een bijzonderheid vormt de Oost Friesche Plaat in de zuid-oost hoek van de Dollard, waar de jaarproductie veel hoger is dan op grond van de droogvaltijd verwacht zou worden. Ook de hoeveelheid algen (gemeten als chlorofyl-a en als organische koolstof) bereikt op dit station hoge waarden, die waarschijnlijk bepaald worden door de beschutte ligging van dit station, en de hoge nutriëntenconcentraties in poriënwater en overstromend water. De soortensamenstelling van de aanwezige algen wijkt bovendien af van de elders in het estuarium gevonden soortensamenstelling: in het genoemde gebied vinden we behalve diatomeeën, ook blauwwieren en groenwieren die tezamen een samenhangende mat van algen kunnen vormen. Deze zijn typisch voor

slikkige, vervuilde plaatsen met hoge organische stof- en voedingsstoffen-concentraties. De jaarproductie van het microfyto-benthos varieert van ongeveer 60 tot 100 gC.m^{-2} , terwijl in de zuid-oosthoek van de Dollard een waarde van ongeveer 250 gC.m^{-2} bereikt wordt (figuur 5.6; 49).

De hoge produktie van het fytoplankton in het buitengebied en van het fyto-benthos bij de uitmonding van de Westerwoldsche Aa moet als een bijzonderheid van het Eems-Dollard systeem aangemerkt worden.

5.3. Sturende fysische en chemische factoren

Abiotische milieufactoren bepalen voor een groot deel de activiteit van de estuariene microalgen. De preciese effecten van de heersende milieu omstandigheden en de respons van de algen moeten bekend zijn voor we kunnen komen tot verklarende modellen voor dit deel van het oecosysteem. Hiervoor is een reeks onderzoeken uitgevoerd, die zowel een statistische analyse van de correlaties tussen algen-activiteit en gemeten milieu parameters omvatte als een experimentele toetsing met behulp van unialgale cultures of veldpopulaties.

Het verrichtte onderzoek betrof milieufactoren als instraling en temperatuur (7; 14; 17; 47; 50) en nutriënten (4; 5; 6; 18; 85; 188). Verder werden de effecten van extreme milieucondities, zoals saliniteits-fluctuaties, zuurstofloosheid en de aanwezigheid van de giftige verbindingen NH_3 en H_2S onderzocht (5; 8; 12; 13; 15 47). De hechting van diatomeeën aan sediment partikels en de stabiliteit van deze associaties werd eveneens onderzocht (77; 80). Deze serie onderzoeken wordt hier geïllustreerd met een studie naar de effecten van het lichtklimaat op het fytoplankton (5.3.1) en met een onderzoek naar de effecten van diffusie van gassen op populaties van bodembewonende algen (5.3.2). Het

onderzoek aan milieu-effecten op microfytobenthos komt in hoofdstuk 11.2 ter sprake en enkele aspecten van de relatie microalgen - nutriënten worden behandeld in 4.1 en 11.4.

5.3.1. Het lichtklimaat in het estuarium en de groei van het fytoplankton

De lichtdoordringing in het water wordt in het Eems-Dollard estuarium nagenoeg geheel bepaald door de concentratie gesuspendeerd materiaal (46). De estuariene gradiënt in de concentratie gesuspendeerd materiaal (3.1) leidt derhalve tot een gradiënt in de belichting. De lichtdoordringing in het water wordt uitgedrukt in een lichtverzwakkingscoëfficiënt (K_d -waarde). In het buitengebied bedraagt deze coëfficiënt gemiddeld $1,6 \text{ m}^{-1}$ en in de Dollard $6,7 \text{ m}^{-1}$. Op de rivier de Eems vinden we in het troebelingsmaximum de hoogste waarde ($>10 \text{ m}^{-1}$). De dikte van de waterlaag waarin fotosynthese kan plaatsvinden is daar nog maar enkele dm. Gezien de diepte van de geulen zal nergens licht tot de bodem doordringen, waardoor het fytoplankton dus ook overdag een deel van de tijd in het donker verkeert. De turbulentie, veroorzaakt door de sterke getijdestromingen, zal aanleiding geven tot een snelle circulatie van de algen door de gehele waterkolom. De tijdschaal van dit proces kan geschat worden op circa 1 uur. Voor een berekening van de groei van het fytoplankton is daarom uitgegaan van de gemiddelde lichtintensiteit over de gehele waterkolom. Deze gemiddelde lichtintensiteit is afhankelijk van de diepte van de geulen en is laag door de hoge troebelheid van het water.

De gemiddelde lichtintensiteit in de geulen is echter niet representatief voor de gemiddelde lichtintensiteit in de totale watermassa. Daarom is ook de gemiddelde lichtintensiteit in de waterkolom boven de platen tijdens hoogwater in de berekening be-

trokken. Er is berekend hoeveel water boven de platen aanwezig is en wat de gemiddelde hoogte van de waterkolom is. Op deze wijze is berekend welk deel van het fytoplankton in de relatief gunstige situatie boven de platen verkeert. De gemiddelde lichtintensiteit, die het fytoplankton ontvangt wordt op deze manier vergroot ten opzichte van de situatie, waarin het alleen in een diepe geul aanwezig is. Het effect van deze uitspreiding is echter in het buitengebied gering, doordat het volume water boven de platen bij hoogwater klein is ten opzichte van de inhoud der geulen (46). In de Dollard is de verhouding platen-geulen omgekeerd, met een groot oppervlak aan platen. Daarom is het uitspreidings effect zo groot dat ook daar groei van fytoplankton verwacht kan worden. In het buitengebied leidt de uitspreiding tot een verbetering van het lichtklimaat, die tot gevolg heeft dat de start van de voorjaars-opbloei 2 tot 3 weken vervroegd wordt in vergelijking met de situatie, waarin deze uitspreiding niet optreedt, zoals in het kustwater van de Noordzee.

Om de bovengenoemde berekeningen uit te kunnen voeren is het noodzakelijk literatuurwaarden te gebruiken voor de relatie tussen dagelijkse instraling en groei. Met behulp van deze literatuurwaarden is een minimale belichtingssterkte berekend ($7,5 \text{ W.m}^{-2}$) die overschreden moet worden om netto groei van het fytoplankton te krijgen. Uit figuur 5.1 en 5.2 blijkt, dat dit punt ongeveer half februari wordt bereikt voor het fytobenthos en half april voor het fytoplankton. Tussen de uitkomsten van de modelberekeningen en de werkelijke toename van fytoplankton in het estuarium is een redelijke overeenkomst gevonden.

De consequentie van de sterke afhankelijkheid van de groei van het fytoplankton van de lichtintensiteit is dat een verslechtering dan wel verbetering van het lichtklimaat een direct effect op de primaire produktie zal hebben, zolang andere factoren deze produktie niet beperken. Met betrekking tot de mogelijke effecten van baggeren op het lichtklimaat wordt verwezen naar 11.3.

5.3.2. De rol van diffusie in een dichte fyto-benthos-populatie

Bij een dichte begroeiing van het wadoppervlak met kiezelalgen kan men in de algenmat zuurstofbelletjes waarnemen. Het is opvallend dat de fotosynthese-snelheid van de benthische diatomeeën-populaties in het Eems-Dollard estuarium (45; 49; 59) en elders nooit de waarde van $100-200 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{uur}^{-1}$ overschrijdt. Evenmin wordt de dichtheid van de algenmatten groter dan circa $200 \text{ mg chlorofyl-a.m}^{-2}$ of circa 8 gC.m^{-2} (41; 45; 49; 75; 144); dit komt ruwweg overeen met een stapeling van 5 cellen boven op elkaar. Deze verschijnselen zijn zowel in het veld als in het laboratorium aangetoond (figuur 5.5).

Het transport van zuurstof uit en koolzuurgas in de algenmat zijn de verantwoordelijke factoren voor de maximum waarden van fotosynthese-snelheid en biomassa (17; 144). De zelfbeschaduwing en het transport van andere nutriënten dan koolzuur zijn veel minder belangrijk, alhoewel de silicaat concentratie in actieve diatomeeënfilms verlaagd is (zie 4.1). Figuur 5.7 laat zien dat de concentratie van bicarbonaat boven de algenmat de celproductie en biomassa bepaalt. Wanneer de algen dichte matten gevormd hebben ontstaat door de eigen fotosynthese een extreem micro-milieu met lage concentraties CO_2 en HCO_3^- en hoge zuurstofverzadigingwaarden (boven de 400%). Bovendien neemt de pH toe tot waarden van 9-10. De lage carbonaat concentraties beperken nu de produktie van nieuwe organische stof, terwijl de hoge zuurstof concentratie de (foto-)respiratie versterkt.

Er is een simulatie-model gemaakt waarin de patronen van fixatie, excretie en oxydatie van koolstof in zulke dichte matten beschreven worden (104). Dit model bevat de bovengenoemde waarnemingen aan algenmatten en geeft een verklaring op basis van diffusie-constanten, chemische evenwichten van het bicarbonaat-systeem en fysiologische parameters. De gegevens uit de expe-

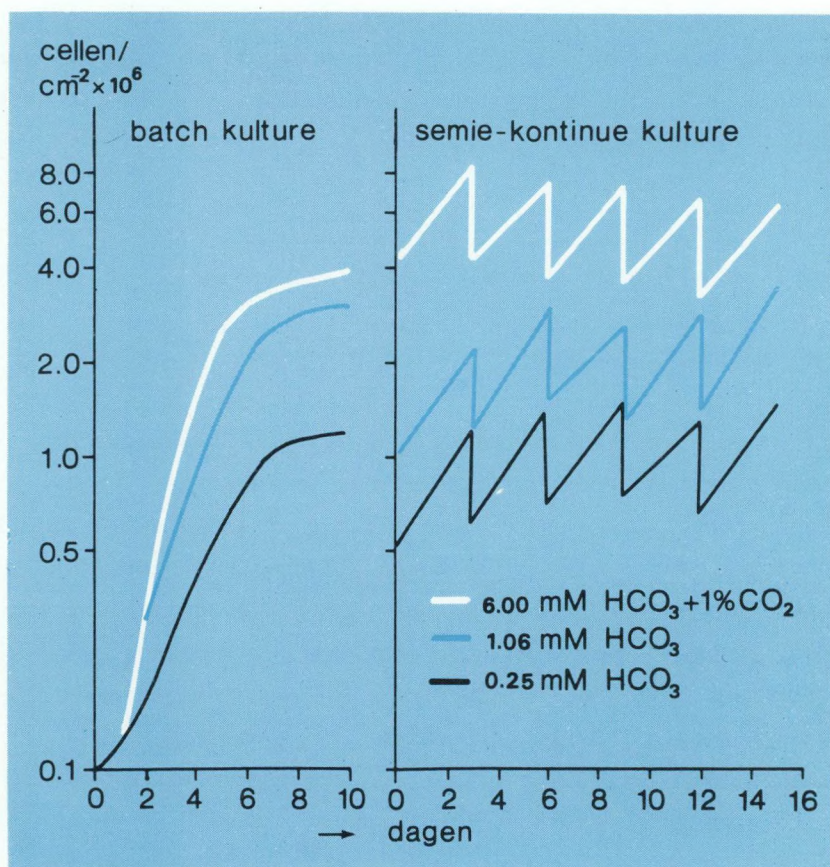


Fig. 5.7. Effect van drie gradaties in de CO_2 -toevoer op de dichtheid van kunstmatige diatomeeënfilms in enkelvoudige (batch-)cultures en in cultures met staps-gewijze verdunning van de populatie.

rimenten samen met de simulatie studie geven aan dat de (CO_2 ge-limiteerde) produktie in dichte algenmatten voor een groot deel omgezet wordt door de (foto-)respiratie en de excretie, terwijl de primaire produktie van dunne algenpopulaties voornamelijk leidt tot celmateriaal. In aansluiting op het begrazings-onderzoek (10) maakt dit model duidelijk dat de omzetting van de primaire produktie in algenmatten onafhankelijk kan verlopen van begrazing door herbivoren (5.4.1). De genoemde diffusie verschijnselen

leiden tot een zelfremming in de groei van micro-fytobenthos. Deze zelfremming vormt de biologische basis voor de sterke terugkoppeling, die in oecosysteem-modellen (115) de algenactiviteit bepaalt (zie ook 10.4).

5.4. Het lot van de primaire produktie

5.4.1. Het fytobenthos

De processen, waarin de door de algen vastgelegde organische stof weer omgezet wordt in mineralen, koolzuur en water, zijn moeilijk te kwantificeren. De respiratie snelheid van natuurlijke algen populaties is bijvoorbeeld vrijwel niet meetbaar. Enerzijds vanwege de geringe grootte van de respiratie, anderzijds vanwege de menging van deze autotrofen met wisselende aantallen heterotrofen. Bij de bestudering van deze omzettingen zijn we daarom gedwongen tot reconstructies, die gebaseerd zijn op een combinatie van veldwaarnemingen en experimentele gegevens. Een overzicht van zo'n reconstructie wordt in figuur 5.8 gegeven met betrekking tot de omzettingen in de benthische algen vegetatie van een zandig wad, een door de Westerwoldsche Aa lozingen beïnvloed wad en een intermediair station (9). Het in de fotosynthese gevormde celmateriaal wordt gedeeltelijk omgewoeld in het sediment, zoals vastgesteld werd aan de hand van de verticale verdeling van pigment (83) en diatomeeën cellen (17) in het sediment.

De afvoer- en sedimentatie van algencellen hangt sterk af van de weersgesteldheid (zie 3.1), maar is op het geëxponeerde station in het buitengebied relatief sterk. Het transport van benthische diatomeeëncellen van en naar het pelagiaal geschiedt vooral via zandkorrels en sedimentaggregaten (76; 79; 80; 81). Vastgesteld is dat het netto transport van benthische diatomeeën van het sediment naar de waterfase verband houdt met de windsterkte en de tijdsduur

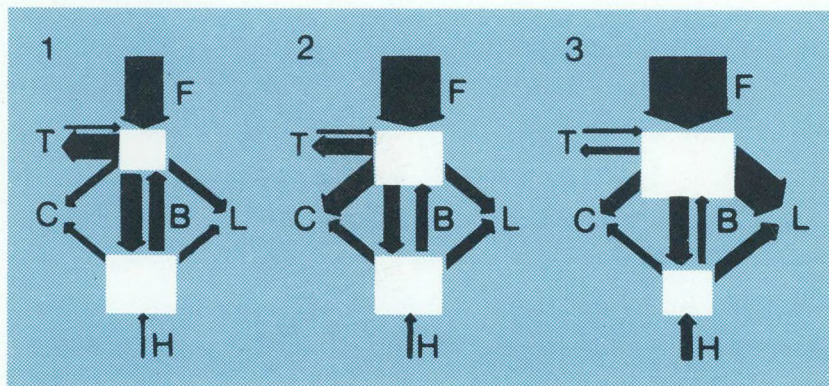


Fig. 5.8. Schema's van de voornaamste processen, waarin de benthische primaire produktie (F) omgezet wordt. Bovenste vierkanten: belichte deel van de algenbiomassa. Onderste vierkanten: biomassa in dieper sediment. De breedte van de pijlen geeft een schatting weer van de koolstof-stroom. De processen zijn: B= omwoeling in sediment, L= verlies door respiratie, mortaliteit en excretie, C= consumptie door herbivoren, H= heterotrofe opname van organische substraten en T= transport door getijstromen. 1= zandplaat buitengebied. 2= slikveld buitengebied. 3= vervuild wad in de zuid-oostelijke Dollard (ontleend aan 9).

van een bepaalde windsterkte en dat dit verband tussen opwerveling en wind verschillend is in de drie deelgebieden. Een aanzienlijk deel van de primaire produktie wordt omgezet door respiratie en excretie. Een gedetailleerd onderzoek aan de verhoudingen van fixatie, excretie en oxidatie is onder 5.3.2 beschreven. Excretie en mortaliteit (13; 15; 16; 17) leiden tot de vorming van dode organische stof die weer in detritivore voedselketens opgenomen kan worden (hoofdstuk 8). Heterotrofe opname van organische stoffen door cultures van benthische diatomeeën is aangetoond (12). Ook bij zeer lage concentraties van aminozuren ($<10 \text{ nmol.l}^{-1}$) bleken benthische diatomeeën in staat deze stoffen uit hun milieu op te nemen (11). Deze experimenten geven aan dat in het benthische systeem een strikte scheiding tussen de activi-

teiten van fototrofe organismen (algen) en heterotrofe organismen (bijvoorbeeld bacteriën) niet altijd reëel is.

In vergelijking met de hiervoor besproken omzettingen is de consumptie van algen door herbivoren maar van bescheiden omvang. Gedetailleerd onderzoek aan herbivore meiofauna op de met Westerwoldsche Aa water overspoelde Oost Friesche Plaat (39; 112) geeft aan dat zelfs een zeer goed ontwikkelde nematodenfauna slechts 10% van de totale primaire produktie consumeert (10). Een aanzienlijk hoger percentage is in het buitengebied gevonden voor de begrazing van fytobenthos door harpacticoïde copepoden (37). Speculatieve berekeningen voor het gehele Eems-Dollard gebied geven aan dat bij de gemiddelde bezetting met macrofauna het herbivore deel van de macrofauna meer dan voldoende voedsel ter beschikking heeft (10). Niettemin is op intensief door macrofauna (bijvoorbeeld *Corophium*) gekoloniseerd wad te zien dat de diatomeën populatie sterk uitgedund wordt.

5.4.2. Het fytoplankton

Over de omzettingen van het fytoplankton is op dit moment minder bekend dan over die van het microfytobenthos. Er is een schatting gemaakt van de vorming van opgeloste organische verbindingen door het fytoplankton (50). Deze excretie bedraagt in de zomer enkele tientallen procenten van de primaire produktie. Deze waarden moeten bij de particuliere produktie opgeteld worden, zodat in het buitengebied de totale bruto-produktie (dat wil zeggen zonder rekening te houden met respiratie verliezen in het donker) rond de 500 gC.m^{-2} komt te liggen (vergelijk figuur 5.6).

De verdere verwerking van het fytoplankton in het voedselweb loopt langs verschillende wegen: het opgeloste materiaal komt beschikbaar voor bacteriën; het fytoplankton zelf wordt gedeeltelijk geconsumeerd door zooplankton, gedeeltelijk sterft

het af, of het sedimenteert en komt dan ten goede aan het benthos. Een verhoging van de sediment ademhaling is met enkele weken vertraging ten opzichte van de maximale produktie in het water waargenomen (59). Er zijn aanwijzingen dat ook in het water de herbivore copepoden maar een betrekkelijk klein deel van de algenbiomassa eten. Een onbekend deel kan door de frequent aangetroffen vertegenwoordigers van de microfauna geconsumeerd worden.

6. Zoobenthos en zooplankton

6.1. Inleiding	91
6.2. Meiobenthos	92
6.2.1. Samenstelling en verspreiding	92
6.2.2. Populatie dynamica en rol van meiobenthos in het oecosysteem	95
6.3. Macrobenthos	98
6.3.1. Soortsamenstelling en verspreiding	98
6.3.2. Stabiliteit van de fauna	103
6.3.3. Produktie en groei	106
6.4. Zooplankton	111
6.4.1. Algemeen	111
6.4.2. Verspreiding	112
6.4.3. Aantallen en biomassa	114
6.4.4. Produktie en rol in het voedselweb	116

6.1. Inleiding

Het zoobenthos en zooplankton bestaan uit herbivoren, omnivoren en enkele carnivoren. De soorten die tot deze groepen behoren verschillen vaak sterk in hun biologie en oecologie en daarmee in de rol die zij in het oecosysteem vervullen. Daarom zijn deze dieren op soortsniveau bestudeerd en niet als groepen, zoals bij de primaire producenten en de bacteriën.

Het Eems-Dollard estuarium is, evenals vele andere estuariene gebieden, gekenmerkt door het voorkomen van vrij weinig soorten, die echter wel in grote aantallen per soort aanwezig zijn. Het zijn veelal mariene soorten en enkele zoetwater soorten, waarvan het verspreidingsgebied zich meer of minder ver in het brakwater milieu uitstrekt. Het aantal soorten neemt naar binnen toe af. Het estuariene milieu is niet alleen anders van samenstelling, maar is ook veel minder stabiel dan het mariene en het zoetwater milieu. Het vertoont grote variaties, zowel ruimtelijk als in de tijd en veel milieuparameters bereiken er extreme waarden. Voor mariene dieren betekent dat bijvoorbeeld, dat zij niet alleen in staat moeten zijn om fysiologische processen zoals ionregulatie en osmoregulatie aan te passen aan de brakwateromstandigheden, maar ook een veel grotere tolerantie moeten hebben voor variaties in allerlei milieuparameters (202).

De verspreidingsgrens van de dieren valt niet altijd samen met hun tolerantiegrens. Deze wordt vaak bepaald met behulp van LD50 proeven. De werkelijke verspreiding is meestal beperkt tot die gebieden waar een diersoort in staat is een positieve som te krijgen uit alle processen die energie leveren en energie vragen, zodat er groei en/of reproductie op kan treden (205).

Er komt in het estuarium, evenals in andere estuaria in N-W Europa, geen typische brakwaterfauna voor. Deze heeft zich waarschijnlijk (nog) niet kunnen ontwikkelen door de instabiliteit van het milieu en doordat deze estuaria, op een geologische

tijdschaal gemeten, nog erg jong zijn (245).

Bij het meiobenthos onderzoek is veel aandacht besteed aan voedselopname in het relatief eenvoudige systeem van de Oost Friesche Plaat. Het zooplankton- en macrobenthos-onderzoek is op het hele estuarium gericht geweest. Afgestemd op de biologie van de dieren is bij het zooplankton vooral gekeken naar de verspreiding langs de lengteas van het estuarium en naar de variatie in de tijd; terwijl bij het macrobenthos de meeste nadruk is gelegd op het zo goed mogelijk bepalen van de ruimtelijke verspreiding van de fauna.

6.2. Meiobenthos

6.2.1. Samenstelling en verspreiding

Het meiobenthos is samengesteld uit vertegenwoordigers van verschillende taxa, zoals: nematoden, harpacticoïde copepoden, oligochaeten, turbellariën en ostracoden. Wat betreft aantal, biomassa en soortenrijkdom zijn de nematoden de belangrijkste groep. Bij dit onderzoek werden 132 soorten nematoden geïdentificeerd. In het volledig mariene milieu is het aantal veel groter. Harpacticoïde copepoden vormen de op één na belangrijkste groep: 25 soorten zijn geïdentificeerd. De derde groep vormen de oligochaeten waarvan alleen de vertegenwoordigers op de Oost Friesche Plaat werden bestudeerd (5 soorten).

De verspreiding van de soorten in het estuarium hangt samen met de samenstelling en structuur van het sediment, de gemiddelde saliniteit, de saliniteits-fluctuaties, de hoogteligging van het sediment en daarmee de duur van droogliggen tijdens laagwater, het optreden van zuurstofloosheid, aard en hoeveelheid van het voedsel en de expositie ten opzichte van stroom en de invloed van golven. De gradiënten van deze factoren langs de lengteas van het

estuarium veroorzaken verschillen tussen de fauna's van de deelgebieden. De gemiddelde biomassa van meiobenthos-organismen in het sediment van de droogvallende platen is 350 (± 100) mg.C.m⁻². De bodem van geulen en de plaatranden zijn zeer arm (minder dan 10 organismen per cm²), de hoger gelegen delen van de platen zeer rijk (tot 2000 organismen per cm²).

Het aantal meiobenthos-soorten neemt af van buiten naar binnen met een scherpe daling in het traject 3 km voor de spuisluis te Nieuwe Statenzijl (zie tabel 6.1). Ook op kleinere schaal zijn er specifieke verspreidingspatronen gevonden. Bij nematoden treedt een verschuiving op van een fauna gedomineerd door omnivoren/predatoren in de randen van de platen naar een fauna gedomineerd door herbivoren (diatomeeën-eters) in het centrale deel van de platen.

deelgebied	nematoden	harpacticoiden
buitengebied	92	22
middengebied	57	16
Dollard	59	11
Oost Friesche Plaat	20	6

Tabel 6.1. Aantal gevonden nematoden- en harpacticoiden-soorten per deelgebied.

Wat betreft de verticale verdeling in het sediment, blijken de meiobenthos-organismen grotendeels geconcentreerd te zijn in de aërobe oppervlaktelaag. Nematoden worden echter in het buitengebied tot op een diepte van 40 cm gevonden. In de, grotendeels, meer binnenwaarts gelegen slikkige sedimenten komen nematoden over het algemeen niet dieper dan 5 cm voor, terwijl in de buurt van de

spuisluis te Nieuwe Statenzijl hoge dichtheden nematoden zijn geconcentreerd in de aërobe toplaag van het sediment met een dikte van 0,3 cm. Dieper komen geen nematoden meer voor.

Indien nematoden voorkomen op verschillende diepten in het sediment (3 - 30 cm) zijn in verticale richting altijd fauna's met verschillende soortensamenstelling te onderscheiden. De meeste harpacticoïden en oligochaeten komen uitsluitend in de bovenste sedimentlaag voor.

De variatie in dichtheid in de loop van de seizoenen kan meer dan een factor 10 bedragen (Oost Friesche Plaat) maar overschrijdt in het algemeen niet de factor 4 (zie figuur 6.1). Meestal domineren slechts enkele soorten. Dit is het sterkst in de buurt van de spuisluis, waar 90 procent van de nematoden bestaat uit twee herbivore soorten: *Eudiplogaster pararmatus* en *Dichromadora geophila*. In dit gebied zijn naast nematoden ook oligochaeten talrijk, echter alleen in het zomer half jaar. Deze oligochaeten

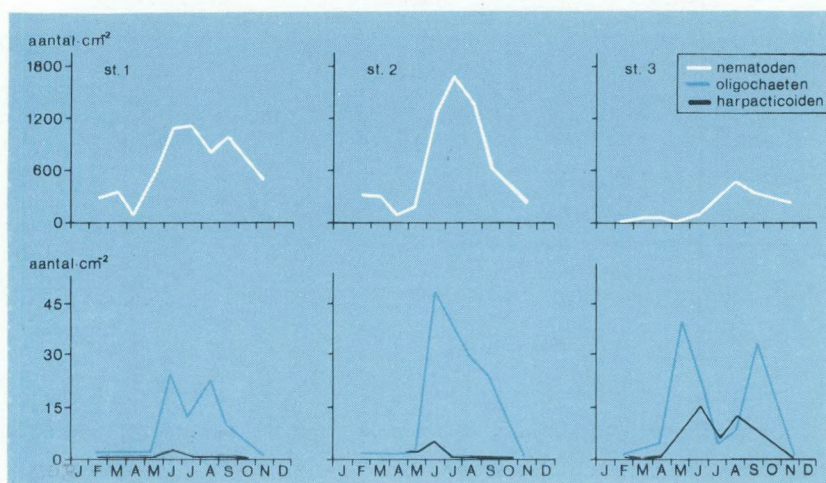


Fig. 6.1. Fluctuatie in de dichtheden van nematoden, oligochaeten en harpacticoïde copepoden in de loop van 1980, gemeten op de Oost Friesche Plaat. Stations 1, 2 en 3 liggen op respectievelijk 0,4, 0,8 en 3,2 km van de spuisluis.

behoren eveneens voor meer dan 90% tot slechts twee herbivore soorten, *Amphichaeta sannio* en *Paranais litoralis*. De twee, zich geslachtelijk vermenigvuldigende, nematoden soorten kunnen een levenscyclus voltooien in ongeveer 3 weken; de twee oligochaeten reproduceren asexueel waarbij iedere 3 dagen een deling mogelijk is. De meiobenthos in de buurt van de spuisluis blijkt dus nagenoeg geheel te bestaan uit selectieve diatomeeën-eters met een korte levenscyclus. Opmerkelijk is in dit verband de afwezigheid van bacteriovore meiobenthos-organismen ondanks de aanwezigheid van ook zeer hoge dichtheden bacteriën (zie 11.2.3).

6.2.2. Populatie dynamica en rol van meiobenthos in het oecosysteem

Bij lage temperaturen in de winterperiode is de reproductie van meiobenthos-organismen nihil. Ten gevolge van ijsgang, stormen en predatie worden de populaties in deze periode echter wel gedund. Door stijgende voorjaarstemperaturen en lichtinstraling nemen de dichtheden voedsel-organismen (vooral diatomeeën) in het voorjaar toe, waardoor vervolgens de dichtheden meiobenthos-organismen toe kunnen nemen. Bij dalende temperaturen in de herfst nemen de dichtheden van het meiobenthos weer af. Dit betekent voor nematoden-soorten, die een reproductiecyclus van enige weken tot enige maanden hebben, dat de meeste soorten 3 tot 6 generaties per jaar produceren. Omtrent dichtheidslimiterende factoren in de zomer is met betrekking tot nematoden niets bekend. Vrouwelijke harpaticoïde copepoden overwinteren in het algemeen met eierzakken, waaruit reeds in het vroege voorjaar een eerste generatie larven vrijkomt. In de late lente en vroege zomer bereiken deze organismen een dichtheidspiek, vooral bestaande uit epibenthische diatomeeën-eters. In de zomer worden deze populaties waarschijnlijk vooral gelimiteerd door predatoren als grondels.

Oligochaeten-dichtheden op de Oost Friesche Plaat zijn in de winter zeer laag. Na de opbloei van diatomeeën in het vroege voorjaar ontwikkelen zich snel hoge dichtheden diatomeeën-etende oligochaeten, die door de aard van hun voortplantingswijze (dwarsdeling) in staat zijn met een snelle populatie-toename op de verbeterde omstandigheden te reageren. In de zomer worden oligochaeten-dichtheden op plaatsen met macrobenthos waarschijnlijk door vertegenwoordigers van deze groep zoals *Nereis diversicolor* gelimiteerd en op plaatsen zonder macrobenthos (zuid-oost Dollard) door fysisch-chemische omstandigheden en predatie door vogels. Er is dus een dominante groep van herbivoren die in het voorjaar snel tot hoge dichtheden groeit en die in de loop van de zomer in dichtheid terugvalt ten gevolge van predatie, ongunstige fysisch-chemische omstandigheden of combinaties van factoren, echter niet ten gevolge van voedsellimitering. De grootste dichtheidsfluctuaties treden op bij herbivore meiobenthos-organismen. De hoogste dichtheden meiobenthos-organismen komen voor in de zuid-oost Dollard in de vroege zomer. Omdat macrobenthos in dit deel van het estuarium ontbreekt vormt dit een aanwijzing dat predatie door macrobenthos in de overige delen van het estuarium een belangrijke regulerende factor kan zijn voor het meiobenthos.

Over het algemeen is de biomassa van het meiobenthos klein ten opzichte van de biomassa van de macrobenthos. Daar staat tegenover dat de metabolische activiteit per gram biomassa veel groter is, zodat de totale activiteit van beide fauna-fracties in dezelfde orde van grootte zou kunnen liggen. Een belangrijk effect van de begrazing/predatie door meiobenthos op ééncelligen als bacteriën, diatomeeën en protozoën is ook dat verhinderd wordt dat populaties van deze ééncelligen een stationaire fase in hun groei kunnen bereiken. Hoewel de consumptie in verhouding tot de hoeveelheden aanwezige cellen maar gering is, houdt de voortdurende begrazing deze cellen in een actieve groeifase. Daardoor is de totale metabolische activiteit van bacteriën, protozoën en algenflora

plus meiobenthos, veel groter dan van een dergelijke populatie zonder grazers. Tegelijkertijd is echter het directe aandeel van het meiobenthos in de totale bodemrespiratie niet erg groot (5-15%).

De cellen die door het meiobenthos worden geconsumeerd zijn ongeveer 1 - 15 μm groot, terwijl de bekholten van de grazers slechts enige malen groter zijn (5 - 50 μm). De meeste meiobenthos-organismen benutten dan ook individuele cellen die in het sediment geselecteerd worden uit een overmaat aan niet eetbare partikels van ongeveer gelijke grootte (figuur 6.2). Dit voedselopname-gedrag contrasteert met het voedselopname-gedrag van macrobenthos-organismen, die ten gevolge van hun groter formaat veel minder tot selectieve vraat in staat zijn. Veel onderzoek is verricht aan specifieke voedselkeuze en consumptie bij nematoden.

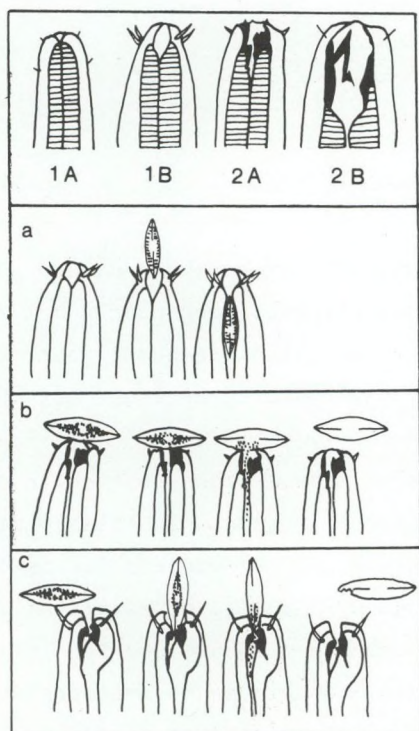


Fig. 6.2.

Bek-vormen van diverse nematoden-soorten, met behulp waarvan hun plaats in de voedselketen vast te stellen is. 1A: Bacterie-etende soort; 1B: Soort, die diatomeeën doorslikt; 2A: Soort, die diatomeeën leegzuigt; 2B: Carnivoor. a, b en c laten de voedselopname bij drie diatomeeën-consumenten zien.

Hiertoe zijn enige tientallen soorten in het laboratorium gekweekt op agar, met als voedsel een mengsel van bacteriën, algen, protozoën of nematoden. Als resultaat van dit onderzoek is bij nematoden een scala van gedragingen waargenomen dat varieerde tussen de volgende twee uitersten; soorten met zwak ontwikkelde zintuigen die met behulp van ononderbroken zuigbewegingen bacteriën uit het omringende medium opnemen en door hun darmkanaal pompen en soorten die zeer zorgvuldig een gewenst voedselorganisme detecteren met behulp van hun zintuigen, dit organisme aanboren en leegzuigen met behulp van pompbewegingen die pas van start gaan als het voedselorganisme gelocaliseerd is. Met behulp van ¹⁴C-gemerkte diatomeeën en bacteriën zijn de voedselbehoeften van diverse nematodensoorten gekwantificeerd. Met de resultaten van dat onderzoek zijn de voedselrelaties tussen meiobenthos en microflora- en fauna te kwantificeren.

6.3. Macrobenthos

6.3.1. Soortsamenstelling en verspreiding

Tot het macrobenthos worden die organismen gerekend die op een zeef met mazen van 1 mm blijven liggen: organismen met een kleinste diameter van 1 mm of meer. Deze definitie heeft geen taxonomische achtergrond maar is wel zeer praktisch bij het verrichten van veldwerk.

In tabel 6.2 is aangegeven welke macrobenthos-soorten in elk van de deelgebieden zijn gevonden en hoe frequent. In totaal zijn er 40 verschillende soorten in het estuarium gevonden. Dit is een onderschatting, want doordat het onderzoek vooral op kwantitatieve representativiteit was afgestemd kunnen zeldzame soorten gemist zijn (202). De tabel geeft tevens een indruk van de verspreiding van de afzonderlijke soorten over het estuarium. Het aantal

Buitengebied	Middengebied	Dollard
Algemeen voorkomend	Algemeen voorkomend	Algemeen voorkomend
Scoloplos armiger	Nereis diversicolor	Nereis diversicolor
Macoma baltica	Heteromastus filiformis	Heteromastus filiformis
Nephtys hombergii	Macoma baltica	Hydrobia ulvae
	Mya arenaria	Macoma baltica
		Mya arenaria
		Corophium volutator
Regelmatig voorkomend	Regelmatig voorkomend	Regelmatig voorkomend
Arenicola marina	Arenicola marina	Eteone longa
Nereis diversicolor	Nephtys hombergii	Scrobicularia plana
Heteromastus filiformis	Harmothoe spec.	
Eteone longa	Eteone longa	
Anaitides maculata	Scoloplos armiger	
Lanice conchilega	Tharyx marioni	
Pygospio elegans	Hydrobia ulvae	
Magelona papillicornis	Cerastoderma edule	
Hydrobia ulvae	Corophium volutator	
Mya arenaria		
Cerastoderma edule		
Corophium volutator		
Bathyporeia elegans		
Urothoe grim.poseidonis		
Capitella capitata		
Zeldzaam voorkomend	Zeldzaam voorkomend	Zeldzaam voorkomend
Nereis virens	Anaitides maculata	Harmothoe spec.
Lepidonotus squamatus	Lanice conchilega	Anaitides maculata
Pectinaria koreni	Magelona papillicornis	Lanice conchilega
Nemertina spec.	Mytilus edulis	Pygospio elegans
Tharyx marioni	Retusa alba	Cerastoderma edule
Mytilus edulis	Scrobicularia plana	Bathyporeia spec.
Retusa alba	Petricola pholadiformis	Gammarus spec.
Scrobicularia plana	Bathyporeia spec.	
Petricola pholadiformis	Gammarus spec.	
Mysella bidentata	Angulus fabula	
Gammarus locusta	Capitella capitata	
Angulus fabula		
Pontocratus altamarinus		
Littorina spec.		

Tabel 6.2. Soortsamenstelling van de macrobenthische fauna van de drie deelgebieden.

soorten, de soortsaamenstelling en ook de frequentie, waarmee ze gevonden zijn, lijken veel op die van de fauna die elders in de Waddenzee voorkomt.

Het aantal soorten neemt af van buiten naar binnen. Het relatieve belang van de soorten verschilt van deelgebied tot deelgebied. Soorten die in het ene deel dominant zijn (frequent gevonden en vaak in grote aantallen), zijn in andere delen vaak van minder belang. De zouttolerantie speelt hierbij een belangrijke rol. De fauna van het buitengebied bestaat vooral uit mariene soorten die vanwege de lagere saliniteiten verder naar binnen niet voor kunnen komen. De fauna van de Dollard bestaat uit soorten die algemeen in estuaria voorkomen. Voor deze soorten wordt de ondergrens van de zouttolerantie pas achterin de Dollard bereikt. Evenals bij het meiobenthos zijn ook andere factoren, zoals de saamenstelling van het sediment, de hoogteligging en daarmee tevens de duur van droogliggen tijdens laagwater, de hoeveelheid en aard van het gesuspendeerde materiaal in het bovenstaande water, de expositie-graad en het optreden van zuurstofloosheid, van invloed op de verspreiding. Het is aan de hand van veldgegevens moeilijk uit te maken welke factor bepalend is voor de verspreiding van een soort.

Veel van de gevonden soorten zijn in andere gebieden aangetroffen op plaatsen met organische vervuiling en zijn daarvoor zelfs als indicator-organisme genoemd: bijvoorbeeld *Nereis diversicolor* (zeeduizendpoot), *Heteromastus filiformis*, *Eteone longa*, *Capitella capitata*, *Mya arenaria* (strandgaper), *Hydrobia ulvae* (wadslakje), *Macoma baltica* (nonnetje), etc. (207). Het is echter de vraag of ze specifiek op vervuilde plaatsen voorkomen. Het is waarschijnlijk dat deze soorten, doordat ze in veel opzichten een grote tolerantie vertonen en vaak een opportunistische levenswijze hebben, kunnen overleven onder vervuilde omstandigheden, waar andere soorten afsterven. Dit wil echter nog niet zeggen dat ze die omstandigheden preferen. Het is dan ook waarschijnlijk dat

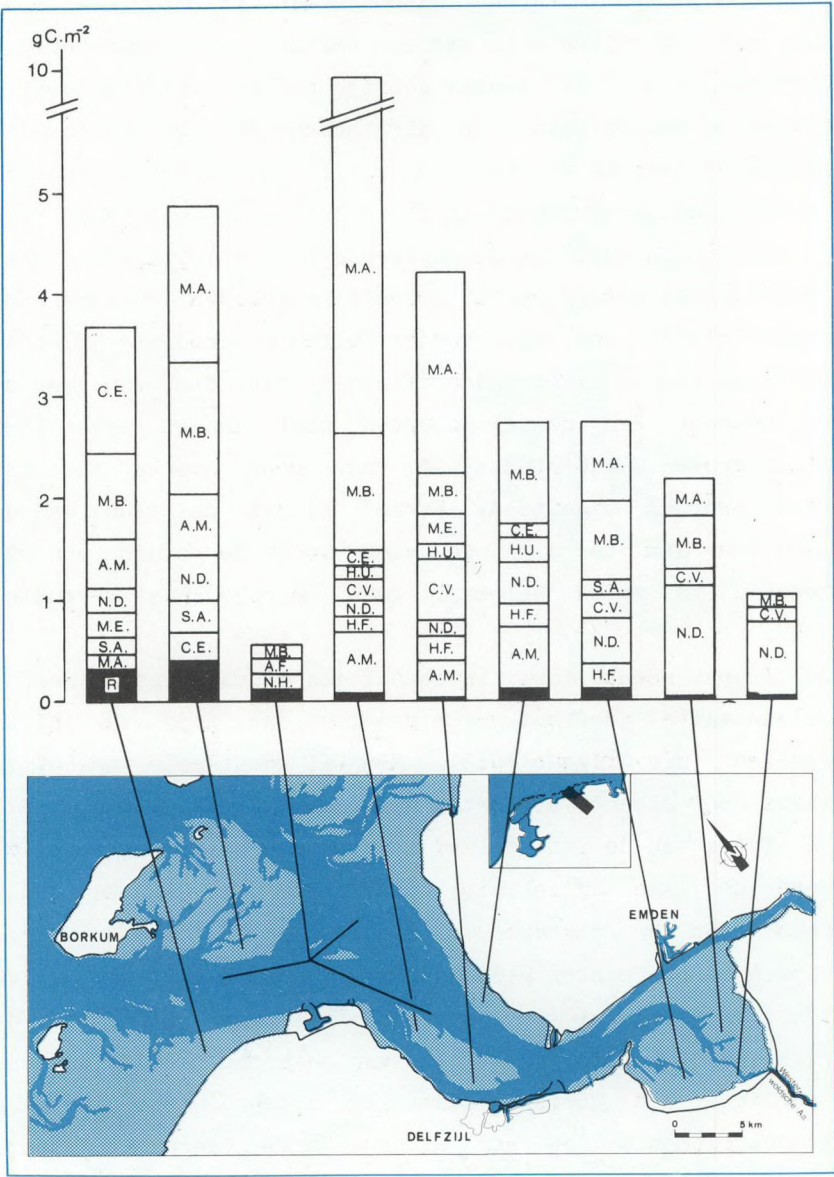
deze soorten meer in het algemeen als indicator moeten worden gezien voor een milieu waar extreme omstandigheden voorkomen.

Gegevens als: het aantal soorten per monster (een eenvoudige maat voor de diversiteit), de dichtheden en de biomassa's per soort beschrijven de verspreiding van de fauna. Het aantal soorten per monster en de dichtheid is in de geulbodem veel lager dan op de wadplaten. De mond van de rivier de Eems zelf, die voornamelijk uit sublitoraal gebied bestaat, heeft nauwelijks macrobenthos en is daarom bij dit onderzoek verder buiten beschouwing gelaten.

De fauna van de plaatranden is armer dan die van de platen zelf, doordat een aantal soorten niet kunnen leven in deze, meestal grove sedimenten, die vaak door sterke stroming en golfslag worden omgewoeld. Verder blijkt de fauna van de Z-O Dollard zeer arm te zijn en vlak voor de sluis van Nieuwe Statenzijl is zelfs helemaal geen macrobenthos gevonden (zie 11.2.3).

De fauna wordt zowel in aantal als biomassa gedomineerd door een klein aantal soorten; welke soorten dat zijn verschilt per deelgebied (zie figuur 6.3). Meestal wordt meer dan 80% van de biomassa door slechts 6 soorten gevormd.

De fauna van de Z-O Dollard is voor een belangrijk deel zo arm vanwege de lage saliniteit terplaatse. Een aantal "Dollard-soorten" kan er daardoor niet voorkomen. De soorten die er wel voorkomen hebben echter geen meerjarige populaties. Dit is waarschijnlijk een direct gevolg van de afvalwater lozingen. De dieren sterven in het najaar ten gevolge van anaërobe omstandigheden, of ze verlaten het gebied, zodat er alleen in voorjaar en zomer dieren voorkomen en dan nog alleen jonge dieren of éénjarige soorten. Tot hoever de negatieve invloed van de lozingen zich uitstrekt is uit de verspreiding niet goed af te leiden. Effecten op sublethaal niveau, ook chronische, zijn daarbij nauwelijks waarneembaar en bovendien loopt de gradiënt van het afvalwater parallel aan die van andere milieufactoren zodat het moeilijk is



de invloed van het afvalwater te onderscheiden van de invloed van andere factoren (22; 23; 176).

Vergelijking met andere delen van de Waddenzee (156) toont aan dat *Mytilus edulis* (mossel), *Arenicola marina* (wadpier) en *Cerastoderma edule* (kokkel), die in de Waddenzee veel voorkomen en daar een grote bijdrage leveren aan de biomassa, in het Eems estuarium veel minder voorkomen. Voor de overige soorten is er een goede overeenkomst tussen het estuarium en de rest van de Waddenzee en van die soorten liggen ook de biomassawaarden in dezelfde orde van grootte.

6.3.2. Stabiliteit van de fauna

Een vergelijking van de twee bemonsteringsperiodes, 1974- 1975 en 1979-1981, geeft weer hoe de fauna zich in die tijd gewijzigd heeft (23; 25). De algemeen en regelmatig voorkomende soorten zijn nauwelijks veranderd. De diversiteit- en biomassa-patronen zijn voor de Dollard en het middengebied gelijk gebleven. Alleen voor het buitengebied wordt een sterke stijging van de diversiteit waargenomen. In de genoemde periode is de hydrografie van het estuarium niet ingrijpend veranderd, zodat ook die factoren, die bepalend zijn voor de samenstelling en verspreiding van de fauna, waarschijnlijk gelijk gebleven zijn in deze periode.

Daarentegen verschilt de stabiliteit van de populaties, uitge-

Fig. 6.3. Biomassa van algemene macrobenthische dier-soorten op een aantal plaatsen in het estuarium. CE: *Cerastoderma edule* (kokkel); MB: *Macoma baltica* (nonnetje); AM: *Arenicola marina* (wadpier); ND: *Nereis diversicolor* (zeeduizendpoot); ME: *Mytilus edulis* (mossel); SA: *Scoloplos armiger* (wapenworm); MA: *Mya arenaria* (strandgaper); AF: *Angulus fabula*; NH: *Nephtys hombergii*; HU: *Hydrobia ulvae* (wadslakje); CV: *Corophium volutator* (slijkgarnaal); HF: *Heteromastus filiformis*.

drukt in biomassa en dichtheid van soort tot soort. Dit hangt samen met hun biologie (aantal jaarklassen, regelmaat van recrutering en mortaliteit, gevoeligheid voor strenge winters). Figuur 6.4 geeft een beeld van de veranderingen van de dominante soorten van de gemiddelde fauna van de drie deelgebieden. In de Dollard en in het middengebied treden bij enkele kortlevende soorten zoals *Corophium volutator* (slijkgarnaal) en het wadslakje veranderingen in de biomassa op van een factor tien. Bij alle andere soorten waren de veranderingen meestal kleiner dan een factor twee en maximaal een factor vier. Bij veel van deze soorten fluctueren de populaties in de loop van een jaar al met een factor twee. Daarmee vergeleken zijn de veranderingen in een periode van vijf jaar niet groot te noemen.

In het buitengebied nam het aantal soorten per monster sterk toe. Dit was in 1974: 4 en in 1981: 10,6. Ook de biomassa is sterk

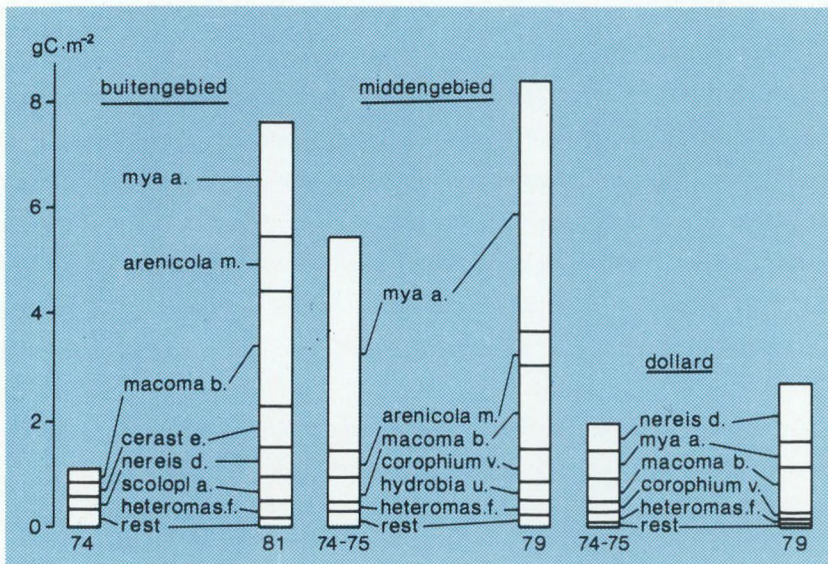


Fig. 6.4. Verandering in de biomassa van dominante macrobenthos soorten, tussen waarnemings-series uit 1974/1975 en 1979/1981.

gestegen. Dit komt vooral door de grote bijdrage van enkele soorten. De strandgaper was in 1981 met een jaarklasse van 3- of 4-jarige dieren sterk vertegenwoordigd. De leeftijd is niet zeker, omdat er geen duidelijke jaarringen op de schelp te zien zijn. Het nonnetje had ook een sterke jaarklasse van 3-jarige dieren en de biomassa van enkele wormen soorten was 3 tot 6 keer toegenomen. De sterke jaarklasse van het nonnetje en mogelijk ook die van de strandgaper en de wormen zijn het gevolg van een uitzonderlijk goede broedval na de strenge winter van 1978-1979. Dit treedt meestal op na een strenge winter en elders in de Waddenzee is de broedval in het voorjaar van 1979 ook groot geweest. De tweede be-monstering was in het middengebied en de Dollard al eerder uitgevoerd, namelijk in de zomer van 1979. Daarbij werd niet zo'n sterke toename van de biomassa gevonden, omdat de genoemde jaar-klasse in de zomer nog te klein was om veel effect op de biomassa te hebben, of zelfs te klein was om gevangen te worden.

Een strenge winter is echter ook nadelig door een hogere mortaliteit. Sommige soorten, zoals de strandgaper, het nonnetje en de wadpier zijn redelijk bestand tegen vorst, maar anderen sterven massaal. Zo is in de winter van 1979 de kokkelpopulatie in het middengebied, die op sommige plaatsen meer dan 40 g C.m^{-2} bedroeg (21), totaal uitgestorven. Ook in de eerste periode waren er weinig kokkels, zodat deze soort nauwelijks in tabel 6.2 en figuur 6.3 voorkomt. De soort komt echter wel degelijk in het estuarium voor.

De ruimtelijke verspreiding van de dieren is meestal niet regelmatig, maar heterogeen. Daardoor kunnen er op een schaal van enkele meters grote dichtheidsverschillen optreden. Dit is het sterkst bij dieren die in banken voorkomen (bijvoorbeeld mossel en kokkel). Zulke banken kunnen tientallen meters groot zijn, maar soms wel kilometers uit elkaar liggen. Door samengestelde monsters te nemen en de monstergrootte af te stemmen op de meest voorkomende dichtheden is variatie op een schaal van meters redelijk

te ondervangen. Maar omdat de monsterstations honderden meters uit elkaar liggen speelt het toeval een rol of banken en velden wel of niet getroffen worden. Waarnemingen op een enkel monsterstation kunnen daardoor zeer verschillend zijn, maar gemiddelden van een aantal stations of over een deelgebied zijn wel betrouwbaar.

De variatie in de ruimtelijke verdeling, de variatie in de tijd en het optreden van bijvoorbeeld een strenge winter bepalen samen de natuurlijke variatie van het macrobenthos in het estuarium. Het is belangrijk hierover voldoende informatie te bezitten om bij het optreden van veranderingen in het oecosysteem, onderscheid te kunnen maken tussen de natuurlijke variatie en veranderingen ten gevolge van menselijke activiteiten.

6.3.3. Produktie en groei

Op een vast station in elk van de deelgebieden is van een aantal soorten het populatieverloop en de groei van afzonderlijke jaarklassen gemeten. In combinatie met bovengenoemde bemonsteringen is hieruit de produktie van het macrobenthos te berekenen (24).

Omdat groei en produktie afhangen van milieuomstandigheden, de aangeboden hoeveelheid voedsel en van de kwaliteit van het voedsel, kunnen groei en produktie als graadmeter worden gebruikt om na te gaan hoe goed de fauna gedijt. Van enkele schelpdieren, wormensoorten en van de slijkgarnaal, die allen tot de algemeen voorkomende soorten behoren, is de produktie gemeten. In vergelijking met de produktiviteit van die soorten elders (zie figuur 6.6) blijkt de produktiviteit in het Eems-Dollard estuarium steeds kleiner te zijn. Aangezien de produktie afhangt van het aantal dieren dat overleeft en van hun groei en omdat er geen aanwijzingen zijn voor een excessieve mortaliteit of predatiedruk, moet geconcludeerd worden dat de groei achterblijft. Dit wijst er

op dat de dieren in het Eems-Dollard estuarium onder suboptimale omstandigheden verkeren.

Bij vergelijking van de groei van één soort in verschillende deelgebieden, blijkt dat de groei van buiten naar binnen afneemt. De groei van kokkels was in het middengebied slechter dan in het buitengebied en veel slechter dan elders in de Waddenzee. Uit uitwisselingsproeven bleek dat dit aan de locale omstandigheden lag en wel vermoedelijk aan de kwaliteit van het beschikbare voedsel (135; 161).

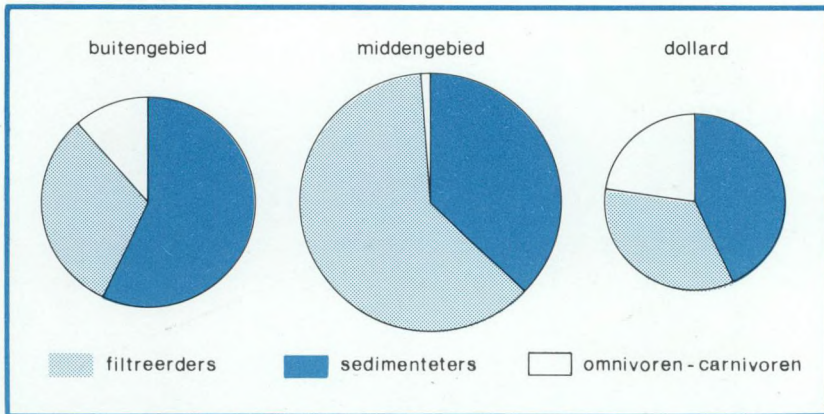


Fig. 6.5. Bijdragen van filtreerders, sedimenteters en omnivoren-carnivoren in de produktie van de macrofauna in de drie deelgebieden van het estuarium.

Van zowel het nonnetje als van de strandgaper is in het middengebied en in de Dollard de groei gemeten. Bij beiden was de groei in de Dollard slechter. Het is niet waarschijnlijk dat dit alleen door zoutlimitering komt, want deze soorten kunnen de zoutgehaltes die daar voorkomen goed verdragen. De slechte groei is mogelijk veroorzaakt doordat het voedsel van slechtere kwaliteit is. Aan gezien het nonnetje overwegend sediment-eter is en de strandgaper een filtreerder, geldt dit dus zowel voor het voedsel in het water

als in de bodem.

Het is niet bekend wat precies de kwaliteit van het voedsel bepaalt. In het water is veel slib aanwezig dat kan fungeren als een onbruikbaar verdunningsmiddel van het voedsel, maar proeven (105) tonen aan dat de aanwezigheid van slib ook stimulerend kan zijn voor opname en vertering van voedsel. Van het totaal aanwezige organisch materiaal is waarschijnlijk alleen de fractie levend materiaal of de fractie labiele organische koolstof geschikt als voedsel (zie 8.2.3).

In figuur 6.5 staat de schatting van de produktie per deel-

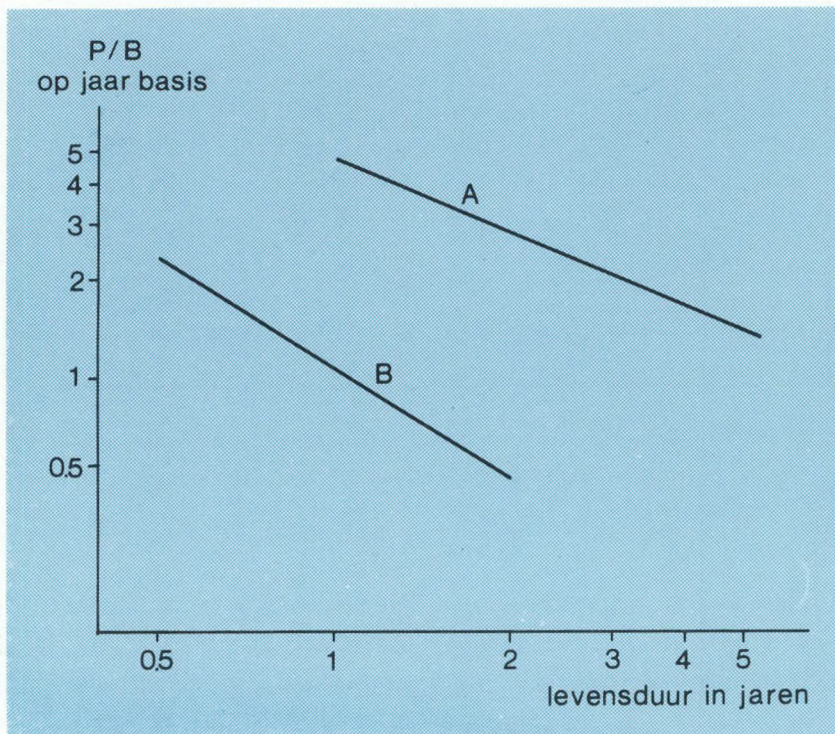


Fig. 6.6. Het verband tussen de verhouding produktie/biomassa (P/B ratio) en de levensduur van macrobenthos. Lijn A (223) gebaseerd op een groot aantal waarnemingen in verschillende zeeën en estuaria; Lijn B voor dieren in het Eems-Dollard estuarium.

gebied en hoe die verdeeld is over soorten met verschillende voedingswijzen (24). In tabel 6.3 is aangegeven welk deel van het geproduceerde materiaal beschikbaar is voor predatoren. Daarbij valt op dat in de Dollard een veel groter deel van de fauna beschikbaar is dan in de andere deelgebieden. Dit komt door het verschil in fauna-samenstelling. In de Dollard zijn er vooral kleine ondiep levende dieren, terwijl in het midden- en buitengebied meer grote dieplevende dieren voorkomen, waar vogels en zeker vissen niet bij kunnen. Dit verschil in fauna-samenstelling maakt ook dat de produktiviteit in de Dollard hoger is dan in de andere deelgebieden. Daardoor kan de fauna van de Dollard bijna evenveel voedsel leveren per m^2 als de fauna van het middengebied, terwijl de laatste een biomassa heeft die wel 2,5 keer zo groot is.

	Dollard	Middengebied	Buitengebied
Produktie ($\text{gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$)	2,3	4,7	3,2
Bereikbaar:			
voor vogels	90%	45%	65%
voor vis	80%	36%	29%
Beschikbaar: ($\text{gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$)			
voor vogels	2,0	2,1	2,1
voor vis	1,8	1,7	0,9

Tabel 6.3. De secundaire produktie van het macrobenthos en de fracties ervan die beschikbaar zijn voor predatoren.

Dit aanbod van voedsel kan men vergelijken met de predatiedruk. In hoofdstuk 7 wordt een schatting gemaakt van de hoeveelheid voedsel die geconsumeerd wordt door bodempredatoren (platvis,

benthische rondvis, garnaal, krab) en de bijdrage daaraan door macrobenthos. Dit is gemiddeld voor geulen en platen $1,1 \text{ g C.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$. Dit moet voornamelijk worden geleverd door de produktie op de platen. Voor de Dollard lijkt dit wel mogelijk maar voor het middengebied en zeker voor het buitengebied is er niet zoveel beschikbaar, temeer omdat ook nog de vogels ervan eten. De consumptie schatting is echter vrij onzeker, omdat hij niet op metingen uit het estuarium gebaseerd is en kan daarom te hoog zijn (zie 7.1.7). De predatie door bodempredatoren kan bovendien aanzienlijk variëren. Ze hebben meerdere voedselbronnen en eten daarvan al naar gelang het aanbod. De vergelijking laat echter wel zien dat de bodempredatoren een aanzienlijke predatiedruk kunnen uitoefenen.

Voor vogels schat men (228) dat ze in de Dollard 1 tot 2 $\text{g C.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$ aan macrobenthos eten. Dit betekent dat meer dan 80% van de beschikbare produktie door vogels kan worden weggegeten. Ook voor de hele Waddenzee wordt geschat dat de vogels een groot deel van de macrobenthos produktie, die voor hen bereikbaar is, opeten (229). Door de wadvogels wordt het voedsel dus maximaal benut en is het voedsel mogelijk de limiterende factor voor de vogelpopulaties.

De predatie uitgeoefend door het macrobenthos kan ook vergeleken worden met het voedselaanbod. Als men hiervoor de gemiddelde primaire produktie in water en bodem (zie 5.2.5) neemt, heeft men niet het hele aanbod aan mogelijk eetbaar organisch materiaal, maar waarschijnlijk wel het deel dat het geschiktst is als voedingsbron. Zowel voor sedimenteters als voor filtreerders is de secundaire produktie een kleine fractie (maximaal 7%) van de primaire produktie. Dit wil echter nog niet zeggen dat voor het macrobenthos een overvloed aan voedsel beschikbaar is. Ze moeten deze voedselbron delen met zooplankton en met micro- en meiobenthos. Al deze groepen bestaan uit kleine dieren met een hoge metabolische activiteit en een korte generatieduur, waardoor

ze veel beter in staat zijn zich aan veranderingen in de voedselsituatie aan te passen.

6.4. Zooplankton

6.4.1. Algemeen

De in aantal en biomassa belangrijkste groep van het zooplankton wordt in het Eems Dollard estuarium, evenals in de Waddenzee gevormd door de calanoïde copepoden (roeipootkreeftjes). In het zomer-halfjaar echter maken jonge, tijdelijk planktonische, stadia van benthische organismen (meroplankton), met name polychaeten- en zeepokken-larven, soms een aanzienlijk gedeelte van de zooplankton-biomassa uit.

Andere groepen spelen een ondergeschikte rol, gerekend naar aantal en biomassa. Voor een groep als de Mysidacea (aasgarnalen) kan deze ondergeschiktheid verklaard worden uit het feit dat de gehanteerde bemonsteringsmethodes, die gericht waren op het reproduceerbaar en evenredig bemonsteren van de waterkolom, niet geschikt waren om organismen die uitsluitend dicht bij de bodem voorkomen, kwantitatief te vangen. Hierdoor is het belang van deze groep mogelijkerwijze groter dan uit de bemonstering blijkt (27).

De in het Eems Dollard estuarium voorkomende copepoden zijn herbivoor of omnivoor. De herbivoren zijn rechtstreeks afhankelijk van het fytoplankton en mogelijk ook van de opgewervelde fractie van het fytoenthos. De omnivoren zijn, indirect, eveneens afhankelijk van de primaire produktie omdat de organismen waarmee zij zich voeden zelf waarschijnlijk voor het overgrote deel herbivoor zijn. Een andere voedselbron die voor de omnivoren van belang is, wordt gevormd door de juveniele stadia van andere zooplankton- en meroplankton-soorten. Sommige herbivoren kunnen waarschijnlijk net als omnivoren ook detritus verwerken, maar er

zijn aanwijzingen dat ze niet het detritus zelf maar de daarmee geassocieerde bacteriën verteren.

Experimenteel onderzoek heeft aangetoond dat het gehele spectrum van deeltjes tussen 2,5 μm en 30 μm aselectief begraasd wordt door copepoden. Uit onderzoek aan faecal pellets van copepoden blijkt echter dat het asgehalte in de faecal pellets een factor 2 lager is dan het asgehalte van het gesuspenderde materiaal in het water. Dit betekent dat de copepoden wel degelijk selecteren op de "kwaliteit" van het materiaal dat ze innemen. De copepoden selecteren dus niet op grootte van deeltjes maar op de samenstelling. Deze selectie maakt het mogelijk dat ze ook in water met een zeer hoog slibgehalte kunnen leven.

6.4.2. Verspreiding

Omdat het zooplankton en meroplankton zich nauwelijks ten opzichte van de omringende watermassa kan verplaatsen, beweegt het met de waterbeweging door het estuarium heen en weer. Dit heeft per getij een pendelafstand van 12 tot 17 km. Dit betekent dat het niet goed mogelijk is de verspreiding van zooplankton-populaties in het Eems Dollard estuarium te beschrijven met geografische plaats aanduidingen. De saliniteit van een watermassa is daarvoor beter geschikt.

Het voorkomen van de verschillende soorten zooplankton in de verschillende deelgebieden van het Eems Dollard estuarium gedurende het jaar, kan goed beschreven worden met saliniteit en temperatuur als beschrijvende grootheden. Een globaal schema van de relatie tussen zout, temperatuur en voorkomen van de calanoïde copepoden wordt gegeven in figuur 6.7. Een groot aantal parameters zoals slibgehalte, pH, organische stof gehalten, zuurstof-verzadiging etc. vertonen een sterke koppeling met de saliniteit, terwijl watertemperatuur rechtstreeks, zij het met enige vertraging, ge-

koppeld is aan de ingestraalde hoeveelheid zonne-energie en daarmee weer aan de potentiële primaire produktie.

Uit het in figuur 6.7 gegeven schema komt naar voren dat het merendeel van de soorten allochtoon is: er zijn maar drie autochtone soorten, te weten *Eurytemora affinis*, *Acartia bifilosa* en *Acartia tonsa*. De soortensamenstelling van de calanoïde copepoden en de verspreiding van de verschillende soorten door het estuarium komt overeen met die in de voormalige Zuiderzee (196). Dit geldt eveneens voor het jaargetijde waarin de verschillende soorten maximaal voorkomen (29). Een belangrijk verschil tussen Zuiderzee en het Eems-estuarium echter, is de verhouding waarin verschillende soorten voorkomen. Het beperkte doordringen van allochtone soorten in het estuarium is voor een belangrijk deel toe te schrijven aan de saliniteit die in het gebied lager is dan in de Waddenzee. Het lijkt echter waarschijnlijk dat een aantal andere

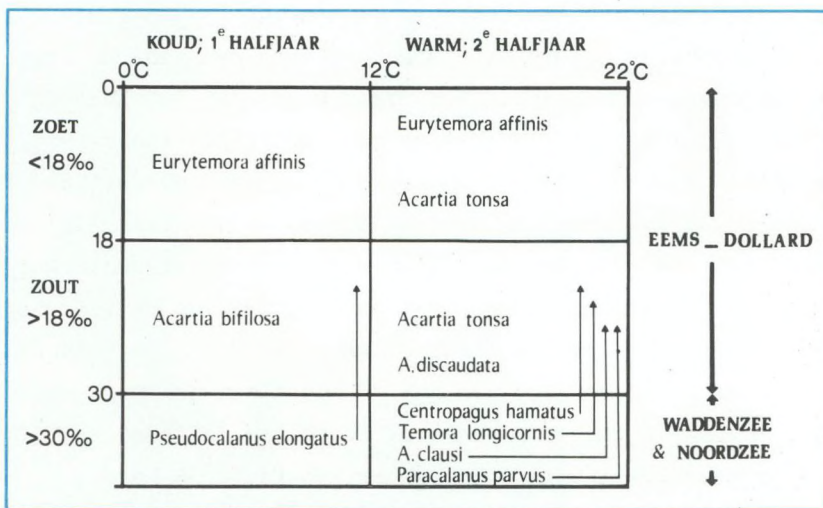


Fig. 6.7. Verdeling van dominante soorten calanoïde copepoden (roeipootkreeftjes) over de zoutgradiënt van het estuarium in winter en zomer. Het binnendringen van mariene soorten is met pijlen aangegeven.

factoren, die gekoppeld zijn aan de saliniteit, eveneens een rol spelen.

6.4.3. Aantallen en biomassa

Naast calanoïde copepoden komen zowel harpacticoïde copepoden als verschillende meroplankton-groepen regelmatig in dichtheden van meer dan 1000 per m^3 voor in het estuarium. Polychaeten-larven bereiken in het voorjaar in saliniteiten van 10-15 en later in het jaar in hogere saliniteiten dichtheden van enkele honderden per m^3 . Ook zeepokken-larven komen in de saliniteiten boven de 20 gedurende de zomer veelvuldig in dichtheden van meer dan 1000 per m^3 voor.

Het gemiddelde aantal van alle soorten samen bedraagt rond de 2700 individuen per m^3 . In april worden de hoogste aantallen bereikt (8100 per m^3), in december de laagste (330 per m^3).

In de Zuiderzee kwamen veel hogere dichtheden van de verschillende soorten voor, waarbij een maximum van 125.000 *Acartia*'s per m^3 en (in augustus) een gemiddelde van 40.000 *Acartia*'s en 4.000 *Eurytemora*'s (beide aantallen per m^3) gegeven werd (196). De in het Eems-estuarium gevonden aantallen zijn ook laag in vergelijking met de dichtheden die in uitgestrekte brakwatergetijdengebieden als de Chesapeake Bay aan de oostkust van de V.S. bereikt worden door dezelfde soorten. Wanneer we de in de Eems-Dollard gevonden aantallen vergelijken met de aantallen in een nog veel troebeler gebied als de Bay of Fundy aan de Canadese Oostkust liggen de Eems-Dollard waarden echter een factor 5 hoger.

Het aantal soorten dat in dichtheden van meer dan 100 individuen per m^3 voorkomt neemt van binnen naar buiten (van lagere naar hogere saliniteiten) toe, hoewel dit niet gepaard gaat met een toename in de totale aantallen organismen per m^3 . De verklaring hiervoor is dat het (kleine) aantal soorten dat in gereduceerde

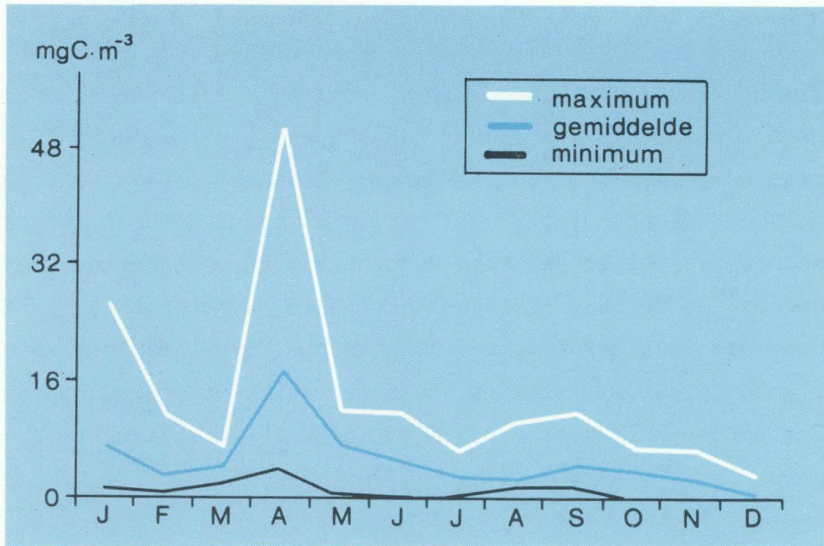


Fig. 6.8. Seizoensfluctuatie in de biomassa van copepoden. Gemiddelde waarden voor het hele estuarium zijn aangegeven met daarnaast de hoogste en laagste waarde voor de deelgebieden.

saliniteiten voorkomt, daar dan ook zeer succesvol is. Dit wordt veroorzaakt doordat eveneens slechts weinig predatoren talrijk zijn in de lagere saliniteiten en er ook maar met weinig andere soorten om het beschikbare voedsel geconcentreerd hoeft te worden.

In figuur 6.8 is de biomassa van de calanoïde copepoden uitgezet. De grafieken geven voor het gehele gebied de gemiddelde waarde, het minimum en het maximum aan. Het verloop van de grafieken laat zien dat de biomassa seizoensgebonden fluctuaties vertoont en tevens varieert de biomassa bij de lagere saliniteiten sterker dan bij de hogere. In de hogere saliniteiten is het biomassaverloop door het seizoen heen regelmatig vanwege het grotere aantal soorten. Veranderingen in de biomassa van de ene soort worden over het algemeen gecompenseerd door tegengestelde veranderingen in de biomassa van een andere soort. Het aantal soorten copepoden in het Eems estuarium dat lage saliniteiten goed

verdraagt, of zelfs prefereert, is beperkt tot drie, te weten *Eurytemora affinis*, die het gehele jaar voorkomt, *Acartia bifilosa*, die alleen in het winterhalfjaar talrijk is, en *Acartia tonsa*, die een typische zomersoort is. Daarom valt bij de lage saliniteiten, met name in overgangsperioden waarin de watertemperatuur snel oploopt (mei-juni) of snel lager wordt (oktober-november), de biomassa sterk terug (28). De maandgemiddelden van de copepoden-biomassa, gemiddeld over alle saliniteiten, variëren in de loop van het jaar met een factor 10. Het maximum wordt in april bereikt, het minimum in december. Naast de voorjaarspiek in april, treedt ook nog een, kleinere, piek op in september-oktober.

6.4.4. Produktie en rol in het voedselweb

Uit de omvangrijke literatuur over het onderwerp zooplankton-produktie is een produktie/biomassa verhouding op jaarbasis afgeleid van 25. Deze waarde is voor de in het Eems estuarium voorkomende copepoden soorten als een redelijk gemiddelde te beschouwen.

De gemiddelde biomassa aan adulte copepoden en late copepodieten in het estuarium bedraagt 5 mgC.m^{-3} . De totale biomassa copepoden (nauplii, copepodieten en adulten) is 3 maal zo groot (146). De jaarproduktie aan copepoden bedraagt dus 375 mgC.m^{-3} (15.25) per jaar.

Omdat de groeiëfficiëntie niet constant is gedurende de gehele levensduur van een zooplankton-organisme (206) en kan variëren van 10-30%, verandert de schatting van de benodigde hoeveelheid voedsel voor het zooplankton dienovereenkomstig. Wanneer een groeiëfficiëntie van 10% aangenomen wordt, wordt er jaarlijks $10.375 \text{ mgC.m}^{-2}$ voedsel geconsumeerd. De primaire produktie in de geulen ligt in het Eems estuarium op $48 \text{ gC.m}^{-3}.\text{j}^{-1}$. Hiervan wordt door de copepoden $3,75 \text{ gC.m}^{-3}$ gegeten. Met andere woorden slechts

$\pm 8\%$ van de fytoplanktonproduktie wordt door de copepoden gebruikt. Dit betekent dat de copepoden, die in aantal het zooplankton domineren slechts een klein gedeelte van de primaire produktie benutten. Wanneer aangenomen wordt dat de aasgarnalen en het meroplankton samen evenveel van de primaire produktie benutten als de copepoden, dan is de benutting van de primaire produktie door het zooplankton maximaal 16%.

Literatuuronderzoek geeft aanleiding het aandeel van het zooplankton en meroplankton in de heterotrofe respiratie van het pelagiaal op $\pm 15\%$ te schatten (230). Het aandeel van het microzooplankton is mogelijk eveneens $\pm 15\%$, terwijl het vissenaandeel tussen de 5 en 10% geschat wordt. Het overgrote deel van de respiratie wordt echter verzorgd door bacteriën en hun bijdrage wordt geschat op 60 tot 65%. Deze cijfers zijn afkomstig van een aantal oceaangebieden en zijn dus niet direct vergelijkbaar met het Eems estuarium. Omdat bacteriebiomassa's in estuaria vaak ordegrottes hoger zijn dan in open zee, (64) is er alle reden om aan te nemen dat bovenstaande cijfers voor de bacteriën eerder een onderschatting zijn dan een overschatting. Een groot deel van de primaire produktie moet daarom door andere componenten in het voedselweb dan mesozooplankton benut worden, bijvoorbeeld macrobenthos en bacteriën. Een van deze componenten is het microzooplankton. Deze groep is niet vertegenwoordigd in de zooplanktongegevens, enerzijds omdat de meeste vertegenwoordigers kleiner zijn dan 200 μm en daardoor letterlijk door de mazen van het net geslipt zijn, anderzijds omdat er nog geen methoden bestaan om deze groep kwantitatief te fixeren. Het is daarom niet mogelijk om het eventuele belang van deze groep in het estuarium zelfs maar te schatten.

Op grond van het betrekkelijk geringe deel van de primaire produktie dat door het herbivore zooplankton geconsumeerd wordt, lijkt het onwaarschijnlijk dat de zooplankton-produktie door voedselgebrek gelimiteerd wordt. Het is aannemelijker dat de

zooplankton-produktie in het binnengebied (de Dollard zelf en het brakke gedeelte van de Eems) door abiotische factoren beperkt wordt, terwijl in het buitengebied de produktie voornamelijk door ongewervelde predatoren (ribkwallen, kwallen, pijlwormen, etc.) wordt gelimiteerd.

7. Carnivoren en topcarnivoren

7.1. Vissen, krabben en garnalen	120
7.1.1. Soortensamenstelling	120
7.1.2. Functies van het estuarium voor de vis- fauna	121
7.1.3. Populatiedynamica	123
7.1.4. Nauwkeurigheid van de inventarisatie	127
7.1.5. Biomassa	128
7.1.6. Vergelijking met andere gebieden	133
7.1.7. Voedsel en voedselopname	135
7.2. Vogels	139
7.3. Zeehonden	140

Tot de carnivoren en topcarnivoren behoren de krabben, garnalen, vissen, een aantal vogelsoorten en de zeehond. Door het BOEDE is uitsluitend aandacht besteed aan krabben, garnalen en vissen, waarbij gezien het economisch belang en de kinderkamerfunctie van het estuarium de nadruk lag op garnalen en de economisch belangrijke vissoorten.

7.1. Vissen krabben en garnalen

7.1.1. Soortensamenstelling

Krabben. Tijdens het onderzoek zijn 7 krabbensoorten in het estuarium waargenomen; daarvan komen er twee (strandkrab en zwemkrab) algemeen voor. Drie soorten (noordzeekrab, hooiwagenkrab en spinkrab) zijn slechts één keer waargenomen, in het buitengebied van het estuarium (Noordzeesoorten).

De Chinese wolhandkrab (een zoetwaterkrab, die zich in zee voortplant) is af en toe gevangen. De heremietkreeft is in het buitengebied algemeen, in middengebied en Dollard zeldzaam.

Garnalen. Er zijn twee soorten garnalen aangetroffen: de gewone garnaal is zeer algemeen; de steurgarnaal is nu en dan gevangen.

Vissen. In het estuarium zijn 41 soorten vissen gevangen, een aantal van die soorten komt slechts sporadisch voor (126). Bij vergelijking met gegevens uit het begin van deze eeuw (198) blijkt dat het aantal soorten sindsdien aanmerkelijk is afgenomen. In totaal vond Lohmeyer 71 soorten, daarvan zijn er echter 11 soorten zeldzame dwaalgasten en 7 soorten zoetwatervissen. De verschillen in de lijst van thans gevonden soorten en de door Lohmeyer vermelde soorten zijn voor een deel terug te voeren op determinatie moeilijkheden; anderzijds zijn nu ook nieuwe, niet door Lohmeyer vermelde soorten aangetroffen. Van de lijst van Lohmeyer ontbreken thans 21 soorten, en 9 nieuwe soorten moeten worden toegevoegd (126). Vergeleken met de Westelijke Waddenzee is het Eems-Dollard estuarium armer aan soorten. Oorzaken hiervoor kunnen zijn de grotere diepte van de geulen in de Westelijke Waddenzee en de lange reeks van jaren waarin de gegevens daar verzameld werden.

Behalve kwalitatieve verschillen zijn er ook kwantitatieve: zo noemt Lohmeyer de schol zeldzaam, thans is dit ongetwijfeld de meest algemene platvis. Ook is duidelijk dat een aantal in het zoete water paaiende vissen, die het estuarium tijdens de paaitrek

passeerden, zijn verdwenen: steur, houting, elft, zalm. Het is onbekend in hoeverre dit moet worden toegeschreven aan watervervuiling en/of rivier regulering.

7.1.2. Functies van het estuarium voor de visfauna

De vissen van het Eems-Dollard estuarium kunnen verdeeld worden in de volgende groepen, afhankelijk van de functie die het estuarium voor ze heeft (248):

- I) Soorten die een voorkeur hebben voor of afhankelijk zijn van het estuarium of de Waddenzee.
 - A) Soorten die hun gehele levenscyclus in het estuarium kunnen voltooien; zij komen dus in alle seizoenen voor: puitaal, zeedonderpad, brakwatergrondel, botervis, slakdolf en harnasmannetje.
 - B) Soorten die het grootste deel van het jaar in het estuarium leven:
 - a) doch het estuarium verlaten om in de Noordzee te paaien: bot, dikkopje en de vijfdradige meun.
 - b) Soorten die het estuarium verlaten om zich in het zoete water voort te planten: fint.
 - c) Soorten die het estuarium in de winter verlaten omdat het water te koud wordt: geep, kleine zeenaald, grote zeenaald.
 - d) Soorten die het estuarium in de zomer verlaten omdat het water te warm wordt: snotdolf.
 - C) Soorten waarvan volwassen dieren en eieren in de Noordzee voorkomen, maar waarvan de larven en jonge dieren in het estuarium leven (de kinderkamer): schol, tong, haring en sprot.
 - D) Soorten die het estuarium als volwassen dieren (en soms ook als jong dier) bezoeken maar die elders paaien:

a) Voortplanting in zee: harder, schar.

b) Voortplanting in zoet water: driedoornige stekelbaars, spiering.

II) Soorten die niet afhankelijk zijn van en geen voorkeur hebben voor het estuarium.

A) Zeesoorten die talrijk zijn in de Noordzee.

a) Soorten waarvan alleen de jongen in het estuarium voorkomen: grauwe poon, wijting, kabeljauw, steenbol, koolvis, tarbot, griet.

b) soorten waarvan zowel volwassen dieren als jongen soms in het estuarium voorkomen: dwergbol.

B) Oceanische soorten: toevallige bezoekers.

C) Anadrome soorten leven in zee en planten zich in zoet water voort: zij passeren het estuarium dus als jonge- en als geslachtsrijpe dieren: rivierprik, (vroeger ook steur, elft, zalm, houting).

D) Katadrome soorten, die voornamelijk in zoet water (of ook wel in brak water) leven en zich in de oceaan voortplanten: paling.

E) Rotskustsoorten: in het estuarium zijn dit toevallige bezoekers: vorskab.

Hieruit blijkt tevens dat de visfauna van het estuarium wisselt met de seizoenen; ook garnalen en krabben verlaten het estuarium in de winter en migreren naar diep water. Eén en ander zal in de volgende paragraaf (populatie dynamica) geïllustreerd worden aan enkele economisch belangrijke soorten die in het estuarium talrijk voorkomen: de platvissen schol, tong, bot en schar, de rondvissen haring, sprot, wijting, kabeljauw (in mindere mate ook) spiering, en aan de garnaal en de strand- en zwemkrab.

7.1.3. Populatiedynamica

Uit de vorige paragraaf blijkt dat de visfauna, die in het estuarium aanwezig is, steeds van soortensamenstelling verandert. Belangrijke sturende factoren zijn hierbij onder meer temperatuur en voortplantingsgedrag. Ook de aan- of afwezigheid van voedsel is van gewicht. De verschillende soorten hebben alle hun eigen emigratie- en immigratiepatroon en hebben dan ook een ander gedrag.

Schol paait onder andere in het midden van de Zuidelijke Bocht van de Noordzee; de eieren en later de pelagisch levende larven worden met de reststroom naar de zeegaten getransporteerd. Na metamorfose vestigen de jonge schollen ($\pm 1,5$ cm lang) zich in de Waddenzee. Deze vissen zijn in hun eerste levensjaar en worden de "0-groep" genoemd. De jonge schollen zoeken tijdens hoog water hun voedsel op de platen en brengen de laagwater periode in de geul, langs de rand van de platen, door. In de nazomer trekt de 0-groep schol naar zee; de grootste, die het snelst gegroeid zijn vertrekken het eerst. Zeer slecht gegroeide scholletjes worden ook in de wintermaanden nog wel in de Waddenzee en het Eems-Dollard estuarium aangetroffen. Het volgend voorjaar (maart) keert de nu 1-jarige schol weer naar Waddenzee en estuarium terug, groeit daar en trekt in de nazomer opnieuw naar zee. Dezelfde gebeurtenissen spelen zich nog eens af met de 2 jaar oude schol, die daarna het estuarium voorgoed verlaat. Eén en tweejarige schol komt op de platen in het Eems Dollard estuarium in veel kleinere aantallen voor dan op het Balgzand bij Den Helder. Ze blijven ook kleiner. Mogelijk speelt de beschikbaarheid van voedsel hierbij een rol.

De levenscyclus van bot en tong verloopt op dezelfde wijze als die van schol, met dit verschil dat volwassen bot wel in het Eems-Dollard estuarium leeft, en volwassen tong en schol niet. Jonge tong komt in het estuarium in veel geringere aantallen voor dan jonge schol. Jonge bot wordt in veel kleinere aantallen gevangen dan jonge schol; botlarven bereiken de wadplaten ook later in het

voorjaar dan schollarven. Er zijn aanwijzingen dat als gevolg van het latere tijdstip van aankomst in het estuarium botlarven aan een grotere predatie blootstaan dan schollarven. De predator is *Pleurobrachia pileus*, een ribkwal die in dezelfde tijd hoge dichtheden bereikt (238). Het is echter ook mogelijk dat 0-jarige botten aanvankelijk verblijven in zeer ondiepe gedeelten van de Dollard (waar niet gevist kan worden). Op de platen in het buitengebied van het estuarium worden nauwelijks botten gevangen; ze leven als volwassen dieren daar wel in de geulen.

Scharren van alle jaarklassen trekken in het najaar het estuarium binnen en vertrekken weer in de loop van de winter; ze komen voornamelijk in de geulen voor en fourageren nauwelijks op de platen (128).

Wijting en kabeljauw komen als jonge dieren het hele jaar in het estuarium voor, maar vooral in het najaar zijn ze talrijk. In de Dollard zijn ze steeds minder talrijk dan in de rest van het estuarium.

Twee (en waarschijnlijk drie) van de in de Noordzee voorkomende haring-rassen gebruiken de Waddenzee en dus ook het Eems-Dollard estuarium als kinderkamer. Overbevissing heeft het haringbestand in de Noordzee sterk doen dalen (164). Een daling van het aantal volwassen dieren heeft automatisch een daling van de larvenproductie tot gevolg. Het dieptepunt hiervan viel vrijwel samen met de inventarisatiejaren 1974 t/m 1978 (165). In figuur 7.1 is het seizoensverloop in de biomassa van de haring vermeld voor het beste van de vijf inventarisatiejaren. De figuur laat zien dat de haring alleen in de wintermaanden in het estuarium aanwezig is. De cijfers blijven echter een onderschatting van het belang van het estuarium als kinderkamer voor de jonge haring omdat de jaren van inventarisatie alle zulke slechte haringjaren waren.

Sprot is, evenals haring, een pelagische schoolvis maar komt, in tegenstelling tot de vorige soort wel het hele jaar in het estuarium voor, vooral in de Dollard en het middengebied.

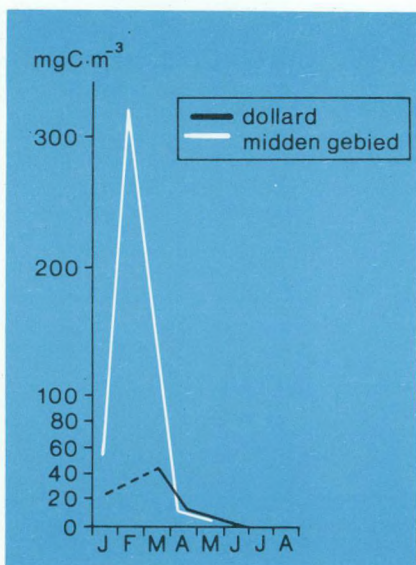


Fig. 7.1.

Seizoensfluctuaties in de haring-biomassa ($\text{mgC} \cdot \text{m}^{-3}$) in 1975.

Spiering wordt in grote aantallen gevangen. De jongste spiering leeft pelagisch, vooral in de Eems en in de Dollard. Naarmate de spieringen ouder worden gaan de dieren meer naar de bodem, leven ze in water met een hoger zoutgehalte en neemt hun aantal af (129).

Uit de inventarisatiegegevens van de garnaal blijkt, dat de jonge garnalen zich op de platen vestigen en daar ook tijdens de laagwaterperiode blijven. Ze vertonen dus geen getijdenmigratie zoals bijvoorbeeld de schol. Als de dieren een lengte van 2 tot 2,5 cm bereikt hebben trekken ze naar dieper water. Volwassen garnalen verblijven in de geulen (127).

De strandkrab is vooral een estuarien dier en is aan te treffen bij zoutgehaltes van 4 tot 33. Voor de ontwikkeling van de eieren die de vrouwtjes onder het achterlichaam meedragen is een zoutgehalte van 25 of meer nodig. Figuur 7.2 laat zien dat er meer mannetjes- dan vrouwtjeskrabben in het brakke middengebied aanwezig zijn. De vrouwtjes bevinden zich meer naar buiten. Jonge strandkrabben zijn, net als de garnaal, aan de bij laagwater

droogvallende platen gebonden. Ook zij vertonen geen getijdenmigratie. Volwassen krabben worden maar in kleine aantallen op de platen aangetroffen.

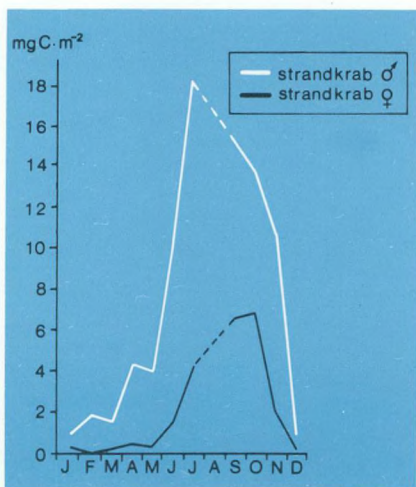


Fig. 7.2.

Seizoensfluctuaties van de biomassa (mgC.m^{-2}) strandkrab vrouwtjes (♀) en strandkrab mannetjes (♂) in de geulen van het middengebied. De cijfers zijn de gemiddelden van 5 jaar.

De zwemkrab is veel minder aan de bodem gebonden dan de strandkrab. Het dier wordt regelmatig zwemmend in het water aangetroffen. Hij wordt daarom ook wel halfpelagisch genoemd (240).

Zwemkrabben verlaten voor de winter het estuarium en keren in het voorjaar weer terug. Bij de migratie maken ze gebruik van de getijdestromen (239).

De zoutgehaltegrens ligt voor deze dieren bij 20 tot 25, reden waarom ze vooral in het buitengebied, veel minder in het middengebied en nauwelijks in de Dollard worden waargenomen. Verspreiding en populatiedichtheid van de zwemkrab in de verschillende seizoenen worden weergegeven in figuur 7.3 (130).

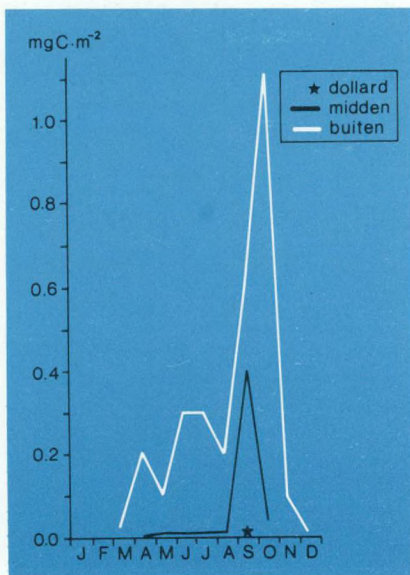


Fig. 7.3.

Seizoensfluctuaties in de biomassa van zwemkrabben (in mgC.m^{-2}) op de bodem van de geulen. (De cijfers zijn gemiddelden van 5 jaar).

7.1.4. Nauwkeurigheid van de inventarisatie

De nauwkeurigheid van de inventarisatie wordt door een aantal factoren negatief beïnvloed. Enkele factoren zijn:

- Onbekende net-efficiëntie. De bepaling van de net-efficiëntie is moeilijk en vormt een onderzoek apart omdat de efficiëntie niet alleen per vissoort verschilt, maar binnen elke vissoort ook afhankelijk is van de lengte van de vis. Een onbekende net-efficiëntie, waarvoor niet gecorrigeerd wordt, geeft altijd een onderschatting van de populatiegrootte.
- De dieren zitten op plaatsen waar moeilijk of helemaal niet te vissen is. Bekend hierom zijn bijvoorbeeld tong en puitaal met hun voorkeur voor mosselbanken.
- De dieren zijn niet regelmatig over het gebied verdeeld (patchiness). Pelagische vissen vormen scholen en zijn daarom moeilijk te bemonsteren. Als voorbeeld van patchiness bij bodembewoners kan de garnaal dienen. Zes 2-meterkor trekken, gelegen op één raai op de Paap en alle direct na elkaar gedaan

gaven de volgende aantallen, omgerekend per 1000 m²: 1310, 319, 829, 70602, 31983 en 1300.

- d) De dichtheden kunnen van jaar op jaar sterk variëren. Hiervoor is meer dan één reden te noemen, bijvoorbeeld een gunstig- of slecht resultaat bij de voortplanting (sterke of zwakke jaarklasse), watertemperatuur (waardoor de voortplantingsperiode vroeger of later valt en beter of minder goed slaagt en/of de migratie vervroegd of vertraagd wordt). Tabel 7.1 geeft hier een voorbeeld van (in januari 1977 kon niet met de 3-meterkor gevist worden).

Jaar	Aantal per 1000 m ²
januari 1974	0,59
" " 1975	18,53
" " 1976	0,86
" " 1978	2,24

Tabel 7.1.

Aantallen schaar groter dan 11 cm, gevangen met de 3-meterkor in het middengebied.

7.1.5. Biomassa

Door de geringe nauwkeurigheid van de inventarisatie (zie 7.1.4) kan aan de hierna vermelde biomassagegevens geen absolute waarde toegekend worden. De cijfers zijn eerder een minimum dan een maximum en geven globaal weer wat zich in het estuarium afspeelt.

In tabel 7.2 is voor platen en geulbodem de totaal aanwezige biomassa gegeven in mgC.m⁻², voor de pelagische vissen in de

geulen (jonge spiering, drie-doornige stekelbaars, haring, sprot en kleine zeenaald) is de biomassa vermeld als $\text{mgC} \cdot \text{m}^{-3}$. Op de platen werd rond hoogwaterkentering gevist, in de geulen bij half-tij. De biomassa op de platen laat door het seizoen geen regelmatige stijging zien. Gedurende de winter (december-januari) is deze biomassa duidelijk laag. Meestal zullen veel van de dieren die op de platen worden gevangen deze in het voorjaar betrekken en in het najaar weer verlaten. Duidelijk gescheiden perioden van aankomst en vertrek zijn er niet altijd. In het algemeen komen eerst de garnalen die aan het eind van het voorgaande jaar de lengte waarbij naar de geulen gemigreerd wordt nog niet bereikt

mnd.	platen $\text{mgC} \cdot \text{m}^{-2}$	geulbodem $\text{mgC} \cdot \text{m}^{-2}$	pelagisch $\text{mgC} \cdot \text{m}^{-3}$
1	4,7	192,2	78,1
2	20,6	156,0	45,2
3	10,5	255,1	54,9
4	29,8	196,5	9,3
5	47,5	181,0	13,0
6	82,1	242,4	7,1
7	62,2	228,2	4,1
8	32,2	160,4	2,3
9	121,8	335,1	6,2
10	48,2	435,2	5,1
11	14,5	153,7	52,6
12	3,9	332,0	15,6

Tabel 7.2. De totale biomassa van vissen, krabben en garnalen op de platen ($\text{mgC} \cdot \text{m}^{-2}$), de geulbodem ($\text{mgC} \cdot \text{m}^{-2}$) en pelagisch in de geulen ($\text{mgC} \cdot \text{m}^{-3}$). De waarden zijn gemiddelden van vijf jaar en hebben betrekking op het hele estuarium.

hadden, weer terug. Zij hadden zich gedurende de wintermaanden in de geulen teruggetrokken. Ze worden gevolgd door de 0-, I- en II-groep schol en tong en nog weer later door die van bot. In mei/juni zijn de strandkrabben groot genoeg om in het net te worden gevangen. In diezelfde periode komt de nieuwe generatie garnalen, die enige weken daarvoor op de platen is gearriveerd, in de vangst en begint de migratie van de garnalen van het voorgaande jaar naar de geulen. In juli/augustus beginnen de snelst gegroeide platvissen de platen te verlaten, samen met de nieuwe generatie garnalen en met de strandkrabben. In deze periode arriveren echter ook nog nieuwe garnalen en strandkrabben. Aan het eind van het jaar is de watertemperatuur echter zo laag geworden dat ook de laatste bewoners van de platen dieper en warmer water opzoeken. Door dit voortdurende komen en gaan, treedt in de zomermaanden geen duidelijke piek in de biomassa op. Wel duidelijk is de regulerende rol van de watertemperatuur, die een verblijf op de platen in de winter beperkt (127; 128; 129; 130).

Op de bodem van de geulen schommelt de biomassa de eerste acht maanden van het jaar rond de 200 mgC.m^{-2} , daarna treedt een stijging op, veroorzaakt door de migratie vanaf de platen als reactie op de dalende watertemperatuur. Wordt de winter koud en daalt de temperatuur in de geulen daardoor te ver dan zullen ook de biomassa's nog weer gaan dalen door migratie vanuit de geulen naar zee. In de inventarisatie periode zijn de winters echter niet streng genoeg geweest om een duidelijk inzicht in dit migratiepatroon te krijgen.

Door migratie van garnalen en daarna van platvis enz. van de platen naar de geulen zou vanaf mei/juni een stijging van de biomassa in de geulen verwacht mogen worden. Deze blijft uit omdat niet alle vissen een zelfde gedrag vertonen. Sommige soorten zijn 's zomers om welke reden dan ook vrijwel afwezig, andere 's winters, terwijl weer andere 's zomers in groter aantallen gevangen worden dan 's winters. De grenzen zijn niet nauw te

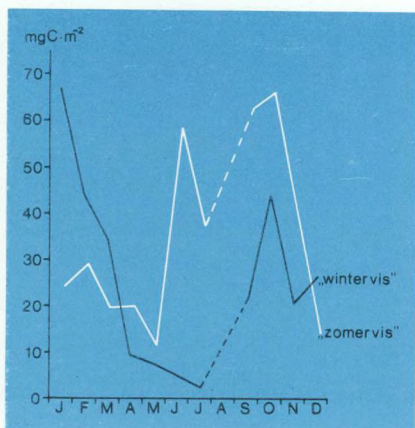


Fig. 7.4.

Seizoensfluctuaties in de biomassa van "zomer-" en "winter"-vissoorten (mgC.m^{-2}) in de geulen van het middengebied. De cijfers zijn de gemiddelden van 5 jaar.

trekken en winters die niet koud genoeg zijn om een volledige migratie tot gevolg te hebben doen die grenzen nog meer vervagen (127; 128; 129; 130).

In figuur 7.4 is het biomassa verloop van "zomervis" (schol, tong, bot, puitaal, kleine zeenaald, harnasmannetje, paling, strandkrab en zwemkrab) en "winter-vis" (schar, volwassen spiering, grondel, wijting en kabeljauw) voor het middengebied weergegeven. De figuur laat een duidelijke scheiding tussen beide groepen zien.

In de maanden mei, juni en juli treffen we 75-80% van het totale aantal garnalen aan op de platen (127). De biomassa op de platen blijft echter in die maanden ver achter bij die in de geulen (zie figuur 7.5). Dit komt doordat de platen door kleine garnalen bewoond worden, de geulen door grote garnalen. De platen blijven gedurende het gehele jaar in biomassa ver achter bij de geulen, maar zijn veel dichter bevolkt.

Garnalen hebben een belangrijk aandeel in de totale biomassa op de platen en in de geulen. Op de platen bestaat de biomassa voor gemiddeld 50% uit garnalen (de maanden januari en december uitgezonderd), in de geulen voor gemiddeld 75%. De drie deelgebieden verschillen niet opvallend van elkaar.

Het biomassaverloop van de pelagische vissen in de geulen

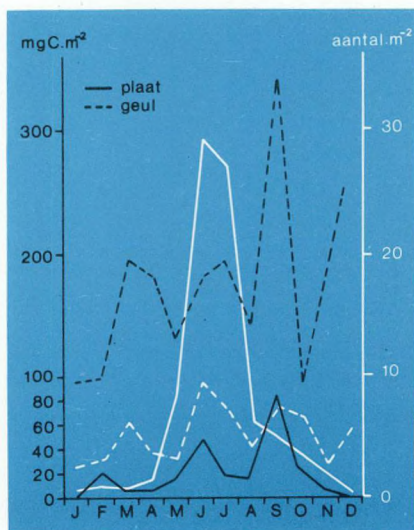


Fig. 7.5.

Seizoensfluctuaties in biomassa ($\text{mgC} \cdot \text{m}^{-2}$) en aantallen (per m^2) van de garnalen op de platen en in de geulen. (Gemiddelden voor het hele gebied en over 5 jaren).

(tabel 7.2) wordt vooral bepaald door de haring. Deze is in de wintermaanden aanwezig, maar verlaat in het voorjaar het estuarium om er pas in de herfst weer terug te keren. Waarschijnlijk gebeurt dit om de hogere zomertemperaturen te ontlopen. Voedsel is er ook in de zomermaanden voldoende. De biomassa van de sprot fluctueert maar weinig over het jaar, evenals die van de spiering. De spieringen die in de loop van het jaar uit het pelagiaal verdwijnen worden opgevolgd door (grotere aantallen van) de nieuwe generatie spieringen die, op de Eems geboren, nu het estuarium binnenkomen. De kleine zeenaald, hoewel in grote aantallen aanwezig, heeft door zijn geringe gewicht nauwelijks invloed op de totale biomassa van het pelagiaal. Ook zwemkrabben dragen maar weinig aan de biomassa bij (129).

De inventarisatie heeft onder meer aangetoond hoe groot het belang is van de bij eb droogvallende platen als kinderkamer van verschillende diersoorten. Jonge schollen, botten en voor een deel ook de jonge tongen vinden aanvankelijk alleen daar het juiste voedsel, evenals de jonge garnalen en jonge strandkrabben. De

beide laatste blijven zelfs bij laag water op de platen.

Niet alleen de platen vervullen een kinderkamerfunctie. Ook de geulen hebben eenzelfde taak, hier speciaal voor spiering, wijting, kabeljauw, haring en sprout, terwijl ook een deel van de I- en II-groep platvis er opgroeit. Is het economisch belang van de platvissen en de garnaal algemeen bekend, het grote belang van zowel kleine als grote garnalen als voedsel voor vissen misschien niet, evenmin als het belang van strandkrabben als voedsel voor waardevolle consumptievissen als kabeljauw en wijting.

7.1.6. Vergelijking met andere gebieden

Een vergelijking van de scholpopulatie in het Eems-Dollard estuarium met die van het Balgzand laat zien dat er wat betreft de populatiedichtheid van de 0-groep geen opvallend verschil tussen beide gebieden bestaat. Wel valt de vestiging van de 0-groep schollen in het Eems-Dollard estuarium ongeveer een maand later en zijn deze schollen magerder dan die van het Balgzand, want de conditiefactor is lager (128). De groei van de 0-groep schol op de platen van de Eems-Dollard blijft achter bij die op het Balgzand. Ook bij de I-groep is dit het geval (zie figuur 7.6). Opvallend is dat tot augustus de groei van beide jaarklassen nog ongeveer gelijk verloopt, maar daarna valt de groei in het Eems-Dollard estuarium terug terwijl die op het Balgzand nog zeker 2 maanden doorgaat. Dit komt omdat in het Eems-Dollard estuarium de grootste vissen de platen al snel verlaten. Mogelijk ontbreekt het bij de bereikte grootte behorende voedsel. De trage groeiers blijven achter en doen de gemiddelde lengte dalen. II-groep schollen komen in zo kleine aantallen op de platen in het estuarium voor, dat vergelijking met het Balgzand niet mogelijk is. Een vergelijking van de aantallen I- en II-groep schollen tussen het Balgzand en de platen van de Eems-Dollard valt in het voordeel van het Balgzand

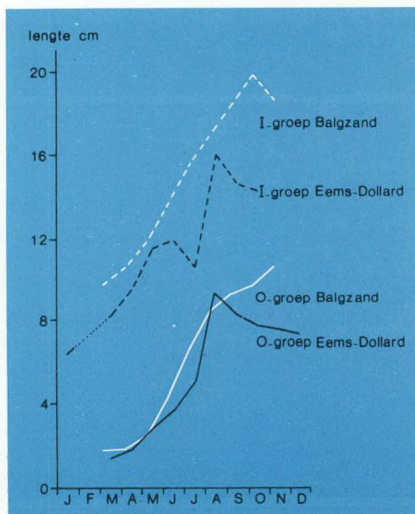


Fig. 7.6.

Seizoensfluctuaties in de gemiddelde lengte van O- en I-groep schollen van het Balgzand en van de platen van het Eems-Dollard estuarium. (Gemiddeld over het gehele estuarium en over 5 jaren).

uit. Een omgekeerd beeld geven de geulen. Hier zijn de aantallen in het estuarium hoger dan in de Westelijke Waddenzee (128).

De tongvangsten in de geulen van het Eems-Dollard estuarium en het overige deel van de Nederlandse Waddenzee vertonen weinig verschil in aantal (128).

Een aantalsvergelijking van de wijting- en kabeljauwvangsten geeft een goede overeenstemming te zien tussen Oostelijke Waddenzee en Eems-Dollard, de Westelijke Waddenzee blijft echter duidelijk bij deze gebieden achter (129).

Ook voor garnalen op de platen is een vergelijking mogelijk met het Balgzand. De populatiedichtheden stemmen goed overeen. Een vergelijking van de geulen van het estuarium met die in het overige deel van de Nederlandse Waddenzee laat eveneens een goede overeenkomst zien (127).

Het beeld, dat uit de inventarisatie van het Eems-Dollard estuarium naar voren komt sluit ook goed aan bij een onderzoek naar de bijvangst van de garnalenvisserij in de Duitse Waddenzee over de jaren 1954-1960 (201) en 1961-1967 (236). De afname van haring in de bijvangsten wordt al in 1971 genoemd (236). De aan-

tallen wisselen natuurlijk met de jaren maar tijdstippen van eerste, laatste en maximum vangst komen goed overeen.

Samenvattend kan gezegd worden dat het Eems-Dollard estuarium over het algemeen niet opvallend afwijkt van de rest van de Waddenzee.

7.1.7. Voedsel en voedselopname

De vissen in de Waddenzee zijn voor zover het hun voedselvoorkeur betreft in te delen in vier groepen (191). Deze groepen zijn:

- 1) zooplanktoneters (bijvoorbeeld haringachtigen)
- 2) viseters (bijvoorbeeld kabeljauwachtigen)
- 3) zoobenthoseters (bijvoorbeeld platvissen)
- 4) vissen die kleine deeltjes van de bodem eten.

De laatste groep omvat harders, vissen die wel in het estuarium voorkomen, maar tijdens de inventarisatie niet gevangen zijn. Deze vissen voeden zich met benthische microalgen en meiobenthische dieren. De vier groepen zijn echter niet scherp gescheiden. Ze overlappen elkaar sterk in voedselopname. De eetgewoonten worden door een aantal factoren beïnvloed. Enkele van deze factoren zijn:

- 1) De afmeting van de vis, dus de grootte van de bek, bepaalt vaak de grootte van de prooi. Jonge, nog groeiende vissen gaan op groter prooi over naarmate ze zelf groter worden (166; 194; 237). Dit zijn niet altijd grotere exemplaren van de prooi-soort, maar ook vaak andere prooidieren. Spiering bijvoorbeeld begint zijn leven als predator van copepoden en gaat bij het opgroeien via vlokreeften, slijkgarnalen, enzovoort over op garnalen en vissen waaronder ook de eigen soort (kannibalisme).
- 2) Het verschijnen van een nieuwe prooi-soort, al dan niet bij aanwezigheid van de hoofdprooi, doet de vis soms tijdelijk op de nieuwe overschakelen. Bekende voorbeelden zijn hier haring en

sprot die van copepoden overgaan op slijkgarnaal als deze in najaar en winter een pelagische periode doormaakt.

- 3) Het voedselaanbod. Viseters als de kabeljauwachtigen zullen in een gebied waar veel garnalen aanwezig zijn (zoals in het Eems-Dollard estuarium) de voorkeur geven aan garnalen in plaats van aan de schaarser aanwezige- en dus moeilijker te vangen vis.
- 4) Zooplanktoneters zijn indirect ook predatoren van epi- en macrobenthos omdat de larven van verschillende van deze organismen een planktonisch stadium (meroplankton) kennen.

Tabel 7.3 geeft een overzicht van de in de magen van een aantal vissoorten aangetroffen prooidieren. De schaar ontbreekt hierbij. De garnaal wordt wel als hoofdvoedsel van de schaar beschouwd (159). Kleine scharren zullen echter ook wormen, aasgarnalen en dergelijke eten.

Garnalen blijken een belangrijke voedselbron voor vele vissen te zijn. Bij vrijwel alle onderzochte vissoorten is dit dier in de maag aangetroffen. Tot 60% van de produktie van jonge garnalen wordt weggegeten door krabben en vissen (195). Ook slijkgarnaal, aasgarnalen, vlokreeften en wormen worden door veel vissen gegeten. Copepoden worden, behalve in de magen van pelagische vissen, ook in de magen van schol, bot, spiering, 3-doornige stekelbaars, grondel en slakdolf aangetroffen. Voor een deel zijn dit geen pelagische, maar bodembewonende copepoden.

Met behulp van literatuur- en eigen gegevens is een diëetlijst opgesteld voor de platvissen, de rondvissen, de krabben en de garnalen. Voor een nauwkeuriger lijst is echter meer onderzoek nodig dan tot dusver verricht kon worden. Bij de samenstelling van diëetlijsten is geen rekening gehouden met de grootte van de dieren.

Het diëet van de platvissen bestaat bij benadering voor 20% uit garnaal, voor 70% uit macrobenthos en voor 10% uit epibenthos (bodem-bewonende copepoden, aasgarnalen, vlokreeften). Benthische

Prooi dier Vissoort	Prooi															
	Platvis	Haring/Sprot	Grondel	Spiering	10d.Stekelbaars	Puitaal	Pitvis	Garnaal	Steurgarnaal	Slijkgarnaal	Vlokreeft	Aasgarnaal	Copepoden	Wormen	Zeeper	Nematoden
Schol																
Tong																
Bot																
Spiering																
Grondel																
3d.Stekelbaars																
10d.Stekelbaars																
Haring																
Sprot																
Puitaal																
Wijting																
Kabeljauw																
Harnasmannetje																
Paling																
Steenbalk																
Zeedonderpad																
Slakdulf																
Pos																
Dwergbalk																
Rode Poon																

Tabel 7.3. Prooидieren, aangetroffen in de magen van in het Eems-Dollard estuarium gevangen vissen.

rondvissen hebben een diëet dat voor 70% uit garnalen, voor 10% uit macrobenthos, voor 5% uit epibenthos, voor 5% uit vissen en voor 10% uit krabben bestaat. Van die 10% krabben is 3/4 deel strandkrabben en 1/4 deel zwemkrabben. Van de pelagische vissen wordt gedacht dat hun voedsel voor 80% uit zooplankton, voor 10% uit macrobenthos en voor 10% uit epibenthos bestaat.

Het voedsel van de garnaal zal voornamelijk door het meio-benthos geleverd worden (187). Prooigrootte en prooi-soort zijn afhankelijk van het aanbod en van de grootte van de garnaal. Grote

garnalen maken ook jacht op jonge schollen (154). De garnalen in de Eems-Dollard worden geacht een diëet te hebben dat voor 90% uit meiobenthos en voor 10% uit jonge platvis bestaat.

Strandkrabben eten voornamelijk levende garnalen, macrobenthos en vis, een deel kan als aas worden opgenomen (145). De voedselopname zal hier ook weer afhankelijk zijn van het aanbod. Voor de strandkrabben in de Eems-Dollard wordt een diëet aangenomen dat voor 50% uit garnalen, voor 40% uit macrobenthos en voor 10% uit vis bestaat. Van deze vis is $\frac{3}{4}$ deel platvis, $\frac{1}{4}$ deel rondvis (grondel).

Zwemkrabben zijn vooral benthisch, maar komen ook pelagisch voor. Het voedsel dat ze zwemmend verzamelen bestaat voor 100% uit vis. Het menu van de benthische dieren bestaat voor 10% uit vis, voor 40% uit macrobenthos en voor 50% uit garnalen. De helft van de gevangen vis is platvis.

Uit de biomassa van de predatoren en de hoeveelheid door deze dieren opgenomen voedsel is te berekenen hoeveel biomassa per jaar en per m^{-2} of m^{-3} wordt opgegeten. De gegevens over de voedselopname werden voor een deel verkregen uit de literatuur (145; 187). Gegevens over de voedselopname door platvissen komen van M. Fonds (pers. meded.). Voor de voedselopname door de rondvissen werd de formule voor de platvissen gebruikt omdat betere gegevens nog niet beschikbaar zijn. Uit de berekeningen wordt geschat dat van platen en geulbodem samen rond $3,8 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$ aan voedsel wordt opgenomen, en uit het pelagiaal $0,44 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{j}^{-1}$.

In figuur 7.7 zijn de prooigroepen weergegeven als percentage van de totale hoeveelheid opgenomen voedsel. De als voedsel opgenomen hoeveelheden zijn voor macrobenthos en zooplankton, gezien de beschikbare hoeveelheden, hoog te noemen (zie hoofdstuk 6). De voedselopname per dier en de percentages, vermeld in de diëetlijsten van de vissen, krabben en garnalen zijn echter schattingen naar voornamelijk uit de literatuur afkomstige gegevens. Ze gelden daarom veelal niet specifiek voor het Eems-

Dollard estuarium en zijn mogelijk te hoog.

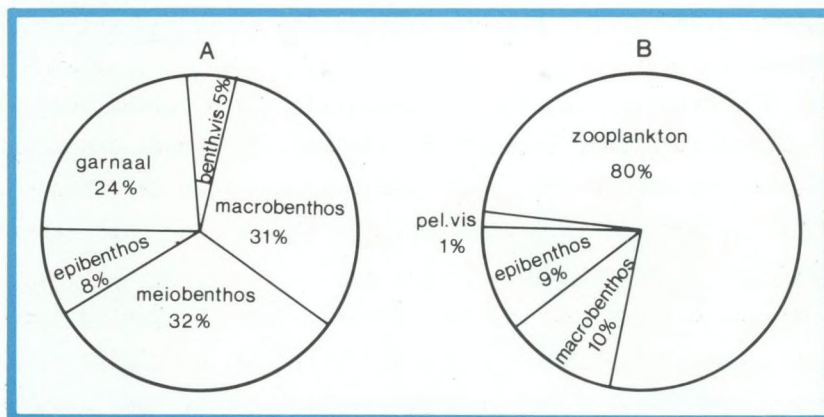


Fig. 7.7. De geschatte samenstelling (qua biomassa van groepen prooidieren) van het voedsel, opgenomen door:

- A) bodempredatoren (platvis, benthische rondvis, strandkrab, garnaal).
 B) pelagische predatoren (pelagische rondvis, zwemkrab).

7.2. Vogels

De Nederlands-Duits-Deense Waddenzee is van vitaal belang voor ongeveer 50 vogelsoorten (ganzen, eenden, steltlopers, sterns en meeuwen), broedvogels in een gebied dat zich uitstrekt van Canada in het westen tot Siberië in het oosten.

Voor de verschillende soorten vogels heeft de Waddenzee ook verschillende functies. Sommige soorten broeden er, andere brengen hier de ruiperiode door, weer andere komen alleen maar om te overwinteren en er zijn vogels die de Waddenzee gebruiken om een energiereserve op te bouwen, nodig voor de broedperiode en de trek.

Tellingen gaven in het Deens-Duits-Nederlandse Waddengebied aantallen van meer dan 3 miljoen vogels in de nazomer. Het werkelijke aantal ligt waarschijnlijk een factor 2 tot 3 hoger

omdat vooral in herfst en voorjaar een voortdurende doorstroming van vogels plaatsvindt. In de winter zijn de aantallen lager. De Waddenzee is dan echter nog het belangrijkste overwinteringsgebied in Europa (229).

Als broedgebied zijn de Dollardkwelders van belang voor wilde eend, kluut, tureluur, kapmeeuw en visdief. Bergeend, scholekster, zilvermeeuw en dwergstern hebben een voorkeur voor de eilanden. De aantallen broedvogels zijn aanzienlijk minder dan de aantallen wintergasten en doortrekkers (228).

De maximale aantallen in het Eems-Dollard estuarium aan te treffen vogels zijn gegeven in tabel 7.4. Een duidelijke voorkeur voor de Dollard hebben een aantal eendensoorten, de kluut, de bonte strandloper, de rosse gruto, de zwarte ruiter en de tureluur. Scholekster en kanoetstrandloper vinden we vooral in het buitengebied.

Vogels eten voornamelijk macrobenthos. De opname door vogels in de Dollard is geschat op $1,7 \text{ gC.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$ (228). In verband met de beschikbare hoeveelheid voedsel (zie 6.3.3) is er mogelijk sprake van voedselbeperking en ook van concurrentie om voedsel met vissen.

7.3. Zeehonden

In de periode 1974-1977 was in het Eems-Dollard estuarium de populatiedichtheid van zeehonden $0,46.\text{km}^{-2}$, overeenkomende met ± 190 individuen (220; 221). Vijftien procent hiervan waren juvenielen. Vergelijken met het aangrenzende Niedersachsen ($0,52.\text{km}^{-2}$ en 21%) is dit laag, vergeleken met het gemiddelde van Nederland ($0,21.\text{km}^{-2}$ en 13%) is dit beter. Het Eems-Dollard estuarium is binnen de Nederlandse Waddenzee voor de zeehond dan ook een gebied van meer dan gemiddelde betekenis.

Lig- of rustplaatsen (aangegeven in figuur 7.8) zijn voor de zeehond van groot belang. Niet alleen als rustplaats, maar ook als

	Dollard	Rottumeroog	Borkum	- Delfzijl	Knock-Rysum	Rysum-Campen	Campen-Pilsum	1% norm
Rotgans	-	3.000*	2.450*	3.100*	22	-	375	1.100
Brandgans	-	-	-	19.500*	-	-	-	470
Rietgans	1.000*	-	-	-	-	-	-	400
Grauwe gans	1.100*	-	-	-	-	-	-	300
Kolgans	1.000	-	-	-	-	-	-	1.350
Wilde eend	16.979*	125	970	15.610*	1.000	175	685	10.000
Wintertaling	25.325*	200	1.175	1.600*	1.300	33	300	1.500
Smient	26.690*	1.100	2.590	18.600*	740	26	244	4.000
Pijlstaart	8.010*	200	2.850*	5.510*	4.500*	8	390	500
Bergeend	6.215*	3.500*	5.900*	32.000*	1.600*	220	455	1.250
Slobeend	1.000	-	-	-	-	-	-	1.000
Eidereend	-	-	3.000	-	-	-	-	-
Scholekster	1.000	32.000*	75.000*	49.760*	4.000	960	4.265	5.600
Zilverplevier	4.762*	7.430*	500*	10.580*	1.050*	-	73	450
Bontbekplevier	1.000*	120	620*	1.450*	500*	46	43	450
Strandplevier	10	40	100	29	125	28	13	-
Steenloper	10	510	350	570	15	-	22	-
Wulp	6.466*	13.000*	4.000*	17.920*	3.500*	1.500	700	1.600
Rosse grutto	13.505*	2.060	1.845	11.720*	2.100	-	40	3.000
Tureluur	10.000*	110	950	6.960*	4.000*	81	340	2.500
Zwarte ruiter	2.200	10	60	270	22	6	5	-
Groenpootruiter	1.000	230	995	1.330	300	-	8	-
Kanoetstrandloper	1.000	7.000	79.900*	1.690	40	-	-	7.500
Bonte strandloper	115.250*	24.000*	96.200*	59.000*	15.000	4.000	18.000*	15.000
Krombekstrandloper	1.000	50	155	80	5	-	-	-
Drieteenstrandloper	-	200	255	100	-	-	112	300
Kluut	31.000*	110	1.060*	3.900*	6.000*	18	69	250
Zilvermeeuw	4.000	11.000	3.000	12.100	?	?	?	-
Stormmeeuw	1.000	19.000	?	9.200	400	?	250	-
Kapmeeuw	10.000	5.800	?	21.000	?	?	?	-

Tabel 7.4. Maximale aantallen wadvogels in 7 deelgebieden in en bij het Eems-Dollard estuarium. Overschrijdt een soort het in de laatste kolom genoemde aantal (1% norm, normen International Waterfowl Research Bureau) dan wordt het gebied van internationaal belang geacht(169). De soorten die deze norm overschrijden zijn gemerkt met een *.

de plaats waar de jongen geboren en gezoogd worden. De rustplaatsen bieden tevens de mogelijkheid tot sociaal contact en ook het dagelijkse "zonnebad" is voor de oudere dieren noodzakelijk. Onder invloed van ultraviolet licht vormen de dieren vitamine D dat ze extra nodig hebben tijdens hun haarwisseling (220; 221). Verstoringen op deze rustplaatsen door menselijke activiteiten hebben dan ook een nadelige invloed op de zeehondenpopulatie, zeker als deze regelmatig optreden.



Fig. 7.8. De zeehondenrustplaatsen in het Eems-Dollard estuarium.

In het meest zuidelijke deel van de Dollard komt de zeehond niet voor. Niet door een laag zoutgehalte of hoge troebelheid, maar zeehonden verlangen een rustplaats met hard (zandig) substraat.

Voedsel is er voor de zeehonden meer dan voldoende aanwezig. Zowel de jonge dieren die na de zoogperiode overgaan op garnalen als de volwassen dieren die platvis eten komen ruimschoots aan hun trekken.

Het aantal zeehonden in de Nederlandse Waddenzee is sinds 1964 met ruim 70% afgenomen. Die achteruitgang is voor het zeehonden-reservaat in het Eierlandse Gat 90%, voor het Eems-Dollard estua-

rium "slechts" 25%. Dit betrekkelijk gunstige cijfer, (mogelijk voor een deel te danken aan immigratie uit Nedersachsen), een populatiedichtheid die ruim tweemaal zo hoog is als de gemiddelde dichtheid in Nederland en een gunstiger geboorte percentage zijn even zoveel argumenten om het Eems-Dollard estuarium als zeehondenwoongebied te waarborgen (221; 222).

8. Organische stof en mineralisatie

8.1. Inleiding	145
8.2. Organische koolstof in het water	146
8.2.1. Opgeloste organische koolstof (DOC)	146
8.2.2. Particulaire organische koolstof (POC)	148
8.2.3. Voedselwaarde van het organische materiaal in het water	151
8.3. Mineralisatie in het water	153
8.4. Organische koolstof in het sediment van de droogvallende platen	156
8.4.1. Opgeloste organische koolstof	156
8.4.2. Particulaire organische koolstof	159
8.5. Mineralisatie in het sediment	160
8.5.1. Aerobe mineralisatie	161
8.5.2. Anaerobe mineralisatie	163

8.1. Inleiding

Organische stof in het estuarium omvat naast de biomassa van alle levende organismen ook de aanwezige dode organische stof (detritus). Detritus omvat alle dode organische stof, zowel opgelost als particulier, in het water en in de bodem. Autotrofe organismen verkrijgen hun celkoolstof via de fixatie van CO_2 en zij hebben om te groeien in principe geen organische koolstof nodig. Een ander startpunt in het voedselweb vormt detritus, dat deels afgebroken door bacteriën, ook in de vorm van bacteriebiomassa tot voedsel kan dienen voor andere heterotrofe organismen. Heterotrofe organismen zijn alle organismen die voor hun celkoolstof afhankelijk zijn van organische stof. Hiertoe behoren naast de meeste bacteriën ook alle herbivoren, bacterivoren, carnivoren en omnivoren.

Detritus wordt in het estuarium aangevoerd vanuit de Noordzee en de rivier de Eems. Daarnaast wordt, vooral vanuit de Westerwoldsche Aa en in mindere mate door enkele pijpleidingen nabij Delfzijl, een hoeveelheid detritus aangevoerd in de vorm van veenkoloniaal en huishoudelijk afvalwater. Ook ontstaat detritus in het estuarium door excretie en afsterven van plantaardige en dierlijke organismen. De concentraties detritus in het estuarium zijn hoog in vergelijking met bijvoorbeeld de Noordzee (95). De vraag is nu welke rol deze grote hoeveelheden, van elders aangevoerde, detritus in het voedselweb spelen naast de autochtone primaire produktie in het estuarium. Voor het detritus in het water is geprobeerd een verband te vinden tussen de chemische samenstelling en de afbreekbaarheid enerzijds en de verspreiding en groei van organismen die zich met detritus kunnen voeden anderzijds.

Het detritus is op verschillende manieren te karakteriseren. Allereerst is onderscheid gemaakt tussen de opgeloste fractie ($< 0,5 \mu\text{m}$) en de particuliere fractie ($> 0,5 \mu\text{m}$). Als consumenten

van de opgeloste fractie (DOC= Dissolved Organic Carbon) komen met name bacteriën in aanmerking (64). Consumptie van de particulaire fractie (POC= Particulate Organic Carbon) vindt plaats door bacteriën en protozoën, en door filtreerders en sediment-eters. Aangezien het niet mogelijk is om in een monster detritus te scheiden van organismen als bacteriën, algen en zooplankton, is de concentratie en de chemische samenstelling van het POC bepaald, inclusief deze organismen. Echter de bijdrage van de biomassa van deze organismen in totaal POC is meestal gering. Daarom zal men wanneer over de samenstelling van POC wordt gesproken, dienen te bedenken dat het POC voor het overgrote deel uit detritus bestaat. De rest bestaat voornamelijk uit algen.

8.2. Organische koolstof in het water

8.2.1. Opgeloste organische koolstof (DOC)

De DOC-concentratie in het water van het estuarium varieerde tussen 0,4 mg C.l⁻¹ in het buitengebied en 72 mg C.l⁻¹ bij de sluis in de Dollard (92; 111). De DOC concentratie in de rivier de Eems schommelde rond de 9 mg C.l⁻¹ (97). Er is gedurende het hele jaar een duidelijk rechtlijnig verband tussen DOC en saliniteit (figuur 8.1). Dit zogeheten conservatieve gedrag van DOC betekent dat de DOC-concentratie in het estuariumwater vrijwel uitsluitend bepaald wordt door de DOC-concentraties in het Noordzee water en het Eems-water, en de mate waarin het water uit deze bronnen is gemengd. Er gebeurt dus met het aanwezige DOC maar heel weinig in termen van produktie en afbraak. Naast deze refractaire (moeilijk afbreekbare) fractie is er een kleine afbreekbare fractie. Dit omvat naast de in het estuariumwater gevormde DOC (excretie door organismen) ook het grootste deel van de organische stof die via de Westerwoldsche Aa wordt geloosd. Het levert echter maar een

kleine bijdrage aan de totale DOC concentratie in het estuarium (97). De uit de bodem van het estuarium afkomstige DOC is grotendeels moeilijk afbreekbaar en de bijdrage hiervan aan de DOC concentratie in het water is vrij gering (zie 8.4.1).

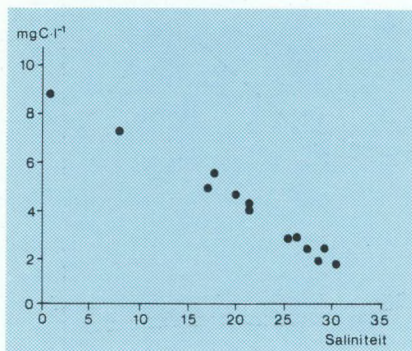


Fig. 8.1.

De concentratie opgeloste organische koolstof (DOC) in het water van het Ems-Dollard estuarium op 7.12.1978, uitgezet tegen de saliniteit.

Zowel van POC als DOC in het water is de chemische samenstelling nader onderzocht. Dit gebeurde om een beter inzicht te verkrijgen in de mogelijke voedselwaarde van POC en DOC. Onderscheiden werden koolhydraten, aminozuren, lipiden en fluorescerend materiaal (polyfenolische verbindingen). In figuur 8.2 is het verloop in de chemische samenstelling van DOC gedurende een jaar weergegeven (95). De bijdrage van koolhydraten in DOC blijft door het jaar heen vrij constant, ongeveer 10%. Het percentage aminozuren (na hydrolyse) stijgt echter gedurende de zomermaanden, hetgeen verband houdt met de pelagische primaire produktie (98). Een vergelijkbare relatie kon worden aangetoond voor de lipiden (93). Gedurende de zomermaanden blijft het percentage opgeloste fluorescerende koolstof (een maat voor moeilijk afbreekbare humus-achtige verbindingen) vrij constant (101), maar het wordt groter in de wintermaanden. Dit komt doordat dan de concentraties koolhydraten en aminozuren afnemen, terwijl de concentratie fluorescerend materiaal in het water, dat aangevoerd wordt door de rivieren, stijgt (94).

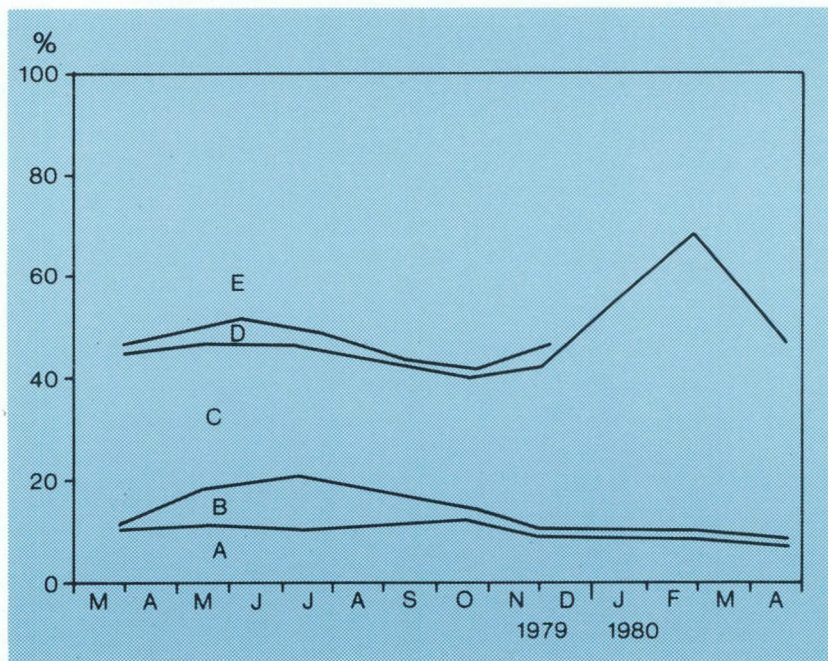


Fig. 8.2. Gemiddelde samenstelling van opgeloste organische koolstof (DOC) in het water van het Eems-Dollard estuarium gedurende 1979-1980. Percentages van: a) koolhydraten, b) aminozuren, c) fluorescerend materiaal, d) lipiden en e) niet geïdentificeerde verbindingen.

8.2.2. Particulaire organische koolstof (POC)

De hoogste concentraties van POC worden gevonden in de Dollard en de rivier de Eems. Dit verschijnsel kan verklaard worden door het al eerder genoemde accumulatie mechanisme voor POC en gesuspendeerd materiaal (zie 3.1.3). Als gevolg hiervan is de verhouding tussen POC en gesuspendeerd materiaal vrij constant (0,02-0,04), hoewel in de zomer (fytoplankton) en in de winter (lozingen Westerwoldsche Aa) de verhouding plaatselijk groter wordt (95).

In figuur 8.3 staan voor elk seizoen de gemiddelde POC-concentraties (weergegeven als de oppervlakte van de cirkel) in 3 deel-

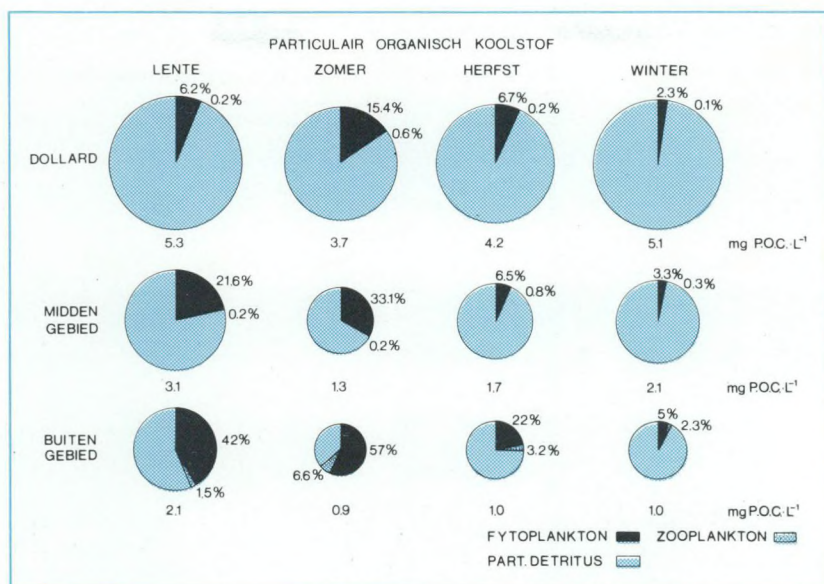


Fig. 8.3. Gemiddelde concentratie particuliere organische koolstof (POC in $\text{mg C} \cdot \text{l}^{-1}$ en evenredig met de oppervlakte van de cirkel), en het percentage fyto- en zooplankton koolstof in POC in het water van de Dollard, middengebied en buitengebied in de lente (maart t/m mei), zomer (juni en juli), herfst (augustus t/m oktober) en winter (november t/m februari).

gebieden van het estuarium. Het chlorofyl-a gehalte van POC werd genomen als maat voor de bijdrage van fytoplankton. De bijdrage van zooplankton werd geschat aan de hand van biomassa metingen zoals die eerder werden verricht (zie 6.4.3; 27). De gemiddelde concentratie "levende" particuliere organische koolstof (fytoplankton + zooplankton) is in de lente hoog, in het buitengebied. Gedurende de rest van het jaar is deze concentratie iets hoger in de Dollard (95). Echter gedurende alle seizoenen is er een gradiënt in het percentage "levende" koolstof in POC, met relatief lage waarden in de Dollard (2,3-15,4%) en hogere waarden (5-57%) in het buitengebied. In de wintermaanden is de bijdrage van orga-

nismen in het POC klein (92; 95).

POC werd onderverdeeld in een fractie koolhydraten en aminozuren (figuur 8.4). Gedurende de zomermaanden stijgt het percentage aandeel in POC van de koolhydraten en aminozuren, hetgeen veroorzaakt wordt door de fytoplanktonbloei (95; 98).

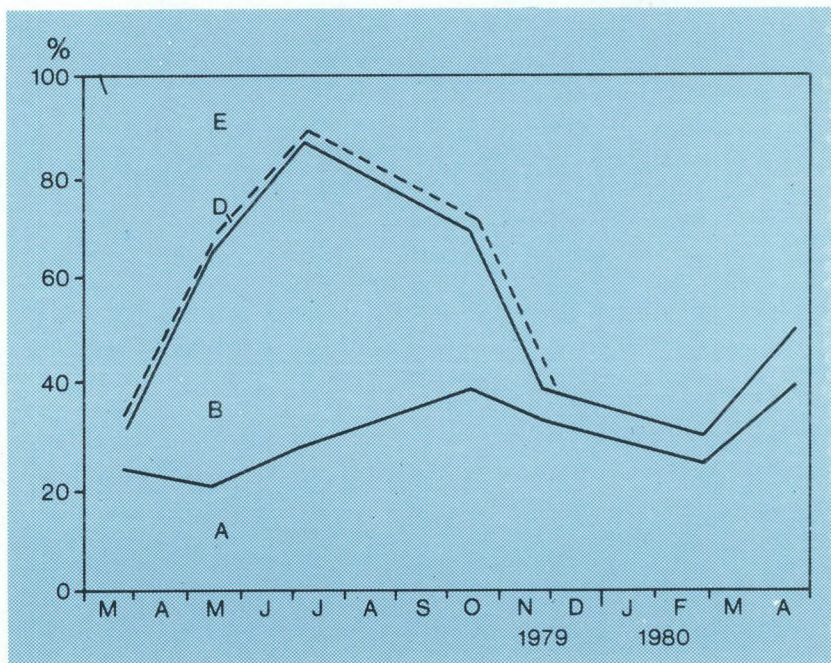


Fig. 8.4. Gemiddelde samenstelling van particuliere organische koolstof (POC) in water van het Eems-Dollard estuarium gedurende 1979-1980. Percentages van: a) koolhydraten, b) aminozuren, d) lipiden en e) niet geïdentificeerde verbindingen.

8.2.3. Voedselwaarde van het organische materiaal in het water

De chemische samenstelling van POC en DOC in het water is onderzocht in verband met de voedselwaarde. Oorspronkelijk werd gedacht dat de hoeveelheid koolhydraten, aminozuren en lipiden een goede maat zouden zijn voor de voedingswaarde van de organische stof. Uit afbraak experimenten blijkt echter dat slechts een klein gedeelte van POC en DOC in het water kan worden aangemerkt als potentiële voedselbron; de rest is slecht afbreekbaar (refractair). Daarom kan de potentiële voedselwaarde van POC en DOC beter gedefinieerd worden als het labiele deel, dat in 30 dagen afbreekbaar is (63). De labiele fractie van DOC was gemiddeld 10% (figuur 8.5). Voor de labiele fractie van POC werden daarentegen verschillen gevonden (figuur 8.5). In de zomer was de labiele fractie van POC 0-10% in de Dollard en 78-94% in het buitengebied. Dit verschil komt doordat in het buitengebied 's zomers relatief meer fytoplankton dan detritus aanwezig is. De lozingen van veenkoloniaal afvalwater in de Dollard veroorzaakten daar 's winters een stijging in de labiele fractie van POC. Uit afbraakexperimenten werd ook geconcludeerd dat het POC afkomstig uit de rivier de Eems, biologisch vrijwel inert is.

Voor het water geldt dus samenvattend dat de voedingswaarde van het aanwezige DOC gering is. De labiele fractie van POC is in het buitengebied groot, en in de Dollard, bij toenemende POC concentraties, klein.

Uit experimenteel onderzoek bleek dat bij overbrenging van filtereers (kokkel, mosselen en strandgaper) naar een andere plaats binnen het estuarium, de dieren slechter groeiden naarmate ze verder naar binnen waren gebracht (161). Ook groeiden de kokkels in de Westelijke Waddenzee beter dan op het wad in het middengebied van het estuarium (135). Dit wordt waarschijnlijk niet veroorzaakt doordat de gemiddelde zwevende stof concentratie

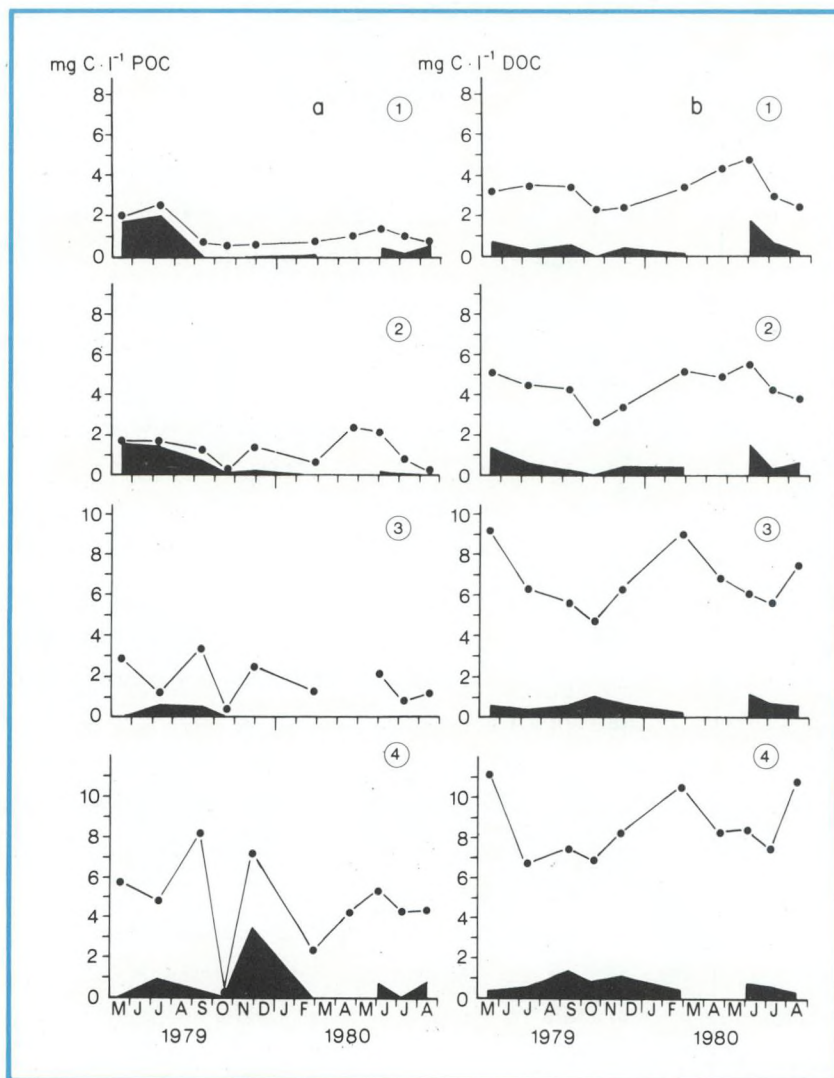


Fig. 8.5. A) Seizoensvariatie in totaal (●-●) en labiel (zwarte gedeelte) particuliere organische koolstof (POC in $\text{mg C} \cdot \text{l}^{-1}$). B) Seizoensvariatie in totaal (●-●) en labiel (zwarte gedeelte) opgelost organische koolstof (DOC) in het buitengebied (1 en 2), middengebied (3) en de Dollard (4) gedurende 1979 en 1980.

hier zo hoog is, maar eerder doordat het percentage als voedsel bruikbare organische stof in de zwevende stof zo ongunstig is (105; 161). Zo blijkt in het voornaamste groei-seizoen van de filtreerders (mei-juli) een verband te bestaan tussen hun groei en de samenstelling van de zwevende stof, wanneer als voedselwaarde het percentage particuliere organische stof (POC) in zwevende stof als maat genomen wordt. Maar dit verband is nog duidelijker met de fractie gemakkelijk afbreekbare (labiele) POC van zwevende stof (63). Immers de fractie gemakkelijk afbreekbare POC neemt naar binnen toe nog sterker af dan het percentage POC van zwevende stof (figuur 8.6). In figuur 8.3 is te zien dat met name de procentuele bijdrage van het fytoplankton in POC in het buitengebied veel groter is dan in de Dollard, in het bijzonder in het voorjaar en zomer. Dit duidt aan dat ook de fytoplanktonfractie in zwevende stof een maat zou kunnen zijn voor de voedselwaarde van een bepaald type water voor filtreerders. Experimenten om de voedselwaarde nader te onderzoeken, bijvoorbeeld door ook deze gemakkelijk afbreekbare fractie te bepalen in gebieden waar kokkels wel goed groeien, zijn echter nog niet gedaan.

8.3. Mineralisatie in het water

In het water van het estuarium wordt door aërobe bacteriën naast afbreekbare POC vooral ook labiele DOC gemineraliseerd. De mineralisatie-activiteit in het water, gemeten als zuurstofconsumptiesnelheid bij de op dat moment heersende temperatuur, neemt meestal toe vanaf het zeegat naar de Dollard (figuur 8.7a en b). Alleen in de zomer, tijdens en na de fytoplankton opbloei in het buitengebied, is de mineralisatie-activiteit daar groter dan op verder naar binnen gelegen stations (zie figuur 8.7c). Dit wordt deels veroorzaakt door de respiratie van de algen zelf (circa 10% van de primaire produktie per dag), deels door het

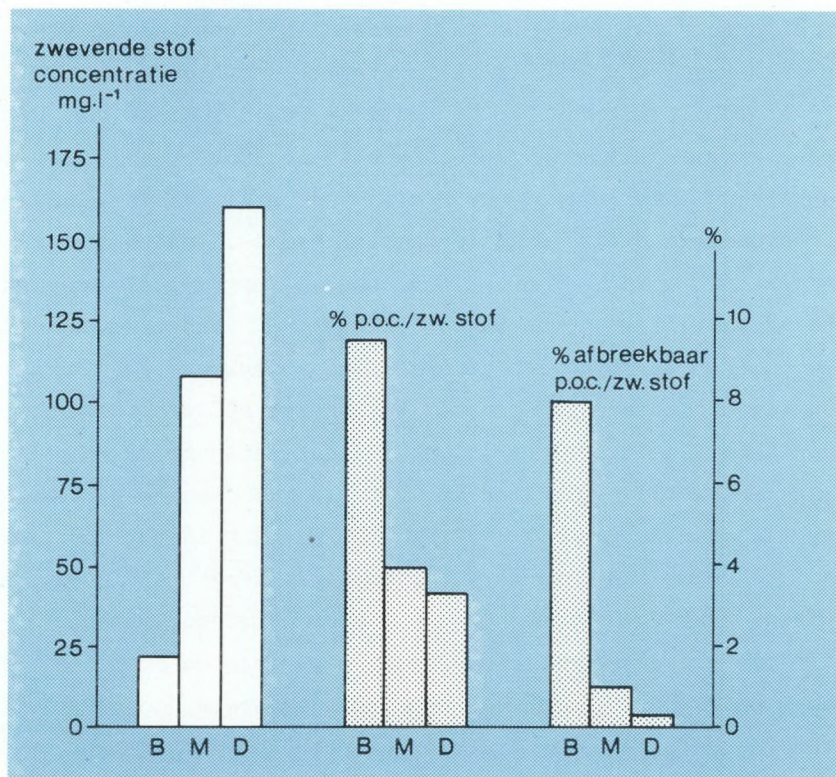


Fig. 8.6. De concentratie (mg.l^{-1}) en de voedselwaarde van particulier zwevend materiaal in het water voor buitengebied, middengebied en Dollard (B-M-D). De voedselwaarde kan uitgedrukt worden als het particuliere organische koolstof (POC) percentage in zwevende stof of als het percentage afbreekbaar POC in zwevende stof. Alle weergegeven waarden zijn gemiddelden voor de periode mei tot en met juli (1979): het voornaamste groeiseizoen van filtreerders (macro-benthos en zooplankton).

zooplankton. Door de excretie door fytoplankton en doordat het zooplankton meer fytoplanktoncellen beschadigt, dan het in werkelijkheid als voedsel opneemt (en dus voedsel morst) komt ook een aanzienlijk deel van het fytoplankton koolstof terecht in het detritus. Dit wordt dan voornamelijk gemineraliseerd door

bacteriën en microzooplankton. De excretie van de algen zal naar schatting circa 20% van de primaire produktie op jaarbasis bedragen. Dus in de zomer is de mineralisatie activiteit in het buitengebied direct gekoppeld aan de primaire produktie in het water.

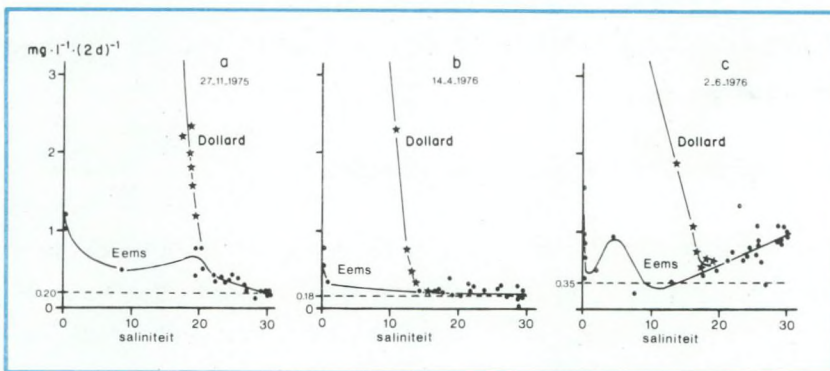


Fig. 8.7. De mineralisatie activiteit in het estuariumwater, gemeten als zuurstofconsumptiesnelheid ($\text{mg O}_2 \cdot \text{l}^{-1} \cdot (2\text{d})^{-1}$), uitgezet tegen de saliniteit. De drie figuren geven de situatie op verschillende tijden in het jaar.

De mineralisatie van het via de Eems aangevoerde DOC verloopt langzaam, hetgeen weerspiegeld wordt in het conservatief gedrag van DOC in het estuarium (zie boven). Ook de mineralisatie van POC verloopt langzaam voor zover het geen algenbiomassa betreft die in het gebied zelf gevormd is. Van de vanuit Noordzee en Eems aangevoerde POC (en DOC) is gedurende de reis naar het estuarium de gemakkelijk afbreekbare fractie mogelijk reeds verdwenen. Die POC kan dan ook, nadat het in het estuarium is gesedimenteerd op het wadoppervlak, deel gaan uitmaken van de grote voorraad detritus die zich in de bodem bevindt.

In het zuid-oostelijk deel van de Dollard is onder invloed van de afvalwaterlozingen vanuit de Westerwoldse Aa, steeds een hoge

mineralisatie-activiteit gemeten. Door onder andere het langzame transport van dat water door het estuarium wordt de afbreekbare fractie van dat afvalwater reeds in de Dollard gemineraliseerd, en is in de Mond van de Dollard nauwelijks of geen effect van deze lozing op de mineralisatie-snelheid meer vast te stellen (65).

8.4. Organische koolstof in het sediment van de droogvallende platen

8.4.1. Opgeloste organische koolstof

In tegenstelling tot in het water, waar 80-90% van de organische stof opgelost is, is in het sediment tussen 0,1 en 0,3% van de totale organische stof opgelost. Het overgrote deel is POC: meestal een klein gedeelte algen en andere organismen, en een groter gedeelte detritus.

De DOC concentratie in de bodem varieert van 1 mg C.l^{-1} in het interstitieel water in het buitengebied tot circa 45 mg C.l^{-1} in de zuid-oost Dollard (120). In figuur 8.8 worden als voorbeeld gradiënten van DOC in de bodem gegeven van twee stations in het estuarium: een zandig station in het buitengebied en het slikkige station op de Oost Friesche Plaat, nabij het lozingspunt van de Westerwoldsche Aa. Tevens is de DOC-concentratie gegeven van het water, dat bij laag water achterblijft boven de droogvallende wadplaten.

De DOC-concentratie in het interstitiële water van de bovenste 2 cm van het sediment is steeds ongeveer tweemaal zo hoog als de concentratie in het boven de platen staande water. Op zijn beurt is de DOC-concentratie in het boven de platen staande water steeds hoger dan in het water in de hoofdgeulen van het estuarium (bij vergelijkbare saliniteit) (120). In figuur 8.9 wordt dit geïllustreerd aan de hand van het verband tussen DOC en saliniteit

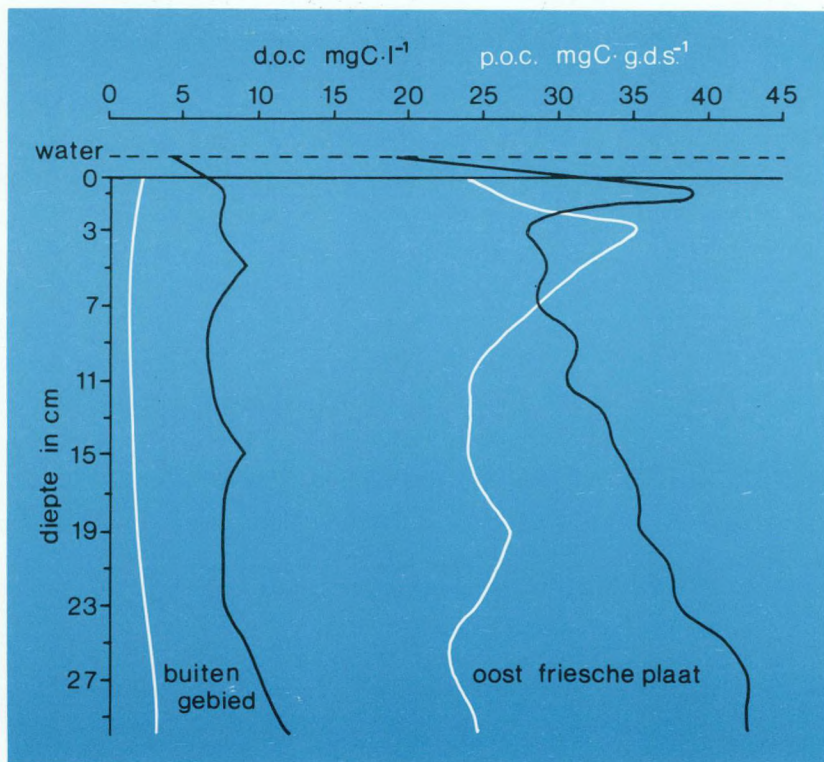


Fig. 8.8. Het verloop van de concentratie opgeloste organische koolstof (DOC in mgC.l^{-1} interstitieel water) en particulaire organische koolstof (POC in mgC per g droog sediment) in de diepte van het sediment in twee verschillende delen van het estuarium. De gegeven waarden zijn jaargemiddelden. Ook zijn de DOC-concentraties gegeven van het, bij laag water boven het sediment achterblijvende water.

voor het geulwater, het bij laagwater boven de platen achterblijvende water en het interstitiële water als gemiddelde over 0-30 cm diepte. De hoge DOC-concentraties in de bodem veroorzaken een export van DOC uit de bodem naar het water in de geulen. Deze export vindt deels plaats door moleculaire diffusie maar wordt vooral bepaald door bioturbatie en de inwerking van golfslag op het bodemoppervlak.

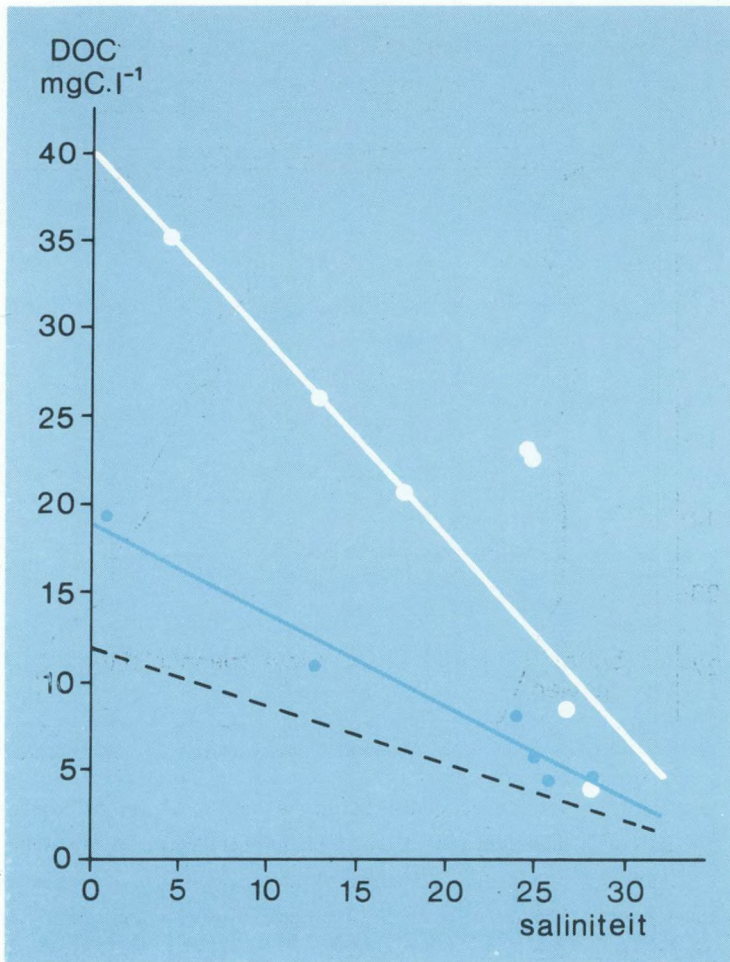


Fig. 8.9. De export van opgeloste organische koolstof vanuit het sediment naar het water van de hoofdgeul, geïllustreerd door het verschil in verband tussen de concentratie opgelost organische koolstof (DOC) en de saliniteit: a) voor het interstitiële water van het sediment (wit) (als jaargemiddelde over 30cm diepte), b) voor het boven het sediment achterblijvende water (blauw) (jaargemiddelde) en c) voor het water in de hoofdgeul (zwart); de DOC-jaargemiddelden in de hoofdgeul werden voor saliniteiten van 0 en 30 berekend uit tabel 1 (in 95) en vanwege het conservatieve gedrag van DOC (95) door een rechte lijn verbonden.

Bij het verlaten van het estuarium is de concentratie verhoging die toegeschreven kan worden aan afgifte van DOC door de bodem maximaal 1 tot 2 mg C.l⁻¹. Toch is de totale koolstof hoeveelheid, die als DOC uit de bodem afkomstig is en het estuarium verlaat, vrij groot en wordt geschat op ongeveer 6 tot 12.10⁶ kg C per jaar (120). Een dergelijke schatting van de vorming van DOC in de bodem komt overeen met 11 tot 22 gC.m⁻².j⁻¹. Voor de westelijke Waddenzee wordt de totale DOC-vorming in water en in bodem op 60 gC.m⁻².j⁻¹ geschat (215). Een vergelijking van deze cijfers toont, dat in de Waddenzee en in het Eems-Dollard estuarium de bodem een belangrijke bron van DOC kan vormen. Deze DOC ontstaat met name door een gedeeltelijke mineralisatie van POC. Het is aannemelijk dat de vorming van DOC uit POC in de bodem en de export van DOC uit de bodem naar het water 's zomers maximaal zijn; dit zal resulteren in een zomermaximum in de concentratie van de in het estuarium geproduceerde DOC. Dit is in het water van het Eems-Dollard estuarium ook gevonden (95: figuur 35).

8.4.2. Particulaire organische koolstof

Het POC-gehalte van de bodem vertoont, net als het DOC-gehalte, een gradiënt door het estuarium van 0,5 mg C per g droog sediment (= 0,8 mgC.cm⁻³ sediment) in het buitengebied tot 43 mg C per g droog sediment (= 48 mgC.cm⁻³ sediment) in de Dollard (120). Het POC in het sediment is net als het gesuspendeerde materiaal in het water grotendeels afkomstig uit de Noordzee en accumuleert landinwaarts en in de richting van wantijen en oevers (zie 3.1.3).

In figuur 8.8 zijn naast de DOC concentraties (in mgC.l⁻¹) ook de POC gehalten van het sediment gegeven in mg C per g droog sediment. De verticale POC gradiënten in de bodem verlopen op grotere diepten meestal vrij vlak. In het buitengebied is beneden 23 cm vaak een enigszins verhoogd POC-gehalte te vinden; dit wordt

veroorzaakt doordat grotere veenresten en detritusdelen op deze dieptes accumuleren onder invloed van de graafactiviteit van macrobenthos organismen als *Arenicola* (wadpier).

De bovenste sedimentlaag van circa 4 cm dikte vertoont vaak een hoger POC-gehalte dan het direct eronder liggende sediment. Voor een deel wordt dit veroorzaakt door de biomassa van organismen die in de top laag leven: vooral fytobenthos. Daarnaast treedt een verrijking in deze laag op door de faeces produktie van bijvoorbeeld filtrerende macrobenthos organismen.

8.5. Mineralisatie in het sediment

De mineralisatie activiteit in de bovenste paar cm van het sediment is, op volumebasis, 100-1000 keer zo hoog als in het water. Dit komt onder andere doordat de primaire produktie in het sediment plaatsvindt in een laagje van hooguit enkele mm dik (46). In het sediment eronder wordt geen zuurstof geproduceerd door de primaire producenten, maar alleen geconsumeerd. Door de ruimtelijke scheiding van produktie en consumptie processen ontstaan concentratiegradiënten in de vertikaal. Nivellering van concentratie-verschillen vindt onder andere plaats door moleculaire diffusie (die echter vrij langzaam verloopt) en de inwerking van golfslag en bioturbatie, die plaatselijk sterk kunnen verschillen. Daardoor blijven in de bodem steile gradiënten bestaan, vooral van zuurstof. Het sediment is daardoor vaak al op zeer geringe diepte zuurstofloos. In het zuurstofloze sediment zijn anaërobe bacteriën de belangrijkste mineraliseerders van organische stof. Er wordt een grote verscheidenheid van stofwisselingsstypen aangetroffen (hoofdstuk 3.2), waarvan met name de sulfaatreducerende bacteriën een belangrijke oecologische betekenis in het estuarium hebben. In 8.5.1 en 8.5.2 zullen aërobe en anaërobe mineralisatie in het sediment apart worden behandeld.

8.5.1. Aerobe mineralisatie

De aërobe mineralisatie-snelheid in het sediment van de wadplaten wordt gemeten door middel van de zuurstofconsumptie-snelheid van stukken wadbodem waar overheen een incubator is geplaatst (59). Daarbij wordt de totale zuurstofconsumptie van alle aërobe organismen (fytobenthos, bacteriën, micro-, meio- en macrobenthos) bepaald, en voor een deel ook de oxydatie van sulfide dat tijdens anaërobe mineralisatie is gevormd (58; zie ook 8.5.2). De bijdrage van de verschillende groepen aërobe organismen in de totale zuurstofconsumptie van het sediment is niet bekend.

De temperatuur tijdens de incubatie plus de concentratie aërobe heterotrofe bacteriën in de bovenste 2 cm van het sediment bleek de variantie in de gemeten zuurstofconsumptie-snelheid voor 70% te kunnen verklaren (59). De totale concentratie organische stof in het sediment blijkt bij deze variantieverklaring slechts van ondergeschikt belang. De concentratie labiele organische koolstof in het sediment is weliswaar in absolute zin veel hoger dan in het water, maar door de andere fysische en chemische omstandigheden in het sediment, bijvoorbeeld een grote mate van complexering, is de biologische beschikbaarheid hiervan relatief gering.

De aërobe mineralisatie-activiteit in het sediment en de benthische primaire produktie, gemeten op 6 stations verspreid over het estuarium zijn niet sterk gecorreleerd wanneer de afzonderlijke meetdagen door het jaar heen met elkaar worden vergeleken. Dit komt deels doordat er enige tijd (waarschijnlijk dagen tot weken) verstrijkt tussen het moment waarop de algenbiomassa gevormd wordt, en het moment waarop deze weer wordt gemineraliseerd. Daarentegen bestaat er een sterke correlatie tussen aërobe mineralisatie en primaire produktie op jaarbasis (figuur 8.10). Alleen in het buitengebied overheerst de primaire produktie de aërobe mineralisatie. Op de meeste andere stations is de aërobe mineralisatie hoger dan de primaire produktie. Dit

betekent dat een deel van de organische stof uiteindelijk van andere oorsprong afkomstig moet zijn. Deze organische stof kan afkomstig zijn uit de bronnen Noordzee, Eems en Westerwoldsche Aa, terwijl er ook aanwijzingen zijn dat een deel van de fytoplankton produktie (die vooral optreedt in het buitengebied) wordt gemineraliseerd in het sediment van het middengebied en de Dollard (zie 9.3.3).

Op het station Oost Friesche Plaat werden de hoogste zuurstofconsumptie-snelheden gemeten die voor droogvallende platen zijn gepubliceerd (59). Dit station ligt in de nabijheid van het lozingspunt van de Westerwoldsche Aa en zal in hoofdstuk 11 worden

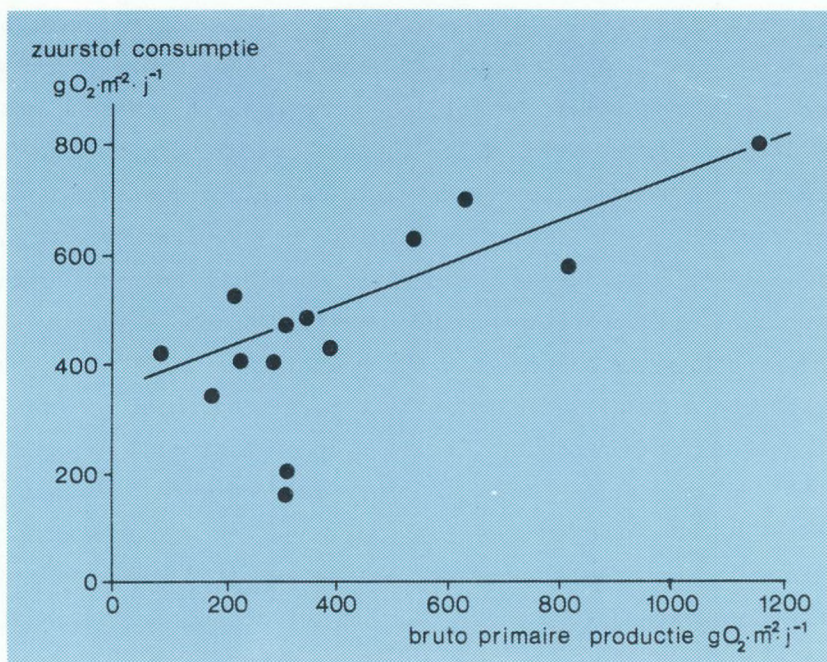


Fig. 8.10. Het verband tussen zuurstofconsumptie en bruto primaire produktie van het sediment op jaarbasis ($\text{g O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$). De regressielijn ($r=0,86$; $p<0,001$) is getrokken, zonder rekening te houden met de lagere waarden, afkomstig van een station in het buitengebied (zie 59).

besproken. Voor de andere stations ligt de zuurstofconsumptie-snelheid in het traject van waarden zoals die bekend zijn van andere estuariene sedimenten.

8.5.2. Anaerobe mineralisatie

De toplaag van het droogvallende sediment is door de blootstelling aan de lucht tijdens laagwater en door de zuurstofproductie door algen altijd aëroob. Daaronder raakt zuurstof snel op door zuurstof consumerende processen, zodat de diepere sedimentlagen steeds grotendeels anaëroob zijn.

In het estuarium zijn vergisting en sulfaatreductie de voornaamste anaërobe mineralisatie processen. Het grote verschil tussen de anaërobe mineralisatie in zoet en in zout milieu berust vooral op de hoge sulfaatconcentratie in zeewater. Deze is 2700 mg.l^{-1} bij een saliniteit van 35, terwijl dit gehalte in zoet water maximaal zo'n 100 mg.l^{-1} is. Zolang sulfaat nog niet volledig verbruikt is, is de mineralisatie door methaanvorming meestal ondergeschikt aan die door sulfaatreductie. Ook de mineralisatie via denitrificatie is in brakke en mariene oecosystemen in kwantitatief opzicht meestal ondergeschikt aan die via de sulfaatreductie. Zo werd in de Limfjord (Denemarken) gevonden, dat ongeveer 50% van de totale koolstof mineralisatie in de bodem via sulfaatreductie verloopt, tegen circa 3% door denitrificatie (189). In figuur 8.11 is schematisch weergegeven bij welke belangrijke processen in het sediment sulfaat en sulfide betrokken zijn.

Langs de lengte-as van het estuarium wordt een vrij constante concentratie sulfaatreducerende bacteriën (jaargemiddelde tot 10 cm diepte) gevonden. Alleen in de zuidelijke Dollard treedt een plotselinge sterke stijging op (121). In de verticale gradiënt van het sediment is het verspreidingspatroon variabel. Soms ligt het maximum aantal sulfaatreducerende bacteriën boven de door FeS

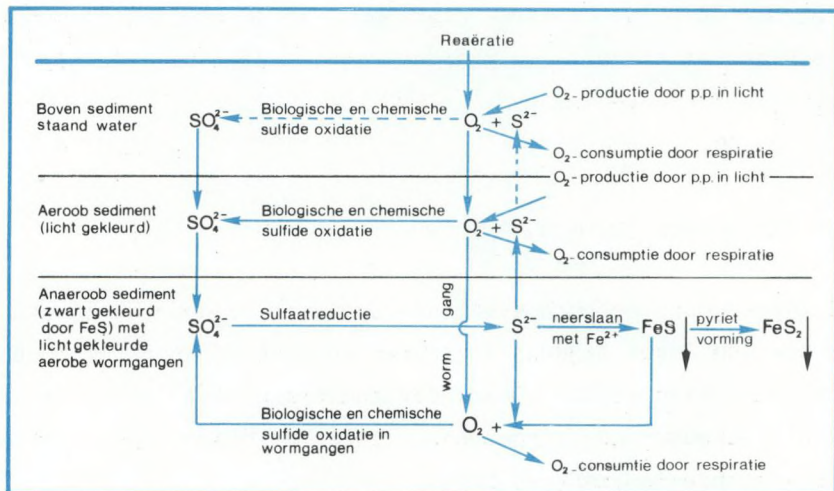


Fig. 8.11. Schematische weergave van de zwavelcyclus in de bodem aan de hand van de processen, waarbij sulfaat en sulfide betrokken zijn. Via het poriewater vindt sulfaat transport plaats naar het anaërobe sediment, waar sulfaat via bacteriële sulfaatreductie verbruikt wordt en wordt omgezet in vrije sulfide. Dit in poriewater opgeloste vrije sulfide kan naar boven diffunderen, geoxydeerd worden, of neerslaan tot ijzersulfide (FeS). Ijzersulfide kan geoxydeerd worden of pyriet vormen. Zuurstof komt in het sediment door reaëratie en door primaire produktie (p.p.). Het wordt via poriewater naar beneden vervoerd en daar verbruikt bij de respiratie door organismen en bij chemische oxydaties.

zwart gekleurde laag. In meer zandige sedimenten bevindt het maximum zich echter meestal dieper, hoewel ook dan vrij hoge aantallen sulfaatreducerende bacteriën gevonden worden in de aërobe toplaag van 2 tot 4 cm dikte. De sulfaatreducerende bacteriën kunnen in de aërobe laag in organisch C-rijke micro-milieus zoals faecal pellets en dergelijke voorkomen en deze micromilieus door hun produktie van sulfide enige tijd in anaërobe conditie houden. Vooral in de zuidelijke helft van de Dollard is een duidelijke seizoensvariatie aanwezig: hier worden hogere aantallen sulfaat-

reducerende bacteriën aangetroffen in de late herfst en in de winter (60).

De activiteit van de sulfaatreducerende bacteriën werd gemeten door na een incubatietijd van 2 uren te bepalen hoeveel van, in sedimentkernen geïnjecteerde radioactief sulfaat omgezet was in radioactief sulfide. Daarbij wordt de sulfaatreductie gemeten van alle soorten en typen sulfaatreducerende bacteriën.

In figuur 8.12 is als voorbeeld de sulfaatreductiesnelheid in $\text{nmol.cm}^{-3}.\text{dag}^{-1}$ uitgezet tegen de diepte voor een station in het buitengebied en voor een station op de Oost Friesche Plaat. Daarnaast zijn de gradiënten in de chloride- en sulfaatconcentratie in het interstitiële water weergegeven.

In het zandige sediment van het buitengebied is er geen verloop in de dieptegradiënt van de sulfaat- en chlorideconcentratie. De sulfaat/chloride verhouding bezit in een aëroob marien milieu zonder sulfaatreductie een constante waarde van ongeveer 0,14. Is deze verhouding lager, dan wijst dit op een hoge sulfaatreductie, waarbij de aanvoer van sulfaat via transportprocessen achterblijft bij het verbruik (zie ook figuur 8.11). Is de verhouding hoger dan 0,14, dan is er een hoge sulfide-oxydatie, waarbij meer sulfaat ontstaat dan er verbruikt wordt. In het buitengebied is de verhouding over de gehele vertikaal meestal constant en bedraagt ongeveer 0,14. Omdat er echter een aanzienlijke sulfaatreductie op dit station voorkomt, is het duidelijk dat verbruikt sulfaat weer even snel aangevuld wordt vanuit het bovenstaande water. Oorzaken voor deze aanvoer zijn de moleculaire diffusie, maar vooral de grote permeabiliteit van het zandige sediment en de bioturbatie door macrobenthos.

Op de Oost Friesche Plaat daarentegen is het verloop in de chloride- en sulfaat-concentraties niet constant en de sulfaatconcentratie daalt naar lage waarden. In de zomer kan hier sprake zijn van een bijna opraken van sulfaat, zodat sulfaat in de diepere lagen beperkend kan worden voor de sulfaatreductie-

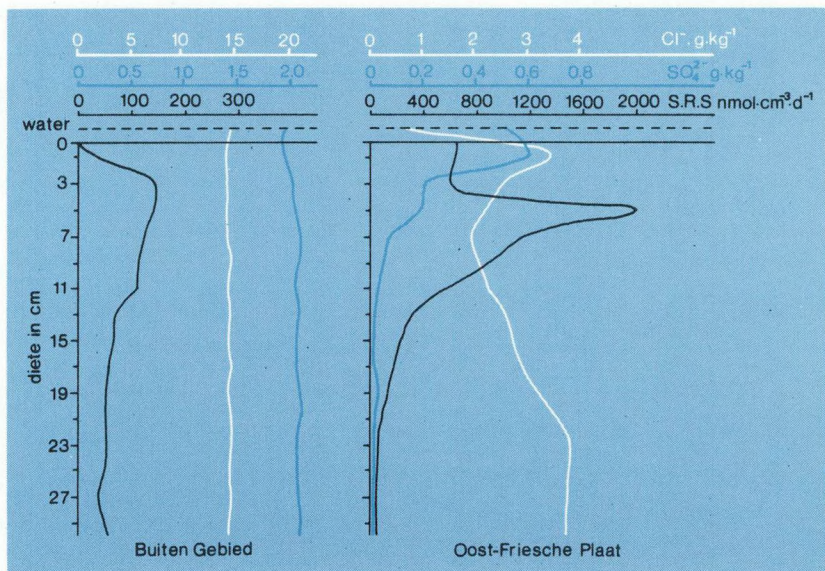


Fig. 8.12. Het verloop van de sulfaatreductiesnelheid (SRS in $\text{nmol} \cdot \text{cm}^{-3} \cdot \text{d}^{-1}$), de sulfaatconcentratie (g SO_4^{2-} per kg interstitieel water) en de chlorideconcentratie (g Cl^- per kg interstitieel water) in de diepte van het sediment. Bemonstering van het station in het buitengebied op 17.7.1979 en van de Oost Friesche Plaat op 12.9.1979. Let op het verschil in schalen tussen de beide stations (water=bovenstaand water).

snelheid. De sulfaat/chloride verhouding is hier dan ook erg laag (120).

De hoge sulfaatreductie-snelheid op de Oost Friesche Plaat (waarden van 1000 tot 7000 $\text{nmol sulfaat} \cdot \text{cm}^{-3} \cdot \text{dag}^{-1}$) worden voornamelijk in de toplaag van het sediment gevonden (120), waar een dikke algenmat zorgt voor een hoge primaire produktie. Ondanks het hoge verbruik van sulfaat in deze laag is hier echter een overcapaciteit aanwezig om sulfaat via de oxydatie van sulfide aan te vullen: de sulfaat/chloride verhouding is aanmerkelijk hoger dan 0,14. De zwavelcyclus (figuur 8.11) verloopt in een dergelijke laag dus met grote snelheid waarbij veel organische stof anaëroob

wordt gemineraliseerd. Het verband tussen de hoge sulfaatreductiesnelheid op dit station en de afvalwaterlozingen en primaire produktie wordt besproken in hoofdstuk 11.2.1.

De sulfaatreductiesnelheid in de rest van het estuarium vertoont veel minder steile verticale gradiënten in de diepte en bereikt minder hoge waarden (als voorbeeld figuur 8.12, in het buitengebied). Hier is het maximum ook niet in de toplaag van het sediment gelegen, maar meestal net boven of onder de overgang van aëroob sediment naar door FeS zwart gekleurd sediment.

In figuur 8.13 is voor een station in het buitengebied de sulfaatreductie-snelheid uitgezet tegen zowel de diepte als de monsterdatum en zijn isoplethen van de sulfaatreductie-snelheid getekend. Karakteristiek voor het buitengebied is het relatief geringe onderscheid tussen de maximale sulfaatreductiesnelheid en de waarde in de diepste laag (28-30 cm). Dit onderscheid bedraagt hier slechts een factor 3 (tegen een factor 100 tot 1000 op de Oost Friesche Plaat). Het sediment in het buitengebied wordt onder andere door macrobenthos tot circa 30 cm diep omgewoeld, waarbij ook afbreekbare POC (diatomeeën, faecal pellets) tot in de diepste lagen terecht komt. Daarnaast kan door de grote permeabiliteit van het zandige sediment ("tidal pump") ook DOC naar deze lagen aangevoerd worden. Deze aanvoer van POC en DOC kan onder anaërobe condities de aanleiding vormen voor een relatief hoge sulfaatreductiesnelheid op grotere diepten. Ook in de winter vindt dit transport en deze anaërobe mineralisatie plaats, maar dan met geringere snelheid vanwege de lagere temperatuur.

De op basis van de gemeten sulfaatreductie-snelheden berekende koolstofmineralisaties in $\text{gC.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$ zijn weergegeven in tabel 8.1. In deze tabel zijn ter vergelijking tevens weergegeven de resultaten van de zuurstofconsumptie-metingen (59) en de resultaten in de Limfjord (189). De in de periode 1975-1977 (59) gemeten mineralisatie via de zuurstofconsumptie komt duidelijk overeen met de waarden gemeten in 1978-1980.

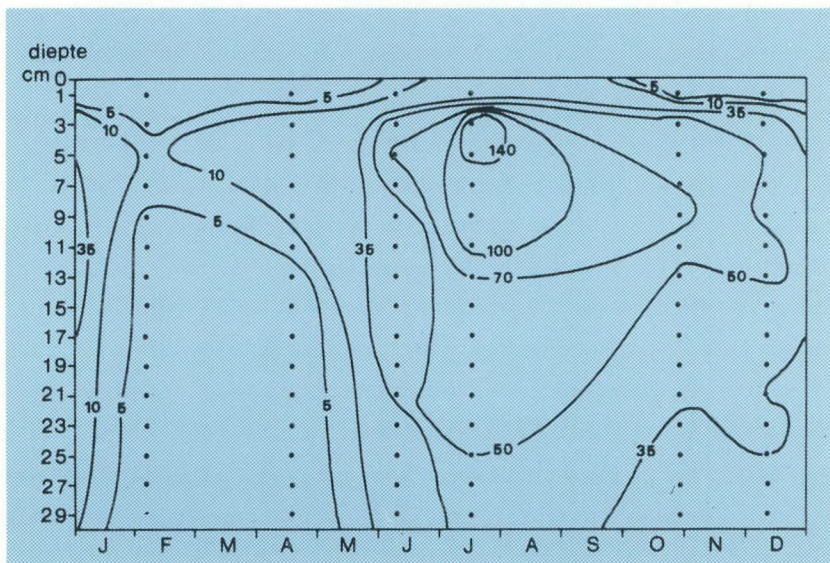


Fig. 8.13. Het verloop van de sulfaatreductiesnelheid (SRS in $\text{nmol.cm}^{-3}.\text{d}^{-1}$) in de diepte van het sediment en in de tijd. Isoplethen met gelijke sulfaatreductiesnelheid zijn weergegeven. De resultaten uit de gehele meetperiode (oktober 1978 - juni 1980) zijn in 1 jaar uitgezet en hebben betrekking op het buitengebied.

In de Limfjord is de mineralisatie door de anaërobe ademhaling van sulfaatreducerende bacteriën iets meer dan 50% van de totale aërobe mineralisatie (gemeten door zuurstof-consumptie); bovendien wordt 90% van de door sulfaatreductie geproduceerde sulfide aan het sedimentoppervlak geoxydeerd door zuurstof (189). Dus de gemeten zuurstofconsumptie van het sediment omvat in de Limfjord tevens het grootste deel van de anaërobe mineralisatie door sulfaatreducerende bacteriën (in de vorm van een aanzienlijke sulfide oxydatie). Dit laatste is op een aantal stations in het Eems-Dollard estuarium duidelijk anders. Hier is de gemeten anaërobe mineralisatie vooral in het buitengebied en Oost Friese Plaat groter dan de gemeten zuurstofconsumptie-mineralisatie.

Ligging Meetpunten	Koolstofmineralisatie in het sediment in $\text{gC.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$			Percentage anaëroob van de totale mineralisatie $(a/(a+b)).100\%$
	a (anaëroob)	b (aëroob)		
	1978/1980	1978/1980	1975/1977	
Buitengebied	91	56	61	61%
Middengebied	122	111	128	51%
n-Dollard	26	-	214	11%
n.w-Dollard	54	125	150	28%
n.o-Dollard	88	170	-	34%
z.o-Dollard	1308	220	218	86%
Limfjord	83		149	36%

Tabel 8.1. De mineralisatie van organische stof in het sediment (in $\text{gC.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$); a: de anaërobe mineralisatie berekend uit de sulfaat-reductiesnelheid; b: de aërobe mineralisatie berekend uit de zuurstofconsumptie van het sediment. De aërobe mineralisatie omvat, als gevolg van de oxydatie van sulfide meestal ook nog een deel van de anaërobe mineralisatie. Ter vergelijking zijn resultaten van zulke metingen in de Limfjord gegeven (189) evenals een serie uit de periode 1975/1977. Verder is berekend het percentage anaërobe mineralisatie van de totale mineralisatie, $(a/(a+b)).100\%$; als dit percentage groter is dan 50%, dan kan niet alle gevormde sulfide met behulp van zuurstof geoxydeerd worden.

De conclusie is dan ook dat een groot deel van de via sulfaat-reductie gevormde sulfide waarschijnlijk niet geoxydeerd wordt tijdens de zuurstofconsumptie-metingen (120). Hiervoor zijn een aantal mogelijke oorzaken te noemen. Een deel van de gevormde sulfide wordt vastgelegd als FeS_2 , dat door opslibbing van het sediment begraven raakt. Een ander deel van de gevormde sulfide kan

aanvankelijk als FeS worden vastgelegd en zal bijvoorbeeld pas tijdens stormen weer geoxydeerd worden. Ook kan in permeabele sedimenten vrije sulfide ondergronds wegvloeien via het interstitiële water ("tidal pump"), zonder dat de sulfide op de plaats van vorming geoxydeerd wordt.

In de zuid-oostelijke Dollard is de anaërobe mineralisatie door sulfaatreductie hoog (gemiddeld $1300 \text{ gC.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$) (120); dergelijke hoge waarden worden ook in kwelders met een hoge primaire produktie door kwelderplanten gevonden (185). De oorzaken van de hoge sulfaatreductie, zo dicht bij het lozingspunt van afvalwater uit de Westerwoldsche Aa, worden besproken in hoofdstuk 11.2.1. De gemeten zuurstofconsumptie van het sediment is hier op de Oost Friesche Plaat weliswaar het hoogst van het gehele estuarium, maar bevat kennelijk niet een belangrijk deel van de sulfide-oxydatie. De reeds vermelde begraving van pyriet en een tijdelijke vastlegging als FeS kunnen oorzaken zijn voor een lagere bijdrage van de sulfide-oxydatie aan de zuurstofconsumptie. Een andere hypothese is dat de gevormde sulfide hier voor het grootste deel alleen in het licht, dus overdag, geoxydeerd wordt. In het licht kan de hier voorkomende dikke algenmat een hoge zuurstof-concentratie en -produktie veroorzaken, zodat dan vanuit de algenmat (zeer dunne aërobe laag) een extreem hoge zuurstofflux rechtstreeks naar het sediment optreedt. De door zuurstof af te leggen afstand is zeer klein (1 tot 2 mm), waardoor een aanzienlijke hoeveelheid gevormde sulfide en ook vastgelegde FeS dan geoxydeerd kan worden.

In donker wordt de geproduceerde sulfide weer door het overdag vrijgemaakte Fe^{2+} als FeS vastgelegd. Pas daarna zou 's nachts de gevormde sulfide tot in de algenmat kunnen doordringen en aanleiding geven tot een zuurstofconsumptie in het bovenstaande water. Als deze hypothese juist is, kan in een milieu als de Oost Friesche Plaat het zuurstofverbruik door sulfide oxydatie uit het bovenstaande water zowel overdag als 's nachts laag blijven. In

een sediment zonder een dergelijke dikke algenmat en dunne aërobe laag zal dit verschijnsel in veel geringe mate kunnen optreden.

De sulfaatreductie is oecologisch ook van betekenis door de toxiciteit van de sulfide, die gevormd wordt. Vrije sulfide concentraties zijn echter in de meeste sedimenten aanmerkelijk lager dan $1 \mu\text{mol H}_2\text{S}$ per cm^3 . Vooral in de hogere lagen, waar de meeste aërobe organismen leven, zijn de concentraties vrije sulfide laag door oxydatie en neerslag vorming (figuur 8.11). De giftige werking van vrije sulfide zal dus meestal een geringe rol spelen. Alleen in diepere lagen en zeer plaatselijk kan deze rol groter zijn. Een uitzondering vormt echter de Oost Friesche Plaat, waar in de toplaag een hoge vrije sulfide concentratie voorkomt (zie 11.2.1).

Uit het voorgaande volgt dat de kwantitatieve betekenis van de anaërobe mineralisatie door sulfaatreducerende bacteriën sterk verschillend is in verschillende delen van het Eems-Dollard estuarium. Van de totale mineralisatie in het sediment maakt deze anaërobe afbraak van organische stof in buiten- en middengebied iets meer dan de helft uit (zie tabel 8.1). In het grootste deel van de Dollard is dit percentage duidelijk lager (tussen 10 en 40%), terwijl het in de zuid-oost Dollard mogelijk kan oplopen tot meer dan 85% (120). Dit hoge percentage in de zuid-oost Dollard wordt deels veroorzaakt door de hoge primaire produktie, maar vooral door de lozingen vanuit de Westerwoldse Aa (zie 11.2.1). Uit deze resultaten blijkt ook dat in het estuarium het metabolisme van de totale levensgemeenschap in het sediment onderschat kan worden, als alleen van zuurstofconsumptie-metingen uitgegaan wordt. Gedacht werd meestal dat de oxydatie van sulfide grotendeels werd meegemeten bij de zuurstofconsumptie van het sediment. Dit is bij een aantal sedimenten in de Eems-Dollard niet het geval (120).

9. Biomassaverdelingen en koolstofstromen

9.1. Inleiding	172
9.2. Biomassaverdeling	175
9.3. Koolstofstromen (primaire produktie en mineralisatie)	177
9.3.1. Invoer en uitvoer van organische koolstof	177
9.3.2. Produktie en mineralisatie van organische koolstof	179
9.3.3. Vergelijking van de koolstofstromen	181
9.4. Van oecosysteem-budget naar oecosysteemmodel	182

9.1. Inleiding

In dit hoofdstuk wordt het relatieve belang van de verschillende organismen-groepen en biologische processen binnen het oecosysteem van het Eems-Dollard estuarium beoordeeld. Dit geschiedt aan de hand van de biomassaverdeling en de koolstofstromen. In de hoofdstukken 5 tot en met 8 is de biologie van de organismen, die in het Eems-Dollard estuarium leven, besproken. De organismen worden daar onderscheiden in grote groepen als fytobenthos,

zooplankton, meiobenthos, macrobenthos, aërobe bacteriën, vissen etc. Dit onderscheid wordt gemaakt op grond van hun grootte en op grond van hun speciale functie in het oecosysteem (zoals primaire produktie, begrazing van plantaardig materiaal, mineralisatie van organisch koolstof etc.). De voornoemde hoofdstukken zijn dan ook onderverdeeld aan de hand van deze verschillende groepen organismen. De aldaar besproken biologie omvat veelal een beschrijving van fluctuaties in aantallen en biomassa, en van processnelheden (als mineralisatie, voedselopname, produktie). Er is getracht de gevonden fluctuaties te beschrijven met behulp van sturende factoren als temperatuur, zoutgehalte sedimentsamenstelling, beschikbaarheid van voedsel etc.

Deze beschrijvingen samen geven een beeld van het oecosysteem. Dit beeld is zeer ingewikkeld (zie bijvoorbeeld de dieetlijsten van de verschillende soorten vissen in 7.1.7) en niet volledig. De mate van detaillering voor de verschillende groepen organismen is zeer verschillend. Zo zijn aantallen en biomassa's van vissen weliswaar op soortsniveau te beschrijven maar processen als groei (produktie), voedselopname, respiratie etc. zijn van veel soorten onbekend. Daarentegen zijn andere processen zoals primaire produktie door fytoplankton en de anaërobe mineralisatie door sulfaat reducerende bacteriën te meten, maar hier weten we soms weinig over de afzonderlijke soorten organismen en hun biomassa.

Het relatieve belang van organismen en processen kan tot op zekere hoogte beoordeeld worden aan de hand van de biomassaverdeling in en de koolstofstromen door het oecosysteem. Een sterke vereenvoudiging en verlies aan detail binnen het voedselweb is dan het gevolg. In de volgende paragrafen wordt op jaarbasis voor het buitengebied en de Dollard een beeld gegeven van de biomassaverdeling en de koolstofstromen. Voor de eenvoud wordt het middengebied niet in de beschouwing betrokken; dit gebied zal voor wat betreft de meeste grootheden een middenpositie innemen tussen buitengebied en Dollard. De biomassaverdeling wordt gegeven in

gC.m^{-2} en de koolstofstromen in $\text{gC.m}^{-2}\text{jaar}^{-1}$, beide als gemiddelde over het gehele betreffende gebied. Dit betekent dat gegeven waarden betrekking hebben op een gemiddelde (abstracte) vierkante meter buitengebied of Dollard. Als de biomassaverdeling en koolstofstromen van beide gebieden vergeleken worden moet rekening gehouden worden met de morfologische karakteristieken van beide gebieden (tabel 9.1)

Uit tabel 9.1 blijkt dat de gebieden aanzienlijk in grootte verschillen. Verder valt op dat een gemiddelde vierkante meter belangrijk verschilt in diepte en percentage droogvallend wadoppervlak (In de Dollard is dit percentage tweemaal zo hoog als in het buitengebied.). Hierdoor tellen benthische processen, die zich vooral op het droogvallende wad afspelen, in het buitengebied slechts voor 43% van een gemiddelde vierkante meter mee. Omdat met name in het buitengebied de grofzandige geulbodem over het algemeen zeer arm is aan organismen, zal hierdoor de biomassa van benthische organismen verlaagd worden. Daarentegen treedt in de Dollard nagenoeg geen verlaging op van benthische biomassa en processen.

	buitengebied	Dollard
gemiddelde diepte in m	6,6	1,7
totaal oppervlak in 10^6 m^2	255	88,5
oppervlakte wadplaten in 10^6 m^2	110	74,6
watervolume in 10^6 m^3	955	73
% droogvallende platen	43%	84%

Tabel 9.1. Enkele morfologische karakteristieken voor het buitengebied en de Dollard bij gemiddeld zeeniveau.

9.2. Biomassaverdeling

Het jaargemiddelde van de totale biomassa bedraagt in het buitengebied $8,0 \text{ gC.m}^{-2}$ en in de Dollard $15,8 \text{ gC.m}^{-2}$ (figuur 9.1). In beide gebieden vormt de biomassa van het benthos het grootste gedeelte van het totaal. Als gevolg van de morfologische verschillen in het gebied is op jaarbasis de totale pelagische biomassa in het buitengebied ($2,9 \text{ gC.m}^{-2}$) groter dan in de Dollard ($1,2 \text{ gC.m}^{-2}$). Voor de totale benthische biomassa geldt het omgekeerde. De verschuiving van pelagiaal (buitengebied) naar benthos (Dollard) komt vooral duidelijk tot uiting bij de biomassa van de primaire producenten (algen): in het buitengebied maakt de fytoplankton-biomassa 70% en in de Dollard de fyto-benthos-biomassa 83% van de totale algen-biomassa per m^2 uit. In de Dollard zijn de biomassa's van, in die volgorde, de benthische bacteriën, fyto-benthos en macrobenthos in afnemende mate van belang, terwijl in het buitengebied macrobenthos, fytoplankton en benthische bacteriën ongeveer een gelijke biomassa bezitten.

De macrobenthos-biomassa is per (gemiddelde) m^2 ongeveer gelijk

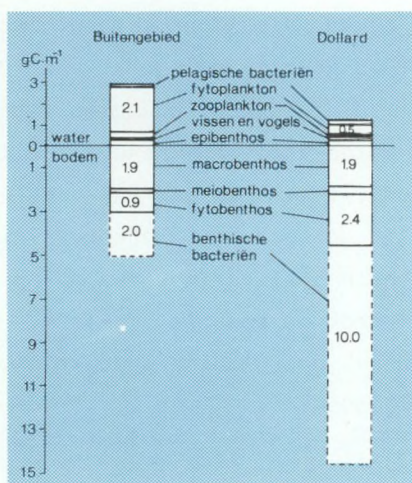


Fig. 9.1.

De biomassa van benthische en pelagische organismen in het buitengebied en de Dollard. Jaargemiddelden in gC.m^{-2} .

in de Dollard en buitengebied. Dit betekent dat de macrobenthos-biomassa per m^2 wadplaat in het buitengebied twee maal zo hoog is als in de Dollard. Deze relatief lage macrobenthos-biomassa duidt daarom aan dat de Dollard een ongunstig leefmilieu vormt voor macrobenthos (zie 6.3). De biomassa van de andere diergroepen is in verhouding tot die van macrobenthos van minder belang in beide gebieden. De meiobenthos-biomassa is overeenkomstig met de morfologische verschillen wel hoger in de Dollard ($0,36 \text{ gC.m}^{-2}$) dan in het buitengebied ($0,22 \text{ gC.m}^{-2}$).

De absolute grootte van de bacterie-biomassa in de bodem is onzeker, zowel in de Dollard als in het buitengebied. Deze berust grotendeels op literatuur gegevens (64). De verhouding tussen de benthische bacterie-biomassa in het buitengebied en die in de Dollard is waarschijnlijk wel goed. In het water is de biomassa bepaald. Door de grote aanvoer van goed afbreekbaar materiaal in de Dollard (zie 11.2) is de bacterie-biomassa daar duidelijk groter dan in het buitengebied. Ook de bacterie-biomassa in het pelagiaal wordt door deze koolstofstromen in de Dollard positief beïnvloed en is in de Dollard twee maal zo hoog als in het buitengebied.

Opmerkelijk is verder dat de som van pelagische en benthische algen-biomassa in het buitengebied ($3,0 \text{ gC.m}^{-2}$) gelijk is aan die in de Dollard ($2,9 \text{ gC.m}^{-2}$). Dit kan de suggestie wekken dat de hoeveelheid lichtinstraling, die in beide gebieden vrijwel gelijk is leidt tot een zelfde algen-biomassa, onafhankelijk van het feit of dit gebied voor 43% of voor 84% bestaat uit droogvallende platen. Dit zou betekenen dat de lichtinstraling in water en op de bodem even efficiënt benut wordt en wordt omgezet in biomassa. In de volgende paragraaf blijkt echter dat de primaire produktie wel degelijk sterk verschilt in beide gebieden.

9.3. Koolstofstromen (primaire produktie en mineralisatie)

Het relatieve belang van processen binnen het oecosysteem kan beoordeeld worden aan de hand van koolstofstromen. Een beoordeling is echter alleen te geven als een sluitende balans is te maken tussen alle koolstofinvoer en produktie aan de ene kant en de koolstofafvoer en mineralisatie aan de andere kant.

9.3.1. Invoer en uitvoer van organische koolstof

De voornaamste bronnen van organische koolstof, afkomstig van buiten de Eems-Dollard (allochtone bronnen) zijn: de Noordzee, de rivieren Eems en de Westerwoldsche Aa. De kwelders vormen geen netto bron van organische koolstof voor het estuarium, maar organische koolstof wordt daarheen getransporteerd: $0,7 \cdot 10^6 \text{ kgC jaar}^{-1}$ ($=8 \text{ gC.m}^{-2} \text{ Dollard.jaar}^{-1}$) (170). Dit is voor de Dollard een relatief kleine stofstroom. De Westerwoldsche Aa invoer aan organische koolstof (58) bedraagt gedurende de periode 1975-1977 jaarlijks $30,3 \cdot 10^6 \text{ kg C}$ ($=342 \text{ gC.m}^{-2} \text{ Dollard.jaar}^{-1}$). Onbekend is hoeveel van dit afvalwater tot in het buitengebied komt; aangezien 70% van deze koolstofbron reeds in de Dollard gemineraliseerd wordt (zie 11.2.1) en de passage van het middengebied ongeveer een week vergt (69), zal jaarlijks zeker minder dan $9,1 \cdot 10^6 \text{ kg C}$ ($=36 \text{ gC.m}^{-2} \text{ buitengebied.jaar}^{-1}$) vanuit deze bron in het buitengebied doordringen en deze koolstof zal waarschijnlijk bestaan uit moeilijk afbreekbare resten. De Eems-invoer bedraagt jaarlijks $36 \cdot 10^6 \text{ kg C}$ (63), waarvan maximaal $5 \cdot 10^6 \text{ kg C}$ ($=57 \text{ gC.m}^{-2} \text{ Dollard.jaar}^{-1}$) als particuliere organische koolstof afgevoerd wordt en in de Dollard terecht kan komen (58). Hoeveel van de resterende $31 \cdot 10^6 \text{ kg C}$ in Dollard en buitengebied doordringt is echter onbekend. Waarschijnlijk passeert dit grotendeels als moeilijk afbreekbare, opgeloste organische koolstof het estuarium zonder

dat er enige noemenswaardige afbraak van plaatsvindt (zie 8.2.1). De aanvoer van particuliere organische koolstof vanuit de Noordzee naar het estuarium bleek niet direct meetbaar: het verschil in de particuliere organische koolstofconcentraties tussen het bij vloed binnenkomende en het bij eb uitstromende water is niet tot nauwelijks meetbaar. Er is echter maar een zeer klein verschil nodig om al tot een grote aanvoer van organische koolstof te komen. Voor de Dollard is de aanvoer van particulier materiaal vanuit middengebied, buitengebied en Noordzee geschat aan de hand van de opslibbings-gegevens voor de Dollard. Op deze indirecte wijze is gevonden dat deze aanvoer naar de Dollard $32,1 \cdot 10^6$ kg C per jaar ($= 363 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2} \text{ Dollard} \cdot \text{jaar}^{-1}$) zou bedragen. Maar deze schatting is waarschijnlijk te hoog.

De belangrijkste afvoer van organische koolstof vindt plaats naar de Noordzee en naar de bodem. Naar de Noordzee vindt de afvoer voornamelijk plaats in de vorm van opgeloste organische koolstof. Een deel hiervan zal rechtstreeks afkomstig zijn van de rivier de Eems en het estuarium passeren. Het resterende deel van het afvalwater dat de Dollard verlaat is $9,0 \cdot 10^6$ kgC.jaar⁻¹ (maximaal 30% van het geloosde afvalwater) en de export van moeilijk afbreekbare opgeloste koolstof uit de bodem is 6 tot $12 \cdot 10^6$ kgC.jaar⁻¹ voor het gehele estuarium (zie 8.4.1). In de bodem wordt organische stof begraven. Doordat een voortdurende opslibbing aan het sedimentoppervlak optreedt beweegt ook de zône, waarin de meeste organismen leven en waarin de biologische processen zich afspelen, opwaarts. Het gevolg is dat de moeilijk afbreekbare organische stof die nog resteert in de diepere lagen langzamerhand buiten de invloed van deze biologisch actieve zône komt en daarmee buiten de biologische afbraak geraakt. Voor het buitengebied en middengebied is de begraving van organische stof niet bekend. Voor de Dollard wordt de begraving geschat op $9,9 \cdot 10^6$ kg C.jaar⁻¹ ($= 112 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{Dollard} \cdot \text{jaar}^{-1}$) (87).

De grootte van import- en exportbronnen van allochtoon orga-

nische materiaal is dus niet volledig bekend. Met name voor het buitengebied ontbreken meerdere import en export waarden. Omdat het afvalwater, dat in de Dollard geloosd wordt, eigenlijk de enige bron vormt die gemakkelijk afbreekbare organische koolstof het estuarium invoert, heeft deze bron een grote invloed op het biologische oecosysteem.

9.3.2. Produktie en mineralisatie van organische koolstof

De estuariene produktie is een zeer belangrijke bron van organische koolstof, die naast de aangevoerde detritus kan dienen als basis voor de voedselketen. Per gemiddelde vierkante meter zijn de pelagische en benthische primaire produktie berekend, zowel voor het buitengebied (totaal $397 \text{ gC.m}^{-2}.\text{jaar}^{-1}$) als voor de Dollard ($103 \text{ gC.m}^{-2}.\text{jaar}^{-1}$) (zie figuur 9.2). Bij de pelagische primaire produktie omvatten de waarden ook de excretie van fytoplankton ($73 \text{ gC.m}^{-2}.\text{buitengebied.jaar}^{-1}$ en $1,4 \text{ gC.m}^{-2}.\text{Dollard.jaar}^{-1}$). Een excretie van fytoenthos was niet meetbaar of bedroeg slechts enkele procenten, omdat deze waarschijnlijk zeer klein is of direct door de bacteriën wordt opgenomen en afgebroken. Net als bij de biomassa's van primaire producenten blijkt ook de pelagische primaire produktie in het buitengebied ($363 \text{ gC.m}^{-2}.\text{buitengebied.jaar}^{-1}$) groter dan de benthische ($34 \text{ gC.m}^{-2}.\text{buitengebied.jaar}^{-1}$), terwijl dit in de Dollard precies omgekeerd is (pelagisch: $22 \text{ gC.m}^{-2}.\text{Dollard.jaar}^{-1}$ en benthisch: $81 \text{ gC.m}^{-2}.\text{Dollard.jaar}^{-1}$); hiervoor zijn de morfologische verschillen tussen beide gebieden in belangrijke mate verantwoordelijk. Hoewel de som van pelagische en benthische algen biomassa's in het buitengebied (zie figuur 9.1) gelijk is aan de som in de Dollard, blijkt echter de som van pelagische en benthische primaire produktie in het buitengebied duidelijke hoger dan de primaire produktie-som in de Dollard. Vooral de pelagische primaire produktie in het buitengebied is veel hoger per

gemiddelde vierkante meter. Dit wordt voornamelijk veroorzaakt door de grotere waterdiepte in het buitengebied; en doordat de produktie per kubieke meter water in het buitengebied 1,5 maal zo groot is als in de Dollard (zie 3.1, 5.2.5 en 5.3.1). Dit komt vooral door de hoge slibconcentratie in het water van de Dollard.

De jaargemiddelden van de mineralisatie processen in buitengebied ($160 \text{ gC.m}^{-2}.\text{jaar}^{-1}$) en Dollard ($536 \text{ gC.m}^{-2}.\text{jaar}^{-1}$) zijn in figuur 9.2 opgesplitst in een aandeel pelagische mineralisatie (dit omvat de respiratie door bacteriën, fytoplankton en zooplank-

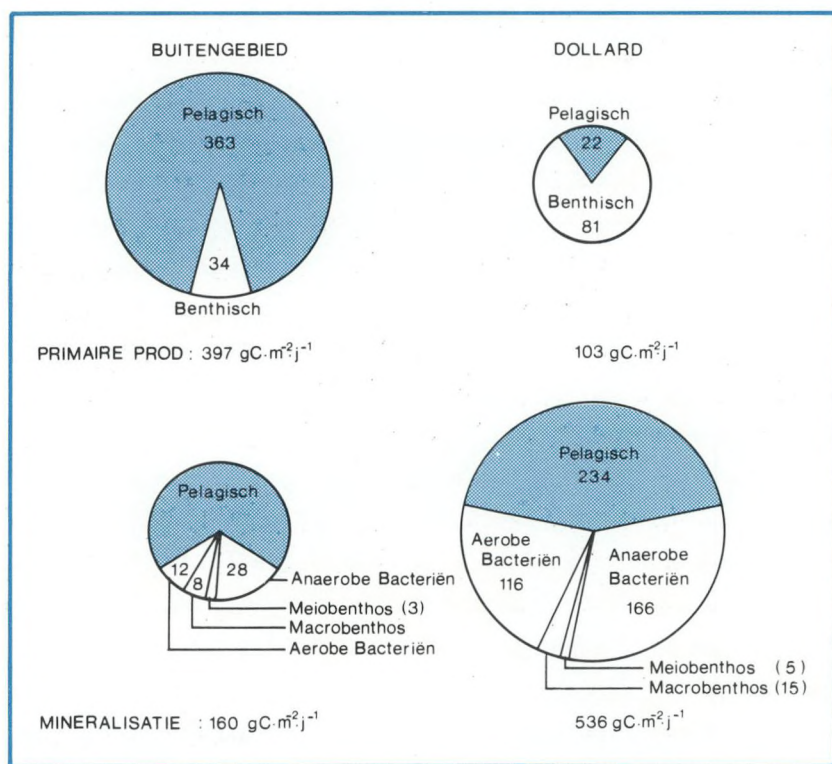


Fig. 9.2. Jaarlijkse primaire produktie en mineralisatie in water en bodem. Vergelijking tussen de Dollard en het buitengebied. De bijdragen van benthische heterotrofe organismen (mineralisatie) is gespecificeerd naar organismen groep.

ton), en een aandeel benthische mineralisatie, onderverdeeld in de fracties van aërobe bacteriën, anaërobe bacteriën, meiobenthos en macrobenthos. De mineralisatie door vissen, garnalen en krabben is in verhouding met de reeds behandelde groepen klein. In het buitengebied maakt de pelagische mineralisatie 68% uit van de totale mineralisatie, terwijl dit in de Dollard 43% bedraagt. Ook hier leiden dus de morfologische verschillen tussen de gebieden tot verschillende biologische bijdragen van bodem en water. Toch is de pelagische mineralisatie in de Dollard nog relatief groot, hetgeen voornamelijk komt door de lozing van organisch koolstof-rijk afvalwater uit de Westerwoldsche Aa (zie 11.2.1). Zonder deze lozingen zou de bijdrage van de bodem in de totale mineralisatie nog wel veel groter kunnen zijn.

9.3.3. Vergelijking van de koolstofstromen

Wordt een vergelijking gemaakt voor buitengebied en Dollard tussen de totale jaarlijkse primaire produktie (autochtone organische koolstof) en de totale jaarlijkse mineralisatie, dan moet steeds bedacht worden dat de koolstofinvoer in het oecosysteem niet in evenwicht is met de koolstofuitvoer. In het buitengebied is de totale jaarlijkse produktie ($101 \cdot 10^6$ kgC) veel hoger dan de totale jaarlijkse mineralisatie ($41 \cdot 10^6$ kgC). Hier is dus een duidelijk produktie-overschot, en een invoer van allochtoon organische koolstof is geenszins nodig om de totale mineralisatie te kunnen verantwoorden. Integendeel dit buitengebied kan organische koolstof exporteren: of naar de Noordzee (tijdens stormen en via excretieprodukten van algen) of naar de bodem of verder het estuarium in. De export naar de bodem is in het buitengebied waarschijnlijk niet erg groot, behalve misschien in de landaanwiningsgebieden, waar echter geen mineralisatie gemeten is; de oppervlakte van deze gebieden is echter niet erg groot.

In de Dollard is de situatie omgekeerd. Hier is de totale jaarlijkse primaire produktie ($9 \cdot 10^6$ kgC) veel kleiner dan de totale jaarlijkse mineralisatie ($47 \cdot 10^6$ kgC). De Dollard vertoont dus een mineralisatie-overschot en dus is een grote invoer nodig om deze mineralisatie te kunnen verklaren. Allereerst is daarbij de lozing van afvalwater uit de Westerwoldsche Aa belangrijk. Hiervan wordt $21 \cdot 10^6$ kgC (70% van de totale jaarlijkse invoer van $30 \cdot 10^6$ kgC) in de Dollard zelf gemineraliseerd. Verder kan het produktie-overschot aan algen in het buitengebied waarschijnlijk een groot deel van de in de Dollard benodigde hoeveelheid gemakkelijk afbreekbare organische stof leveren. Immers in het buitengebied is van het jaarlijkse produktie-overschot ongeveer ($101 - 41$ export naar Noordzee en bodem) = 40 tot $60 \cdot 10^6$ kgC nog beschikbaar voor transport het estuarium in, terwijl in de Dollard nog steeds een hoeveelheid organische koolstof voor mineralisatie van ongeveer ($47 - 9 - 21 + \text{begroaving}(7 \text{ tot } 10)$) = 24 tot $27 \cdot 10^6$ kgC geïmporteerd moet worden vanuit middengebied-buitengebied-Noordzee. Verwacht wordt dat de import van allochtone organische koolstof vanuit de Noordzee voor de begraving van organische koolstof wel van belang zal zijn, maar dit geïmporteerde materiaal speelt waarschijnlijk een ondergeschikte rol in het voedselweb en voor de mineralisatie. Een extra argument voor deze conclusie vormt het feit dat de in het estuarium geproduceerde algen-koolstof waarschijnlijk veel gemakkelijker afbreekbaar is dan de allochtoon vanaf de Noordzee geïmporteerde koolstof.

9.4. Van oecosysteem-budget naar oecosysteemmodel

In de voorgaande paragrafen is vanuit een bepaalde invalshoek naar het oecosysteem gekeken. Dit hield in dat het oecosysteem sterk vereenvoudigd werd, zodat weinig van de details van het voedselweb overbleven. Dit werd gedaan om aan de hand van biomas-

sa-verdeling en koolstof-stromen het relatieve belang te kunnen bepalen van verschillende groepen organismen en biologische processen in het voedselweb van het Eems-Dollard estuarium. Hieruit blijkt dat de groepen organismen, die de basis van het voedselweb vormen (algen en bacteriën), een belangrijke rol spelen in het estuarine oecosysteem wat betreft hun biomassa. Daarnaast valt eigenlijk alleen de biomassa van macrobenthos op, maar dit wordt veroorzaakt door de veel langere levensduur van deze organismen. Ondanks hun relatief lage aantal kunnen de lang levende soorten per individu een veel grotere biomassa bereiken dan de in veel hogere aantallen voorkomende kortlevende soorten.

Bekijken we het oecosysteem vanuit de invalshoek van koolstof-stromen, dan wordt de aandacht nog veel meer gericht op de organismen die de basis van het voedselweb vormen (zie figuur 9.2).

De oecosysteem beschouwing vanuit beide bovengenoemde gezichtspunten toont ons dus met nadruk de brede basis, waarop het gehele voedselweb rust. Een dergelijke beschouwing toont echter weinig detail en is ook statisch. Bekeken werden immers jaargemiddelden van grote samengevoegde organismengroepen. Temperatuur- en licht-afhankelijkheid van processen, successies van fytoplankton, pelagische bacteriën en zooplankton, emigratie en immigratie van vissen, alle predator-prooi relaties etc., kortom alle in hoofdstukken 5 tot en met 8 beschreven biologische wetmatigheden van het oecosysteem zijn hierbij verdwenen. Deze statische beschouwing van het oecosysteem is onvoldoende om enig begrip te krijgen over de werking van het voedselweb en de afhankelijkheid van organismen en biologische processen van milieufactoren.

Een andere manier om een oecosysteem te benaderen en te beschrijven is door middel van een oecosysteem-schema (zie figuur 9.3). Ook hier wordt het oecosysteem opgedeeld in een water- en bodem-deel. De biomassa's van de verschillende organismen-groepen worden er in voorgesteld door rechthoeken en de koolstof-stromen

door pijlen. Het doorgeven van voedsel kan nu al dynamischer gebeuren: een organismen-groep als meiobenthos kan voedsel betrekken van bacteriën, benthische algen en detritus, en de opgenomen voedsel-koolstof wordt door de organismen deels gerespireerd (mineralisatie), voor groei gebruikt (produktie) en geëxcreteerd (faeces). Ook vindt er een zekere mortaliteit en een predatie door hogere organismen plaats. De biologische processen in dit schema kunnen onder invloed staan van omgevingsvariabelen (als temperatuur, licht, getij etc.) en van abiotische toestandvariabelen (als CO_2 in water, O_2 in water en bodem, nutriënten etc.), naast hun afhankelijkheid van voedsel e.d. Een dergelijk schema vertoont al meer detail, hoewel het nog statisch is als er jaargemiddelden per vierkante meter bij de biomassa's en pijlen staan vermeld.

Worden de biologische processen en de beïnvloeding door milieufactoren echter in wiskundige vergelijkingen neergeschreven, dan ontstaat een oecosysteem-simulatie-model (zie 10). Hiermee kan op dynamische wijze van dag tot dag berekend worden hoeveel er bijvoorbeeld bij een bepaalde temperatuur en lichthoeveelheid aan algen-biomassa bijgeproduceerd kan worden, uitgaande van de aanwezige biomassa. De hele voedselketen uit het schema kan dan per dag doorgerekend worden gedurende één of meerdere jaren. Ook emigratie en immigratie van vissen, zuurstof-produktie in water, zuurstof-consumptie in sediment etc. kan dan berekend worden. De moeilijkheid bij een dergelijke benadering blijft echter het vinden van de juiste wiskundige vergelijkingen, het op de juiste wijze beschrijven van de afhankelijkheid van biologische processen van milieufactoren en het vinden van de juiste coëfficiënten voor de vergelijkingen. Een oecosysteem-simulatie-model bevat echter wel de dynamiek van het oecosysteem, ook al is het ingewikkelde voedselweb vereenvoudigd tot een voedselketen. Nog steeds ontbreekt veel detail. De benadering via een oecosysteem-model biedt echter het voordeel dat de organismen aan de top van de voedselketen (schelpdieren, vissen, vogels en zeehonden),

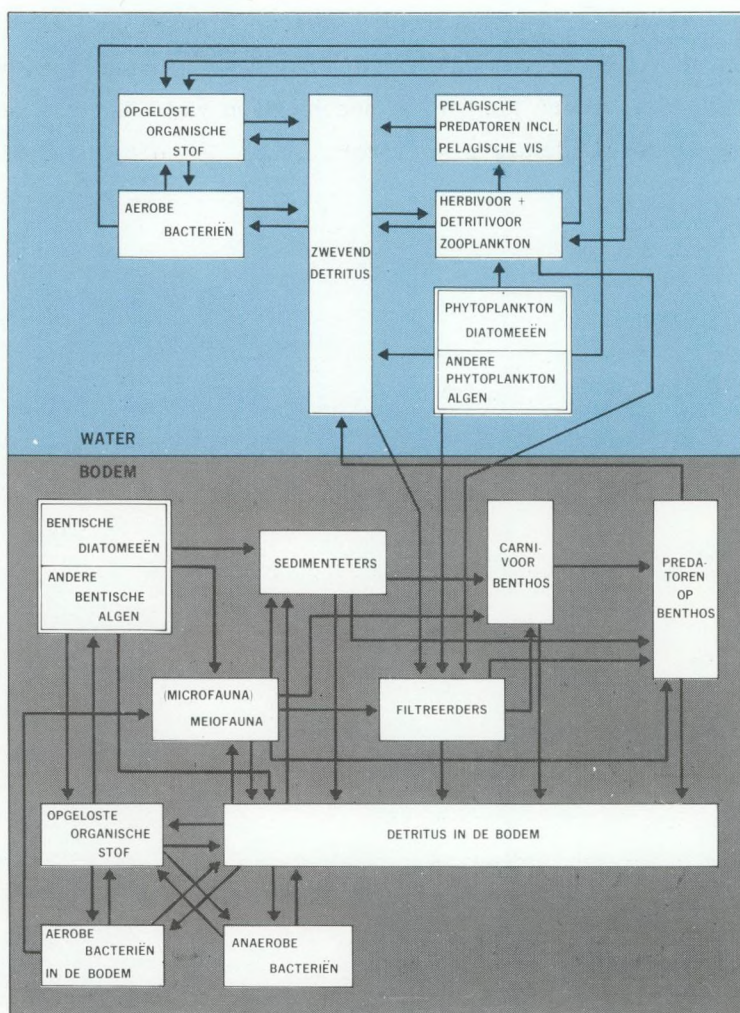


Fig. 9.3. Schema van het oecosysteem. Rechthoeken geven de toestands-variabelen aan: de biomassa van organismen-groepen of het koolstofgehalte van detritus. Pijlen geven de overdracht van koolstof aan.

die uit menselijk gezichtspunt immers belangrijker zijn dan de basis van de voedselketen (al is de top wel afhankelijk van de basis) op een betere manier te beschrijven zijn dan via een meer statische wijze via koolstof-stromen, zoals in dit hoofdstuk is geschied.

10. Modellen

10.1. Mogelijkheden en beperkingen	188
10.2. Transportmodel	192
10.3. Zuurstofmodel van de Dollard	196
10.4. Het oecosysteemmodel	198
10.4.1. Inleiding	198
10.4.2. Structuur van het model	199
10.4.3. Benthische deelmodel	202
10.4.4. Pelagische deelmodel	204
10.4.5. Epibenthische deelmodel	206
10.4.6. Overdraagbaarheid van het model naar andere situaties	207
10.5. Discussie en toekomstperspectieven	209

10.1. Mogelijkheden en beperkingen

Wiskundige modellen vormen een gereedschap bij het bestuderen van oecosystemen. Ze worden toegepast waar de opbouw van het bestudeerde systeem het onmogelijk maakt alle processen of interacties tussen de grootheden van het systeem experimenteel te benaderen. Daartoe worden de belangrijkste verschijnselen die plaatsvinden in het systeem beschreven in wiskundige termen, zodat alle veranderingen (biomassa, populatie-dichtheid, enz.) van een grootheid berekend kunnen worden en zo het verloop in de tijd bepaald kan worden. Voor grotere modellen, waar in dit geval sprake van is, kan vanwege de complexiteit ervan, niet zonder een computer gewerkt worden. Onder welke voorwaarden een model gebruikt mag worden en aan welke beperkingen het gebruik onderhevig is, is afhankelijk van de veronderstellingen die gemaakt zijn bij de bouw van het model en in hoeverre een model als klaar kan worden beschouwd. Hieronder zal dit worden verduidelijkt. Modellen kunnen in twee groepen verdeeld worden:

- 1) Beschrijvende modellen. Deze worden gebruikt om een bepaald verschijnsel weer te geven zonder in te gaan op de onderliggende processen. Zulke modellen dienen voor interpolatie en als hulpmiddel bij het uitvoeren van ingewikkelde berekeningen. Zo wordt met het fytoplankton groeimodel uit een aantal veldwaarnemingen een produktie per dag berekend. Ook regressiemodellen vallen onder deze categorie.
- 2) Verklarende modellen. Deze zijn opgebouwd uit een aantal wiskundige vergelijkingen die ieder een deelproces beschrijven en samen het hele systeem omvatten. Zo worden in een populatiemodel de verschillende processen op organisme niveau beschreven, zoals ademhaling en groeisnelheid, en wordt het verloop van de biomassa van de populatie berekend. In een fysisch transportmodel kan men door beschrijving van de verschillende transportprocessen de ruimtelijke verdeling van een

stof (bijvoorbeeld zout) simuleren. Het opbouwen van een systeem door samenvoegen van verschillende deelprocessen geeft door de noodzakelijke nauwkeurige definiëring van de deelprocessen een helder inzicht in het systeem. Dat geldt vooral in die gevallen waarin door de complexiteit van het systeem het overzicht ontbreekt.

Na de bouw zal verificatie of validatie plaatsvinden, dat wil zeggen het controleren of de modeluitkomsten overeenkomen met veldmetingen. Daartoe wordt een dataset genomen die niet gebruikt is bij de bepaling van de parameters van het model, en vergeleken met een modelsimulatie over het zelfde tijdvak met reële beginwaarden voor de diverse grootheden of entiteiten. Vervolgens wordt beslist of het model wel of niet bevredigend werkt. Hiervoor zijn tot nu toe nog weinig objectieve criteria ontwikkeld, en vaak zal de ontwerper aannemelijk moeten maken dat het model als goede abstractie van de werkelijkheid kan worden beschouwd.

Duidelijk zal zijn dat behalve een adequate beschrijving van de processen vereist is dat de grootte van de procesconstanten, zoals bijvoorbeeld groeisnelheid, ademhaling of diffusie bekend zijn. De manier waarop deze parameters verkregen worden heeft gevolgen voor de verificatie van het model. Er zijn 3 manieren:

- a) Metingen op een integratie-niveau lager dan door het model wordt beschreven worden gebruikt om constanten in het model te schatten. Zo worden metingen op individueel niveau gebruikt voor een populatiemodel.
- b) Er worden veldgegevens gebruikt om constanten op een lager integratie-niveau te bepalen met vaak daarbij als veronderstelling dat het te simuleren systeem in een stationaire of evenwichtstoestand verkeert. Bij fysische processen zoals transportprocessen is dit de enige manier van parameterbepaling omdat de grootte van deze parameters samenhangt met de geomorfologie van het gebied.
- c) Het model wordt gebruikt om enige constanten in te schatten

terwijl de overige constanten volgens de vorige methoden bepaald zijn. Sommige waarden zijn moeilijk of niet meetbaar, de enige manier die dan over blijft is veldgegevens met uitkomsten van het simulatiemodel te vergelijken en de gezochte procesconstanten te schatten. Op deze manier is in het zuurstofmodel voor de Dollard de reactie snelheid bepaald (10.3).

Als methode a gebruikt wordt zal, als modeluitkomst en veldwaarnemingen niet met elkaar overeenstemmen, de fout gezocht worden in de omschrijving van de processen in het model. Bij de methoden b en c is het veel moeilijker uit te maken of procesconstanten juist bepaald zijn en of de wiskundige beschrijving van de processen adequaat is. Bij deze methoden is het dan ook van belang dat constanten, verkregen met behulp van veldwaarnemingen, worden vergeleken met literatuurwaarden. Methode a is dan ook verre te verkiezen boven b en c. De gevolgen voor de verificatie hebben vooral betrekking op methoden b en c. Daar moet men voor de verificatie naast de set veldwaarnemingen die is gebruikt voor het inschatten van parameters over een tweede set beschikken, liefst ruimtelijk en/of in de tijd van elkaar gescheiden. Bij methode a is per definitie elke set veldgegevens onafhankelijk.

Bij de bouw van een model kunnen diverse stadia onderscheiden worden:

- 1) Het model is nog in ontwikkeling. Zo'n model kan dienen als een discussie-middel voor een groep personen die allen bezig zijn met een zelfde systeem doch ieder vanuit een eigen specialisatie. Consequenties van bepaalde veronderstellingen kunnen makkelijk worden nagegaan aan de hand van het model. Bepaalde ideeën blijken dan al direct niet erg aannemelijk bij de vooronderstellingen die gebruikt zijn tijdens de modelbouw.
- 2) Het model is "klaar" en nog niet geverifieerd. Als met het model constanten zijn ingeschat, zal een vergelijking tussen de al gebruikte veldwaarnemingen en simulatie een positief resultaat opleveren. Dit betekent echter nog niet dat verge-

lijking met een andere onafhankelijke set een goede overeenstemming zal geven.

- 3) Het model is geverifieerd. Er kunnen met het model voor het systeem waarvoor het ontworpen is, extrapolaties of nog beter voorspellingen gedaan worden.

Het transportmodel (10.2), het eenvoudigste model, is geverifieerd en kan daarom dan ook gebruikt worden als basis van meer uitgebreide modellen. Het zuurstofmodel (10.3) dat klaar is maar nog niet geverifieerd, heeft ten doel de zuurstofdynamiek in de Dollard te simuleren en zo in de ruimte en tijd de verhoudingen tussen de diverse zuurstof consumerende en zuurstof producerende processen te kunnen bepalen. Het oecosysteemmodel (10.4) bevindt zich nog grotendeels in de discussiefase en wordt gebruikt om het belang van verschillende processen met elkaar te vergelijken (kwalitatief gebruik). Het fyto-benthosmodel (zie 5.3) dient voor de simulatie van de groei- en produktie-kinetiek van benthische micro-algen populaties en omvat tevens de diffusie van gassen in het micro-milieu van deze organismen. Het fyto-benthosmodel is in eerste instantie ontwikkeld vanuit onderzoek aan cultures, maar kan ook worden toegepast op de meer complexe situatie van natuurlijke populaties. Deze simulatie-studie is nog niet afgerond, hoewel er gegevens voor verificatie voorhanden zijn. Het fytoplanktonmodel dient voor berekening van de dagproduktie uit een aantal detailmetingen zoals produktie-lichtcurve, helderheid van het water en de lichtcurve van een dag. Het is een beschrijvend model dat vooral dient om de berekening te standaardiseren en te vergemakkelijken.

10.2. Transportmodel

Transport via het water van opgelost en particulier materiaal is een belangrijke factor (zie 3.2) in het estuarium. Als basis van een oecosysteemmodel (10.4) is dan ook een transportmodel, dat op adequate wijze het transport naar binnen en uit het gebied simuleert, onontbeerlijk. Door grote fluctuaties van de meeste grootheden in het estuarium, zowel in de tijd als in de ruimte, zijn verschillen over de verticaal in een waterkolom of in de breedte van een geul niet van essentieel belang voor het oecosysteem onderzoek. Daarom kan met een eenvoudig (ééndimensionaal) model voor het transport volstaan worden. De structuur van dit model is als volgt:

- 1) Het estuarium is in een aantal compartimenten onderverdeeld die langs de hoofdassen van beide rivieren (Westerwoldsche Aa en Eems) liggen (figuur 10.1). Een veronderstelling hierbij is dat binnen een compartiment geen verschillen in concentratie van de te transporteren stof bestaan.

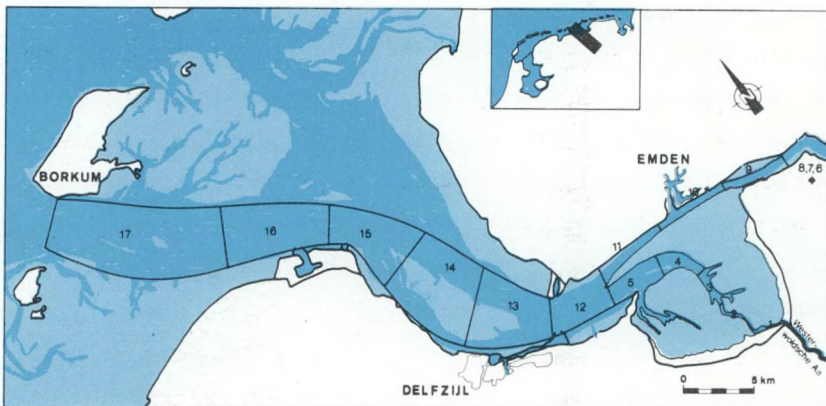


Fig. 10.1. Compartiment-indeling van de Eems-Dollard, zoals gebruikt in het transportmodel (zie 10.2) en het zuurstofmodel (zie 10.3)

- 2) Er worden geen getijden gesimuleerd. Er wordt een "gemiddelde" situatie aangenomen: de situatie van halftij.

Voor de Eems-Dollard zijn al eerder één dimensionale modellen ontwikkeld en gebruikt (168; 172; 173). Het in dit rapport beschreven model sluit nauw aan bij deze modellen, maar is wat de Dollard betreft uitgebreid: er worden vijf inplaats van twee compartimenten onderscheiden en ook de effecten van de zoetwater-aanvoer van de Westerwoldsche Aa zijn in het model opgenomen. Het model simuleert alleen het transport van zich als opgeloste stof gedragend materiaal. Het transport van zwevende deeltjes, zoals fytoplankton zal wel met dit model beschreven kunnen worden. Het transport van deeltjes zoals slib, die snel sedimenteren bij een lage stroomsnelheid, kan niet gesimuleerd worden zonder eventuele aanpassingen in dit model.

De twee belangrijkste transportprocessen zijn:

- 1) Massatransport. Dit transport wordt geïnduceerd door de afvoeren van de rivieren. Het massatransport van een stof is dus gelijk aan het produkt van de rivierafvoer en de concentratie van de stof die getransporteerd wordt.
- 2) Diffusieprocessen. Alle effecten van de getijden zijn verdisconteerd in de diffusieprocessen (zie 3.1). Door de diffusie worden verschillen in concentratie genivelleerd. De diffusie is, voor een bepaalde plaats, daarom evenredig met het produkt van de grootte van de concentratiegradiënt en een constante. Deze constante wordt op zijn beurt bepaald door de geomorfologie, de getijden en de afvoer van de rivieren.

Hieruit volgt dat bij een veranderende rivierafvoer ook de diffusie door het hele estuarium verandert.

In het estuarium werken massatransport en diffusie tegen elkaar in. Door het massatransport neemt de concentratie van een stof (bijvoorbeeld nutriënten, zout) toe of af. Als gevolg van de diffusie ontstaat een geleidelijk verloop van bijvoorbeeld nutriënten en zoutgehalte in het estuarium.

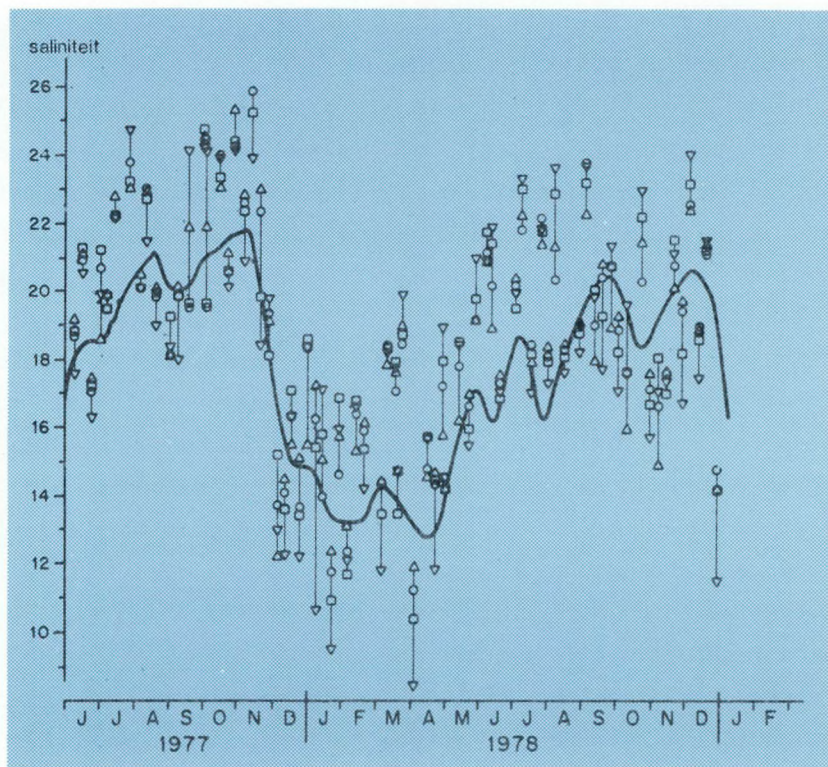


Fig. 10.2. Vergelijking van saliniteiten gemeten door het RIZA met de saliniteiten zoals gesimuleerd in het transportmodel. De reeksen symbolen representeren de series meetpunten dwars op de lengte richting van de Eems ter hoogte van de Dollard mond. De getrokken lijn geeft de saliniteit gesimuleerd op basis van de gemeten rivier-afvoer. De grote variatie in de metingen is te wijten aan het feit dat gedurende verschillende fasen van het getij gemeten is, het model simuleert de situatie van halftij.

De grootte van de diffusie-coëfficiënten wordt bepaald met behulp van zoutwaarnemingen bij bekende rivierafvoeren van Eems en Westerwoldsche Aa. Het was mogelijk bij 7 verschillende afvoeren de diffusie-coëfficiënten tussen de compartimenten te bepalen (volgens methode b, zie 10.1). Er waren veldgegevens van het BOEDE en het NIOZ uit de jaren 1972-1976 voor handen. Voor de veri-

ficatie van het model werd gebruik gemaakt van gegevens van het RIZA uit de jaren 1977 en 1978 (zie figuur 10.2). De uitkomsten van het model voor juni 1977-mei 1978 zijn goed. Voor de perioden erna lijken de gesimuleerde saliniteiten te laag. Dit zou veroorzaakt kunnen worden door; de aanzienlijk hogere afvoer van de Westerwoldsche Aa dan in vorige jaren en door het feit dat in deze tijd morfologische veranderingen hebben plaats gevonden door waterstaatkundige ingrepen (zie 3.1)

Een tweede verificatie heeft plaatsgevonden door bij een bepaalde rivierafvoer de watersamenstelling in zijn diverse componenten (dit zijn zeewater, Eems-water en Westerwoldsche Aa-water) te berekenen zowel met het model als uit veldgegevens. Deze laatste berekening vindt plaats met behulp van 2 conservatieve of

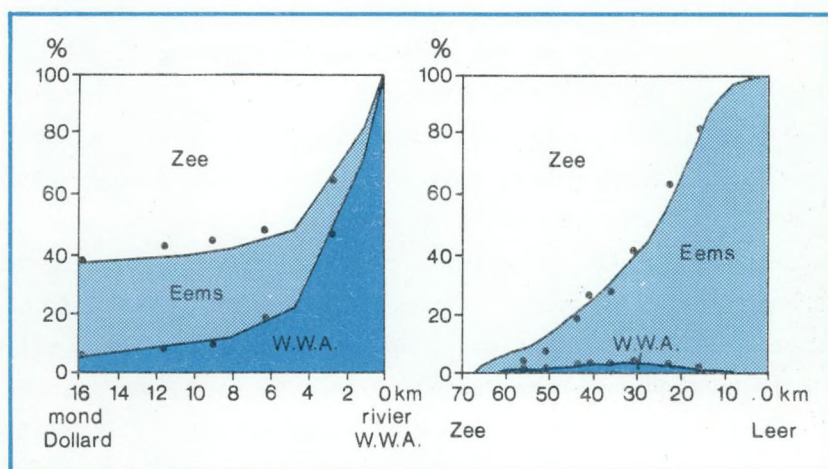


Fig. 10.3. De vermenging van het water van Eems en Westerwoldsche Aa met Noordzeewater (= watersamenstelling) zoals berekend met het transportmodel. De bijdragen van de drie watersoorten in de hoofdgeulen van Eems (rechts) en Dollard (links) werd gesimuleerd voor een Eemsaflow van $50 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ en een toevoer van $5.1 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ uit de Westerwoldsche Aa. Directe metingen van de watersamenstelling op basis van fluorescentie en saliniteits-metingen zijn aangegeven met •• (Uit 182).

refractaire grootheden: zoutgehalte en fluorescentie. Uit de vergelijking (zie figuur 10.3) blijkt dat de modeluitkomsten en de berekening van de veldgegevens goed overeenstemmen.

Met behulp van dit model kunnen tevens afgeleide grootheden berekend worden die van belang zijn voor de vergelijking van het Eems estuarium met andere estuaria, zoals de verblijfstijd van water (69; zie 3.1.3). Deze grootheid geeft aan hoeveel tijd het kost voordat een waterdeeltje beginnend op een bepaalde plaats in het estuarium verdwenen zal zijn uit het estuarium.

10.3. Zuurstofmodel van de Dollard

Het zuurstofmodel is opgezet als hulpmiddel bij de kwantificering van de diverse zuurstof producerende en zuurstof consumerende processen en hun onderlinge samenhang zowel buiten als tijdens de aardappelmeel campagne.

Als uitgangspunt is het transportmodel (zie 10.1) genomen en daaraan zijn de processen toegevoegd die de zuurstofconcentratie bepalen. Een belangrijke vooronderstelling is, dat er geen sedimentatie plaats vindt van het via de Westerwoldsche Aa aangevoerde organische afval. De overige processen die de zuurstof balans beïnvloeden zijn in het model opgenomen als tijdserie (primaire produktie en sediment-respiratie) of in de vorm van wiskundige vergelijkingen (afbraak van organisch materiaal, nitrificatie en reaëratie). Alle constanten in het model konden bepaald worden behalve de reaëratie-coëfficiënt. Deze coëfficiënt is afhankelijk van de gemiddelde stroomsnelheid van het water en de gemiddelde windkracht. Deze factor moest dan ook vastgesteld worden volgens methode c beschreven in 10.1. Er zijn hiervoor waarden gekozen die liggen tussen de minimum en maximum waarden van deze factor zoals die uit de literatuur voor een estuarium bekend zijn (147). Bij vergelijking (figuur 10.4) van 3 simulaties met veldwaarnemingen

benaderde de simulatie van een reaëratie-coëfficiënt van $0,06 \text{ m}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ het beste deze waarnemingen. Voor de compartimenten 2, 3 en 4 komen de simulaties en veldwaarnemingen redelijk tot goed overeen. Voor compartiment 5 zijn de gesimuleerde waarden te laag, dat wil zeggen er is daar volgens de simulaties een hogere bacteriële activiteit. Dit zou er op kunnen wijzen dat daar sedimentatie van het organische afval en vervolgens (anaërobe) afbraak in het sediment optreedt. Ter staving van deze veronderstelling is nader onderzoek nodig.

De voornaamste conclusie is dat vooral dankzij de grote zuurstofaanvoer door reaëratie 70%, van het afval dat tijdens de aardappelcampagne wordt aangevoerd in de Dollard wordt afgebroken.

Dit model wordt, ter advisering van het RIZA gebruikt om de milieueffecten te berekenen van het rechstreeks lozen van afval-

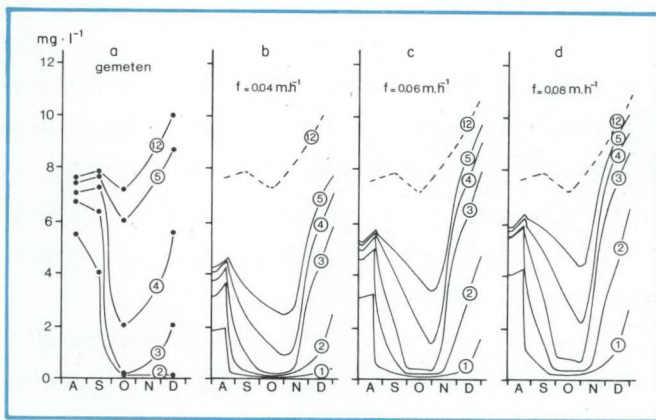


Fig. 10.4. Zuurstofconcentratie in compartimenten van de Dollard gedurende de lozing van veenkoloniaal afvalwater in 1977. Gemeten waarden (a) vergeleken met voorspelde waarden van het model voor 3 verschillende reaëratiecoëfficiënten (b-d). Zie voor compartiment indeling figuur 10.1.

water van de aardappelmeelfabriek Terapelkanaal via een pijp op de Dollard (116).

10.4. Het oecosysteemmodel

10.4.1. Inleiding

Het oecosysteemmodel is een model dat alle belangrijke biologische componenten omvat en waarin een ruimtelijke differentiatie is aangebracht. Dit model is hoofdzakelijk in twee workshops van een week ontwikkeld, waaraan alle BOEDE-medewerkers deelnamen en enkele externe deskundigen.

De randvoorwaarden voor zo'n workshop-benadering zijn de volgende:

- 1) De persoonlijke inzet van de deelnemers en adequate faciliteiten.
- 2) De aanwezigheid van een computer met voldoende reken capaciteit voor een simulatiepakket, waarbij geen aandacht besteed hoeft te worden aan detailspecten van in- en output; hierin was voorzien door middel van een minicomputer (NORD-100) en een voor dit doel aangepast en verbeterd simulatiepakket van de Biologische Anstalt Helgoland.
- 3) De mogelijkheid van snel en interactief werken op de computer.
- 4) De tijdsdwang, die er in combinatie met de concrete doelstelling toe leidt dat er zeer doelgericht gewerkt wordt en men zich beperkt tot de hoofdlijnen.

Om een zo complex model als een oecosysteemmodel te bouwen is het noodzakelijk het overzichtelijk te maken door het opsplitsen van het totale model in deelmodellen. Het maken van deze deelmodellen wordt toegewezen aan kleinere groepen deelnemers met specifieke kennis van de betreffende problematiek. Tevens wordt aan elke deelmodelgroep een wiskundige/programmeur toegevoegd, die tot taak

heeft het door de biologen geformuleerde schematische model om te zetten in een wiskundig verantwoord simulatiemodel.

Op deze manier wordt iedere deelnemer gestimuleerd zijn specialistische kennis over het oecosysteem zo helder te formuleren dat het in een aantal wiskundige vergelijkingen vertaald kan worden. Bovendien dwingt dit de deelnemers hun ideeën op elkaar af te stemmen. Het model vormt zo een synthese van de ideeën van en tegelijkertijd een compromis tussen de wetenschappers over het Eems-Dollard oecosysteem. De gegevens zijn voornamelijk afkomstig uit eigen onderzoek, maar ook uit de literatuur.

10.4.2. Structuur van het model

Alle organismengroepen (biologische entiteiten) die in het BOEDE-schema voorkomen (zie figuur 9.3) zijn opgenomen in het model. De eenheid waarin al deze entiteiten worden uitgedrukt is de hoeveelheid organische koolstof per oppervlakte- of per volume-eenheid. Koolstof is de meest voor de hand liggende kwantitatieve maat waarin alle biomassa's kunnen worden uitgedrukt en die het mogelijk maakt zonder conversie biomassa van de ene naar de andere groep organismen te laten overgaan.

Het Eems-Dollard estuarium is ingedeeld in 5 regio's, (figuur 10.5) waarvan de begrenzing is gebaseerd op biologische criteria als soortensamenstelling en biomassa. Het model is opgebouwd uit 4 deelmodellen: één fysisch deelmodel dat transportprocessen simuleert, en 3 deelmodellen die het biologische systeem simuleren: een benthisches model, een pelagisch model en een epibenthisch model (organismen die in het water leven maar op de bodem voedsel zoeken, zoals platvis, krabben, etc.).

Met de 3 biologische deelmodellen wordt voor elke regio apart gesimuleerd. Hieruit volgt dat elk biologisch deelmodel voor elke regio gebruikt wordt en dat er totaal 15 (= 3.5) biologische deel-



Fig. 10.5. Indeling van het Eems-Dollard estuarium in regio's voor het oecosysteemmodel.

modellen op elke tijdstap worden doorgerekend. Het fysische deelmodel, dat het transport regelt tussen de regio's, is in grote trekken gelijk aan het in 10.2 beschreven model en zorgt ervoor dat organismen en detritus in het pelagiaal tussen de verschillende regio's worden getransporteerd. Het is echter aangepast voor 5 regio's inplaats van 17 compartimenten (zie 10.2). Door de ligging van de verschillende regio's ten opzichte van elkaar en de randen van het systeem (zee, Eems en Westerwoldsche Aa), de verschillende inhoud en oppervlak van de regio's zullen de biomassa's van de organismen die gesimuleerd worden met het model verschillen voor de verschillende regio's.

Aan alle groepen organismen werd een basisset eigenschappen toegekend voor grootheden als ademhalingssnelheid, groeisnelheid, mortaliteit en dergelijke. In figuur 10.6 is als voorbeeld aangegeven voor een predator hoe deze eigenschappen zijn biomassa beïnvloeden, waarvan hij zijn voedsel betreft en wat er gebeurt met het voedsel dat niet gebruikt of weer uitgescheiden wordt. De rechthoeken in deze figuur stellen de biomassa's voor: predator, detritus en 3 voedselbronnen: bijvoorbeeld fytoplankton, anaërobe

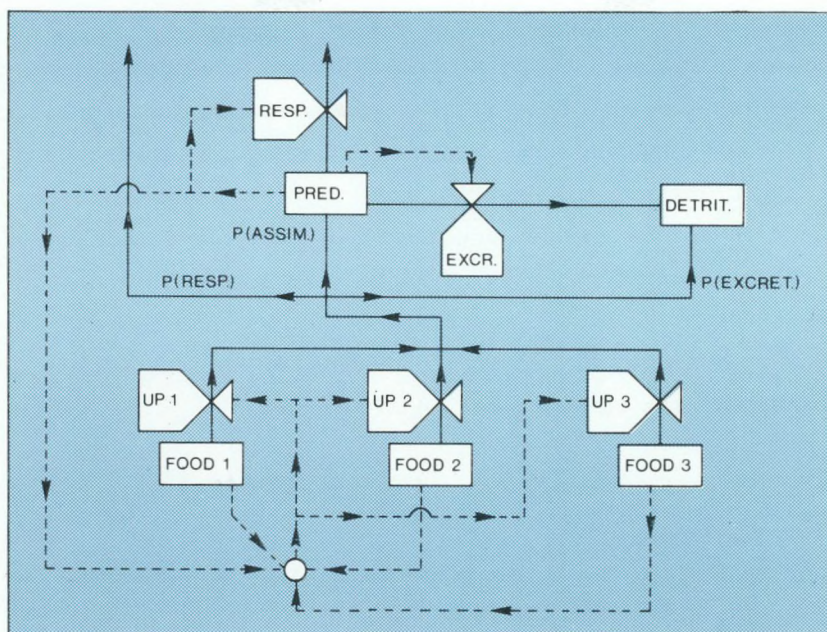


Fig. 10.6. Schema in Forrester notatie van de processen die de predator biomassa kunnen beïnvloeden. Uitleg in de tekst.

en aërobe bacteriën. De kranen stellen de processen voor, de stippellijnen geven aan waardoor deze kranen gestuurd worden. Een cirkel staat voor een beslissingsproces, op grond waarvan berekend wordt hoeveel van welk voedsel gegeten zal worden. De volgende processen kunnen in deze figuur onderscheiden worden:

- 1) Voedselopname. Er is opname mogelijk van uit 3 bronnen waarvan de grootte wordt bepaald door de biomassa van de predator en de biomassa's van de voedselsoorten (volg de stippellijnen). Naast de opname van voedsel vinden er ook enige andere processen plaats, want het opgenomen voedsel wordt verdeeld over:
 - a) Assimilatie in het lichaam ($P(\text{ingest})$ in de figuur).
 - b) Activiteits-respiratie. Het opnemen van voedsel kost energie ($P(\text{resp})$).
 - c) Excretie. Een gedeelte van het voedsel blijft ongebruikt en

wordt uitgescheiden (P(excret)).

- 2) Rust-respiratie. Deze is afhankelijk van de predatorbiomassa.
- 3) Rust-excretie. Ook deze is afhankelijk van de predatorbiomassa. Deze processen kunnen aangevuld worden met andere interacties (dat wil zeggen extra informatielijnen in de figuur) tussen deze predator en andere groepen organismen of met het milieu (zout, temperatuur) waarin hij zich bevindt. Deze benadering zorgt ervoor dat de diverse organismen makkelijk met elkaar vergeleken kunnen worden en men zich bij de modelbouw meer op de interacties tussen de organismen kan concentreren.

10.4.3. Benthische deelmodel

Dit model behandelt processen op en in de bodem en onderscheidt de volgende groepen: bacteriën, diatomeeën, meiobenthos en macrobenthos. Bovendien berekent het model een verdeling van organisch materiaal tussen het zuurstofrijke en het zuurstofloze gedeelte van het sediment. De dikte van de zuurstofrijke laag is afhankelijk van de zuurstofconcentratie in het water en de produktie en consumptie van zuurstof in de bodem. Het meio- en macrobenthos voedt zich met diatomeeën en bacteriën maar vertoont ook wel kannibalisme. De consumptie door de fauna is afhankelijk van de voedselsoorten zoals is geïllustreerd in figuur 10.6.

De groei van de diatomeeën is onderhevig aan een terugkoppeling zoals eerder beschreven (zie 5.3). De activiteit van bacteriën is eveneens gesimuleerd, waarbij de bijdrage van aërobe en anaërobe groepen afhankelijk is van de zuurstofpenetratie in de bodem. Daarbij is geen poging gedaan de moeilijk meetbare bacterie-biomassa af te splitsen van de kleine fractie makkelijk afbreekbaar detritus in de bodem. Aangezien vooral de fysiologische processen van de bacteriën nog niet nauwkeurig bekend zijn, is voor het inschatten van de modelparameters uitgegaan van de netto

koolstof-flux van de in het model onderscheiden groepen. Deze is tamelijk goed bekend uit metingen in water en sediment in de verschillende regio's.

Als een voorbeeld van de resultaten van simulaties met het model is in figuur 10.7 het verloop van de diatomeeën-biomassa en de dikte van de aërobe laag in het sediment voor de regio's 1 en 5 gegeven. De al genoemde hoge diatomeeën-produktie (figuur 10.7a) in regio 1 (achter in de Dollard) en de daarmee gerelateerde fy-siologische groeibeperking veroorzaakt tevens een hoge mortaliteit van de benthische diatomeeën. Dit heeft een hoge bacteriële activiteit tot gevolg, resulterend in een hoge zuurstofvraag door het biologisch systeem. Dit komt onder andere tot uiting in de dikte van de zuurstofrijke top laag, die in regio 1 minimaal is.

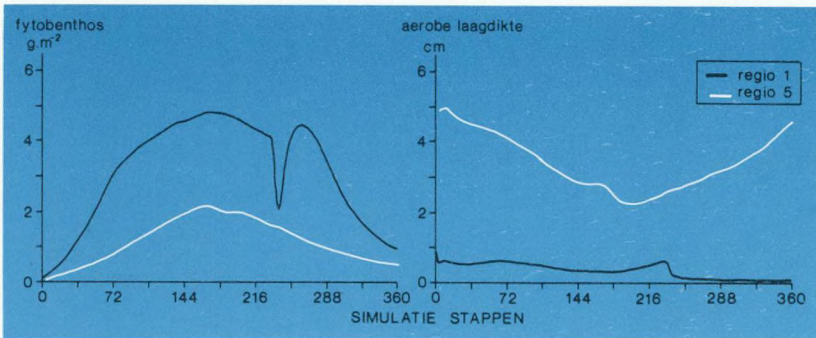


Fig. 10.7. Verloop van de gesimuleerde fyto benthos biomassa en de dikte van de aërobe laag voor regio 1 en regio 5 (figuur 10.5). Simulatie stappen in dagen.

Het benthische deelmodel vertoont een grote stabiliteit en de globale seizoensvariaties worden redelijk goed weergegeven. Zo is de dikte van de zuurstof-rijke top laag in regio 5 inderdaad het kleinst midden in de zomer en komen brede zomermaxima in de diatomeeën-biomassa in de beide regio's voor. De introductie van veenkoloniaal afvalwater in de campagnetijd wordt eveneens weerge-

geven; dit strookt binnen redelijke grenzen met de waarnemingen (zie 11.2).

10.4.4. Pelagische deelmodel

In het pelagische model zijn analoge groepen onderscheiden: bacteriën, fytoplankton, zooplankton en carnivoren.

Het gesimuleerde jaarverloop (figuur 10.8) vertoont een opbloei van het fytoplankton in drie regio's met de hoogste waarden in regio 5. De absolute biomassa's tijdens de zomer komen goed overeen met de in het veld gevonden waarden, die ongeveer 25 tot 50 mg chlorofyl-a.m⁻³ bedragen (= 1000 tot 2000 mgC.m⁻³). De voorjaarsbloei van het zooplankton trad op de juiste tijd op, maar de omvang en beëindiging kwam niet overeen met de veldwaarnemingen.

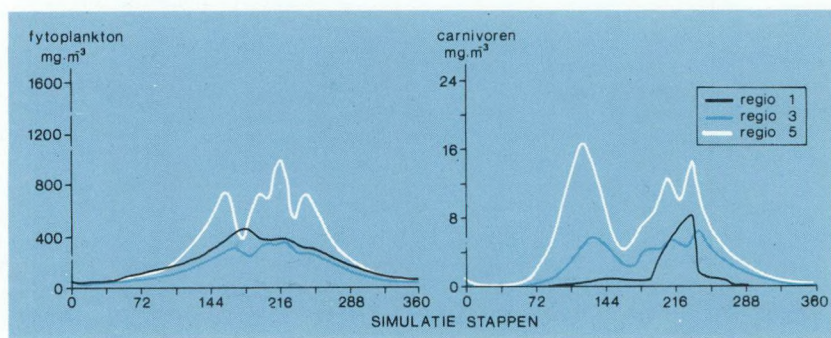


Fig. 10.8. Gesimuleerde jaarverloop van het fytoplankton en van de carnivoren voor regio's 1, 3 en 5 (figuur 10.5). Simulatie stappen in dagen.

De snelheid waarmee de biomassa in het model verandert is duidelijk langzamer dan de snelheid waarmee veranderingen in het veld optreden.

Groei van het fytoplankton komt in het model tot stand onder

invloed van de instraling en de helderheid (verticale extinctie) van het water, in afhankelijkheid van de slibconcentratie.

Op grond van de slibgradient zou men verwachten dat de biomassa in de onderscheiden regio's sterk verschilt. Dit is slechts in geringe mate het geval. In het model worden concentratieverschillen door transportprocessen genivelleerd en bovendien gaat een hoger slibgehalte samen met een kleinere gemiddelde diepte van de regio, waardoor het licht relatief even ver doordringt in een kolom met een laag zowel als in een kolom met een hoog slibgehalte, waardoor de produktie per m^3 wat de factor licht betreft, tussen de regio's niet zo veel verschilt.

Om de verschillen in de biomassa's zoals die in het veld tussen de regio's worden gevonden (figuur 10.8a) met het model te verkrijgen, werd een verhoogde mortaliteit in de regio's 1 en 2 verondersteld op grond van de grotere mechanische stress op het fytoplankton door de interactie van het getij en de bodem.

Het biomassaverloop van de carnivoren voor de regio's 1, 3 en 5 (figuur 10.8b) laat duidelijk zien dat er sprake is van immigratie vanuit zee en dat de transportprocessen zorgen voor de verdeling over de verschillende regio's. Tevens komt de in het veld gevonden lagere dichtheid van de carnivoren in de binnenste regio's tot uiting.

Het is duidelijk dat een verdere uitbouw en de nodige verbeteringen van het pelagische deelmodel noodzakelijk zijn. Incorporatie van fysiologische processen en voor de buitenste regio's de invloed van beperkende voedingsstoffenconcentraties (vooral silicium) zal tot een verbeterde simulatie van de groei van het fytoplankton, als resultante van fotosynthese, respiratie en excretie moeten leiden. Het opsplitsen van het fytoplankton in twee groepen, de diatomeeën en het overige fytoplankton, maakt het mogelijk ook de groeibeperking van diatomeeën ten gevolge van silicaat-limitering te modelleren. Bovendien zal ook de successie van diatomeeën door andere fytoplanktonsoorten gesimuleerd kunnen

worden. Problematisch blijft het gedrag van fytoplankton onder invloed van de transportprocessen. Centraal hierin staat de vraag of dood fytoplankton zich gedraagt als een zwevend deeltje of meer als een slibdeeltje, dat tegen de gradiënt in kan worden getransporteerd (zie 3.1.3).

10.4.5. Epibenthische deelmodel

De organismen die tot het epibenthos behoren leven in het pelagiaal. Door hun manier van leven passen ze evenwel niet in het pelagische noch in het benthische model. De opvallende punten waarin ze verschillen van andere organismen zijn:

- a) Ze kunnen zich naar behoefte verplaatsen in het water en zijn niet afhankelijk van de getijbeweging.
- b) Ze voeden zich zowel met benthische, epibenthische en pelagische organismen.

Uit punt a volgt dat deze groep niet afhankelijk is van passief transport onder invloed van het transportmodel. Er is daarom gekozen voor een methode die op elke tijdstap de epibenthos biomassa opnieuw verdeelt over de regio's, in afhankelijkheid van het aanwezige voedsel in de regio's.

Het epibenthos is in twee groepen onderverdeeld:

- 1) Macro-epibenthos. Deze groep bestaat uit grotere dieren zoals jonge platvis en garnalen. Alle dieren van deze groep vertonen in de herfst en winter migratie.
- 2) Meso-epibenthos. Dit zijn kleinere dieren zoals *Corophium* en *Nereis*. Zij verblijven gedurende het hele jaar in het estuarium.

Figuur 10.9 geeft de gesimuleerde jaarcurve van het meso-epibenthos en het macro-epibenthos. Het ontbreken van het meso-epibenthos in regio 1 is te wijten aan de negatieve invloed van een lage zuurstofconcentratie. Alleen tijdens een periode van hoge

primaire produktie, die dan de zuurstofconcentratie in het water positief beïnvloedt, is er meso-epibenthos aanwezig. Ook bij het macro-epibenthos blijkt duidelijk de invloed van een lage zuurstofconcentratie in regio 1 : het macro-epibenthos trekt plotse-ling weg.

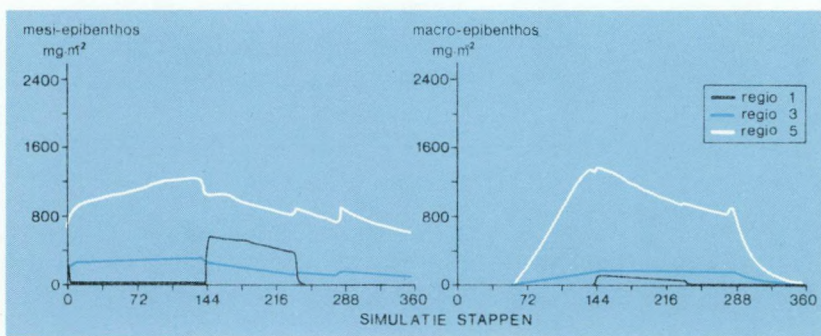


Fig. 10.9. Gesimuleerde jaarverloop van het meso-epibenthos en macro-epibenthos voor regio 1, 3 en 5 (figuur 10.5). Simulatie stappen in dagen.

10.4.6. Overdraagbaarheid van het model naar andere situaties

Door de modulaire opbouw en de vrij universele formulering van de biologische processen kunnen delen van het Eems-Dollard oecosysteemmodel gebruikt worden als bouwstenen voor andere modellen. In de derde workshop (maart 1983) is dit beproefd door samen met 5 medewerkers van het Marine Ecology Laboratory (MEL) van het Bedford Institute of Oceanography (Canada) een model te maken van een deel van de Bay of Fundy (Cumberland Basin) gelegen in het zuidoosten van Canada (zie figuur 10.10).

Dit estuarium is even groot als de Dollard en het heeft ook droogvallende platen. De rivier die erin uitmondt heeft een iets kleinere afvoer dan de Westerwoldse Aa maar de getijdeamplitude

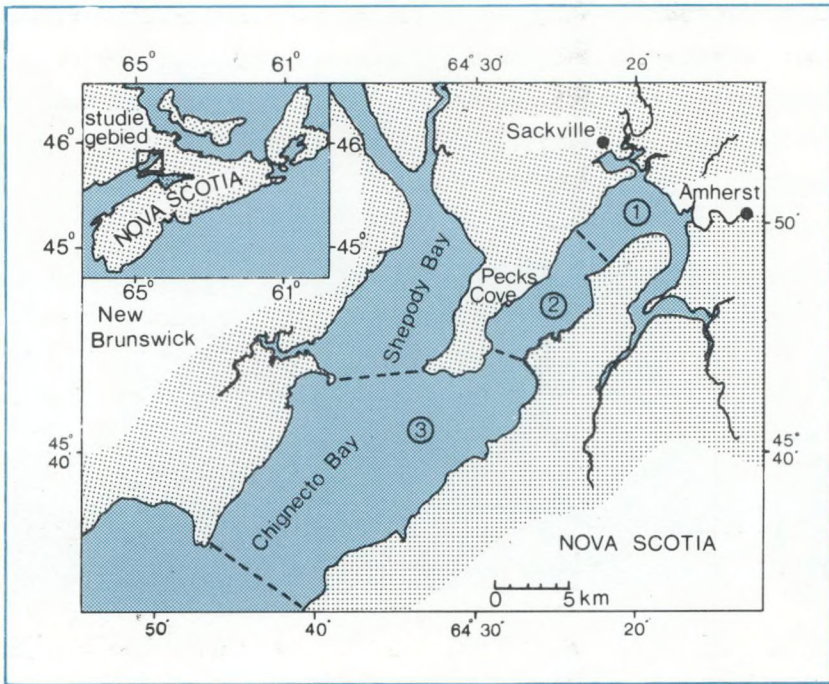


Fig. 10.10. Regio-indeling van het Cumberland Basin. Op de grens van regio 2 en 3 is de dam met daarin een getijdencentrale geprojecteerd.

is veel groter (12 meter). In tegenstelling tot de Eems-Dollard vinden er geen belangrijke lozingen van organisch afval plaats en hoewel de Bay of Fundy zuidelijker ligt, kent het iedere winter een lange periode met ijs. Het onderzoek is ook beleidsrelevant: er wordt overwogen een dam met daarin een getijdecentrale te bouwen en men wil weten welke gevolgen dat voor het oecosysteem zal hebben. Het bleek mogelijk met als uitgangspunt het oecosysteemmodel van de Eems-Dollard een model te maken van het Cumberland Basin. De belangrijkste aanpassingen waren morfologisch (3 regio's in plaats van 5), transportconstanten (samenhangend met de morfologie) en geen anaërobe laag in het bentische systeem (onder andere door de geringe aanvoer van organisch materiaal). Er moest een nieuw epibenthisch model worden opgesteld als gevolg van een

andere voedselkeuze van het epibenthos in de Bay of Fundy: het organische materiaal van de kwelders vormt daar een zeer belangrijke voedselbron in tegenstelling tot de situatie in het Eems-Dollard estuarium.

In een week werd er een werkend simulatiemodel opgesteld, dat de realiteit bevredigend benaderde naar oordeel van de MEL-medewerkers. Voor het BOEDE was het een goede gelegenheid om op een vrij gedetailleerd niveau ideeën betreffende het Eems-Dollard oecosysteem te toetsen aan die over een estuarien systeem dat niet met organisch afval belast is. In de toekomst zal verdere samenwerking plaatsvinden met het MEL.

10.5. Discussie en toekomstperspectieven

Voor elk van de besproken modellen zal hieronder worden aangegeven wat er moet gebeuren om te zorgen dat deze modellen optimaal benut kunnen worden:

- 1) Het fytobenthosmodel. Naast de verificatie van dit model kan het gebruik worden uitgebreid:
 - a) Het model zou kunnen worden uitgebreid met een herbivoor zoals meiobenthos, zodat ook in situaties waarin wel sprake is van regulatie door een herbivoor dit model gebruikt kan worden.
 - b) Onderdelen van dit model zouden kunnen worden ingepast in het oecosysteemmodel of parameters voor het oecosysteemmodel zouden met dit veel gedetailleerder model kunnen worden bepaald.
- 2) Transportmodel. Bij gebruik in de toekomst zal zo nu en dan gecontroleerd moeten worden of eventuele morfologische veranderingen van het estuarium de diffusieconstanten en daarmee de snelheid van uitwisseling beïnvloeden. Dit gebeurt door opnieuw, na uitgebreide metingen van saliniteit, voor het ge-

hele estuarium de diffusieconstanten te bepalen en te vergelijken met oudere metingen.

- 3) Zuurstofmodel. Er zal onderzocht moeten worden of de sedimentatie van organisch afval en de daarmee samenhangende anaërobe afbraak belangrijk genoeg is om in het model op te nemen. Daarna zal verificatie kunnen plaatsvinden met behulp van gegevens betreffende afbraak activiteit (BZV) en zuurstofconcentratie van het gebied in de buurt van het lozingspunt.
- 4) Oecosysteemmodel. Dit model zal binnenkort het stadium bereiken waarin alle belangrijke processen op een bevredigende manier beschreven zijn. Vervolgens zal een gevoeligheidsanalyse en verificatie moeten plaatsvinden en zal een verantwoording gegeven moeten worden van de grootte van de parameters zoals die in het model zijn opgenomen.

Verificatie is nog een moeilijk punt. Daarvoor zouden het beste gegevens van één jaar gebruikt kunnen worden, waarin alle belangrijke groepen even intensief bemonsterd zijn; zulke gegevens zijn helaas niet beschikbaar. Wel zouden gegevens uit verschillende jaren gebruikt kunnen worden om de verschillende deelmodellen te verifiëren. Een probleem daarbij is dat voor het oecosysteemmodel niet beschikt kan worden over een onafhankelijke set veldgegevens omdat de meeste van deze gegevens gebruikt zijn bij het opstellen van het model zelf.

Een gevoeligheidsanalyse geeft inzicht welke parameters regulerend werken en welke van minder belang zijn. Dit inzicht kan gebruikt worden om na te gaan op welk gebied nog meer onderzoek nodig is en het is noodzakelijk voor een juist gebruik van het model voor advisering.

Na de verificatie zal het mogelijk zijn met het model voorspellingen te doen en kan het gebruikt worden als hulpmiddel bij beleidsadvisering. Men zal zich wel moeten realiseren dat voor structurele veranderingen in het estuariene oecosysteem het model aangepast zal moeten worden en dat daar-

voor vaak aanvullend onderzoek nodig is. Een rapport over het oecosysteemmodel is in voorbereiding.

11. Onderzoek naar externe stressfactoren en hun effecten

11.1. Inleiding	213
11.2. Veenkoloniale afvalwaterlozingen in de Dollard	213
11.2.1. Effecten op zuurstofhuishouding en mineralisatie in water en bodem	215
11.2.2. Effecten op pelagische en epibenthische organismen	219
11.2.3. Effecten op benthische organismen	222
11.2.4. Samenvatting en conclusies	228
11.3. Verhoogde troebelheid van het estuariumwater	230
11.3.1. Ontwikkeling van de baggeractiviteit	230
11.3.2. Verband tussen baggeractiviteiten en gesuspendeerd materiaal	231
11.3.3. Effecten op primaire producenten	233
11.3.4. Effect op benthische en pelagische fauna	234
11.3.5. Effecten op geadsorbeerde stoffen	236
11.4. Verhoogde nutriëntenconcentraties	236
11.4.1. Inleiding	236
11.4.2. Effecten van verhoogde nutriëntenconcentraties	238
11.5. Niet onderzochte stressfactoren	240
11.5.1. Overzicht van ingrepen in het estuarium	240
11.5.2. Cumulatieve effecten van stress	245

11.1. Inleiding

In de hoofdstukken 3 tot en met 10 is een beeld gegeven van het Eems-Dollard estuarium en van de samenhang tussen biologische en abiotische factoren en processen, die samen het karakter van het estuariene oecosysteem bepalen. In dit hoofdstuk zal worden besproken op welke wijze, en deels in welke mate, menselijk handelen de structuur van het oecosysteem beïnvloedt. Deze ingrepen, die hier als "externe stressfactoren" aangemerkt worden, zijn niet altijd scherp af te grenzen van stressfactoren, die altijd al in het estuarium optreden. Het estuariene oecosysteem wordt nu eenmaal getekend door het voorkomen van allerlei sterk fluctuerende fysisch-chemische condities: die natuurlijke fluctuaties kunnen als "interne stressfactoren" aangemerkt worden.

Op de gevolgen van drie typen door de mens veroorzaakte verstoringen zal dieper worden ingegaan: de veenkoloniale afvalwaterlozingen in het zuid-oostelijk deel van de Dollard (11.2), de verhoogde troebelheid van het water (11.3), en de verhoogde nutriënten concentraties (11.4). Een overzicht wordt gegeven van die ingrepen in het Eems-Dollard oecosysteem, die niet aan een nader onderzoek onderworpen werden. Tevens wordt daarbij besproken in welke mate combinaties van stressfactoren op het estuariene systeem in kunnen werken. (11.5).

11.2. Veenkoloniale afvalwaterlozingen in de Dollard

Al sinds de vorige eeuw wordt, via de Westerwoldsche Aa, ongezuiverd afvalwater van in de veenkoloniën gevestigde aardappelmeel- en strokartonfabrieken geloosd op het Eems-Dollard estuarium. In de onderzoeksperiode zijn deze industrieën groten-deels gesaneerd, en is men overgegaan op zuivering bij de bron. Door produktieverhogingen in de aardappelteelt en snellere door-

spoeling van de kanalen is echter tot en met 1981 geen duidelijke verbetering gebracht in de op het estuarium geloosde hoeveelheid organisch afval (figuur 11.1). In 1982 is, door verdere sanering in de aardappelmeel industrie een duidelijk dalende trend ingezet die zich, bij ongewijzigd beleid, zal voortzetten.

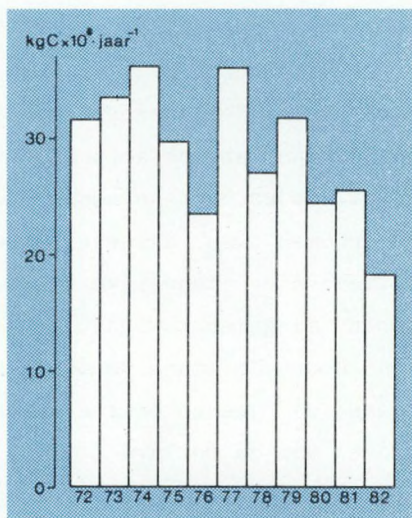


Fig. 11.1.

Veranderingen in de hoeveelheid geloosde organische stof door de spuisluis in de Westerwoldse Aa. Na 1981 zette een sterke daling in, die te verwachten was op grond van de verminderde lozing bij de aardappelmeel-industrie.

Aangezien de aardappelmeelindustrie een campagnebedrijf is, zijn de lozingen in de periode september t/m december het grootst, met een piek in november (65). De organische stof in dit afvalwater is grotendeels gemakkelijk afbreekbaar, en leidt tot een grote bacteriële activiteit in de Dollard. De omvang en kwantitatieve verspreiding van deze activiteit en de daarmee gepaard gaande verstoring van de zuurstof-huishouding wordt besproken onder 11.2.1. Directe dan wel indirecte effecten van het afvalwater zijn te vinden in de meeste groepen van pelagische (11.2.2) en bentische (11.2.3) organismen. In sommige gevallen is een eenduidige relatie tussen afvalwaterlozing en biologisch effect moeilijk vast te stellen. Dit komt in de eerste plaats door het parallel lopen van de vervuilingsgradiënt met de natuurlijke

estuariene gradiënten. Het gebied dat het sterkst beïnvloed wordt door het afvalwater, de Buiten Aa en de Oost Friesche Plaat, heeft tevens het laagste zoutgehalte, dat bovendien sterk fluctueert (tussen 0,5 en 20). De wadplaten liggen het langste droog (meer dan 18 uur per dag) hetgeen een lange licht periode met zich meebrengt, maar ook de grootste fluctuaties in temperatuur. Het klei-, water- en organische stof gehalte van het sediment is het hoogste (121), waardoor de wadbodem zeer slijkgig is. De effecten van het veenkoloniale afvalwater worden gesuperponeerd op die van de achter in de Dollard heersende extreme omstandigheden.

Een overzicht van de effecten van het veenkoloniale afvalwater werd reeds eerder gedeeltelijk gegeven (38).

11.2.1. Effecten op zuurstofhuishouding en mineralisatie in water en bodem

De organische stof in het veenkoloniale afvalwater is grotendeels gemakkelijk afbreekbaar (58; 65; 95), en de zuurstofvraag is daardoor zeer hoog (zie hoofdstuk 8). Het water is dan ook anaëroob wanneer het op het estuarium geloosd wordt en blijft dat ook nadat het zich gemengd heeft met zuurstofrijker estuariumwater. In de herfst is daardoor de zuurstofhuishouding in een groot deel van de Dollard ernstig verstoord (figuur 11.2). Na de campagne herstelt de zuurstofconcentratie zich (figuur 11.2). Omdat zuurstof zo'n belangrijke milieuparameter is voor alle in water en bodem levende organismen, wordt het zuurstofverbruik ten gevolge van de mineralisatie in het water als eerste behandeld. Deze afbraak verloopt in het water voornamelijk aëroob. In de bodem vindt zowel aërobe als anaërobe afbraak plaats.

Met een mathematisch model (65) is de zuurstofhuishouding in het water van de Dollard gesimuleerd. Bij dit model is vooralsnog aangenomen, dat er geen sedimentatie optreedt van het geloosde

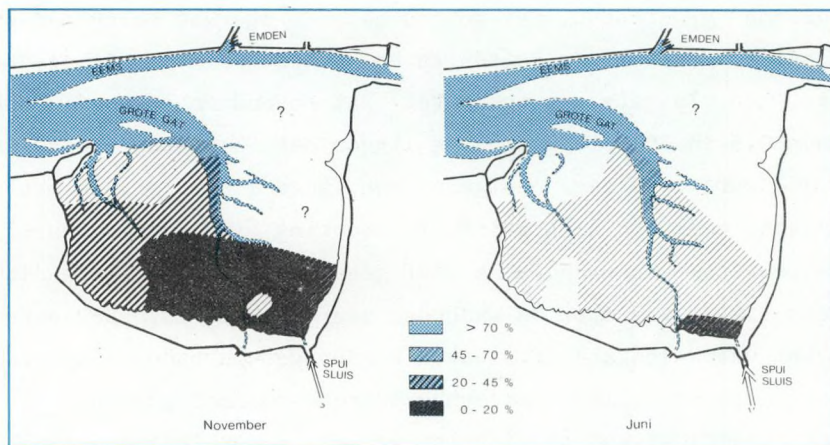


Fig. 11.2. Verdeling van zuurstof-arme en zuurstof-rijke watermassa's in de Dollard in de campagnetijd (links) en in de zomer (rechts).

materiaal. Uit de model-berekeningen blijkt dat tenminste 70% van de gelóosde organische stof in de Dollard wordt gemineraliseerd en wel voornamelijk in de zuidelijke helft (63; 65). Dit komt omdat de afbraak van de gemakkelijk afbreekbare organische fractie sneller verloopt dan het transport van het afvalwater de Dollard uit. De aërobe mineralisatie in het water kan hoog zijn, omdat bij de heersende onderverzadiging de zuurstofaanvoer via reaëratie in dit gebied ook erg groot is, ten gevolge van de geringe gemiddelde waterdiepte. In figuur 11.3 is voor twee compartimenten in de Dollard, no. 2 en 4 (voor de ligging zie figuur 10.1) de bijdrage weergegeven, die processen als zuurstofconsumptie, reaëratie en dergelijke door het jaar heen leveren aan de zuurstofhuishouding in het water. In het model blijkt in compartiment 2 een hoge aërobe mineralisatie-snelheid door bacteriën op te treden, ondanks de lage zuurstofconcentraties in het water. De reaëratie is dan vrijwel de enige bron van zuurstof. In het centrum van de Dollard, in compartiment 4, zijn de afbraak- en reaëratie-snelheden beduidend lager, omdat de gemakkelijk afbreekbare componenten al

gemineraliseerd zijn en de resterende organische stof aanzienlijk verdund is. Ook door de aërobe mineralisatie in het sediment wordt zuurstof onttrokken aan het tijdens hoogwater boven de platen staande water (sedimentademhaling). Dit blijkt de zuurstofhuishouding in het water van de Dollard met name in de zomer te beïnvloeden. Het sediment staat echter maar een beperkte tijd onder water en de zuurstofonttrekking aan het water weerspiegelt

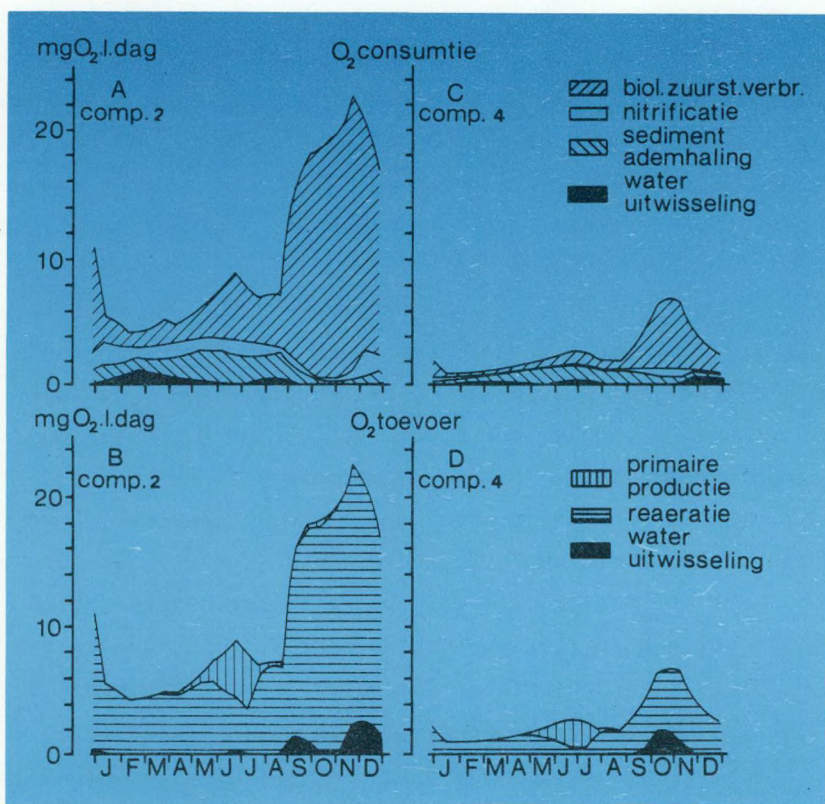


Fig. 11.3. Simulatie van zuurstof-producerende en zuurstof-consumerende processen in het water van de Dollard. Tijdens de campagnetijd speelt de reaëratie een opvallende rol in de zuid-oostelijke Dollard (compartment 2), maar minder bij de Dollard-mond (compartment 4).

daarom slechts een fractie van de totale aërobe mineralisatie in het sediment.

In het sediment van de zuid-oost Dollard is de aërobe mineralisatie activiteit (sedimentademhaling) het gehele jaar duidelijk aanwezig. Deze is in de herfst en winter zelfs duidelijk hoger dan elders in de Dollard, ondanks de lage temperaturen (59). Dit kan een gevolg zijn van de afvalwaterlozingen. De sedimentademhaling kan echter ook voor een belangrijk deel toegeschreven worden aan de mineralisatie van de algenbiomassa: ter plaatse is de benthische primaire produktie meestal groter dan de sedimentademhaling (59). Daarnaast omvat de aërobe sedimentademhaling ook een nog onbekend deel van sulfide oxydatie (zie hoofdstuk 8). Hierdoor is een direct verband tussen de aërobe mineralisatie in de bodem en de afvalwaterlozingen moeilijk te leggen.

De anaërobe mineralisatie door sulfaatreducerende bacteriën is in de bodem van de Oost Friesche Plaat veel hoger dan in de rest van de Dollard (zie 8.5.2 en tabel 8.1). Een dergelijk hoge sulfaatreductie vereist een hoge organische koolstofaanvoer. Deze kan slechts voor een gering deel afkomstig zijn van de hoge primaire produktie. Er moet daarom worden aangenomen dat het grootste deel van de voor deze sulfaatreductie in de bodem benodigde organische stof afkomstig is uit het geloosde afvalwater. De hoge sulfaatreductie wordt ook bevestigd doordat in de herfst het gebied, waar de zuurstofloze (door FeS zwart gekleurde) laag tot op 2 tot 3 mm het sediment oppervlak nadert, viermaal zo groot wordt (38; 120). Dit wijst op een verhoogde FeS-vorming in dit gebied en dus op een hogere anaërobe mineralisatie door sulfaatreductie. Ook het aantal sulfaatreducerende bacteriën is in de late herfst en in de winter duidelijk hoger dan in de lente en zomer (60). Als we het meetpunt op de Oost Friesche Plaat representatief achten voor een oppervlak van 7,5 km² (38; 120), dan vindt alleen al in dit deel van de Dollard een anaërobe minerali-

satie plaats van $9,8 \cdot 10^6$ kg C per jaar. Dit komt overeen met ongeveer 30% van de totale jaarlijkse koolstofaanvoer via de Westerwoldsche Aa.

Als gevolg van de hoge sulfaatreductie zijn ook de vrije sulfide, FeS - en pyriet-concentraties in dit deel van de Dollard het hoogst. De "zuurstofschuld" in de bodem, veroorzaakt door de hoge sulfideconcentraties (zie 4.2.1) is hier dus groot. De vrije sulfide-concentratie in het interstitiële water kan oplopen tot $1,5 \mu\text{mol H}_2\text{S} \cdot \text{cm}^{-3}$ (120), zodat vergiftiging van aërobe organismen hier mogelijk is (13; 15; 32). Er is geen duidelijke seizoensvariatie in de vrije sulfideconcentratie. Een mogelijk giftige werking op organismen kan daardoor het gehele jaar door plaats vinden.

11.2.2. Effecten op pelagische en epibenthische organismen

Microscopische waarnemingen aan de soortensamenstelling van het fytoplankton in de Dollard maken duidelijk dat behalve fytoplanktonsoorten die karakteristiek zijn voor het buiten-, en middengebied van het estuarium ook zoetwatersoorten worden ingespoeld vanuit de Westerwoldsche Aa, die tijdelijk een kwantitatief belangrijk deel van het fytoplankton vormen (blauwwieren, zoetwater groenwieren). Gezien hun beperkte zouttolerantie is het twijfelachtig of deze soorten een kwantitatieve rol spelen in de primaire produktie in de Dollard. Verder is de primaire produktie van het fytoplankton in de Dollard toch al erg laag door de grote troebelheid van het water (hoofdstuk 5). De periode, waarin de belichting van het Dollard water boven het minimum voor fytoplanktongroei uitstijgt, is beperkt tot twee zomermaanden, terwijl in het buitengebied van het estuarium deze periode 5 maanden bedraagt. Het is onwaarschijnlijk dat de veenkoloniale lozingen verantwoordelijk zijn voor dit ongunstige lichtklimaat. De toevoer

van nutriënten via de lozingen oefent waarschijnlijk ook geen effect uit op het fytoplankton (en fyto benthos), aangezien de concentraties van deze stoffen in een gebied als de Dollard in meer dan verzadigende concentraties voorkomen (zie hoofdstuk 4).

De biomassa van het zooplankton in de Dollard is vrijwel het gehele jaar beduidend lager dan in de andere deelgebieden (27). Slechts in het najaar (de maanden augustus t/m oktober) is de biomassa in de Eems lager dan in de Dollard. Dit wordt veroorzaakt door een samenspel van factoren, waarvan de lozing van afvalwater er slechts één is, zodat niet de conclusie getrokken mag worden dat de lozingen de verklaring voor deze afwijkende biomassa's vormen.

Het effect van de lozingen op de zooplankton biomassa wordt gemaskeerd doordat de toename van de lozingsactiviteit in de herfst samenvalt met de natuurlijke teruggang van de populaties.

Interpretatie van de garnalen- en visgegevens wordt bemoeilijkt doordat deze organismen actief het zuurstofarme water kunnen ontwijken. Het blijkt echter (127) dat de garnalen het front met sterk vervuild water dat met het getij heen en weer schuift niet altijd voor kunnen blijven. Dit wordt gedeeltelijk veroorzaakt doordat het water boven de bodem een hoger zuurstofgehalte heeft dan het oppervlakte water (zie figuur 11.4). Zodra het zuurstofgehalte vlak boven de bodem, waar de garnalen zich bij voorkeur ophouden, te laag wordt gaan ze naar boven waar de toestand steeds slechter wordt. Wanneer ze zich aan het wateroppervlak concentreren zijn ze een gemakkelijke prooi voor de vele meeuwen die de vaak tamelijk abrupte overgang tussen sterk vervuild- en schoner water dan ook al van verre zichtbaar maken. Het zuurstofarme afvalwater vormt op deze wijze ieder getij weer een val waarin een deel van de aanwezige garnalenpopulatie afsterft.

Ook in de zomermaanden, wanneer het Westerwoldsche Aa water niet geheel zuurstofloos is, werden op de bodem van de geul in de

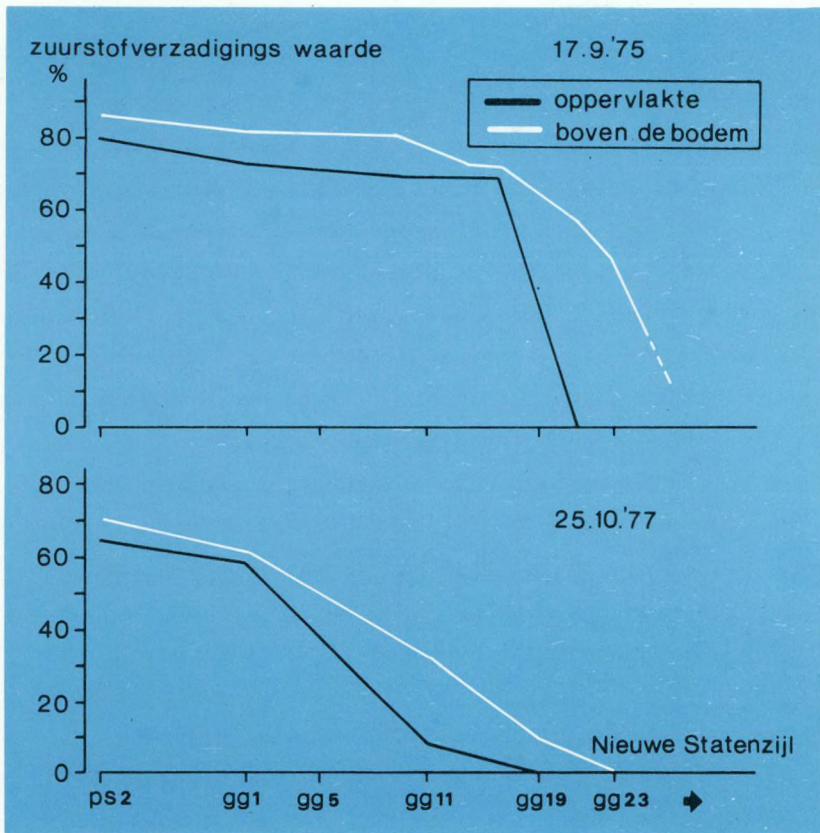


Fig. 11.4. De zuurstofverzadigingswaarde in de hoofdgeul van de Dollard tijdens de campagnetijd in de aardappelmeel industrie. Het zoete zuurstofloze water concentreert zich bovenop het zoutere zuurstofrijke water.

nabijheid van de sluis regelmatig grotere aantallen dode 0-1 jaar oude schol gevonden. Het is niet duidelijk of het lage zuurstofgehalte, de lage saliniteit, of een combinatie hiervan de oorzaak van de sterfte is.

De afwezigheid van vissen boven de platen in het zuid-oostelijk deel van de Dollard moet toegeschreven worden aan het ontbreken van geschikt voedsel, voornamelijk in de vorm van macrobenthos.

In het najaar nemen in het estuarium de populatiedichtheden aan vissen, krabben en garnalen af. Eén van de oorzaken hiervoor is dat in het winterhalfjaar de watertemperaturen buiten hoger zijn dan in het estuarium en een groot aantal vissen de voorkeur geven aan dit relatief warmere water. Hetzelfde geldt voor krabben en garnalen die, omdat hun osmoregulerend vermogen temperatuur afhankelijk is, bij lage temperaturen verlaagde saliniteiten minder goed verdragen. Omdat de Dollard het ondiepste gedeelte van het estuarium is komt temperatuur daling en daarmee de emigratie hier het eerst op gang. Afhankelijk van de strengheid van de winter trekken de dieren naar het buitengebied dan wel nog verder naar buiten. Bij watertemperaturen rond -1°C werden op de platen geen en in de geulen wel vissen, krabben en garnalen gevangen. Uiteraard vindt bij het stijgen van de watertemperatuur een trek in omgekeerde richting plaats.

Er zijn aanwijzingen dat voor een aantal vissoorten (met name sprot, schol, tong en paling) het milieu achter in de Dollard, zoals dat mede onder invloed van de afvalwaterlozing tot stand gekomen is, aantrekkelijk is gedurende een bepaalde periode van het jaar (mei t/m juli). Dit blijkt uit de vangsten van deze vissoorten die dan in de geulen achter in de Dollard belangrijk groter zijn. De aantrekkingskracht van dit gebied wordt waarschijnlijk gevormd door het in die periode voorkomen van grote populaties aasgarnalen (*Neomysis integer*) en vlokreeften (*Gammarus locusta*).

11.2.3. Effecten op benthische organismen

De overspoeling van de Dollardbodem met zuurstofloos water zou een verwoestende werking op het aërobe bodemleven hebben, ware het niet dat door de getij-werking het grootste deel van het sediment twee keer per dag droogvalt. De organismen komen hierdoor met

zuurstof in kontakt en er treedt oxydatie van gereduceerde verbindingen in de bodem op. Niettemin is de zône, waarin de lucht-zuurstof in de vervuilde bodem doordringt uiterst dun. Het geloosde water mengt niet steeds goed met het Dollard water, zodat vuilwaterpakketten incidenteel veel verder in de Dollard doordringen dan berekeningen aangeven. De blootstelling van het bodemleven aan zuurstofloos, vervuild water heeft dan ook een onregelmatig karakter.

De algenpopulaties op de Oost Friesche Plaat vertonen een gradiënt in hun samenstelling, zowel in de campagnetijd als daarbuiten (figuur 11.5). Tijdens de campagne vinden we regelmatig mono-cultures van de diatomeeënsoort *Navicula salinarum* in het gebied dicht bij de spuisluis, terwijl verder weg iets meer gevarieerde vegetaties gevonden worden met soorten die overal in het Eems-Dollard gebied voorkomen (15). In de zomer vinden we een soortgelijke gradiënt, alleen wordt dan direct bij de sluis de diatomeeënsoort *Navicula pigmaea* dominant. Naast deze diatomee vinden we ook in voorjaar en zomer opbloeien van draadvormige blauwwieren, flagellate algen (*Euglena*) of groene algen (*Vaucheria*), die dan ongeveer 50% van de biomassa kunnen uitmaken. Het voorkomen van blauwwieren en flagellate algen wordt nogal eens in verband gebracht met organische vervuiling. In dit geval echter is tenminste de opbloei van kwelderalgen als *Vaucheria* en draadvormige blauwwieren mede te wijten aan de uitdroging die op de hooggelegen stations van de Oost Friesche Plaat optreedt.

Organische vervuiling van het wad bleek in de Dollard, maar ook in de Bocht van Watum (15; 53) en op het Groninger Wad (6; 124) weliswaar de soortsaamenstelling van de diatomeeënpopulaties duidelijk te beïnvloeden, maar leidde niet tot de vestiging van een uitzonderlijke flora. Deze reactie van de micro-flora bleek terug te voeren op de uitstekende aanpassingen van diatomeeën aan hun sediment gebonden leefwijze en de ook normaal voorkomende intensieve mineralisatie in hun milieu. Vele diatomeeënsoorten uit

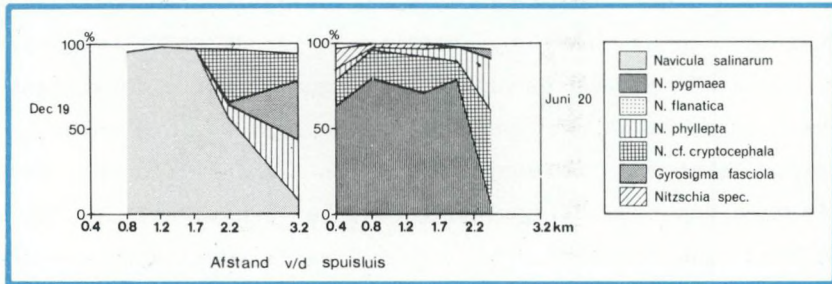


Fig. 11.5. Verdeling van diatomeeën soorten over de Oost Friesche Plaat in de campagnetijd (december) en daarbuiten (juni).

het Eems-Dollard gebied bleken in staat meer dan een maand in zuurstofloze omstandigheden (in het donker) te overleven (13) en waren tevens in staat te groeien door organische verbindingen te metaboliseren (12). De zoutgehalte toleranties waren eveneens hoog (8). Verbindingen zoals NH_3 en H_2S bleken door sommige soorten enkele dagen verdragen te worden (5; 13) in de (giftige) hoge concentraties zoals deze in respectievelijk Westerwoldse Aa-water en bodem voorkomen. Individuele diatomeeënsoorten bleken verschillende combinaties van eigenschappen te bezitten (13; 15; 16; 41). Organische vervuiling van het wad doet kennelijk diverse milieufactoren in de bodem (bijvoorbeeld de zuurstofspanning en de NH_3 -concentratie) zodanig veranderen dat nog steeds enkele van de diatomeeënsoorten die normaal in de Waddenzee voorkomen hieraan aangepast zijn. In extreme gevallen, zoals dicht bij de spuisluis vinden we dan wel soms bijna mono-cultures van diatomeeën. Het voorkomen van deze dominante soorten in de Dollard bleek over een periode van 4 jaar identieke patronen te volgen (16). In dit concrete geval vervullen de diatomeeën dus zeker een signaal-functie, die echter niet zonder meer naar andere situaties over te dragen is.

Het microfytobenthos op de Oost Friesche Plaat komt een groot gedeelte van het jaar voor in hoge dichtheden (10; 17; 45; 49;

75). Mede door de lange belichtingstijden van dit hooggelegen wad bereikt de jaarproduktie de hoogste tot nu toe gepubliceerde waarde voor mariene en estuariene sedimenten (49; 59). De invloed van het veenkoloniale afvalwater hierop is waarschijnlijk nogal indirect. De hoge nutriënten-concentraties in de Dollard vormen vermoedelijk nauwelijks een regulerende factor en verdere verrijking zal, tenminste hier, geen verdere opbloei tot gevolg hebben (9; 17). Wel wordt op de Oost Friesche Plaat de produktiepiek in het voorjaar gevolgd door een stabiele hoge produktie in de zomer, terwijl op andere plaatsen in de Dollard een minimum in de zomer optreedt (49; 59; hoofdstuk 5). Het ontbreken van een zomer-minimum is waarschijnlijk te wijten aan de afwezigheid van grazende macrofauna op het vervuilde wad (10; 23). De grote biomassa en hoge produktiviteit van het microfytobenthos in het zuidoostelijk deel van de Dollard moet dus gezien worden als het resultaat van de voor algenbloei gunstige ligging tesamen met de organische verrijking. De hoge produktiviteit kan, evenals de veranderde soortensamenstelling, nauwelijks als een directe bedreiging voor het Dollard oecosysteem gezien worden.

Op de Oost Friesche Plaat handhaaft zich een meiobenthische populatie in de bovenste 3 mm van het sediment. De diversiteit van deze organismen is in dit gebied echter minimaal en is overal elders in het estuarium groter. Van de verschillende groepen meiobenthos organismen zijn slechts enkele vertegenwoordigers van de nematoden en oligochaeten goed bestand tegen de omstandigheden als hiervoor geschetst. Voor de meeste estuariene meiobenthos soorten is het gemiddelde zoutgehalte rond de spuisluis te laag, terwijl het voor soorten afkomstig uit het zoete water te hoog is. Andere soorten zijn weer niet bestand tegen de incidenteel optredende extremen in zoutgehalte. De belangrijkste nematodensoort, *Eudiplogaster pararmatus*, is levendbarend. Deze vorm van broedzorg waarbij de jongste larven nog niet aan directe milieu-invloeden worden blootgesteld lijkt zeker in het Oost Friesche

Plaat-biotop een selectievoordeel te zijn. Daarnaast is de levenscyclus van de genoemde nematodensoort kort, ongeveer 3 tot 4 weken. Door hun asexuele reproductiewijze zijn de aanwezige oligochaeten in staat tot zeer snelle reproductie waarbij een verdubbeling slechts enkele dagen vergt. De nematoden en oligochaeten die op de Oost Friesche Plaat dominant zijn komen er, vooral in de zomer, dan ook massaal voor (nematoden tot $15 \cdot 10^6$ per m^2 en oligochaeten tot $1 \cdot 10^6$ per m^2). Wanneer de intensiteit van de lozingen toeneemt verdwijnen ook nematodensoorten uit een steeds groter wordend gebied. Dit wordt in tabel 11.1 geïllustreerd aan de hand van *Sabatieria pulchra*, een soort die lage zuurstof-spanning prefereert, en dan ook in het hele estuarium op slikkige plaatsen voorkomt in de zone duidelijk onder het oppervlak. In tabel 11.1 is ook te zien dat voor dit organisme het verstoorde gebied nogal scherp begrensd is.

Afstand tot spui-sluys in km.	0,8	1,2	1,7	2,2	2,7	3,2
september	2	115	69	56	72	80
oktober	4	18	44	65	95	86
november	0	10	3	96	80	-

Tabel 11.1. Afname van de nematodesoort *Sabatieria pulchra* op de monsterstation nabij de spui-sluys te Nieuwe Statenzijl, gedurende de campagnetijd.

De selectie van het milieu op de Oost Friesche Plaat is vooral ten gunste van stress-tolerante soorten met een korte levenscyclus, die het mogelijk maakt het sediment na regelmatig terugkerende ernstige verstoringen snel te rekoloniseren. De meiofauna

in dit systeem bestaat grotendeels uit selectieve diatomeeën-grazers. Dit betekent dat de bij de mineralisatie gevormde bacterie-biomassa bijna niet in de meiofauna voedselketen opgenomen wordt.

Het macrobenthos van de zuidelijke Dollard bestaat eveneens uit weinig soorten en heeft lage dichtheden en biomassa's (22; 23; 60). Dit kan een gevolg zijn van de afvalwaterlozingen. Dit wordt ondersteund door de waarnemingen (176) dat de populatie van de zeeduizendpoot, *Nereis diversicolor*, in dit gebied tijdens de lozingsperiode sterk afnam, waarna in het daaropvolgend voorjaar rekolonisatie plaatsvond door larven. In vergelijking tot de rest van de Dollard valt vooral het ontbreken van *Heteromastus filiformis*, strandgaper, wadslakje en volwassen nonnetje op (23). Het is de vraag of het ontbreken van deze soorten alleen het gevolg van de afvalwaterlozingen is, of ook het gevolg van andere factoren (zie boven) kan zijn. Gezien het feit dat deze soorten in andere delen van de Dollard op zeer slikkige wadden wel voorkomen, mag men verwachten dat de aard van het sediment niet de beperkende factor is. De lage zoutgehalten echter in de zuidelijke Dollard, zouden voor de eerste drie soorten wel beperkend kunnen zijn (155), maar waarschijnlijk niet voor het nonnetje (245). Daarom wordt verondersteld dat het ontbreken van volwassen exemplaren van het nonnetje het gevolg is van de lozingen (22; 23). Het vrijwel ontbreken van macrobenthos wordt in de hand gewerkt door de veel langere levenscyclus en de daarmee gepaard gaande langzamer rekolonisatie na de campagnetijd in de winter.

Ten aanzien van vogels is geen gericht onderzoek gedaan naar de effecten van de lozingen via de Westerwoldsche Aa. De suggestie dat de aanwezigheid van een grote broedpopulatie van kluten in de Dollard te danken zou zijn aan de lozing, moet als onwaarschijnlijk van de hand worden gewezen. De schaarse gegevens betreffende de vogels in de Dollard uit de tijd van voor de lozingen (234) doen weliswaar vermoeden dat kluten toen niet in de Dollard voor-

kwamen, maar het is zeer goed mogelijk dat niet de afvalwaterlozingen maar de vegetatie-ontwikkeling van de kwelders in de Dollard dit gebied aantrekkelijk heeft gemaakt. Kluten stellen namelijk twee belangrijke specifieke eisen aan hun biotoop: de aanwezigheid van een fourageergebied van zeer slijkg sediment, waarin ze met hun snavel organismen kunnen opsporen en uitzeven (in de Dollard voornamelijk de zeeduizendpoot), en in de directe nabijheid daarvan een hogere plantenvegetatie die voldoende schuilplaats biedt aan hun jongen. Dat de combinatie van deze factoren belangrijk is, en niet de afvalwaterlozingen, blijkt uit het feit dat sinds enkele jaren zich ook belangrijke klutenpopulaties vestigen langs de Friese kust, waar soortgelijke situaties van slijgig wad en hoge kwelders zich ontwikkelen (J.B. Hulscher, pers. med.). Het is dan ook aannemelijk dat verandering van de afvalwaterlozingen, en de daaruit voortvloeiende blijvende terugkeer van de zeeduizendpoot op de Oost Friesche Plaat, de klutenpopulaties in de Dollard ten goede zal komen. Dit zou bovendien een positief effect kunnen hebben op het nu al grote aantal doortrekkende kluten. Ten aanzien van andere wadvogelsoorten geldt eveneens dat vergroting van het gebied met een normale macrobenthos populatie hun fourageerareaal uitbreidt.

11.2.4. Samenvatting en conclusies

De effecten van het veenkoloniale afvalwater in de Dollard, zoals die in het voorgaande beschreven zijn, kunnen we vanuit verschillende gezichtspunten samenvatten:

- 1) De verstoring van de zuurstofhuishouding in water en bodem is beperkt tot het zuid-oostelijke deel van de Dollard (een oppervlakte van circa 10 km²). Slechts incidenteel spoelen zuurstofloze water-pakketten uit de hoofdgeul naar buiten. De snelle mineralisatie van de grote hoeveelheid geloosde organische stof

in de zuid-oostelijke Dollard sluit aan bij de van nature hoge reaëratie capaciteit en de sterk verhoogde bacteriële activiteit in dit ondiepe getijdegebied.

- 2) Bij alle onderzochte groepen organismen zien we dat, onder invloed van het afvalwater vooral tolerante en snelgroeiende soorten gaan overheersen. Organismen met een lange levenscyclus verdwijnen voor een groot deel (macrofauna) of vertonen vluchtgedrag (zoals vis en garnalen). Deze veranderingen leiden tot een sterke vermindering van het aantal soorten.
- 3) Het voedselweb van de zuid-oostelijke Dollard, waarin de geloosde organische stof grotendeels wordt verwerkt, is relatief eenvoudig van structuur. De toegevoerde organische stof wordt hierin op een erg onvolledige wijze naar grotere dieren doorgegeven, veeleer wordt het materiaal op het niveau van ééncellige organismen en meiofauna afgebroken.

Naast het vaststellen van de directe lokale effecten moet rekening gehouden worden met de neveneffecten van de veenkoloniale afvalwater lozingen. Deze dragen bijvoorbeeld bij tot de totale nutriënten aanvoer in het estuarium. De veenkoloniale afvalwater lozingen kunnen wel degelijk in het buitengebied bijdragen tot een minder gewenste eutrophieëring (11.4). Naast de veenkoloniale afvalwater lozingen treden in het Eems-Dollard estuarium andere externe stressfactoren op. De beoordeling van synergistische effecten (11.5) is buitengewoon gecompliceerd, maar dient desondanks een belangrijke rol te spelen in de beleids-advisering.

11.3. Verhoogde troebelings van het estuariumwater

11.3.1. Ontwikkeling van de baggeractiviteit

In het Eems-Dollard estuarium wordt ten behoeve van de scheepvaart intensief gebaggerd. Dit is in het verleden niet altijd zo geweest. Aanvankelijk liepen uitsluitend kleinere schepen de havens van Delfzijl en Emden aan, zodat alleen de havens zelf op diepte gehouden moesten worden. Met de groei van de scheepstonnage ontstond de noodzaak om ook de aanlooproutes, zoals het Emders Fahrwasser te verbeteren. De ontwikkelingen in de scheepvaart gingen door en de diepgang van de nieuwe generatie schepen stelde nieuwe eisen aan de diepte van de aanlooproute. Daardoor moesten steeds stroomafwaarts de geulen aan de eisen van scheepvaart worden aangepast. In het begin van de zestiger jaren breidden de baggeractiviteiten zich daarom uit van Emders Fahrwasser tot Oost Friesche Gaatje en Ranselgat. Vanaf 1968 werd, in vol-continu bedrijf, de scheepvaartroute vanaf de 10 meter dieptelijn langs de Noorzeekust tot en met Emden op de gewenste diepte en breedte gehouden.

De hier geschetste ontwikkeling heeft grote gevolgen gehad voor de hoeveelheden sediment die jaarlijks werden verplaatst (figuur 11.6). In de dertiger jaren was de hoeveelheid sediment die jaarlijks werd weggebaggerd ongeveer $5 \cdot 10^6$ ton en dus ongeveer gelijk aan het in hoofdstuk 3 geschatte sedimenttransport vanaf de Noordzee. In 1972 werd ongeveer vijfmaal zoveel sediment verplaatst als er gewoonlijk nodig is om het gebied op te hogen. In latere jaren was de gebaggerde hoeveelheid ook een factor twee tot drie hoger vergeleken met de natuurlijke sedimentaanvoer. De morfologie van het gebied lijkt zich langzamerhand te wijzigen in die zin dat de geulen dieper en de platen hoger zijn geworden. Deze ontwikkeling werd bevestigd van de zijde van het WSA, Emden. Verder onderzoek hiernaar is noodzakelijk, omdat het hier gaat om

kleine jaarlijkse veranderingen die pas over jaren zichtbaar worden.

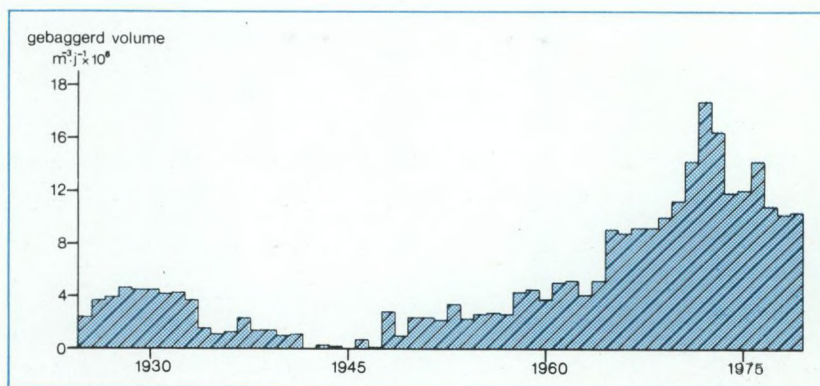


Fig. 11.6. Overzicht van de jaarlijkse hoeveelheden gebaggerd sediment in de periode 1925-1980.

11.3.2. Verband tussen baggeractiviteiten en gesuspendeerd materiaal

De geweldige groei in baggerwerken na de tweede wereldoorlog (figuur 11.6) kan, zoals gezegd, gevolgen hebben gehad voor de sediment-huishouding van deze riviermonding. Dit aspect is onderzocht en ondanks de natuurlijke variaties in het gesuspendeerde materiaal-gehalte veroorzaakt door wisselende getijstroom en wind (zie 3.1.3) werd er een goede correlatie vastgesteld tussen gesuspendeerd materiaal-gehalte en de totale afstand waarover in de scheepvaartroute jaarlijks verbeteringen werden aangebracht (figuur 11.7). Deze resultaten gaven aan dat sedimentopwerveling via de zuigleidingen, slibverspreiding na het storten van de baggerspecie en de continue "overflow" van fijn materiaal uit de bakken van de baggerschepen niet de voornaamste factoren konden zijn bij de storingen in de slibhuishouding.

Dit leidde (77) tot de gedachte dat niet de hoeveelheden ver-

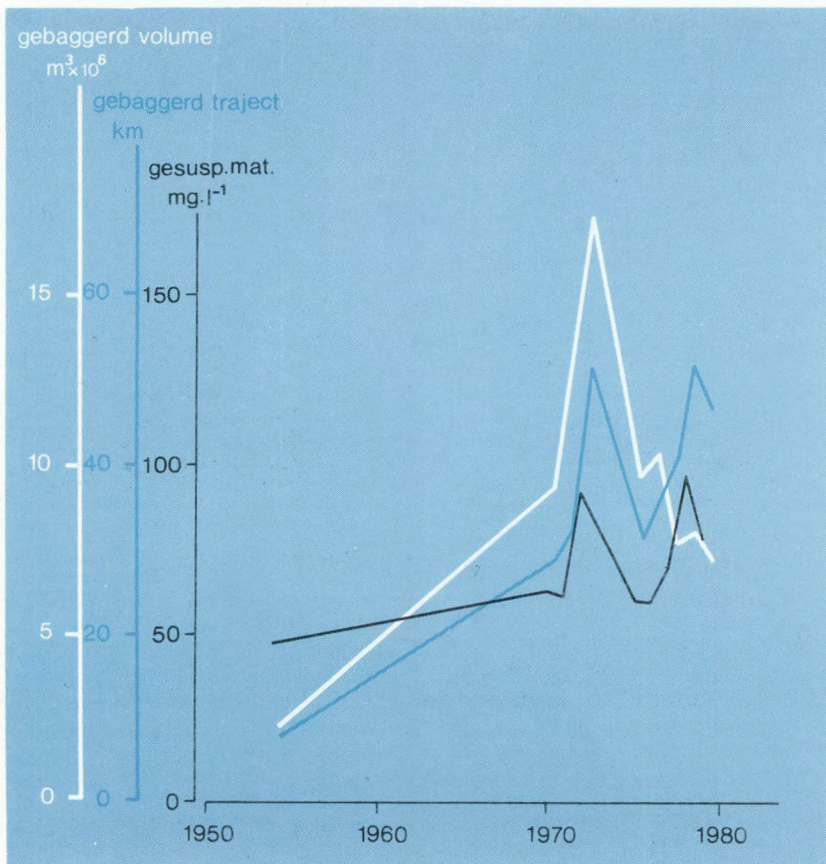


Fig. 11.7. Relatie tussen de gemiddelde gehalten gesuspendeerd materiaal en het gebaggerde volume zowel als het gebaggerde traject gedurende 9 waarnemingsjaren.

plaatst sediment het slibgehalte beïnvloeden maar dat de baggerwerken het estuariene systeem indirect beïnvloeden, doordat het bestaande evenwicht tussen waterbeweging en geulmorfologie verstoord wordt, wat leidt tot een tijdelijke intensivering van de erosie-sedimentatiecyclus. Het gevolg hiervan is een toename in het gemiddelde gesuspendeerd materiaal-gehalte. Deze gedachte werd bevestigd door de morfologische ontwikkelingen van met name het

buitengebied in de zeventiger jaren (77). Verdere ondersteuning werd geput uit de relatief snelle toename van de getij-amplitude bij Emden vergeleken met die van Borkum over dezelfde periode (77).

11.3.3. Effecten op primaire producenten

In hoofdstuk 5 is het belang van het lichtklimaat voor algen uiteengezet. Dit betekent dat jaar op jaar variaties in het gesuspendeerde materiaal-gehalte, en dus het lichtklimaat (tabel 3.2), een belangrijke factor zijn, omdat het direct doorwerkt op de fytoplankton activiteit. Als het lichtklimaat van het water verslechtert dan komt in het voorjaar de fytoplankton ontwikkeling trager op gang, omdat het langer zal duren (figuur 5.1) voordat de kritische lichthoeveelheid nodig voor groei, wordt overschreden. Hierdoor treedt dus een verkorting op van het groeiseizoen. Dit effect zal het meest ingrijpend doorwerken bij veranderingen in de troebelheid van het buitengebied, omdat daar (hoofdstuk 5 en 9) het overgrote deel van de primaire produktie in het water plaatsvindt. Intensieve fytoplankton-opbloeien zijn in dit deel van het estuarium mogelijk door de hoge nutriënten concentraties (4.1).

Het lichtklimaat in het water werkt ook direct door op de fyto-benthos activiteit, omdat bij overspoeling van het wad met voldoende helder water de lichtperiode voor het fyto-benthos wordt verlengd. Dit resulteert daarmee in een verlenging van de dagelijkse lichtperiode en daarmee ook in de dagelijkse fyto-benthos-produktie. Ook dit effect zal voornamelijk een rol spelen in het buitengebied.

11.3.4. Effect op benthische en pelagische fauna

Effecten van verhoogde concentraties anorganisch of slecht verteerbaar organisch gesuspendeerd materiaal (hoofdstuk 8) zouden het gemakkelijkst aantoonbaar moeten zijn voor het zooplankton, dat zich steeds in vrijwel dezelfde watermassa bevindt en niet, zoals het zoobenthos, bloot staat aan sterk wisselende concentraties fytoplankton en zwevende stof in het water.

De concentratie zwevende stof neemt van het buitengebied naar de Dollard en de Eems toe (figuur 3.4) en het aandeel van het fytoplankton neemt af (zie 5.2). Dit betekent dat voor organismen, die gehinderd worden door hoge concentraties ballast-materiaal, de situatie stroomopwaarts ongunstiger wordt. Hun dichtheid en conditie-index zou af kunnen nemen. Echter de grote hoeveelheden zwevende stof in de Dollard en het brakke deel van de rivier de Eems, lijken geen duidelijke invloed op het voorkomen, de dichtheid en de groei van copepoden te hebben. Zij kunnen, ondanks het feit dat ze in een dichte suspensie met veel zand leven de relatief kleine fractie eetbare deeltjes selecteren.

De aanwezigheid van grote hoeveelheden gesuspendeerd materiaal, betekent wel dat het zooplankton veel meer energie moet besteden aan het verzamelen van hun voedsel dan in minder troebel water. Dit kan leiden tot een verlaging van de groei-efficiëntie. Deze hypothese wordt ondersteund door metingen aan copepoden-populaties; het gewicht van volwassen exemplaren in het Eems-Dollard estuarium is namelijk 10% lager dan in de literatuur voor dezelfde soorten wordt gegeven (tabel 11.2). Het lijkt er daarom op dat de conditie van de copepoden in het Eems-Dollard estuarium slechter is dan elders. Maar het is nog onduidelijk of dit komt doordat dit water zoveel meer zwevende stof bevat.

Ook andere groepen in het zooplankton kunnen nadelige gevolgen ondervinden van de hoge concentraties gesuspendeerd materiaal. De ribkwallen bijvoorbeeld die hun prooi (copepoden en meroplankton)

Soort	Eems-estuarium (μg)	Andere estuaria* (μg)	Verskil (%)
<i>Acartia clausi</i> (♀)	6,0	6,1	- 1,6
<i>Acartia tonsa</i> (♀)	6,0	7,1	-15,5
<i>Acartia tonsa</i> (♂)	4,3	4,7	- 8,5
<i>Eurytemora affinis</i> (♀)	5,5	7,9	-30,0
<i>Eurytemora affinis</i> (♂)	4,0	6,8	-41,0
<i>Pseudocalanus elongatus</i> (♀)	9,6	8,2	+17
<i>Temora longicornis</i> (♀)	8,3	12,6	-34

Tabel 11.2. Gemiddelde drooggewichten van calanoïde copepoden in het Eems-Dollard estuarium en literatuur waarden van andere estuaria (158; 162; 163; 181; 217).

vangen door middel van kleverige tentakels, vangen waarschijnlijk ook oneetbaar particulair materiaal. Naarmate de hoeveelheden daarvan toenemen, wordt de verhouding eetbare partikels/oneetbare partikels kleiner. Ribkwallen dringen niet verder in het estuarium door dan tot ongeveer een zoutgehalte van 15. Dit kan echter ook een rechtstreeks gevolg van het verlaagde zoutgehalte zijn.

De filtreerders onder het macrobenthos passen hun filtratiesnelheid zodanig aan de hoeveelheid gesuspendeerd materiaal aan, dat de totale opgenomen hoeveelheid ongeveer constant blijft. Dit betekent dat bij een verschuiving van de verhouding eetbaar materiaal/oneetbaar materiaal in de richting van meer oneetbaar materiaal de opgenomen hoeveelheid voedsel kleiner wordt. Dit leidt tot een tragere groei. De filtreerders leveren dan ook een kleiner aandeel aan de totale macrobenthische produktie in de Dollard dan in het buitengebied (figuur 6.5). Het lijkt aannemelijk dat met name de slechte groei van het macrobenthos in het middengebied en de Dollard mede wordt veroorzaakt door de relatief kleine bijdrage van bruikbare partikels aan de hoge zwevende stof-

concentratie. Verwacht wordt daarom dat bij verlaging van het gehalte gesuspendeerd materiaal er via toename van de primaire produktie een groei-stimulerend effect op de herbivoren zal optreden en dat dit effect voor het filtrerend macrobenthos belangrijk versterkt zal worden door de stijging van het percentage bruikbare organische deeltjes in het particuliere materiaal.

11.3.5. Effecten op geadsorbeerde stoffen

Binnen het BOEDE is geen onderzoek gedaan naar de mobilisatie van micro-verontreinigingen tijdens baggerwerkzaamheden. Het sediment bevat zware metalen en PCB's, alsook de nutriënten fosfaat en silicaat. Onder normale omstandigheden is een groot deel van deze giftige stoffen (en de nutriënten) aan circulatie in het biologische systeem onttrokken. Niettemin vormt het daar een potentieel gevaarlijke afzetting, die in het geheel niet te bestrijden is zoals bij bodemverontreiniging te land wel het geval is. De interactie tussen enerzijds de afzetting van micro-verontreinigingen en nutriënten in het bodemslib en anderzijds de intensieve baggerwerkzaamheden in de Eems-Dollard is tot op heden niet onderzocht. Het moet niet uitgesloten worden dat er door deze omstandigheden een intensievere biologische accumulatie van deze stoffen optreedt dan in minder verstoorde delen van de Waddenzee.

11.4. Verhoogde nutriëntenconcentraties

11.4.1. Inleiding

In de laatste 20 jaar is een sterke stijging in de nutriëntenconcentraties in de kustwateren van de Noordzee waargenomen. Dit wordt voornamelijk veroorzaakt door de toenemende bevolkings-

dichtheid, de invoering van synthetische wasmiddelen en het groot-schalige gebruik van kunstmest. Deze ontwikkelingen op het land hebben tot gevolg gehad dat de hoeveelheid nutriënten die zee-waarts wordt afgevoerd door de rivieren, sterk gestegen is. In tabel 11.3 is de nutriënten-afvoer van de Eems en de Westerwoldsche Aa vergeleken met de nutriënten-afvoer van de Rijn en de Tay (Schotland). Wat opvalt is dat de totale fosforafvoer van de Eems 2,5 keer zo groot is als die van de Westerwoldsche Aa. Voor stikstof is de Eems-afvoer bijna het drievoudige van de Westerwoldsche Aa-afvoer.

	totaal P (ton)	totaal N (ton)	totaal P $\mu\text{mol.l}^{-1}$	totaal N $\mu\text{mol.l}^{-1}$
Eems	2190	18500	21	385
Westerwoldsche Aa	890	6550	74	1205
River Tay	150	1478	1,3	28
Rijn	39610	414950	19	435
geheel west Europa	94794	973010	-	-

Tabel 11.3. Jaarlijkse afvoer en het gemiddelde gehalte van totaal fosfor en totaal stikstof van de Eems en de Westerwoldsche Aa vergeleken met die van de (relatief schone) Schotse River Tay en met die van de (vervuilde) Rijn. Gegevens onder andere ontleend aan 218; RIZA; Mc Manus (Dundee).

Omdat voor de biologie de concentratie van de nutriënten belangrijker is dan de totale afvoer, zijn voor de eerdergenoemde rivieren de gemiddelde nutriëntenconcentraties berekend. (tabel 11.3) De nutriëntenconcentraties blijken in het Westerwoldsche Aa water veruit het hoogst te zijn: de fosforconcentratie is er 55 keer zo hoog en de stikstofconcentratie 45 keer zo hoog als in de Tay. Opvallend is dat de nutriëntenconcentraties in de Eems

gemiddeld net zo hoog zijn als in de Rijn.

De bijdrage van de Eems en de Westerwoldse Aa aan de totale fosfor- en stikstof-afvoer van de de West-Europese rivieren is relatief hoog want terwijl het afgevoerde watervolume maar 1,2 % van het totaal bedraagt, is de fosfor-afvoer 3,2 % en de stikstof-afvoer 2,6 % van het totaal. De hoge nutriëntenconcentraties in het rivierwater leiden eveneens tot verhoogde concentraties nutriënten in het estuarium.

Voor de Westelijke Waddenzee is berekend (188) dat de fosfaatconcentratie in 1970 een factor 3 hoger was dan in 1950. Vergelijken we de fosfaatgegevens van het Eems estuarium hiermee dan blijkt de concentratie-toename tussen 1953 en 1975 bijna 20-voudig en in 1979 bijna 25-voudig te zijn (192; 193). Deze concentratieverhoging in de waterfase is ook in het sediment opgetreden (226).

11.4.2. Effecten van verhoogde nutriëntenconcentraties

Een duidelijk effect van een verhoogde nutriëntenconcentratie in het kustwater is de toename van de primaire produktie. Dit geldt echter niet voor alle primaire producenten. Weliswaar zijn de fosfor- en stikstof-concentraties sterk verhoogd, maar de concentratie van het voor de diatomeeën, de kiezelwieren, essentiële silicaat, is niet verhoogd. De kiezelwieren kunnen de grote hoeveelheden fosfor en stikstof door het relatieve tekort aan silicaat niet benutten omdat de verschillende nutriënten in min of meer vaste onderlinge verhouding ingebouwd worden. Het silicaatgehalte is daarom beperkend voor de groei van de kiezelwieren. Omdat de andere algen geen silicaat nodig hebben, kunnen zij de verhoogde fosfaat- en stikstof-concentraties wel benutten. De toename van de primaire produktie wordt dan ook voornamelijk door soorten als *Phaeocystis pouchetii* verzorgd. De grotere primaire produktie kan op twee manieren tot stand komen:

- 1) de produktie per volume-eenheid kan toenemen door de verhoogde nutriëntengehaltes. Of dit in het Eems estuarium het geval is, kan door het ontbreken van primaire produktie gegevens uit de tijd voor er sprake was van eutrofiëring, niet met zekerheid gezegd worden.
- 2) Het effect van de verhoogde nutriënt-gehaltes kan zich ook uiten in een uitbreiding van het gebied waar de primaire produktie niet door nutriënten beperkt wordt. Doordat het lichtklimaat in grote delen van het estuarium echter zodanig is dat de primaire produktie door de lichthoeveelheid beperkt wordt (zie 11.3.3), kan een grotere primaire produktie ten gevolge van hoge nutriëntenconcentraties alleen in het buitengebied, waar de lichthoeveelheid niet langer beperkend is, optreden (213). De primaire produktie is daar inderdaad opvallend hoog. Ook in dit geval is een vergelijking met vroeger door het ontbreken van gegevens onmogelijk.

Een verlaging van de nutriëntenconcentraties zal het eerst effect hebben op de niet-kiezelalgen. Omdat het sediment echter een grote buffervoorraad nutriënten bevat die slechts geleidelijk afgegeven wordt aan de waterkolom, zal een verlaging van de nutriënten-afvoer met vertraging merkbaar worden in de primaire produktie. Verwacht mag worden dat verlaging van de nutriëntenconcentraties in het water tot veranderingen zal leiden in het successie-patroon van de algensoorten.

Ondanks de hoge nutriëntenconcentraties in het Eems estuarium wijkt de fyto-benthos produktie niet sterk af van die in andere estuaria (49), waaruit opgemaakt kan worden, zoals ook uit experimenteel onderzoek (4; 5; 13) is aangetoond, dat de nutriëntenconcentratie in het water niet van groot belang zijn voor de dichtheidsregulatie van het fyto-benthos. Een eventuele verlaging van de nutriënten-afvoer zal dan ook pas bij uitputting van de in de bodem aanwezige nutriënten-buffer van invloed op het fyto-benthos zijn.

11.5. Niet onderzochte stressfactoren

Naast het onderzoek aan de structuur en functie van het estuarium zijn door het BOEDE de effecten van geloosd organisch afval onderzocht. Steeds duidelijker blijkt echter dat het oecosysteem onderzoek basale gegevens oplevert, die voor de beoordeling van een scala van ingrepen in het estuarium van belang zijn. In veel gevallen is evenwel de noodzakelijke verbinding tussen oecosysteem onderzoek en de specifieke stressfactor (bijvoorbeeld micro-verontreinigingen) nog niet gelegd.

In deze paragrafen wordt een eerste stap gezet door middel van een overzicht van een aantal voorkomende externe stressfactoren (11.5.1). Tevens worden de problemen geschetst, die optreden wanneer meerdere stressfactoren tegelijkertijd op het oecosysteem inwerken (11.5.2)

11.5.1. Overzicht van ingrepen in het estuarium

Het Eems-Dollard estuarium is een intensief door de mens beïnvloed systeem. Naast de onder 11.2 tot en met 11.4 behandelde stressfactoren kunnen een serie bestaande of komende ingrepen in het estuarium genoemd worden, waarbij een gefundeerde evaluatie van de effecten op het oecosysteem nog niet gegeven kan worden. Te vermelden zijn: de belasting met micro-verontreinigingen (zware metalen en gechloreerde koolwaterstoffen), de verontreiniging met olie, lozing van koelwater door de geplande Duitse kerncentrales, zowel als de omvangrijke inpolderingen, havenaanleg en ingrepen in het stroombed van de Eems. Het optreden van botulisme in de Dollard kan eveneens in deze opsomming geplaatst worden. In het volgende zullen enkele voorbeelden van deze stressfactoren besproken worden.

In de jaren 1960-1975 werd 5000 tot 6000 kg kwik per jaar

geloosd in het estuarium, voornamelijk via persleidingen die bij Delfzijl in de Bocht van Watum uitmonden (174; 246). Dit had onder andere tot gevolg dat het kwikgehalte van mosselen in het Eems-Dollard estuarium het hoogst was van alle onderzochte mosselen van de west-Europese kust (244). Kwik adsorbeert sterk aan de fijne fracties van de zwevende stof en komt zo, niet alleen in filtreerders maar na sedimentatie ook in de $< 16 \mu\text{m}$ fracties van de wadbodem, en zo in sediment-eters onder de benthische fauna. Na 1975 werden de kwiklozingen drastisch gereduceerd tot 1000, 330, 150, 70 en 60 kg in de jaren 1976 tot en met 1980 (gegevens RIZA). In 1980 werd in de bovenste laag van het sediment in vrijwel het hele estuarium een kwikgehalte gevonden dat de helft was van de waarden in 1975. Alleen vlak bij het lozingspunt was (nog) geen daling opgetreden (246). De laag met nog steeds aantoonbaar verhoogde kwikconcentraties lijkt langzaam te worden begraven met het dichtslibben en ophogen van de platen in het estuarium. De drastische verlaging van de kwiklozingen heeft al in 1978 geleid tot een verlaging van het kwikgehalte in de puitaal met een factor 2 (174). Deze algemene standvis die binnen het estuarium nauwelijks migreert, is zeer geschikt als indikator van lokale accumulatie van zware metalen in het voedselweb. Maar het sterkst met kwik verontreinigde sediment, van nabij het lozingspunt in de Bocht van Watum, bleek ook in 1981 nog zoveel kwik te bevatten, dat het in experimenten waarbij Waddenzee-nonnetjes, (voornamelijk sediment-etende schelpdieren) aan sedimenten van verschillende lokaties binnen en buiten het estuarium waren blootgesteld, veruit de grootste sterfte veroorzaakte (48% in 40 dagen, tegenover 0-12% voor nonnetjes in andere sedimenten) (175).

Naast de belasting met kwik spelen in het Eems-Dollard estuarium de aanwezigheid van andere zware metalen en PCB's een rol. Aan deze verbindingen is reeds hier en daar onderzoek verricht met betrekking tot de voorkomende concentraties in water, sediment en hogere organismen. Echter, de interacties van deze stoffen met de

lagere organismen, het transport in de estuariene voedselketen en vooral de response van het gehele oecosysteem op deze stoffen zijn nauwelijks onderzocht.

Naar de olieraffinaderij in Emden wordt thans via het Eems-Dollard estuarium $\pm$ 1,5 miljoen ton ruwe olie per jaar aangevoerd met tankers tot 70.000 ton. Een veel grotere hoeveelheid olie wordt getransporteerd via de zogenaamde T.E. route die boven de eilanden langs loopt en waarvan tankers tot 100.000 ton gebruik maken. Daarnaast loopt een gastransport-leiding die ook condensaats meevoert vanaf de Noordzee door het estuarium naar het Duitse vasteland. Er zijn in Nederland concrete plannen om in het buitengebied een leiding voor aanlanding van olie en gas aan te leggen. Al deze olietransporten houden het gevaar in van een ernstige tot zeer ernstige olieverontreiniging in het Eems-Dollard estuarium. Er worden kansberekeningen voor kleine en grotere rampen gegeven in verschillende Rijkswaterstaat-rapporten. Een olieramp is tot nu toe in het estuarium niet opgetreden. Wel vindt er chronische verontreiniging plaats door kleine lozingen vanaf het land, door schepen en bij overslag van olie. Gegevens over hoeveelheden zijn echter niet beschikbaar.

Effecten van olieverontreiniging op het oecosysteem houden uiteraard sterk verband met de omvang ervan, de plaats, en de mogelijkheden om de olie weer te verwijderen voordat deze zich over een groot gebied verspreidt en bijvoorbeeld op de kust of de droogvallende platen terecht komt. Een aan het oppervlak drijvende olievlek zal weliswaar in de eerste plaats vogels en zeehonden treffen, maar de als kleine deeltjes of opgelost in het water opgenomen fracties die vooral aan het zwevend materiaal adsorberen, kunnen over veel grotere gebieden de basis van het voedselweb ernstig aantasten. Door het gebruik van detergentia zouden juist deze aantastingen van de lagere trofische niveaus versterkt kunnen worden. Binnen het BOEDE is volgens dit gezichtspunt een eenmalig onderzoek verricht naar effecten van olie op

benthische micro-algen in kunstmatige situaties (71). Concentraties ruwe olie hoger dan 20 ppm remden de groei van cultures, terwijl het bedekken van algenfilms met een 0,001-0,1 mm dik olie-laagje de fotosynthese-snelheid sterk terug bracht. Tevens werden toxische effecten van lichte olie-fracties en detergentia gevonden. Het is zeer gewenst dat verder biologisch onderzoek langs deze lijn wordt gedaan om in voorkomende gevallen een verantwoorde keus voor een bestrijdingsmethode mogelijk te maken.

Plannen voor inpoldering van een deel van de Leybucht (800 ha.) en de kwelderrand van de Leybucht in het buitengebied van het estuarium (200 ha.) zijn in een vergevorderd stadium. In het "Landesraumordnungsplan" van de deelstaat Niedersachsen staan onder andere een kerncentrale gepland op een nieuw in te dijken stuk van de Rysumer Nacken in het middengebied, en is de zogenaamde "Dollarthafen" gepland op de Geisesteert en een deel van de Geise, het noordelijkste deel van de Dollard. Daartoe zou eveneens de rivier de Eems worden omgeleid zodat deze zuidelijk van de Dollarthafen-inpoldering zou gaan lopen. De Dollarthafen plannen zouden ongeveer 1150 ha. van de Dollard in beslag nemen, 12% van het huidige oppervlak. In het recente verleden hebben in het estuarium en z'n directe omgeving al diverse grote inpolderingen plaats gehad, waarvan de effecten nu al op het estuarium drukken; Eemshaven en Rysumer Nacken (gedeeltelijk).

Oecologische effecten van inpolderingen liggen veelal op de volgende terreinen:

- 1) Een deel van het wad en de prieden wordt aan het totale Waddenzee areaal onttrokken. Een deel van het fourageergebied van vogels en vissen wordt vernietigd. Het oecosysteem wordt kleiner en daardoor kwetsbaarder.
- 2) De inpolderingen betreffen altijd de delen langs de rand: de kwelders en/of de zeer slikkige platen die de grootste biologische activiteit hebben en als fourageer-, broed- en rustgebieden voor veel vogels de grootste waarde hebben. De

kwelders hebben een bijzondere landschappelijke en natuurwetenschappelijke waarde.

- 3) Door de inpolderingen, en in het bijzonder de geplande Dollarthafen, worden waterbeweging, zoutregime en evenwicht van erosie en sedimentatie op grootschalige wijze veranderd. Sommige van deze veranderingen zijn wellicht redelijk goed te voorspellen, hun gezamenlijke effecten op het oecosysteem (dat buiten de directe inpoldering ligt) zijn dat in veel mindere mate.
- 4) De binnen de aangelegde polder plaatsvindende activiteit heeft negatieve uitstralingseffecten op het buiten de polder gelegen wad. In de Leybucht polder is een grootschalige recreatie-industrie gepland waarvan de activiteit ongetwijfeld niet tot de polder beperkt zullen blijven. De kerncentrale op de Rysumer Nacken zal naast koelwater en chloor mogelijk ook radioactiviteit op het estuarium lozen. Er wordt een olie-gas leiding vanaf blok F₃ op het continentale plat van de Noordzee door de oostelijke Waddenzee naar het vaste land gelegd omdat daar de Eemshaven ligt.

Er is een groot aantal rapporten geschreven over oecologische effecten van inpolderingen en industriële activiteiten in die polders in het Eems-Dollard estuarium (148; 150; 153; 155; 167; 243). Gegevens daarvoor werden onder andere ontleend aan het BOEDE-project, terwijl soms onderzoekers bij het opstellen van deze rapporten meewerkten (zie hoofdstuk 2). Lang niet alle mogelijke effecten van alle inpolderingen zijn uit de nu beschikbaar zijnde gegevens en inzichten af te leiden. Niettemin blijkt uit deze voorbeelden dat oecosysteem onderzoek, zonder gericht te zijn op vraagstukken van inpolderingen, toch basale gegevens levert, die voor de beleidsadvisering nodig zijn.

11.5.2. Cumulatieve effecten van stress

In onderzoek aan individuele organismen blijkt regelmatig dat combinaties van stressfactoren veel minder goed verdragen worden dan wanneer dezelfde stressfactoren apart optreden. Het gezamenlijke of synergistische effect van de gecombineerde stress is vaak groter dan te verwachten is op grond van de bijdrage van ieder van de stressfactoren afzonderlijk. Synergistische effecten van stress zijn evenzogoed belangrijk voor organismen aan de basis van de voedselketen (zoals vastgesteld binnen het BOEDE-project) als ook voor top-carnivoren. Zo zullen broedvogels in de Dollard in aantal afnemen door de inpoldering van hun fourageergebied, maar ook door verkleining en verstoring van hun broedplaatsen, terwijl het broedsucces per broedpaar verlaagd is door hoge PCB en zware metalen concentraties in de vogels en hun voedsel. Benthische diatomeeën soorten zijn erg tolerant tegen milieu-extremen, zoals bijvoorbeeld een wisselend zoutgehalte. Toch bleken deze soorten tot bepaalde delen van de estuariene zoutgradiënt beperkt te zijn door het tegelijkertijd optreden van uiteenlopende stressfactoren (15; 16; 72). Ook dit effect is een geval van synergisme, zij het dan dat hierbij "natuurlijke" stressfactoren in het spel zijn.

Synergistische effecten op geïsoleerde estuariene organismen zijn redelijk goed te onderzoeken. Maar welke zijn de cumulatieve effecten van de besproken externe stressfactoren, die op het gehele oecosysteem inwerken?

Het estuariene oecosysteem, voorzover dat met de beschikbare methoden kon worden onderzocht, vertoont tegen grootschalige ingrepen, zoals lozing van het veenkoloniaal afvalwater een erg grote flexibiliteit. Of introduceren we daarbij reeds sublethale effecten in het gehele estuarium? Of raakt de genen-pool van brakwater-organismen op de lange termijn verkleind? In hoeverre is het estuarium nu reeds afhankelijk van hernieuwde introductie uit minder aangetaste gebieden in de omgeving? Is het verdwijnen van

de Zuiderzee haring, de houting, de zalm en de tuimelaar reeds een teken van een afkalvend natuurlijk systeem? Vergroten we de kans op weinig frequente biologische ongevallen, zoals botulisme in de Dollard en ongewenste algenbloeien langs de kust? De beantwoording van deze vragen wordt nog onoverzichtelijker als we de syner-gistische effecten van alle ingrepen in het Eems-Dollard estuarium mee willen beschouwen. Een benadering van zulke gecompliceerde vragen is mogelijk te ontwikkelen als een uitbouw van het bestaan-de oecosysteemonderzoek.

12. Summary and Zusammenfassung

12.1. Summary

This book, written primarily for a readership of decision makers in the various government agencies concerned with the management of the estuary, describes the Ems-Dollard ecosystem and the forces operating on the ecosystem. The book contains the result of a multi-disciplinary investigation, called the BOEDE project, into the structure and function of an estuarine ecosystem which is heavily stressed by organic wastes from the potato-processing industry.

The first two chapters describe the research structure and the scientific approach underlying the investigation.

Chapter 3 treats the hydrography of the area and gives an introduction to the biology of the system.

In chapter 4 an overview of the behaviour of nutrients is given, as well as a description of the oxygen cycle.

Chapters 5-7 describe the main biological components and the processes regulating them; both planktonic and benthic primary production, zoobenthos, zooplankton, nekton and both aerobic and anaerobic bacteria are treated in these chapters.

Chapter 8 is devoted to dead organic material (detritus), its composition, and the mineralization of it.

In chapter 9 the entire system is taken into consideration by comparing average biomasses and carbon fluxes. In chapter 10 simulation models are presented which describe the dynamical behaviour of the system. A general description of the modelling procedure as well as some results are given.

The final chapter examines the role of the man-made stresses to the Ems-Dollard estuary, and the ways in which these stresses influence the ecosystem.

12.2. Zusammenfassung

Dieses Buch, wurde hauptsächlich geschrieben für Beamte auf allen Verwaltungsebenen, die Entscheidungen treffen bezüglich des Estuars. Es beschreibt das Oekosystem des Ems-Dollard Estuars und die Einflüsse auf dieses Oekosystem. Das Buch enthält die Ergebnisse einer multidisziplinären Untersuchung (BOEDE-Projekt genannt) der Strukturen und Funktionen eines estuarinen Oekosystems das den Abwässern der Kartoffelverarbeitenden Industrie ausgesetzt ist.

Die ersten zwei Kapitel erläutern die Struktur der Untersuchung und den wissenschaftlichen Einstieg in das Projekt.

Im dritten Kapitel wird die Hydrographie des Estuars erörtert, und eine Einleitung in die Biologie des Systems gegeben.

Kapitel vier gibt eine Uebersicht über das Verhalten der Nährsalze und eine Beschreibung des Sauerstoffhaushalts des Gebietes.

Die Kapitel fünf bis sieben legen die wichtigsten biologischen Komponenten und die Prozesse, durch die diese reguliert werden, dar, darunter die primäre Produktion, sowohl planktonisch als benthisch, das Zoobenthos, das Zooplankton, das Nekton und aerobe sowie anaerobe Bakterien.

Kapitel acht ist dem leblosen organischen Material gewidmet (Detritus); sowohl seine chemische Zusammensetzung als die mineralisation werden behandelt.

Kapitel neun erörtert die Kohlenstoffströme durch das System, und zwar nach statischem Gesichtspunkt auf der Grundlage von Jahresmittelwerten. In Kapitel zehn wird diese statische

Betrachtungsweise abgelöst durch eine dynamische; die mathematischen Simulationsmodelle, wie sie von der BOEDE Projektgruppe entwickelt wurden, werden hier vorgeführt, und einige der damit erzielten Ergebnisse werden dargelegt.

Das letzte Kapitel beschreibt die vom Menschen verursachte Belastung des Ems-Dollard Estuars mit ihren Auswirkungen auf das Oekosystem.

13. Publicaties en rapporten van het BOEDE en overige geciteerde literatuur

13.1. Publicaties en rapporten van het BOEDE

1. Voordrachten, gehouden tijdens de informatiedag Biologisch Onderzoek Veenkoloniaal Afvalwater 12 december 1975. BOEDE Publ. & Versl. **1976-1**: 1-62.
2. Jaarverslag 1976. Biologisch Onderzoek Veenkoloniaal Afvalwater. BOEDE Publ. & Versl. **1977-3**: 1-84.
3. ADMIRAAL, W. Studie van de benthische diatomeeënflora in laboratorium-ecosystemen. BOEDE Publ. & Versl. **1974-4**: 1-57.
4. ADMIRAAL, W. Influence of various concentrations of orthophosphate on the division rate of an estuarine benthic diatom, *Navicula arenaria*. Mar. Biol. **42**: 1-8, 1977.
5. ADMIRAAL, W. Tolerance of benthic diatoms to high concentrations of ammonium, nitrite, nitrate and phosphate in relation to their distribution in an estuary. Mar. Biol. **43**: 307-315, 1977.
6. ADMIRAAL, W. Experiments with estuarine benthic diatoms in laboratory ecosystems. Bot. Mar. **20**: 479-485, 1977.
7. ADMIRAAL, W. Influence of light and temperature on the growth rate of estuarine diatoms in culture. Mar. Biol. **39**: 1-9, 1977.
8. ADMIRAAL, W. Salinity tolerance of benthic estuarine diatoms as tested with a rapid polarographic measurement of photosynthesis. Mar. Biol. **39**: 11-18, 1977.
9. ADMIRAAL, W. Experiments on the ecology of benthic diatoms in the Eems-Dollard estuary. BOEDE Publ. & Versl. **1980-3**: 1-125 (proefschrift).
10. ADMIRAAL, W., L.A. BOUWMAN, L. HOEKSTRA & K. ROMEYN. Qualitative and quantitative interactions between microphytobenthos and herbivorous meiofauna on a brackish intertidal mudflat. Int. Rev. ges. hydrobiol. **68**, 1983 (in druk).
11. ADMIRAAL, W., R.W.P.M. LAANE & H. PELETIER. Participation of diatoms in the amino acid cycle of coastal waters; uptake and excretion in cultures (in voorbereiding).
12. ADMIRAAL, W. & H. PELETIER. Influence of organic compounds and light limitation on the growth rate of estuarine

- benthic diatoms. *Br. phycol. J.* **14**: 197-206, 1979.
13. ADMIRAAL, W. & H. PELETIER. Sulphide tolerance of benthic diatoms in relation to their distribution in an estuary. *Br. phycol. J.* **14**: 185-196, 1979.
 14. ADMIRAAL, W. & H. PELETIER. Influence of seasonal variation in temperature and light on the growth rate of cultures and natural populations of intertidal diatoms. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **2**: 35-43, 1980.
 15. ADMIRAAL, W. & H. PELETIER. Distribution of diatom species on an estuarine mudflat and experimental analysis of the selective effect of stress. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* **46**: 157-175, 1980.
 16. ADMIRAAL, W., H. PELETIER & T. BROUWER. Experimental analysis of the seasonal succession patterns of diatom species on an intertidal mudflat (in manuscript).
 17. ADMIRAAL, W., H. PELETIER & H. ZOMER. Observations and experiments on the population dynamics of mudflat diatoms. *Est. Coast. Shelf Sci.* **14**: 471-487, 1982.
 18. ADMIRAAL, W. & D. WERNER. Utilization of limiting concentrations of orthophosphate and production of extra cellular organic phosphate in cultures of marine diatoms. *J. of Plankton Res.* **5**, 1983 (in druk).
 19. ARKEL, M.A. van. Some results of a survey of the macrobenthic fauna of the Ems-Dollard estuary (Eastern Dutch Wadden Sea). *Hydr. Biol. Bull.* **11**: 15-16, 1977.
 20. ARKEL, M.A. van & M. MULDER. A device for quantitative sampling of benthic organisms in shallow water by means of a flushing technique. *Neth. J. Sea Res.* **9**: 365-370, 1975.
 21. ARKEL, M.A. van & M. MULDER. Onderzoek naar het effect van lozingen van organische stof, via de persleiding veenkoloniaal afvalwater, op kokkel-populaties (*Cardium edule*) in de Bocht van Watum (Eems-Dollard estuarium). *BOEDE Publ. & Versl.* **1979-7**: 1-21.
 22. ARKEL, M.A. van & M. MULDER. Inventarisatie van de macrobenthische fauna van het Eems-Dollard estuarium. *BOEDE Publ. & Versl.* **1979-2**: 1-122.
 23. ARKEL, M.A. van & M. MULDER. Macrobenthische fauna van het Eems-Dollard estuarium: een kwalitatieve survey (1978); een kwantitatieve survey (1979); veranderingen in een periode van vijf jaar. *BOEDE Publ. & Versl.* **1982-6**: 1-63.
 24. ARKEL, M.A. van & M. MULDER. Produktie van macrobenthische fauna in het Eems-Dollard estuarium. *BOEDE Publ. & Versl.* (in voorbereiding).
 25. ARKEL, M.A. van & M. MULDER. Macrobenthische fauna van het Eems-Dollard estuarium: een kwantitatieve survey (1981) van het "buitengebied". *BOEDE Publ. & Versl.* (in voorbereiding).

26. BARETTA, J.W. Seasonal fluctuations in the zooplankton of the Ems-Dollard estuary. *Hydr. Biol. Bull.* **11**: 12-13, 1977.
27. BARETTA, J.W. Het zoöplankton van het Eems-Dollard estuarium, soorten aantallen, biomassa en seizoensfluctuaties. *BOEDE Publ. & Versl.* **1980-5**: 1-40.
28. BARETTA, J.W. The zooplankton of the Ems estuary: quantitative data. In N. DANKERS, H. KUHL & W.J. WOLFF. *Invertebrates of the Wadden Sea*. Balkema, Rotterdam: 145-153, 1981.
29. BARETTA, J.W. Distribution and abundance of zooplankton in the Ems-Dollard estuary (in manuscript).
30. BARETTA, J.W., J.G. BARETTA-BEKKER, V.N. de JONGE, L.A. VILLERUS & P. de WOLF. Slibspecielozingen in het Eems estuarium nabij Delfzijl, zoals gemeten volgens verschillende meetmethoden. *BOEDE Publ. & Versl.* **1980-4**: 1-34.
31. BEVERDAM, H. & H.G.J. SCHRÖDER. Modellerings van de zwavelcyclus. *BOEDE Publ. & Versl.* **1980-9**: 1-24.
32. BOUWMAN, L.A. Investigations on Nematodes in the Ems-Dollard estuary. *Annalen Kon. Belg. Ver. voor Dierk.* **108**: 103-105, 1978.
33. BOUWMAN, L.A. A survey of nematodes from the Ems estuary: Part I: Systematics. *Zoöl. Jahrb. Syst.* **108**: 335-385, 1981.
34. BOUWMAN, L.A. The meiofauna of the Ems estuary. In: DANKERS, KUHL & WOLFF (eds.). *Invertebrates of the Wadden Sea*. Balkema, Rotterdam: 153-158, 1981.
35. BOUWMAN, L.A. A survey of nematodes from the Ems estuary: Part II: Ecology. *Zoöl. Jahrb. Syst.* (in druk).
36. BOUWMAN, L.A. Systematics, ecology and feeding biology of estuarine nematodes. *BOEDE Publ. & Versl.* (proefschrift, in voorbereiding).
37. BOUWMAN, L.A., K.E. HEMMES, E.B. JANSSEN & V.N. de JONGE. Distribution, seasonal changes, vertical migratory behaviour and food requirements of some dominant estuarine harpacticoids (in voorbereiding).
38. BOUWMAN, L.A. & A.J. KOP. De Dollard, de invloed van afvalwaterlozingen op het oecosysteem. *Natuur en Techniek* **47**: 668-683, 1979.
39. BOUWMAN, L.A., K. ROMEYN & W. ADMIRAAL. On the ecology of meiofauna in an originally polluted estuarine mudflat. *Est. Coast. Mar. Science* (in voorbereiding).
40. BOUWMAN, L.A., K. ROMEYN, D.R. KREMER & F.B. van ES. Occurrences and feeding biology of some nematode species in estuarine Aufwuchs-communities. *Mar. Ecol. prog. Ser.* (in voorbereiding).
41. BROUWER, T. Experimenteel onderzoek naar oorzaken van seizoenssuccessie van diatomeeënsoorten in de Dollard. *BOEDE Publ. & Versl.* **1981-4**: 1-23.

42. BROUWER, C.W. Reproductie van enkele nematodensoorten bij verschillende zoutgehalten en temperaturen en de consumptie van enkele diatomeeën. BOEDE Publ. & Versl. (in voorbereiding).
43. BUURT, G. van. Invloed van licht en temperatuur op de productiviteit van benthische diatomeeën gemeten volgens de ^{14}C methode. BOEDE Publ. & Versl. 1975-2: 1-23.
44. COLIJN, F. Biomassa, primaire produktie en soortensamenstelling van benthische diatomeeën op het Groninger wad. BOEDE Publ. & Versl. 1974-1: 1-54.
45. COLIJN, F. Primary production measurements in the Ems-Dollard estuary during 1975 and 1976. BOEDE Publ. & Versl. 1978-1: 1-21.
46. COLIJN, F. Light absorption in the waters of the Ems-Dollard estuary and its consequences for the growth of phytoplankton and microphytobenthos. Neth. J. Sea Res. 15: 196-216, 1982.
47. COLIJN, F en G. van BUURT. Influence of light and temperature on the photosynthetic rates of marine benthic diatoms. Mar. Biol. 31: 209-214, 1975.
48. COLIJN, F & K. DIJKEMA. Species composition of benthic diatoms and distribution of chlorophyll a on a intertidal flat in the Dutch Wadden Sea. Mar. Ecol. Prog. Ser. 4: 9-21, 1981.
49. COLIJN, F & V.N. de JONGE. Primary production of microphytobenthos in the Ems-Dollard estuary. Mar. Ecol. Prog. Ser., 1983 (in druk).
50. COLIJN, F. & D.J.H. LUDDEN. The primary production of phytoplankton in the Ems-Dollard estuary (in voorbereiding).
51. COLIJN, F & L. VENEKAMP. Benthic primary production in the Ems-Dollard estuary during 1975. Hydr. Biol. Bull. 11: 16-17, 1977.
52. N. DANKERS & R.W.P.M. LAANE. A comparison of wet oxydation and loss of ignition of organic material in suspended matter (in manuscript).
53. R. DEKKER. Belasting van het Eems-Dollard estuarium met organische stof door de nieuwe persleiding veenkoloniaal afvalwater Bierum in december 1977: effecten op de biomassa van benthische diatomeeën. BOEDE Publ. & Versl. 1979-5: 1-22.
54. DIJKEMA, K.S. Verkennend onderzoek naar de invloed van abiotische factoren op de benthische diatomeeën in de oostelijke Waddenzee. BOEDE Publ. & Versl. 1975-4: 1-47.
55. ES, F.B. van. A preliminary carbon budget for a part of the Ems estuary: the Dollard. Helgoländer wiss. Meeresunters. 30: 283-294, 1977.
56. ES, F.B. van. Mineralization in the Ems-Dollard estuary. Effects on carbon and oxygen budgets. Hydr. Biol. Bull. 11: 12, 1977.

57. ES, F.B. van. Bacteriën in een Wadden-oecosysteem. In: H. VELDKAMP (ed), Oecologie van micro-organismen. Wageningen: 86-106, 1980.
58. ES, F.B. van. Some aspects of the flow of oxygen and organic carbon in the Ems-Dollard estuary. BOEDE Publ. & Versl. 1982-5: 1-121 (proefschrift).
59. ES, F.B. van. Community metabolism of intertidal flats in the Ems-Dollard estuary. Mar. Biol. 66: 95-108, 1982.
60. ES, F.B. van, M.A. van ARKEL, L.A. BOUWMAN & H.G.J. SCHRÖDER. Influence of organic pollution on bacterial, macrobenthic and meiobenthic populations in intertidal flats in the Dollard. Neth. J. Sea Res. 14: 288-304, 1980.
61. ES, F.B. van & V.N. de JONGE. Belasting van het Eems-Dollard estuarium door de persleiding veenkoloniaal afvalwater: effecten op mineralisatie en zuurstofhuishouding in het water boven de plaat Paap-Hond. BOEDE Publ. & Versl. 1979-3: 1-21.
62. ES, F.B. van, H.J. LAANBROEK & H. VELDKAMP. Microbial ecology, an overview. Soc. Gen. Microbiol. Symposium Dundee (in druk), 1983.
63. ES, F.B. van & R.W.P.M. LAANE. The utility of organic matter in the Ems-Dollard estuary. Neth. J. Sea Res. 16: 300-314, 1982.
64. ES, F.B. van & L.-A. MEYER-REIL. Biomass and metabolic activity of heterotrophic marine bacteria. Advances Microbiol. Ecol. 6: 111-170, 1982.
65. ES, F.B. van & P. RUARDIJ. The use of a model to assess factors affecting the oxygen balance in the water of the Dollard. Neth. J. Sea Res. 15: 313-330, 1982.
66. ES, F.B. van, H.G.J. SCHRÖDER & A.J. KOP. Belasting van het Eems-Dollard estuarium met organische stof door de persleiding veenkoloniaal afvalwater in december 1977: effecten op het sediment en bacteriepopulaties. BOEDE Publ. & Versl. 1978-2: 1-33.
67. FORMSMA, J.J. Lengte-gewicht relaties, groeisnelheid en productiviteit van Eurytemora affinis. BOEDE Publ. & Versl. 1978-4: 1-26.
68. GORDON, D.C. jr. & J.W. BARETTA. A preliminary comparison of two turbid coastal ecosystems: the Dollard (Neth.-FRG) and the Cumberland Basin (Canada). Hydr. Biol. Bull. 16: 255-267, 1982.
69. HELDER, W. & P. RUARDIJ. A one dimensional mixing and flushing model of the Ems-Dollard estuary: calculation of time scales at different river discharges. Neth. J. Sea Res. 15: 293-312, 1982.
70. HOFMAN, P.A.G. Sulfaat reductie en co-metabolisme door van het wad geïsoleerde sulfaat reducerende bacteriën. BOEDE Publ. & Versl. 1982-3: 1-23.

71. HYLKEMA, H. & F. ROORDA. Oriënterend onderzoek naar de invloed van olieverontreiniging op groei en fotosynthese van benthische diatomeeënkultures, geïsoleerd uit het Eems-Dollard estuarium. BOEDE Publ. & Versl. 1978-3: 1-48.
72. JONGE, L. de & W. ADMIRAAL. Competition in mixed cultures of diatoms, selective effects of physico-chemical conditions (in voorbereiding).
73. JONGE, V.N. de. Density gradient separation of microbenthos from estuarine sediments. Hydr. Biol. Bull. 11: 13-14, 1977.
74. JONGE, V.N. de. Quantitative separation of benthic diatoms from sediments using density gradient centrifugation in the colloidal silica Ludox-TM. Mar. Biol. 51: 267-278, 1979.
75. JONGE, V.N. de. Fluctuations in the organic carbon and chlorophyll-a ratios for estuarine benthic diatom populations. Mar. Ecol. Progr. Ser. 2: 345-353, 1980.
76. JONGE, V.N. de. Influence of currents and waves on the mobilisation of benthic diatoms living on tidal flats. Hydr. Biol. Bull. 15: 197, 1981.
77. JONGE, V.N. de. Relations between annual dredging activities, suspended matter concentrations, and the development of the tidal regime in the Ems-estuary. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 40(suppl.1): 289-300, 1983.
78. JONGE, V.N. de. Some aspects of sediment transport through the Marsdiep tidal inlet (Western Dutch Wadden Sea) (in voorbereiding).
79. JONGE, V.N. de. The occurrence of epipsammic diatom populations: a result of interaction between physical sediment sorting and species properties. Est. Coast. Shelf. Sci. (in voorbereiding).
80. JONGE, V.N. de & J. van den BERGS. An experimental study on interactions between waterflow and resuspension of estuarine sediment layers with unevenly distributed benthic diatom populations (in voorbereiding).
81. JONGE, V.N. de & J.E.E. van BEUSEKOM. Relationships between resuspension of sediments and phytobenthos in the Ems estuary (in voorbereiding).
82. JONGE, V.N. de & L.A. BOUWMAN. A simple density separation technique for quantitative isolation of meiobenthos using colloidal silica Ludox T.M. Mar. Biol. 42: 143-148, 1977.
83. JONGE, V.N. de & F. COLIJN. Distribution and fluctuations in phytobenthos-biomass in the Ems estuary (in voorbereiding).
84. JONGE, V.N. de & F.B. van ES. Invloed van de persleiding veenkoloniaal afvalwater op de nutriënten verdeling boven de droogvallende platen in een deel van het Eems-

- Dollard estuarium. BOEDE Publ. & Versl. **1979-4**: 1-28.
85. JONGE, V.N. de & L.A. VILLERIUS. Interference of sulphide in inorganic phosphate determination in natural waters. Mar. Chem. **9**: 191-197, 1980.
 86. JONGE, V.N. de & L.A. VILLERIUS. Experimental observations on the influence of pH and suspended matter concentrations on the formation and disappearance of reactive silicate (in voorbereiding).
 87. KOENE, H. Reproductie en eetgedrag van *Amphichaeta sannio* (oligochaeta). BOEDE Publ. & Versl. **1981-1**: 1-23.
 88. KOOLE, L. De relatie tussen fluorescentie en opgelost organisch koolstof. BOEDE Publ. & Versl. **1980-10**: 1-22.
 89. KREMER, D.R. Experimentele bepaling van de consumptie-snelheid van ^{14}C gelabelde bacteriën en diatomeeën door enige estuariene nematodensoorten. BOEDE Publ. & Versl. (in voorbereiding).
 90. LAANE, N.C.M. Bijdrage tot de bestudering van de meiofauna in het Eems-Dollard estuarium: ATP- en organische koolstofmetingen in sedimenten. BOEDE Publ. & Versl. **1974-3**: 1-43.
 91. LAANE, R.W.P.M. Applicability of the modified phenol-sulphuric acid method for the determination of carbohydrates in estuarine waters. BOEDE Publ. & Versl. **1979-8**: 1-12.
 92. LAANE, R.W.P.M. Conservative behaviour of dissolved organic carbon in the Ems-Dollart estuary and the Western Wadden Sea. Neth. J. Sea Res. **14**: 192-199, 1980.
 93. LAANE, R.W.P.M. Some observations on the lipid concentration in the Ems-Dollart estuary and the Western Wadden Sea. Est. Coast. Mar. Sci. **10**: 589-596, 1980.
 94. LAANE, R.W.P.M. The composition and distribution of dissolved fluorescent substances in the Ems-Dollart estuary. Neth. J. Sea Res. **15**: 88-99, 1981.
 95. LAANE, R.W.P.M. Chemical characteristics of the organic matter in the waterphase of the Ems-Dollart estuary. BOEDE Publ. & Versl. **1982-6**: 1-134 (proefschrift).
 96. LAANE, R.W.P.M. Influence of pH on the fluorescence of dissolved organic matter. Mar. Chem. **11**: 395-401, 1982.
 97. LAANE, R.W.P.M. Sources of dissolved organic carbon in the Ems-Dollart estuary: the rivers and phytoplankton. Neth. J. Sea Res. **15**: 331-339, 1982.
 98. LAANE, R.W.P.M. Seasonal distribution of dissolved and particulate amino acids in the Ems-Dollart estuary. Oceanol. Acta **6**: 105-109, 1983.
 99. LAANE, R.W.P.M. Seasonal distribution of dissolved and particulate carbohydrates in the Ems-Dollart estuary (in voorbereiding).
 100. LAANE, R.W.P.M., M.W. MANUELS & W. STAAL; A procedure for enriching and cleaning up Rhodamine B and Rhodamine WT

- in natural waters using a Sep-pak C18 cartridge. Water Res. (in druk).
101. LAANE, R.W.P.M & L. KOOLE. The relation between fluorescent and dissolved organic carbon in the Ems-Dollart estuary and the Western Wadden Sea. Neth. J. Sea Res. **15**: 217-227, 1982.
 102. LUBBERDING, H.J. De chemische samenstelling van benthische diatomeeën in het Eems-Dollard estuarium. BOEDE Publ. & Versl. **1975-3**: 1-22.
 103. LUDDEN, D.J.H. De primaire produktie van het fytoplankton in het Eems-Dollard estuarium. BOEDE Publ. & Versl. **1980-8**: 1-46.
 104. LUDDEN, D.J.H., W. ADMIRAAL & F. COLIJN. The cycling of carbondioxide and oxygen in layers of marine microphytes, a simulation model and its ecological implications (in voorbereiding).
 105. MALSCHAERT, H. Experimenteel onderzoek naar de invloed van gesuspendeerd slib op de groei van kokkels (*Cerastoderma edule*). BOEDE Publ. & Versl. **1980-6**: 1-34.
 106. MULDER, M. & M.A. van ARKEL. An improved system for quantitative sampling of benthos in shallow water using the flushing technique. Neth. J. Sea Res. **14**: 119-122, 1980.
 107. MULDER, M. & A. STAM. The macrobenthic fauna in a discharge area for TiO_2 waste acid in the North Sea: a baseline study. BOEDE Publ. & Versl. **1982-1**: 1-49.
 108. NIENHUIS, H. De rol van de epipsamnische diatomeeën in het Eems-Dollard estuarium. BOEDE Publ. & Versl. **1975-1**: 1-34.
 109. ROESSINK, G.L. De microverspreiding van benthische diatomeeën en een herbivore nematode op het droogvallende wad. BOEDE Publ. & Versl. (in voorbereiding).
 110. ROMEYN, K. Een inventarisatie van de nematoden fauna van de Dollard en de rol van diatomeeën als voedsel voor enkele nematodensoorten. BOEDE Publ. & Versl. **1980-7**: 1-40.
 111. ROMEYN, K. & L.A. BOUWMAN. Foodselection and consumption by estuarine nematodes. Hydr. Biol. Bull. (in druk).
 112. ROMEYN, K., L.A. BOUWMAN & W. ADMIRAAL. Ecology and cultivation of the herbivorous brackish water nematode *Eudiplogaster pararmatus* (Rhabditidae, W. Sneider 1937) (in voorbereiding).
 113. RUARDIJ, P. Aanzet voor een mathematisch model van het oecosysteem van het Eems-Dollard estuarium. I. Eerste deel Waterfase. BOEDE Publ. & Versl. **1980-2**: 1-69.
 114. RUARDIJ, P. Een ééndimensionaal model van de transportprocessen in het Eems-Dollard oecosysteem. BOEDE Publ. & Versl. **1981-3**: 1-37.
 115. RUARDIJ, P & J.W. BARETTA. The Ems-Dollart ecosystem modelling workshop (23 - 27 February 1981). BOEDE Publ. & Versl. **1982-2**: 1-46.

116. RUARDIJ, P. & F.B. van ES. Berekeningen aan de mogelijke gevolgen voor de zuurstofhuishouding in de Dollard van een persleiding voor afvalwater van de aardappelmeelfabriek in Terapel Kanaal naar Nieuwe Statenzijl. BOEDE Publ. & Versl. 1983-2.
117. RUTGERS van der LOEFF, M.M., F.B. van ES, W. HELDER, W.H. UITMAN-KNOL & R.T.P. de VRIES. Sediment water exchanges of nutrients and oxygen on a tidal flat in the Ems-Dollard estuary. *Neth. J. Sea Res.* **15**: 113-129, 1981.
118. RUYTER van STEVENINCK, E. de. Begrazing van benthische diatomeeën door oligochaeten in het Eems-Dollard estuarium. BOEDE Publ. & Versl. 1978-5: 1-28.
119. SCHRÖDER, H.G.J. Distribution of sulphur-cycle bacteria in the Ems-Dollard estuary. *Hydr. Biol. Bull.* **11**: 14, 1977.
120. SCHRÖDER, H.G.J. Some aspects of anaerobic mineralisation and sulphate reduction in the sediments of the Ems-Dollard estuary. BOEDE Publ. & Versl. (proefschrift, in voorbereiding).
121. SCHRÖDER, H.G.J. & F.B. van ES. Distribution of bacteria in intertidal sediments of the Ems-Dollard estuary. *Neth. J. Sea Res.* **14**: 268-287, 1980.
122. SCHRÖDER, H.G.J., F.B. van ES, W.H. KNOL, A.J. KOP & G.F. VISSER. Microbiologische inventarisatie van het Eems-Dollard estuarium. BOEDE Publ. & Versl. 1976-4: 1-133.
123. SEPERS, A.B.J. & F.B. van ES. Heterotrophic uptake experiments with ^{14}C labeled histidine in a histidine-limited chemostat. *Appl. Environm. Microbiol.* **37**: 794-799, 1979.
124. SINGELENBERG, A.O. Benthische diatomeeën op het wad voor de kust van Groningen. BOEDE Publ. & Versl. 1974-2: 1-88.
125. SPLUNDER, M van. Verspreiding van het zooplankton in het Eems-Dollard estuarium. BOEDE Publ. & Versl. 1976-2: 1-49.
126. STAM, A. De vissen, krabben en garnalen van het Eems-Dollard estuarium. I. Kwalitatieve inventarisatie. BOEDE Publ. & Versl. 1979-1: 1-37.
127. STAM, A. De vissen, krabben en garnalen van het Eems-Dollard estuarium. II. Kwantitatieve inventarisatie van de garnalen. BOEDE Publ. & Versl. 1982-4: 1-38.
128. STAM, A. De vissen, krabben en garnalen van het Eems-Dollard estuarium. III. Kwantitatieve inventarisatie van de platvissen. BOEDE Publ. & Versl. (in manuscript).
129. STAM, A. De vissen, krabben en garnalen van het Eems-Dollard estuarium. IV. Kwantitatieve inventarisatie van de rondvissen. BOEDE Publ. & Versl. (in manuscript).
130. STAM, A. De vissen, krabben en garnalen van het Eems-Dollard estuarium. V. Kwantitatieve inventarisatie van de krabben. BOEDE Publ. & Versl. (in voorbereiding).

131. STAM, A. De vissen, krabben en garnalen van het Eems-Dollard estuarium. VI. Vissen en hun voedsel. BOEDE Publ. & Versl. (in voorbereiding).
132. VEENINGEN, R. De invloed van organische stof op de bacteriële sulfaatreductie in het sediment van het Eems-Dollard estuarium. BOEDE Publ. & Versl. 1977-1: 1-51.
133. VILLERIUS, L.A. & V.N. de JONGE. Adsorption ability of suspended matter as a factor regulating natural phosphate concentrations in the Ems estuary (in voorbereiding).
134. VOGEL, H.J. Onderzoek aan het gesuspendeerd organische materiaal in het Eems-Dollard estuarium. BOEDE Publ. & Versl. 1976-3: 1-67.
135. VRINS, A. De groei en populatiedichtheid van kokkels op enkele plaatsen in de Eems-Dollard. BOEDE Publ. & Versl. 1978-6: 1-69.
136. WIJNGAARDEN, G. van. Experimenten over de invloed van sedimenten op het verlies van ATP bij de tris extractie methode. BOEDE Publ. & Versl. 1977-2: 1-55.
137. WOLF, P. de. Een overzicht over de werkzaamheden die in het kader van het Biologisch Onderzoek Veenkoloniaal Afvalwater worden uitgevoerd. Contactblad voor oecologen 10: 1-3, 1974.
138. WOLF, P. de. Biologisch Onderzoek Veenkoloniaal Afvalwater: An introduction and a review of a waste-water research project. Hydr. Biol. Bull. 11: 7-11, 1977.
139. WOLF, P. de. Effects of organic waste on primary and secondary production in the Ems-Dollard estuary. Hydr. Biol. Bull. 12: 260-272, 1978.
140. WOLF, P. de. Bioindicatoren en de kwaliteit van de Waddenzee. Pudoc Boek (in druk), 1983.
141. WOLF, P. de. Bioindicators and the quality of the Wadden Sea (in druk), 1983.
142. WOLF, P. de, V.N. de JONGE, F. COLIJN, J.W. BARETTA, F.B. van ES, L.A. BOUWMAN & R.W.P.M. LAANE. Samenvattingen van de voordrachten gehouden op 10.4.79. BOEDE Publ. & Versl. 1979-6: 1-46.
143. ZEEMAN, G. De relatie tussen het voorkomen van Mysidacea en de waterkwaliteit in het Eems-Dollard estuarium. BOEDE Publ. & Versl. 1980-1: 1-50.
144. ZOMER, H. Fotosynthese van kunstmatige diatomeeënfilms. BOEDE Publ. & Versl. 1981-2: 1-23.

13.2. Overige geciteerde literatuur

145. AFMAN, B.P., 1980. De voedselopname van de strandkrab, *Carcinus maenas* (L). Interne verslagen NIOZ, no. 4.

146. ALLAN, D.J., T.G. KINSLEY & M.C. JAMES, 1976. Abundance and production of copepods in the Rhode river subestuary of Chesapeake Bay, Maryland, U.S.A. *Ches. Sci.* **17**: 86-92.
147. ANONYMUS, 1964. Effects of polluting discharges on the Thames estuary. Dept. Sci. Ind. Research, Technical paper no. 4, p.1. H.M.S.O. London.
148. ANONYMUS (ed) et. al., 1978. Eemsmoed, grenzenloos. Stichting Werkgroep Eemsmoed, Groningen: 1-177.
149. ANONYMUS, 1979a. Gemeenschappelijke Duits-Nederlandse rapportage over de gevolgen van de veenkoloniale afvalwaterleiding voor het Eems estuarium in de herfst 1978. RIZA, Lelystad: 1-36.
150. ANONYMUS, 1979b. Gutachtliche Stellungnahme zur Veränderung der Schichtung und Trübung im Dollart durch den Bau des geplanten Dollarthafens. Franzius-Institut für Wasserbau und Küsteningenieurwesen der Universität Hannover. 65 pp.
151. BAGGE, O., 1977. Meal Size and Digestion in Cod (*Gadus morhua* L.) and Sea Scorpion (*Myoxocephalus scorpius* L.). *Meddr. Danm. Fisk.-og Havunders.* **7**: 437-446.
152. BENNEKOM, A.J. van, W.W.C. GIESKES & S.B. TIJJSSEN, 1975. Eutrophication of Dutch coastal waters. *Proc. R. Soc. Lond. B.* **189**: 359-374.
153. BERGMAN, M.J.N., 1982. Inventarisatie van de oecologie van het Eems-Dollard estuarium en de te verwachten effecten van de immissies van kolenvergassing aan de Eemshaven. NIOZ rapport. 124 pp.
154. BERGMAN, M.J.N., B. KUIPERS, P. SPLIETHOFF & H. van der VEER, 1976. Garnalen en krabben als mogelijke predatoren van 0-jarige schol op het Balgzand. *Visserij* **29**: 432-438.
155. BERGMAN, M.J.N. & N. DANKERS, 1978. De ecologische consequenties van het omleggen van de Eems door de Dollard + aanvulling. R.I.N., Arnhem en Leersum.
156. BEUKEMA, J.J., 1976. Biomass and species richness of the macro-benthic animals living on tidal flats of the Dutch Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.* **10**: 236-261.
157. BLÖCKER, G. & J. THOMSON, 1982. Continuous recording of temperature, conductivity and turbidity. *Mitt. Geol.-Paläont. Inst. Univ. Hamburg*, SCOPE/UNEP Sonderband **52**: 615-631.
158. BOAK, A.C. & R. GOULDER, 1983. Bacterioplankton in the Diet of Calanoid Copepod *Eurytemora* sp. in the Humber Estuary. *Mar. Biol.* **73**: 139-149.
159. BODDEKE, R., 1967. Visserij-biologische veranderingen in de Westelijke Waddenzee. *Visserij-nieuws* **20**: 213-222.
160. BOER, M. de, 1979. Morfologisch onderzoek Ameland. Verslag van het onderzoek op het Amelanders Wantij in 1973. Rijkswaterstaat, WAWA, Studiedienst Hoorn, nota WWK2-79.005. 67 pp.

161. BOS, A., 1980. De invloed van de kwaliteit van het water in het Eems-Dollard estuarium op de groei en de konditie van enkele filterfeeders. RIZA rapport nr. 131-MV, Sappemeer: 1-35.
162. BURKILL, P.H. & T.F. KENDALL, 1982. Production of the Copepod *Eurytemora affinis* in the Bristol Channel. *Mar. Ecol.* **7**: 21-31.
163. CONOVER, R.J., 1959. Regional and Seasonal Variation in the Respiratory Rate of Marine Copepods. *Limnol. Oceanogr.* **4**: 259-268.
164. CORTEN, A.A.H.M., 1977. Gaat sprot de plaats innemen van de Noordzeeharing? *Visserij* **30**: 10-16.
165. CORTEN, A. & G. van de KAMP, 1979. Abundance of herring larvae in the Dutch Wadden Sea as a possible indication of recruitment strength. *I.C.E.S., C.M., H.* **26**: 1-5.
166. DAAN, N., 1973. A quantitative analysis of the food intake of North Sea cod, *Gadus morhua*. *Neth. J. Sea Res.* **6**: 479-517.
167. DAHL, H.-J. & H. HECKENROTH, 1978. Landespflegerisches Gutachten zur Emsumleitung durch den Dollart. *Naturschutz und Landschaftspflege in Niedersachsen* **6**. 214 pp.
168. DAM, G.C. van & J.C. SCHÖNFELD, 1967. Experimental and theoretical work in the field of turbulent diffusion performed with regard to the Netherlands estuaries and coastal regions of the North Sea. *General Assembly Int. Union Geol. geophys., Bern, Zwitserland*: 1-12.
169. DANKERS, N. & K.S. DIJKEMA (red), 1980. De ecologische effecten van de aanvoer van LNG in de Eemshaven. Deel 1: Algemene aspecten, morfologie, ecologie.; Aanvulling. R.I.N. rapport 80/11.
170. DANKERS, N., M. BINSBERGEN, K. ZEGERS, R.W.P.M. LAANE & M.M. RUTGERS van der LOEFF. Transports of water, particulate and dissolved organic and inorganic matter between a salt marsh and the Ems-Dollard estuary, The Netherlands. (manuscript).
171. D.H.V. Raadgevend Ingenieursbureau B.V. Amersfoort en Raadgevend Bureau Twijnstra en Gudde N.V. Deventer, 1978. Studie betreffende de mogelijke gevolgen voor het milieu van de eventuele vestiging van een grootschalig petrochemisch complex aan de Eemshaven. 510 pp.
172. DORRESTEIN, R. & L. OTTO, 1960. On the mixing and flushing of the water in the Ems-estuary. *Verh. Kon. Ned. Geol. Mijnb.k. Gen. (Geol. Serie)* **19**: 83-102.
173. EGGINK, H.J., 1965. Het estuarium als ontvangend water van grote hoeveelheden afvalstoffen. RIZA, mededeling **no. 2**: 1-144.
174. ESSINK, K., 1980. Mercury Pollution in the Ems estuary. *Helgol. wiss. Meeresunters.* **33**: 111-121.

175. ESSINK, K., 1982. Biologische beschikbaarheid van kwik in sediment en het effect op het Nonnetje (*Macoma baltica*) en op phytoplankton. RIZA-rapport BI-MV 82.05: 3pp.
176. ESSINK, K. & H.L. KLEEF, 1979. Over de verspreiding, populatieopbouw, voortplanting en groei van de worm *Nereis diversicolor* in de zuidoostelijke Dollard. I. RIZA-rapport BIM-79.01: 1-9.
177. EULEN, J.R., L.J. GILDE, J.L. KOOLEN & H. van der ZAAN, 1977. Invloed van lozingen vanuit het veenkoloniale gebied op het zuurstofgehalte in het Eems-estuarium. RIZA, Lelystad: 1-51 + bijlage.
178. FAVEJEE, L.Ch.L., 1960. On the origin of the mud deposits in the Ems estuary. In: J.H. van VOORTHUYSEN & Ph.H. KUENEN (eds). Verh. K. ned. geol.- mijnb. Genoot. (geol. Serie) 19: 147-151.
179. GOES, E.R.F. van der, H. RUNDBERG & G.C. VISSER, 1979. Erosie en sedimentatie in de Westelijke Waddenzee. Rijkswaterstaat, directie waterhuishouding en waterbeweging, district kust en zee, Studiedienst Hoorn. Nota WWKZ-79.H002 met 17 bijlagen. 29 pp.
180. HEER, J. de, 1972. Enkele aspecten van de verspreiding van benthische diatomeeën op het wad. Doctoraal verslag R.U.G. 81 pp.
181. HEINLE, D.R., R.P. HARRIS, J.F. USTACH & D.A. FLEMER, 1977. Detritus as food for estuarine copepods. Mar. biol. 40: 341-353.
182. HELDER, W., R.T.P. de VRIES & M.M. RUTGERS van der LOEFF, 1983. Behaviour of nitrogen nutrients and dissolved silica in the Ems-Dollard estuary. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 40: 188-200.
183. HINRICH, H., 1974. Schwebstoffgehalt, Gebietsniederschlag, Abfluss und Schwebstofffracht der Ems bei Rheine und Versen in den Jahren 1965 bis 1971. Deutsche Gewässerkundliche Mitteilungen 18: 85-95.
184. HOEK, C. van den, W. ADMIRAAL & F. COLIJN, 1979. The role of algae and seagrasses in the Wadden Sea: a review. In: W.J. WOLFF (ed). Flora of the Wadden Sea. Balkema, Rotterdam: 9-118.
185. HOWARTH, R.W. & A. GIBLIN, 1983. Sulfate reduction in the salt marshes at Sapelo Island, Georgia. Limnol. Oceanogr. 28: 70-82.
186. ITTEKKOT, V., A. SPITZE & U. LAMMERZ, 1982. Valdivia Cruise October 1981: Dissolved organic matter in the Elbe, Weser and Ems rivers and the German Bight. Mitt. Geol-Paläont. Inst. Univ. Hamburg 52: 749-756.
187. JANSSEN, G.M., 1980. De voedselopname van de garnaal, Crangon crangon (L). NIOZ interne verslagen 3.
188. JONGE, V.N. de & H. POSTMA, 1974. Phosphorus compounds in the Dutch Wadden Sea. Neth. J. Sea Res. 8: 139-153.

189. JØRGENSEN, B.B., 1980. Mineralisation and the bacterial cycling of carbon, nitrogen and sulphur in marine sediments. In: D.C. ELLWOOD, J.N. HEDGER, M.J. LATHAM, J.M. LYNCH & J.H. SLATER (eds). *Contemporary Microbial Ecology*. Academic Press: 239-252.
190. KLEIN BRETELER, W.C.M., 1976. Oecologie van de strandkrab *Carcinus maenas* (L) in de Westelijke Waddenzee. Diss., E.J. Brill, Leiden.
191. KUHL, H. & B.R. KUIPERS, 1978. Qualitative Food Relationships of Wadden Sea Fishes. In: N. DANKERS, W.J. WOLFF & J.J. ZIJLSTRA (eds). *Fishes and fisheries of the Wadden Sea*. Balkema, Rotterdam: 112-123.
192. KUHL, H. & H. MANN, 1954a. Über die Hydrochemie der unteren Ems. Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven: 126-158.
193. KUHL, H. & H. MANN, 1954b. Protokolle zur Hydrochemie der unteren Ems auf Grund der Untersuchungsfahrten 1951-1953. Veröff. Inst. Küsten- und Binnenfischerei 8/1954 Bundesforschungsanstalt für Fischerei, Hamburg, 32 pp.
194. KUIPERS, B.R., 1978. Opname en gebruik van voedsel door de jonge schol (*Pleuronectes platessa* L.) in een getijdengebied. Diss., Universiteit van Amsterdam.
195. KUIPERS, B.R. & R. DAPPER, 1981. Production of Crangon crangon in the tidal zone of the dutch Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.* 15: 33-53.
196. LINT, G. de, 1922. Cladoceren en copepoden. In: H.C. REDEKE (ed). *Flora en Fauna der Zuiderzee*. Nederlandse Dierkundige Vereniging: 289-310.
197. LISSA, J.H.L. van, 1977. Aantallen, voedselopname, groei en productie van de garnaal (*Crangon crangon* L.) in een getijdengebied, alsmede de voedselopname en groei onder laboratoriumomstandigheden. NIOZ interne verslagen 10.
198. LOHMEYER, C., 1907. Übersicht der Fische des unteren Ems, Weser und Elbgebiets. Abh. Naturwissensch. Verein. Bremen 19: 149-180.
199. MANN, K.H., 1982. Ecology of coastal waters: a systems approach. *Studies in ecology*, vol. 8. Blackwell Scientific Publications. Oxford, London, Edinburgh, Boston, Melbourne : 1-322.
200. MANUELS, M.W. & J.W. ROMMETS, 1973. Metingen van zoutgehalte, temperatuur en zwevend materiaal in de Waddenzee, april 1970-oktober 1972. NIOZ interne verslagen 6.
201. MEYER-WAARDEN, P.F. & K. TIEWS, 1965. Der Beifang in den Fängen der deutschen Garnelen fischerei in den Jahren 1954-1960. Ber. dt. wiss. Kommn. f. Meeresforsch., 18: 13-78.
202. MICHAELIS, H., 1981. Intertidal benthic animal communities of the estuaries of the rivers Ems and Weser. In: N. DANKERS, H. KUHL & W.J. WOLFF (eds). *Invertebrates of the Wadden Sea*. Balkema, Rotterdam: 158-188.

203. Ministerie van Volkshuisvesting en Ruimtelijke Ordening, 1975-1976. De Waddenzee. Nota over de hoofdlijnen van de ontwikkeling van de Waddenzee. Deel a: het beleidsvoornemen T.K. 13933, nrs. 1-2.
204. MUUS, B.J., 1966. Zeevissengids. Elsevier, Amsterdam, Brussel, 244 pp.
205. NEWELL, R.C., 1979. Biology of Intertidal Animals. Marine Ecological Surveys Ltd. Faversham, Kent: 781 pp.
206. PARSONS, T.R., M. TAKAHASHI & B. HARGRAVE, 1977. Biological oceanographic processes. Pergamon Press. Oxford, New York, 332 pp.
207. PEARSON, T.H. & R. ROSENBERG, 1978. Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* **16**: 229-311.
208. POSTMA, H., 1954. Hydrography of the Dutch Wadden Sea. *Arch. néerl. Zool.* **10**: 1-106.
209. POSTMA, H., 1960. Einige Bemerkungen über den Sinkstofftransport im Ems-Dollard Gebiet. In: J.H. VOORTHUYSEN. *Das Ems Estuarium. Verh. Kon. Ned. Geol. mijnb.k. Gen.* **19**: 103-110.
210. POSTMA, H., 1961. Transport and accumulation of suspended matter in the Dutch Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.* **1**: 148-190.
211. POSTMA, H., 1967a. Sediment transport and sedimentation in the estuarine environment. In: H. LAUFF (ed). *Estuaries. A.A.A.S.* **83**: 158-179.
212. POSTMA, H., 1967b. Observations on the hydrochemistry of inland waters in the Netherlands. In: H.L. GOLTERMAN & R.S. CHYMO. *Environment in the aquatic habitat. Proceedings I.B.P. Symposium Amsterdam*: 30-38.
213. POSTMA, H., 1979. Die Eutrophierung der südlichen Nordsee und ihre Wechselwirkung mit den Küstengewässern. *Forschungsbericht und Halbjahresschrift der Universität Kiel* **10**: 33-43.
214. POSTMA, H., 1981. Exchange of materials between the North Sea and the Wadden Sea. *Mar. Geol.* **40**: 199-213.
215. POSTMA, H., 1982. Hydrography of the Wadden Sea: Movements and properties of water and particulate matter. Balkema, Rotterdam.
216. POSTMA, H. & K. KALLE, 1955. Die Entstehung von Trübungszonen im Unterlauf der Flüsse, speziell im Hinblick auf der Verhältnisse in der Unter-Elbe. *Deutsch. Hydrogr. Z.* **8**: 137-144.
217. POULET, S.A., 1978. Comparison between five coexisting species of marine copepods feeding on naturally occurring particulate matter. *Limnol. Oceanogr.* **23**: 1126-1143.
218. PRESTON, A., 1978. Input of pollutants to the Oslo Commission area. ICES, Cooperative Research Report **77**. 57 pp.

219. REENDERS, R. & D.H. van der MEULEN, 1972. De ontwikkeling van de Dollard over de periode 1952-1969/'70. Rijkswaterstaat, directie Groningen, afdeling Studiedienst, nota 72.1 met 14 bijlagen. 23 pp.
220. REIJNDERS, P.J.H., 1978a. Recruitment in the harbour seal (*Phoca vitulina*) population in the Dutch Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.* **12**: 164-179.
221. REIJNDERS, P.J.H., 1978b. Zeehonden. In: Eemsmund, grenzenloos. Stichting Werkgroep Eemsmund, Groningen: 55-59.
222. REIJNDERS, P.H.J., 1981. Management and conservation of the harbour seal, *Phoca vitulina*, population in the international Wadden Sea area. *Biol. conserv.* **19**: 213-221.
223. ROBERTSON, A.I., 1979. The relationship between animal production: biomass ratios and life span for marine macrobenthos. *Oecologia* **38**: 193-202.
224. RUDERT, M. & G. MULLER, 1981. Mineralogy and provenance of suspended solids in estuarine and nearshore areas of the southern North Sea. *Senckenbergiana marit.* **13**: 57-64.
225. SALOMONS, W., 1975. Chemical and isotopic composition of carbonates in recent sediments and soils from Western Europe. *J. Sediment. Petrol.* **45**: 440-449.
226. SALOMONS, W. & R.G. GERRITSE, 1981. Some observations on the occurrence of phosphorus in recent sediments from Western Europe. *The science of the total environment* **17**: 1-13.
227. SIMPSON, A.C., 1969. The spawning of the Plaice (*Pleuronectes platessa*) in the North Sea. *Fish. Invest.*, London. Ser. 2, **22**: 1-111.
228. SMIT, C.J., 1978. Vogels. In: M. BERGMAN & N. DANKERS (red). *De ecologische consequenties van het omleggen van de Eems door de Dollard. R.I.N.-rapport*, Arnhem, Leersum: 61-82.
229. SMIT, C.J. & W.J. WOLFF, 1980. Ecological data on bird species of the Wadden Sea. In: C.J. SMIT & W.J. WOLFF (eds). *Birds of the Wadden Sea*. Balkema, Rotterdam: 14-27.
230. SOROKIN, Y.I., 1981. Microheterotrophic organisms in Marine Ecosystems. In: *Analysis of Marine Ecosystems*. Academic Press Inc. (London) Ltd.: 293-342.
231. STRAATEN, L.M.J.U. van, 1960. Transport and composition of sediments. *Verh. Kon. Ned. Geol. Mijnb.k. Gen.* **19**: 279-292.
232. STRAATEN, L.M.J.U. van & Ph.H. KUENEN, 1957. Accumulation of fine grained sediments in the Dutch Wadden Sea. *Geol. en Mijnb.* **19**: 329-354.
233. STRAATEN, L.M.J.U. van & Ph.H. KUENEN, 1958. Tidal action as a cause of clay accumulation. *Journ. Sed. Petrol.* **28**: 406-413.

234. STRATINGH, G.A. & G.A. VENEMA, 1855. De Dollard. J. Oomkens, J. Zoon en R.J. Schierbeek, Groningen.
235. Stuurgroep Veenkoloniaal Afvalwater, 1971. Voorstel tot nader onderzoek inzake de behandeling van het Veenkoloniaal afvalwater. Studie- en Informatiecentrum TNO voor het Onderzoek ten dienste van het Milieubeheer. Delft, p. 1-36 + bijlagen 1-10.
236. TIEWS, K., 1971. Weitere Ergebnisse von Langzeitbeobachtungen über das Auftreten von Beifangfischen und -krebse in den Fängen der deutschen Garnelenfischerei (1961-1967). Arch. Fisch. Wiss. 22: 214-255.
237. URSIN, E., 1973. On the Prey Size Preferences of Cod and Dab. Meddr. Kommn. Danm. Fisk. -og Havunders. (N.S.) 7: 85-98.
238. VEER, H.W. van der & J.J. ZIJLSTRA, 1982. Predation of flatfish larvae by *Pleurobrachia pileus* in coastal waters. ICES, CM, G 16: 1-11.
239. VENEMA, S.C. & F. CREUTZBERG, 1973. Seasonal migration of the swimming crab *Macropus holmsatus* in an estuarine area controlled by tidal streams. Neth. J. Sea Res. 7: 94-102.
240. VERWEY, J., 1978. Krabben van de zuidelijke Noordzee, deel I en II. NIOZ interne verslagen 10.
241. VLAS, J. de, 1979. Annual food intake by plaice and flounder in a tidal flat area in the Dutch Wadden Sea, with special reference to consumption of regenerating parts of macrobenthic prey. Neth. J. Sea Res. 13: 117-153.
242. VOORTHUYSEN, J.H. van & Ph.H. KUENEN (ed), 1960. Das Ems-Estuarium (Nordsee). Ein sedimentologisches symposium. Verh. Kon. Ned. Geol. Mijnb.k. Gen. Geol. Serie 19: 1-300.
243. VOOYS, C.G.N. de, 1982. Mogelijke effecten van de voorgenomen lozing van een kolenvergassingsinstallatie aan de Eemshaven op het ecosysteem van de Eems-Dollard. NIOZ rapport. 35 pp.
244. WOLF, P. de, 1975. Mercury content of mussels from west European coasts. Mar. Pollut. Bull. 6: 61-63.
245. WOLFF, W.J., 1973. The estuary as a habitat. Zool. Verh. 126: 1-242.
246. ZSCHUPPE, K.H. & H.N. KERDIJK, 1982. Voorkomen van kwik in slib uit het Eems-Dollard estuarium in 1980. Waterloopkundig Lab. en Inst. voor Bodemvruchtbaarheid. 24 pp.
247. ZIJLSTRA, J.J., 1978a. Quantitative aspects of the role of fishes in Wadden Sea food chains. in: N. DANKERS, W.J. WOLFF & J.J. ZIJLSTRA (eds). Fishes and fisheries of the Wadden Sea. Balkema, Rotterdam: 20-25.
248. ZIJLSTRA, J.J., 1978b. The function of the Wadden Sea for the members of its fish-fauna. In: N. DANKERS, W.J. WOLFF & J.J. ZIJLSTRA (eds). Fishes and fisheries of the Wadden

Sea. Balkema, Rotterdam: 124-131.

Kaart van het Eems-Dollard estuarium. In het gebied worden onderscheiden het buitengebied (A), het middengebied (B) en de Dollard of binnengebied (C). Voor dimensies van deze deelgebieden zie tabel 3.1 en 9.1. De gebieden beneden de laagwaterlijn (geulen) zijn donker blauw; de wadplaten zijn licht blauw.

