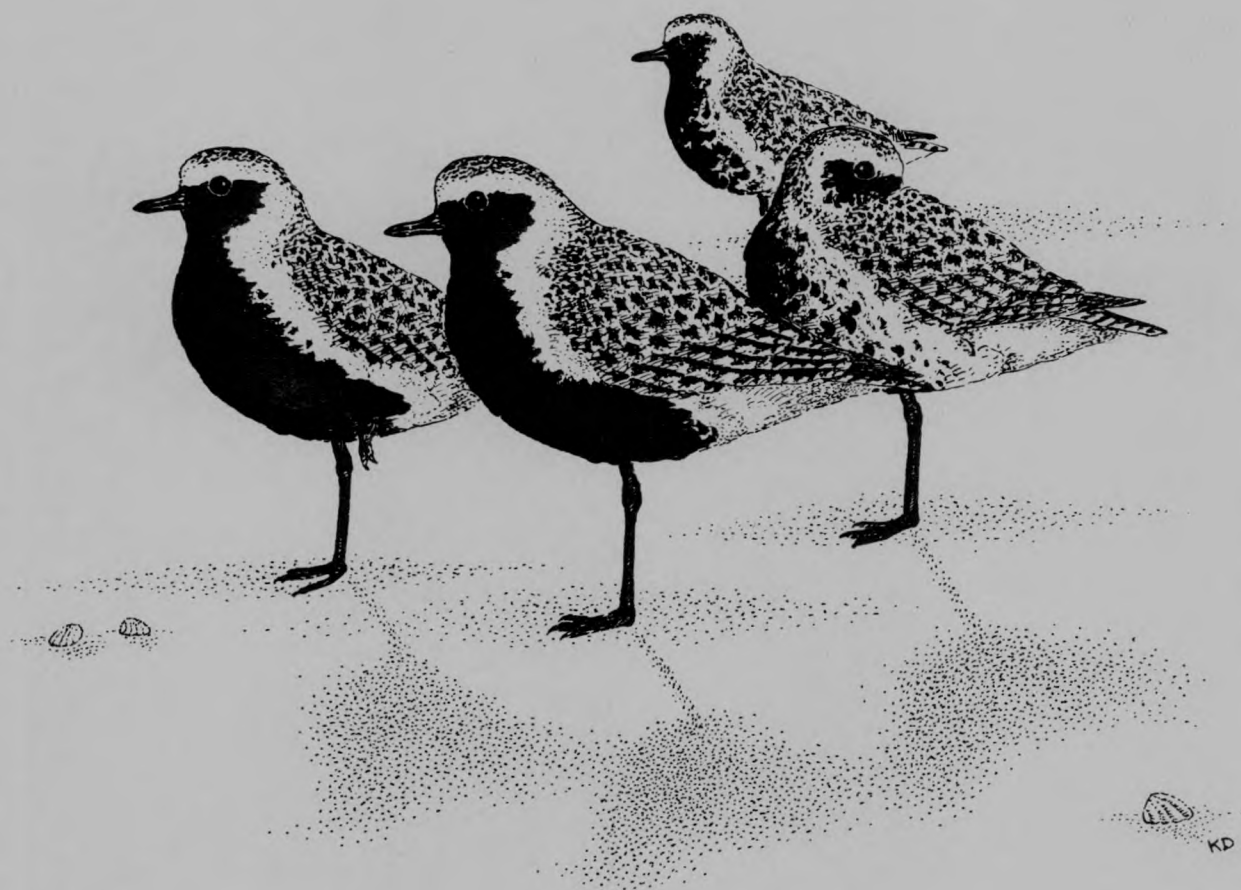


RIJKSUNIVERSITEIT GENT
FACULTEIT DER WETENSCHAPPEN
LABORATORIUM VOOR EKOLOGIE DER DIEREN,
ZOOGEOGRAFIE EN NATUURBEHOUD

Instituut voor Zoonderingsbiologisch onderzoek
Inst. voor Zoonderingsbiologisch onderzoek
Fakulteit der Wetenschappen
8401 Bredene - Belgium - Tel. 059/80 37 15

EEN EKOLOGISCH PROFIEL
VAN EEN HOOGGELEGEN SLIBARM SLIK
OP DE SLIKKEN VAN VIANEN (OOSTERSCHELDE, NL)

P. MEIRE EN J. DEREU

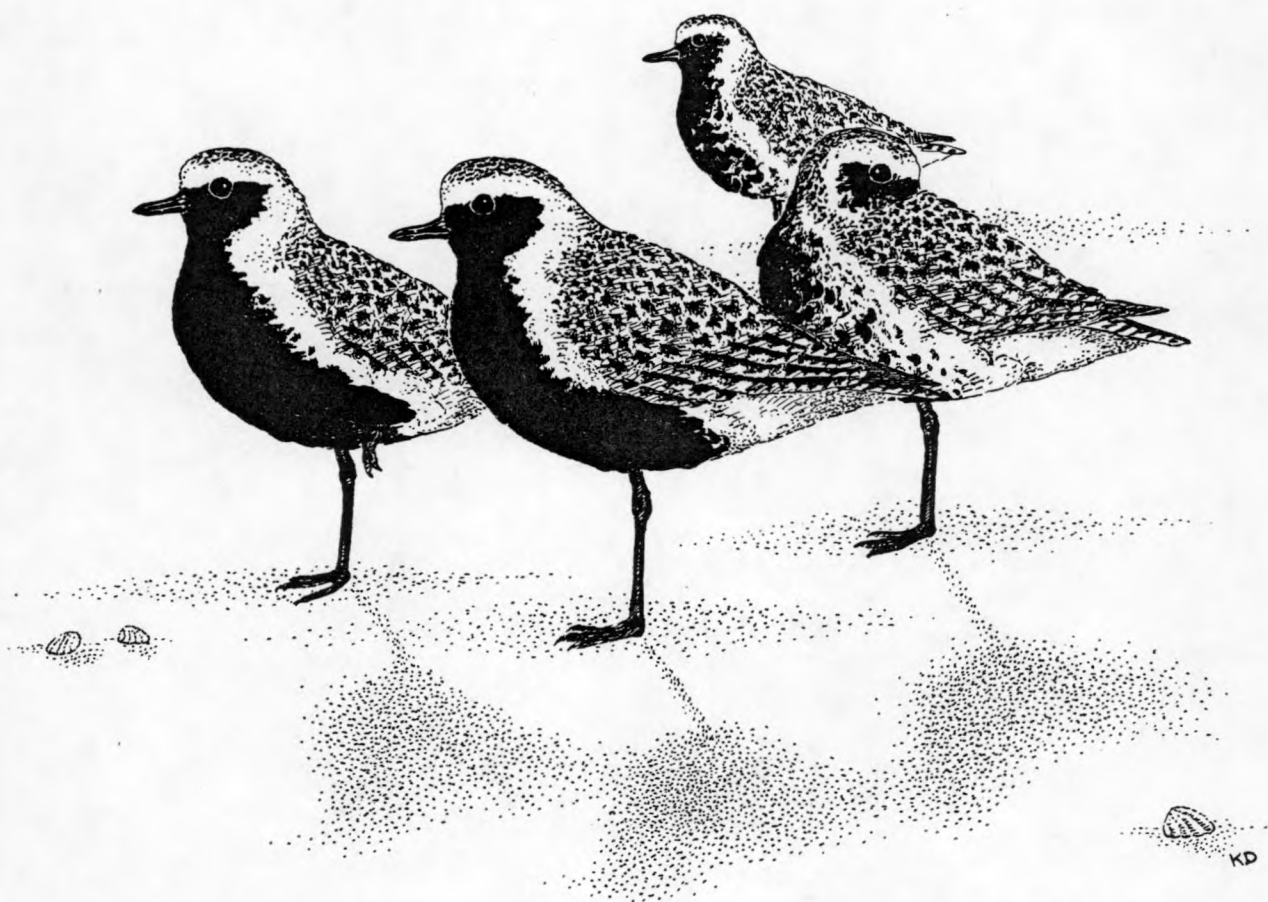


PROJECT VOGEL (RIJKSWATERSTAAT)
VERSLAG N° 2, JUNI 1987

RIJKSUNIVERSITEIT GENT
FACULTEIT DER WETENSCHAPPEN
LABORATORIUM VOOR EKOLOGIE DER DIEREN,
ZOOGEOGRAFIE EN NATUURBEHOUD

EEN EKOLOGISCH PROFIEL
VAN EEN HOOGGELEGEN SLIBARM SLIK
OP DE SLIKKEN VAN VIANEN (OOSTERSCHELDE, NL)

P. MEIRE EN J. DEREU



PROJECT VOGEL (RIJKSWATERSTAAT)
VERSLAG N° 2, JUNI 1987

INHOUD

1. INLEIDING	p. 2
2. MATERIAAL EN METHODEN	
2.1. Abiotische factoren	p. 4
2.2. Makrofyto benthos	p. 4
2.3. Makrozoobenthos	
1°. Bemonstering	p. 4
2°. Verwerking materiaal	p. 5
3°. Productiebepaling	p. 5
2.4. Vogels	
a. Tellingen	p. 6
b. Verwerking	p. 6
2.5. Mathematische verwerking	
a. Diversiteit en eveness	p. 6
b. Rarefaction curven	p. 7
3. RESULTATEN	
3.1. Abiotische factoren	p. 8
3.2. Makrofyto benthos	p. 9
3.3. Makrozoobenthos	
a. Overzicht der gegevens	p. 9
b. Beschrijving van de belangrijkste soorten	p. 12
1° Mollusca : - Hydrobia ulvae	p. 12
- Retusa obtusa	p. 17
- Mysella bidentata	p. 19
- Cerastoderma edule	p. 21
- Macoma balthica	p. 32
- Resterende soorten	p. 39
2° Annelida : - Nereis diversicolor	p. 40
- Nephtys hombergii	p. 45
- Scoloplos armiger	p. 49
- Arenicola marina	p. 53
- Overige annelida	p. 58
3° Crustacea	p. 60
3.4. Vogels	
a. Overzicht van de waargenomen soorten	p. 62
b. Seizoenaal verloop	p. 63
- Scholekster	
- Wulp	
- Rosse Grutto	
- Zilverplevier	
- Bonte strandloper	
c. Getijverloop	p. 66
4. DISCUSSIE	p. 68
5. SAMENVATTING	p. 71
6. APPENDIX. Summiere beschrijving van de bemonsteringen	p. 72
7. LITERATUURLIJST	p. 76

1. INLEIDING

In het oecosysteem van de Oosterschelde vormen de slikken een zeer belangrijke schakel. Het microphytobenthos, phytoplankton en organisch materiaal zijn de voedselbronnen voor een rijke bodemfauna. Deze valt op zich ten prooi aan vele tienduizenden steltlopers tijdens laagwater en aan enorme aantallen vissen, krabben en garnalen tijdens hoogwater.

De bouw van de stormvloedkering in de monding van de Oosterschelde reduceert echter het getij, de drijvende kracht achter het gehele systeem, met ca. 13 %. Als gevolg hiervan zal de expositietijd van de slikken veranderen : hoog in de getijdezone zal ze verlengen, laag zal ze verkorten.

Precies deze hooggelegen slikken (boven + 50 N.A.P.), die ongeveer een 20 % van het slikareaal tussen de stormvloedkering en de compartimenteringsdammen beslaan, kunnen speciaal voor vogels een zeer belangrijke rol vervullen. Zo kon Swennen (1984) aantonen dat het verschil in kwaliteit tussen scholekster-hoogwatervluchtplaatsen samenhang met het al of niet aanwezig zijn van hoog gelegen slik. Ook Laursen et al. (1983) zagen een afname van heel wat soorten steltlopers na het indijken van hooggelegen slikken in de Deense Waddenzee. Tijdens de sluiting van het Tholense gat, wanneer er gedurende verschillende dagen geen getij op de Oosterschelde was speelden deze gebieden eveneens een cruciale rol in de voedselvoorziening van steltlopers (Meire et al., in prep.).

In dit verslag willen wij dan ook een overzicht geven van de bodemdieren en de vogels op PQ H2, een hooggelegen slibarm kwadraat op de slikken van Vianen. Gezien het belang van dergelijke gebieden voor vogels integraal afhankelijk is van de aanwezige bodemdieren wordt voor de belangrijkste soorten uitgebreid ingegaan op de reproductie. Een zo volledig mogelijk overzicht van de literatuur wordt gegeven en getoetst aan de gegevens. Ook de gevonden densiteiten en biomassa's worden in een breder kader gesitueerd. Het gebruik van dit plot door vogels wordt eveneens beschreven.

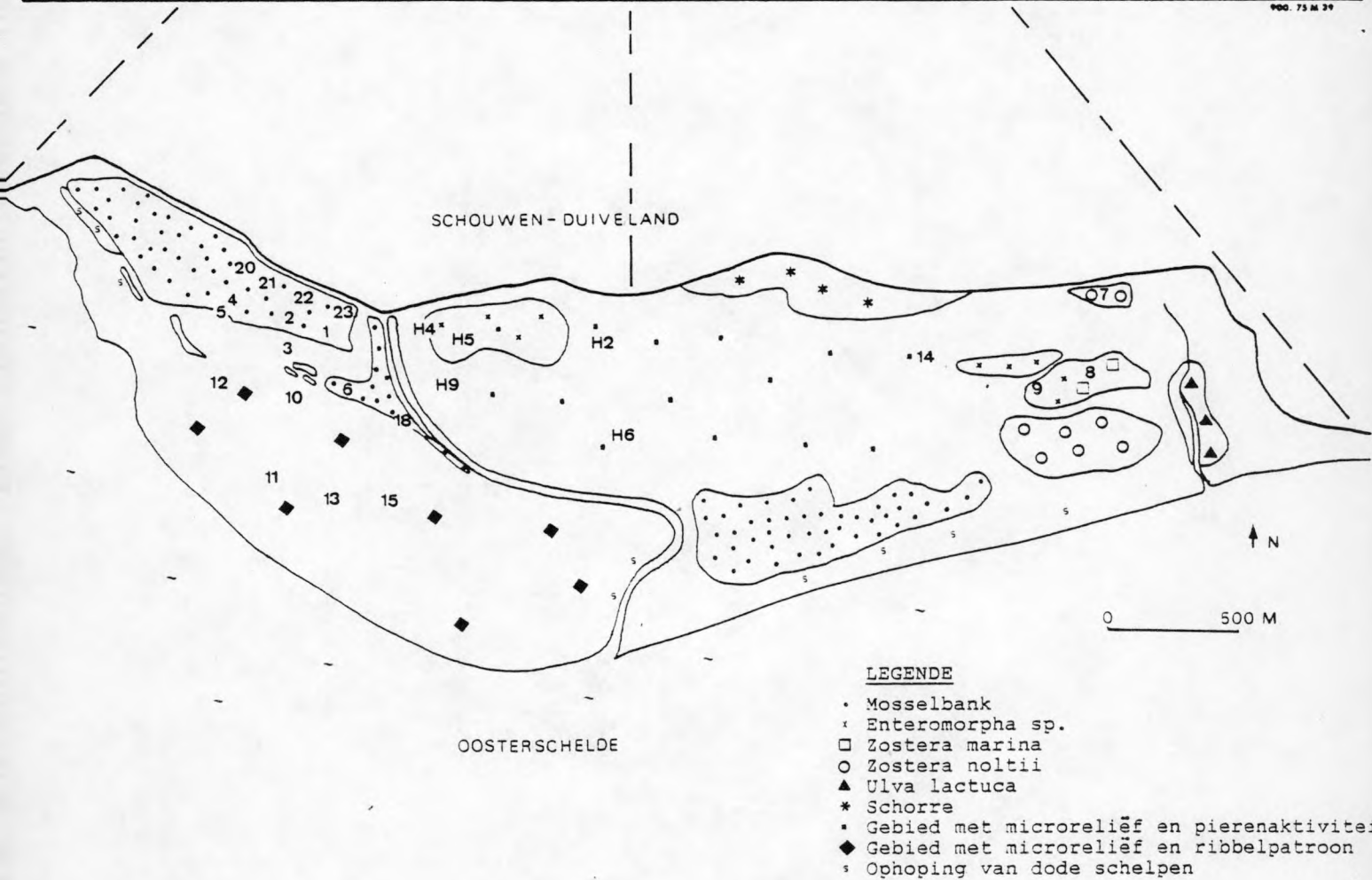
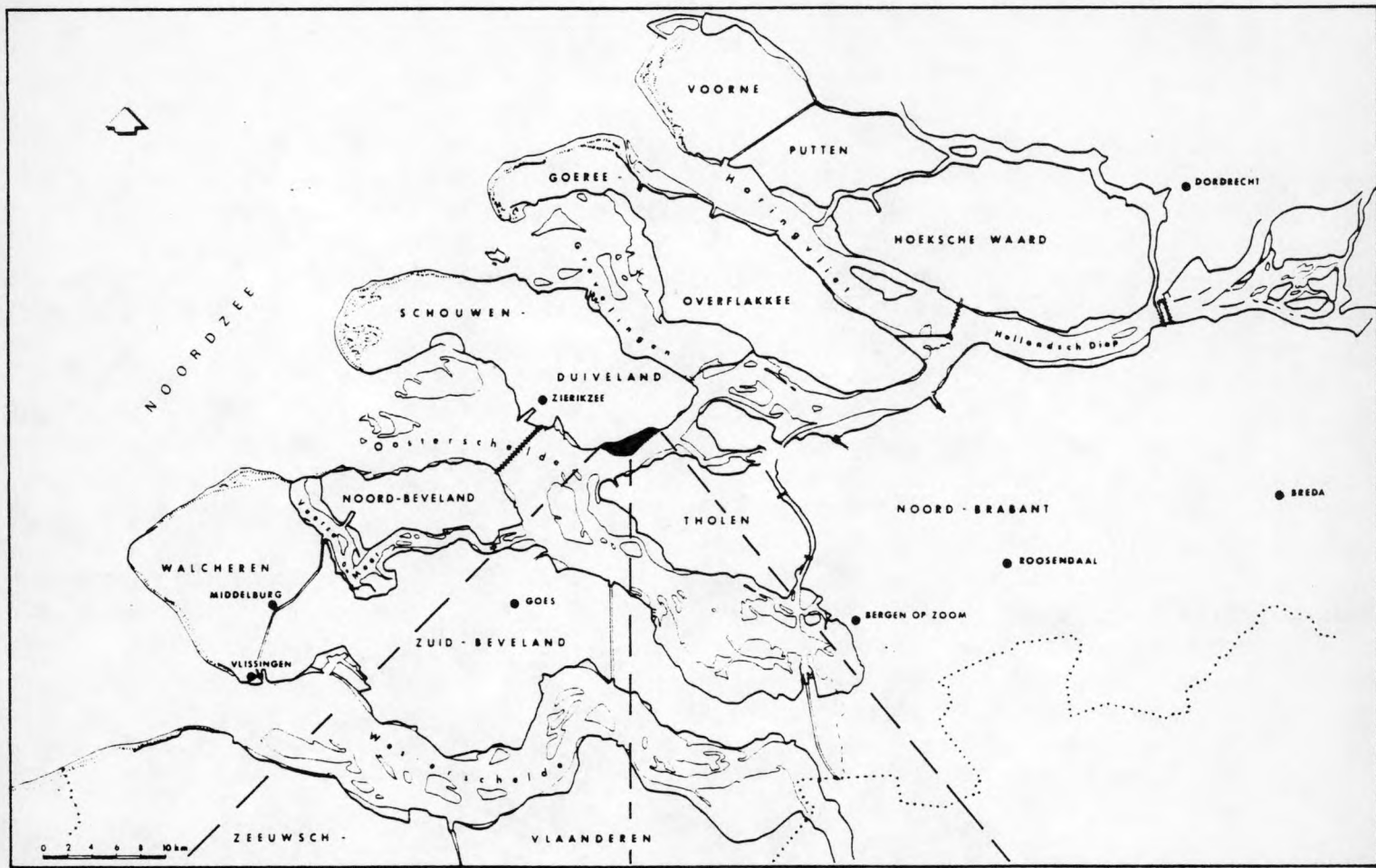


Fig. 1.: Situering van PQ H2 op de slikken van Vianen.

2. MATERIAAL EN METHODEN

De gegevens werden verzameld in PQ H2, één van de drie plots gelegen op de slikken van Vianen (Fig. 1.) die intensief bemonsterd zijn tussen 1981 en 1984. Het plot is 1/4 ha groot.

2.1. Abiotische factoren

Tijdens de najaarsbemonsteringen van 1982 en 1984 werden eveneens monsters genomen voor de bepaling van enkele sedimentkarakteristieken. Korrelgrootte-analyse gebeurde op de door Wolff (1973) geschreven methode. Het slib- en stikstofgehalte werd bepaald door RWS conform nota DDMI 76-60, "Geochemische bemonsterings- en analyse methodieken". De diepte van de oxidatielaag en de kleilaag werden bepaald op 5 verschillende plaatsen in het plot met een gewone meetlat. De penetreerbaarheid werd gemeten door een koperen staaf met een scherpe punt vanaf 1,5 meter, 30 maal te laten vallen. De afstand die de staaf boven het substraat uitstak werd tot op 0,5 cm nauwkeurig gemeten.

2.2. Makrofyto-benthos

Er werd nota gemaakt van het al of niet aanwezig zijn van Enteromorpha spp. en Zostera spp..

2.3. Makrozoobenthos

1° Bemonstering

De monsters werden op random wijze in het plot genomen met een ronde wadbuis van 15 cm. diameter of een opp. van 176,7 cm² die tot 30 à 40 cm. diep in het sediment werd geduwd. In een plastic zak werden de monsters aan wal gebracht en gefixeerd met 40 % neutrale formol. Op het lab werd alles gezeefd en uitgespoeld op een zeef met ronde openingen van 1 mm. diameter. Het residu werd bewaard in 7 % neutrale formol.

We beschikken over 12 staalnames verspreid over 3 verschillende jaren. Telkens zijn 10 monsters voorhanden, behalve voor april 1982 waarvan er één verloren ging.

2° Verwerking van het materiaal

De stalen werden minstens 24 uur voor het uitzoeken gekleurd met een oplossing van Bengaals roze (0,2 gr/l). Uitspoelen van het nog resterende sediment gebeurde op een zeef met mazen van 250 μ om geen organismen of delen ervan te verliezen. Het residu werd gedecanteerd in 3 fracties : de grove en de fijne schelpfractie en het detritus. Deze fracties werden afzonderlijk uitgezocht in een witte trieerbak onder loupe voorzien van verlichting. De kleine schelpfractie werd vervolgens nogmaals onder binoculair microscoop bekeken om Hydrobia ulvae uit te pikken. Achteraf werd het volume van elke fractie gemeten.

Alle individuen werden voor zover mogelijk tot op soort gedetermineerd behalve de Oligochaeta. Van Nereis spp. werd de tandlengte en indien mogelijk het aantal segmenten en de totale lengte gemeten. Hetzelfde werd gedaan voor Nephtys hombergii, maar in plaats van de tandlengte werd hier de breedte van het 10e segment bepaald. Alle mollusken, behalve Hydrobia ulvae werden gemeten en voor Cerastoderma edule werd aantal en breedte van de verschillende groeiringen gemeten.

Na determineren en meten werd de biomassa bepaald per monster en per soort. Indien de aantallen te gering waren werden verschillende soorten samengebracht, doch steeds per taxonomische groep. Van de Annelida werden Nereis spp., Nephtys hombergii, Scoloplos armiger en Arenicola marina steeds afzonderlijk gewogen. De overige soorten zijn terug te vinden onder Rest. Bij de Crustacea werden alleen Crangon crangon en Carcinus maenas afzonderlijk gewogen terwijl de Amphipoda samengebracht zijn onder Crustacea. Na $\pm$ 14 uur drogen in de droogstoof op 110°C werden de kroesjes met de organismen in de excicator geplaatst ter afkoeling. Eens de kamertemperatuur bereikt, werd gewogen met een Mettler H54 AR -balans. Vervolgens werden de organismen verast gedurende 2 uur op 550°C. Na ongeveer 2 uur afkoeling in de excicator werd opnieuw gewogen en kon het asvrij-drooggewicht bepaald worden. De mollusken werden steeds zonder schelp gedroogd en verast behalve voor het zeer kleine broed en Hydrobia ulvae.

3° Productiebepaling

Voor Cerastoderma edule werd de productie bepaald volgens de methode van Crisp (1971).

2.4. Vogels

a. Tellingen

Op 40 dagen verspreid over 1981-1982 en 1984 werden gedurende de volledige droogstand van het plot, de aantallen en de activiteit (foeragerend of niet foeragerend) van alle aanwezige vogels bepaald. Met afgaand en opkomend water, wanneer de aantallen vlug veranderen werd zeer frequent geteld (om de 5 à 15 min.), met laagwater veel minder frequent (om het uur). Het aantal tellingen varieert tussen 10 en 30 met een gemiddelde van 16 per dag.

b. Verwerking

De gegevens van de tellingen werden omgerekend naar vogelminuten en densiteiten. Vogelminuten is de oppervlakte onder de curve van het aantal vogels uitgezet in functie van de tijd. Hierbij werd onderscheid gemaakt tussen foerageer- en niet foerageerminuten. De densiteit is het aantal vogelminuten gedeeld door de vrijliggingsduur. De gemiddelden per maand werden in tabel gebracht.

2.5. Mathematische verwerking

a) Diversiteit en eveness

Diversiteit en eveness werden bepaald met "STIRLING 3" een BASIC computerprogramma (Moore, 1983). Naast diversiteit is de eveness of de proportie van soorten een belangrijke parameter. De gebruikte formules zijn :

$$\begin{aligned} \text{- Brillouin-index :} \quad B &= \frac{N_1}{N} \ln \frac{N!}{n_1! n_2! \dots n_s!} \\ \text{- Shannon-Wiener index :} \quad H &= - \sum \frac{n_i}{N} \log_2 \frac{n_i}{N} \\ \text{- Pielou-eveness :} \quad E &= \frac{H}{H_{\max}} = \frac{H}{\log_2 S} \\ \text{- Heip-eveness :} \quad E &= \frac{e^H - 1}{S - 1} \end{aligned}$$

waar N = totaal aantal individuen

n_i = aantal individuen van de i-de soort

S = aantal soorten

De Heip index (Heip, 1974) is een aangepaste Sheldon-index en is beter bruikbaar in lage diversiteitgemeenschappen (Heip en Engels, 1974).

b) Rarefaction curven

Diversiteitsindices blijken gevoelig te zijn voor staalgrootte. Sanders werkte hierop de methode van de rarefaction curven uit. Hieruit kan het theoretisch aantal verwachte soorten berekend worden bij een bepaalde densiteit. De door Sanders opgestelde methode bleek fouten te bevatten en door Hurlbert werd dan een verbeterde versie uitgegeven (zie Moore, 1983).

3. RESULTATEN

3.1. Abiotische factoren.

PQ H2 is gesitueerd op ongeveer + 65 cm. N.A.P. en heeft een expositieduur van 400 à 500 min. (gemiddeld 460 à 480 min.). Het sediment bestaat uit fijn tot zeer fijn goed gesorteerd zand (Tabel 1.). Het stikstof- en slibgehalte is laag en de bodem is geaereerd tot op + 3,3 cm. Op ongeveer 50 cm. bevindt zich een kleilaag. Op de geomorfologische kaart van de Oosterschelde (Goedheer, 1983) is het gebied als vlak slik of slik met bulten en depressies ten gevolgen van pierespitten gekarteerd.

De schelpfractie, grof en fijn, en de detritusfractie bedroegen respectievelijk 152 ml., 38 ml. en 23 ml. gemiddeld over alle monsters. Dit is in vergelijking met andere PQ's in Vianen zeer weinig.

	1982	1984
Mediane korrelgrootte	3,02 φ	2,94 φ
Sortering	0,45 φ	0,41 φ
Slibgehalte	3,50 %	2,05 %
Stikstofgehalte	0,025	0,01
Diepte oxidatielaag		3,32 $\pm$ 0,55 cm.
Diepte kleilaag		50 cm.
Penetreerbaarheid	20,88 $\pm$ 0,28 cm.	
Gemiddeld gewicht vochtgehalte (%)		24,5 %

Tabel 1 : Overzicht van enkele abiotische parameters van het sediment van PQ H2 in het najaar van 1982 en 1984. Mediane korrelgrootte en sortering in φ -eenheden.

3.2. Makrofytobenthos

In de helft (7 van de 12) van de bemonsteringsperiodes werd Enteromorpha spp. aangetroffen. Zostera spp. werd eveneens in bijna de helft van de bemonsteringen aangetroffen, echter alleen van mei tot december '81. De bemonstering is echter niet geschikt om uitspraken te doen over densiteit en seizoensale evolutie.

3.3. Makrozoobenthos

a) Overzicht van de gegevens

=====

Het verloop van de biomassa met het aandeel van de verschillende soorten hierin over de verschillende staalnames is weergegeven in Fig.2 en Fig.3. Hieruit blijkt duidelijk dat de biomassa stijgt tussen mei en oktober om daarna zeer vlug te dalen tot in december. In april-juni '82 zien we terug een lichte toename. De biomassa in mei '84 is zeer hoog vergeleken met die in mei '81 en april '82 maar de oktoberwaarden van '84 zijn dan weer zeer analoog met die van oktober '81.

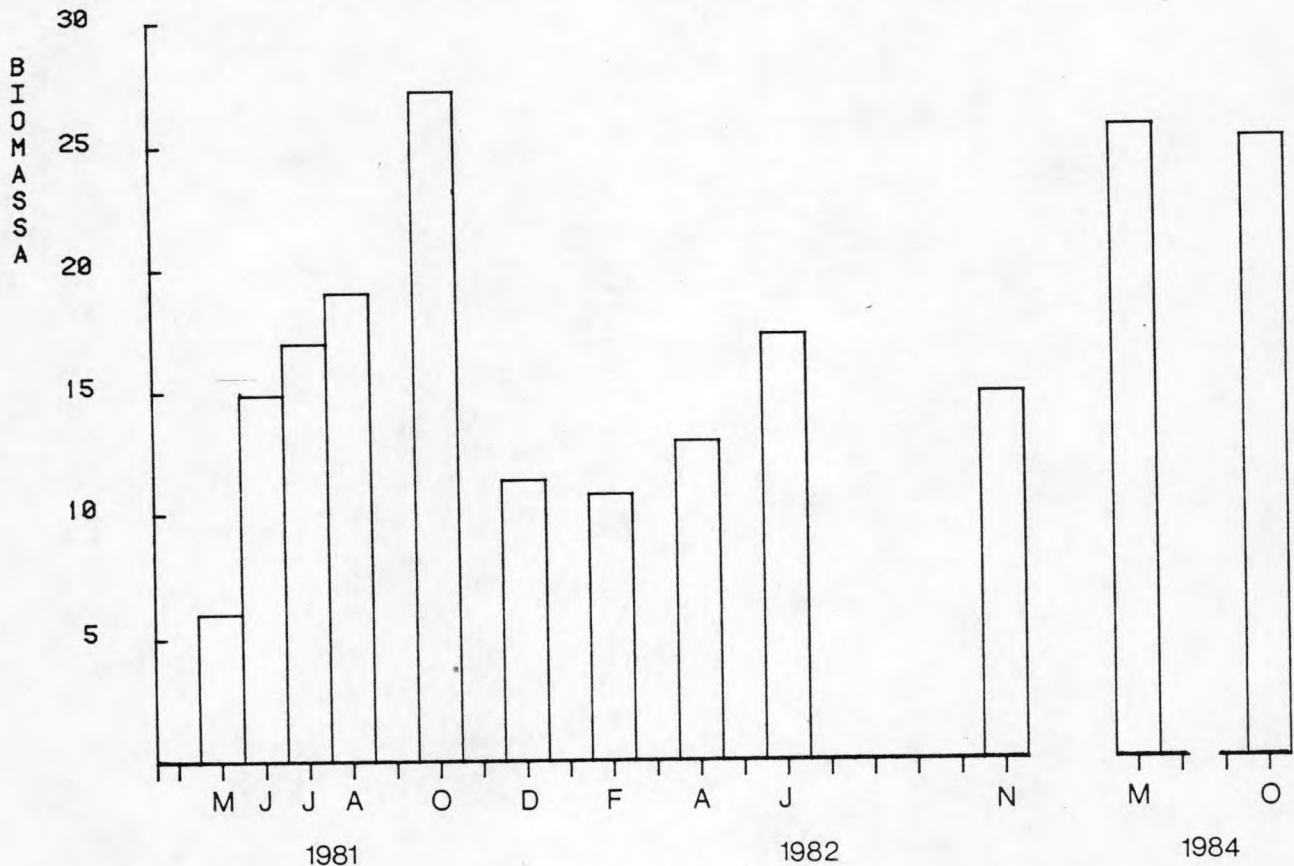


Fig. 2.: Gemiddelde totale biomassa per bemonsteringsperiode in gr. ADW per m².

Slechts 3 soorten (Hydrobia ulvae, Arenicola marina en Cerastoderma edule) zijn dominant wat de biomassa betreft en vertegenwoordigen samen ongeveer 86 % van het totaal of elk respectievelijk 35 %, 31 % en 19 %. H. ulvae is relatief belangrijk van juni tot oktober, om dan weer in biomassa af te nemen tot in juni terwijl voor A. marina juist de tegenovergestelde trend is waar te nemen. Het aandeel van C. edule schommelt weinig. Alleen in november '82 en in de twee bemonsteringen van '84 is C. edule veel belangrijker waarbij de rangorde in belangrijkheid omgewisseld wordt met A. marina. Voor een overzicht van de verschillende bemonsteringen verwijzen we naar de Appendix.

Alle indices kennen een gelijk verloop (Fig. 4a) en verschillen alleen in grootte, met de laagste waarde voor de Heip-index en de hoogste waarde voor de Shannon-Wiener index. Het verloop komt evenwel niet overeen met dat van het aantal soorten. De laagste diversiteit en eveness wordt reeds bereikt als het soortenaantal nog maximaal is (oktober) en beginnen reeds weer toe te nemen als het aantal soorten nog daalt. De maxima van alle indices en van het aantal soorten vallen samen in juni. De diversiteit in juni '82 is globaal veel hoger dan in juni '81. Ook de verschillende rarefaction curven (Fig. 4b) vertonen een analoog verloop als de diversiteit.

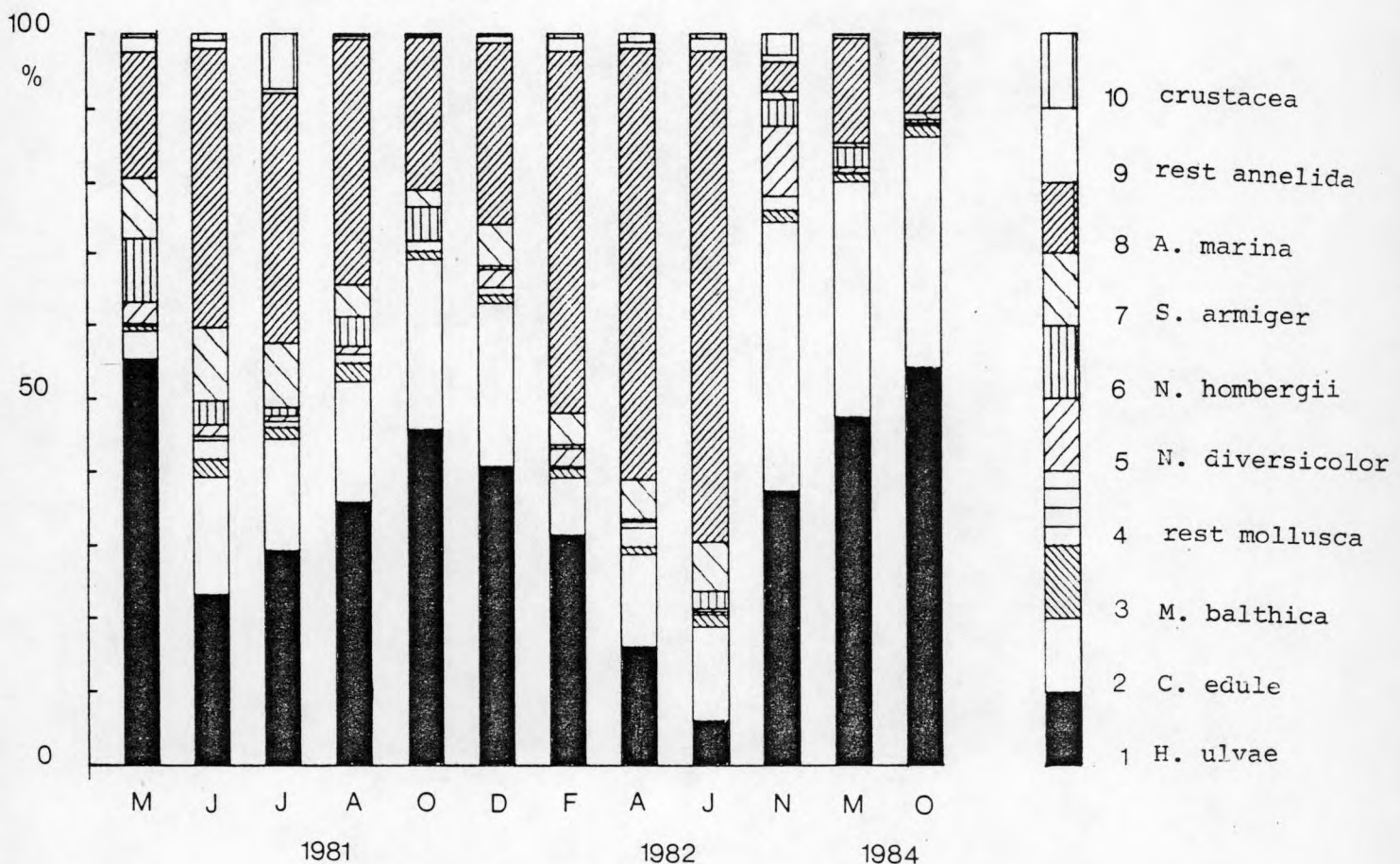


Fig. 3.: Procentuele bijdrage van de belangrijkste soorten in de totale biomassa voor de verschillende bemonsteringen.

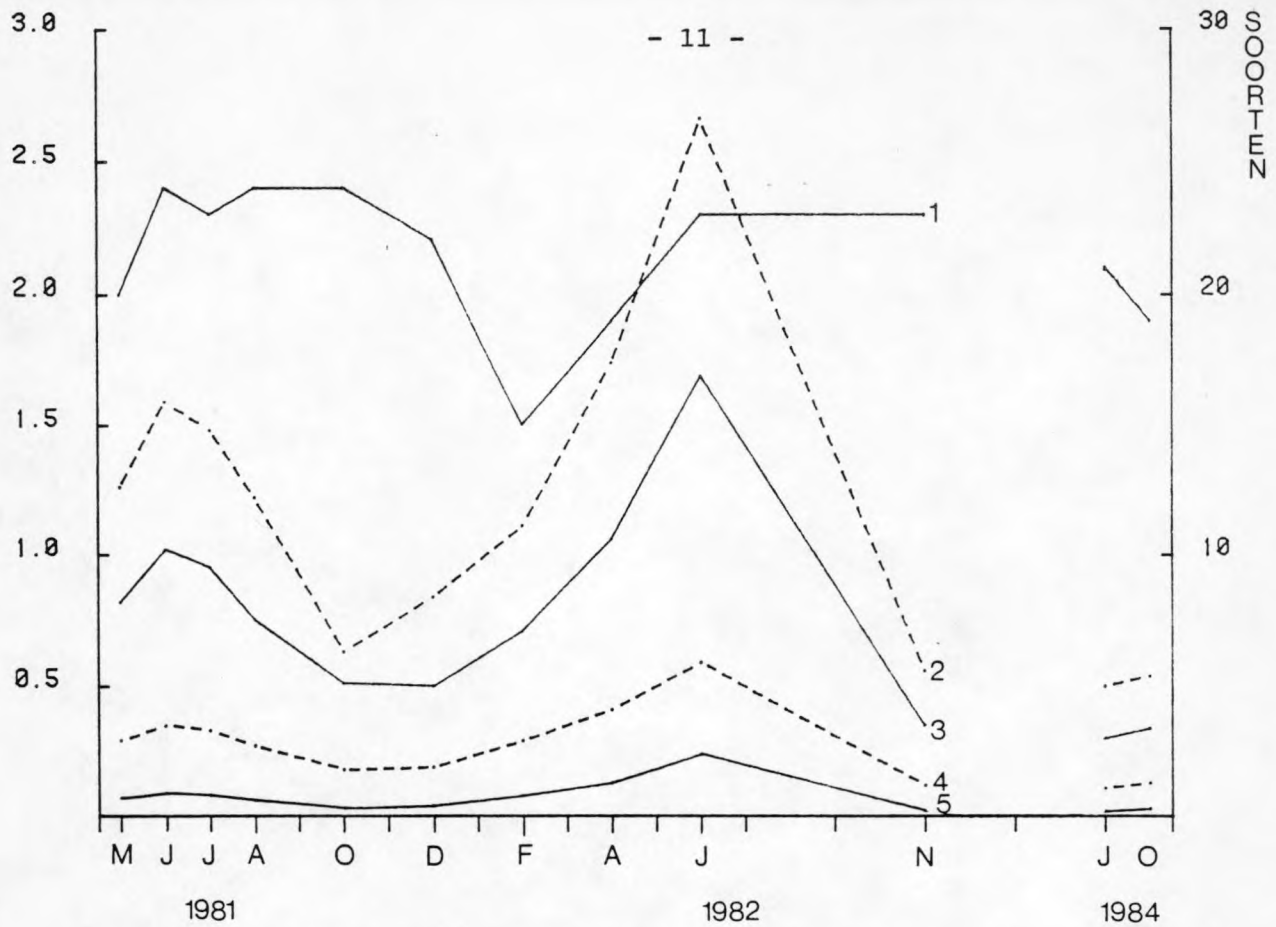


Fig. 4a.: Evolutie van het aantal soorten, diversiteit en eveness voor de verschillende bemonsteringen.

1. Aantal soorten, 2. Shannon-Wiener diversiteit, 3. Brioullin diversiteit, 4. Pielou eveness, 5. Heip eveness

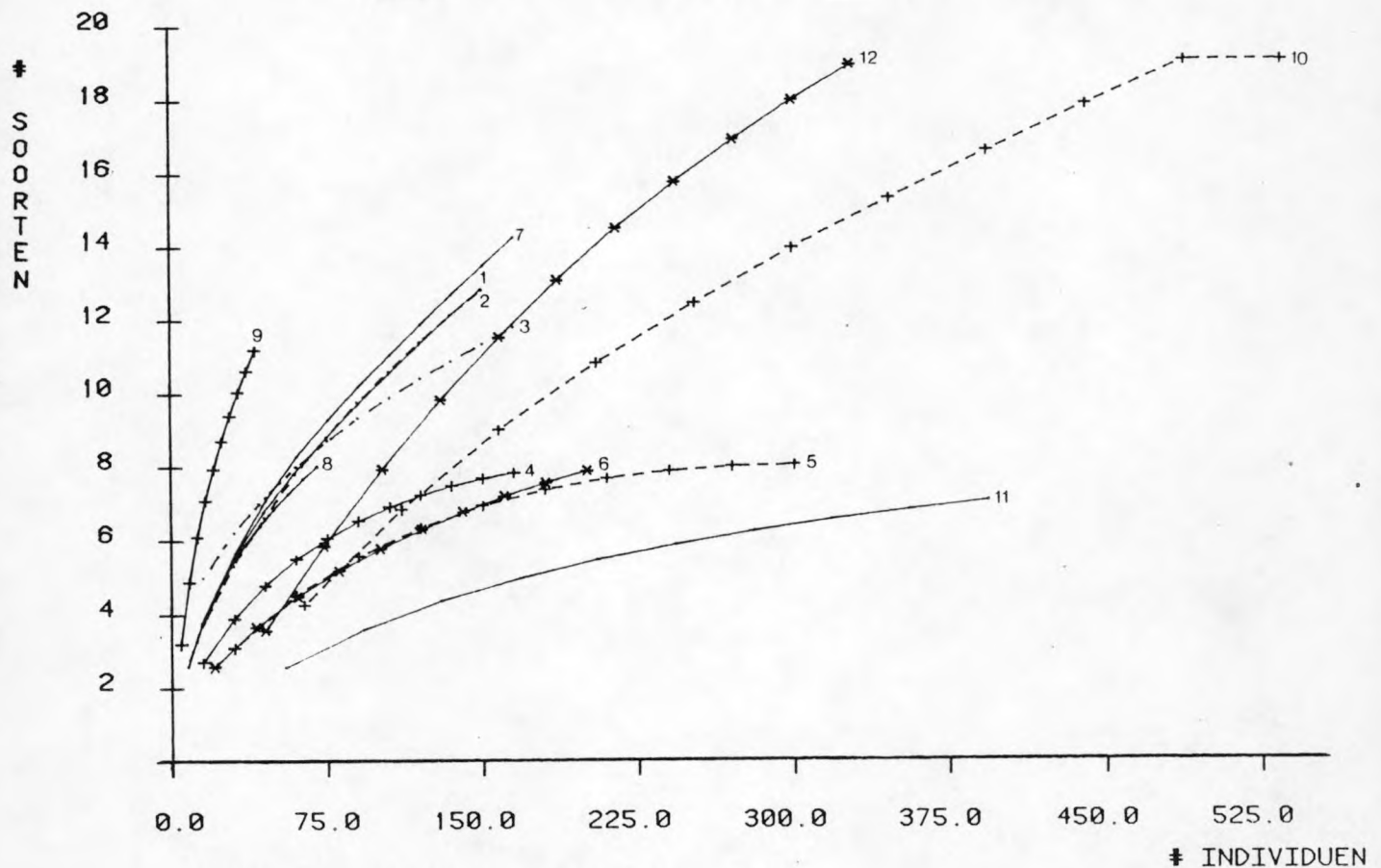


Fig. 4b.: Hurlbert-rarefaction curves.

1. mei'81; 2. jun'81; 3. jul'81; 4. aug'81; 5. okt'81; 6. dec'81; 7. feb'82; 8. apr'82; 9. jun'82; 10. nov'82; 11. mei'84; 12. okt'84.

b. Beschrijving van de belangrijkste soorten

=====

1° Mollusca

HYDROBIA ULVAE (Pennant)

Datum	05/81	06/81	07/81	08/81	10/81	12/81	02/82	04/82	06/82	11/82	05/84	10/84
Densiteit	7831	7350	9104	9087	15469	10580	8493	3885	2076	29150	21800	17902
Biomassa	3,313	3,466	4,973	6,846	12,46	4,680	3,372	2,080	1,060	5,575	12,37	13,77
Indiv. gew.	423	472	546	753	805	436	397	535	511	191	567	769

Tabel 2.: Densiteit per m², biomassa in gr. ADW per m² en gemiddeld individueel gewicht in mg. voor H. ulvae

Het wadslakje is in aantallen steeds dominant terwijl het ook in de helft van de bestudeerde periodes dominant is wat biomassa betreft (Fig.:3.). Door zijn grote abundantie kan H. ulvae een belangrijk prooiorganisme zijn voor bergeend (Tadorna tadorna), tureluur (Tringa totanus), zilverplevier (Pluvialis squatarola) en kanoetstrandloper (Calidris canutus) (Evans et al., 1979), bot (Platichthys flesus) (Anderson, 1971) en zwarte grondel (Gobius niger) (Vesey en Langford, 1985). Experimenteel kon Reise (1985) aantonen dat ook de strandkrab (Carcinus maenas) een belangrijke predator is. Bijgevolg is H. ulvae een belangrijke schakel in de voedselketen van slikken (Milne en Dunnet, 1971).

H. ulvae is één van de meest bestudeerde estuariene organismen. Heel wat aandacht kreeg Hydrobia spp. om ecologische principes te illustreren zoals "resource partitioning" (Hylleberg, 1976), "co-existentie" van verwante soorten (Fenchel, 1975), "character-displacement" (Connell, 1980; Levinton, 1982; Hylleberg, 1986 en Cherill en James, 1987) en "r en K - selectie" (Lassen, 1979). In de

Oosterschelde wordt net zoals in de Waddenzee alleen H. ulvae aangetroffen die een typische soort is voor de mariene gedeelten van estuaria.

Een veel beschreven aspect bij de verspreiding is het vlotgedrag ("floating behaviour") wat door heel wat auteurs (Newell, 1962; Anderson, 1971 en Levinton, 1979 voor H. ventrosa) geïnterpreteerd wordt als een actief dispersiemechanisme. Barnes (1981 a,b,c) en Little en Nix (1970) konden geen ritmisch vlotgedrag constateren. Slechts een uiterst klein deel van de populatie (1 %) zou per getij zich, dan nog accidenteel, drijvend verspreiden (Barnes, 1981 c). Sediment transport via stromingen heeft echter een veel grotere impact op de verspreiding van wadslakjes dan het vlotgedrag (Siegismund & Hylleberg, 1987). Het enige echte verspreidingsmiddel van H. ulvae is het voorkomen van een planktonisch bestaan (Barnes, 1981). Terzelfdertijd wordt het klimmen van H. ulvae als een normaal voortzetten van het voedselzoeken beschouwd en geen mechanisme om zich drijvend te verspreiden (Barnes, 1981).

H. ulvae is zowel een depositfeeder (Fenchel en Kofoed, 1971) als een grazer (Lopez en Kofoed, 1980) die leeft van benthische diatomeeën en in zekere mate ook van bacteriën (Hylleberg en Riis-Vestergaard, 1984). Het "afgegrazen" detritus wordt via de faeces opnieuw in het milieu gebracht en gerekoloniseerd door microorganismen. Deze cyclus kan verschillende malen doorlopen worden tot ook alle organische koolstof is verteerd (Newell, 1970). Newell (1962) interpreteerde het cyclisch ingraven als een manier om voedsel net onder het substraatoppervlak te exploiteren. Schäfer (1972) en Barnes (1981c) vonden dat H. ulvae zich alleen ingraaft om zich tegen uitdroging te beschermen en eventueel ook om predatie te vermijden vermits ze zich 's nachts minder ingraven. Daarenboven vonden beide auteurs alleen ingegraven dieren met gesloten opercula. De preferentie voor slibrijk sediment zou alleen een preferentie zijn voor hoger voedselaanbod in dergelijke sedimenten (Barnes en Greenwood, 1978).

Voortplanting van H. ulvae gebeurt net zoals bij alle prosobranche mollusken door copulatie waarna het wijfje de bevruchte eieren afzet in eipakketjes op de schelpen van bij voorkeur levende soortgenoten. Nochtans worden ook op dode schelpen (eigen waarnemingen), zandkorrels

en groenwieren eieren afgezet (Anderson, 1971). Dezelfde auteur vond zelfs eipakketjes op Retusa obtusa, de predator van jonge Hydrobia's. Eiafzetting gebeurt in het Ythan estuarium gans het jaar door maar maximaal tussen april en juli met een piek in mei (Anderson, 1971). Muus (1967) vond eipakketjes van maart tot december met maxima van april tot juli. Fish en Fish (1974) beschreven een dubbele spawningcyclus by H. ulvae. In deze piekperiodes dragen de wadslakjes gemiddeld 3 à 4 eipakketjes op hun schelp en worden er per individu gemiddeld 150 pakketjes afgezet (Lassen, 1979).

Het pelagisch bestaan van de veligerlarven beperkt zich tot enkele uren (Thamdrup, 1935) of hooguit enkele dagen (Thorson, 1946). Anderson (1971) trof in juni echter massaal vrijlevende veliger-larven aan in het plankton. Settlen van de larven gebeurt pas na gemiddeld 24 dagen (Fish en Fish, 1974). Ook Hylleberg (1986) vond pelagische larven van H. ulvae in tegenstelling met de andere Hydrobiidae. Gemiddeld zijn ze dan 140-150 μm groot.

De dieren worden na 1 (Clay, 1960) of 2 jaar (Anderson, 1971; Fish en Fish, 1974) geslachtsrijp. De maximale leeftijd varieert volgens de auteurs van 1,5 jaar (Clay, 1960) over 2 tot 2,5 jaar (Fish en Fish, 1974) tot 5 jaar (Anderson, 1971). De maximale grootte en de groeisnelheden verschillen sterk van gebied tot gebied. Daarenboven schijnt gigantisme frequent voor te komen als gevolg van parasitering door larvale trematoden (Rothschild, 1936). Er zou bovendien ook geen eenvoudig verband bestaan tussen lengte en leeftijd (Anderson, 1971). Daarom o.a. werden geen lengtemetingen verricht.

In PQ H2 schommelt de densiteit tussen 2076 en 29150 dieren per m^2 . Dit is in vergelijking met andere gebieden niet veel (Tabel 3.). In Vianen werden alleen in PQ H4 (Develter, 1985) nog hogere densiteiten geconstateerd. In de schorre komen echter veel hogere aantallen voor. Het densiteitsverloop vertoont een piek in oktober '81 waarna deze geleidelijk afneemt tot in juni om terug een maximum te bereiken in november '82. In mei '84 is de densiteit evenwel hoog en groter dan in oktober '84. Hetzelfde densiteitsverloop als in '81-'82 werd ook door Anderson (1971) beschreven. Merken we nog op dat de aantallen in vergelijkbare maanden (vb. mei '81-'84) heel sterk kunnen verschillen (7831 t.o.v. 21800/ m^2).

Bron	Lokaliteit	Densiteit
Anderson, 1971	Ythan estuarium	gem. 50.000 max. > 100.000
Vermeulen, 1980	Westerschelde	max. 15.530
Coosen en van den Dool, 1981	Oosterschelde	max. 37.222
Boyden en Little, 1973	Severn estuarium	max. 9.600
Thamdrup, 1935	Denemarken	15300 - 46300
Milne en Dunnet, 1971	Ythan estuarium	62000 - 80000
Wharfe, 1977	Medway estuarium	90000
Hummel et al., 1986	Markiezaat	40.000
Beukema, 1976	Nederlandse Waddenzee	gem. 866
Coosen en van den Dool, 1983	Keeten, Krammer, Volkerak	max. 10.000
Heip et al., 1986	Westerschelde	max. 23530
Barnes en Greenwood, 1978	North Norfolk (U.K.)	max. 30.000
Reise, 1985	Köningshafen	max. $\pm$ 30.000
Barnes, 1981	Norfolk, U.K.	17.700-137.000

Tabel 3.: Overzicht van de densiteiten van *H. ulvae* in enkele andere lokaliteiten.

De biomassa in PQ H2 schommelt tussen 1,06 en 13,77 gr. ADW per m² wat maximaal 55 % van de totale biomassa is. In het Keeten, Krammer, Volkerak fluctueert de biomassa tussen 0,35 (augustus) en 1,79 gr ADW per m² (oktober) met een gemiddelde van 0,8 gr per m² (Coosen en van den Dool, 1983). Ook op slikken van Köningshafen (Duitse Waddenzee) domineert het wadslakje in biomassa met ongeveer 10 gr. C per m². De biomassa evolueert in de tijd zoals het densiteitsverloop. Geleidelijke stijging van lente tot herfst om vervolgens zeer vlug te dalen wat de resultante is van verminderde densiteiten en gemiddeld individueel

gewicht (Tabel 2.). Het gemiddeld individueel gewicht kent een geleidelijke stijging tot in de herfst. Tussen oktober en december is er een halvering en dit zakt nog verder tot in februari. In november 1984 is het individueel gewicht nog veel lager. Merkwaardig is dat in oktober de hoogste densiteit en het hoogst gemiddeld individueel gewicht worden vastgesteld. We verwachten immers, wegens het verschijnen van de jonge Hydrobia's, een maximale densiteit en een minimaal individueel gewicht. Vanaf oktober daalt het individueel gewicht vermoedelijk als gevolg van de algemene verminderde conditie tijdens de winter, predatie die de grootste individuen wegselecteerd, het afsterven van de oudste dieren en mogelijks migratie van de oudere dieren naar de hogere delen van de getijdezone of de schorre. Tussen april en juni neemt het gewicht een ietsje af wat mogelijks een gevolg zou kunnen zijn van de spawning.

RETUSA OBTUSA (Montagu, 1803)

Datum	05/81	06/81	07/81	08/81	10/81	12/81	02/82	04/82	06/82	11/82	05/84	10/84
Densiteit	28	136	209	181	113	45	23	19	79	45	6	34
Biomassa	13	55	145	206	166	84	39	39	36	169	7	48
Indiv. gew.	0,46	0,40	0,69	1,14	1,47	1,87	1,69	2,05	0,46	3,76	1,17	1,41

Tabel 4.: Densiteit per m², biomassa in mg. ADW/m² en gemiddeld individueel gewicht in mg. voor Retusa obtusa.

Retusa obtusa of het oubliëhorentje wordt algemeen beschouwd als de predator van vooral jonge Hydrobia's (Smith, 1967). Andere prooidieren zijn foraminiferen en copepoden (Wolff, 1973 op cit.).

De verspreiding van deze soort te Vianen is gekoppeld aan het voorkomen van H. ulvae (Develter, 1985). Nochtans volgt R. obtusa het wadslakje niet in de hogere gedeelten van het slik en de schorre (Boyden en Little, 1973).

In Nederland plant R. obtusa zich voort in de vroege zomer (Swennen, 1963 op cit. in Wolff, 1973) en heeft een niet-pelagische ontwikkeling (Thompson, 1976). Nochtans moet in ons studiegebied de voortplanting iets vroeger plaats hebben gegrepen vermits de nieuwe rekruten reeds vanaf juni in de makrobenthos-stalen voorkomen.

Vanaf mei stijgt de densiteit vrij snel tot in juli om vervolgens weer af te nemen tot in de volgende lente (Tabel 4.). De densiteit schommelt te Vianen tijdens de bestudeerde periode tussen 6 en 209 individuen per m². Ook andere auteurs vonden steeds zeer lage aantallen (Tabel 5.). De densiteit is evenwel niet gecorreleerd met die van Hydrobia ulvae ($R_s = -0,08$; $N = 12$; NS), zijn voornaamste prooidier. Mogelijks is dit te wijten aan de hoge ligging van PQ H2 in de getijdezone.

De biomassa fluctueert tussen 7 en 206 mg per m², met de laagste waarden in mei. De hoogste biomassawaarde wordt bereikt in augustus wat een gevolg is van de hogere densiteit gekombineerd met een reeds flink

toegenomen individueel gewicht (groei). Het individueel gewicht is minimaal in de lente (mei - juni) om vervolgens te stijgen tot in december, even terug te verminderen in februari (spawning ?) om verder te stijgen in april. Tussen april en juni daalt het gemiddeld gewicht met een factor 5 , vooral door het verschijnen van de nieuwe jaarklasse.

Bron	Lokaliteit	Densiteit
Reise, 1985	Köningshafen, zeegrasveld	6
Heip et al, 1986	Westerschelde	max. 60
Boyden en Little, 1973	Severn estuarium	max. 56
Watkin, 1941 (op cit. in Boyden en Little, 1973)	Dovey (Wales)	75
Vermeulen, 1981	Westerschelde	max. 36
McLusky & Elliot, 1981	Torry bay	250

Tabel 5.: Overzicht van de densiteit van R. obtusa in enkele andere lokaliteiten.

MYSELLA BIDENTATA (Montagu, 1803)

Datum	05/81	06/81	07/81	08/81	10/81	12/81	02/82	04/82	06/82	11/82	05/84	10/84
Densiteit	6	17	6	11	6	11		13	28	11	11	
Biomassa	2	11	3	10	7	11		5	29	6	3	

Tabel 6.: Densiteit per m² en biomassa in mg ADW per m² van M. bidentata.

Mysella bidentata komt zowel eulittoraal als sublittoraal voor (Wolff, 1973). In de Noordzee is het een zeer algemene soort (Govaere, 1978). Ook op de slikken van Vianen werd M. bidentata in alle plots waargenomen (Develter, 1985). In de Noordzee leeft deze soort normaal commensaal bij de slangster Amphiura filiformis, maar bij gebrek aan deze kunnen andere echinodermata zoals zeeëgels en zeekomkommers, sipunculiden, mollusken en gangbewonende polychaeten als gastheer gebruikt worden. Mogelijke gastheren in Vianen zijn Nereis diversicolor en Arenicola marina (Develter, 1985). M. bidentata kan echter ook vrijlevend voorkomen (Ockelmann en Muus, 1978).

M. bidentata is een suspensiefeeder en benut zowel voedsel binnengebracht door de gastheer, als de bacteriële fauna binnen het gangensysteem die door de ciliaire werking van de gastheer in suspensie wordt gebracht (Ockelmann en Muus, 1978).

Normaal is er één voortplantingsperiode per jaar die begint eens de watertemperatuur 6 °C heeft bereikt. In de Øresund is dit vanaf de tweede helft van juli (Ockelmann en Muus, 1978). Gedurende het tweede levensjaar zijn de dieren functionele mannetjes en vanaf het derde jaar zijn ze hermafrodiet. Oögenese wordt beperkt gedurende een bepaalde periode van het jaar, terwijl spermiogenese bijna gans het jaar door gebeurt waarbij het sperma opgevangen wordt in receptacula seminini. De bevruchting gebeurt in de mantelholte waarna de eieren vastgehouden worden in de kieuwen (Ockelmann en Muus, 1978). Na 16 dagen (bij 10 °C) worden de planktotrofe veliger larven, die dan 0,15 mm lang zijn,

vrijgelaten in het water. De larvale periode duurt vrij lang (Jørgensen, 1946) en larven worden in het plankton gevonden van juni-juli tot september-november. Het settlen van de larven bereikt zijn maximum rond begin september in de Øresund (Ockelmann en Muus, 1978).

In Vianen worden zowel in de lente - begin zomer als in de herfst "juvenielen" aangetroffen (grootte-orde 1,3 à 1,4 mm). Het is ons echter onbekend welke leeftijd dieren van dergelijke grootte hebben. De maximale leeftijd zou 7 jaar zijn (Ockelmann en Muus, 1978).

De densiteiten in PQ H2 schommelen tussen 0 en 28 dieren per m². De maximale densiteiten te Vianen werden op de slibrijke sedimenten gevonden : 147 individuen per m² (PQ 22, mosselbank) (Develter, 1985). Deze preferentie voor slibrijke sedimenten werd ook door Wolff (1973) vastgesteld. Volgens dezelfde auteur is M. bidentata gevoelig voor strenge winters. In de Westerschelde (Heip et al., 1986) werd deze soort slechts sporadisch aangetroffen met maximaal 43 dieren per m² waar Vermeulen (1981) nog 137 als maximale densiteit aantrof op hetzelfde transect.

De biomassa schommelt tussen 2 en 29 mg per m², wat verwaarloosbaar klein is.

CERASTODERMA EDULE (Linnaeus, 1758)

De kokkel is in de Oosterschelde vooral eulittoraal een belangrijk organisme in de voedselketen. Iedere leeftijdsklasse van de kokkelpopulatie heeft zowat zijn eigen predatoren (Reise, 1985). Spat wordt vooral gepredateerd door jonge krabben, garnalen (Crangon crangon), nereïden en juveniele platvis. De eerstejaars kokkels worden gegeerd door oudere platvis zoals schol (Pleuronectes platessa) (Hancock & Urquhart, 1965), adulte krabben en tal van steltlopers zoals kanoetstrandloper, wulp (Numenius arquata), rosse grutto (Limosa lapponica) en scholekster (Haematopus ostralegus) (Goss-Custard et al., 1977; eigen waarnemingen). Deze laatste is ook de belangrijkste predator van meerderejaarskokkels. In sommige gevallen kunnen zij de kokkelpopulaties decimeren (O'Connor & Brown, 1977). De mens heeft eveneens een grote invloed op de kokkelpopulatie, enerzijds door het oogsten van derdejaars en oudere kokkels voor consumptie (vb. op de Roggenplaat), en anderzijds door het pierespitten. De omwoeling van het sediment veroorzaakt een hoge mortaliteit, wat een drastische effect kan hebben op de kokkelpopulatie (Jackson en James, 1979; van den Heiligenberg, 1987).

C. edule is een suspensiefeder, wat onmiddellijk gevolgen heeft op de verspreiding (Wolff, 1973). Te geringe stroming kan niet voldoende voedsel aanbrengen, te veel stroming spoelt de kokkels, die juist onder het oppervlak ingegraven zijn, uit. Vooral de oudere dieren zijn hieraan gevoelig. Nochtans is het vooral de inundatieduur die bepalend is voor het voorkomen van deze soort. Op slikken met minder dan 4 uur overspoeling worden zo goed als geen kokkels meer aangetroffen (Kristensen, 1957). Behalve op zeer zacht slib hebben adulte kokkels geen preferentie voor welbepaalde substraten (Kristensen, 1957). Ook Develter (1985) kon op Vianen geen korrelatie tussen voorkomen en abiotische factoren aantonen.

Normaal worden kokkels tijdens het tweede jaar geslachtsrijp (Seed en Brown, 1977). Nochtans kan bij zeer snelle groei maturiteit reeds bereikt worden in het eerste jaar (Hancock en Franklin, 1972). Spawning gebeurt van maart (Orton, 1926) tot oktober (Jones, 1979). De bevruchting gebeurt vrij in het water. De hieruit ontwikkelende larve

zwemt maximaal 1 maand rond tot aan de metamorfose, waarna de jonge kokkeltjes naar de bodem zakken. De grootte varieert dan tussen 250 en 350 μm . De duur van het planktonisch bestaan is afhankelijk van de watertemperatuur. Normaal is er één duidelijk begrensde broedval per jaar. Te Vianen was de maximale broedval van eind mei tot juli (Fig. 5.). Wolff (1973) vond maximale broedval eind mei. Pouwer (1985) constateerde in de Oosterschelde, afhankelijk van de monsterplaats maximale broedval van juli tot half augustus. Seed en Brown (1977) beschrijven rekrutering in de Strangfor Lough (N. Ierland) van eind augustus of september tot de eerste wintermaanden. In oktober 1981 (Fig.5.) kwam er een tweede broedval voor, echter veel kleiner dan de zomerbroedval. Deze cohorte is duidelijk afgescheiden en afzonderlijk te volgen tot in juni 1982. Vermits de larven maximaal één maand in het plankton kunnen verblijven is dit nieuwe broed het gevolg van een tweede voortplantingsperiode. Hetzelfde fenomeen werd (nog) niet vastgesteld in oktober 1984. Uit de frequentiedistributie (september 1984) van de jonge kokkeltjes van de Roggenplaat (Pouwer, 1985) blijkt ook daar, alhoewel niet vermeld, een tweede broedval op te treden. Op de Hooge Kraayer is het verschijnsel, indien bestaande, veel minder duidelijk. In het Lynher estuarium (Cornwall) is de maximale broedval in april maar zowel in oktober 1972 als oktober 1973 kwam er ook daar een najaarsbroedval voor. Nochtans wordt dit door Warwick en Price (1975) niet aangestipt. Dat de herfstbroedval wel belangrijk kan zijn wordt duidelijk in enkele estuaria van "La Manche" (Frankrijk), waarbij de herfstrekrutering compenserend kan zijn voor een slechte lentebroedval (Desprez et al., 1986). De verklaringen voor het optreden van een tweede broedval zijn nogal uiteenlopend. In de Waddenzee kan de tweede broedval het gevolg zijn van immigrerende larven uit de koelere Noordzee, waar de spawning als gevolg van de lagere temperatuur, later heeft plaatsgehad (Hogeweg, 1981). Yankson (1986) daarentegen vindt de oorsprong in een verhoogde reproductieinspanning na een harde winter. Hij stelde verschillende voortplantingsstrategieën vast bij C. edule. Na zachte winters is er één welomlijnde spawningperiode van april tot juli, terwijl na harde winters partiële en repetitieve spawning voorkomt van zomer tot herfst. Dit klopt niet met onze gegevens. We verwachten in '81 na de zachte winter '80-'81 één welomlijnde spawning, waar we in de Oosterschelde twee

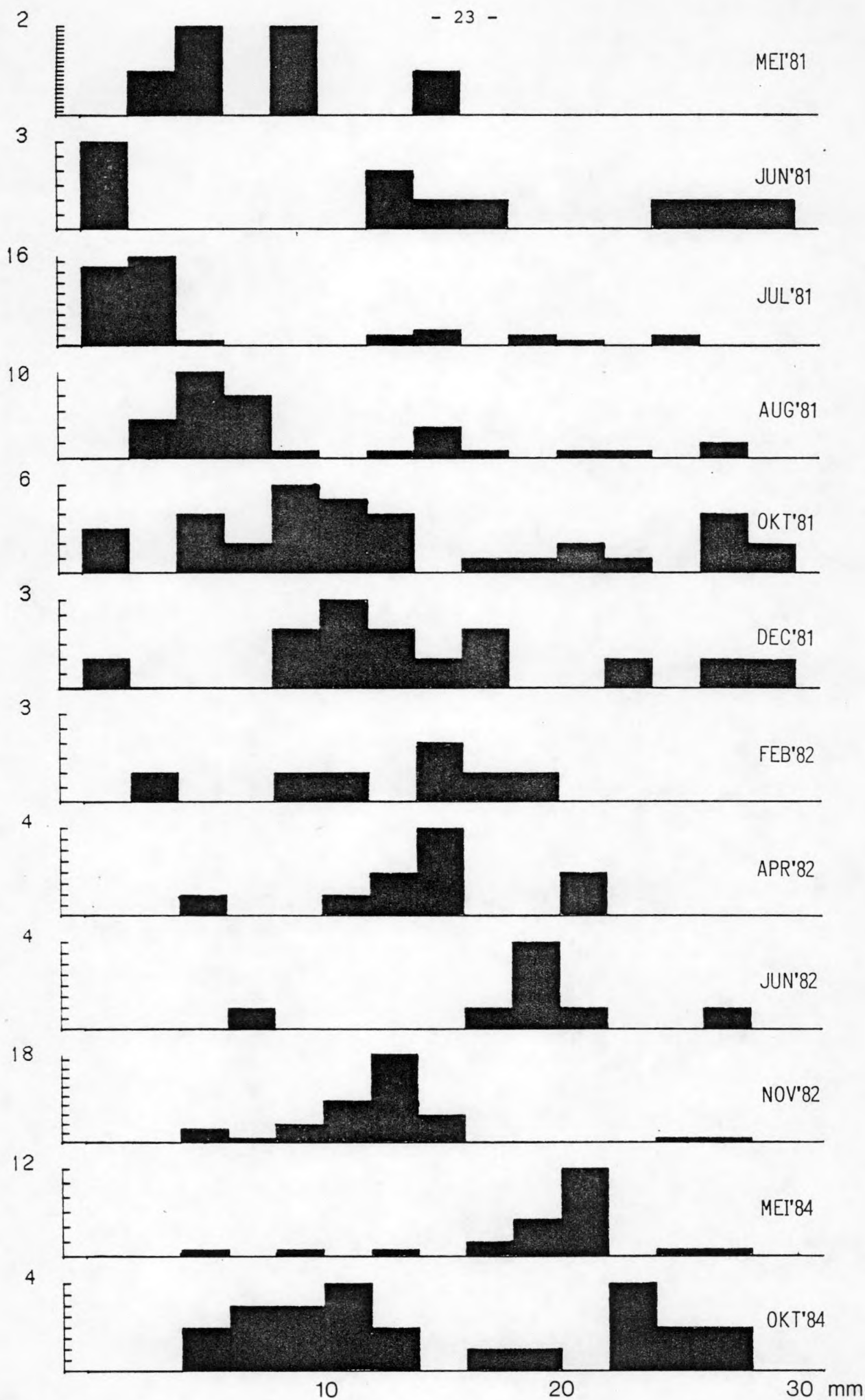


Fig. 5.: Lengte-frequentiedistributie van *Cerastoderma edule* in PQ H2.

rekruteringsperiodes constateren. Na de harde winter '81-'82 verwachten we een repetitieve spawning. Alhoewel we in deze periode niet meer beschikken over maandelijkse bemonsteringen menen we te mogen stellen, (Fig.6,november) dat er slechts één rekruteringsperiode was.

Datum	05/81	06/81	07/81	08/81	10/81	12/81	02/82	04/82	06/82	11/82	05/84	10/84
Densiteit	34	57	238	198	198	79	40	57	45	379	141	136
Biomassa	0,227	2,357	2,555	3,116	6,332	2,507	0,826	1,640	2,196	5,490	8,283	8,002
Indiv. gew.	6,67	41,4	10,7	15,7	32,0	31,7	20,7	28,8	48,8	14,5	58,7	58,8

Tabel 7.: Densiteit per m², biomassa in gr. ADW/m² en gemiddeld individueel gewicht in mg. van C. edule.

De kokkeldensiteit in PQ H2 schommelt tussen 34 en 375 per m², een gemiddelde waarde voor alle bestudeerde plots te Vianen. Tijdens de bestudeerde periode werden gemiddeld 134 kokkels per m² geteld. De maximale densiteit in het studiegebied werd waargenomen in PQ H4 (1518/m²) (Develter, 1985). In vergelijking met andere gebieden zijn de densiteiten (Tabel 8.) laag tot gemiddeld te noemen. De densiteit van de totale kokkelpopulatie wordt in de eerste plaats bepaald door de grootte van de broedval en anderzijds door de daaropvolgende overleving die afhankelijk is van weersomstandigheden zoals temperatuur, stormen (Dörjes et al., 1986) en predatie. Vooral ijsvorming kon de populatie veel schade toebrengen. Algemeen wordt aangetoond dat broedval extra succesvol is na strenge winters (Kristensen, 1957; Beukema, 1979; e.a.). Dörjes et al. (1986) constateerden echter het tegenovergestelde fenomeen : grote broedval na gemiddelde of zachter winters. Te Vianen blijkt de spatval (Tabel 9.) van 1982 vrij succesvol te zijn geweest, net zoals in andere delen van de Oosterschelde (Pouwer, 1985).

Bron	Lokaliteit	Densiteit
Schoenmaker, 1984	Oosterschelde, Hooge Kraayer	0-1068 (april '84) gem. 160
	Oosterschelde, Roggenplaat	0-3192 (april '84) gem. 180
Pouwer, 1985	Oosterschelde, Verdronken land van Zuid-Beveland	0-988 (juli '84) gem. 140
Coosen en van den Dool, 1983	Keeten, Krammer, Volkerak	gem. 67 (1979) gem. 133 (1980)
Vermeulen, 1980	Westerschelde	0-547 (september)
Beukema, 1982	Balgzand	spat gem. 125 (zomer) adulten gem. 30 spat : 31 (late winter) adulten : 17
op. cit.	Duitse Waddenzee	63 (1955-1971)
Hummel et al., 1986	Markiezaat voor sluiting	± 200 (uit fig.)
Beukema, 1976	Nederlandse Waddenzee	gem. 34 (4 jaar)
Shakley, 1981	Wales, Swansea	max. 130
Warwick en Price, 1975	Cornwall, England	gem. 29
Coosen, 1986	Oosterschelde	50-500 (februari) 500-2000 (augustus)
Dörjes et al., 1986	Duitse Waddenzee	spat max. 26470
Desprez et al., 1986	La Manche, Frankrijk	> 2600 (fig.) oktober

Tabel 8.: Overzicht van de densiteit van C. edule in andere lokaliteiten

jaarklasse	'84	'83	'82	'81	'80	'79	'78	'77 >
mei '81					5	1		
jun '81				3	4		2	1
jul '81				32	7	1	2	
aug '81				29	1	2	2	
okt '81				24	3	3	5	
dec '81				9	1	2	1	
feb '82				5	1			
apr '82				8	1	1		
jun '82				6	1		1	
nov '82			65		1	1		
mei '84		2	19	2				
okt '84	14	2	8					

Tabel 9.: Reële aantallen kokkels per jaarklasse over de verschillende bemonsteringen.

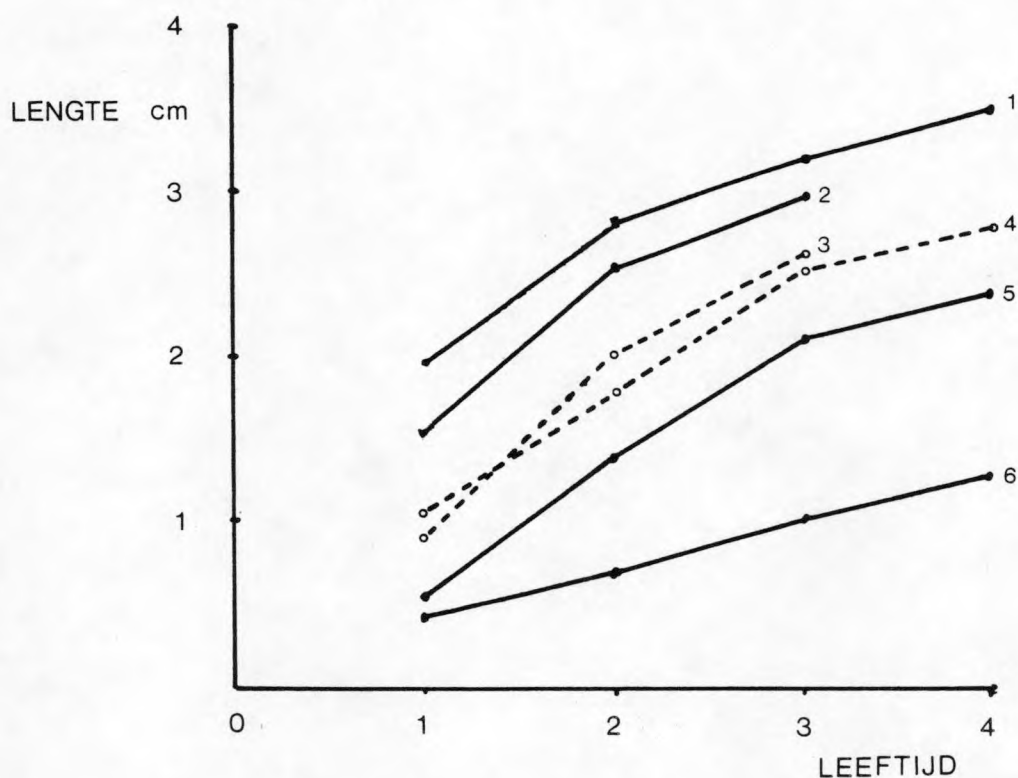


Fig. 6.: Groeikurven van Cerastoderma edule.

1. Waddenzee (Kristensen, 1957); 2. Vianen (Hamerlynck, 1983);
 3. PQ H2 : 1984; 4. PQ H2 : 1981; 5. Dovey estuarium (populatie
 bij gemiddelde laagwaterlijn, Jones, 1979); 6. Dovey estuarium
 (hoog in getijdezone) (Jones, 1979).

jaarklasse	'84	'83	'82	'81	'80	'79	'78	'77 >
mei '81					6,78	15,89		
jun '81				1,23	14,44		25,67	29,61
jul '81				2,19	15,58	24,98	23,33	
aug '81				7,00	16,84	21,76	27,37	
okt '81				8,42	19,60	23,39	27,00	
dec '81				10,69	17,74	25,41	26,97	
feb '82				10,54	17,56			
apr '82				12,83	20,71	21,42		
jun '82				16,45	21,93		26,66	
nov '82			11,74		24,45	27,30		
mei '84		7,08	20,19	26,22				
okt '84	9,03	18,43	24,47					

Tabel 10.: Gemiddelde lengte in mm. van de kokkels per jaarklasse per bemonstering.

Het eerste jaar groeien de kokkeltjes vrij snel. De maximale grootte is 15,5 mm. Pouwer (1985) vermeldt 23 mm als maximum na het eerste levensjaar. De groeisnelheid is echter afhankelijk van de inundatieduur (Hamerlinck, 1983). Uit Fig.6. blijkt dat de groeisnelheid van de kokkels van H2 beduidend onder het gemiddelde van Vianen ligt. Ook de jaarlijkse fluctuaties in groei zijn opmerkelijk (Tabel 10.). De jaarklasse 1982 is, alhoewel niet in dezelfde maand bemonsterd, duidelijk veel groter dan de jaarklassen '81 en '84. De grootste groei van de eerste jaarklasse heeft plaats tussen juli en augustus. Ergens tussen oktober en december begint een rustperiode tot in de vroege lente. De groei in het tweede jaar start in de vroege lente. Volgens Pouwer (1985) start de groei pas in april. Na het tweede levensjaar

groeien de kokkels slechts enkele mm per jaar bij waardoor het soms moeilijk wordt de afzonderlijke groeiringen te herkennen. De groottes van de oudere kokkels dienen wegens het gering aantal individuen (Tabel 9.) met de nodige voorzichtigheid geïnterpreteerd.

jaarklasse	'84	'83	'82	'81	'80	'79	'78	'77 >
mei '81					272	2650		
jun '81				40	1739		10458	13673
jul '81				102	2531	9874	8068	
aug '81				488	3463	6794	11640	
okt '81				439	4905	8354	11559	
dec '81				749	3230	11334	9854	
feb '82				692	3053			
apr '82				1491	6262	7901		
jun '82				3597	7929			
nov '82			908					
mei '84			6303					
okt '84	555	5389	15499					

Tabel 11.: Gemiddelde biomassa in 10^{-5} gr. ADW/m² voor kokkels per jaarklasse per bemonstering.

De biomassa fluctueert tussen 0,23 en 8,28 gr. ADW per m² (Tabel 7.). In vergelijking met enkele andere gebieden is dit relatief weinig. (Tabel 12.). Opmerkelijk is dat zowel maximum als minimum in mei werden vastgesteld, wat nogmaals de jaarlijkse fluctuaties beklemtoont. De biomassa in mei 1984 is groot zowel als gevolg van de grote spatval in 1982 als van de goede overleving van die jaarklasse. Er werden immers nog 19 kokkels van die jaarklasse aangetroffen wat overeen komt met 108 individuen per m². In mei 1981 werd nog slechts 1 adulte kokkel of amper 6 kokkels per m² aangetroffen (Tabel 9.).

Bron	Lokaliteit	Biomassa
Schoenmaker, 1985	Oosterschelde	
	Roggenplaat	gem. 172 (april '84)
	Hooge Kraayer	gem. 50 (april '84)
Pouwer, 1985	Oosterschelde, Verdrongen land van Z. Beveland	11,5 - 19,1 (juli '84)
Dörjes et al., 1986	Duitse Waddenzee	20 - 40 (10 jaar) max. 140
Coosen en van den Dool, 1983	Oosterschelde, Keeten Krammer, Volkerak	gem. 4,78 (6 seizoenen)
Hibbert, 1976	Southampton Water	17 - 66 (2 winters)
Warwick en Price, 1975	Lynher estuarium	gem. 0,85 (1 jaar)
Beukema, 1976	Nederlandse Waddenzee	4,3 $\pm$ 2 (4 jaar)
Beukema, 1979	Balgzand	3 - 20 (11 jaar)
Smaal et al., 1986	Oosterschelde	
	eulittoraal	19,7 - 63 (1 jaar)
	sublittoraal	5 - 27
Coosen, 1986	Oosterschelde	10 - 40 (februari) 25 - 88 (augustus)

Tabel 12.: Overzicht van de biomassa in gr. ADW per m² van C. edule in enkele andere lokaliteiten.

Het gewichtsverloop over een seizoen is verschillend voor spat en eerstejaarskokkels (Fig.7., Tabel 11.). Bij spat is er een toename in gewicht vanaf het settelen tot in augustus, waarna er een daling is in oktober om vervolgens weer te stijgen tot in december. In de winter is er zoals verwacht eveneens een afname waarna de biomassa fors de hoogte ingaat in de lente. De eerstejaarskokkels nemen toe in gewicht vanaf de vroege lente tot in oktober om vervolgens gedurende de winter te

vermageren. Toename in gewicht in de lente start voor beide jaarklassen op hetzelfde moment. Kristensen (1957) beschreef ongeveer hetzelfde patroon : een snelle toename in de vroege zomer gevolgd door een stagnatie van september tot januari. Vervolgens een trage toename tot in half maart om dan zeer vlug tot te nemen tot juli waarna de groei trager verloopt. Zowel Kristensen (1957) als Hancock en Franklin (1972) concluderen dat de spawningperiode in juni, die gepaard gaat met gewichtsverlies gemaskeerd wordt door de snelle groei in deze periode.

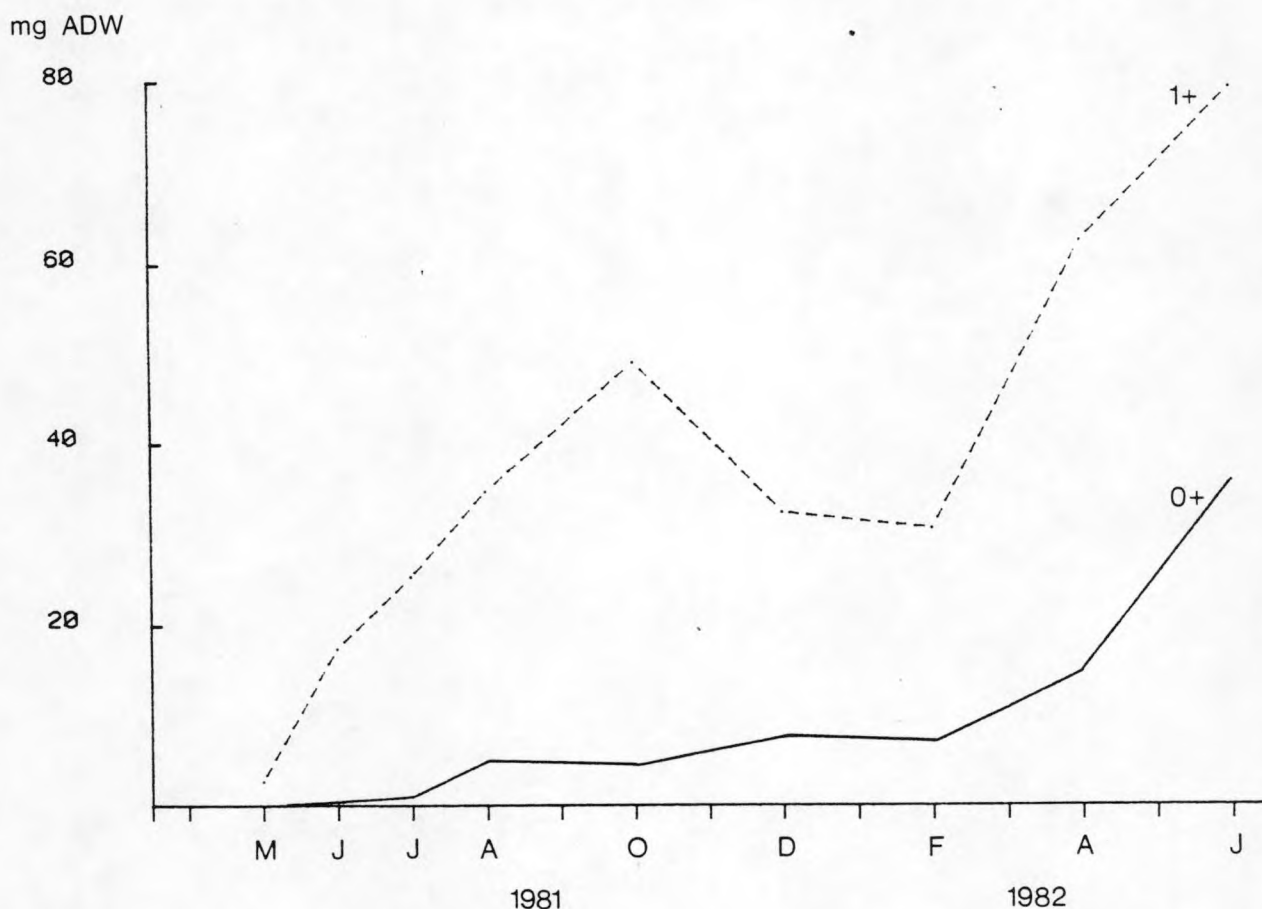


Fig. 7.: Gewichtsverloop van spat en eerstejaarskokkels in PQ H2 in mg. ADW.

Ook uit onze gegevens kon geen gewichtsverlies aangetoond worden. Het gering aantal ouderejaarskokkels maakt verdere analyse van de gewichtsevolutie onmogelijk. De biomassa van eerstejaarskokkels is sterk variabel. De gemiddelde biomassa in oktober '81 en '84 bedragen respectievelijk 4,39 mg en 5,55 mg per individu. In november '82

daarentegen weegt een individu gemiddeld 9,08 mg, wat toch aanzienlijk hoger is, rekening houdend met het tijdsverschil. Afhankelijk van het gebied schommelt het gemiddeld gewicht van de eerstejaarskokkel in andere delen van de Oosterschelde tussen 7 en 10 mg (Pouwer, 1985 uit fig.). De grootte van het vleesgewicht wordt zeer sterk bepaald door warme zomertemperatuur. Te warme zomers werken negatief in zowel op de schelpgroei als op de vleesproductie (Hancock en Franklin, 1972). Anderzijds toonde Pouwer (1985) aan dat deze verschillen in groei hun oorsprong vinden in verschillen in primaire productie.

De productie van het spat bedraagt 2,1 gr. ADW/m² per jaar. Voor de eerstejaarskokkels is dit 0,69 gr. De rest van de jaarklassen zijn te onvolledig bemonsterd om productie te bepalen. We menen echter te mogen stellen dat de productie voor de volledig populatie in PQ H2 $\pm$ 2,9 gr. ADW/m² per jaar bedraagt. De secundaire productie van C. edule is sterk variabel. Hibbert (1976) vond waarden begrepen tussen 20 en 71 gr. ADW/m² per jaar voor de volledige populatie en 9,53 tot 5,16 voor de 0+ groep. Warwick en Price (1975) vonden voor het spat een productie van slechts 0,205 gr. ADW/m² per jaar.

MACOMA BALTHICA (Linnaeus, 1758)

Datum	05/81	06/81	07/81	08/81	10/81	12/81	02/82	04/82	06/82	11/82	05/84	10/84
Densiteit	23	91	85	96	124	124	74	57	187	255	68	108
Biomassa	41	363	264	482	287	133	129	131	291	249	289	379
Indiv. gew.	1,78	3,99	3,11	5,02	2,31	1,07	1,74	2,30	1,56	0,98	4,25	3,51
Gem. lengte	5,92	8,03	6,26*	8,35	5,63*	4,52*	5,84	6,57	3,99*	4,87*	7,46	7,25

Tabel 13.: Densiteit per m², Biomassa in mg. ADW per m², Gemiddeld individueel gewicht in mg. en gemiddelde lente in mm. (*) = voorkomen van spat.

Het nonnetje is zeer algemeen in de Oosterschelde en in het Deltagebied. De verticale verspreiding gaat van ondiep littorale kusten tot relatief hoog in het getijdegebied. Wegens de grote saliniteitstolerantie dringt Macoma balthica vrij diep door tot in de brakke gedeelten van de estuaria. Sublittoraal is het minder algemeen in de brakke gedeelten dan in de mariene gedeelten van estuaria (Wolff, 1973).

De dieren liggen ingegraven in het sediment en staan met lange sifo's in verbinding met de buitenwereld. De inhalerende sifo reikt tot aan het oppervlak en zuigt de voedselpartikels op terwijl de exhalerende sifo veel korter is en wordt in het substraat, onder het oppervlak gehouden (Reise, 1985). Spat leeft in de bovenste mm van het sediment terwijl de adulten tot 8 (Chambers en Milne, 1975) à 10 cm (Ratcliffe et al., 1981) diep ingegraven zitten. Gilbert (1973) vond zelfs adulten tot op 18 cm diepte. De dieptedistributie is seizoensgebonden met de maximale diepte in december en een geleidelijke opwaartse migratie vanaf januari (Reading en McGrorty, 1978).

M. balthica kan een belangrijke prooi zijn voor heel wat steltlopers zoals tureluur (Goss-Custard, 1969), kanoetstrandloper (Prater, 1972), scholekster (Heppleston, 1968; Hülscher, 1981) en platvissen zoals de bot (Summers, 1974).

Het voedsel bestaat uit diatomeeën, detritus met bacteriën en protozoa (Reise, 1985). In zandige sedimenten, arm aan voedsel, is M. balthica suspensiefeder terwijl in slibrijk sediment het een depositfeder is (Olafsson, 1986). Dit hangt uiteraard ook samen met de stroomsnelheid : bij hoge stroomsnelheden, met een zandig sediment als gevolg passeert veel water met voedselpartikels, terwijl bij lage stroomsnelheden meer voedsel naar de bodem sedimenteert. Hoe dan ook de densiteit van M. balthica is steeds groter in slibrijke sedimenten, wat ook in Vianen reeds werd vastgesteld (Develter, 1985).

Duur, tijdstip en aantal spawningperiodes zijn sterk variabel van jaar tot jaar (Gilbert, 1978; Bachelet, 1986) en is afhankelijk van temperatuur en leeftijd. Zo bvb. waren er in het Gironde-estuarium in 1983 twee voortplantingsperiodes, één van februari tot midden mei en één van juni tot half juli. Dit resulteerde in rekrutering in april, juni en juli, opgesplitst in 4 cohortes. In 1984 daarentegen gebeurde de spawning in januari en van maart tot midden juli, resulterend in rekrutering in februari en juni (2 cohortes). In een eerder onderzoek in hetzelfde gebied (Bachelet, 1980) werd er gespawnd van mei tot juli en in oktober. Het resultaat is steeds een aantal cohortes die geleidelijk in elkaar overlopen. Andere auteurs vonden dan weer slechts één enkele broedval in juni (Warwick en Price, 1975) of één spawning periode van eind februari tot begin april (Chambers en Milne, 1975). In de Waddenzee komt slechts één voortplantingsperiode voor gedurende bijna twee maanden. Er werden nooit sexuele producten gevonden bij individuen kleiner dan 3 mm (Lammens, 1967). M. balthica heeft pelagische larven (Jørgensen, 1946) die settlen bij een grootte tussen 270 en 310 μ (Bachelet, 1986).

De densiteit van M. balthica in PQ H2 schommelt tussen 23 en 255 individuen per m^2 en is daarmee zowat het gemiddelde van alle bestudeerde PQ's te Vianen (Develter, 1985) en is zeer vergelijkbaar met de densiteit in enkele andere getijdegebieden (Tabel 14.). De densiteit is steeds minimaal in april en mei. Tussen mei en juni en tussen

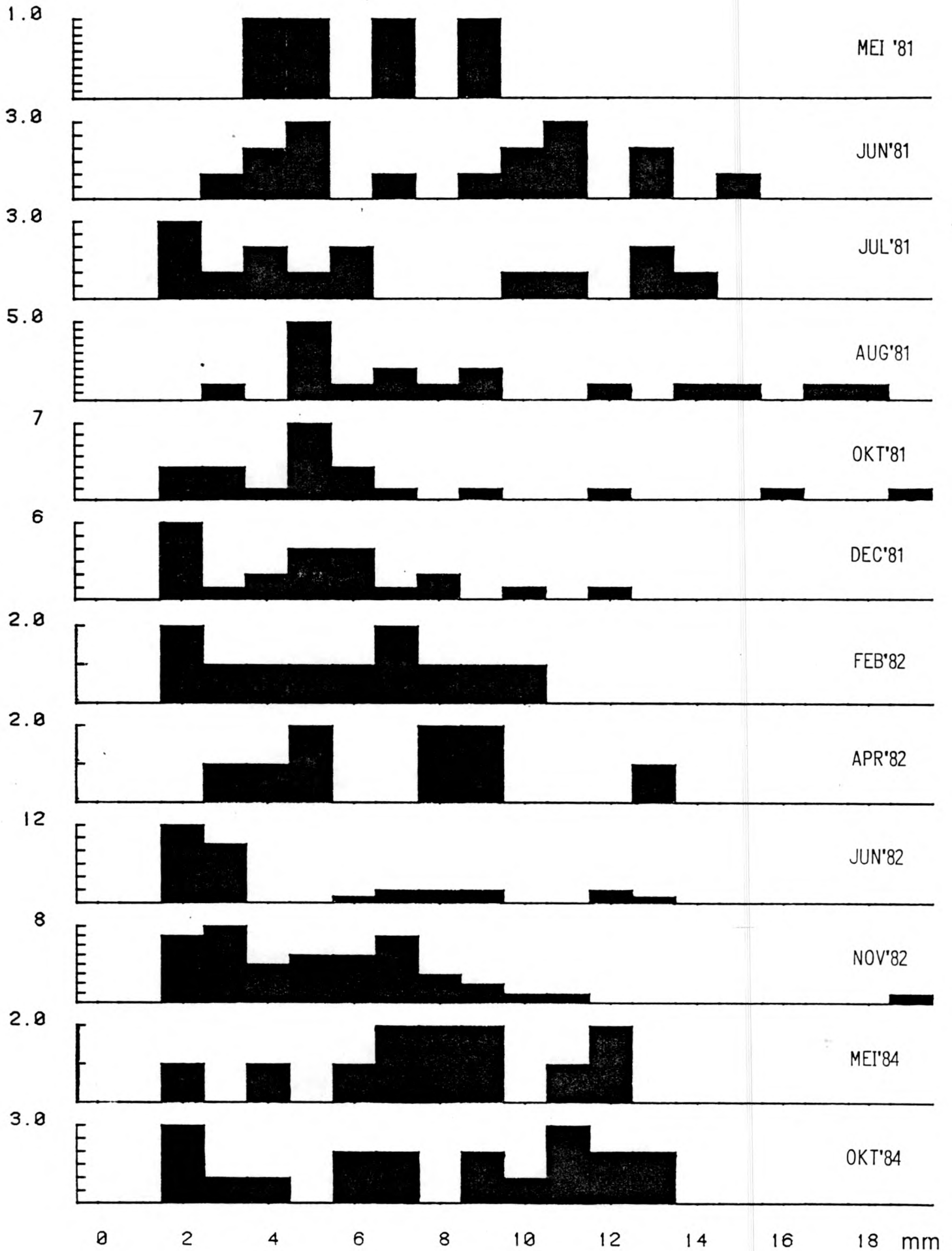


Fig. 8.: Lengte-frequentiedistributie van Macoma balthica in PQ H2.

augustus en oktober is er een densiteitsstijging. Jonge nonnetjes vinden we immers terug in juli '81, oktober '81, december '81, februari '82, juni '82, november '82 en mei en oktober '84 (Fig.8.). Dit doet ons vermoeden dat er 2 voortplantingsperiodes zijn. Vooral juni en november '82 blijken relatief goede rekruteringsperiodes te zijn. Zoals reeds eerder gesteld is het onmogelijk de cohortes na enkele maanden uit elkaar te halen.

Bij de studie van voortplanting en rekrutering van M. balthica wordt steeds gebruikt gemaakt van zeven met kleinere mazen dan voor normaal makrobenthosonderzoek. De tijd tussen settlen van de larven en het terugvinden van individuen groter dan 1,5 mm is relatief lang. De juveniele *Macoma*'s van die grootte worden slechts teruggevonden van half juli tot half augustus (Bachelet, 1986, uit fig.).

Net zoals voor Cerastoderma edule kan Beukema (1982) aantonen dat na strenge winters broedval extra succesvol is, wat eveneens werd geconstateerd door tal van andere auteurs (Dörjes et al, 1986). Deze laatste die zowel sub- als eulittoraal lange termijnonderzoek verrichte zag dat een succesvolle broedval eulittoraal niet noodzakelijk ook sublittoraal gebeurde. Daarenboven werd ook goede broedval vastgesteld na gematigde of zelfs zachte winters.

Densiteitsanalyses worden bovendien nog bemoeilijkt door secundaire spatval veroorzaakt door de getijstroom (Beukema, 1973) die broed van andere gebieden kan aanbrengen. Deze herverdeling van hoog naar laag in de getijdezone van M. balthica zou veroorzaakt worden door lage wintertemperaturen (Beukema et al., 1978). Migratie heeft plaats van januari tot en met april. Net in deze periode werd de densiteit van M. balthica in PQ H2 meer dan gehalveerd. Ook in de Baltische Zee werd bij kolonisatieonderzoek actieve migratie vastgesteld door M. balthica (Bondsdorff, 1980).

De biomassa van het nonnetje varieert tussen 41 en 482 mg. per m² en is laag in vergelijking met andere gebieden (Tabel 15.). Het gering aantal waarden in de tabel is het gevolg van andere biomassabepalingen bij veel onderzoeken. De waarden in PQ H2 zijn wel goed vergelijkbaar met de gemiddelde biomassa uit het Keeten, Krammer, Volkerak (Coosen en van den Dool, 1983), maar laag in vergelijking met de Waddenzee. Het gering aantal grote (> 1cm) individuen is daar uiteraard

Bron	Lokaliteit	Densiteit	Periode
Mc Lusky en Allen, 1976	Firth of Forth (U.K.)	195 - 653	apr-dec
Smidt, 1950	Deense Waddenzee	max. 16.000 (spat) < 100 (adult)	juni
Chambers en Milne, 1975	Ythan estuarium	1940 - 298 (adult) 5510 - 1734 (spat)	1 jaar
Olafsson, 1986	Falsterbo (Zweden)	200 - 300	2 jaar
Beukema, 1980	Balgzand	34 - 90 (adult) gem. 50	11 jaar
Beukema, 1976	Nederlandse Waddenzee	gem. 113	11 jaar
Shackley, 1981	Greater Swansea Bay	max. 30	herfst
Warwich en Price, 1975	Lynher estuarium	gem. 48,7	1 jaar
Boyden en Little, 1973	Severn estuarium	max. 880	zomer
Wharfe, 1977	Medway estuarium	max. 440	3 jaar
Cederwall, 1976	N. Baltische Zee	gem. 52	2 jaar
Dörjes et al., 1986	Duitse Waddenzee	gem. 100 - 300 max. 8000 (spat)	9 jaar zomer
Bachelet, 1986	Gironde estuarium	max. 500 (adult) max. 15000 (spat)	1 jaar februari
Coosen en van den Dool, 1981	Keeten, Krammer, Volkerak	20 - 300	okt'78-maa'81
Vermeulen, 1978	Westerschelde	max. 719	september
Heip et al, 1986	Westerschelde	max. 3000	7 jaar

Tabel 14.: Overzicht van de densiteit van M. balthica in enkele andere lokaliteiten.

verantwoordelijk voor. Mogelijks is dit een gevolg van de migratie van M. balthica van de hoge naar de lagere delen van het slik. De zeer lage biomassa waarden sluiten deze soort meteen uit als belangrijke voedselbron voor predatoren.

Bron	Lokaliteit	Biomassa	Periode
Dörjes et al., 1986	Duitse Waddenzee	min. 1 à 3 max. 4 à 14	winter-lente juli
Warwick en Price, 1975	Lynher estuarium	gem. 0,337	1 jaar
Beukema et al, 1978	Nederlandse Waddenzee	1,26	2 jaar
Beukema, 1979	Balgzand	1,6	7 jaar
Beukema, 1976	Nederlandse Waddenzee	2,2 ± 0,6	11 jaar
Coosen en van den Dool, 1983	Keeten, Krammer, Volkerak	0,57	6 seizoenen

Tabel 15.: Overzicht van de biomassa van M. balthica in enkele andere lokaliteiten.

Het begin en de grootte van de groei van M. balthica is afhankelijk van de ligging van het gebied. De aanvang van het groeiseizoen is veranderlijk van begin zomer in de noordelijke verspreidingszones tot de lente of zelfs nog winter aan de zuidelijke verspreidingsgrens (Beukema en Desprez, 1986). In het Gironde-estuarium start de groei reeds bvb. in februari (Bachelet, 1986). Daarenboven worden in de franse estuaria 2 groeiperiodes gemeten terwijl in de Waddenzee slecht één. Gemiddelde temperatuur blijkt niet de enige reden te zijn. Experimenteel kon immers een herfst-groei veroorzaakt worden door extra toevoer van voedsel (De Wilde, 1975). De tweede groeiperiode aan de zuidelijke verspreidingsgrens wordt ook door een groter voedselaanbod veroorzaakt (Beukema en Desprez, 1986). Nochtans is de gemiddelde jaarlijkse groei

groter in het noorden (Beukema en Meehan, 1985). In de Waddenzee werd aangetoond dat de jaarlijkse groei sterk variabel is en afhankelijk van het voedselaanbod (Beukema et al., 1976) terwijl de lengte van het groeiseizoen temperatuursafhankelijk is (Beukema et al., 1985). Tabel 13. geeft een overzicht van de gemiddelde grootte van M. balthica. In mei 1981 is de gemiddelde lente 5,92 mm (slechts 4 waarnemingen). Tussen juni en juli '81, augustus en december '81 en april en juni '82 daalt de gemiddelde lengte door de "aanvoer" van nieuwe rekruten. Daarenboven verdwijnen in oktober '81 de enige "grote" individuen uit de populatie (predatie ?). Uit Fig.8. kunnen we, met de nodige voorzichtigheid, stellen dat de groei in het studiegebied begint ergens tussen februari en april.

De groeiringen werden wegens het te gering aantal individuen en uit tijdsbesparing niet gemeten. Groei en productie kunnen daarom niet bepaald worden.

OVERIGE MOLLUSKEN

- Angulus tenuis (Da Costa)

De maximaal waargenomen densiteit bedroeg 34 dieren per m² in oktober 81. In de meeste staalnames werden geen Tere dunschalen aangetroffen. De gemiddelde grootte van alle gevonden individuen is 2,2 mm. Het voorkomen van enkel spat kan erop wijzen dat dit plot voor deze soort niet geschikt is. Newell (1970) toonde immers aan dat *A. tenuis* alleen onderaan het getijdegebied abundant is. Op de slikken van Vianen is deze soort over het algemeen eerder zeldzaam (Dereu, 1982; Develter 1985)

- Scrobicularia plana (Da Costa)

In totaal werden slecht 9 individuen aangetroffen, waarvan slechts 2 volwassen (+ 3 cm.), de rest waren allemaal broedjes van + 0,5 cm. grootte. Ook voor deze soort is het plot dus ongeschikt.

- Rest

Volgende soorten werden nog aangetroffen :

Mytilus edulis L. : 2 exemplaren

Littorina littorea L. : 5 exemplaren

Abra alba (Wood) : 1 exemplaar

Lepidochiton cinereus L. : 1 exemplaar

2°. Polychaeta

NEREIS DIVERSICOLOR (O.F. Müller)

Datum	05/81	06/81	07/81	08/81	10/81	12/81	02/81	04/82	06/81	11/81	05/84	10/84
Nereis div.	74	11	11	11		11	23			113	17	
juv.	23	17			11				28	6	62	
N. succinea									6			
tot.densiteit	97	28	11	11	11	11	23		34	119	79	
biomassa	1,77	2,34	1,27	2,12	0,08	2,89	2,58		0,76	14,37	1,98	

Tabel 16.: Densiteit per m², biomassa in gr. ADW per m² voor N. diversicolor.

Nereis diversicolor is één van de meest karakteristieke soorten van estuariene getijdegebieden. Door zijn zeer hoge tolerantie voor allerlei abiotische factoren (temperatuur, saliniteit en pollutie) komt deze soort zowat overal voor, van de koude brakke Baltische Zee tot de hypersaliene lagunen van de Zwarte Zee (Mettam, 1979). In Engeland o.a. werd deze soort gevonden bij zeer geringe saliniteiten (< 1‰) (Green, 1968). Hij kan zelfs gedurende verschillende dagen overleven in zoet water, doch kan er zich niet in voortplanten. Wolff (1973) concludeerde dat N. diversicolor in de brakke en de zoetwatergedeelten van estuaria alleen sublittoraal voorkomt. In de meer mariene gedeelten zou hij verdrongen worden door Nereis virens. Volgens Wolff (1973) wordt de verspreidingsgrens van N. diversicolor in estuaria bepaald door de vloedstroom. Ook in de brakke binnenwateren van de Delta komt deze soort voor en is er zeer abundant.

Ekologisch gezien is dit organisme een belangrijke schakel in de estuariene voedselketen. N. diversicolor is immers een belangrijk prooidier voor heel wat steltlopers en vissen (Milne en Dunnet, 1971).

Deze soort is in het Tees estuarium het hoofdvoedsel van zilverplevier, wulp en rosse grutto (Evans et al., 1979).

Algemeen wordt deze soort beschouwd als omnivoor maar kan echter gebruik maken van heel wat voedingsmethoden. Hartmann-Schröder (1971) beschrijft dat N. diversicolor plantaardig materiaal opneemt onder de vorm van detritus. Bij het uitprepareren van de kaken werd inderdaad regelmatig detritus in de farynx aangetroffen. Muus (1967) denkt dat bij het eten van detritus het vooral de erop levende meiofauna zoals nematoden, ostracoden en nauplii van harpacticoide copepoden zijn die het voedsel vormen. Reise (1979) toonde experimenteel aan dat vooral plathelminthes en nematoden belangrijke prooien zijn terwijl ostracoden en copepoden relatief minder belangrijk waren. N. diversicolor schijnt dus vooral predator en aaseter te zijn. Experimenteel kon aangetoond worden dat aas binnen de 60 sec. gevonden werd (in 100 l. aquaria) (Muus, 1967). Daarnaast werd succesvolle predatie op Corophium volutator vastgesteld (Muus, 1967). Het niet samen voorkomen van dichte Corophium - populaties en grote aantallen N. diversicolor zou eerder te maken hebben met verstoring dan predatie door deze laatste (Olafsson en Persson, 1986). Harley (1950 in Muus, 1967) en Goerke (1966) stelden zelfs filterfeeding vast bij N. diversicolor. Hierbij wordt een wijdmazig muceus net gevormd die later, samen met de prooien en de organische partikeltjes opgegeten wordt. Muus (1967) constateerde dat bij "diep" levende wormen de darm volledig gevuld was met zand wat zou kunnen wijzen op deposit-feeding. Bij het voedselzoeken aan de oppervlakte laat N. diversicolor stervormige sporen na vertrekkend uit de opening van zijn semi-permanente gangenstelsel.

Deze soort is gonochoristisch en mogelijks een enkele keer hermafrodit. De sex-ratio in de populatie is steeds in het voordeel van de vrouwtjes. N. diversicolor is atook en ovipaar (Wolff, 1973). Bij de pseudocopulatie strengelen verschillende vrouwtjes zich rond één mannetje. Het vrijlaten van de eieren bij de vrouwtjes gebeurt door scheuren van de lichaamswand. Bij de mannetjes komen de spermatozoa vrij via de nefridia (Green, 1968). Beide sexes zijn in deze periode uitermate breekbaar door histolyse van de lichaamswand. Kort na de spawning sterven de dieren af. Synchronisatie van de spawning kan bij een atook organisme zoals N. diversicolor mogelijks gebeuren door

interacties tussen de sexes bij geslachtsrijpheid (Mettam, 1979), dit in tegenstelling met eurytoke nereïden waar de lunulaire cyclus voor de synchronisatie kan zorgen. De mogelijkheid van parthenogenese kan niet uitgesloten worden (Smith, 1976; Mettam, 1981). Het tijdstip en de duur van de spawningperiode is sterk variabel. Muus (1967) vond in Denemarken maximale spawning in maart. In het Thames estuarium was de spawning-periode vrij kort en beperkt tot de tweede helft van februari (Dales, 1950) terwijl in het Blyth estuarium deze periode loopt van eind maart tot april (Olive en Garwood, 1981). Op PQ H2 (Tabel 16.) werden juvenielen aangetroffen in twee periodes : mei-juni en oktober-november. Chambers en Milne (1975) vonden in het Ythan estuarium eveneens twee spawning-periodes, nl. in juni-augustus en januari-maart, waaruit zij besloten dat ofwel de spawning-periode ofwel de groeisnelheid sterk kan verschillen jaar op jaar. In een brakke plas (Het Dievengat) bij het Zwin werden ook bijna gans het jaar door juvenielen aangetroffen (Heip en Herman, 1979). In het Zwin zelf werd reproductie vastgesteld van lente tot herfst (Govaere, 1969).

Het bereiken van maturiteit is een complexe zaak en verschillend tussen verschillende gebieden en populaties. In het Severn estuarium rijpen de dieren vlug in de lente en spawnen reeds op twee-jarige leeftijd, terwijl in het Blyth estuarium de populatie rijpt gedurende de winter en de meerderheid slechts na 3 jaar geslachtsrijp is (Mettam et al., 1982; Olive en Garwood, 1981). Dezelfde auteurs stellen dat dieren van verschillende jaarklassen met elkaar "copuleren". Immers, genetische isolatie ontstaat bij opeenvolging van verschillende jaarklassen van monotele organismen die niet éénjarig zijn.

De larven komen na ongeveer een week vrij ofwel in de parentale koker, op de bodem of in de bovenste lagen van het sediment. Slechts uiterst zelden worden larven in het plankton aangetroffen wat mogelijk een aanpassing is aan het estuarien leven. Slechts na een 7-tal weken beginnen de jonge nereïden zich te voeden waarna dispersie kan optreden.

De densiteit van N. diversicolor varieert tussen 0 en 119 dieren per m². Merken we nog even op dat er ook 1 exemplaar van Nereis succinea werd gevonden. We gaan er echter vanuit dat alle niet determineerbare jonge stadia juvenielen zijn van N. diversicolor. De densiteit is zeer laag in vergelijking met andere PQ's op Vianen (Develter, 1985) en met

andere gebieden (Tabel 17.). Wel is de soort positief gecorreleerd is met o.a. het slibgehalte, wat eveneens werd vastgesteld in de Waddenzee (Dankers et al, 1981 in Coosen en van den Dool, 1983) en gedeeltelijk de lage densiteit kan verklaren. In april 1982 en oktober 1984 werden geen nereïden aangetroffen. Het erratisch voorkomen wordt enerzijds veroorzaakt door het geaggregeerd voorkomen (Dereu en Meire, 1985) en anderzijds door de lage densiteiten. Nochtans merkt Reise (1985) op dat N. diversicolor-populaties over lange periodes relatief stabiel zijn. Ook Beukema (1979) vond geen significante verschuivingen na strenge winters.

Bron	Lokaliteit	Densiteit
Muus, 1967	Deense Waddenzee	50 à 200 adulten 500 à 5000 juvenielen
Beukema, 1976	Nederlandse Waddenzee	36
Anderson, 1972	Morecambe Bay	25 - 300
Boyden en Little, 1973	Severn estuarium	6800
Dales, 1950	Thames estuarium	50 - 280
Chambers en Milne, 1975	Ythan estuarium	208 - 961
Heip en Herman, 1979	Dievengat (Zwin)	5000 - 17000
Govaere, 1969	Zwin	230 - 2000
Engelmoer en Blommert, 1985	Friese Wadden	gem. 1247
Warwick en Price, 1975	Lynher estuarium	9,1
Heip et al., 1986	Westerschelde	max. 1165
Vermeulen, 1980	Westerschelde	max. 93
Coosen en van den Dool, 1983	Keeten, Krammer, Volkerak	max. 165

Tabel 17.: Overzicht van de densiteit van N. diversicolor in enkele andere lokaliteiten.

De grootte van de individuen werd bepaald door het meten van de enige rigiede structuur, nl. de tanden. Er blijkt immers een eenvoudig verband te bestaan tussen tandlengte en lichaamslengte en lichaamsgewicht (Olive en Garwood, 1981). Deze vergelijking moet voor het studiegebied nog opgesteld worden. Algemeen kan worden gesteld dat de populatie uiteenvalt in 3 cohortes : juvenielen met een tandlengte van $\pm 0,5$ mm, een tweede groep met een gemiddelde tandlengte van $\pm 1,5$ mm en een derde groep met tandlengtes van ± 2 mm en groter.

Het ADW van N. diversicolor schommelt tussen 8 mg en 1,44 gr per m². Beide waarden werden in de najaarsbemonstering gemeten. Deze grote verschillen zijn volledig te wijten aan de relatief hoge densiteiten van adulte N. diversicolor in november 1982. Het is ook de enige bemonstering voor dit gebied waar deze soort een substantieel deel bijdraagt in de totale biomassa (9,64 %). Of dit het gevolg is van (uitzonderlijk) goede recruterings of van het geaggregeerd voorkomen is ons niet duidelijk. In de Nederlandse Waddenzee werd voor deze soort een gemiddelde biomassa genoteerd van 1,4 gr ADW per m² (Beukema, 1976), terwijl in het Lynher estuarium dat slechts 0,03 gr was (Warwick en Price, 1975).

NEPHTYS HOMBERGII (Savigny, 1816)

Datum	05/81	06/81	07/81	08/81	10/81	12/81	02/82	04/82	06/82	11/82	05/84	10/84
Densiteit		6	11	17	23	11	11	19	17	57	28	11
Biomassa	534	492	193	772	1301	55	63	42	422	518	680	128

Tabel 18.: Densiteit en biomassa in mg ADW per m² voor N. hombergii.

Nephtys hombergii is zowel eulittoraal als sublittoraal algemeen verspreid (Wolff, 1973). Deze soort komt voor in alle sedimenten doch heeft een voorkeur voor minder goed gesorteerde zandige sedimenten (Wolff, 1973; Kirkegaard, 1969; Govaere, 1978 en Clarck en Haderlie, 1960; Alheit, 1978). Zowel sub- als eulittoraal is N. hombergii zeer gevoelig voor harde winters (Beukema, 1979).

In tegenstelling met N. diversicolor leeft N. hombergii in niet permanente en dus niet verstevigde gangen (Hartmann-Schröder, 1971). De sterk gespierde uitstulpbare farynx zou eerder een adaptatie zijn aan het zich vlug ingraven, dan aan zijn voedingswijze. Deze soort is tevens een goed zwemmer.

N. hombergii is een carnivoor (Clark, 1962). Schubert (in prep. in Reise, 1985) toonde significante densiteitsdalingen aan bij Heteromastus filiformis en Scoloplos armiger bij experimenteel toevoegen van N. hombergii. In maaganalyses vond dezelfde auteur eveneens Eteone longa. Olive et al. (1981) noemen N. hombergii een niet selectieve carnivoor.

Het is een polytelische soort die zich vanaf het tweede levensjaar voortplant (Olive, 1978). De spawning gebeurt vrij in het water tijdens het zwemmen van de ouderdieren. De hieruit ontstane planktonische larve settelt zich sublittoraal en migreert dan binnen de drie maanden naar de adulte populaties in het eulittoraal (Olive, 1977; Warwick en Price,

1975). Develter (1985) toonde eveneens aan dat de grootste aantallen kleine individuen laag in de getijdezone voorkomen. Vanaf het tweede levensjaar spawnen de dieren ieder jaar. Spawning is bij deze soort geen terminale gebeurtenis zoals bij N. diversicolor. In de Delta heeft de spawning plaats van mei tot juni (Wolff, 1973) en in het Tyne estuarium gebeurt de spawning in mei (Olive, 1978). Kirkegaard (1978) stelde 2 rekruteringsperiodes vast : de eerste in april, de tweede in oktober. Of dit het gevolg is van twee afzonderlijke voortplantingsperiodes of van een verlengde spawningperiode gekombineerd met de mogelijkheid van een relatief lang planktonisch bestaan kan niet aangetoond worden. In Denemarken kunnen larven uit grotere dieptes (kouder) migreren en aldus een verlengde rekruteringsperiode veroorzaken. In PQ H2 werden juvenielen aangetroffen in juli, augustus en december '81 en april '82. De rekrutering van juli, augustus en december komen overeen met wat Kirkegaard (1978) reeds vond in de Øresund (Denemarken). De hypothese dat de herfstrekrutering een gevolg zou zijn van een verlengd planktonisch bestaan gekoppeld aan lagere temperaturen in diepere delen van het Kattegat, is ons inziens hier niet toepasbaar, waaruit we dan mogen besluiten dat N. hombergii effectief 2 voortplantingsperiodes kan hebben. De juvenielen in april zijn dan vermoedelijk nog niet gegroeide exemplaren uit de najaarsrekrutering.

Een merkwaardig verschijnsel is het voorkomen van oösorptie waardoor er bijna geen rekrutering is (Olive, 1978). Een van de plausibele verklaringen is een densiteitsafhankelijke inhibitie van gametenproductie of spawning. Vermits N. hombergii ook predator is van eigen juvenielen (Clark, 1962; Olive et al., 1981) wordt hun potentiële overlevingskans o.a. bepaald door de densiteit van de adulten. Resorptie van de eieren zou in dit geval energetisch een betere oplossing zijn dan spawning. Een argument voor deze hypothese is de relatieve stabiliteit van N. hombergii-populaties (Kirkegaard, 1969).

De populatiestructuur en de leeftijdsopbouw kan achterhaald worden doordat de tanden specifieke groeiringen (Fig.9.) vertonen (Kirkegaard, 1970; Olive, 1977). De eerste ring wordt gevormd als de dieren 2 jaar oud zijn, dus na de eerste voortplantingsperiode. De maximale leeftijd werd op die wijze vastgesteld op 5 jaar (Olive, 1977). Interpretatie van

groeilijnen op de tanden is echter een zeer tijdrovende bezigheid en bovendien komen er nog tussenliggende ringen voor die verwarring mogelijk maken. Deze tussenliggende ringen zouden gekorreleerd zijn met de springtijden (Kirkegaard, 1978). Indien geen exacte leeftijdsbepaling gedaan werd, kan de populatie opgesplitst worden in 3 componenten : de nieuwe rekruten van het jaar zelf (0-klasse), de I-klasse of niet geslachtsrijpe individuen en de II + klasse die uit verschillende jaarklassen geslachtsrijpe dieren bestaat. Develter (1985) kon inderdaad de volledige groep opdelen in 3 klassen.

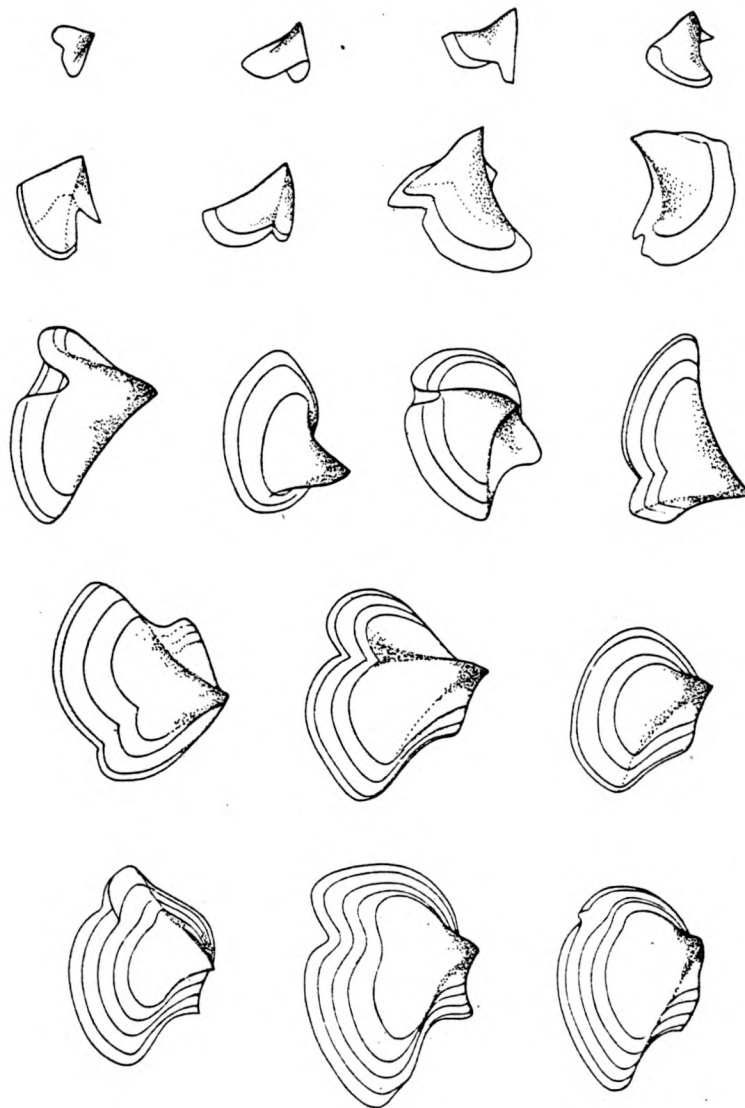


Fig. 9.: Tanden van Nephtys hombergii (uit Kirkegaard, 1978).

De densiteit op PQ H2 varieert tussen 6 en 57 dieren per m². Vergelijken we deze densiteiten met enkele andere lokaliteiten (Tabel 19.), dan kan dit plot als gemiddelde beschouwd worden. Op de slikken van Vianen komen de hoogste abundanties voor op de zandbanken met maximaal 260 individuen per m².

Bron	Lokaliteit	Densiteit
Coosen en van den Dool, 1983	Keeten, krammer, Volkerak	< 20
Beukema, 1976	Waddenzee	17
Vermeulen, 1980	Westerschelde	7 - 173
Govaere, 1978	Noordzee (Zuid. Bocht)	110
Kirkegaard, 1970	Øresund (Denemarken)	17 - 45
Warwick en Price, 1975	Lynher estuarium	855
Boyden en Little, 1973	Severn estuarium	max. 430
Shackley, 1981	Greater Swansea Bay	max. 170
Dörjes et al., 1986	Duitse Waddenzee sublittoraal	max. 160
Heip et al., 1986	Westerschelde	max. 171

Tabel 19.: Overzicht van de densiteit van N. hombergii in enkele andere lokaliteiten.

De biomassa van N. hombergii schommelt tussen 0,06 en 1,3 gr ADW per m². Gemiddeld beschouwd is dit minder dan 3 % van de totale biomassa. De grootte van de biomassa wordt hoofdzakelijk bepaald door de adulten en vermits die erratisch voorkomen is er absoluut geen seizoenale trend waar te nemen. Ook wat de biomassa betreft is H2 goed vergelijkbaar met de gehele Nederlandse Waddenzee waar het gemiddeld aandeel van deze soort 0,3 gr ADW per m² bedraagt (Beukema, 1976). Bij een 10-jarig onderzoek op Balgzand (Beukema, 1979) schommelde de biomassa tussen 0,02 en 0,84 gr ADW/m². In het Lynher estuarium (Warwick en Price, 1975) is 3,95 gr een jaarlijks gemiddelde.

SCOLOPLOS ARMIGER (O.F. Müller)

Datum	05/81	06/81	07/81	08/81	10/81	12/81	02/82	04/82	06/82	11/82	05/84	10/84
Densiteit	786	1420	1047	645	520	577	464	547	1092	243	113	102
Biomassa	0,51	1,48	1,50	0,84	0,67	0,65	0,47	0,68	1,17	0,17	0,15	0,23
Indiv. gew.	0,65	1,04	1,44	1,30	1,03	1,12	1,01	1,24	1,07	0,68	1,35	2,27

Tabel 20.: Densiteit per m², biomassa in gr. ADW per m² en individueel gewicht in mg. van S. armiger.

Scoloplos armiger of de wapenworm wordt beschouwd als de meest algemeen voorkomende soort in de Delta (Wolff, 1973). Zeker in PQ H2 is het de belangrijkste "kleine" polychaet.

S. armiger is een niet selectieve depositfeeder (Wolff, 1973) terwijl Reise (1985) deze soort als bacterie-eter beschrijft. Zelf komt deze soort voor in het dieet van Crangon vulgaris en schol (Gibbs, 1968). Ook voor diverse steltlopers zoals bonte strandloper, rosse grutto en zilverplevier kan het een belangrijk prooidier zijn.

De preferentie voor slibrijke zandige sedimenten beschreven door tal van auteurs (Gibbs, 1968; Wolff, 1973; e.a.) kan niet aangetoond worden op de slikken van Vianen. Immers, S. armiger is er negatief gekorreleerd met het slibgehalte (Develter, 1985). Nochtans kan het substraat van PQ H2 volgens de bruikbare Wentworth-schaal geklasseerd worden als minder goed gesorteerd slibrijk zand. Volgens Hartmann-Schröder (1971) stelt S. armiger geen eisen aan het substraat en wordt deze soort dan ook euryoek genoemd.

Het meest opvallende verschijnsel van de voortplantingscyclus van S. armiger zijn de bolronde gelatineuze eikokons vastgeankerd in de slikbodem tijdens de vroege lente (Wolff, 1973). Gibbs (1968) meent dat spawning plaats heeft van midden februari tot midden april. Beide auteurs stellen dat 5 °C de minimumtemperatuur is waarbij de dieren zich

voortplanten. In N. Wales worden echter nog eikokons gevonden van december tot maart (Lyster, 1965). Ook Develter (1985) vond nog eikokons in december. Dörjes et al. (1986) vond spectaculaire aantallen eikapsels van maart tot april. In 1976 telde hij 152 eikokons per m² met een biomassa van 0,7 gr. ADW per m², terwijl de populatie zelf slecht 1,3 gr. ADW per m² bedroeg. De spawning zelf en de vorming van het kapsel werd bij S. armiger nog nooit waargenomen (Gibbs, 1968). Vermits de mannetjes geen copulatieorgaan bezitten zal de bevruchting wellicht gebeuren door een vorm van pseudocopulatie waarbij de mannetjes en de vrouwtjes dicht bij elkaar gaan liggen. Geslachtscellen worden doorheen de nephridiopori naar buiten gebracht samen met de gelei-achtige substantie van de koker. Voortplanting gebeurt slechts vanaf het tweede levensjaar en de vruchtbaarheid of het aantal geproduceerde eieren neemt toe met de leeftijd van de polychaet (Gibbs, 1968). Per vrouwtje wordt slechts één eikokon per broedseizoen geproduceerd. De jaarlijkse variaties in de voorplantingscyclus blijken zeer groot. Gibbs (1968) die een populatie bestudeerde gedurende twee opeenvolgende jaren constateerde in het eerste jaar 4 spawningperiodes en in het tweede observatiejaar slechts 1. Na ongeveer 3 weken, afhankelijk van de watertemperatuur kruipen de larven uit de koker die ondertussen veel minder rigied geworden is mogelijks door de inwerking van ciliaten. De 1 mm. grote wormen, die er als adulten uitzien, kruipen onmiddellijk in het sediment. Volgens Gibbs (1968) bestaat er een verband tussen de leeftijd van de dieren en de grootte van de kokon, waaruit hij concludeerde dat de grootste individuen 4 jaar oud waren.

De densiteit in PQ H2 schommelt tussen 102 en 1420 individuen per m² (Tabel 20.). De hoogste waarden worden telkens in juni bereikt wat uiteraard een gevolg is van de rekrutering in deze periode. Vanaf juni daalt de densiteit tot in oktober, en stijgt dan lichtjes in december om vervolgens weer af te nemen tot een minimum in februari. De gegevens over het gemiddeld individueel gewicht zijn niet in overeenstemming met deze veronderstelling. De trend die Develter (1985) reeds suggereerde, een densiteitsdaling van '79 naar '82 toe op de slikken van Vianen, wordt hier inderdaad bevestigd. De najaarsbemonsteringen van '81, '82 en '84 gaan duidelijk in dalende lijn met respectievelijk 520, 243 en 102 dieren per m². Ook Dörjes et al. (1986) vond een dalende tendens vanaf

1978 tot 1984, maar dan wel in het sublittoraal; eulittoraal was er geen trend waar te nemen. In de Westerschelde schijnt de soort eveneens geleidelijk te verminderen (verdwijnen ?) (Heip et al., 1986). Vermits Beukema (1979) vaststelde dat S. armiger relatief wintertolerant is moeten andere factoren deze algemene tendens veroorzaken. Tabel 21 geeft een overzicht van de densiteiten in enkele andere lokaliteiten.

Bron	Lokaliteit	Densiteit
Vermeulen, 1980	Westerschelde	max. 2380
Govaere, 1978	Noordzee	max. 235
Beukema, 1976	Nederlandse Waddenzee	gem 39
Dörjes et al., 1986	Duitse Waddenzee	gem. 600 max. 2000
Muus, 1967	Denemarken	20 - 25
Coosen en van de Dool, 1983	Keeten, Krammer, Volkerak	max. 2700
Heip et al., 1986	Westerschelde	max. 2751
Eagle, 1975	Liverpool bay, subtidal	2 - 63
Kirkegaard, 1978	Denemarken, sublittoraal	max. 2500
Shackly, 1981	Greater Swansea Bay	max. 30

Tabel 21.: Overzicht van de densiteit van Scoloplos armiger in enkele andere lokaliteiten.

De biomassa in PQ H2 varieert tussen 0,15 en 1,50 gr ADW per m², wat als een normale waarde te beschouwen is. In de Nederlandse Waddenzee werd 0,4 gr ADW per m² als gemiddelde waarde opgetekend (Beukema, 1976). De maximale bijdrage van S. armiger in de totale biomassa is 9,94 % in juni 1981, wat merkwaardig dicht bij de waarde ligt die Dörjes et al. (1986) vond in de Duitse Waddenzee. Het aandeel van S. armiger was daar maximaal 10 %. De biomassa bereikt zijn hoogste waarde in juni om vervolgens te dalen tot in februari. Een zeer sterke biomassadaling ten

gevolge van de spawning zoals Dörjes et al. (1986) vonden in '79, '81 en '83 is uit onze gegevens niet ondubbelzinnig aan te tonen. Er is bovendien absoluut geen seizoenstrend waar te nemen bij de fluctuaties van het gemiddeld individueel gewicht, wat enigszins te verwachten was bij meerjarige dieren waarbij de jaarlijkse fluctuaties in populatiesamenstelling en recrutering groot zijn (Gibbs, 1968).

ARENICOLA MARINA (Linné, 1758)

Datum	05/81	06/81	07/81	08/81	10/81	12/81	02/82	04/82	06/82	11/82	05/84	10/84
Densiteit	11	40	45	45	40	28	34	50	51	17	23	23
Biomassa	1,01	5,70	5,84	6,42	5,58	2,82	5,33	7,65	11,64	0,59	3,57	2,48

Tabel 22.: Densiteit per m² en biomassa in gr. ADW per m² voor A. marina.

Arenicola marina of de wadpier is de grootste en zeker de gekendste polychaet van onze getijdewateren, niet in het minst omdat hij het geliefkoosd aas is voor de hengelaars. Het pierespitten die hieraan voorafgaat bezorgt het wad een extra dynamiek en de steltlopers heel wat concurrentie. Vooral rosse grutto, wulp (Smith en Evans, 1973) en scholekster (Hülscher, 1964) prederen op A. marina. Ook platvissen zoals schol en bot en mogelijks ook krabben en garnalen zijn potentiële predatoren. Zelfs N. diversicolor is een predator, vooral dan voor de jonge stadia van A. marina (Witte en de Wilde, 1979). Meestal wordt bij predatie alleen de staart afgebeten. Deze wordt vrij vlug geregenereerd (De Vlas, 1979). Adulte populaties van A. marina staan volgens Reise (1985) niet onder predator controle gezien geen densiteitsverschil werd geconstateerd bij exclusie-experimenten.

De wadpier is een depositfeeder die als adult 20 tot (uitzonderlijk) 40 cm diepe L-vormige gangen graaft in het sediment. Het dier zit hoofdzakelijk in het horizontaal onderste deel van de gang en zuigt het sediment op waardoor ter hoogte van het kopeinde de typische trechtervormige holtes ontstaan aan het oppervlak. De vorm van de trechter is afhankelijk van het sedimentstype (Cadée, 1976). In het verticaal gedeelte zit de staart. Regelmatig komt A. marina aan het oppervlak om te defaeceren, waarbij de typische faeceshoopjes gevormd worden. Het is vooral bij het defaeceren dat A. marina zeer kwetsbaar is

voor predatie. Meestal wordt onderaan de gang oppervlakesediment opgezogen met de uitstulpbare proboscis. Daaruit worden dan de benthische microalgen en het detritus verteerd. Dat niet altijd oppervlakesediment opgegeten wordt, maar ook sediment uit de gereduceerde lagen, blijkt uit de soms zwart gekleurde faeces (Cadée, 1976). Sedimentspartikels boven een bepaalde grootte worden niet meer opgenomen en accumuleren waardoor de typische "Hydrobia-layer" ontstaat op zo'n 20 cm diepte. Noch in heel zacht slib, noch in zuiver grof zand wordt A. marina aangetroffen.

In de Waddenzee zijn er 2 spawningperiodes gescheiden door ongeveer anderhalve maand. De belangrijkste is de augustus-september periode waarin 60 tot 80 % van de geslachtsrijpe dieren spawnt. De rest van de populatie spawnt in november (De Wilde en Berghuis, 1979). Populaties in de Baltische Zee en rond Groot-Brittannië spawnen in de lente (Pollack, 1979). Een lage temperatuur is een voorwaarde tot spawnen maar de inducerende factor blijft onbekend (Farke en Berghuis, 1979a). De spermatozoiden worden door de pompende werking van het mannetje naar buiten gebracht en opgezogen in de gang van het vrouwelijk dier. De eieren worden afgezet in het horizontaal deel van die gang, waar ook de bevruchting en de eerste larvale ontwikkeling gebeurt. Gedurende deze periode eet het vrouwelijk dier niet ($\pm$ 1 maand). Eens het 3-setiger stadium bereikt begint het vrouwtje opnieuw te eten waardoor de larven kans lopen opgezogen en verteerd te worden. Op dit tijdstip verlaten ze dan ook de parentale koker en worden meegevoerd met het getij, alhoewel ze ook actief kunnen zwemmen. Ze migreren op die wijze naar lagere gedeelten van het slik, beschermd tegen golfslag, en waar de kans op vorst ook kleiner is. Soms worden de larvale stadia ook sublittoraal gevonden (Farke en Berghuis, 1979b). In deze lage delen van de getijzone leven ze in een muceuze koker in de bovenste 4 cm van het sediment en voeden zich met detritus. Tijdens de winter groeien ze verder tot postlarvale stadia met een grootte van $\pm$ 0,5 cm. Reise (1985) vond deze larven vooral in het slib tussen de mosselbanken dicht bij de laagwaterlijn. Van de lente tot het begin van de zomer migreren deze postlarvale stadia (Benham-stadia) naar de hoog gelegen delen van het slik en in die periode worden ze dan ook, vooral 's nachts, aangetroffen in het plankton. Deze stadia zijn omgeven door een doorzichtige muceuze

tubus. Deze migratie kan mogelijks tot doel hebben predatie te vermijden door de epibenthische predatoren die in de zomer in de lagere delen van de getijzone meer en langer aanwezig zijn (Reise, 1985). Behalve uit het sediment kruipen en zich weer settlen is deze lentemigratie een passief gebeuren en zullen deze jonge Arenicola's settelen daar waar ook de sedimentatie grootst is (Farke et al., 1979). Reise (1985) vond de grootste aantallen van dit stadium in zeegrasvelden, waar hij experimenteel kon aantonen dat predatie, vermoedelijk door infauna predatoren, er zeer groot is. Tot in dit stadium leeft A. marina in horizontale kokertjes. Vanaf juli is er een nieuwe migratiegolf naar de nog hoger gelegen delen van het slik waar ze de adulte levenswijze, zijnde de L-vormige koker, aannemen. De grootte varieert nu tussen 1 en 6 cm. Deze hogere delen van het slik ("nursery ground") bieden een goede gescherming tegen predatoren zoals vissen en krabben. Het verblijf is er vrij kort want in de herfst is er geleidelijke migratie naar de adulte populaties waar ze geslachtsrijp worden op 2-jarige leeftijd. De maximum leeftijd van A. marina is 5 à 6 jaar (Beukema en De Vlas, 1979).

In tegenstelling met de meeste andere benthische organismen zijn de densiteitsfluctuaties bij A. marina steeds beperkt (Reise, 1985; Beukema, 1982). De constante densiteit wordt vermoedelijk in stand gehouden door densiteitsafhankelijke mobiliteit, wat experimenteel werd aangetoond door Reise (1985). A. marina is immers in staat actief te zwemmen (Seymour, 1972). De densiteitsschommelingen in PQ H2 zijn inderdaad klein en variëren tussen 17 en 51 dieren per m² met een gemiddelde van 34, wat zeer goed vergelijkbaar is met andere lokaliteiten (Tabel 23.). Hogere densiteiten kunnen voorkomen, doch alleen daar waar juvenielen zijn. Reise (1985) vond voor de larvale stadia tussen de mosselbulten, de postlarvale stadia op het zeegrasveld en de juvenielen hoog in het getijdegebied respectievelijke densiteiten van 1440, 500 en 213 individuen per m². In Vianen werden geen dergelijke "broedgebieden" bemonsterd en de hoogst waargenomen densiteit bedraagt 91 per m² in PQ H4 (Develter, 1985). Nochtans kunnen de densiteitsverschillen voor dezelfde periode van verschillende jaren wel merkkelijk veranderen. Zo is de densiteit in de herfst van '82 en '84 slechts 50 % van deze van '81. Alhoewel deze tijdserie zeer kort en onderbroken is, past ze perfect in de 9 jarige tijdsreeks van Dörjes et al. (1986) in de Duitse Waddenzee, waar relatief hoge densiteiten

voorkwamen van '76 tot '81, om dan sterk terug te vallen van '82 tot '84, waarna de densiteit weer toenam.

De biomassa van A. marina is uiteraard heel belangrijk. In H2 schommelt deze tussen 0,59 en 11,64 gr. ADW per m², wat het aandeel van deze soort in de totale biomassa doet variëren tussen 4 en 67 % (Gemiddeld 31 % of 4,89 gr./m²). In het studiegebied van Dörjes (1986) schommelt het belang van A. marina tussen 10 en 20 % of in reëel gewicht tussen 2 en 5 gr. ADW per m²(uit fig.). Tabel 24. geeft een overzicht van biomassawaarden in enkele andere gebieden waaruit blijkt dat H2 als een gemiddeld punt kan beschouwd worden.

Strengere winters hebben geen invloed op de populaties van A. marina (Dörjes et al., 1986; Beukema, 1979). De scherpe densiteitsdaling en bijgevolg ook biomassadaling in 1981 zijn volgens de eerste auteur het gevolg van grote stormen ("hurricane flood"). Alhoewel die ook in '77 voorkwamen was er toen geen merkbare invloed.

Bron	Lokaliteit	Densiteit
Reise, 1985	Duitse Waddenzee	gem. 40
Coosen en van den Dool, 1981	Oosterschelde	gem. 67
Anderson, 1972	Morecambe bay	max. 222
Beukema en de Vlas, 1979	Nederlandse Waddenzee	gem. 17
Dörjes et al., 1986	Duitse Waddenzee	40 - 60
Linke, 1939 (in Muus, 1967)	Deense Waddenzee	15 - 70
Heip et al., 1986	Westerschelde	max. 17
Coosen en van den Dool, 1983	Keeten, Krammer, Volkerak	51
Wolff en de Wolf, 1976	Grevelingen (1971)	gem. 14

Tabel 23.: Overzicht van de densiteiten van Arenicola marina in enkele andere lokaliteiten.

Bron	Lokalteit	Biomassa
Beukema, 1979	Balgzand	4,1
Beukema en de Vlas, 1979	Nederlandse Waddenzee	5
Dörjes et al., 1986	Duitse Waddenzee	2 - 5

Tabel 24.: Overzicht van de biomassa van Arenicola marina in enkele andere lokaliteiten.

OVERIGE ANNE LIDA

Datum	05/81	06/81	07/81	08/81	10/81	12/81	02/82	04/82	06/82	11/82	05/84	10/84
Oligochaeta	413	266	243	158	243	147	498	352	492	215	215	147
Harm. sarsi									23	6		
Harm. impar									6			
Harm. spec.								13	6			
Anait. mac.		17	17	17	11	6			6	28	6	45
Eteone longa	23	62	51	28	40			13	17	23	17	102
Autol. prol.					6							
Microph. ab.	11								6			
Spio filic.		11				17						
Pygospio el.	62	68	17	17		11	6	38	339	57	464	74
Magelona pap.		6	6									
Tharyx mar.				17			6	6			28	62
Capit. cap.	430	272	249	119	113	74	311	113	379	119		130
Heterom. fil.	68	34	11	11	6	11	34	6	28	40		
Biomassa	0,11	0,16	0,10	0,07	0,06	0,10	0,19	0,10	0,29	0,14	0,10	0,10

Tabel 25.: Overzicht van de densiteit van de andere annelida en de totale biomassa in gr. ADW per m².

Van alle overige annelida blijken alleen Oligochaeta, Anaitides maculata, Eteone longa, Pygospio elegans, Capitella capitata en Heteromastus filiformis nog regelmatig voor te komen.

De densiteit van de Oligochaeta varieert tussen 147 en 498 individuen per m². Maximale aantallen werden geconstateerd van februari to mei. Vanaf mei daalt de densiteit geleidelijk tot in december, met even een toename in oktober.

Eteone longa wordt ook regelmatig aangetroffen in de stalen doch steeds in zeer lage aantallen. Pelagische larven komen voor van februari tot juni en van augustus tot oktober (Wolff, 1973). Dit kan bevestigd worden met de gegevens uit PQ H2. Hogere densiteiten komen voor in juni '81, oktober '81 en '84. De maximale aantallen komen voor in oktober 84 met 102 individuen per m². In december '81 en februari '82 werd deze soort niet aangetroffen.

De densiteit van Pygospio elegans schommelt tussen 0 en 464 dieren per m². De hogere densiteiten worden steeds in mei-juni aangetroffen. Korringa (1951) vond larven van mei tot juni in de Oosterschelde, wat in overeenstemming is met onze gegevens.

Het densiteitsverloop van Capitella capitata is bijna volledig analoog met dat van de Oligochaeta; maxima in juni en minimaal in december. In februari is er een sterke densiteitstoename, valt terug in april om een nieuwe piek te bereiken in juni '82. In juni '84 werden geen Capitella's gevonden.

Heteromastus filiformis houdt van slibrijk sediment, vandaar de lage densiteit in PQ H2. Het densiteitsverloop valt dan ook niet te bespreken.

De totale biomassa fluctueert tussen 0,06 en 0,29 gr ADW per m² en is bijgevolg verwaarloosbaar klein.

3° Crustacea

Datum	05/81	06/81	07/81	08/81	10/81	12/81	02/82	04/82	06/82	11/82	05/84	10/84
Idoth. chel.	6					6						
Euryd. pul.	6											
Melita pal.			6							6		
Gammar. spec.	6		34	45		11				62		34
Uroth. posei.				6								
Bathyp. spec.	6	51	85	40	17	22	6	13	6		40	
Coroph. aren.	6	91	74	238	170	96	226	157	51	130	11	51
Crang. crang.		62	153	6	34	17		113	17	17	34	34
Carc. maen.		6	51	6	6					6		6
Biomassa	0,03	0,14	1,09	0,08	0,11	0,07	0,06	0,16	0,12	0,43	0,06	0,07

Tabel 26.: Overzicht der densiteit van de aangetroffen crustacea en de totale biomassa in gr. ADW per m².

Het aandeel van de Crustacea is zeer laag zowel wat betreft de densiteit als wat betreft de biomassa. Slechts drie soorten worden regelmatig in de stalen aangetroffen.

1). Bathyporeia spec.

De maximale waargenomen densiteit is 85 individuen per m² in juli '81. Minimale densiteiten worden waargenomen van februari tot mei. In november '82 en oktober '84 werd deze soort niet aangetroffen.

2). Corophium arenarium

Alle organismen werden gedetermineerd als Corophium arenarium. De densiteiten schommelen tussen 6 en 238 individuen per m². wat voor deze

soort zeer weinig is. De densiteit is minimaal in juni '81 en bereikt een maximum in augustus '81. Een nieuwe piek wordt bereikt in december '81. Vervolgens daalt de densiteit weer tot in juni '82.

3). Crangon crangon

Het densiteitsverloop van de garnaal is vrij onregelmatig. De niet aangepaste bemonsteringsmethode zal hiervoor wel verantwoordelijk zijn.

De maximale densiteit werd in juli '81 waargenomen met 153 dieren per m², wat er meteen voor zorgt dat de biomassa van de crustacea relatief hoog scoort, nl. 1,09 gr/m² of 7,43 % van de totale biomassa voor deze staalname.

3.4 Vogels

a) Overzicht van de waargenomen soorten.

In totaal werden 14 soorten eenden, steltlopers en ganzen waargenomen (Tabel 27.). Slechts 5 soorten (zilverplevier, bonte strandloper, scholekster, wulp en rosse grutto) komen op meer dan 50 % van de getelde dagen voor. Het zijn ook deze soorten die het grootste aantal foerageerminuten scoren. De overige soorten komen meestal slechts sporadisch of voor een zeer korte tijd voor.

a			b		
SOORT	dagen	%	SOORT	F min	NF min
Zilverplevier	36	90	Bonte strandloper	4517	210
Bonte strandloper	33	83	Scholekster	3697	1058
Scholekster	33	83	Zilverplevier	3582	392
Wulp	31	78	Rosse grutto	1075	393
Rosse grutto	28	70	Wulp	945	393
Tureluur	18	45	Steenloper	552	114
Kokmeeuw	9	23	Tureluur	290	11
Groenpootruiter	8	20	Rotgans	220	197
Bontbekplevier	6	15	Groenpootruiter	85	27
Rotgans	5	13	Bontbekplevier	71	0
Steenloper	5	13	Kokmeeuw	37	21
Bergeend	2	5	Zwarte ruiter	25	6
Zwarte ruiter	2	5	Bergeend	24	3
Goudplevier	1	3	Goudplevier	3	0

Tabel 27.: Overzicht van de waargenomen vogelsoorten in PQ H2

gerangschikt volgens :

- het aantal dagen dat elke soort gezien is
- het totaal aantal foerageerminuten over de ganse waarnemingsperiode. Het aantal niet foerageerminuten is eveneens weergegeven.

b) Seizoenaal verloop

1° Scholekster

Zoals uit Tabel 28 blijkt zijn geen of nauwelijks Scholeksters aanwezig tussen april en begin augustus, waarna de densiteit vrij vlug stijgt om in september, oktober zijn maximale waarde te bereiken. In de winterperiode liggen de aantallen iets lager.

Opmerkelijk zijn de grote densiteitsverschillen tussen het najaar '81 en '84. Dit is mogelijk het gevolg van het verschil in biomassa van tweedejaars en oudere kokkels : 4,6 gr. ADW in oktober '81 en 7 gr. ADW in oktober '84. Veel andere factoren, zoals voedselhoeveelheid op lager gelegen slikken, kunnen hierop echter een invloed hebben.

2° Wulp

De densiteit van de wulp (Tabel 29) is nagenoeg steeds zeer klein, met uitzondering van de maand februari waar in 3 verschillende jaren een verhoogde densiteit vastgesteld wordt. Dit kan te wijten zijn aan het dalen van de voedselhoeveelheden op de meest geprefereerde gebieden.

3° Rosse grutto

De densiteiten van de Rosse grutto (Tabel 30) zijn nogal variabel en vertonen lagere waardes zowel in de winter, voor- als najaar. Dit komt overeen met het nogal erratisch voorkomen van de soort in het ganse gebied (Meire & Kuyken, 1987).

4° Zilverplevier

Ook bij de zilverplevier (Tabel 31) blijken de densiteiten sterk te variëren met de hoogste waarden in het najaar en het voorjaar.

5° Bonte strandloper

Zowel wat het aantal foerageerminuten als wat gemiddelde densiteit betreft is de bonte strandloper (Tabel 32) de meest algemene steltloper in PQ H2. In het najaar lopen de densiteiten vlug op om wat te dalen in de winter en dan terug toe te nemen in het najaar.

	Jan	Feb	Maa	Apr	Mei	Jun	Jul	Aug	Sep	Okt	Nov	Dec
1981 D		2,71	0	0,47	0	0	0	?	3,18	1,83	0,4	1,48
F		115	0	22	0	0	0	?	124	75	18,5	69,13
1982 D	1,44	2,07	0,12	0	0							
F	69	99	3,4	0	0							
1984 D		1,1	1,65	0	0,04	0	0	1,81	6,06	5,93	1,91	0,77
F		44	802	0	1,50	0	0	77,45	276	279	82,90	33,60

Tabel 28.: overzicht van de gemiddelde densiteit (D) foeragerende scholeksters (per ha) en het aantal foergeerminuten (F) (per 0,1 ha) per maand gedurende de studieperiode. (? = gegevens ontbreken)

	Jan	Feb	Maa	Apr	Mei	Jun	Jul	Aug	Sep	Okt	Nov	Dec
1981 D		1,77	0,07	0,52	0	0	0	?	0,2	0,07	0,28	0,68
F		75,6	3	24	0	0	0	?	7,6	3	13,5	31,73
1982 D	0,88	1,00	0	0,03								
F	42	48,40	0	1,5								
1984 D		2,00	0,62	0,16	0	0	0	0,54	0,95	0,12	0,21	0,35
F		80	30,8	7,6	0	0	0	22,3	43,2	5,5	950	15

Tabel 29.: Overzicht van de gemiddelde densiteit (D) foeragerende wulpen (per ha) en het aantal foergeerminuten (F) (per 0,1 ha) per maand gedurende de studieperiode.

	Jan	Feb	Maa	Apr	Mei	Jun	Jul	Aug	Sep	Okt	Nov	Dec
1981 D		1,43	0	2,92	?	0	0	?	0,13	0,07	0,29	1,06
F		61	0	138,9	?	0	0	?	5	3	13,50	48,53
1982 D	0	0,10	1,06	0,29								
F	0	4,5	29	13,7								
1984 D		0,15	0,21	0,06	0,06	0	0	0,28	1,19	0,27	0	0
F		6	10,3	3	2,50	0	0	11,90	54	12,8	0	0

Tabel 30.: overzicht van de gemiddelde densiteit (D) foeragerende rosse grutto's (per ha) en het aantal foergeerminuten (F) (per 0,1 ha) per maand gedurende de studieperiode.

	Jan	Feb	Maa	Apr	Mei	Jun	Jul	Aug	Sep	Okt	Nov	Dec
1981 D	?	2,10	8,23	4,41	?	0	0	?	0,25	3,18	1,30	0,9
F	?	89	358	208	?	0	0	?	9,6	134	59	42
1982 D	0	3,52	2,03	1,17								
F	0	170	55	56								
1984 D	?	2,33	1,52	0,73	1,27	0	0	0,4	2,38	2,68	1,73	1,59
F	?	93	74	34,4	53,1	0	0	17	107	125	76	70,6

Tabel 31.: Overzicht van de gemiddelde densiteit (D) foeragerende zilverplevier (per ha) en het aantal foergeerminuten (F) (per 0,1 ha) per maand gedurende de studieperiode.

		Jan	Feb	Maa	Apr	Mei	Jun	Jul	Aug	Sep	Okt	Nov	Dec
1981	D	?	6,56	4,44	6,57	?	0	0	?	2,47	2,37	0,06	1,49
	F	?	280	193	306	?	0	0	?	96	98	2,5	71,20
1982	D	0,25	2,90	0,5	1,15								
	F	12	137	10	55,1								
1984	D	?	0	1,74	2,42	2,06	0	0	1,14	6,13	1,32	0,2	0,15
	F	?	0	85	113	85	0	0	48	281	62	9	6,8

Tabel 32.: Overzicht van de gemiddelde densiteit (D) foeragerende bonte strandlopers (per ha) en het aantal foergeerminuten (F) (per 0,1 ha) per maand gedurende de studieperiode.

c) Getijverloop

Het gebruik van het plot door vogels varieert niet alleen gedurende het seizoen, maar vertoont ook grote verschillen gedurende één tij. In Fig. 10. zijn de gegevens van 28/09/84 weergegeven waaruit duidelijk blijkt dat het PQ vooral met afgaand en opkomend tij gebruikt wordt. Eerst komen de scholeksters en rosse grutto's, meestal tot buikdiep in het water, een eindje later gevolgd door zilverplevier en bonte strandloper. Wanneer de mosselbanken ten westen van het dammetje vrijkomen zijn in PQ H2 nagenoeg alle vogels verdwenen. Slechts sporadisch blijft een enkele scholekster, wulp of zilverplevier met laag water achter. Met opkomend tij kan het plot nog kortstondig gebruikt worden door vogels die door de waterlijn hogerop gedreven worden. Dit is evenwel zeer variabel van dag tot dag.

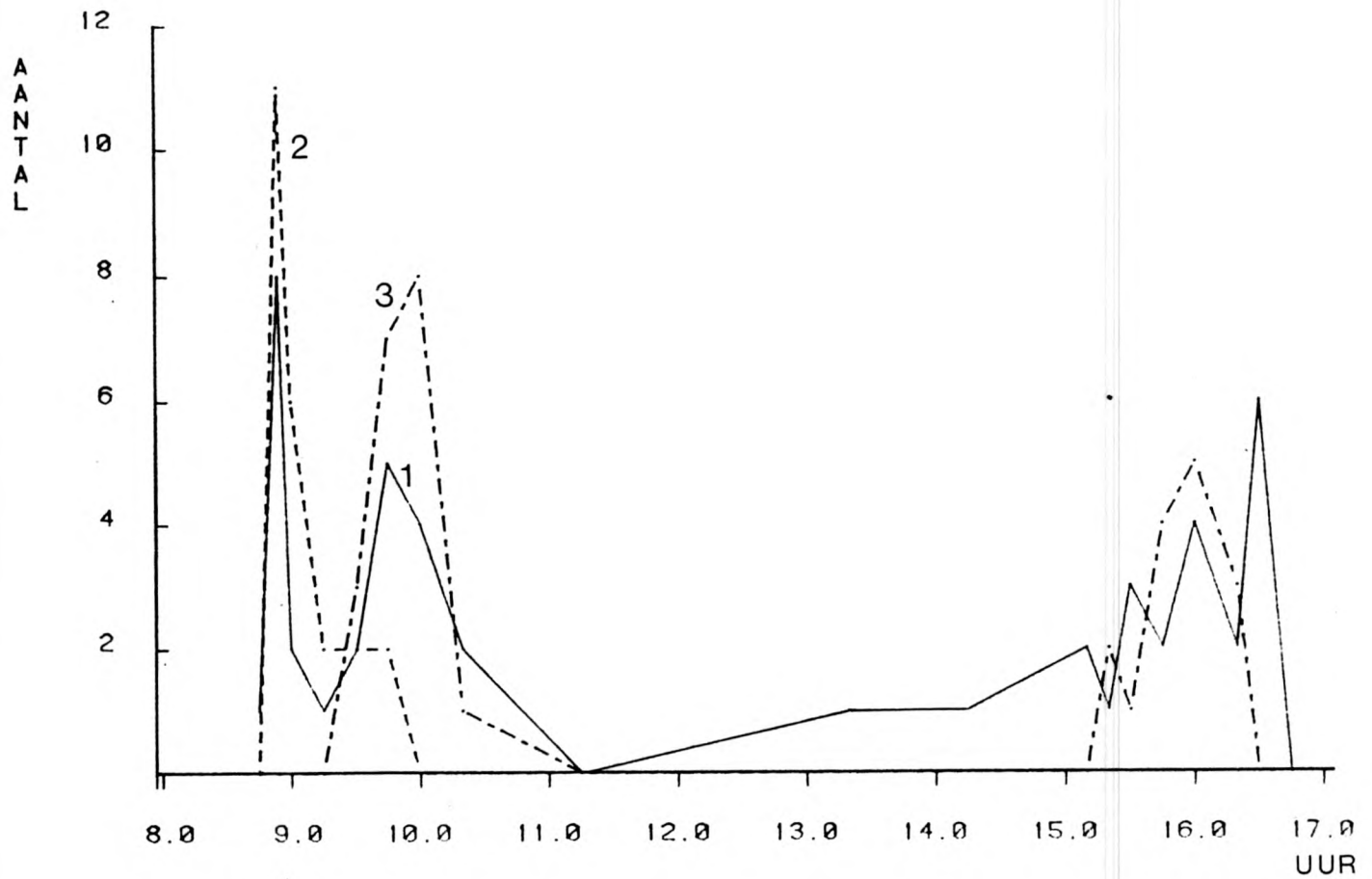


Fig. 10.: Aantalsverloop van steltlopers op PQ H2 gedurende een tij.
1. Scholekster; 2. Rosse grutto; 3. Bonte strandloper

4. DISCUSSIE

De fysische stress van benthosorganismen van hooggelegen slikken en slikken in het algemeen is zeer groot. Naast de getijdencyclus die zorgt voor overspoeling en uitdroging zijn er ook de enorme temperatuurschommelingen over een getij en over het seizoen. Bovendien kunnen transport van sediment, veroorzaakt door stormen, springtij en ijsvorming grote impact hebben op de makrobenthospopulaties. In de meeste estuariene milieu's komt daarboven nog de saliniteitsfluctuaties. Deze laatste parameter heeft wegens de stabiele saliniteit in de Oosterschelde geen invloed. Toch kan grote neerslag bij eb voor verzoeting zorgen van het interstitieel water. Al deze milieufactoren zorgen ervoor dat alleen een beperkte groep soorten, zij het dan wel zeer abundant, in deze zone kunnen overleven.

De seizoenale fluctuaties van benthosorganismen volgen het normaal verloop van hoge densiteiten in de herfst en de vroege winter gevolgd door een sterke afname in de winter als gevolg van predatie en wintermortaliteit. Migratie zal bij sommige soorten zoals M. balthica en H. ulvae wel belangrijk zijn zoals aangetoond in andere onderzoeken. Het belang hiervan in PQ H2 is echter niet in te schatten. De fluctuaties in aantal soorten volgt hetzelfde patroon. Een maximaal aantal soorten op het einde van de zomer en de herfst en minimaal in de winter. Het aantal soorten varieert tussen 15 en 28 en is bijgevolg minder wat dan wat in de Duitse waddenzee werd aangetroffen door Dörjes et al. (1986). Daar werd echter een transect bemonsterd van hoog naar laag in de getijdezone, wat wellicht de grotere soortenrijkdom zal verklaren. De lager gelegen slikken in Vianen zijn inderdaad ook veel soortenrijker (Meire, 1980; Dereu, 1982; Develter, 1985).

De samenstelling van het makrobenthos blijkt vrij stabiel te zijn, zeker wat de dominante soorten betreft. Ook Beukema (1979) en Dörjes et al. (1986) vonden een relatieve stabiliteit bij het makrobenthos. Meer nog, de eulitorale benthische populaties blijken stabiel te zijn dan de sublittorale, wat toch enigszins verwonderlijk is. De jaarlijkse variaties in densiteit en biomassa zijn echter wel zeer groot. De verklaring van de jaarlijkse schommelingen moet voor een groot deel zijn oorsprong vinden in de jaarlijkse verschillen in voortplantingssucces.

De geringe kennis omtrent de reproductie van vele benthische soorten is opvallend. Voor meerdere soorten zijn slechts eenmalige studies voorhanden en gegevens uit de Oosterschelde ontbreken volledig.

Om de jaarlijkse fluctuaties te verklaren zijn veel gedetailleerdere gegevens nodig zowel over reproductie als over de invloed van diverse abiotische factoren en predatie.

In PQ H2 schommelt de biomassa tussen ± 6 gr. en 28 gr. ADW per m^2 met een gemiddelde van 16,85 gr. ADW/ m^2 over de bestudeerde periode. In de Nederlandse Waddenzee werden gemiddelden in de winter genoteerd variërend tussen 14 en 24 gr (Beukema, 1981). Dörjes et al. (1986) daarentegen vonden de hoogste waarden in de zomer variërend tussen 50 en 180 gr en de laagste winterwaarden tussen 15 en 60 gr. ADW per m^2 . Deze relatief hoge waarden worden volledig toegeschreven aan de grote kokkelpopulatie. In vergelijking met de andere PQ's van Vianen is H2 uitzonderlijk arm. (Dereu en Meire in prep). De gemiddelde waarden van Vianen zullen dan vermoedelijk ook de waarden van Dörjes et al. (1986) benaderen zoniet overschrijden. In Vianen blijken de grootste schommelingen veroorzaakt te worden door C. edule en H. ulvae. Nochtans is het verschil tussen juni '81 en '84 en tussen oktober '81 en '84 verwaarloosbaar klein. Alleen de voorjaarsstaalnames van '81 en '84 verschillen aanzienlijk (Fig. 2.). Dit past perfect in de gegevens van Dörjes et al. (1986) die in de voorjaarsbemonsteringen eveneens veel lagere waarden vonden in mei '81 als '84.

Het biomassa verloop van spat en eerstejaarskokkels is verschillend. De gewichtsdeling van oktober tot februari voor deze eerstejaars, die we niet constateren bij spat, is gelijkaardig met het gewichtsverloop voor jonge mosselen van de grootteklassen 2 à 3 cm (Craeymeersch, 1983). Juist in deze periode zijn de grotere mosselen (4 à 5 cm.) nog op maximaal gewicht. We beschikken echter niet over voldoende ouderejaarskokkels om de vergelijking te maken.

Wegens de lage densiteiten van de meeste organismen is de productie niet te bepalen. Alleen voor spat en eerstejaarskokkels werd productie bepaald.

Het gebruik van deze hooggelegen slikken door steltlopers is zeer variabel. Er zijn uitgesproken variaties in densiteiten gedurende één tij : slechts met afgaand en opkomend water zijn

steltlopers, die de waterlijn volgen, aanwezig in het plot. Gedurende de ganse laagwaterperiode zijn nagenoeg nooit vogels foeragerend in PQ H2 aangetroffen. De hoogste gemiddelde densiteiten worden voor de meeste soorten in het najaar en winter vastgesteld. Vooral bij storm, wanneer door getijverhoging de belangrijkste foerageergebieden onvoldoende lang vrij liggen of bij zeer koud weer, kunnen steltlopers een voedseltekort gedeeltelijk compenseren door op deze hoge slikken te foerageren. Dit werd o.a. bij de sluiting van het Tholense Gat heel duidelijk geconstateerd.

Vogelgegevens zijn niet te vergelijken door het ontbreken van referentiemateriaal. De impact van de vogels op het benthos is evenwel niet te verwaarlozen. Gedurende het seizoen juli 1981 - juni 1982 werden gebaseerd op het aantal foerageerminuten en het foerageersucces ongeveer 100.000 kokkels per ha door scholeksters opgenomen. Dit varieert tussen 20 à 35 % van de kokkels groter dan 1 cm., de lengteklasse die door scholeksters gepredeerd worden.

5.SAMENVATTING

Makrozoobenthosgegevens van 12 bemonsteringsperiodes verspreid over drie jaar en vogelgegevens van dezelfde drie jaar van een hooggelegen slikbarm plot werden besproken.

PQ H2 is vrij soortenarm (15 to 28 soorten per bemonstering), wat ook blijkt uit de lage diversiteitindices. Nochtans is het plot zeer goed vergelijkbaar met andere gebieden, zoals de Duitse en de Nederlandse waddenzee. De totale densiteit en biomassa variëren respectievelijk tussen 31023 en 4985 en tussen 6 en 27 gr ADW/m². Slecht 3 soorten zijn belangrijk wat betreft de biomassa : Hydrobia ulvae, Arenicola marina en Cerastoderma edule. Vooral deze laatste bepaalt in grote mate de jaarlijkse biomassa-fluctuaties. Van de kokkel werd de productie bepaald voor die jaarklassen die in voldoende densiteiten aanwezig zijn en bedraagt voor spat en eerstejaarskokkels samen 2,7 gr. ADW/m². Naast deze soorten is de "kleine" polychaet Scoloplos armiger een belangrijk organisme in dit PQ.

Van de belangrijkste soorten werd geprobeerd de jaarlijkse en seizoenale fluctuaties te verklaren aan de hand van literatuurgegevens betreffende voorkomen en voortplanting. Opvallend is de geringe kennis van de reproductie van de meeste makrozoobenthos-organismen.

PQ H2 wordt vooral tijdens opkomend en afgaand tij gebruikt door de steltlopers. De aantallen zijn er steeds vrij laag. Bij onvoldoende lang vrijkomen van de lager gelegen, voedselrijke delen van het slik, als gevolg van storm of door manipulatie van de stormvloedkering kan het plot wel belangrijk zijn. Niettegenstaande hun geringe densiteiten wordt toch 20 à 35 % van de kokkelpopulatie gepredeerd door scholeksters.

6. APPENDIX

MEI 1981

Er werden 20 verschillende macrobenthossoorten gevonden. De belangrijkste soort, zeker qua aantallen maar ook voor de biomassa (> 55% of 3,3 gr. ADW/m²) is Hydrobia ulvae. Door de zeer sterke dominantie van Hydrobia ulvae zijn diversiteit en eveness zeer laag (Tab.). Andere minder dominante soorten zijn Scoloplos armiger, Capitella capitata en de Oligochaeta.

Wat biomassa betreft is alleen nog Arenicola marina van belang (+ 1 gr./m²) gevolgd door Nephtys hombergii en Scoloplos armiger. Het aandeel van Cerastoderma edule is er vrij laag. De totale biomassa is ongeveer 6 gr/m².

JUNI 1981

Het aantal soorten is toegenomen tot 24. Naast Hydrobia ulvae is de densiteit van Scoloplos armiger er vrij hoog gevolgd door Capitella capitata, Oligochaeta en Retusa obtusa, de predator van Hydrobia ulvae. Als gevolg van de minder uitgesproken dominatie van Hydrobia ulvae zijn diversiteit en eveness licht toegenomen.

De totale biomassa is meer dan verdubbeld, waarvan het grootste percentage nu veroorzaakt wordt door Arenicola marina (38% of 5,7 gr./m²). Andere soorten die nog een belangrijk deel bijdragen tot de totale biomassa zijn Hydrobia ulvae, Cerastoderma edule en Scoloplos armiger.

JULI 1981

Er werden deze maand 23 verschillende soorten waargenomen. Hydrobia ulvae blijft de dominantste soort gevolgd door Scoloplos armiger, Capitella capitata, Oligochaeta, Cerastoderma edule, Retusa obtusa en Crangon crangon. Deze laatste soort werd echter niet met geschikt materieel bemonsterd. Diversiteit en eveness zijn nu gedaald.

De totale biomassa is opgelopen tot + 17 gr. ADW per m². waarbij Arenicola marina en Hydrobia ulvae het leeuwenaandeel voor hun rekening nemen met respectievelijk 34 % (5,8 gr.) en 29 % (4,9 gr.). Andere belangrijke soorten zijn weeral Cerastoderma edule en Scoloplos armiger maar ook Carcinus maenas draagt in niet onbelangrijke mate bij (6 % of 1 gr./m²).

AUGUSTUS 1981

In totaal werden 24 soorten aangetroffen. Eveness en diversiteit dalen verder. Hydrobia ulvae blijft de dominante soort. Scoloplos armiger, Corophium arenarium, Cerastoderma edule, Oligochaeta en Capitella capitata zijn ook nog in aanzienlijke aantallen aanwezig.

De totale biomassa is verder opgelopen tot 19 gr. ADW per m² waarbij het aandeel van Hydrobia ulvae en Arenicola marina gelijkwaardig zijn. Samen zijn ze goed voor ongeveer 70 % of 13,3 gr. ADW per m². Alleen Cerastoderma edule met 16% of 3,1 gr. kan nog als dominant beschouwd worden.

OKTOBER 1981

Het aantal soorten is constant gebleven op 24. Diversiteit en eveness dalen sterk door de toename van de dominantiepositie van Hydrobia ulvae. Andere in densiteit belangrijke soorten zijn in volgorde van belang : Scoloplos armiger, Oligochaeta, Cerastoderma edule, Macoma balthica, Retusa obtusa en Capitella capitata.

De biomassa bereikt zijn maximale waarde (27,2 gr. ADW per m²). Het toenemend belang van Hydrobia ulvae en Cerastoderma edule is duidelijk. Respectievelijk maken ze 46 % en 23 % van de biomassa uit. Arenicola marina komt nu pas op de derde plaats met 21 %. Het aandeel van Scoloplos armiger is sterk geslonken.

DECEMBER 1981

Het aantal waargenomen soorten is gedaald tot 22. Diversiteit en eveness nemen lichtjes toe doordat de dominatiepositie van Hydrobia ulvae verzwakt. Na het wadslakje zijn ook nog Scoloplos armiger, Oligochaeta en Macoma balthica in belangrijke aantallen aanwezig.

De totale biomassa is gehalveerd (11,3 gr. ADW per m²). Na Hydrobia ulvae zijn Cerastoderma edule en Arenicola marina dominante soorten. Het aandeel van Scoloplos armiger is tot bijna 6 % opgelopen.

FEBRUARI 1982

Het aantal soorten bereikt zijn absoluut minimum : 15. Diversiteit en eveness nemen toe. In deze staalnam werden relatief grote aantallen Oligochaeten, Scoloplos armiger, Capitella capitata en Corophium arenarium gevonden; Hydrobia ulvae blijft uiteraard de dominante soort.

De totale biomassa per m² is ongeveer gelijk gebleven (10,7 gr. ADW/m²). Wat de biomassa betreft is de dominante soort nu Arenicola marina met ongeveer 50 % van de totale biomassa of 5,3 gr. ADW per m². Ook Hydrobia ulvae blijft belangrijk (31 %). De biomassa van Cerastoderma edule is klein geworden.

APRIL 1982

Het aantal waargenomen soorten is weer opgelopen tot 19. Diversiteit en eveness nemen verder toe. Naast Hydrobia ulvae zijn ook nog Oligochaeta, Scoloplos armiger, Capitella capitata en Corophium arenarium als dominant te beschouwen.

De totale biomassa is toegenomen tot 12,9 gr. ADW/m². De dominantie van Arenicola marina is sterk vergroot (+ 60 % van het totaal), dit volledig ten koste van Hydrobia ulvae. Ook Cerastoderma edule vergroot weer zijn aandeel tot ongeveer 13 %.

JUNI 1982

Het aantal soorten neemt verder toe tot 23, doch het gemiddeld aantal individuen per staal bereikt zijn absoluut minimum (88) dit vooral door de enorme densiteitsdaling van Hydrobia ulvae. De resterende belangrijke soorten zijn Scoloplos armiger, Oligochaeta, Corophium arenarium, Crangon crangon en Capitella capitata.

De biomassa neemt verder toe tot 17,3 gr. ADW per m² wat 2,5 gr. meer is dan voor hetzelfde tijdstip, een jaar eerder. De absoluut dominante soort is Arenicola marina met 67 % van de biomassa. Hydrobia ulvae bekleedt slechts de vierde positie na Cerastoderma edule (13 %) en Scoloplos armiger met 7 %.

NOVEMBER 1982

Het aantal gevonden soorten is nu 28, wat meteen de hoogste waarde is terwijl ook het gemiddeld aantal individuen per staal maximum waarden bereikt, nl. 550. Andermaal is Hydrobia ulvae hiervoor verantwoordelijk. Ook andere soorten zijn heel wat meer abundant zoals Cerastoderma edule, Macoma balthica, Scoloplos armiger, Oligochaeta, Capitella capitata, Nereis diversicolor en Corophium arenarium. Zowel eveness als diversiteit bereiken zeer lage waarden.

De biomassa bedraagt nu 14,9 gr. ADW per m². Merkwaardig is dat Arenicola marina bijna volledig verdwenen is. Hydrobia ulvae en Cerastoderma edule dragen in ongeveer gelijke mate bij aan de biomassa. Voor het eerst is Nereis diversicolor niet te verwaarlozen met ongeveer 10 % of iets meer dan 1,4 gr. ADW per m².

MEI 1984

De voorjaarsstaalname van 1984 wordt gekenmerkt door hoge gemiddelde densiteit van het benthos (408 ind./m²). Er werden 21 soorten aangetroffen. Diversiteit en eveness bereiken de minimaal waargenomen waarden. Hydrobia ulvae is de dominante soort gevolgd door in volgorde van belangrijkheid Scoloplos armiger, Oligochaeta, Corophium arenarium, Crangon crangon en Capitella capitata.

De biomassa is verrassend hoog (25,7 gr. per m²) voor een mei-staalname (vgl. mei 1981 : 6 gr) en wordt vooral veroorzaakt door de grote inbreng van ouderejaarskokkels (zie verder). Hydrobia ulvae blijft de dominantste soort. Arenicola marina is goed voor 14 % van de totale biomassa.

OKTOBER 1984

In de najaarsstaalname van 1984 werden 19 soorten aangetroffen met gemiddeld 336 individuen per staal. Diversiteit en eveness zijn er bijna minimaal. De dominante soort blijft Hydrobia ulvae, doch Scoloplos armiger komt in dezelfde grootte-orde van densiteit te liggen met ongeveer 1100 dieren per m². Andere belangrijke soorten zijn Oligochaeta, Capitella capitata, Pygospio elegans en Macoma balthica.

Wat biomassa betreft is het aandeel van Hydrobia ulvae goed voor meer dan 54 % gevolgd door Cerastoderma edule, 32 %. Arenicola marina is slechts goed voor ongeveer 10 %.

7.LITERATUURLIJST

- ALHEIT, J., 1978. Distribution of the polychaete genus *Nephtys*: a stratified random sampling survey. *Kieler Meeresforsch.* 4: 61 - 67
- ANDERSON, A., 1971. Intertidal activity, breeding and the floating habit of *Hydrobia ulvae* in the Ythan estuary. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 51: 423 - 437.
- ANDERSON, S., 1972. The ecology of Morecombe Bay II. Intertidal invertebrates and factors affecting their distribution. *J. Appl. Ecol.* 9: 161 - 178.
- BACHELET, G., 1980. Growth and recruitment of the tellinid bivalve *Macoma balthica* at the southern limit of its geographical distribution, the Gironde Estuary (SW France). *Mar. Biol.* 59: 105 - 117.
- BACHELET, G., 1986. Recruitment and year-to-year variability in a population of *Macoma balthica* (L.). *Hydrobiologia* 142: 233 - 248.
- BARNES, R.S.K., 1981,a. An experimental study of the pattern and significance of the climbing behaviour of *Hydrobia ulvae*. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 61: 285 - 299.
- BARNES, R.S.K., 1981,b. Factors affecting climbing in the coastal gastropod *Hydrobia ulvae*. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 61: 301 - 306.
- BARNES, R.S.K., 1981,c. Behavioural activities and ecological strategies in the intertidal gastropod *Hydrobia ulvae*. In Jones, N.V. & Wolff, W.J. (Ed.), *Feeding and survival strategies of estuarine organisms* pp. 79 - 90, Plenum Publishing Corporation.
- BARNES, R.S.K. & J.G. GREENWOOD, 1978. The response of the intertidal gastropod *Hydrobia ulvae* (Pennant) to sediments of differing particle size. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 31: 43 - 54.
- BEUKEMA, J.J., 1973. Migration and secondary spatfall of *Macoma balthica* (L.) in the western part of the Wadden Sea. *Neth. J. Zool.* 23: 356 - 357.
- BEUKEMA, J.J., 1974. Seasonal changes in the biomass of the macrobenthos of a tidal flat in the Dutch Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.* 8: 94 -107.
- BEUKEMA, J.J., 1976. Biomass and species richness of the macro-benthic animals living on the tidal flats of the Dutch Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.* 10 (2): 236 - 261.

- BEUKEMA, J.J., 1979. Biomass and species richness of the macrobenthic animals living on a tidal flat area in the Dutch Wadden Sea: effects of a severe winter. *Neth. J. Sea Res.* 13: 203 - 223.
- BEUKEMA, J.J., 1980. Calcimass and carbonate production by molluscs on the tidal flats in the Dutch Wadden Sea: 1. The tellinid bivalve Macoma balthica. *Neth. J. Sea Res.* 14(3/4): 323 - 338.
- BEUKEMA, J.J., 1982. Calcimass and carbonate production by molluscs on the tidal flats in the Dutch Wadden Sea: 2. The edible cockle, Cerastoderma edule. *Neth. J. Sea Res.* 15 (3/4): 391 - 405.
- BEUKEMA, J.J., G.C. CADEE & J.J.M. JANSEN, 1976. Variability of growth rate of Macoma balthica (L.) in the Wadden Sea in relation to availability of food. In: Keegan, B.F., P.O. CEIDIGH & P.J.S. BOADEN (Ed.), *Biology of benthic organisms* pp. 69 - 77, Pergamon Press.
- BEUKEMA, J.J., W. DE BRUIN & J.J.M. JANSEN, 1978. Biomass and species richness of the macrobenthic animals living on the tidal flats of the Dutch Wadden Sea: Long-term changes during a period with mild winters. *Neth. J. Sea Res.* 12: 58 - 77.
- BEUKEMA, J.J. & M. DESPREZ, 1986. Single and dual annual growing seasons in the tellinid bivalve Macoma balthica (L.). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 102: 35 - 45.
- BEUKEMA, J.J. & J. DE VLAS, 1979. Population parameters of the lugworm, Arenicola marina, living on tidal flats in the Dutch Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.* 13: 331 - 353.
- BEUKEMA, J.J., E. KNOL & G.C. CADEE, 1985. Effects of temperature on the length of the annual growing season in the tellinid bivalve Macoma balthica (L.) living on tidal flats in the Dutch Wadden Sea. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 90, 129 - 144.
- BEUKEMA, J.J. & B.W. MEEHAN, 1985. Latitudinal variation in linear growth and other shell characteristics of Macoma balthica. *Mar. Biol.* 90: 27 - 33.
- BONDSDORFF, E., 1980. Macrozoobenthic recolonization of a dredged brackish water bay in SW Finland. *Ophelia*, Suppl. 1: 145 - 155.
- BOYDEN, C.R. & C. LITTLE, 1973. Faunal distributions in soft sediments of the Severn estuary. *Estuar. Coast. Mar. Sci.*, 1: 203 - 223.

- CADEE, C.G., 1976. Sediment reworking by Arenicola marina on tidal flats in the Dutch Wadden Sea. Neth. J. Sea Res. 10(4): 440 - 460.
- CEDERWALL, H., 1976. Annual macrofauna production of a soft bottom in the northern Baltic proper. In "Biology of benthic organisms", B.F. Keegan, P.O. Ceidigh & P.J.S. Boaden. Proc. 11th. E.M.B.S., 155 - 164.
- CHAMBERS, M.R. & H. MILNE, 1975. Life cycle and production of Nereis diversicolor O.F. Müller in the Ythan estuary, Scotland.
- CHAMBERS, M.R. & H. MILNE, 1975. The production of Macoma balthica (L.) in the Ythan estuary. Estuar. Coast. Mar. Sci. 3: 443 - 455.
- CHERRILL, Å.J. & R. JAMES, 1987. Character displacement in Hydrobia. Oecologia (Berlin) 71: 618 - 623.
- CLARK, R.B., 1962. Observations on the food of Nephtys. Limnol. Oceanogr. 7: 380 - 385.
- CLARK, R.B. & E.C. HADERLIE, 1960. The distribution of Nephtys cirrosa and N. hombergi on the south-western coasts of England and Wales. J. Anim. Ecol. 29: 117 - 147.
- CLAY, E., 1960. Hydrobia ulvae Pennant, H. ventrosa Montagu and Potamopyrgus jenkinsi Smith, literature survey of the common fauna of estuaries, N° 8, 41 pp. I.C.I. Paints Division, Brixham Res. Memorandum PYM45/A/381.
- CONNELL, J.H., 1980. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. Oikos 35: 131 - 138.
- COOSEN, J., 1986. Biomass and density fluctuations of the macrozoobenthos of the intertidal flats in the Oosterschelde, the Netherlands. Hydrobiologia 142: 338.(posterabstract)
- COOSEN, J. & A. VAN DEN DOOL, 1981. De gevolgen van het experimenteel lozingsprogramma Volkeraksluizen op het macrozoöbenthos. ZACHTSUB-interimrapport.
- COOSEN, J. & A. VAN DEN DOOL, 1983. Macrozoobenthos van het Krammer-Keeten-Volkerak estuarium. Verspreiding der soorten, aantallen en biomassa in relatie met het zoutgehalte. Zachtsub, 1 - 131, DIHO-project A-2, DDMI-project M-1100
- CRAEYMEERSCH, J.A., 1983. De produktie van Mytilus edulis L., 1758 (Mollusca - Bivalvia) op de slikken van Vianen (Oosterschelde, NL).
- CRAEYMEERSCH, J.A., P.M.J. HERMAN & P.M. MEIRE, 1986. Secondary production of an intertidal mussel (Mytilus edulis L.) population in the Eastern Scheldt (S.W. Netherlands). Hydrobiologia 133: 107 - 115.

- CRISP, D.J., 1971. Energy flow measurements. In N.A. Holme & A.D. McIntyre (Eds.), Methods for the study of marine benthos. IDP Handbk 16, Blackwell Scientific Publications, Oxford: 197 - 279.
- DALES, R.P., 1951. An annual history of a population of Nereis diversicolor O.F. Müller. Biol. Bull. 101: 131 - 137.
- DEREU, J., 1982. Ruimtelijke distributie van het macrozoobenthos op de slikken van Vianen (Oosterschelde, NL). Lic. verhandeling RU Gent.
- DEREU, J. & P. MEIRE, 1985. Ruimtelijke distributie van het macrozoobenthos op de slikken van Vianen - Fundamentele en praktische beschouwingen. Project Vogel. Verslag N° 1: 1 - 39.
- DÉSPREZ M., J-P. DUCROTOY & B. SYLVAND, Groupe d'Etude des Milieux Estuariens et Littoraux, 1986. Fluctuations naturelles et évolution artificielle des biocénoses macrozoobenthiques intertidales de trois estuaires des côtes françaises de la Manche. Hydrobiologia 142: 249 - 270.
- DEVELTER, D., 1985. Ecologische studie van het macrozoobenthos op de slikken van Vianen (Oosterschelde, NL). Lic. verhandeling, R.U. Gent, 170 pp.
- DE VLAS, J., 1979. Secondary production by tail regeneration in a tidal flat population of lugworms (Arenicola marina), cropped by flatfish. Neth. J. Sea Res. 13(3/4): 362 - 393.
- DE WILDE, P.A.W.J., 1975. Influence of temperature on behaviour, energy metabolism, and growth of Macoma balthica (L.). In H. Barnes (ed.), Proc. 9th Europ. mar. biol. Symp. Aberdeen University Press: 239 - 256.
- DE WILDE, P.A.W.J. & E.M. BERGHUIS, 1979. Spawning and gamete production in Arenicola marina in the Netherlands, Wadden Sea. Neth. J. Sea Res. 13(3/4): 503 - 511.
- DÖRJES, J., H. MICHAELIS & B. RHODE, 1986. Long-term studies of macrozoobenthos in intertidal and shallow subtidal habitats near the island of Norderney (East Frisian coast, Germany). Hydrobiologia 142: 217 - 232.
- EAGLE, R.A., 1975. Natural fluctuations in a soft bottom benthic community. J. mar. biol. Ass. U.K. 55: 865 - 878.
- ENGELMOER, M. & A.M. BLOMERT, 1985. Broedbiologie van de kluut langs de friese waddenkust - seizoen 1983. Rijp Rapport, 1985 - 39 abw.

EVANS, P.R., D.M. HERDSON, P.J. KNIGHTS & M.W. PIENKOWSKI, 1979.

Short-term effects of reclamation of part of Seal Sands, Teesmouth, on wintering waders and shelduck. *Oecologia* (Berl.) 41: 183 - 206.

FARKE, H. & E.M. BERGHUIS, 1979a. Spawning, larval development and migration behaviour of Arenicola marina in the laboratory. *Neth. J. Sea Res.* 13(3/4): 512 - 528.

FARKE, H. & E.M. BERGHUIS, 1979b. Spawning, larval development and migration of Arenicola marina under field conditions in the western Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.* 13(3/4): 529 - 535.

FARKE, H., P.A.W.J. DE WILDE & E.M. BERGHUIS, 1979. Distribution of juvenile and adult Arenicola marina on a tidal mud flat and the importance of nearshore areas for recruitment. *Neth. J. Sea Res.* 13(3/4): 354 - 361.

FENCHEL, T., 1975. Character displacement and coexistence in mud snails (Hydrobiidae). *Oecologia* 20: 19 - 32.

FENCHEL, T. & L.H. KOFOED, 1971. Evidence for exploitative interspecific competition in mud snails (Hydrobiidae). *Oikos* 27: 367 - 376.

FISH, J.D. & S. FISH, 1974. The breeding cycle and growth of Hydrobia ulvae in the Dovey estuary. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 54: 685 - 697.

GIBBS, P.E., 1968. Observations on the population of Scoloplos armiger at Whitstable. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 48: 225 - 254.

GILBERT, M.A., 1973. Growth rate, longevity and maximum size of Macoma balthica (L.). *Biol. Bull.*, 145: 119 - 126.

GILBERT, M.A., 1978. Aspects of the reproductive cycle in Macoma balthica (bivalvia). *The Nautilus* 92 (1): 21 - 24.

GOEDHEER, G.J., 1985. Toelichting bij de legenda en kaartbladen van de geomorfologische kaart van de buitendijkse gebieden van de Oosterschelde (1:10.000). (situatie voor 1985) + toekomstindicaties voor veranderingen in de geomorfologie na 1987. Nota DDMI 85.06

GOERKE, H., 1966. Nahrungsfiltration von Nereis diversicolor O.F. Müller (Nereidae, Polychaeta). *Veröffentl. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven*, 10: 49 - 58

GOVAERE, J., 1969. Bijdrage tot de oecologie van enkele benthosorganismen in het Zwin. Lic. verhandeling R.U. Gent, 84 pp.

GOVAERE, J., 1978. Numerieke analyse van het makrobenthos in de Southern Bight (Noordzee). Doctoraatsverhandeling R.U. Gent, 220 pp.

- GOSS-CUSTARD, J.D., 1969. The winter feeding ecology of Redshank, Tringa totanus (L.). Ibis 111: 338 - 356.
- GOSS-CUSTARD, J.D., R.E. JONES & P.A. NEWBERY, 1977. The ecology of the Wash. I. Distribution and diet of wading birds (Charadrii). J. Appl. Ecol. 14: 681 - 700.
- GREEN, J., 1968. The biology of estuarine animals. Biology series, Sidgewich & Jackson (Eds.), London, 1968.
- HAMERLYNCK, O., 1983. De scholektser (Haematopus ostralegus L. - Aves - Charadriiformes) als predator van de kokkel (Cerastoderma edule L. - Mollusca - Bivalvia) op de slikken van Vianen (Oosterschelde - NL.) Lic. verhandeling RUG.
- HANCOCK, D.A. & FRANKLIN, A., 1972. Seasonal changes in the condition of the edible cockle (Cardium edule L.). J. Applied Ecol. 9, 567 - 579.
- HANCOCK, D.A. & A.E. URQUHART, 1965. The determination of natural mortality and its causes in an exploited population of cockles (Cardium edule L.) Fishery Investigations, Series II, Vol XXIV, nr 2: 1 - 50.
- HARTMANN-SCHRÖDER, G., 1971. Annelida, Borstenwürmer, Polychaeta. - Tierwelt Deutschlands, 58: 1 - 594.
- HEIP, C., 1974. A new index measuring evenness. J. mar. biol. Ass. U.K. 54: 555 - 557.
- HEIP, C. & P. ENGELS, 1974. Comparing species diversity and evenness indices. J. mar. biol. Ass. U.K. 54: 559 - 563.
- HEIP, C. & R. HERMAN, 1979. Production of Nereis diversicolor O.F. Müller (Polychaeta) in a shallow brackish-water pond. Estuar. Coast. Mar. Sci. 8: 297 - 305.
- HEIP, C., R. HERMAN & J. CRAEYMEERSCH, 1986. Diversiteit, densiteit en biomassa van het macrobenthos in de Westerschelde : 1978 - 1985. Intern Verslag.
- HEPPLESTON, P.B., 1971. The feeding ecology of oystercatchers (Haematopus ostralegus L.) in winter in northern Scotland. J. Anim. Ecol. 40: 651 - 572.
- HIBBERT, C.J., 1976. Biomass and production of a bivalve community on an intertidal mud-flat. J. exp. mar. Biol. Ecol. 25: 249 - 261.
- HOGEWEG, M., 1981. Kokkels in het waddengebied. Waddenbulletin, 16(3): 168.

- HULSCHER, J.B., 1964. Scholeksters en wormen. Lev. Nat. 67: 97 - 102.
- HULSCHER, J.B., 1981. The oystercatcher Haematopus ostralegus as a predator of the bivalve Macoma balthica in the Dutch Wadden Sea. Proefschrift, RU Groningen. 1 - 152.
- HUMMEL, H., E.B.M. BRUMMELHUIS & L. DE WOLF, 1986. Effects on the benthic fauna of embanking an intertidal flat area (The Markiezaat, Eastern Scheldt estuary, The Netherlands). Neth. J. Sea Res. 20(4): 397 - 406.
- HYLLEBERG, J., 1976. Resource partitioning on basis of hydrolytic enzymes in deposit-feeding mudsnails (Hydrobiidae). Oecologia 23: 115 - 125.
- HYLLEBERG, J., 1986. Distribution of hydrobiid snails in relation to salinity, with emphasis on shell size and co-existence of the species. Ophelia, Suppl. 4: 85 - 100.
- HYLLEBERG, J. & H. RIIS-VESTERGAARD, 1984. Marine environments; the fate of detritus. Akademisk Forlag. Copenhagen, 288 pp.
- HYLLEBERG J. & H.R. SIEGISMUND, 1987. Niche overlap in mud snails (Hydrobiidae): freezing tolerance. Mar. Biol. 94: 403 - 407.
- JACKSON, M.J. & R. JAMES, 1979. The influence of bait digging on cockle, Cerastoderma edule, populations in north Norfolk. J. appl. Ecol. 16(3) : 671 - 679.
- JONES, A.M., 1979. Structure and growth of a high-level population of Cerastoderma edule (Lamellibranchiata). Mar. biol. Ass. U.K. 59(2): 277 - 287.
- JORGENSEN, C.B., 1946. Lamellibranchia. In : G. Thorson, Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates, with special reference to the planctonic larvae in the Sound (Oresund). Medd. Komm. Danm. Fisk. og Havunders. ser. Plankt. 4 (1) 277 - 311.
- KIRKEGAARD, J.B., 1969. A quantitative investigation of the central North Sea polychaeta. Spolia zool. Mus. haun. 29: 1 - 285.
- KIRKEGAARD, J.B., 1970. Age determination of Nephtys (Polychaeta : Nephtyidae). Ophelia 7, 277 - 281.
- KIRKEGAARD, J.B., 1978. Settling, growth and life span of some common polychaetes from Danish waters. Meddr Danm. Fisk.-og Havunders. 7: 447 - 496.

- KORRINGA, P., 1951. The shell of Ostrea edulis as a habitat. Arch. néerl. Zool. 10: 32 - 152.
- KRISTENSEN, I., 1957. Differences in density and growth in a cockle population in the Dutch Wadden Sea. Arch. Néerl. Zool. 12: 351 - 453.
- LAMMENS, J.J., 1967. Growth and reproduction in a tidal flat population of Macoma balthica (L.). Neth. J. Sea Res. 3: 315 - 382.
- LASSEN, H.H., 1979. Reproductive effort in Danish mudsnails (Hydrobiidae). Oecologia 40: 365 - 369.
- LAURSEN, K., I. GRAM & L.J. ALBERTO, 1983. Short-term effect of reclamation on numbers and distribution of waterfowl at Hojer, Danish Wadden Sea. Proc. 3th. Nordic Congress of Ornithology, 97 - 118. J. Fjeldsa & H. Meltotte (Eds.)
- LEVINTON, J.S., 1979. The effect of density upon deposit-feeding populations : movement, feeding and floating of Hydrobia ventrosa (Montagu) (Gastopoda : Prosobrancia). Oecologia (Berlin) 43: 27 - 39.
- LEVINTON, J.S., 1982. The body size - prey size hypothesis. The adequacy of body size as a vehicle for character displacement. Ecology 63: 869 - 872.
- LITTLE, C. & W. NIX, 1970. The burrowing and floating behaviour of the gastropod Hydrobia ulvae. Estuar. Cstl mar. Sci. 4, 537 - 544.
- LOPEZ, G.R. & L.H. KOFOED, 1980. Epipsammic browsing and deposit feeding in mud snails (Hydrobiidae). J. mar. Res. 38: 584 - 599.
- LYSTER, I.H.J., 1965. The salinity tolerance of polychaete larvae. J. Anima. Ecol. 34: 517 - 527.
- McLUSKY, D.S. & D.B. ALLAN, 1976. Aspects of the biology of Macoma balthica (L.) from the estarine Firth of Forth. J. moll. Stud. 42: 31 - 45.
- McLUSKY, D.S. & M. ELLIOT, 1981. The feeding and survival strategies of estuarine organisms. N.V. Jones & W.J. Wolff, ed., Plenum Press, New York, London.
- MEIRE, P.M., 1980. Inleidend onderzoek naar de voedseloecologie van enkele steltlopers (Aves-Charadriiformes) op de slikken van Vianen (Oosterschelde). Lic. verhandeling. R.U. Gent, 100 pp.
- MEIRE, P.M. & E. KUYKEN, 1987. Wader populations at the slikken van Vianen (Oosterschelde, S.W.-Netherlands). De Giervalk (in press).

- METTAM, C., 1979. Seasonal changes in populations of Nereis diversicolor O.F. Müller from the Severn estuary, U.K. In: Naylor, E. & R. Hartnoll (Eds.): Cyclic phenomena in marine plants and animals.
- METTAM, C., 1981. Survival strategies in estuarine animals. In : Feeding and survival strategies of estuarine organisms. Eds. N.V. Jones & W.J. Wolff. Plenum Press, New York, London.
- METTAM, C., V. SANTHANAM & M.S.C. HAVARD, 1982. The oogenic cycle of Nereis diversicolor under natural conditions. J. mar. biol. Ass. U.K. 62: 637 - 645.
- MILNE, H. & G.M. DUNNET, 1971. Standing crop, productivity and trophic relations of the fauna of the Ythan estuary. In Barnes, R.S.K & J. GREEN (Ed.) The estuarine environment, pp 86 - 106, Applied Science Publishers Ltd, London.
- MOORE, C., 1983. A basic program for the investigation of species diversity. Wat. Pollut. Control : 102 - 106.
- MUUS, B.J., 1967. The fauna of danish estuaries and lagoons. Distribution and ecology of dominating species in the shallow reaches of the mesohaline zone. Meddl. Danmarks Fisk. Havundersog., 5(1): 1 - 316.
- NEWELL, R., 1962. Behavioural aspects of the ecology of Peringia (=Hydrobia) ulvae (Pennant) (Gastropoda, Prosobranchia). Proc. Zool. Soc. Lond. 138: 49 - 75.
- NEWELL, R.C., 1970. Biology of intertidal animals. Paul Elek (Scientific Books) Limited, London, 555 pp.
- OCKELMANN, K.W. & K. MUUS, 1978. The biology, ecology and behaviour of the bivalve Mysella bidentata. Ophelia 17, 1 - 95.
- O'CONNER, R.J. & R.A. BROWN, 1977. Prey depletion and foraging strategy in the oystercatcher Haematopus ostralegus. Oecologia (Berl.) 27: 75 - 92.
- OLAFSSON, E.B., 1986. Density dependence in suspension-feeding and deposit-feeding populations of the bivalve Macoma balthica: a field experiment. J. Anim. Ecol. 55: 517 - 526.
- OLAFSSON, E.B. & L-E. PERSSON, 1986. The interaction between Nereis diversicolor O.F. Müller and Corophium volutator Pallas as a structuring force in a shallow brackish sediment. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 103: 103 - 107.

- OLIVE, P.J.W., 1977. The life-history and population structure of the polychaetes Nephtys caeca and Nephtys hombergii with special reference to the growth rings in the teeth. J. mar. biol. Ass. U.K. 57: 133 - 150.
- OLIVE, P.J.W., 1978. Reproduction and annual gametogenic cycle in Nephtys hombergii and N. caeca (Polychaeta: Nephtyidae). Mar. Biol. 46: 83 - 90.
- OLIVE, P.J.W. & P.R. GARWOOD, 1981. Gametogenic cycle and population structure of Nereis (Hediste) diversicolor and Nereis (Nereis) pelagica from north-east England. J. mar. biol. Ass. U.K. 61: 193 - 213.
- OLIVE, P.J.W., P.R. GARWOOD, M.G. BENTLEY & N. WRIGHT, 1981. Reproductive success, relative abundance and population structure of two species of Nephtys in an estuarine beach. Mar. Biol. 63: 189 - 196.
- ORTON, J.H., 1926. On the rate of growth of Cardium edule. Part I. Experimental observations. Journ. Mar. Biol. Assoc. 14: 239 - 279.
- POLLACK, H., 1979. Populationsdynamik, Produktivität und Energiehaushalt des Wattwurms Arenicola marina (Annelida, Polychaeta). Helgoländer wiss. Meeresunters. 32 (3): 313 - 358.
- POUWER, R., 1985. De verspreiding, populatie-opbouw en groei van de kokkel (Cerastoderma edule) op enkele platen in de Oosterschelde. Studentenverslag D4-1985, DIHO, Yerseke.
- PRATER, A.J., 1972. The ecology of Morecambe Bay III. The food and feeding habits of knot (Calidris canutus) in Morecambe Bay. J. Appl. Ecol. 9: 179 - 194.
- RATCLIFFE, P.J., N.V. JONES & N.J. WALTERS, 1981. The survival of Macoma balthica (L.) in mobile sediments. In "Feeding and survival strategies of estuarine organisms". N.V. Jones & W.J. Wolff, eds. Plenum Press, New York, London.
- READING, C.J. & S. McGRORTY, 1978. Seasonal variations in the burying depth of Macoma balthica (L.) and its accessibility to wading birds. Estuar. Coast. Mar. Sci. 6: 135 - 144.
- REISE, K., 1979. Moderate predation on meiofauna by the macrobenthos of the Wadden Sea. Helgol. Wiss. Meeresunters. 32: 453 - 465.

- REISE, K., 1985. Tidal flat ecology. An experimental approach to species interactions. Ecological studies, vol. 54. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo.
- ROTHSCHILD, M., 1936. Gigantism and variation in Peringia ulvae Pennant 1777, caused by infection with larval trematodes. J. mar. biol. Ass. U.K. 20: 537 - 546.
- SCHÄFER, W., 1972. Ecology and palaeoecology of marine environments. Oliver & Boyd, Edinburgh.
- SCHOENMAKER, A., 1985. Verspreiding en populatieopbouw van de kokkel (Cerastoderma edule) op een aantal platen in de Oosterschelde. Studentenverslag D6-1985, DIHO, Yerseke.
- SEED, R. & R.A. BROWN, 1978. Growth as a strategy for survival in two marine bivalves, Cerastoderma edule and Modiolus modiolus. J. Anim. Ecol. 47: 283 - 292.
- SEYMOUR, M.K., 1972. Swimming in Arenicola marina L. Comp. Biochem. Physiol., 41A: 285 - 288.
- SHACKLEY, S.E., 1981. The intertidal soft sediments and their macrofauna in the Greater Swansea bay area (Worm's Head to Nash Point), South Wales. Estuar. Coast. Shelf Science 12: 535 - 548.
- SIEGISMUND, H.R. & J. HYLLEBERG, 1987. Dispersal-mediated coexistence of mud snails (Hydrobiidae) in an estuary. Mar. Biol. 94: 395 - 402.
- SMAAL, A.C., J.H.G. VERHAGEN, J. COOSEN & H.A. HAAS, 1986. Interactions between silt quantity and quality and benthic suspension feeders in the Oosterschelde, The Netherlands. Ophelia, 26: 1 - 18.
- SMIDT, E.L.B., 1951. Animal production in the Danish Waddensea. Meddelel. Komm. Danmarks Fisk.-Havundersog., (Fisk) II (6): 1 - 151.
- SMITH, R.I., 1976. Further observations in the reproduction of Nereis diversicolor (Polychaeta) near Tvärminne, Finland and Kristineberg, Sweden. Annales Zoologica Fennici, 13: 179 - 184.
- SMITH, T.S., 1967. The ecology and life history of Retusa obtusa (Montagu) (Gastropoda, Opisthobranchia). Can. J. Zool. 45: 397 - 405.
- SMITH, P.C. & P.R. EVANS, 1973. Studies of shorebirds at Lindisfarne, Northumberland. I. Feeding ecology and behaviour of the bar-tailed godwit. Wildfowl 24: 135 - 139.

- SUMMERS, R., 1974. The feeding ecology of flounders, Platichthys flesus (L.) in the Ythan estuary, Aberdeenshire. Unpublished PhD. thesis, University of Aberdeen.
- SWENNEN, C., 1984. Differences in quality of roosting flocks of oystercatchers. In : Coastal waders and wildfowl in winter, 177 - 189. P.R. Evans, J.D. Goss-Custard & W.G. Hale (Eds.), Cambridge University Press, Cambridge, London, New York, New Rochelle, Melbourne, Sydney.
- THAMDRUP, H.M., 1935. Beiträge zur Ökologie der Wattenfauna auf experimenteller Grundlage. Meddelel. Komm. Danmarks Fisk. -Havundersog., (Fisk) 10 (2): 1 - 125.
- THOMPSON, T.E., 1976. Biology of opisthobranch molluscs. Ray Society, London.
- THORSON, G., 1946. Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates, with special reference to the planktotonic larvae in the Sound (Oresund). Meddelel. Komm. Danmarks Fisk. -Havundersog. (Plankton) 4: 1 - 523.
- VAN DEN HEILIGENBERG, T., 1987. Effects of mechanical and manual harvesting of lugworms Arenicola marina L. on the benthic fauna of tidal flats in the Dutch Wadden Sea. Biol. Cons. 39: 165 - 177.
- VERMEULEN, Y., 1980. Studie van het makrobenthos van het Westerschelde-estuarium. Lic. verhandeling, R.U. Gent.
- VESEY, G. & T.E. LANGFORD, 1985. The biology of the black goby, Gobius niger L. in an English south-coast bay. J. Fish Biol. 27: 417 - 429.
- WARWICK, R.M. & R. PRICE, 1975. Macrofauna production in an estuarine mud-flat. J. mar. biol. Ass. U.K. 55: 1 - 18.
- WHARFE, J.R., 1977. An ecological survey of the benthic invertebrate macrofauna of the lower Medway estuary, Kent. J. Anim. Ecol. 46: 93 - 113.
- WITTE, F. & P.A.W.J. DE WILDE, 1979. On the ecological relation between Nereis diversicolor and juvenile Arenicola marina. Neth. J. Sea Res. 13: 394 - 405.

- WOLFF, W.J., 1973. The estuary as a habitat. An analysis of data on the soft bottom macrofauna of the estuarine area of the rivers Thine, Meuse and Scheldt. Zoölogische verhandelingen, 126: 1 - 242.
- WOLFF, W.J. & L. DE WOLF, 1976. Biomass and production of zoobenthos in the Grevelingen Estuary, The Netherlands. Estuar. Coast. Mar. Sci. 5: 1 - 24.
- YANKSON, K., 1986. Reproductive cycles of Cerastoderma glaucum (Bruguière) and C. edule (L.) with special reference to the effects of the 1981-82 severe winter. J. Moll. Stud. 52: 6 - 14.

