

Een onderzoek naar de levenscyclus, ecologie,
biomassa en produktie van *Scolecopsis squamata*
in het Noordzee-strand van Texel.

Verslag van een doctoraal-stage Aquatische
Oecologie aan de Universiteit van Amsterdam.

door Wolf Mooij

praktisch werk: 1 September 1980 - 1 Maart 1981

verslag ingeleverd: September 1982

adres: Postbus 3406

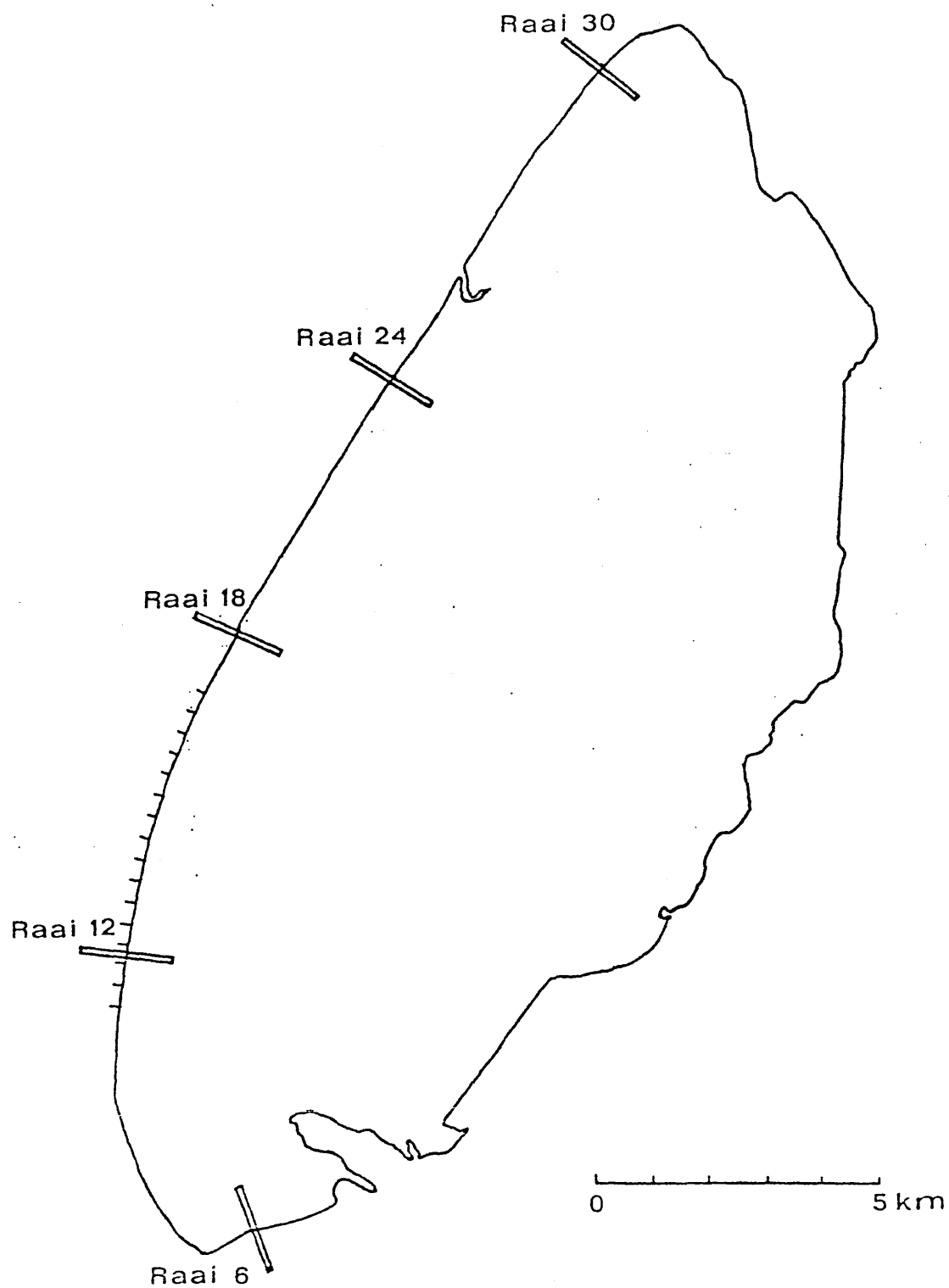
Amsterdam

tel: 020 - 269022

Inhoudsopgave.

pagina:

1. Inleiding	3
2. Materiaal en Methode	4
2.1. Algemeen	4
2.2. Monsterprogramma 'miljeufactoren'	4
2.2.1. Veldwerk	4
2.2.1.1. Uitzetten raaien	4
2.2.1.2. Uitzetten monsterpunten	4
2.2.1.3. Macrobenthos 1.0mm zeef	5
2.2.1.4. Macrobenthos 0.5mm zeef	5
2.2.1.5. Grondwatermonsters	5
2.2.1.6. Sedimentmonsters	5
2.2.2. Behandeling in het laboratorium	5
2.2.2.1. 1.0mm zeef monsters	5
2.2.2.2. 0.5mm zeef monsters	6
2.2.2.3. Grondwatermonsters	6
2.2.2.4. Sedimentmonsters	6
2.3. Monsterprogramma 'produktie'	7
2.3.1. Veldwerk	7
2.3.2. Behandeling in het laboratorium	8
2.4. Foto's van de gangenstelsels van <i>S. squamata</i>	8
2.5. Statistische technieken	8
3. Resultaten	10
3.1. Algemeen	10
3.2. Monsterprogramma 'miljeufactoren'	10
3.2.1. Algemeen	10
3.2.2. 0.5mm zeef monsters; dikteverdeling	10
3.2.3. 1.0mm zeef monsters; gewichtsverdeling	10
3.2.4. Betrouwbaarheid van aantallen/monster	11
3.2.5. Overzicht van het macrobenthos	12
3.2.6. Overzicht van de miljeufactoren	12
3.2.7. Korrelaties miljeufactoren/macrobenthos	12
3.3. Monsterprogramma 'produktie'	17
3.3.1. Gegevens over aantallen en gewichten	17
3.3.2. Berekening biomassa en produktie	18
4. Discussie	21
4.1. Inleiding	21
4.2. Literatuur	21
4.3. Levenscyclus van <i>S. squamata</i>	22
4.4. Oecologie van <i>S. squamata</i>	23
4.5. Biomassa en produktie van <i>S. squamata</i>	25
4.6. Voedselketens op het strand	26
5. Samenvatting	29
6. Literatuurlijst	31



Figuur 1: Ligging van de raaien bij het monsterprogramma 'miljeufactoren'.

1. Inleiding.

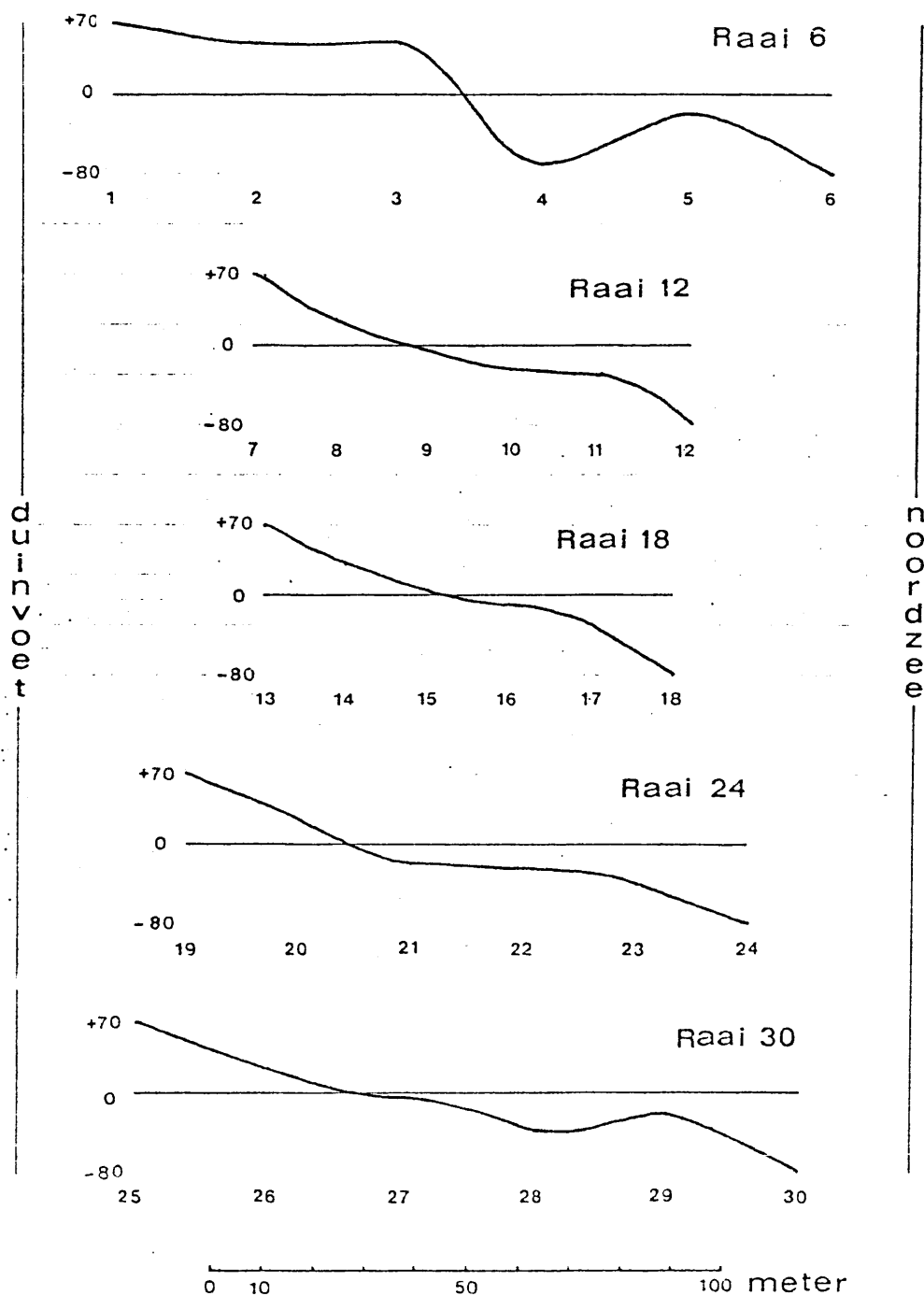
In de periode van 1 September 1980 tot 1 Maart 1981 werd in het kader van een doctoraalstage Biologie, aan de Universiteit van Amsterdam, onderzoek gedaan naar de polychaete worm *Scoelelepis squamata* (Müller, 1789), zoals die voorkomt in het zandstrand van Texel. Het onderzoek werd gedaan in samenwerking met medestudent *Ton de Gee*. Gewerkt werd op en vanuit het Rijksinstituut voor Natuurbeheer, afdeling Texel. Begeleiders aldaar waren Dr. *W.J. Wolff*, hoofd van de afdeling, en Drs. *J. de Vlas*, wetenschappelijk medewerker. Supervisie vanuit de universiteit berustte bij Prof. Dr. *J. Ringelberg*, hoofd van de vakgroep Aquatische Oecologie.

Eerste opzet van het onderzoek was te komen tot een algemene inventarisatie van het macrobenthos, zoals dit voorkomt in de getijdenzone van de kust van Texel. Als gevolg van moeilijkheden om te komen tot een kwantitatieve bemonstering van de dijken, aan de wadkant, hebben wij ons onderzoek beperkt tot het Noordzee-strand, en daarbij het accent gelegd op autecologisch en populatiedynamisch onderzoek van de worm *Scoelelepis squamata*. Dit sloot goed aan bij ander onderzoek dat op het RIN gedaan werd, naar de effecten van zandsuppletie op het strand (*Dankers*, in voorbereiding), en tevens kon gebruik gemaakt worden van de voor dit onderzoek verzamelde gegevens. Gezien het feit dat de gegevens van dat onderzoek betrekking hadden op de periode van één jaar konden hieruit belangrijke konklusies getrokken worden omtrent het verloop van de populatie van *S. squamata* door het jaar heen. Aan de hand hiervan kon een indruk verkregen worden van de biomassa, de produktie en de daarmee samenhangende P/B-ratio.

Hierbij wil ik een aantal mensen bedanken die meegeholpen hebben aan de totstandkoming van dit onderzoek. Op alfabetische volgorde: Dr. *Norbert Dankers*, voor het ter beschikking stellen van zijn gegevens, en de hulp bij het gebruik van de computer, Prof. Dr. *J. Ringelberg*, voor zijn supervisie vanuit de universiteit, Drs. *Jaap de Vlas*, voor zijn begeleiding, met name over de statistische achtergrond van een en ander, Dr. *Wim Wolff*, voor zijn begeleiding op het RIN, en tenslotte *Koos Zeegers*, voor de hulp bij de bemonstering. Bovendien wil ik het Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee bedanken voor het ter beschikking stellen van talrijke faciliteiten, en *Sjoerd Bekius* voor het corrigeren van het manuscript.

Amsterdam, augustus 1982.





Figuur 2: Dwarsprofielen van de raaien van het monsterprogramma 'miljeufactoren'. Verticaal de hoogte in cm ten opzichte van NAP. Op de horizontale assen zijn de monsterpunten (1 t/m 30) aangegeven.

2. Materiaal en Methode.

2.1. Algemeen

De beschrijving van materiaal en methode valt uiteen in vier stukken:

- De beschrijving van het monsterprogramma waarbij zowel het macrobenthos als de meest in het oog lopende miljeufactoren werden bemonsterd, hier verder te noemen 'monsterprogramma miljeufactoren'.
- De werkwijze gehanteerd door Dr. Norbert Dankers, bij diens onderzoek naar de gevolgen van zandsuppletie, hier verder te noemen 'monsterprogramma produktie'

In beide gevallen zullen veldwerk en verdere behandeling in het laboratorium gescheiden besproken worden.

- De wijze waarop de gangenstelsels van *S. squamata* zichtbaar zijn gemaakt en gefotografeerd.
- De statistische technieken welke toegepast zijn om de gegevens te verwerken en te interpreteren.

2.2. Monsterprogramma 'miljeufactoren'

2.2.1. Veldwerk

2.2.1.1. Uitzetten van de raaien

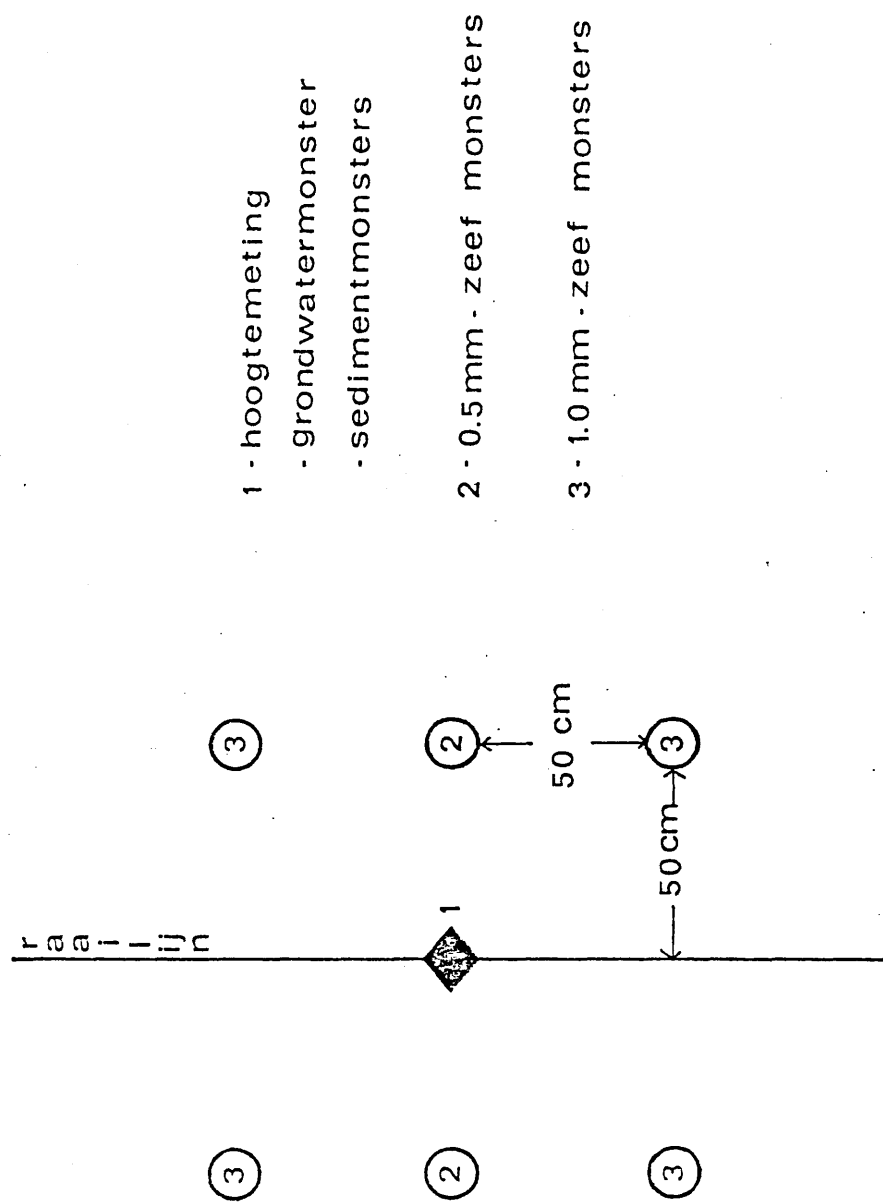
Om een algemeen overzicht te krijgen werden loodrecht op de kustlijn 5 raaien uitgezet (fig. 1). De raaien zijn genummerd naar de strandpalen van Rijkswaterstaat. Van noord naar zuid: één op een stuk strand dat + 1 jaar tevoren opgespoten was ter compensatie van afslag (nr. 30); drie op het normale strand (nr's 24, 18 en 12) en tenslotte één aan de rand van de Hors, de zandplaat die Texel aan het zuiden begrenst (nr. 6). De afstand tussen de raaien is ongeveer zes kilometer.

2.2.1.2. Uitzetten monsterpunten en hoogtemetingen

In iedere raai bevindt zich een strandpaal van Rijkswaterstaat, waarvan de kophoogte ten opzichte van NAP bekend is. Uitgaande van deze paal werden de punten op de raai opgezocht die een hoogte ten opzichte van NAP hebben van +70 en -80cm, respectievelijk gemiddeld hoogwater en gemiddeld laagwater (Getijtafel, 1979).

Met behulp van een meetwiel werd het zo ontstane lijnstuk opgemeten, en in 5 gelijke stukken verdeeld. Op deze wijze ontstonden 6 punten op de raai, waar omheen gemonsterd werd.

Bij de hoogtemetingen werd gebruik gemaakt van jalons. Daarbij werd op het oog de horizontale denkbeeldige lijn paalkop-jalon-horizon getrokken, zodat elk monsterpunt op het strand met de hoogte van de paalkop kon worden vergeleken (fig. 2).



Figuur 3: Ligging van de afzonderlijk monsters rond een monsterpunt bij het monsterprogramma 'miljeu-factoren'

Vervolgens werd een serie monsters op éénzelfde manier rond de uitgezette punten genomen (fig. 3).

2.2.1.3. Macrobenthos behandeld met de 1.0mm zeef

Bij elk monsterpunt werden met behulp van een PVC-buis, doorsnee 15.4cm, 4 bodemonsters genomen, tot een diepte van 30cm, die in de zee werden uitgezeefd op een 1mm zeef. Het residu werd in genummerde zakjes meegenomen naar het laboratorium, waar het bij een temperatuur van 4°C tot nader onderzoek bewaard werd. Deze monsters worden verder 1.0mm zeef monsters genoemd.

2.2.1.4. Macrobenthos behandeld met de 0.5mm zeef

Vervolgens werden op éénzelfde manier nog 2 monsters gestoken, die werden uitgezeefd over een zeef met een maaswijdte van 0,5mm, verder te noemen 0,5mm monsters. Dit kostte veel tijd, omdat zo'n zeef als gevolg van grof zand gauw verstopt raakt. Deze werkwijze verschaftte echter een nauwkeuriger schatting van de aantallen kleine organismen, die voor een deel door de 1,0mm zeef verloren gingen. Door vergelijking van de resultaten van de 0,5mm zeef monsters en de 1,0mm zeef monsters kon de factor bepaald worden waarin de monsters verschilden. Hiermee konden de resultaten van het monsterprogramma 'productie', waarbij ook met een 1,0mm zeef gewerkt werd gecorrigeerd worden.

2.2.1.5. Grondwatermonsters

In een speciaal daartoe gegraven kuil werd het niveau van het grondwater op het moment van laagwater gemeten. Van dit grondwater werd 1 liter meegenomen in een plastic bus, en bewaard bij een temperatuur van 4°C. Bij het onderste monsterpunt van elke raai was dit automatisch een zeewater monster.

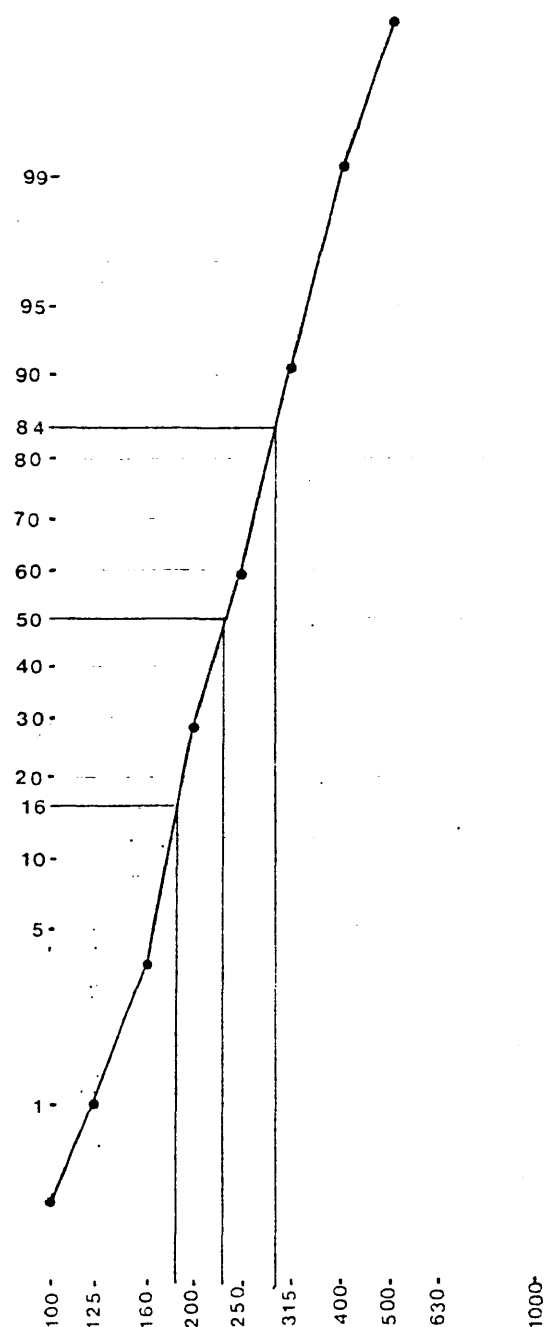
2.2.1.6. Sedimentmonsters.

Zowel van het oppervlak, als van 15cm diepte werd een sedimentmonster genomen van $\pm$ 30ml.

2.2.2. Behandeling in het laboratorium

2.2.2.1. 1.0mm zeef monsters

De macrozoöbenthos monsters werden binnen 48 uur na monsterring uitgezocht in een ontwikkelschaal met een laagje zeewater. De meeste dieren leefden dan nog. Hierbij werden ze gedetermineerd en geteld. Bij de exemplaren van *S. squamata* werd een onderscheid



Figuur 4: Voorbeeld van een grafiek, zoals die gebruikt werd bij de bepaling van de mediane korrelgrootte en de sorteringfactor. Horizontaal de korrelgrootte (μ) op een logaritmische schaal. Verticaal procenten van het totaalgewicht, cumulatief uitgezet. Snijpunt van de lijn met het 50%-niveau levert de mediane korrelgrootte op (230μ). De helft van het verschil tussen de korrelgroottes behorend bij 16 en 84%, uitgedrukt in ϕ -notatie levert de sorteringfactor op.

gemaakt tussen grote en kleine dieren. Deze vertoonden een op het oog duidelijk onderscheidbaar verschil in grootte. In al het verdere werk en in de bespreking daarvan zijn deze twee groepen, groot en klein steeds apart behandeld en vermeld.

Van de dieren werd nu het asvrijdrooggewicht (AVD) bepaald. Hiertoe werden de dieren per soort (*S. squamata* gescheiden in twee groepen) in porceleinen bakjes in een geventileerde droogstoof bij een temperatuur van 60°C gedurende 48 uur gedroogd.

Na weging werden de dieren in een oven bij 550°C gedurende 4 uur verast, en vervolgens opnieuw gewogen. Aftrekking van deze twee gewichten van elkaar leverde het AVD per soort per monster op. Uit dit getal kon simpel het gemiddelde AVD per exemplaar berekend worden, en een schatting gemaakt worden van het AVD per soort per m².

Het abiotische deel van de monsters, voornamelijk schelpmateriaal, werd gedroogd, nadat grotere stukken klei en veen verwijderd waren.

Met behulp van twee zeven werden twee schelpfracties gescheiden, namelijk grof schelpmateriaal (>8mm) en fijn schelpmateriaal (1-8mm).

2.2.2.2. 0.5mm zeef monsters

De 0.5mm zeef monsters werden op bovenstaande manier uitgezocht, gedetermineerd en geteld.

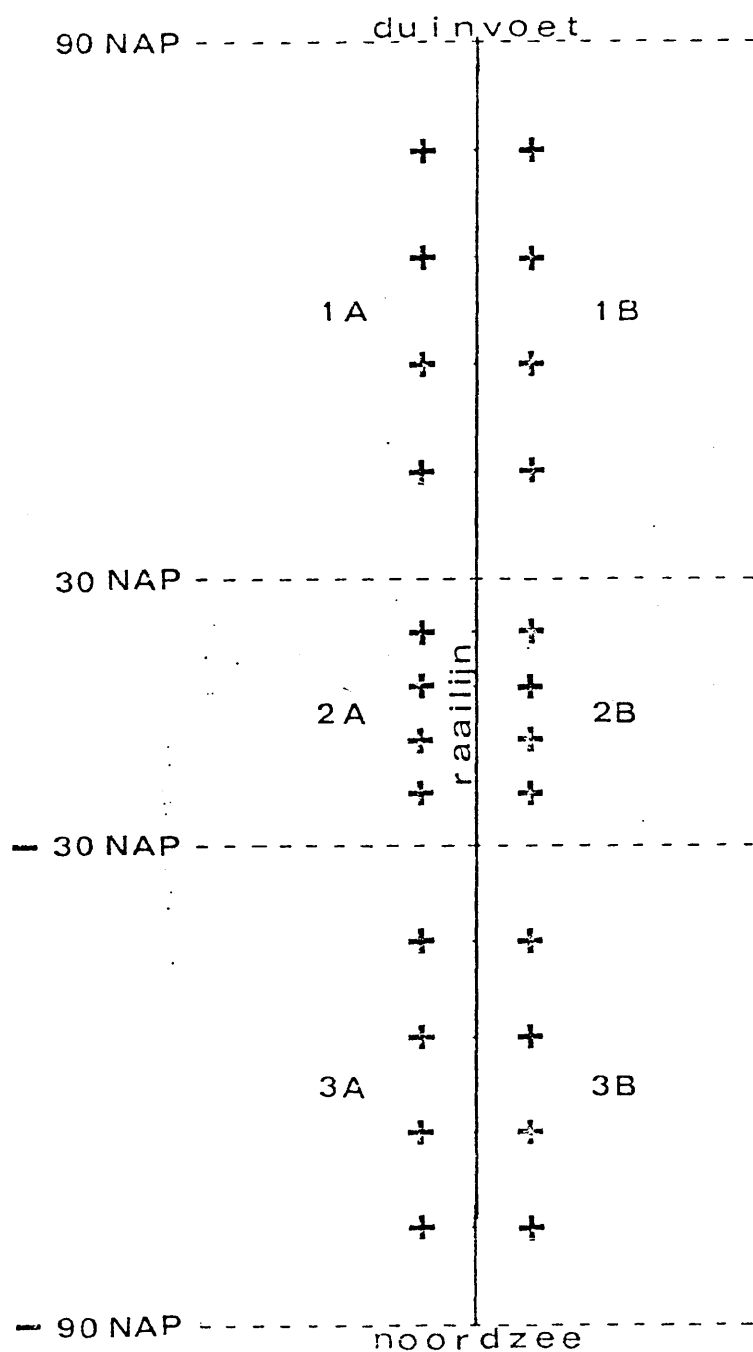
Alle dieren werden nu echter gefixeerd met behulp van formale 4% oplossing. Na 48 uur werden de dieren geconserveerd op alcohol 70% oplossing, en zo verder bewaard. Van alle exemplaren van *S. squamata* werd de dikte bepaald. Als maat voor de dikte werd de grootste dikte genomen, ongeveer ter hoogte van het 10^e segment. Dit werd gedaan met behulp van een binoculair met micrometer. De meetnauwkeurigheid was 0.08mm.

Het abiotische deel van de monsters werd gescheiden in een grof schelpmateriaalfractie (>8mm), een fijn schelpmateriaalfractie (1-8mm) en een fractie met een korrelgrootte van 0.5-1mm, voornamelijk bestaand uit grof zand, en ook zo verder genoemd.

2.2.2.3. Grondwatermonsters

De grondwatermonsters werden door een fijnmazige zeef gegoten om het nog aanwezige sediment te verwijderen. Vervolgens werd na goed schudden een subsample genomen en aan de hand van de geleidbaarheid met behulp van een zoutmeter de saliniteit bepaald.

2.2.2.4. Sedimentmonsters



Figuur 5: Voorbeeld van een raai, zoals die uitgezet werd bij het monsterprogramma 'produktie'. De zwarte kruisjes geven de plaatsen aan waar de afzonderlijke steken werden genomen, een halve meter aan weerszijden van de raailijn.

Omdat zoute zandkorrels bij drogen aan elkaar kleven, werden ze ontzilt door ze in een bekersglas van één liter met water te schudden. Na bezinking van het sediment werd het spoelwater voorzichtig afgegoten. Dit werd twee maal herhaald. Vervolgens werden de monsters, met het laatste restje spoelwater, in petrischalen in een geventileerde stoof bij een temperatuur van 110°C gedroogd.

Na goed omroeren werd vervolgens een subsample van $\pm 20\text{g}$ uit het monster genomen, en nauwkeurig gewogen.

Dit subsample werd uitgestort over een set gestapelde zeven, met een maaswijdte van 1000, 630, 500, 400, 315, 250, 200, 160, 125 en 100μ terwijl een bakje de fijnste fractie opving. In een speciaal daarvoor bestemd apparaat werden de zeven gedurende 10 minuten geschud.

Elke fractie werd vervolgens gewogen. Controle of er tijdens de behandeling geen materiaal verloren was gegaan, vond plaats door het gewicht van alle fracties samen te vergelijken met het begingewicht.

De gewichten van de verschillende fracties werden nu uitgedrukt als procenten van het totaalgewicht, en cumulatief uitgezet op zo genaamd 'waarschijnlijkheidspapier' (fig. 4). Dit grafiekenpapier heeft de eigenschap dat het een cumulatieve normaalverdeling omvormt tot een rechte lijn, met als snijpunt met de 50% lijn het gemiddelde van de normaalverdeling. In ons geval geeft dit punt de mediane korrelgrootte aan.

Ter bepaling van de sorteringsfactor werden de korrelgroottes uitgedrukt in ϕ -notatie. Hierbij is ϕ de negatieve $^2\log$ van de ratio tussen de korrelgrootte (mm) en een standaard korrelgrootte van 1mm. Het verschil tussen de korrelgroottes (ϕ -notatie) behorende bij de snijpunten van de grafiek met de 16% en 84% lijn is ongeveer gelijk aan twee maal de standaard-deviatie van de grafiek. Deling van dit getal door twee leverde de standaard-deviatie op, die als maat voor de sortering genomen is (Wolff, 1973).

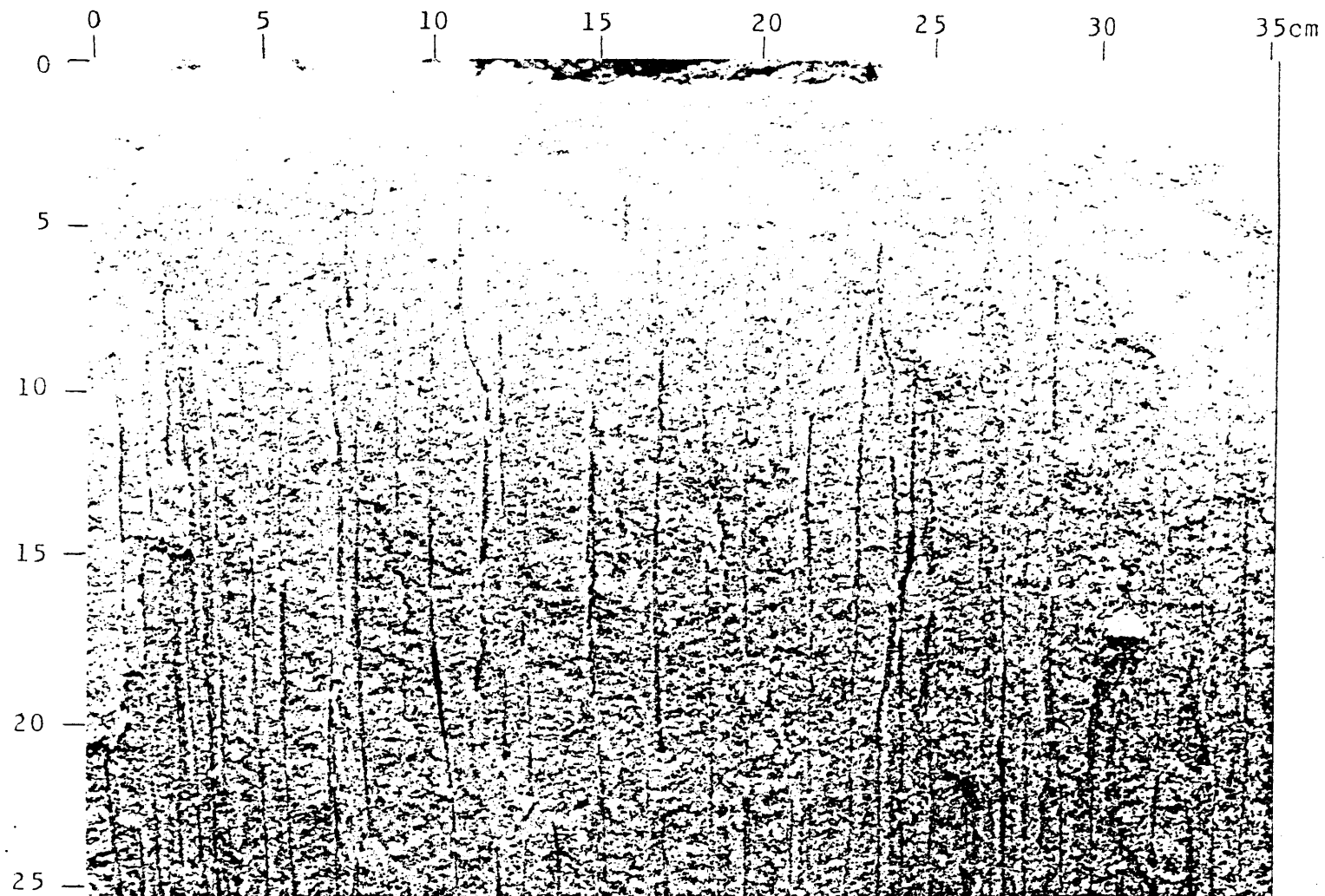
2.3. Monsterprogramma 'produktie'

2.3.1. Veldwerk

Voor dit onderzoek werden vier raaien bemonsterd. Twee hiervan lagen op 400m van elkaar in een normaal stuk strand, tussen paal 21 en 22 (21.3 en 21.7); de twee andere lagen in het opgespoten stuk, op 600m van elkaar, tussen paal 28 en 29 (28.0 en 28.6).

Gedurende één jaar werden de raaien ieder 6 maal bemonsterd. Op iedere raai werden met behulp van een strandpaal de punten met een hoogte ten opzichte van NAP van +90, +30, -30 en -90cm opgezocht (fig 5).

De drie ontstane lijnstukken, van hoog naar laag 1, 2 en 3 genummerd, werden opgemeten en ieder in vijf stukken verdeeld. Zo werden binnen ieder lijnstuk vier, dus per



+ Foto 1: Zijaanzicht laag op het strand, met gangen van grote wormen.

raai twaalf punten uitgemeten.

Per punt werd nu op een halve meter aan weerszijden van de raailijn een A en een B steek genomen, met een buis met een doorsnee van 15.4cm, tot een diepte van 30cm.

Per lijnstuk werden nu alle A en alle B steken samengenomen, en zo hield men 6 monsters over: 1A, 1B, 2A, 2B, 3A en 3B.

Het sediment werd in zee over een zeef met een maaswijdte van 1mm uitgespoeld, en het residu meegenomen.

2.3.2. Behandeling in het laboratorium

De monsters werden in ontwikkelschalen uitgezocht. Ook hier werd een onderscheid gemaakt tussen grote en kleine exemplaren van *S. squamata*. Bij aantallen groter dan 100 (soms 50) werd slechts dit aantal geteld, de rest ongeteld uitgezocht.

Vervolgens werd het AVD van de dieren per monster, per soort bepaald. Dit gebeurde geheel op dezelfde wijze als bij het monsterprogramma miljeufactoren. Bij monsters waarvan niet alle dieren waren geteld, werd van de getelde en de ongetelde dieren apart het AVD bepaald. Vergelijking van de gewichten leverde een schatting op van het totale aantal dieren.

2.4. Foto's van de gangenstelsels van *S. squamata*

Om een indruk te krijgen van de gangenstelsels van *S. squamata*, is getracht deze ter plekke zichtbaar te maken, zowel in het verticale als in het horizontale vlak.

Bij paal 12 werd een hoge zandbank uitgezocht, waarvan bekend was dat er zeer hoge aantallen grote wormen voorkwamen (foto 1 en 2).

Om ook de kleine dieren te bestuderen, is ook op een plaats hoger op het strand gewerkt (foto 3 en 4).

Voor een zijaanzicht werd een kuil gegraven tot op het grondwaterniveau. Door ondergraving van de wanden lieten we deze instorten. Het natuurlijke breukvlak waarlangs dit gebeurde bevatte logischer wijs zeer veel gangen.

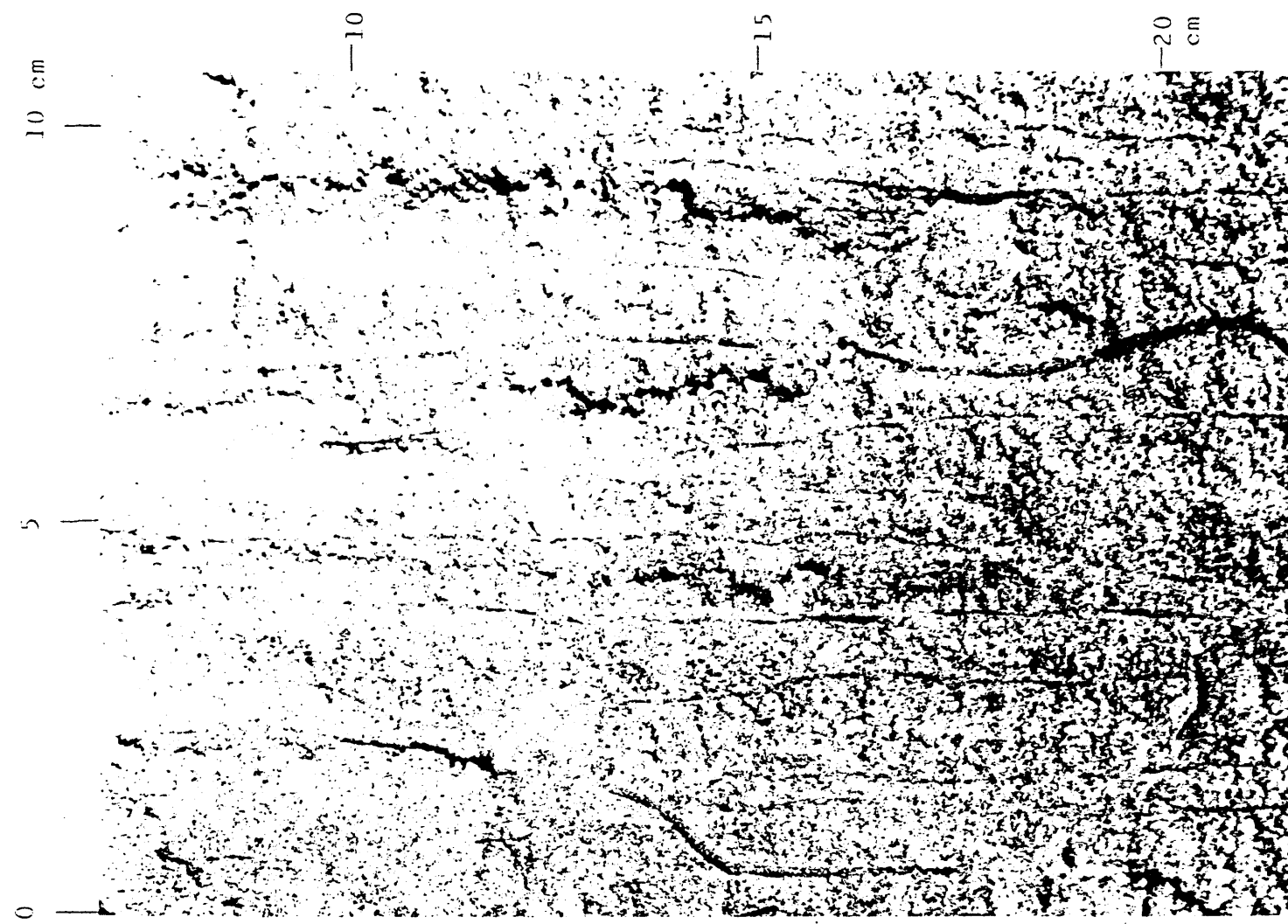
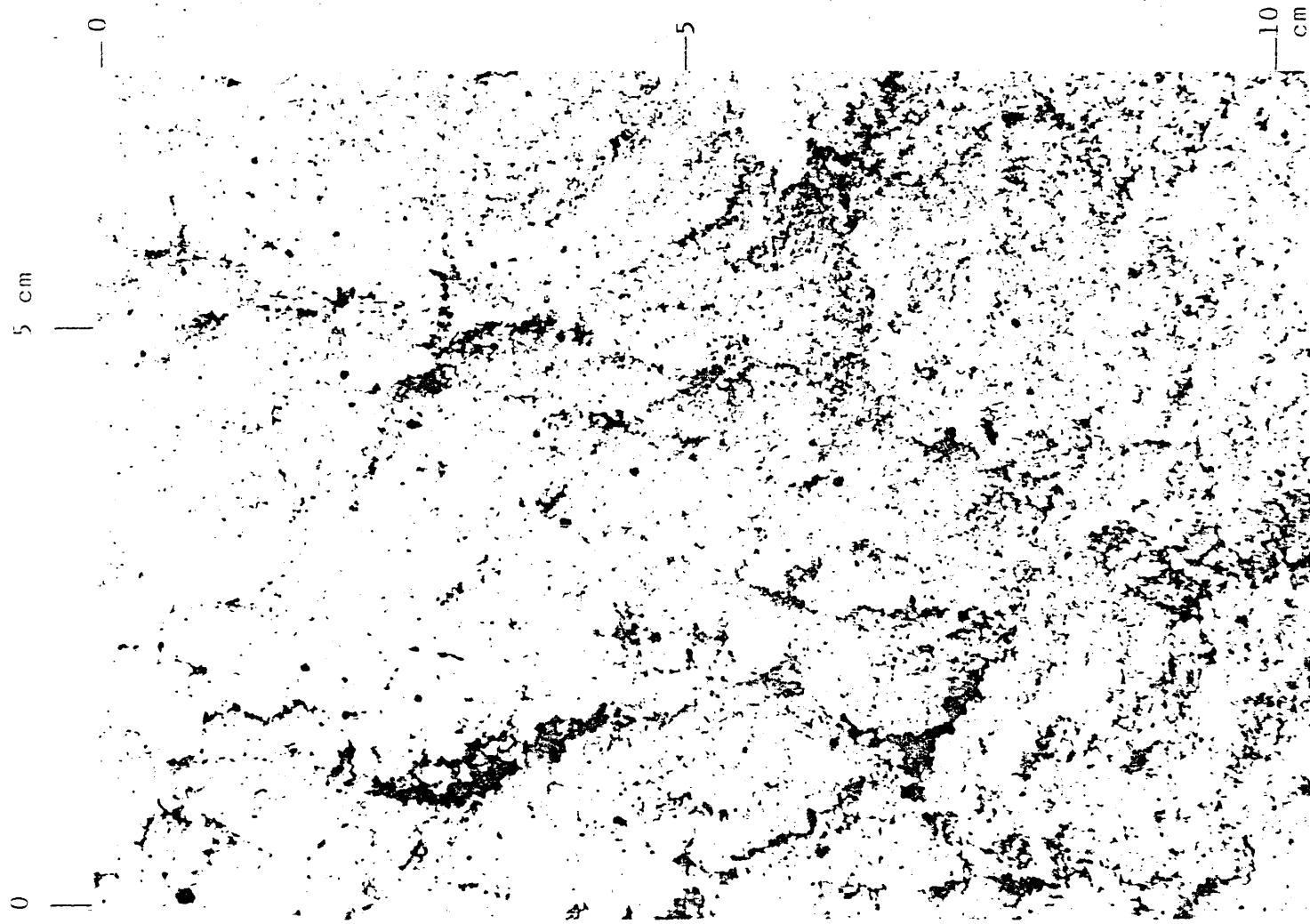
Voor een bovenaanzicht van de gangen werd rondom een zuil van ±10 bij 10cm al het zand weggegraven tot een diepte van 30cm. Door nu het bovenstuk van deze zuil voorzichtig omhoog te lichten, werden de gangen als gaatjes zichtbaar.

2.5 Statistische technieken (Elliot, 1969; de Jonge, 1963; Wijvekate, 1970)

Gemiddelden en standaardafwijkingen werden op de normale manier berekend ($\bar{x} = \frac{\sum x}{n}$, $s = \sqrt{\frac{\sum x^2 - \bar{x} \sum x}{n-1}}$).

Voor een frequentieverdeling worden beide formules aangepast

+Foto 2: Bovenaanzicht laag op het strand, met gangen van grote wormen.



+ Foto 3: Zijaanzicht hoog op het strand, met gangen van kleine en grote wormen.

tot: $\bar{x} = \frac{\sum fx}{n}$, $s = \sqrt{\frac{\sum (fx^2) - \bar{x} \sum fx}{n-1}}$. Voor de positief binomiaal verdeling, zoals die in 3.2.2. gebruikt wordt, geldt: $P(x) = \frac{k!}{x!(k-x)!} \cdot q^{k-x} \cdot p^x$, waarin p de kans op een bepaalde gebeurtenis voorstelt ($q=1-p$) en k de maximale waarde die bereikt kan worden voorstelt. Wanneer k bepaald is uit: $k = \frac{\bar{x}^2}{\bar{x} - s^2}$ volgt p uit: $p = \frac{\bar{x}}{k}$. Van een gemiddelde van een aantal waarnemingen kan een waarschijnlijkheidsinterval berekend worden. Dit geeft het interval aan, waarbinnen we 95% (of 99%, of 99,9%) kans hebben, dat het gemiddelde van de verzameling waarvan de waarnemingen afkomstig zijn hierin ligt. Dit gaat volgens de formule: $\bar{x} \pm t_n \sqrt{\frac{s^2}{n}}$, waarbij t_n in de tabel opgezocht wordt, voor de gewenste nauwkeurigheid. Zoals te verwachten wordt het interval met toenemende n steeds kleiner, dat wil zeggen meer waarnemingen geven een nauwkeuriger bepaling van het gemiddelde van de oorspronkelijke verzameling. De regressielijnen in 3.3.1. werden berekend met behulp van een programmeerbare zakrekenmachine, waarmee ook al het andere rekenwerk gedaan werd. Voor het bewerken en het korreleren van de gegevens over het macrobenthos en de miljeufactoren werd de hulp van een Textronik tafelcomputer, met randapparatuur ingeroepen. Een reeds bestaand programma werd enigszins aangepast, en de gegevens betreffende het macrobenthos en de miljeufactoren werden in het geheugen ingevoerd. De computer paste lineaire regressie op de verschillende biotische en abiotische factoren toe en berekende de hierbij behorende korrelatiecoëfficiënten. Van de significante korrelaties werd op het beeldscherm een grafiek gemaakt, met regressielijn en waarschijnlijkheidsinterval (95%). Een hardcopy-apparaat maakte hiervan een kopie; een aantal van deze kopieën is in hoofdstuk 3.2.7. verwerkt. Om bij het korreleren van alle monsterpunten eventuele patronen loodrecht op de kust beter tot uitdrukking te brengen, zijn van de gegevens van *S. squamata* de relatieve aantallen en gewichten, ten opzichte van het gemiddelde aantal, respectievelijk gewicht op die raai, per grootteklasse, berekend en ingevoerd. De diktes van de wormen uit de 0.5mm zeef monsters zijn hierbij omgerekend tot gewichten (zie 3.2.3). De significantieniveau's zijn als volgt gedefinieerd: significant ($p < 5\%$, *); zeer significant ($p < 1\%$, **).

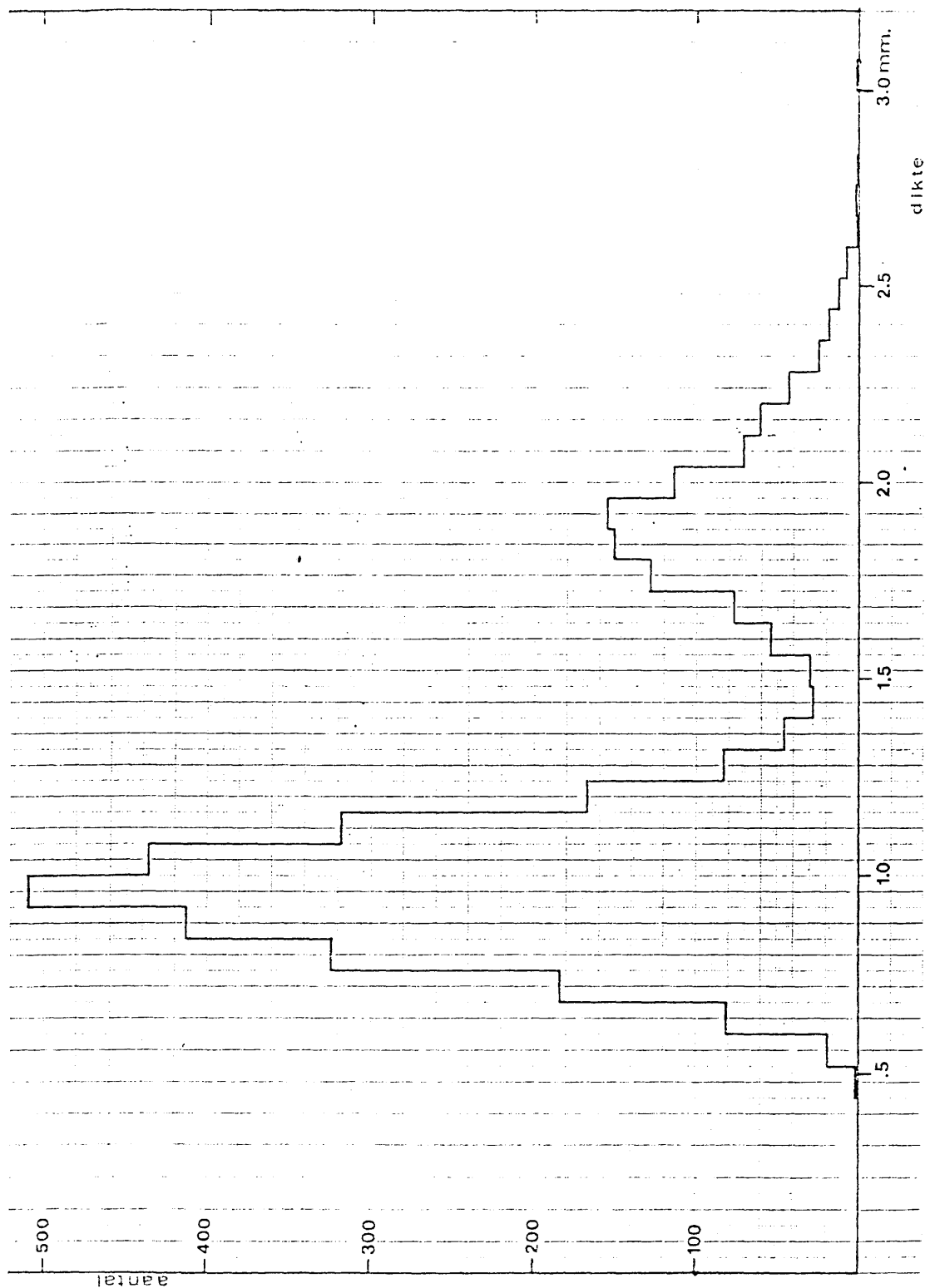
+ Foto 4: Bovenaanzicht laag op het strand, met gangen van grote en kleine wormen.

Raainummer:	18	12	30	6	24
Datum:	8-12-'80	10-12-'80	11-12-'80	17-12-'80	19-12-'80
Paalnummer:	168/18.33	106/12.40	288/30.21	23/ 6.01	218/23.20
Hoogte paalkop:	+2.31m	+2.73m	+2.92m	+1.49m	+2.47m
Afstand paal-HWL:	18m	1m	25m	-122m	21m
Afstand HWL-LWL:	80m	85m	130m	140m	110m
Begin monstere:	14.00h	14.00h	14.30h	8.30h	10.00h
Laagwater (den Helder):	14.12h	15.24h	15.55h	8.57h	11.43h
Einde monstere:	16.00h	16.00h	16.30h	10.30h	12.00h
Verwachte verlaging:	-0.79m	-0.81m	-0.84m	-0.72m	-0.81m
Gemeten verlaging:	-0.50m	-0.50m	-0.50m	-0.75m	-0.75m
Temperatuur lucht:	4°C	5°C	7°C	4.5°C	5°C
Temperatuur zeewater:	4°C	4°C	5°C	5°C	5.5°C

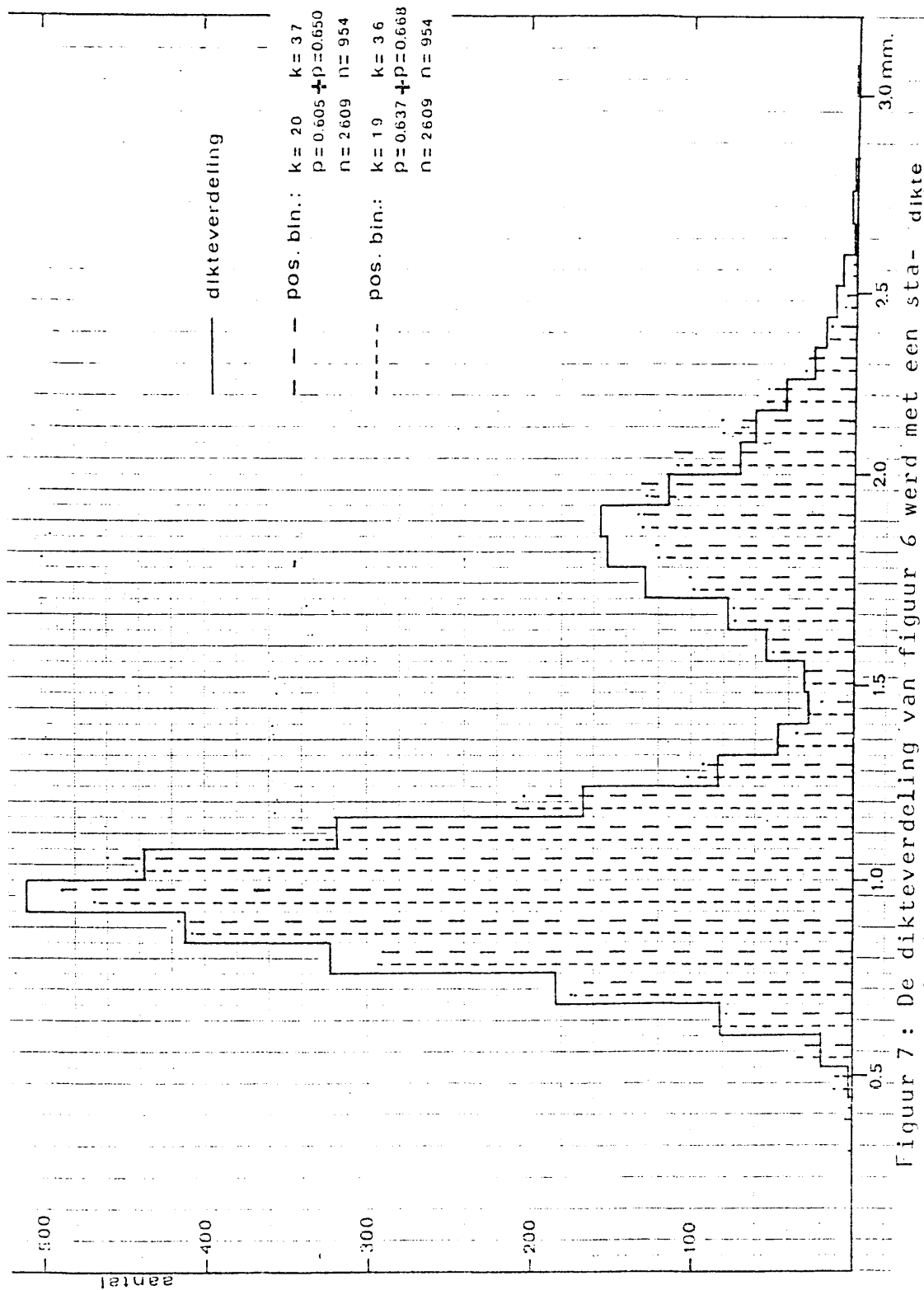
Tabel 1: Algemene gegevens per raai van het monsterprogram-
ma 'miljeufactoren'.

Raainummer	Monsternr.	<i>S. squamata</i> groot aantal/m ²	<i>S. squamata</i> klein aantal/m ²	<i>Laustorius</i> <i>arenarius</i> aantal/m ²	<i>Euridice</i> <i>pulchra</i> aantal/m ²	<i>Eteone</i> <i>longa</i> aantal/m ²	<i>S. squamata</i> groot gem. dikte (mm)	<i>S. squamata</i> klein gem. dikte (mm)
6	1	0	0	0	0	0	-	-
6	2	85	368	0	57	28	1.95	0.99
6	3	141	198	0	28	0	1.73	0.96
6	4	311	3254	0	0	0	1.66	1.05
6	5	990	4159	113	28	0	1.84	1.04
6	6	0	113	0	0	0	-	0.90
12	7	0	283	0	0	0	-	1.02
12	8	85	255	57	0	0	1.81	0.96
12	9	1103	4612	57	0	0	1.82	1.00
12	10	1302	1245	368	226	0	1.81	1.05
12	11	1471	764	28	0	0	1.98	1.05
12	12	3282	198	85	0	0	1.81	1.07
18	13	538	17090	0	28	0	2.06	0.94
18	14	2575	5602	85	28	0	1.94	0.95
18	15	2886	1698	113	28	28	1.95	1.03
18	16	1386	113	283	0	0	2.12	1.18
18	17	1330	28	226	0	0	2.27	1.04
18	18	707	226	0	0	0	2.45	1.04
24	19	57	538	0	0	0	1.88	1.04
24	20	1500	11799	198	85	0	1.85	0.93
24	21	4810	3876	141	0	28	1.81	1.04
24	22	1669	311	141	57	0	1.99	1.01
24	23	255	0	28	28	0	2.15	-
24	24	28	85	28	57	0	2.40	1.12
30	25	x	x	x	x	x	-	-
30	26	28	13044	0	113	57	1.52	0.89
30	27	0	764	170	0	0	-	1.03
30	28	57	3254	283	85	28	2.24	1.22
30	29	28	113	113	57	0	2.24	1.04
30	30	57	141	255	0	0	2.95	1.10

Tabel 2: Resultaten van het monsterprogramma 'miljeufactoren': 0.5mm zeef monsters. Per monsterpunt zijn voor de vier belangrijkste macrobentische organismen de aantallen/m², en voor *S. squamata* de gemiddelde dikte aangegeven.



Figuur 6: Staafdiagram van de frequentieverdeling van de dikte van *S. squamata*. Duidelijk is de onderverdeling in twee grootteklassen: Klein (dikte 0,5-1,5mm) en groot (dikte 1,5-2,5mm). Gewerkt werd met een klassebreedte van 0,08mm. De klassen werden opeenvolgend genummerd vanaf nul. Bij de correlatieberekeningen in 3.2.7 werd de dikte uitgedrukt met behulp van deze nummering (zie fig 15, 16, 19, 23 en 25).



Figuur 7: De dikteverdeling van figuur 6 werd met een standaard binomiale kansverdeling benaderd, om overeenkomsten en verschillen tussen de verdelingen van groot en klein zichtbaar te maken.

Uit het feit dat de dikteverdelingen van groot en klein een duidelijke overeenkomst vertonen met een positief binomiale verdeling, en daarvan op éénzelfde manier van afwijken werd de conclusie getrokken dat de dikteverdeling van de grote dieren één homogene groep vormt en uit

Raainummer	Monsternr.	<i>S. squamata</i> groot aantal/m ²	<i>S. squamata</i> klein aantal/m ²	<i>Haustorius</i> <i>arenarius</i> aantal/m ²	<i>Euridice</i> <i>pulchra</i> aantal/m ²	<i>Eteone</i> <i>longa</i> aantal/m ²	<i>S. squamata</i> groot gem. AVD (mq)	<i>S. squamata</i> klein gem. AVD (mq)	Totale biomassa AVD (g/m ²)
6	1	14	14	0	0	0	6.60	1.00	0.10
6	2	99	99	0	14	0	8.83	1.31	1.10
6	3	127	113	0	42	14	6.82	0.98	1.15
6	4	269	1273	0	28	0	4.73	1.14	3.15
6	5	1245	2716	14	57	28	7.80	1.40	13.92
6	6	0	42	0	14	0	-	1.20	0.08
12	7	28	212	0	0	0	9.00	1.09	0.48
12	8	57	354	14	0	0	8.40	1.07	0.94
12	9	368	297	85	0	0	7.75	1.78	3.46
12	10	1330	863	113	14	0	7.05	1.00	10.45
12	11	835	241	28	0	0	9.19	1.22	8.02
12	12	4570	71	28	0	0	6.72	1.28	30.91
18	13	424	9578	99	99	0	12.17	0.92	14.30
18	14	3678	4923	99	14	0	9.57	0.85	39.64
18	15	2985	821	141	57	0	10.57	1.65	33.63
18	16	1627	113	184	0	0	10.43	1.78	17.85
18	17	849	42	226	0	0	15.63	1.53	14.46
18	18	85	42	99	0	0	17.30	1.67	1.78
24	19	57	538	14	0	0	6.30	1.02	1.03
24	20	679	5645	0	42	0	9.41	1.28	13.64
24	21	3791	4669	127	28	28	7.72	1.47	36.91
24	22	2561	212	113	14	0	9.81	1.97	25.93
24	23	707	28	85	42	0	11.49	1.10	8.57
24	24	85	170	156	42	28	10.40	1.20	1.81
30	25	0	1203	0	28	0	-	0.76	0.91
30	26	0	5786	99	113	0	-	0.92	5.73
30	27	42	1103	212	0	14	16.20	1.18	2.79
30	28	0	1231	325	0	0	-	2.07	3.51
30	29	0	156	198	28	0	-	2.40	0.76
30	30	14	14	325	0	0	18.80	3.20	4.42

Tabel 3: Resultaten van het monsterprogramma 'miljeufactoren': 1,0mm zeef monsters. Per monsterpunt zijn voor de vier belangrijkste macrobentische organismen de aantallen/m² en voor *S. squamata* het gemiddeld AVD per individu aangegeven. Tevens is een schatting van de totale biomassa (AVD) vermeld.

3 Resultaten.

3.1. Algemeen

Net als bij de bespreking van materiaal en methode, zullen de resultaten van het monsterprogramma 'miljeufactoren' en het monsterprogramma 'produktie' apart besproken worden.

3.2. Monsterprogramma 'miljeufactoren'

3.2.1. Algemeen

Tabel 1 geeft een overzicht van de gegevens die voor de raaien als geheel gelden.

3.2.2. 0.5mm zeef monsters; dikteverdeling *S. squamata*

Tabel 2 geeft een overzicht van het macrobenthos verzameld met de 0.5mm zeef. Ook zijn hierin de resultaten van de diktemetingen aan *S. squamata* weergegeven.

In figuur 6 is de gevonden frequentieverdeling met betrekking tot de diktes als histogram uitgezet. Duidelijk is dat we hier te maken hebben met een populatie die is opgebouwd uit twee grootteklassen. Op grond van de frequentieverdeling werd de grens tussen grote en kleine exemplaren van *S. squamata* in de periode 8-12 / 19-12-'80 gelegd bij 1.48mm. Het bleek dat bij scheiding op het oog slechts $\pm 1\%$ van de dieren in de verkeerde grootteklasse ingedeeld was.

Getracht werd de gevonden verdeling met behulp van een statistische kansverdeling te benaderen. Gezien de verhouding tussen gemiddelde en variantie van de twee grootteklassen ($\bar{x} \gg s^2$) werd gekozen voor benadering met behulp van een positief binomiale verdeling (Elliot, 1969).

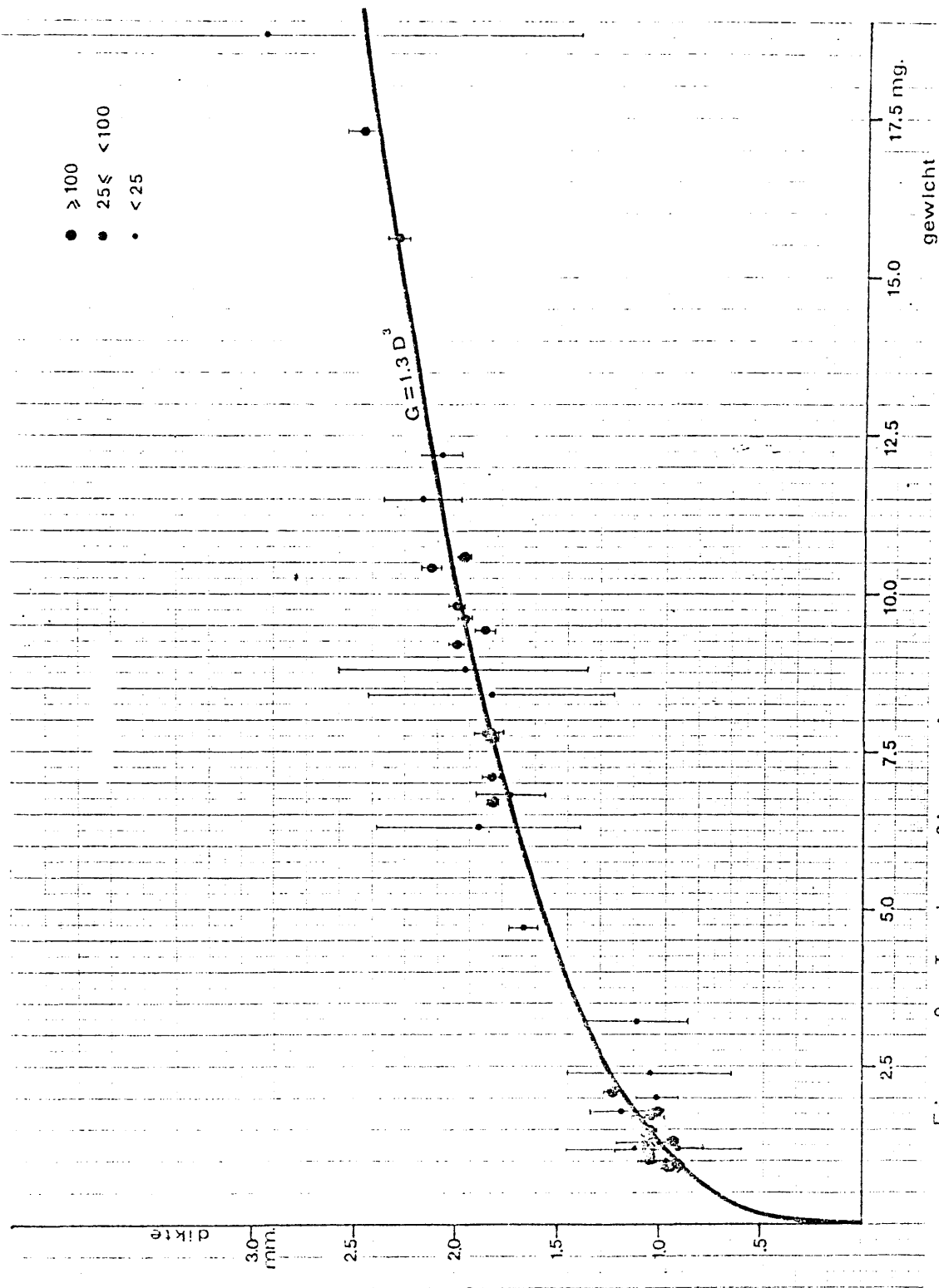
De gevonden verdelingen hebben een k van 19,355 en 36,104. Benaderd werd met behulp van een positief binomiale verdeling met k=19 en k=20, respectievelijk k=36 en k=37.

De resultaten hiervan zijn uitgezet in figuur 7. De grafieken komen redelijk overeen, ook al toonde een χ^2 -toets geen significante overeenkomst aan.

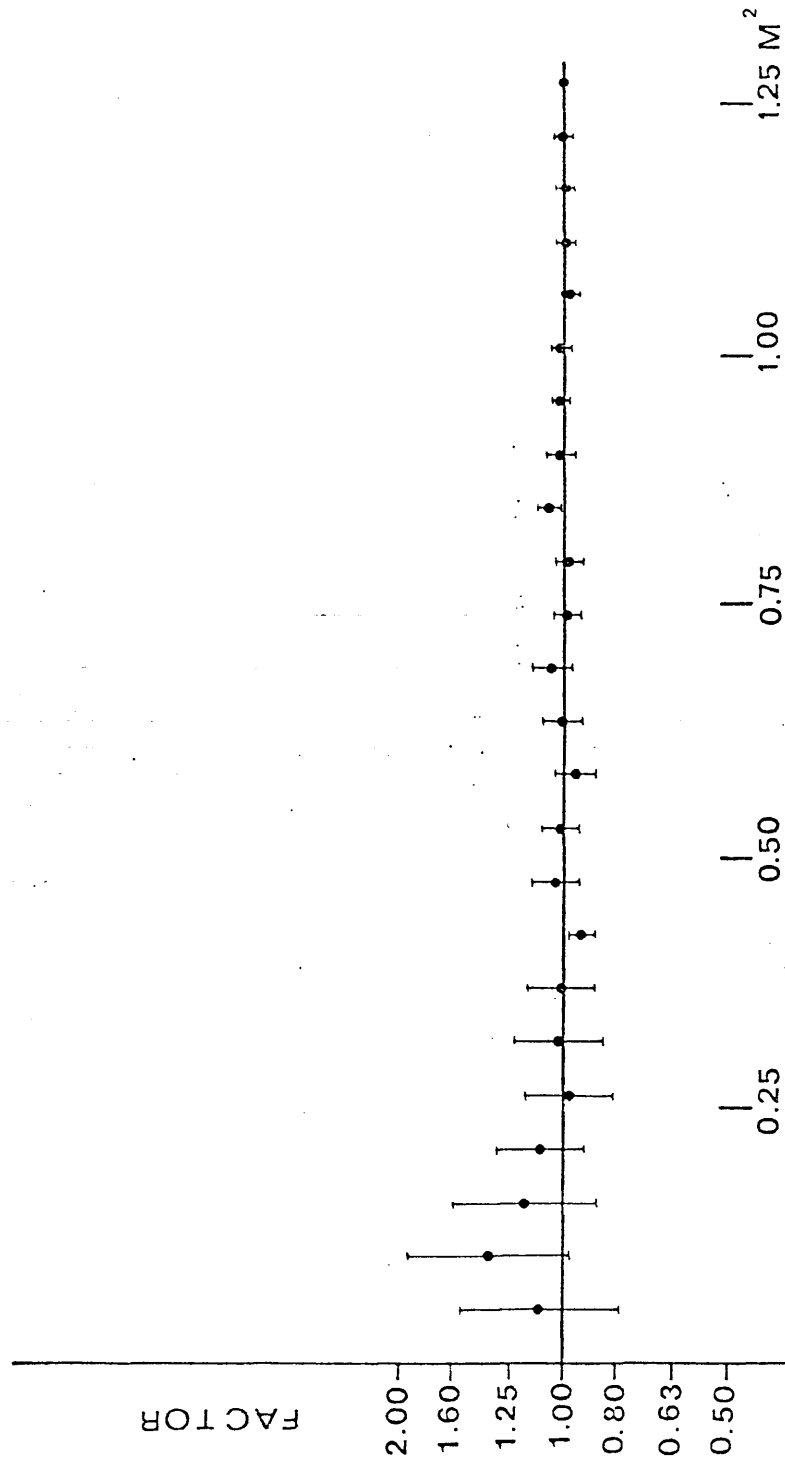
De grootste verschillen treden direkt onder en boven de maxima op. De klassen van de experimentele grafiek direkt onder de maxima zijn namelijk oververtegenwoordigd, de klassen direkt boven de maxima ondervertegenwoordigd, ten opzichte van de positief binomiale verdeling. In 3.2.7. zal hier nog op teruggekomen worden.

3.2.3. 1.0mm zeef monsters; gewichtsverdeling *S. squamata*

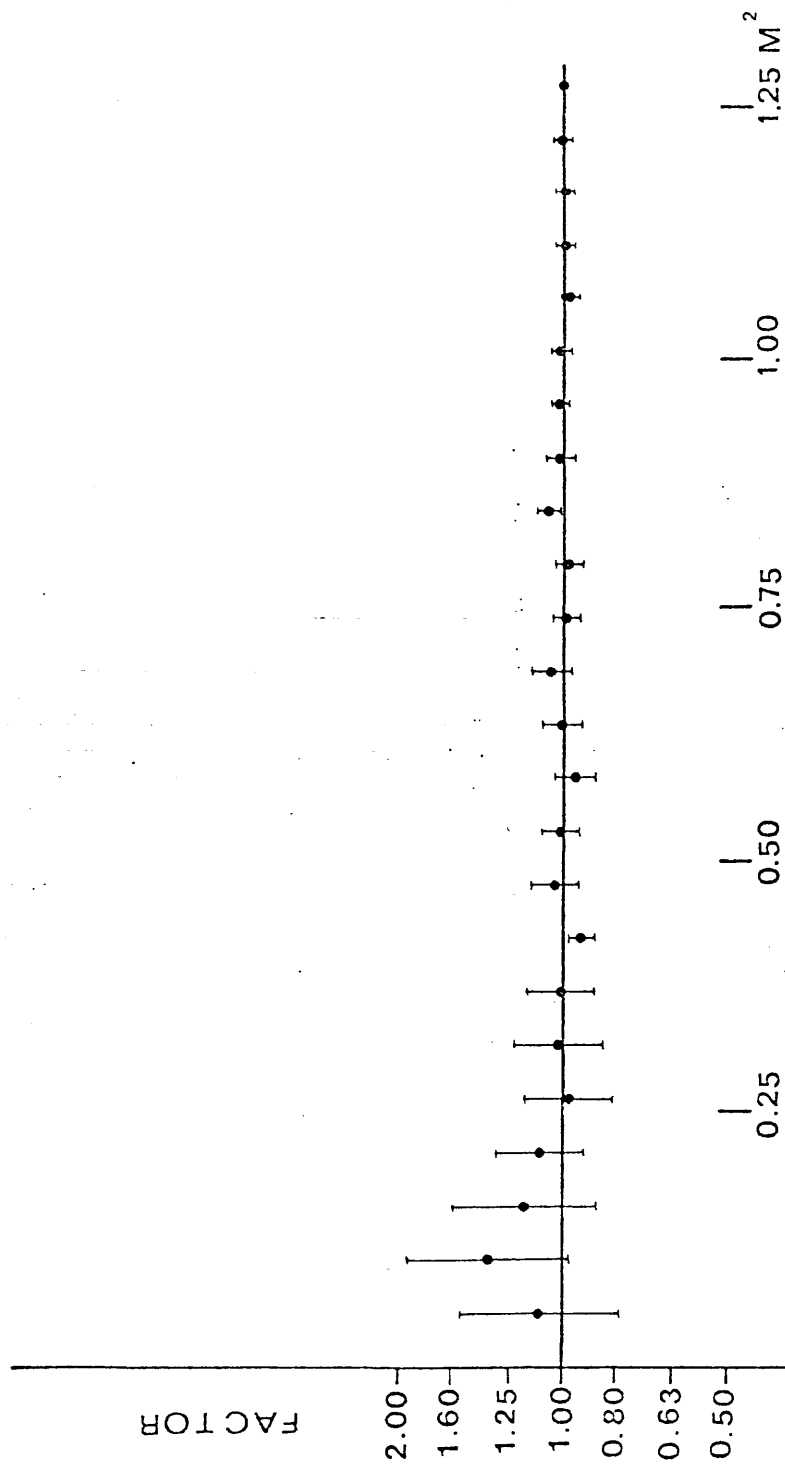
Tabel 3 geeft de resultaten van het macrobenthos uit de 1.0mm zeef monsters. Ook zijn de AVD-bepalingen aan *S.*



Figuur 8: In deze figuur is per monsterpunt de gemiddelde dikte (0,5mm zeef monsters, tab. 2) tegen het gemiddeld AVD-gewicht uitgezet. De grootte van de punten geeft een indicatie van het aantal dieren waarop de waarnemingen betrekking hadden. Voor de diktemetingen is het waarschijnlijkheidsinterval aangegeven. De lijn $g=1.3d^3$ (g in mg AVD, d in mm). lijkt



Figuur 9: In deze figuur is getracht een indicatie te geven voor het verband tussen monsteroppervlak en betrouwbaarheid van de aantallen. De getekende intervallen geven bij een bepaald monsteroppervlak de maximale factor aan waarin duplo's in 95% van de gevallen van elkaar verschilden. Voor wijze van berekening zie 3.2.4.



Figuur 9: In deze figuur is getracht een indicatie te geven voor het verband tussen monsteroppervlak en betrouwbaarheid van de aantallen. De getekende intervallen geven bij een bepaald monsteroppervlak de maximale factor aan waarin duplo's in 95% van de gevallen van elkaar verschilden. Voor wijze van berekening zie 3.2.4.

squamata en een schatting van het AVD/m², de totale bio-massa, opgenomen.

Gezien het feit dat de 0.5mm zeef monsters en de 1.0mm zeef monsters duplo's zijn en van deze monsters de gemiddelde dikte, respectievelijk het gemiddelde gewicht bekend is kunnen de dikte's en gewichten uit de verschillende monsters in een grafiek tegen elkaar uitgezet worden (fig. 8). Op het oog werd een lijn gezocht die deze punten met elkaar verbindt, en wel volgens het eenvoudigste verband tussen dikte (d) en gewicht (g): $g = a \cdot d^3$.

De lijn $g = 1,3d^3$ (g in mg AVD, d in mm) lijkt in goede overeenstemming met de gevonden punten. Uit het feit dat dit derde machtsverband passend is kan ~~enerzijds~~ worden gekonkludeerd dat ~~de verrichtte diktemetingen een goede maat zijn voor het gewicht, anderzijds dat S. squamata een uni-dimensionale groei vertoont.~~

3.2.4. Betrouwbaarheid van de aantallen per monster

Er is gezocht naar een methode die iets zou kunnen zeggen over de betrouwbaarheid van de aantallen, zoals die bij de verschillende monsterprogramma's verkregen zijn.

Met behulp van een random-tabel werd een monsterpunt (a) uitgekozen. Bepaald werd nu de factor waarin de duplowaarnemingen op punt a van elkaar verschilden ($\frac{a_1}{a_2}$).

Deze gehele procedure werd 9x herhaald. Op deze wijze werden 10 factoren verkregen waarin duplo's bij het monsteroppervlak van een monsterpunt van elkaar verschilden. Van deze factoren kon het gemiddelde en het waarschijnlijkheidsinterval (5%) berekend worden, en dit in een grafiek tegen het oppervlak van een monsterpunt uitgezet worden (fig 9).

Vervolgens werden met behulp van de random-tabel twee monsterpunten uitgekozen (a en b). Bepaald werd nu $(\frac{a_1+b_1}{a_2+b_2})$, dat wil zeggen de factor waarin duplo's met een monsteroppervlak van twee monsterpunten met elkaar verschilden.

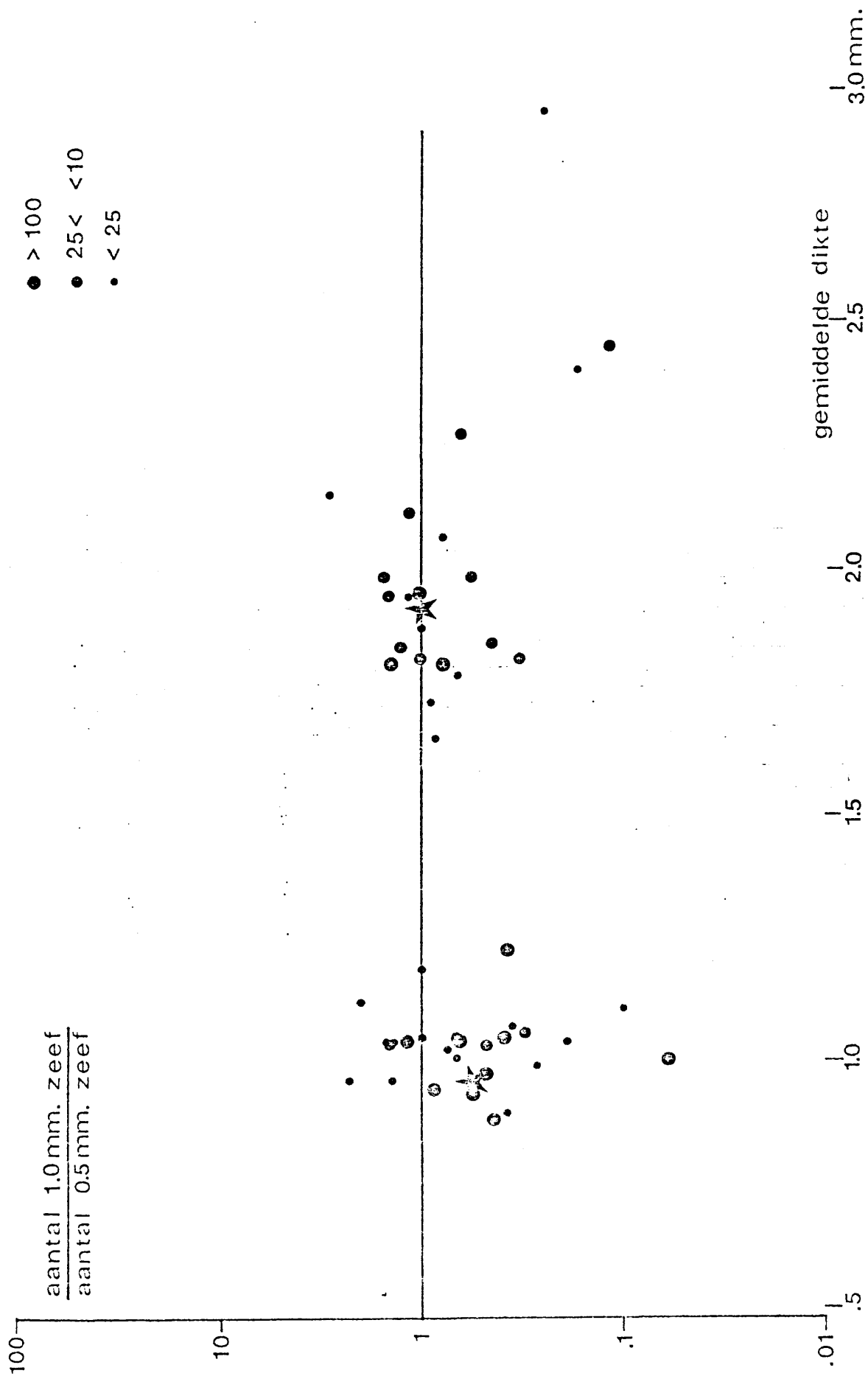
Deze bewerking werd ook 9x herhaald, waarna gemiddelde en waarschijnlijkheidsinterval bepaald werden, en deze tegen de oppervlakte van twee monsterpunten uitgezet werden (fig. 9).

Herhaling van deze procedure voor (3,4,5,.....,24) monsterpunten leverde tenslotte een grafiek op, die een aanwijzing geeft over de nauwkeurigheid van aantallen, bij verschillende monsteroppervlaktes, namelijk het oppervlak dat je moet bemonsteren om een kans kleiner dan 5% te hebben dat het verschil tussen twee duplo's groter is dan een bepaalde factor.

In figuur 9 kunnen we zien dat de grafiek zich bij een monsteroppervlak van $\pm 0.25m^2$ zich duidelijk versmalt,

	1.0mm zeef monsters			0.5mm zeef monsters			1.0mm zeef	0.5mm zeef
	Totaal aantal 1.0mm zeef	Totaal aantal monsters	Gemiddeld aantal/m ²	Totaal aantal 0.5mm zeef	Totaal aantal monsters	Gemiddeld aantal/m ²	Aantal	Aantal
<i>S. squamata</i> groot:	1875	25	884	943	25	889	0.99	
<i>S. squamata</i> klein:	3009	30	1419	2670	28	2518	0.56	
<i>Heustorius</i> <i>arenarius</i> :	197	22	93	98	19	92	1.01	
<i>Euridice</i> <i>pulchra</i> :	48	17	23	32	14	30	0.77	
<i>Eteone</i> <i>longa</i> :	8	5	4	6	5	6	0.67	
gammaride <i>Amphipoda</i> :	7	3	3	8	4	8		
<i>Crangon</i> <i>crangon</i> :	3	2	1					
<i>Corophium</i> spec.:	16	4	8	5	2	5		
<i>Tellina</i> <i>tenuis</i> :	1	1						
<i>Nephtys</i> <i>hombergi</i> :	2	2		2	1			
<i>Capitella</i> <i>capitata</i> :				1	1			
<i>Magelona</i> <i>papillicornis</i> :				2	1			
<i>Paraonis</i> <i>fulgens</i> :				3	1			
<i>Nemertina</i> :				2	1			

Tabel 4: Overzicht van het macrozoobenthos. Voor de 0,5 en 1,0mm zeef monsters apart is het totale aantal dieren dat gevangen werd, het aantal monsterpunten waar de soort aangetroffen werd (max. 30) en een schatting voor het aantal/m² gegeven. Tevens is het quotient van het aantal met de 1,0mm zeef en met de 0,5mm zeef gevangen dieren berekend.



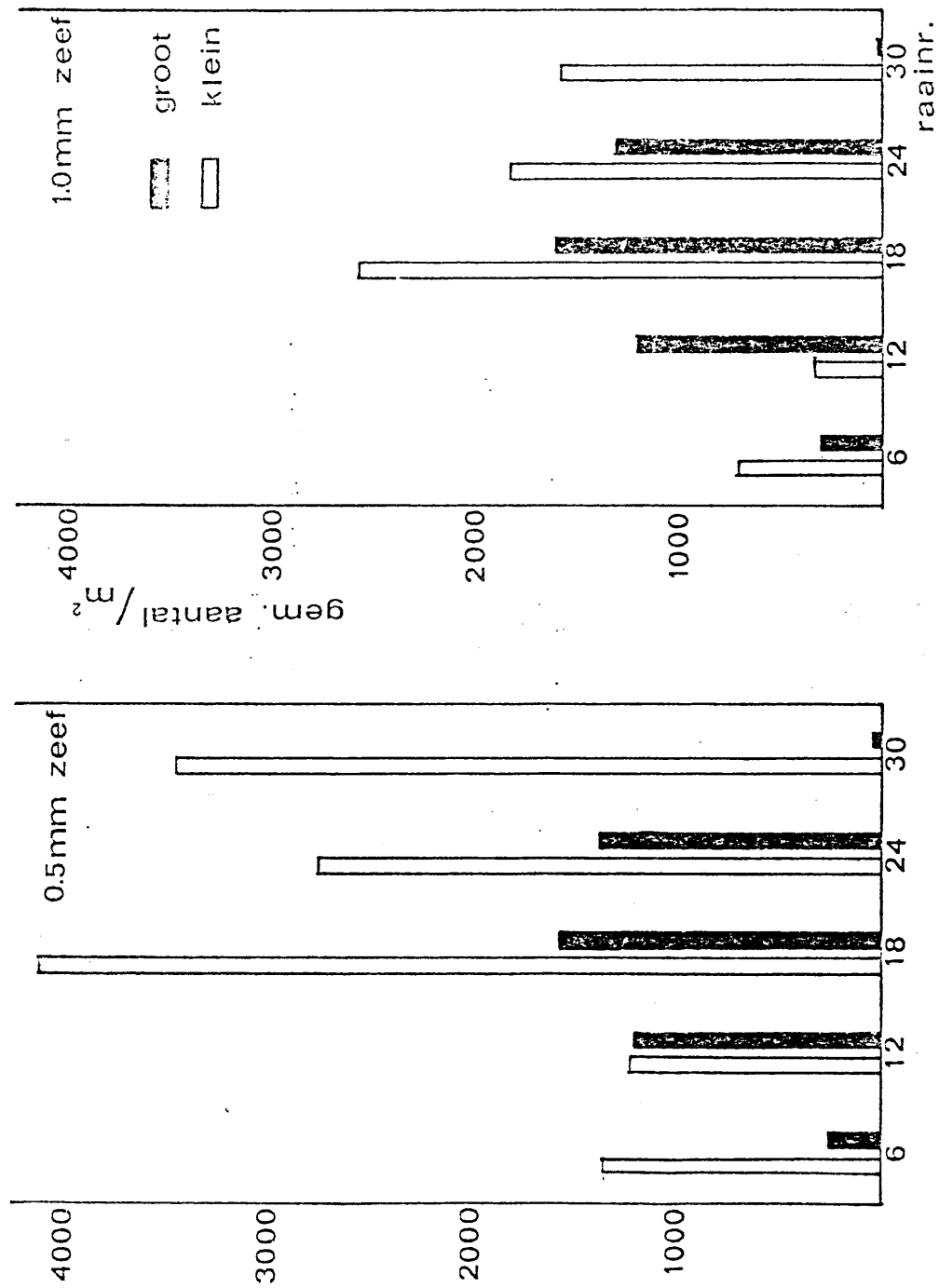
Figuur 10: In deze figuur is het quotiënt van het aantal gevangen met de 1,0mm zeef en het aantal gevangen met de 0,5mm zeef uitgezet tegen de gemiddelde dikte zoals die bij de 0,5mm zeef monsters gemeten werd.

Raainummer	Monsternr.	Rel. afstand HWL - LWL	Hoogte tov. NAP (cm)	Grondwater niveau (cm)	Saliniteit grondwater (‰)	Med. korrelgr. oppervlak (μ)	Sortering oppervlak (φ-units)
6	1	1	+70	-40	27.8	235	0.36
6	2	2	+50	-40	28.1	253	0.32
6	3	3	+50	-50	28.4	253	0.31
6	4	4	-70	+25	29.3	250	0.36
6	5	5	-20	-30	29.9	263	0.36
6	6	6	-80	0	29.8	220	0.32
12	7	1	+70	-15	29.6	215	0.27
12	8	2	+25	- 5	27.5	220	0.29
12	9	3	- 5	- 5	16.5	240	0.31
12	10	4	-25	+ 5	32.7	250	0.34
12	11	5	-30	+ 5	32.7	260	0.36
12	12	6	-80	+30	32.7	258	0.42
18	13	1	+70	- 5	x	235	0.31
18	14	2	+35	- 5	x	235	0.35
18	15	3	+ 5	-10	x	240	0.34
18	16	4	-10	- 5	x	260	0.38
18	17	5	-30	0	x	260	0.36
18	18	6	-80	+30	x	210	0.41
24	19	1	+70	0	20.0	215	0.31
24	20	2	+25	0	23.9	210	0.33
24	21	3	-20	0	29.9	230	0.39
24	22	4	-25	+ 5	29.0	235	0.37
24	23	5	-40	0	29.9	213	0.39
24	24	6	-80	+ 5	29.9	260	0.48
30	25	1	+70	-40	28.5	185	0.33
30	26	2	+25	-15	29.2	185	0.34
30	27	3	- 5	-10	30.8	200	0.40
30	28	4	-40	+10	31.3	208	0.41
30	29	5	-20	-10	30.7	248	0.34
30	30	6	-80	+30	31.6	195	0.38

Tabel 5: Overzicht van de gemeten miljeufactoren.

Raainummer	Monsternummer	Med. korrelgr. 15cm diepte (μ)	Sortering 15cm diepte (ϕ -units)	Grof schelpmateriaal 0.5mm zeef (g/monster)	Fijn schelpmateriaal 0.5mm zeef (g/monster)	Grof zand (0.5-1mm) 0.5mm zeef (g/monster)	Grof schelpmateriaal 1.0mm zeef (g/monster)	Fijn schelpmateriaal 1.0mm zeef (g/monster)
6	1	235	0.34	81	29	18	70	43
6	2	255	0.29	15	7	18	52	12
6	3	243	0.33	16	3	15	31	11
6	4	255	0.36	25	8	46	23	10
6	5	225	0.32	5	2	14	25	10
6	6	255	0.33	2	4	39	10	12
12	7	230	0.29	9	2	2	87	33
12	8	233	0.32	40	4	1	89	14
12	9	230	0.31	17	5	3	26	9
12	10	260	0.36	10	1	27	39	13
12	11	255	0.36	6	3	47	19	5
12	12	275	0.42	23	43	158	40	103
18	13	298	0.48	93	61	182	94	42
18	14	260	0.42	41	18	92	120	43
18	15	267	0.30	17	5	30	58	26
18	16	243	0.37	43	13	91	2013	268
18	17	270	0.43	27	67	231	60	145
18	18	260	0.44	22	42	197	54	143
24	19	208	0.31	84	27	0	195	46
24	20	208	0.31	20	5	1	35	10
24	21	255	0.38	45	12	77	119	46
24	22	238	0.36	47	13	71	58	37
24	23	290	0.35	66	32	152	83	67
24	24	280	0.39	15	49	213	36	110
30	25	145	0.39	x	x	x	13	38
30	26	195	0.33	26	28	74	42	63
30	27	200	0.36	4	5	27	22	31
30	28	203	0.39	12	5	31	22	20
30	29	260	0.41	44	82	478	82	246
30	30	185	0.36	48	223	530	32	187

vervolg Tabel 5.



Figuur 11: Staafdiagram van de gemiddelde aantallen grote en kleine dieren per raai. Links de 0,5mm zeef monsters, rechts de 1,0mm zeef monsters.

dat wil zeggen bij een dergelijk oppervlak vertonen duplo's weinig verschil en geeft één monster een goede aanwijzing voor het aantal dieren ter plekke. Dit is vooral belangrijk bij het korreleren met miljeufactoren, waarbij telkens één waarneming met een ter plekke gemeten miljeufactor vergeleken wordt.

3.2.5. Overzicht van het gevonden macrozoobenthos

De resultaten betreffende het macrozoobenthos zijn verzameld in tabel 4.

Om een indruk te krijgen in hoeverre behandeling met de 1.0mm zeef, danwel de 0.5mm zeef invloed heeft op de aantallen werd voor de meest voorkomende soorten de factor bepaald waarin de totalen per soort verschillen. Hierbij blijkt dat er voor de grote exemplaren van *S. squamata* geen verschil bestaat, terwijl bij de kleine exemplaren met behulp van de 1.0mm zeef slechts 0.56% van het aantal met hulp van de 0,5mm zeef verkregen dieren gevangen werd. Voor *Haustorius arenarius* geldt dat er weinig verschil bestaat, terwijl van *Euridice pulchra* met de 1.0mm zeef een deel verloren gaat. De andere aantallen zijn zo laag dat hierover weinig te zeggen valt.

In figuur 10 is getracht een verband te vinden tussen de gemiddelde dikte, en de factor waarin de 1.0mm zeef en de 0.5mm zeef monsters van elkaar verschilden. Gezien de grote spreiding van de punten is een interpolatie tussen de beide gemiddelde's voor groot en klein niet zinvol. Deze spreiding zal grotendeels veroorzaakt worden door het feit dat de aantallen bij het oppervlak van een monster grote variaties vertonen (zie 3.2.4.).

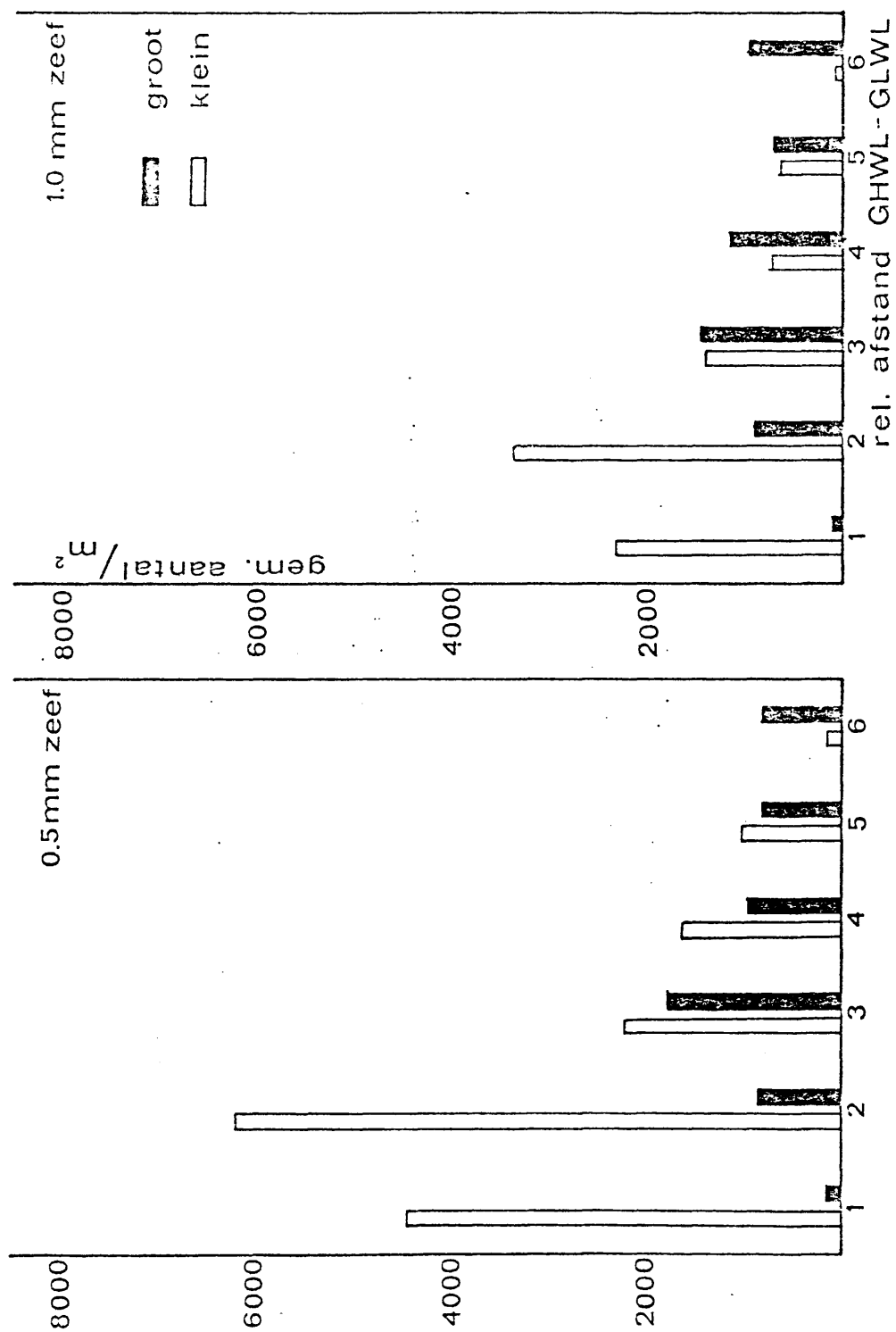
Korrektie op de aantallen verzameld met de 1.0mm zeef kan dan ook alleen plaatsvinden door de aantallen *S. squamata* klein met een factor $\frac{1}{0.56}$ te vermenigvuldigen, zonder onderscheid te maken naar gemiddelde dikte of gewicht in dat monster.

3.2.6. Overzicht van de gemeten miljeufactoren

Alle gegevens betreffende de miljeufactoren zijn samengevat in tabel 5.

3.2.7 Korrelaties tussen macrobenthos en miljeufactoren

Wanneer we de gemiddelde aantallen *S. squamata* bij de verschillende raaien bezien (fig 11), valt allereerst het zo goed als ontbreken van grote exemplaren bij raai 30 op. Dit moet het gevolg zijn van het opspuiten, waarbij de gehele aanwezige populatie ten gronde ging (*Dankers e.a.*, in manuscript).



Figuur 12: Staafdiagram van de gemiddelde aantallen dieren die op éénzelfde afstand tussen hoogwaterlijn (GHWL) en laagwaterlijn (GLWL) gevonden werden. Links de 0,5mm zeef monsters, rechts de 1,0mm zeef monsters.

Waarschijnlijk ging het hier om een populatie van $\pm 1300/m^2$, zoals die ook op de rest van het strand aangetroffen werd. Alleen op de Hors was de dichtheid aanmerkelijk lager, namelijk $\pm 275/m^2$.

Voor de kleine dieren vonden we een veel onregelmatiger patroon. Mogelijk was dit een gevolg van het feit dat de aantallen kleine dieren sterk bepaald worden door toeval-ligheden die optreden bij de vestiging van de nieuwe jaar-klasse in het strand, terwijl op de grote wormen het mil-jeu gedurende langere tijd zijn invloed heeft uitgeoefend, en uitschieters heeft genivelleerd.

De verspreiding van de aantallen loodrecht op het strand, zoals die in figuur 12 tegen de relatieve afstand tussen hoogwaterlijn (HWL) en laagwaterlijn (LWL) is uitgezet vertoont een zeer opvallend verschijnsel.

De grootste aantallen kleine wormen (maximaal $6000/m^2$), treffen we namelijk hoger op het strand aan dan de groot-ste aantallen grote wormen (maximaal $1750/m^2$). Voor de kleine wormen liggen de maxima bij een hoogte van +41.1 en +40.4 cm NAP; voor de grote wormen is dat -1.6 en -4.6 cm NAP. Beide grafieken vertonen een optimumkurve, die voor de kleine dieren nog boven de +70 cm NAP (HWL) en voor de grote dieren nog onder de -80 cm NAP (LWL) doorloopt. Alvorens over te gaan tot het bespreken van de resultaten van de korrelaties tussen macrobenthos en miljeufactoren, zullen de bemonsterde miljeufactoren, en hun te verwachten invloed op de verspreiding van *S. squamata* hier in het kort besproken worden.

Om een indruk te krijgen van de plaats op het strand wer-den zowel de relatieve afstand tussen +70 cm NAP (HWL) en -80 cm NAP (LWL), uitgedrukt in een schaal van 1 tot 6 (1=HWL, 6=LWL), als de hoogte ten opzichte van NAP als maat genomen. Op het eerste gezicht lijkt hoogte ten op-zichte van NAP de meest relevante maat, aangezien deze direkt gekoppeld is aan de duur van de overspoeling.

Het blijkt echter dat het patroon van zwinen en banken dat de getijdenzone kenmerkt zeer variabel is. Na een storm is het strand geheel afgevlakt, waarna zich een zich ver-plaatsend patroon van zwinen en banken opbouwt (Pannekoek, 1976). Een stabiele zonering van het macrobenthos zal dan ook beter met de relatieve afstand tussen HWL en LWL als met de hoogte ten opzichte van NAP gekorreleerd zijn.

De gemeten grondwaterstand bedroeg gewoonlijk niet minder dan -15 cm. Alleen op de Hors. en bij paal 30 hoog op het strand werden lagere waarden aangetroffen. Zo'n lage grond-waterstand (< -30 cm) zal ongetwijfeld een negatieve invloed hebben op de dichtheid van *S. squamata*, en zal ook ver-antwoordelijk zijn voor het zo goed als ontbreken van *Haus-torius arenarius* op deze plaatsen (Vader, 1969).

De saliniteit van het zeewater varieerde tussen de 29,8-32,7 ‰, die van het grondwater tussen de 16,5-32,7 ‰

Raainummer	Monsternr.	Rel. aantal groot 0,5mm zeef	Rel. aantal groot 1,0mm zeef	Rel. gewicht groot 0,5mm zeef	Rel. gewicht groot 1,0mm zeef	Rel. aantal klein 0,5mm zeef	Rel. aantal klein 1,0mm zeef	Rel. gewicht klein 0,5mm zeef	Rel. gewicht klein 1,0mm zeef
6	1	0.00	0.05	-	-	0.00	0.02	-	-
6	2	0.33	0.34	-	1.26	0.27	0.14	0.99	1.02
6	3	0.55	0.43	0.96	0.98	0.15	0.16	0.90	1.02
6	4	1.22	0.92	0.85	0.68	2.41	1.79	1.17	0.89
6	5	3.89	4.26	1.16	1.12	3.08	3.83	1.16	1.09
6	6	0.00	0.00	-	-	0.08	0.04	-	-
12	7	0.00	0.02	-	-	0.23	0.62	1.05	0.82
12	8	0.07	0.05	-	-	0.21	1.04	0.86	0.80
12	9	0.91	0.31	0.97	0.97	3.76	0.87	0.98	1.34
12	10	1.08	1.11	0.97	0.88	1.02	2.54	1.12	0.75
12	11	1.22	0.70	1.26	1.15	0.62	0.71	1.15	0.92
12	12	2.72	3.81	0.96	0.84	0.16	0.21	1.21	-
18	13	0.34	0.26	0.90	0.96	4.14	3.70	0.78	0.67
18	14	1.64	2.29	0.75	0.75	1.36	1.90	0.80	0.62
18	15	1.84	1.86	0.76	0.83	0.41	0.32	1.03	1.20
18	16	0.88	1.01	0.97	0.82	0.03	0.04	1.55	1.29
18	17	0.85	0.53	1.19	1.23	0.01	0.02	-	-
18	18	0.45	0.05	1.50	1.36	0.05	0.02	1.06	-
24	19	0.04	0.04	-	-	0.19	0.29	1.09	0.75
24	20	1.08	0.52	0.84	0.96	4.26	3.01	0.76	0.94
24	21	3.47	2.89	0.79	0.79	1.40	2.49	1.07	1.08
24	22	1.20	1.95	1.05	1.00	0.11	0.11	0.99	1.45
24	23	0.18	0.54	1.32	1.18	0.00	0.01	-	-
24	24	0.02	0.06	-	1.06	0.03	0.09	-	0.88
30	25	-	0.00	-	-	-	0.76	-	0.50
30	26	0.82	0.00	-	-	3.77	3.66	0.62	0.61
30	27	0.00	4.50	-	-	0.22	0.70	0.95	0.78
30	28	1.68	0.00	-	-	0.94	0.78	1.57	1.37
30	29	0.82	0.00	-	-	0.03	0.10	-	1.59
30	30	1.68	1.50	-	-	0.04	0.01	-	-

Tabel 6: Relatieve aantallen en gewichten van *S. squamata* zoals die bij de korrelatieberekeningen gebruikt werden. De oorspronkelijke waarden zijn telkens gedeeld door het gemiddelde van de desbetreffende raai.

	Rainnummer	Rel. afstand HWL - LWL	Hoogte tov. NAP (cm)	Grondwater niveau (cm)	Saliniteit grondwater (‰)	Med. korrelgr. oppervlak (µ)	Med. korrelgr. 15cm diepte (µ)	Groot zand 0,5mm zeef (g/monster)	Sortering oppervlak (φ-units)	Sortering 15cm diepte (φ-units)	Groot schelpmat. (g/monster)	Fijn schelpmat. (g/monster)	Totale biomassa
Totale biomassa:	30	30	30	30	24	30	30	29	30	30	30	30	
	0.003	0.001	0.006	0.039	0.042	0.074	0.113	0.002	0.040	0.065	0.000	0.000	
Aantal groot 0,5mm zeef:	23	23	23	23	23	23	23	23	23	23	23	23	** 23
	0.000	0.004	0.019	0.049	0.010	0.084	0.088	0.008	0.040	0.043	0.001	0.000	0.825
Aantal groot 1,0mm zeef:	24	24	24	24	24	24	24	24	24	24	24	24	** 24
	0.002	0.016	0.028	0.057	0.058	0.117	0.121	0.004	0.064	0.046	0.000	0.000	0.908
Aantal klein 0,5mm zeef:	29	29	29	29	23	29	29	29	29	29	29	29	29
	0.036	0.189	0.116	0.002	0.072	0.067	0.003	0.010	0.052	0.034	0.000	0.000	0.035
Aantal klein 1,0mm zeef:	30	30	30	30	24	30	30	30	30	30	30	30	30
	0.040	0.181	0.115	0.002	0.007	0.039	0.000	0.005	0.025	0.082	0.000	0.000	0.129
Dikte groot 0,5mm zeef:	17	17	17	17	11	17	17	** 17	17	17	17	17	17
	0.207	0.321	0.230	0.175	0.067	0.024	0.000	0.583	0.027	0.157	0.000	0.000	0.040
Gewicht groot 1,0mm zeef:	** 19	19	19	19	13	19	19	** 19	19	19	19	19	19
	0.374	0.143	0.108	0.109	0.069	0.216	0.013	0.493	0.103	0.160	0.000	0.000	0.007
Dikte klein 0,5mm zeef:	22	22	22	22	17	22	22	22	** 22	22	22	22	22
	0.063	0.181	0.186	0.137	0.095	0.053	0.004	0.057	0.366	0.042	0.000	0.000	0.000
Gewicht klein 1,0mm zeef:	23	23	23	23	19	23	23	** 23	23	23	23	** 23	23
	0.123	0.254	0.235	0.169	0.009	0.000	0.014	0.448	0.069	0.006	0.000	0.316	0.000

Tabel 7a: Resultaten van de correlatieberekeningen tussen macrobenthos en miljeufactoren. Per correlatie zijn de correlatie-coëfficiënt s-square (groot), het aantal punten (klein) en de significantie (sterretjes) aangegeven

	Raai-nummer	Rel. afstand HWL - LWL	Hoogte tov. NAP (cm)	Grondwater niveau (cm)	Saliniteit grondwater (‰)	Med. korrelgr. oppervlak (µ)	Med. korrelgr. 15cm diepte (µ)	Grof zand 0,5mm zeef (g/monster)	Sortering oppervlak (φ-units)	Sortering 15cm diepte (φ-units)	Grof schelpmat. (g/monster)	Fijn schelpmat. (g/monster)	Totale biomassa
Totale biomassa:	30	30	30	30	24	30	30	30	30	30	30	30	30
	0.000	0.043	0.051	0.010	0.102	0.041	0.000	0.003	0.081	0.008	0.000	0.000	0.000
Aantal groot 0,5mm zeef:	23	23	23	23	23	23	23	23	23	23	23	23	23
	0.000	0.072	0.085	0.029	0.062	0.067	0.001	0.002	0.066	0.012	0.000	0.000	0.420
Aantal groot 1,0mm zeef:	24	24	24	24	24	24	24	24	24	24	24	24	24
	0.000	0.046	0.058	0.014	0.097	0.034	0.000	0.003	0.118	0.004	0.000	0.000	0.339
Aantal klein 0,5mm zeef:	29	29	29	29	23	29	29	29	29	29	29	29	29
	0.000	0.114	0.050	0.002	0.175	0.013	0.023	0.053	0.067	0.000	0.000	0.000	0.011
Aantal klein 1,0mm zeef:	30	30	30	30	24	30	30	30	30	30	30	30	30
	0.000	0.099	0.050	0.005	0.000	0.006	0.005	0.059	0.041	0.001	0.000	0.000	0.059
Gewicht groot 0,5mm zeef:	17	17	17	17	11	17	17	17	17	17	17	17	17
	0.000	0.539	0.250	0.040	0.070	0.011	0.019	0.197	0.178	0.036	0.000	0.000	0.301
Gewicht groot 1,0mm zeef:	19	19	19	19	13	19	19	19	19	19	19	19	19
	0.000	0.123	0.008	0.023	0.000	0.012	0.006	0.098	0.010	0.000	0.000	0.000	0.298
Gewicht klein 0,5mm zeef:	22	22	22	22	17	22	22	22	22	22	22	22	22
	0.000	0.285	0.053	0.094	0.098	0.142	0.000	0.000	0.242	0.010	0.000	0.000	0.000
Gewicht klein 1,0mm zeef:	23	23	23	23	19	23	23	23	23	23	23	23	23
	0.000	0.298	0.240	0.052	0.004	0.145	0.042	0.117	0.054	0.004	0.000	0.000	0.020

Tabel 7b: Resultaten van de correlatieberekeningen tussen de relatieve waarden van *S. squamata* en de milieufactoren (zie verder tab. 7a).

saliniteit. Wolff (1973) vond *S. squamata* tot in gebieden met een saliniteit van 10‰. Blijkbaar kan *S. squamata* bij zeer verschillende zoutgehaltes voorkomen en van deze factor mag dan ook geen grote invloed op de verspreiding verwacht worden.

De mediane korrelgrootte, die zowel aan het oppervlak als op 15cm diepte gemeten werd, varieerde tussen de 145-298 μ , oftewel fijn (125-250 μ) tot mediaan (250-500 μ) zand (Wolff, 1973). De fijne fractie (<75 μ) was vrijwel afwezig. In het opgespoten zand werden kleiballen gevonden, maar het hiervan afkomstige materiaal spoelde direkt uit.

Hoewel het sediment aan het oppervlak mede door de wind afgezet zal zijn, dat wil zeggen lichtere fracties, bestaat er geen duidelijk verschil tussen de mediane korrelgrootte aan het oppervlak en op 15cm diepte, en kon er evenmin een patroon loodrecht op het strand herkend worden.

De sortering varieerde tussen de 0,29-0,48 ϕ -units en er is dus sprake van goed gesorteerd (0,35-0,50 ϕ -units) tot zeer goed gesorteerd (<0,35 ϕ -units) materiaal (Wolff, 1973).

Van het abiotische gedeelte van de monsters werd het gewicht van de grof schelpmateriaal fractie (>8mm), de fijn schelpmateriaal fractie (1-8mm) en van de grof zand fractie (0,5-1mm) bepaald. Hoge percentages grof zand en fijn schelpmateriaal duiden op een sterke golfslag, dan wel stroming, die het fijne zand uitspoelen. In een rustiger milieu met een vlak strand, zoals op de Hors zijn de grof zand fracties dan ook klein; op plaatsen waar de duinvoet afslaat, met een sterke stroming dicht langs de kust, (paal 18 en paal 30) zijn deze fracties groot.

Van het grove schelpmateriaal, dat in het algemeen sterk gelaagd voorkwam, zou een negatieve invloed op de verspreiding van *S. squamata* verwacht mogen worden, omdat zo'n laag het maken van verticale gangen bemoeilijkt. Van een dergelijke invloed is niets gebleken.

Hoewel het geen abiotische faktor is, werd ook gekorreleerd met de totale biomassa. Verwacht mag worden dat een hoge bezetting met organismen een bepaalde invloed zal hebben op de afzonderlijke individuen.

Zoals reeds in 2.5. gezegd, werd behalve met de absolute waarden wat betreft dikte, gewicht en aantal van *S. squamata* ook gewerkt met zogenaamde relatieve waarden. Deze staan vermeld in tabel 6.

De resultaten van de korrelaties, zoals die met de computer berekend zijn, zijn samengevat in tabel 7. Met de gevonden korrelatiecoëfficiënten is het significantieniveau (*, **) aangegeven. De figuren 13 tot en met 29 geven de belangrijkste significante korrelaties weer. De resultaten zullen één voor één besproken worden.

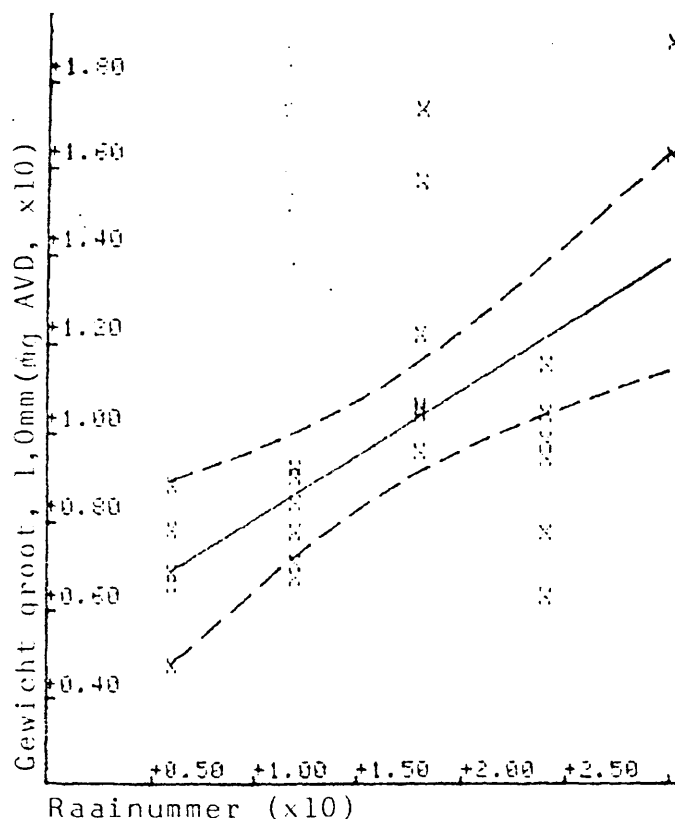
Paalnummer:

Het gewicht van de grote wormen vertoont een significant

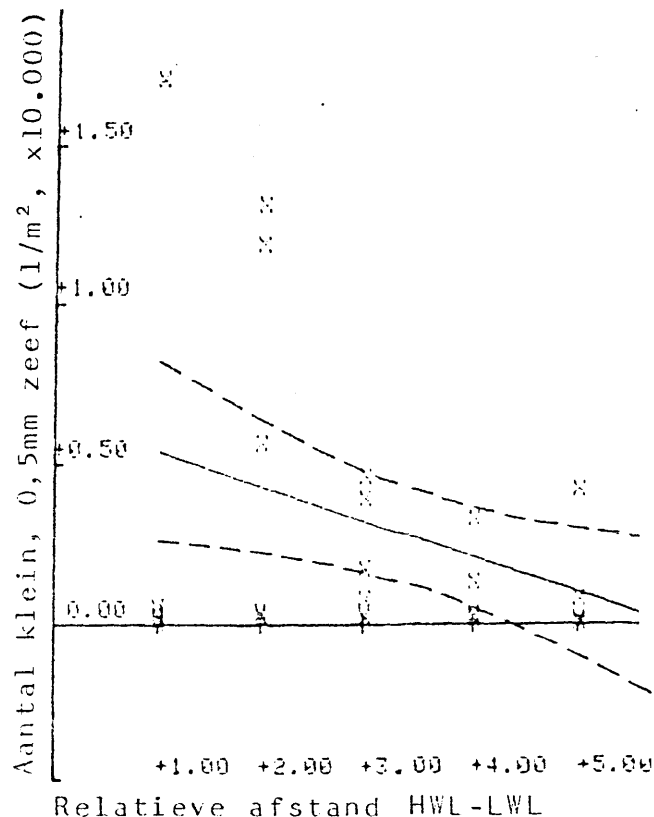
Bij de figuren 13 tot en met 29: Deze figuren zijn uitdraai-
en van de computer met betrekking tot de meest interessan-
te significante korrelaties tussen macrobenthos en milieu-
factoren.

Langs de assen staat vermeld welke biotische en abiotische
factoren met elkaar vergeleken worden, de eenheid, en in
sommige gevallen de factor waarmee de getallen vermenig-
vuldigd moeten worden om de werkelijke waarden te krijgen.
De kruisjes geven de punten aan, terwijl met behulp van
lineaire regressie een regressielijn werd getekend, met
het bijbehorende waarschijnlijkheidsinterval.

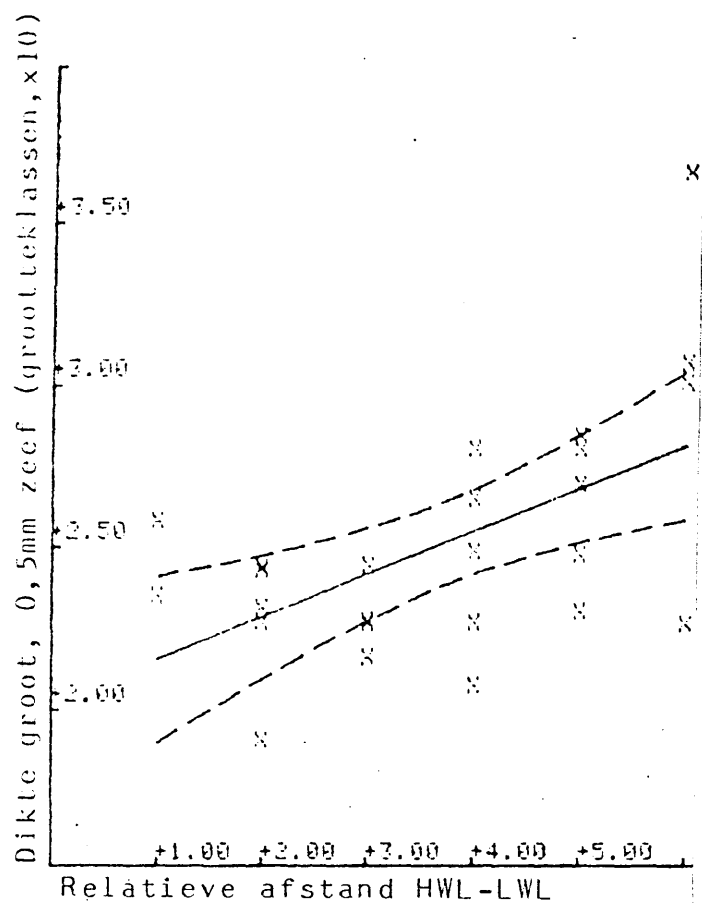
Onder de figuren staan de korrelatie-koefficient (s-squa-
re), de significantie en de functie van de regressielijn
vermeld.



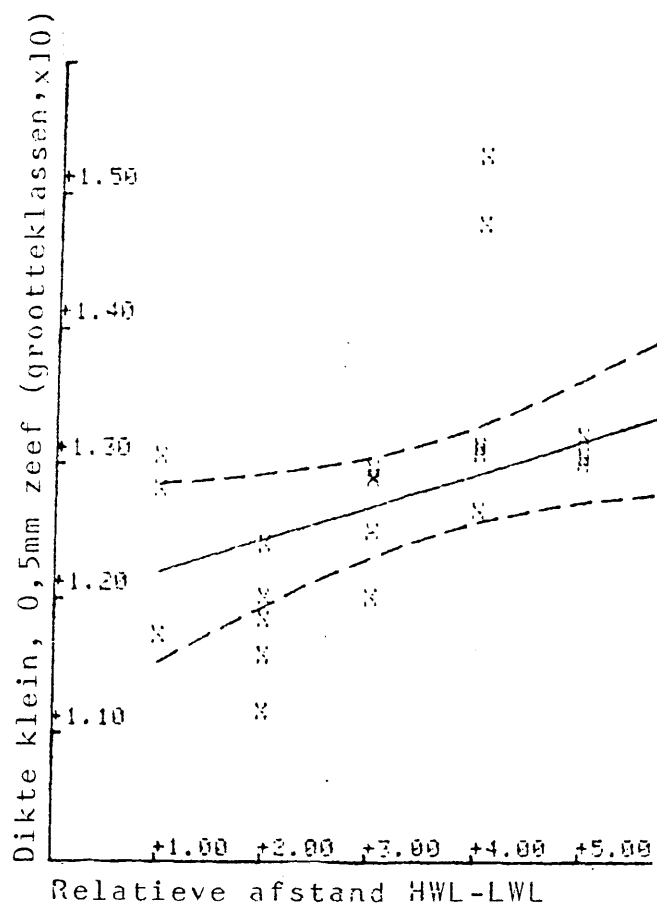
Figuur 13: $f(x)=5.141+0.290x$
** $r\text{-square}=0.374$



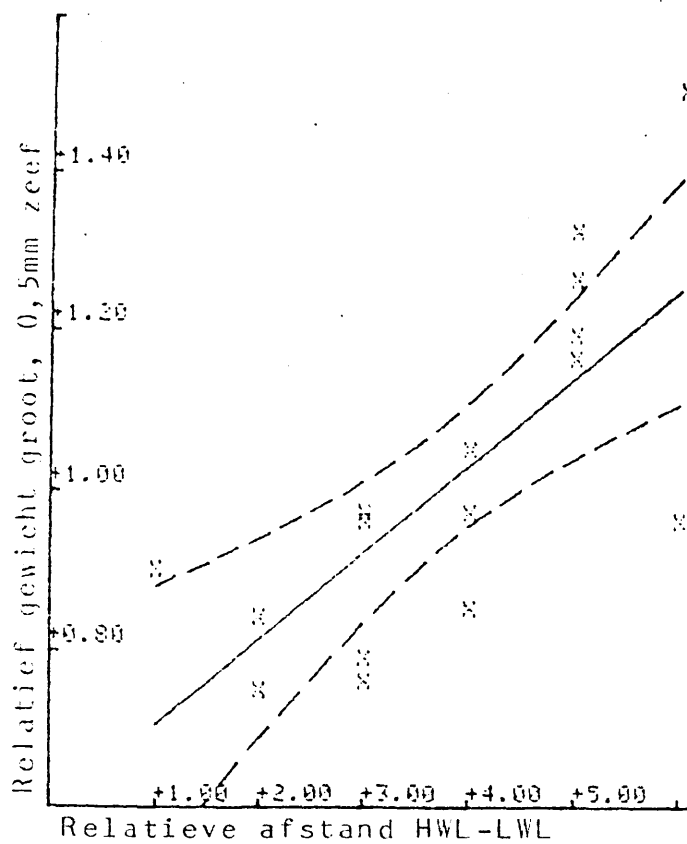
Figuur 14: $f(x)=6528+1107x$
* $r\text{-square}=0.190$



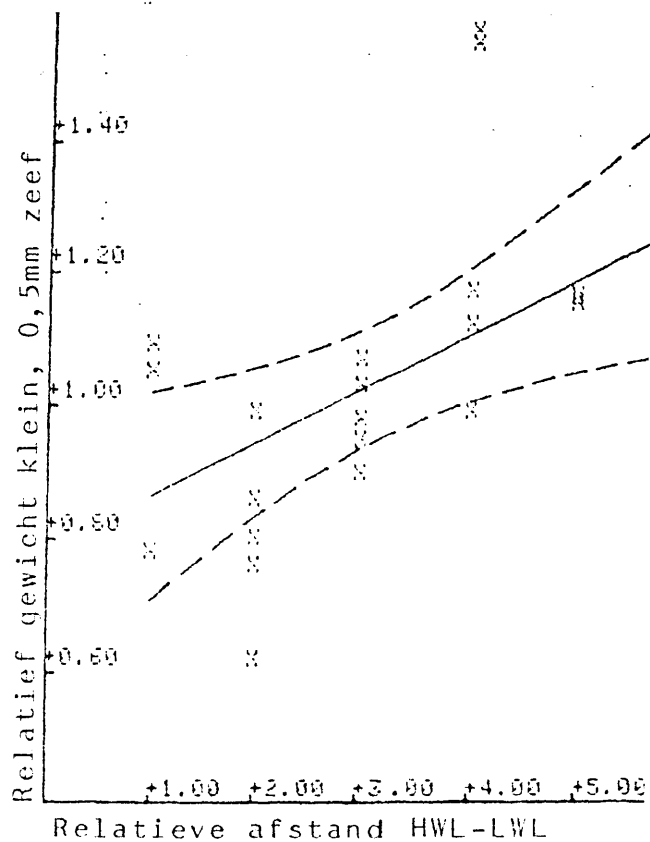
Figuur 15: $f(x)=20.20+1.31x$
* $r\text{-square}=0.321$



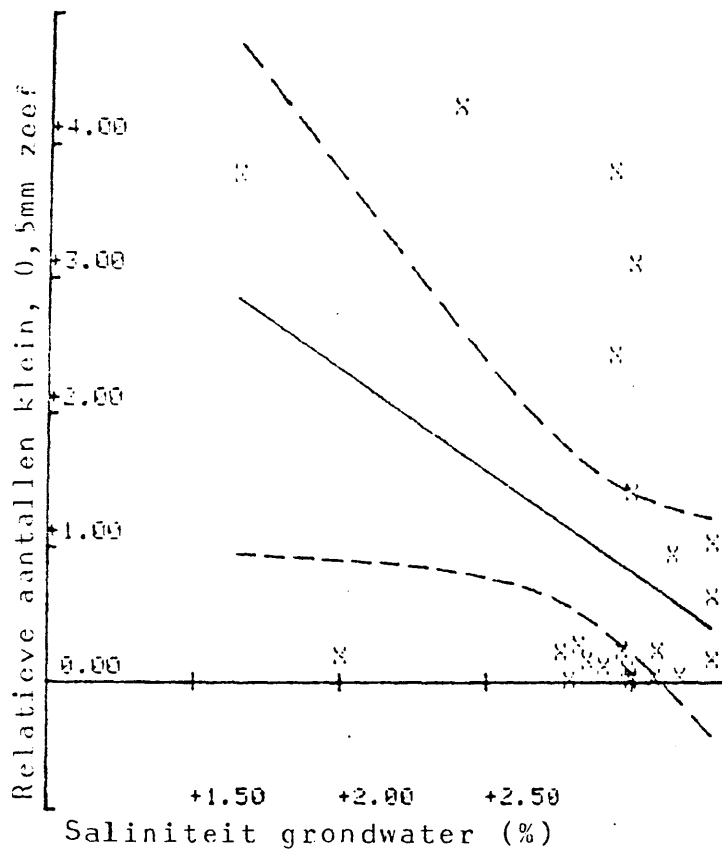
Figuur 16: $f(x)=11.943+0.243x$
* $r\text{-square}=0.181$



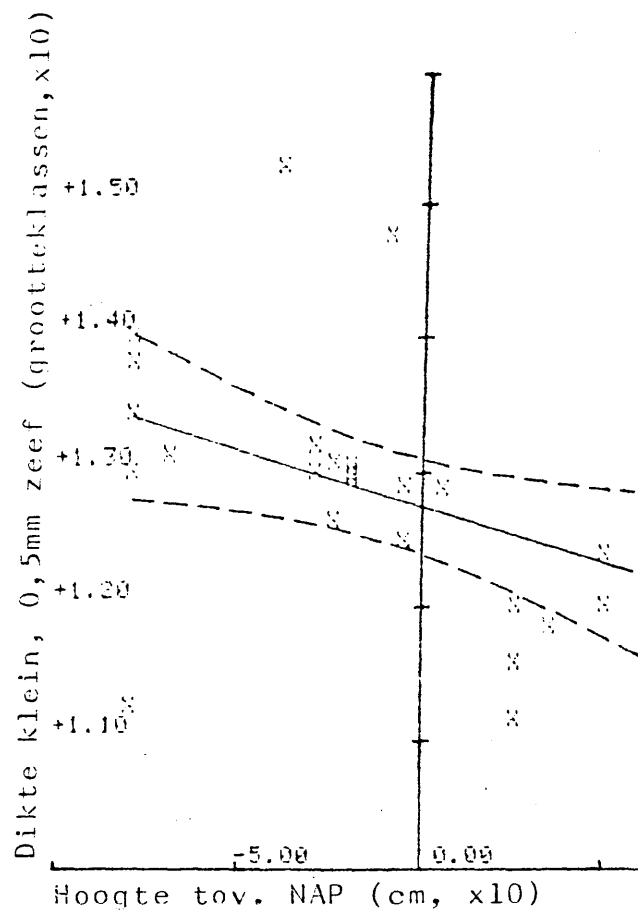
Figuur 17: $f(x)=0.597+0.108x$
** $r\text{-square}=0.539$



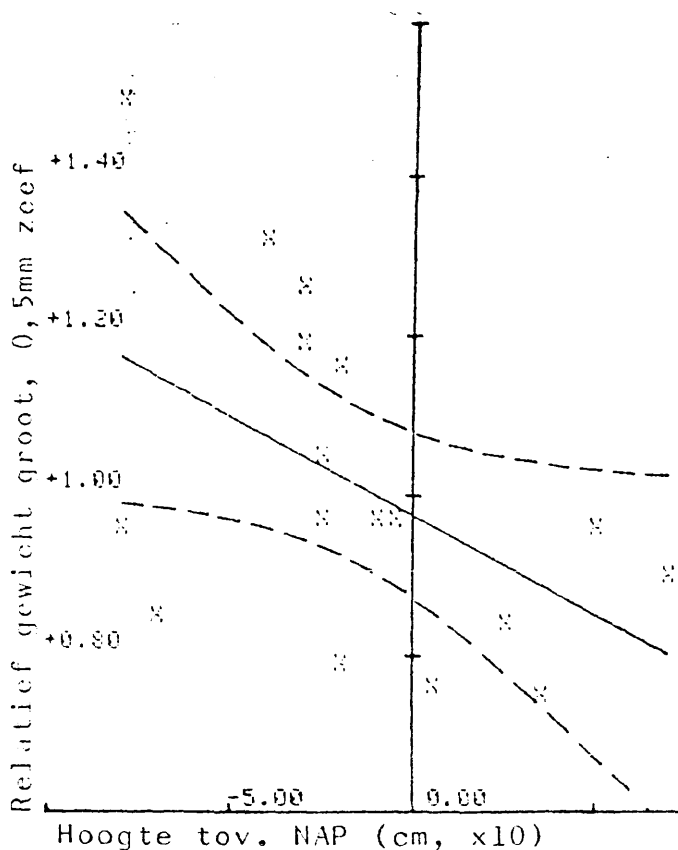
Figuur 18: $f(x)=0.783+0.080x$
* $r\text{-square}=0.285$



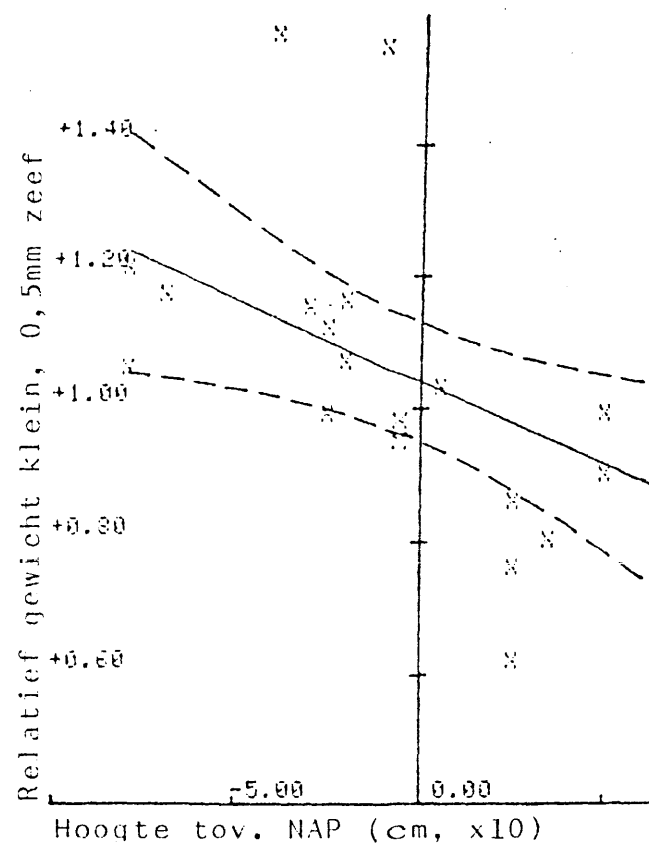
Figuur 18: $f(x)=5.367-0.152x$
* $r\text{-square}=0.176$



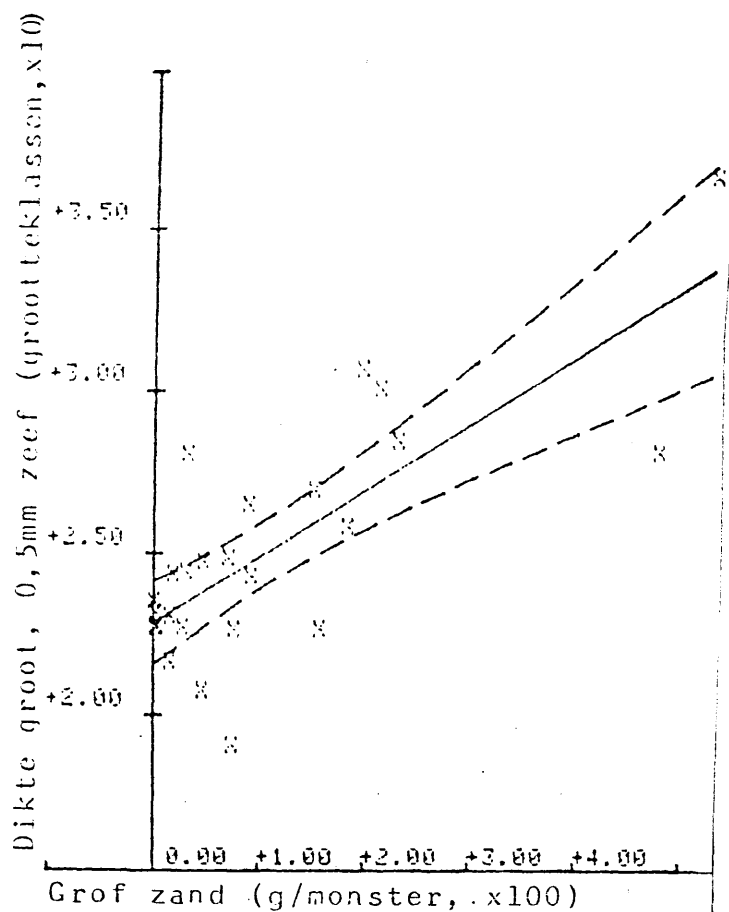
Figuur 19: $f(x)=12.742-0.008x$
* $r\text{-square}=0.187$



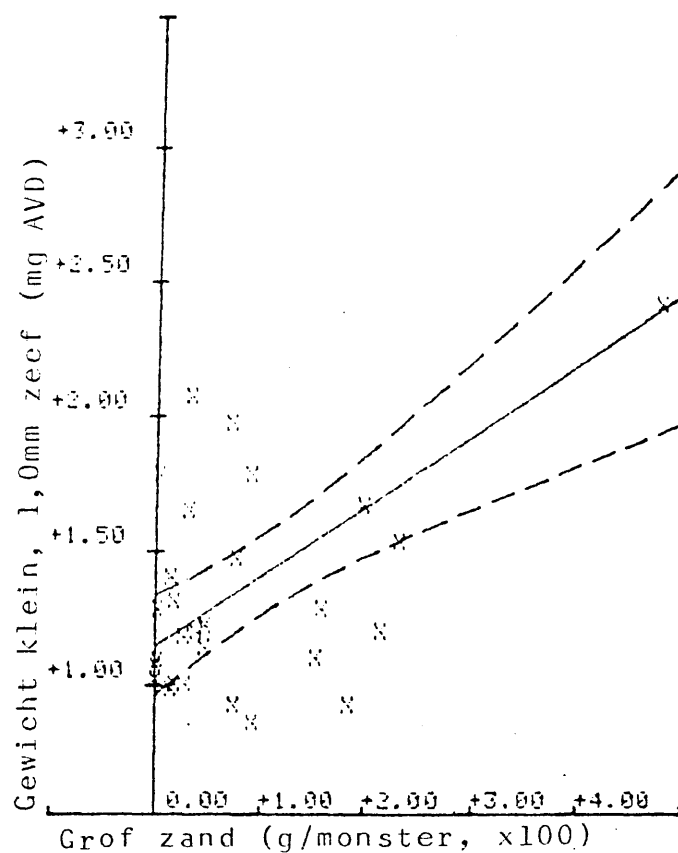
Figuur 20: $f(x)=0.975-0.002x$
* $r\text{-square}=0.250$



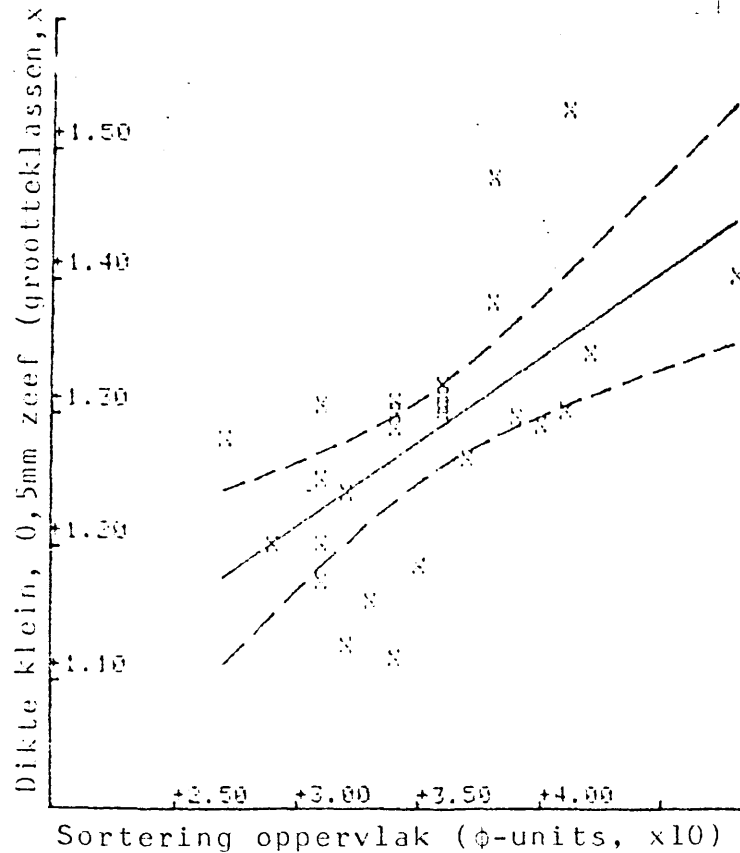
Figuur 21: $f(x)=1.040-0.002x$
* $r\text{-square}=0.253$



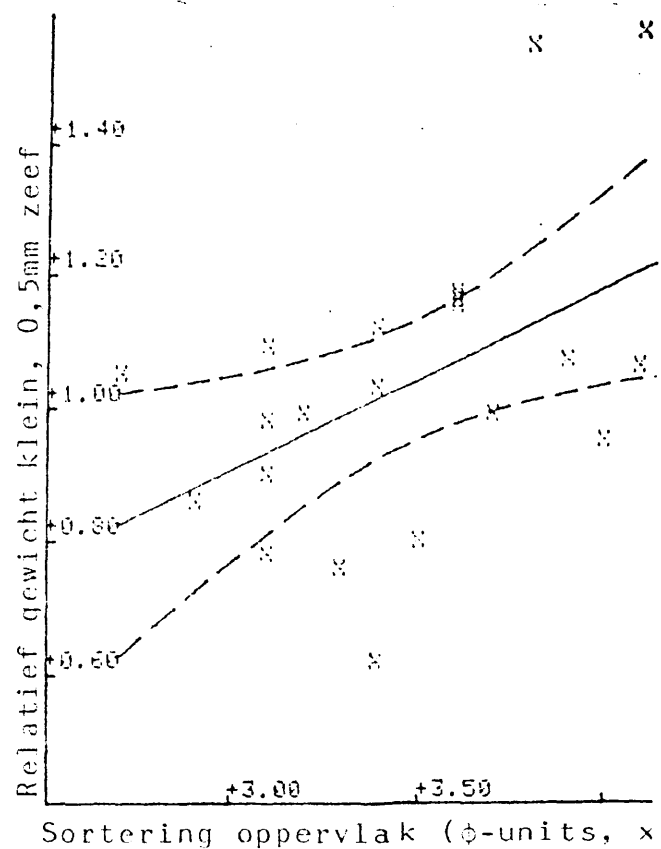
Figuur 23: $f(x)=22.830+0.020x$
**
 $r\text{-square}=0.583$



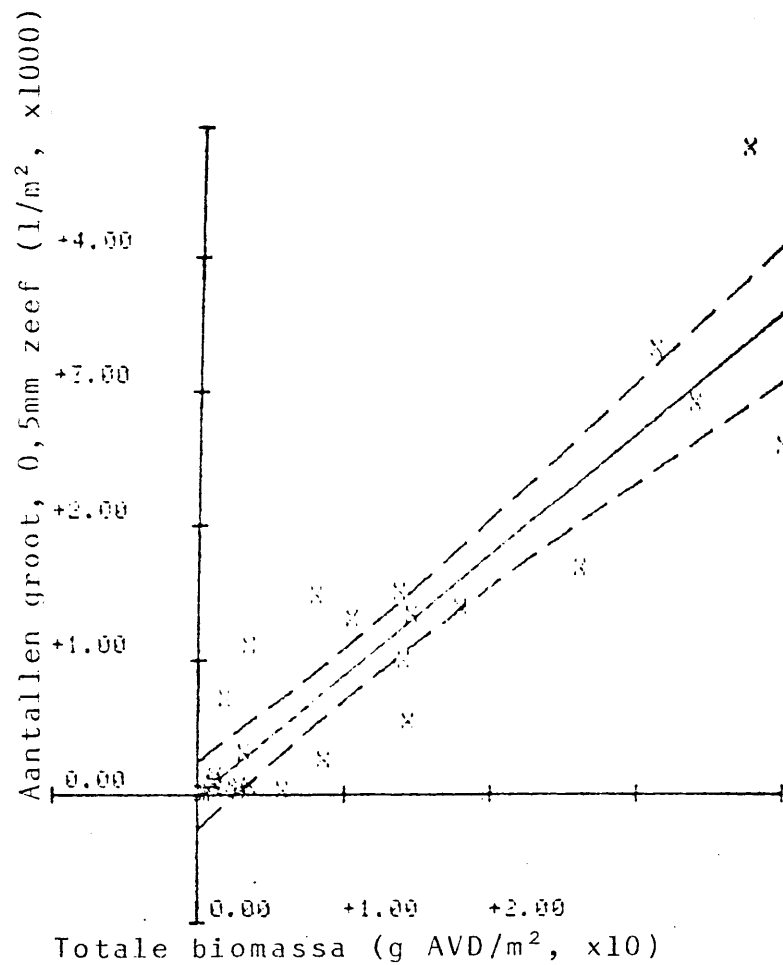
Figuur 24: $f(x)=1.145+0.002x$
**
 $r\text{-square}=0.448$



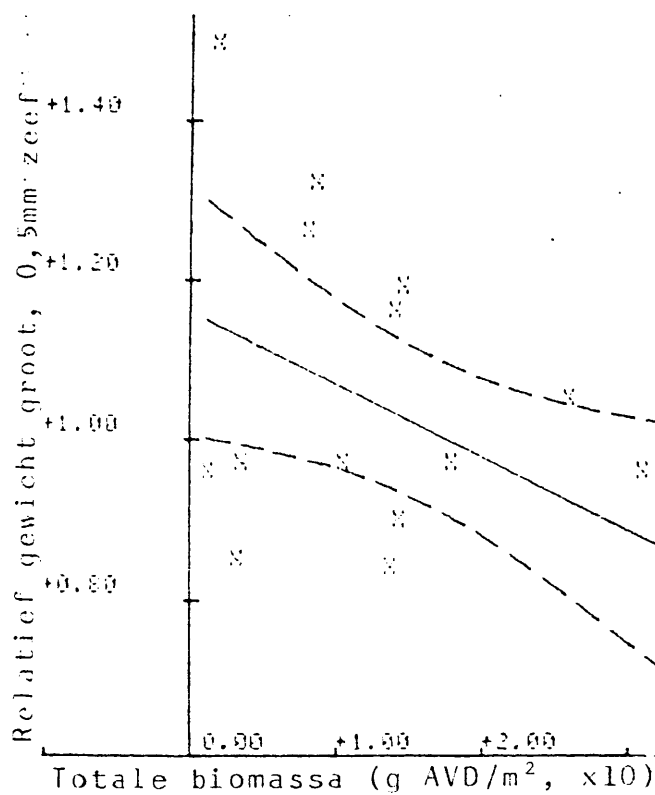
Figuur 25: $f(x)=8.354+0.126x$
**
 $r\text{-square}=0.367$



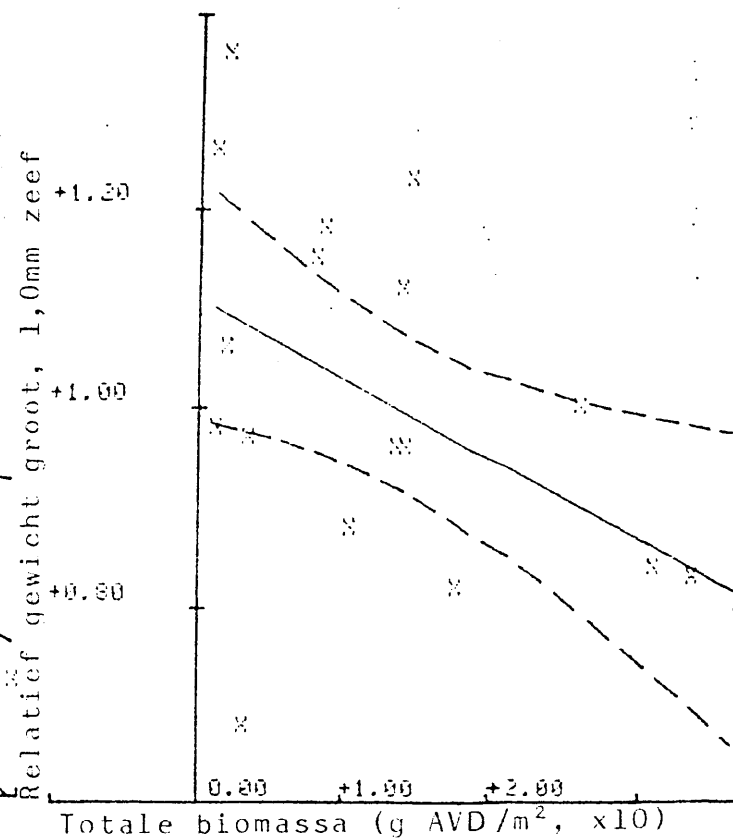
Figuur 26: $f(x)=0.097+0.026x$
*
 $r\text{-square}=0.242$



Figuur 27: $f(x) = -10.42 + 90.27x$
 **
 $r\text{-square} = 0.826$



Figuur 28: $f(x) = 1.161 - 0.009x$
 *
 $r\text{-square} = 0.302$



Figuur 29: $f(x) = 1.109 + 0.008x$
 *
 $r\text{-square} = 0.298$

verband met de opeenvolgende raaien (fig. 13). Aangezien raainummer geen veroorzakende factor kan zijn zal deze eventuele trend op een andere wijze verklaard moeten worden.

Relatieve afstand en aantal:

De korrelatie tussen de aantallen kleine wormen en de relatieve afstand toont een significant verband aan (fig. 14). Zoals uit figuur 12 blijkt hebben we hier te maken met een optimumkurve, waarvan het maximum sterk aan een kant ligt.

Relatieve afstand en dikte/gewicht:

Dikte dan wel gewicht van de grote en de kleine wormen geven een significant verband te zien met de relatieve afstand (fig. 15 en 16), waarbij dikte en gewicht in de richting van de laagwaterlijn toenemen. Opvallend is dat korrelatie met de relatieve waarden een méér significante uitkomst geeft (fig. 17 en 18). Blijkbaar hebben we hier te maken met een patroon loodrecht op het strand, dat gezien moet worden ten opzichte van de gemiddelde dikte/gewicht per raai.

Hoogte ten opzichte van NAP:

Eenzelfde verband is ook aanwezig tussen de hoogte ten opzichte van NAP en dikte/gewicht (fig. 19). Ook hier geeft korrelatie met de relatieve waarden een hogere significantie (fig 20 en 21). Als geheel genomen is het verband tussen dikte/gewicht en hoogte echter minder duidelijk dan dat met de relatieve afstand. Dit is in overeenstemming met de verwachting.

Zoals reeds eerder gesteld is, is de hoogte ten opzichte van NAP, en in iets mindere mate de relatieve afstand tussen HWL en LWL direkt gekoppeld aan de duur van de overspoeling. Gekombineerd met het feit dat *S. squamata* zijn voedsel opneemt tijdens de overspoeling (Vera, 1978) mag gesteld worden dat de duur van de overspoeling, en de daaraan gekoppelde tijd tot voedsel opname de verklarende factoren zijn voor het gevonden verband tussen dikte/gewicht en de relatieve afstand/hoogte. Ook zal de duur van de overspoeling een van de factoren zijn die de optimumkurve van figuur 12 bepaalt.

Grondwaterstand:

Zoals reeds verwacht is er geen significant verband aantoonbaar tussen grondwaterstand en verspreiding van *S. squamata*. Binnen een bepaalde range is deze factor niet van invloed.

Saliniteit:

Hetzelfde geldt voor de saliniteit. Wel werd tussen het

relatieve aantal kleine wormen en de saliniteit van het grondwater een significante korrelatie gevonden (fig. 22). Uit het beeld van de grafiek blijkt echter dat we hier te maken hebben met een nonsenskorrelatie.

Mediane korrelgrootte aan het oppervlak en op 15cm diepte: Slechts in één geval leverde korrelatie tussen deze grootheden een significant verband op, namelijk tussen het gewicht van de grote wormen en de korrelgrootte aan het oppervlak. Dit verband wordt verder buiten beschouwing gelaten.

Grof zand (0.5-1mm):

Waar de korrelgrootte geen aanwijzing geeft doet het gehalte aan grof zand dit wel.

De dikte/gewicht van de grote/kleine wormen is namelijk (zeer) significant met deze factor gekorreleerd (fig. 23 en 24). Dit in tegenstelling tot de korrelatie tussen de relatieve dikte/gewicht en het gehalte grof zand, blijkbaar hebben we hier te maken met een faktor die gekoppeld is aan de gemiddelde waarde van dikte/gewicht per raai. Deling door dit gemiddelde, zoals bij de berekening van de relatieve waarden gebeurt, heft dit verband op.

Er vanuitgaande dat het gehalte aan grof zand direkt gekoppeld is aan de mate van waterbeweging, ofwel door golfslag, ofwel door stroming, moet de invloed van deze laatste factoren op *S. squamata* bekeken worden. Ook hier wordt in eerste instantie aan het voedselaanbod gedacht, en wel aan de toevoer van eetbaar materiaal. Deze zal hoger zijn in gebieden waar plaatselijk meer waterbeweging is, en lager in gebieden waar het water plaatselijk stagneert.

Sortering van het sediment aan het oppervlak en op 15cm diepte:

Wat betreft de sortering werd geheel volgens de verwachting geen verband gevonden op één significante korrelatie na.

Die betref de relatie tussen de dikte van de kleine wormen en de sortering aan het oppervlak (fig. 25). Dit zeer significante verband moet op een lijn gezien worden met de hier gevonden relaties tussen dikte/gewicht en het gehalte aan grof zand. Immers bij een vrij konstante mediane korrelgrootte gaat een hoog gehalte aan grof zand automatisch gepaard met een hoge sorteringsfactor.

Evenals bij het gehalte aan grof zand geeft ook hier korrelatie met de relatieve dikte een minder duidelijk beeld te zien (fig. 26).

Wolff (1973) toont voor *S. squamata* een preferentie voor goed gesorteerd sediment aan. In de microdistributie in het strand, dat als geheel uit goed gesorteerd sediment bestaat, is van een dergelijk patroon niets terug te vin-

Datum	Geschatte leeftijd (maanden)	'Normaal' strand		Opgespoten strand	
		Gemiddeld aantal/m ²	Gemiddeld gewicht (mg)	Gemiddeld aantal/m ²	Gemiddeld gewicht (mg)
8- 9-'80	2.3	11282	1.12	13966	1.18
10-11-'80	4.3	4583	1.56	7112	1.40
10- 1-'81	6.3	2257	1.15	3695	0.94
19- 3-'80	8.6	4287	1.30	18	1.38
14- 4-'80	9.5	6037	1.59	42	1.67
28- 5-'80	10.9	5625	5.77	94	6.13
8- 9-'80	14.3	1552	10.38	26	15.13
10-11-'80	16.3	1716	9.30	33	10.34
10- 1-'81	18.3	1434	8.45	37	4.66
19- 3-'80	20.6	229	9.14	0	-
14- 4-'80	21.5	390	8.95	0	-

Tabel 8: De gemiddelde aantallen en gewichten, zoals die berekend konden worden uit de gegevens van Dr. Norbert Dankers. Per monsterdag zijn de gemiddelden van raai 21.3 en 21.7 (normaal strand) en van 28.0 en 28.6 (opgespoten strand) berekend. In de tabel is de geschatte levensduur in maanden aangegeven.

den.

Schelpmateriaal:

Het aangetoonde zeer significante verband tussen gewicht van de kleine wormen en het fijne schelpmateriaal zal waarschijnlijk op dezelfde manier tot stand gekomen zijn als het verband met het gehalte aan grof zand. Een negatieve invloed van het grove schelpmateriaal op de verspreiding van *S. squamata* kon niet aangetoond worden.

Biomassa en aantal:

Uiteraard is het verband tussen aantallen grote wormen en de biomassa bijna lineair, aangezien de grote wormen het grootste deel van de biomassa uitmaken (fig. 27).

Biomassa en dikte/gewicht:

Tenslotte blijft nog het verband tussen dikte/gewicht en de biomassa over. Er kon hier slechts verband gevonden worden tussen de relatieve dikte/gewicht van de grote wormen, en de biomassa. Dit laatste is een aanwijzing dat we hier te maken hebben met een patroon binnen iedere raai afzonderlijk, loodrecht op de kust.

Een algemene verklaring zal liggen in het feit dat bij hogere bezetting de dieren elkaar sterker bekonkurreren, met als gevolg dunnere lichtere individuen.

Aan de hand van deze konstatering zijn de volgende speculaties te doen over de gedeeltelijke overeenkomst in 3.2.2. tussen de verdeling van de dikte en een positief binomiale verdeling.

Wanneer we aannemen dat de mate van groei van een exemplaar van *S. squamata* bepaald wordt door een beperkt aantal miljeufactoren, zonder dat de dieren elkaar hierbij beïnvloeden, en er sprake is van een éénmalige korte broedval, mag op theoretische gronden aangenomen worden dat de frequentieverdeling van de dikte, als maat voor de groei van *S. squamata*, aan een positief binomiale verdeling beantwoordt. Het oververtegenwoordigd zijn van de klassen direkt onder de maxima en het ondervertegenwoordigd zijn van de klassen direkt boven de maxima zou verklaard kunnen worden uit het feit dat een hoge biomassa, dat wil zeggen veel exemplaren, als gevolg van onderlinge konkurrentie gekoppeld is aan kleine, lichte individuen. Deze factoren zijn dus niet onafhankelijk en zullen de frequentieverdeling op bovenstaande manier beïnvloeden.

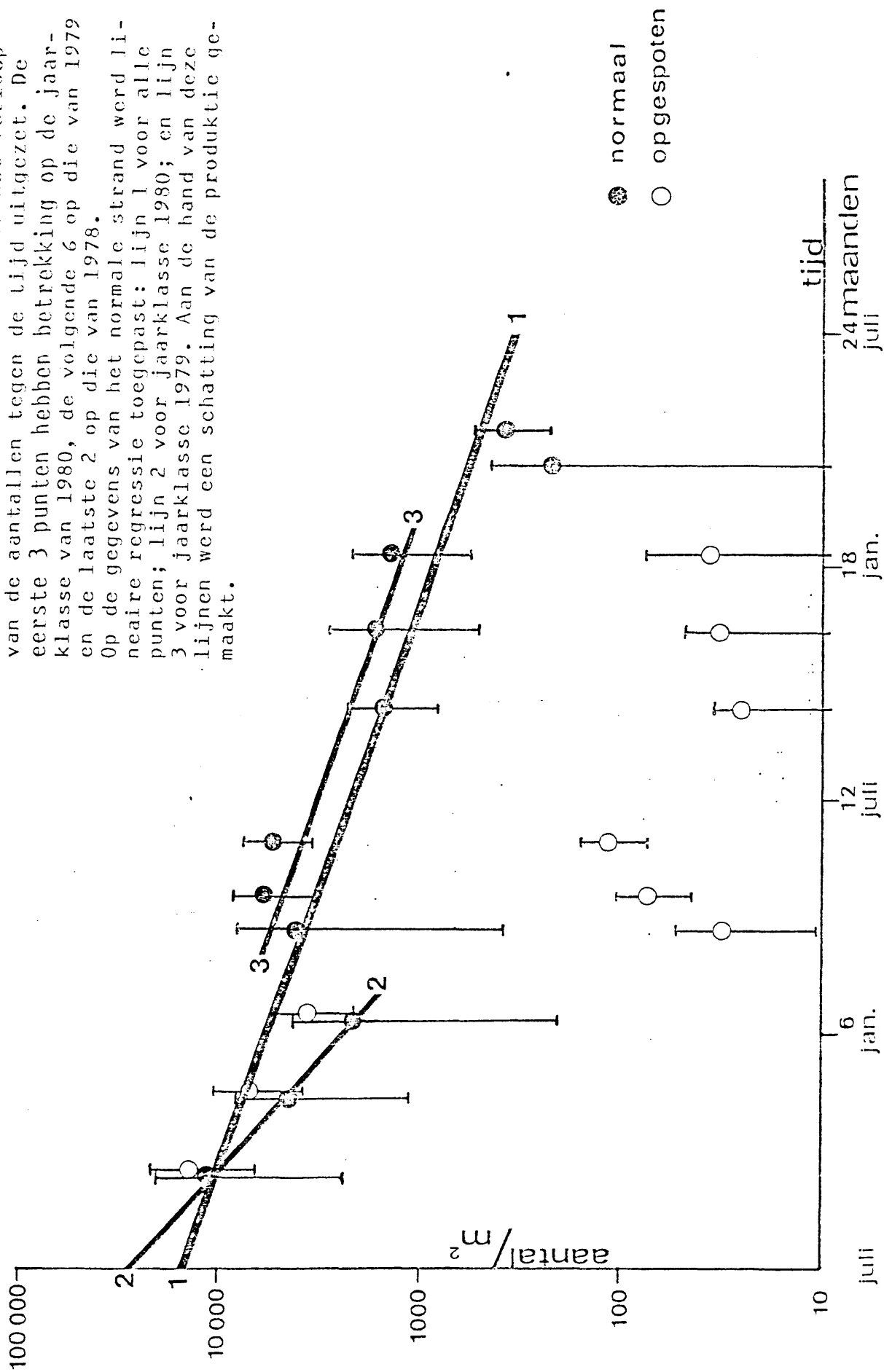
3.3. Monsterprogramma 'produktie'

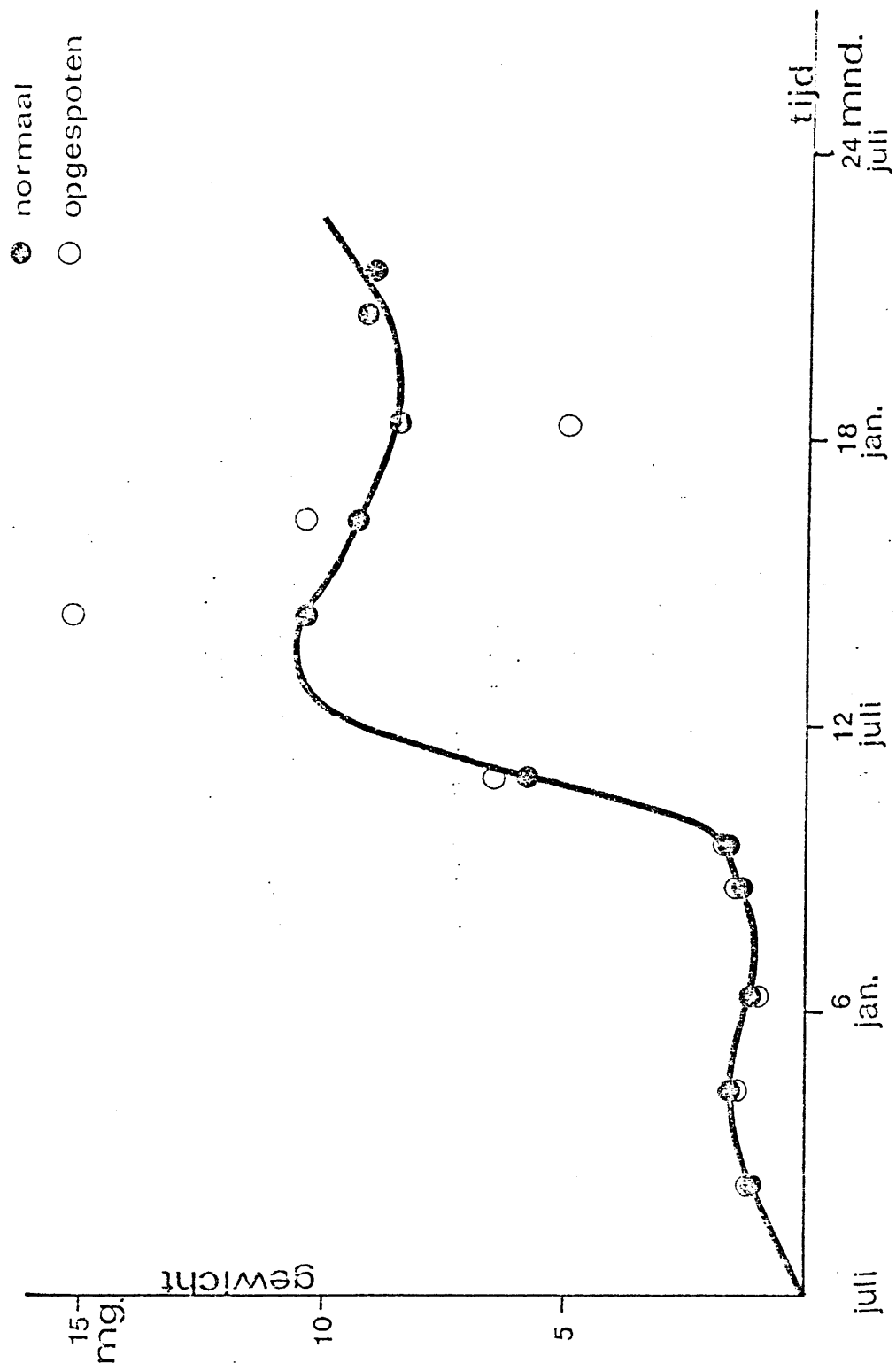
3.3.1. Gegevens betreffende aantallen en gewichten

De hier gebruikte gegevens van Dr. Norbert Dankers (tab. 8) hebben betrekking op de periode van $\pm$ één jaar, namelijk van 19-3-1980 tot 10-1-1981.

Figuur 30: In deze figuur zijn de gegevens van het monsterprogramma 'productie' betreffende het verloop van de aantallen tegen de tijd uitgezet. De eerste 3 punten hebben betrekking op de jaar-klasse van 1980, de volgende 6 op die van 1979 en de laatste 2 op die van 1978.

Op de gegevens van het normale strand werd lineaire regressie toegepast: lijn 1 voor alle punten; lijn 2 voor jaarklasse 1980; en lijn 3 voor jaarklasse 1979. Aan de hand van deze lijnen werd een schatting van de produktie gemaakt.





Figuur 31: Het verloop van gemiddeld gewicht tegen de tijd. Net als in figuur 30 werd de grafiek samengesteld uit de gegevens van 3 jaarklassen. De lijn, aan de hand waarvan een schatting van de produktie werd gemaakt, werd op het oog door de punten van het normale strand getrokken.

Tijd, t, (mnd)	Aantal N (1/m ²)	Gewicht $\bar{W}$ (mg)	Biomassa (B) $N \cdot \bar{W}$ (g/m ²)	ΔN (1/m ² , mnd)	$\frac{\bar{W}(t) + \bar{W}(t + \Delta t)}{2}$ (mg)	Sterfte (M) $\bar{W} \cdot \Delta N$ (g/m ² , mnd)	$\frac{N(t) + N(t + \Delta t)}{2}$ (1/m ² , mnd)	$\Delta \bar{W}$ (mg)	Productie (P) $N \cdot \Delta \bar{W}$ (g/m ² , mnd)
0	14667	0.0	0.0	-	-	-	-	-	-
1	12535	0.5	6.3	2132	0.25	0.53	13601	0.5	6.80
2	10713	0.9	9.6	1822	0.7	1.28	11624	0.4	4.65
3	9156	1.3	11.9	1557	1.1	1.71	9935	0.4	3.97
4	7825	1.5	11.7	1331	1.4	1.86	8491	0.2	1.70
5	6687	1.5	10.0	1138	1.5	1.71	7256	0.0	0.00
6	5715	1.2	6.9	972	1.35	1.31	6201	-0.3	-1.86
7	4884	1.0	4.9	831	1.1	0.91	5300	-0.2	-1.06
8	4174	1.1	4.6	710	1.05	0.75	4529	0.1	0.45
9	3567	1.5	5.4	607	1.3	0.79	3871	0.4	1.55
10	3049	2.3	7.0	518	1.9	0.98	3308	0.8	2.65
11	2606	6.0	15.6	443	4.15	1.84	2828	3.7	10.46
12	2227	9.2	20.5	379	7.6	2.88	2417	3.2	7.73
13	1903	10.5	20.0	324	9.85	3.19	2065	1.3	2.68
14	1626	10.5	17.1	277	10.5	2.91	1765	0.0	0.00
15	1390	9.9	13.8	236	10.2	2.41	1508	-0.6	-0.90
16	1188	9.4	11.2	202	9.65	1.95	1289	-0.5	-0.64
17	1015	9.0	9.1	173	9.2	1.59	1102	-0.4	-0.44
18	868	8.6	7.5	147	8.8	1.29	942	-0.4	-0.38
19	742	8.4	6.2	126	8.5	1.07	805	-0.2	-0.16
20	634	8.5	5.4	108	8.45	0.91	688	0.1	0.07
21	542	8.9	4.8	92	8.7	0.80	588	0.4	0.24
22	463	9.6	4.4 (=ΔB)	79	9.25	0.73	503	0.7	0.35
				ΣB= 213.2	ΣM= 33.40		ΣP= 37.86		
				÷12= 17.77	+ΔB=37.80				

Tabel 9: Rekenvoorbeeld van de bepaling van de gemiddelde biomassa (B), productie (P) en sterfte (M), en van de P/B-ratio (Holme, 1971).
De gemiddelde biomassa is in dit geval $213.2 \div 12 = 17.77$ g AVD/m². ΔB is 4.4 g AVD/m². Voor de productie vinden we 37.86 g AVD/m², jaar, hetgeen volgens de verwachting ongeveer gelijk is aan de sterfte (33.40 g AVD/m², jaar) plus het verschil in biomassa (4.4 g AVD/m²).
De P/B-ratio komt uit op 2.1 jaar⁻¹.

In dit jaar werden gegevens verzameld van 3 jaarklassen, waarvan de wormen zich, zoals later bleek af te leiden, in 1978, 1979 en 1980 in het strand gevestigd hadden. Om nu inzicht te krijgen in het aantalsverloop en de groei van één jaarklasse werd een nieuwe tijdschaal ontworpen, beginnende op 1 juli, een fictieve datum van vestiging van de jonge wormen in het strand (Dahl, 1971).

Hiertoe werden in figuur 30 de gegevens van de kleine wormen van najaar 1980 (jaarklasse 1980) gekombineerd met de gegevens van de kleine wormen uit het voorjaar, en de grote wormen uit het najaar van 1980, die zoals uit het verloop van hun gewicht valt af te leiden één jaarklasse vormen (jaarklasse 1979). De grafiek eindigt met de gegevens van de grote wormen uit het voorjaar van 1980 (jaarklasse 1978). De totale levensduur van een worm komt zo op ongeveer 23 maanden te liggen. De leeftijd in maanden is in tabel 8 bij de gegevens vermeld.

Het beeld wat hierdoor ontstaat is als volgt: de jonge dieren vestigen zich met een verwaarloosbaar gewicht rond juli in het strand. Ze vertonen een relatief grote gewichtstoename, waarna ze als jonge, kleine dieren overwinteren, en hierbij enigszins vermageren. Gedurende de volgende zomer maken ze een zeer snelle groei door tot volwassen, grote om vervolgens tijdens de winter weer te vermageren.

Het verdere verloop van de grafiek is enigszins onzeker, aangezien de laatste twee waarnemingen slechts op een zeer gering aantal dieren betrekking heeft. Waarschijnlijk paaien ze en sterven ze daarna af.

In figuur 31 zijn op dezelfde wijze als de gewichten de gegevens betreffende de aantallen gerangschikt.

3.3.2. Berekening van de gemiddelde biomassa en de produktie (Holme, 1971)

Aan de hand van de grafieken betreffende gewichten en aantallen kon een schatting gemaakt worden van biomassa en produktie.

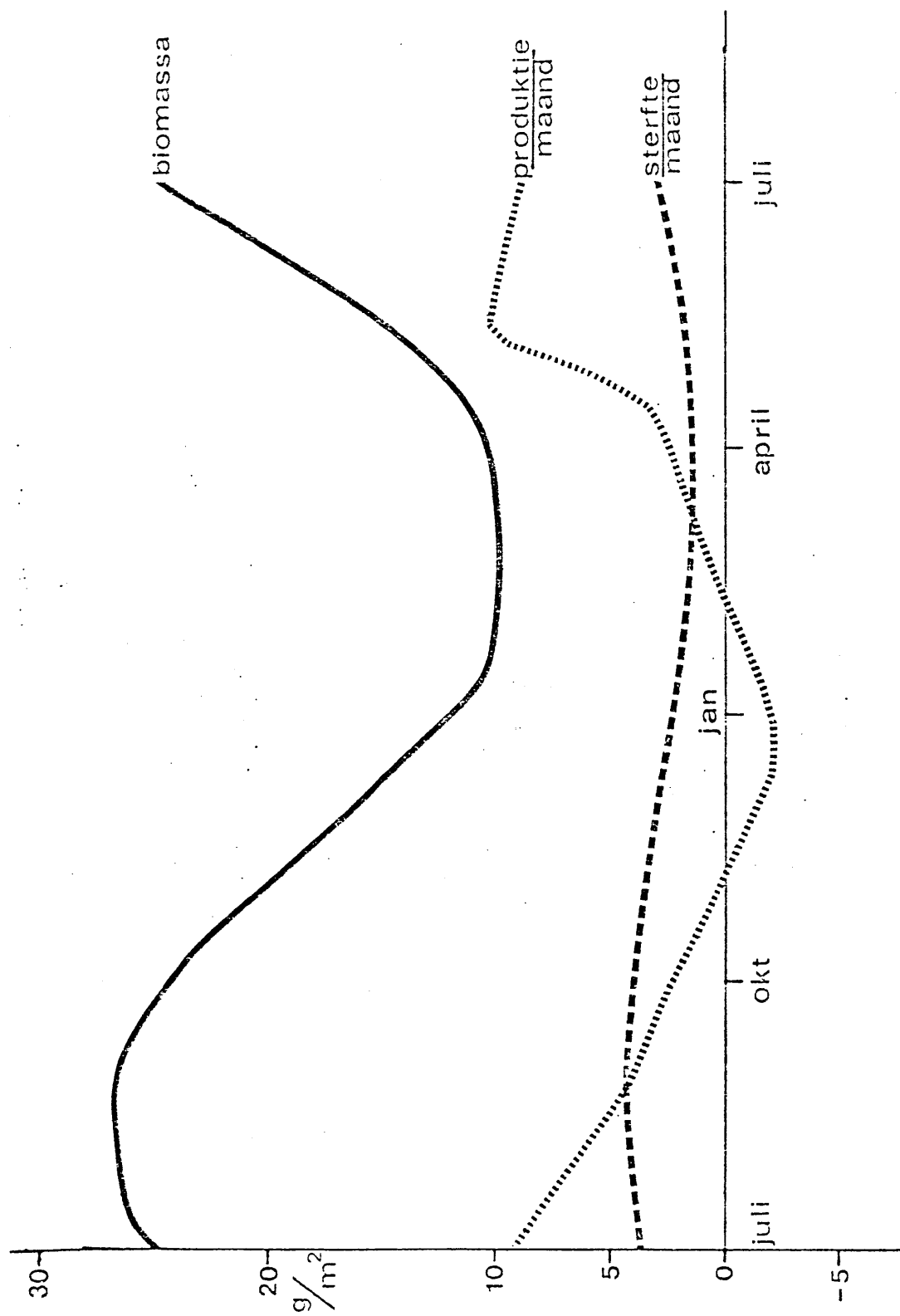
Aangezien hiervoor een kontinu verloop van aantallen tegen de tijd nodig is werd op de punten uit figuur 31 regressie toegepast. Hierbij werd gezocht naar een negatief exponentieel verband, aannemende dat de kans voor een individu om te sterven op elk moment gelijk is (fig. 31: lijn 1).

Ter bepaling van de produktie bestaan twee methodes:

De eerste methode sommeert al de gewichtstoenames van alle individuen van de populatie gedurende de onderzoekspe-

riode, oftewel:
$$P = \sum_{t=0}^{t=1} \sum_{i=0}^N G_i W_i \Delta t$$
, waarin P de produktie is

van N individuen over een periode ($t=0, t=1$), en waarin G_i de momentane relatieve groeisnelheid is van een indi-



Figuur 32: Het verloop van biomassa, produktie en sterfte per maand, zoals deze in 3.3.2. berekend werden aan de hand van lijn 1 uit figuur 30, en de lijn uit figuur 31.

vidu met een gewicht W_i .

Wanneer we het verloop van aantal en gewicht in stukjes delen, waarbinnen de gewichtstoename (-afname) en de afname van het aantal ongeveer konstant zijn, kunnen we de

formule vereenvoudigen tot: $P = \sum_{t=0}^{t=1} N \Delta \bar{W}$, dat wil zeggen,

de produktie is de sommatie over de onderzoeksperiode van het aantal individuen maal hun gewichtstoename (-afname). Een tweede methode bestaat hieruit, dat we inplaats van de produktie de sterfte (M) berekenen. Deze sterfte zal gelijk moeten zijn aan de produktie, min de biomassa (B) van de nog levende dieren, oftewel $M = P - \Delta B$, óf $P = \Delta B + M$.

Wanneer Z_i de momentane sterftekans van een individu met een gewicht W_i is, dan is het totale verlies aan biomassa van alle individuen gedurende de onderzoeksperiode:

$M = \sum_{t=0}^{t=1} \sum_{i=1}^N Z_i W_i \Delta t$. Opdeling van figuur 30 en 31 in stukjes

waarvan de afname van het aantal en de gewichtstoename (-afname) konstant geacht mogen worden levert de vereen-

voudigde formule op: $M = \sum_{t=0}^{t=1} \bar{W} \Delta N$, oftewel de sterfte is de

sommatie over de onderzoeksperiode van de afname van het aantal individuen maal hun gemiddelde gewicht.

In tabel 9 zijn beide methodes voor de lijn uit figuur 30, en lijn 1 uit figuur 31 uitgewerkt. De grafieken werden hiertoe opgedeeld in periodes van één maand. Uit de tabel valt voor een denkbeeldige jaarklasse de gemiddelde biomassa, de produktie (sterfte), en het quotient van deze grootheden de P/B-ratio af te leiden. De gemiddelde biomassa van *S. squamata* in het normale strand van Texel kwam volgens deze schatting uit op 17,7g AVD/m², de produktie op 37,8g AVD/m², jaar, hetgeen tot een P/B-ratio van 2,1 jaar⁻¹ leidt. Het verloop van de biomassa, de produktie en de sterfte, per maand, is uitgezet in figuur 32.

Naast deze berekening waarbij uit de gegevens van 3 jaar-klassen één denkbeeldige jaarklasse werd samengesteld, is met de gegevens betreffende de afzonderlijke jaarklassen gewerkt. Het betrof hier de eerste 7 maanden van de jaarklasse van 1980 (fig. 31: lijn 2), en de periode van 8 tot en met 19 maanden van de jaarklasse van 1979 (fig. 31: lijn 3). Door sommatie van deze afzonderlijke berekeningen, met daarbij opgeteld een schatting voor de biomassa en de produktie gedurende de maanden 20 tot en met 22 werden waarden verkregen van 22,3g AVD/m² voor de biomassa, 56,2g AVD/m², jaar, voor de produktie en 2,5 jaar⁻¹ voor

	Gemiddelde biomassa (g/m ²)	Productie (g/m ² , jaar)	P/B-ratio (jaar ⁻¹)	Aantal jaarklassen
<i>S. squamata</i> , lijn 1:	17.8	37.8	2.1	2
<i>S. squamata</i> , lijn 2:	7.1	37.3	5.3	1
<i>S. squamata</i> , lijn 3:	17.5	36.8	2.1	1
<i>S. squamata</i> , lijn 1 + lijn 2 + corr.:	22.8	56.2	2.5	2
<i>Nephtys hombergi</i> ¹ :	3.95	7.34	1.9	3
<i>Ampharete acutifrons</i> ¹ :	0.43	2.32	5.5	1
<i>Arenicola marina</i> ² :	5.0	3.5	0.7	5

¹) naar Warwick & Price, 1975; ²) naar Beukema & de Vlas, 1979.

Tabel 10: Een overzicht van de gemiddelde biomassa, productie en P/B-ratio van enkele macrobentische organismen. In de laatste kolom is het aantal jaarklassen waarop de berekening van toepassing is aangegeven.

de P/B-ratio.

Tabel 10 geeft een overzicht van de biomassa- en produktieberekeningen, samen met uit de literatuur overgenomen waarden voor drie andere bentische organismen. In 4.5. zal hier verder op ingegaan worden.

4. Discussie.

4.1. Inleiding

Na een korte bespreking van de voornaamste literatuur over *S. squamata* zal in deze discussie getracht worden een antwoord te geven op de volgende vragen:

- Hoe is de populatieopbouw van *S. squamata* door het jaar heen.
- Welke factoren beïnvloeden de microdistributie van *S. squamata*.
- Wat is de gemiddelde biomassa, produktie en P/B-ratio van *S. squamata*.
- Welke plaats neemt *S. squamata* in in de voedselketens op het strand.

4.2. Literatuur

De soort *Scolecopsis squamata* (Müller, 1789) heeft een wereldwijde verspreiding. Hij is algemeen in het schone zand van de brandingszone. De verticale verspreiding reikt van de hoogwaterlijn tot een diepte van 50m (Dahl, 1971). Eerdere onderzoekingen naar het voorkomen van *S. squamata* in de getijdenzone zijn gedaan door Joyner (1962), Amoureux (1966) en Retière (1967, 1967a).

Joyner vond *S. squamata* in Engeland in een smalle zone rond de hoogwaterlijn van het doodtij. Hij vond *S. squamata* op plaatsen met verschillende helling, samenstelling van het sediment en gehalte aan organisch materiaal.

Joyner acht het dan ook onwaarschijnlijk dat een van deze factoren een belangrijke rol speelt bij de verspreiding van *S. squamata*.

Ook Amoureux (1966) en Retière (1967, 1967a) vonden *S. squamata* in een smalle zone op het strand, en wel op de grens van de 'zone de rétention' (zone van capillair water) en de 'zone de résurgence' (zone van uitstromend water). Als gevolg van een andere opbouw van het strand zijn zulke vaste zone's op Texel niet herkenbaar, en kon er wat dit aspect betreft geen vergelijking gemaakt worden.

Wolff (1973) vond bij zijn onderzoekingen in het sublitoraal van het Delta-gebied een duidelijk verband tussen het voorkomen van *S. squamata* en de sortering van het sediment. Kleine verschillen tussen gebieden met een goede sortering ($\phi < 0,50$) beïnvloedende verspreiding echter niet. De maximale sorteringsfactor in het door ons onderzochte gebied bedraagt: $\phi = 0,48$, zodat hier geen verder verband verwacht mag worden.

Wat betreft aantallen biedt de literatuur weinig houvast. Retière (1967) vermeldt 1300/m², Joosten (1971) maximaal 3000/m² en Swennen (1952) maximaal 900/m². Geen van deze

auteurs maakt hierbij onderscheid tussen grote en kleine dieren. De hier gevonden maxima van $4800/m^2$ voor de grote dieren en $17000/m^2$ voor de kleine dieren komen echter goed overeen met de waarnemingen van *Tijburg* (1973), bij onderzoek op Schiermonnikoog, namelijk maximaal $3200/m^2$, respectievelijk $20000/m^2$.

Er kon geen literatuur betreffende de opbouw van de populatie in jaarklassen, biomassa of produktie van *S. squamata* gevonden worden.

S. squamata leeft in zelfgemaakte gangen, tot 40 cm (!) diep, waarvan de wanden met slijm verstevigd zijn (*Dahl*, 1971).

Retière (1967a) noemt *S. squamata* zowel een 'suspension feeder', als een selectieve 'deposit feeder'. *Vera* (1978), die een studie deed naar de voedselsamenstelling en het voedselzoekgedrag, noemt *S. squamata* een selectieve 'deposit feeder'. Door vanuit zijn gang met zijn palpen heen en weer te zwaaien zoekt *S. squamata* zijn voedsel. Het eetbare materiaal wordt met het er aan vastzittende zand naar de mond gebracht.

4.3. Levenscyclus van *S. squamata*

In samenhang met de gegevens van Dr. *Norbert Dankers* werd in 3.3. geconcludeerd dat de Noordzee-strand-populatie op Texel bestaat uit twee jaarklassen.

Volgens *Hannerz* (1956) worden in de maanden Juni en Juli de meeste trochophoren gevonden. Na een pelagisch bestaan van meer dan één maand (*Joyner*, 1962) vestigen de dan 2 mm lange dieren zich in het strand.

Aangenomen mag worden dat ze na een korte snelle groeiperiode als kleine dieren de winter doormaken. Na een snelle groei in de zomer overwinteren ze een tweede maal, om het volgende jaar te paaien. De wormen zijn dan twee jaar oud. Het meest waarschijnlijk is dat ze in hetzelfde jaar sterven, misschien direkt na het paaien. Aanwijzingen voor een derde jaarklasse zijn namelijk niet gevonden (zie 3.2.2., fig. 5).

Richards (1970) vermeldt voor *S. squamata* bij onderzoek op de Bermuda's een langdurige broedval, verdeeld in 4 maxima, steeds na twee maanden. Van een dergelijk discontinu beeld is hier niets terug te vinden, maar de gegevens van dit onderzoek zijn ontoereikend om hier uitsluitel over te kunnen geven; de ondergrens van de verdeling bij 0,5 mm dikte (fig. 6) kan een artefact zijn, als gevolg van de maaswijdte van de zeef van 0,5 mm.

Overigens stelt *Holme* (1971) dat een korte éénmalige broedval typisch is voor koudere streken, terwijl in warmere streken vaak een gespreide langdurige broedval voorkomt. Om een nauwkeurig beeld te krijgen omtrent het verloop van de populatie zou een onderzoek nodig zijn waarbij bij-

voorbeeld om de twee weken een aantal vaste punten bemonsterd wordt, en van de gevonden wormen de dikte bepaald wordt.

4.4. Oecologie van *S. squamata*

In de getijdenzone van het strand van Texel is *S. squamata* het belangrijkste macrobentische organisme. Hij vertegenwoordigt namelijk $\pm 95\%$ van alle individuen en $\pm 97\%$ van de totale biomassa. Naast *S. squamata* zijn ook de soorten *Haustorius arenarius* en *Euridice pulchra* algemeen. Verder worden regelmatig exemplaren van *Eteone longa* en gammaride Amphipoda aangetroffen. Eenzelfde gemeenschap wordt beschreven door Swennen (1952) en Joosten (1971). De exemplaren van *Crangon crangon* die tijdens ons onderzoek gevonden zijn bevonden zich steeds in de laagwaterlijn-monsters. Deze soort komt slechts tijdens hoogwater in de getijdenzone voor.

De 7 andere soorten die gevonden werden, waren alle afkomstig van de Hors. Hoewel niet in de monsters voorkomend werden op de Hors faeceshoopjes van *Arenicola marina* aangetroffen. Deze soortengemeenschap vertoont duidelijke overeenkomsten met die welke door Retière (1967, 1967a) beschreven wordt.

Alvorens over te gaan tot het geven van een algemene beschrijving van de microdistributie van *S. squamata* in de getijdenzone van Texel, valt nog iets op te merken bij het zo goed als ontbreken van significante korrelaties tussen aantallen en miljeufactoren.

Zoals uit figuur 9 af te lezen is (zie 3.2.4.) is een verschil van een factor 2 tussen duplo's niet ongewoon. Als gevolg van deze spreiding zal een verband tussen aantal dieren en een miljeufactor niet aantoonbaar zijn.

Wanneer we de gemiddelde aantallen per raai, of per niveau op het strand nemen hebben we een betrouwbaarder maat voor de aantallen. We houden dan echter slechts 5 of 6 getallen over; de kans bij een zo gering aantal waarnemingen een significante korrelatie te vinden is zeer gering.

We zullen dan ook onze aanwijzingen omtrent de wisselwerking tussen *S. squamata* en het milieu moeten halen uit waarnemingen aan de individuen zelf, dat wil zeggen dikte of gewicht, en slechts in beperkte mate uit de aantallen. Voor de grote spreiding in aantallen tussen duplo's zijn verschillende oorzaken aan te wijzen. Allereerst is er te ondiep bemonsterd. De invloed hiervan is niet gemakkelijk vast te stellen, aangezien niet te zeggen valt hoe diep de wormen op het moment van monstereen zaten.

Daarnaast moet rekening gehouden worden met klustering. Behalve op plaatsen waar *S. squamata* in zeer hoge aantallen voorkomt, en plaatsgebrek de soort in een min of meer

regelmatig patroon doet voorkomen (zie foto's), is het heel goed mogelijk dat *S. squamata* geklusterd voorkomt (Elliot, 1969). Naar klusteringspatronen is onderzoek gedaan door Ton de Gee.

Uit de hier verkregen resultaten kan afgeleid worden dat om *S. squamata* effectief te bemonsteren een oppervlakte van 0.25-0,50m² tot 40-50cm diep uitgezeefd moet worden, met een zeef met een maaswijdte van 0,5mm, in verband met de kleine wormen. In de praktijk is dit zonder uitgebreide technische hulpmiddelen slechts voor een zeer beperkt aantal monsterpunten mogelijk.

Over de verspreiding van *S. squamata* op Texel kan het volgende gezegd worden. In de getijdenzone is *S. squamata* de dominerende soort. De grens van zijn verspreiding ligt daar waar het sediment een hoger gehalte aan slik bevat (Dahl, 1971), danwel een gereduceerde laag heeft. Een lage grondwaterstand (<-30cm) tijdens laagwater heeft een negatieve invloed op de mate van verspreiding.

Binnen het gebied waar aan deze voorwaarden is voldaan komt *S. squamata* in aanzienlijke aantallen voor. Hierbij bevindt de jongere jaarklasse zich hoger op het strand ($\approx +40$ cm NAP) dan de oudere jaarklasse (≈ 0 cm NAP). Van beide jaarklassen zijn de individuen zwaarder naarmate ze zich lager op het strand bevinden; dit wordt verklaard door de langere overspoeling, en als gevolg daarvan de langere tijd om te eten. Hierbij moet aangemerkt worden dat er nog kleine wormen aangetroffen werden ruim boven de hoogwaterlijn, dat wil zeggen op plaatsen die niet elke vloed overspoeld worden.

Ook op plaatsen waar een sterke stroming of golfslag staat, afgelezen aan het percentage grof zand, treffen we zwaardere individuen aan.

Wellicht spelen toevalligheden die optreden bij de broedval een grote rol bij de aantallen jonge wormen die zich op de verschillende plaatsen vestigen. Als gevolg van de hierboven genoemde miljeufactoren zullen de aantallen op ongunstige plaatsen sneller afnemen dan op gunstige plaatsen.

Op deze manier vormt het aantal grote wormen, of de biomassa, een betere maat voor het heersende milieu, dan de aantallen jonge dieren.

Met een toenemende grootte zal ook het maximum aantal per m² afnemen. De hier gevonden maxima van 17000/m² voor de jonge dieren en 4800/m² voor de oudere dieren komen omgerekend per individu neer op een circelvormige ruimte met een straal van 3,4mm, respectievelijk 8,1mm. Deze getallen komen ongeveer overeen met de tentakellengtes van de grote en kleine dieren.

Een factor die het geringe aantal dieren laag op het strand, waar ze hun optimale milieu schijnen te hebben, zou kunnen

veroorzaken wordt besproken in 4.6., namelijk de predatiedruk.

Over de achtergrond van het hoger voorkomen van de jongere jaarklasse kon in dit onderzoek niets ontdekt worden. Dat hier toch gezocht zal moeten worden naar een oorzakelijk verband met miljeufactoren, en niet naar onderlinge concurrentietussen de beide jaarklassen blijkt uit het feit dat de jonge dieren in het opgespoten strand, in afwezigheid van de oudere jaarklasse éénzelfde verdeling loodrecht op de kust vertonen.

Speculaties hierover leiden enerzijds naar een verschillende predatiedruk voor beide jaarklassen, anderzijds naar een hogere mate van onrust laag op het strand, met groter gevaar voor uitspoeling. Een en ander zou in verband kunnen staan met een minder diep graven van de kleine dieren. Dat er sprake moet zijn van een migratie met het ouder worden, in de richting van de zee, valt af te lezen uit figuur 12. Laag op het strand zijn de aantallen kleine dieren gelijk of lager dan de aantallen grote dieren. Het gevonden patroon van groot en klein kan dus niet alleen verklaard worden met een hogere sterfte kans hoger op het strand. Naar migratie van *S. squamata* is onderzoek gedaan door Ton de Gee.

4.5.. Gemiddelde biomassa en produktie van *S. squamata*

De biomassa van *S. squamata* in het strand is opvallend hoog, dat wil zeggen op vergelijkbaar niveau met het wad. Uit de gegevens van het monsterprogramma 'produktie' kunnen we een gemiddelde biomassa berekenen van 17,8g AVD/m², over een zone van +90--90cm NAP. Bij het monsterprogramma 'miljeufactoren' werden plaatselijk biomassa's tot 40g AVD/m² gevonden. Beukema (1979) vermeldt voor de platen in het waddegebied een gemiddelde biomassa van 30g AVD/m². Terwijl in dit laatste milieu de biomassa grotendeels door een tiental organismen wordt opgebouwd, komt in het strand 97% voor rekening van één soort: *S. squamata*. Op de Hors, de zandplaat die geografisch gezien tussen beide miljeutypes in ligt was de biomassa aanzienlijk lager, namelijk ±3.3g AVD/m², op een moment dat dit op het strand ±15g AVD/m² was.

Alvorens de gevonden cijfers voor produktie en P/B-ratio te bespreken zijn nog enkele opmerkingen bij de berekening hiervan te maken. Bij de wijze van berekening die hier gehanteerd is (Holme, 1971, tab. 9) zijn geslachtsprodukten niet meegerekend. Evenmin is de regeneratie van delen die door predatie of beschadiging verloren zijn gegaan inbegrepen. Hoewel beide factoren vrij omvangrijke vormen aan kunnen nemen, zou een speciaal onderzoek nodig zijn om hier een schatting van te kunnen maken (Holme, 1971; de Vlas, 1979).

In figuur 30 is het verloop van produktie en sterfte door het jaar heen uitgezet. De sterfte vertoont qua biomassa een vrij konstant beeld. Hij varieert tussen 4,2g AVD/m², - maand aan het eind van de zomer en 1,6g AVD/m², maand aan het eind van de winter. Een onbekend gedeelte hiervan wordt geconsumeerd door de predatoren van *S. squamata*.

De produktie vertoont een snelle toename in het voorjaar, tot 10,5g AVD/m², maand, waarna hij langzaam daalt, om aan het begin van de winter in een negatieve produktie, dat wil zeggen vermagering om te slaan. In het voorjaar gaat de produktie weer toenemen.

In tabel 10 worden biomassa, produktie en P/B-ratio van *S. squamata*, bij verschillende wijzen van berekening vergeleken met enkele andere macrobentische organismen.

4) Bij de berekening waarbij de gegevens van 3 jaarklassen (1978, 1979 en 1980) samen genomen werden vonden we een P/B-ratio van 2,1 jaar⁻¹. Dit getal komt vrij nauwkeurig overeen met wat Warwick (1975) voor *Nephtys hombergi* vindt, namelijk 1,9 jaar⁻¹. De populatie van deze soort was opgebouwd uit 3 jaarklassen, terwijl we bij *S. squamata* op één moment maar 2 jaarklassen aantreffen.

2) Aparte berekening voor de jonge dieren (jaarklasse 1980) leverde een P/B-ratio van 5,3 jaar⁻¹ op. Warwick vond voor de éénjarige worm *Ampharete acutifrons* 5,5 jaar⁻¹.

3) Berekening voor de jaarklasse van 1979, die tussen de 8^e en 19^e maand van hun leven bemonsterd werden, leverde een P/B-ratio van 2,1 jaar⁻¹ op, gelijk aan die welke bij de gecombineerde berekening werd gevonden.

De produktie van deze beide jaarklassen apart, op basis van de werkelijk gevonden aantallen, is op jaarbasis ongeveer gelijk aan die welke bij de gecombineerde berekening gevonden werd, op basis van de gemiddelde regressie lijn. Dit als gevolg van het feit dat de werkelijk gevonden aantallen hoger waren dan het nivo van de gecombineerde regressielijn (fig. 31).

1) Een schatting voor de hele populatie van *S. squamata* van de P/B-ratio, berekend door de produkties van de jaarklassen van 1979 en 1980 op te tellen, en een kleine korrektie voor de jaarklasse van 1978 toe te voegen levert een waarde van 2,47 jaar⁻¹ op.

Wanneer we de soorten uit tabel 10 naar levensduur rangschikken, namelijk *Ampharete acutifrons* (1 jaar), *Scolecopsis squamata* (2 jaar), *Nephtys hombergi* (3 jaar) en *Arenicola marina* (5 jaar) vinden we een hierbij behorende aflopende reeks P/B-ratio's, namelijk respectievelijk 5,5, 2,5, 1,9 en 0,7 jaar⁻¹.

4.6. Voedselketens op het strand

Vera (1973) vond bij zijn onderzoek naar het voedsel van *S. squamata*, op het strand van Schiermonnikoog, de volgen-

de bestanddelen: 30,7% afkomstig van bruinwieren, 5,8% afkomstig van groenwieren, 1,0% afkomstig van roodwieren, 1,0% aan diatomeeën, 18,5% van dierlijke oorsprong, 18,1% detritus en 35% onbekend.

De voedseldeeltjes worden met het zand waar ze op vastzitten met behulp van de palpen verzameld en naar de mond gebracht. Vera beschouwt *S. squamata* dan ook als een selectieve 'depositfeeder'. De aanvoer van dit voedsel zal een belangrijke factor zijn die de grootte en de welstand van de populatie bepaalt.

De predatoren van *S. squamata* moeten in drie groepen verdeeld worden, namelijk bentische organismen, die vanuit de bodem opereren, pelagische organismen, die zich tijdens hoogwater voeden en vogels, die dit tijdens laagwater doen. Michaelis (1971) en Behrends (1977) noemen *Eteone longa* als predator van *S. squamata*. Bij observatie bleek dat *E. longa* slechts het achtereind van *S. squamata* opeet, zonder dat de worm hierbij dood gaat.

Van de populatie *E. longa* die bij dit onderzoek aangetroffen werd mag aangenomen worden dat ze zich met *S. squamata* voeden. Michaelis (1971) vond op zandige wadplaten een verhouding tussen *E. longa* en *S. squamata* van 1:13 tot 1:1,2, terwijl op het strand van Texel een verhouding van 1:571 werd aangetroffen. Blijkbaar wordt *E. longa* in zijn verspreiding op Texel door andere factoren beperkt. Van grote invloed op de populatie van *S. squamata* mag deze soort danook niet gelden.

Thijssen (1974) en Vera (1978) noemen als pelagische predatoren van *S. squamata* *Pleuronectes platessa* (schol) en *Crangon crangon* (garmaal).

Bij onderzoek voor de kust van Schiermonnikoog bleek het voedsel van de 0-klasse schol die daar voorkomt grotendeels uit *S. squamata* te bestaan. Bij gebrek aan aantallen voor de kust van Texel zijn er geen schattingen te maken omtrent de omvang van de predatie.

Van de predatie door *Crangon* zijn nog minder gegevens bekend. Het ligt echter voor de hand aan te nemen dat *S. squamata* een belangrijke voedselbron voor deze soort vormt. Bij onderzoek naar de aktiviteitsperiodiciteit van *S. squamata* (Vera, 1978) bleek dat de dieren zich voeden in de periode tussen hoogwater en droogvallen. Gedurende deze tijd steken ze gedeeltelijk uit hun gang. In deze toestand moeten ze eenvoudig te vangen zijn, en wel gedurende een groter deel van de dag, naarmate de overspoeling langer duurt. Deze laatste factor zou mede kunnen verklaren waarom de aantallen *S. squamata* naar de laagwaterlijn toe afnemen, hoewel de voedselsituatie daar gunstiger is.

Bauer (1975) vermeldt voor de Drieteenstrandloper (*Calidris alba*) dat deze zich in het Nederlandse deel van de waddenzee voornamelijk voedt met polychaete wormen. Hij doelt hierbij op *S. squamata*. Bij experimenten op het NIOZ,

gedaan door Drs. A. Gerritsen, bleek dat deze vogelsoort in staat is *S. squamata* effectief te verzamelen. Eigen waarnemingen wijzen uit dat de dieren meelopen met de laatste golf, en in het terugtrekkende water de dieren uit de grond pikken. Blijkbaar bevindt een deel van de exemplaren van *S. squamata* zich op dat moment op een diepte die voor de vogel bereikbaar is.

Van de predatie van de Drieteenstrandloper op Texel kon een schatting gemaakt worden. Met behulp van de formule $x = 391,5 W^{0.723}$ (Lasiewski & Dawson, 1967) (x is het natgewicht aan voedsel per dag in gram, W het gewicht van het dier in kilo, $\approx 0,060$ kg) werd de consumptie per dag, per individu geschat op 51,2g natgewicht, wat ongeveer gelijk is aan 500-1000 grote exemplaren van *S. squamata*. Op jaarbasis, bij een gemiddelde populatie van ≈ 200 Drieteenstrandlopers op het Texelse strand (Drs. Cor Smit, mondeling) wordt dit 623kg AVD.

De totale Texelse populatie van *S. squamata* heeft een produktie per jaar van 92500kg AVD (25km strand, 100m breed en een produktie van 37g AVD/m², jaar). De predatie door de Drieteenstrandloper zou dan 7% van de totale produktie van *S. squamata* bedragen.

5. Samenvatting.

Gedurende de periode van 1-9-1980 tot 1-3-1981 werd aut-ecologisch en populatie-dynamisch onderzoek gedaan aan de polychaet *Scolelepis squamata* (Müller, 1789), zoals die voorkomt in de getijdenzone van het Noordzee-strand van Texel.

Hierbij werd gewerkt aan de hand van de volgende vragen:

- Wat is de levenscyclus van *S. squamata*.
- Welke (milieu)factoren bepalen de microdistributie van *S. squamata*.
- Wat is de gemiddelde biomassa, produktie en P/B-ratio van *S. squamata*.
- Welke plaats heeft *S. squamata* in de voedselketen.

De door ons aangetroffen populatie van *S. squamata* bleek opgebouwd te zijn uit twee jaarklassen: de jonge dieren vestigen zich in de zomer in het strand, maken gedurende de volgende zomer hun grootste groei door, om tenslotte in hun derde zomer te paaien en te sterven.

Er kon een grafiek gemaakt worden van het verloop van aantallen en gewichten gedurende deze periode.

Plaatselijk werden maximale aantallen van 4800/m² voor de grote wormen en 17000/m² voor de kleine wormen aangetroffen. Bij deze aantallen blijkt de som van de oppervlaktes die door de afzonderlijke individuen met hun palpen bestreken kunnen worden ongeveer gelijk aan het beschikbare oppervlak.

Met behulp van lineaire regressie werd een aantal significante korrelaties aangetoond tussen de aantallen en gewichten van *S. squamata* enerzijds, en de gemeten milieufactoren anderzijds.

Hierbij werden de twee op het tijdstip van bemonstering aanwezige jaarklassen apart behandeld.

De gevonden verspreidingspatronen laten zich het best verklaren aan de hand van de voedselsituatie en de predatiedruk. Langs de kust vinden we de hoogste aantallen en de zwaarste exemplaren op het echte strand, dat wil zeggen daar waar als gevolg van sterke waterbeweging door golven en stromingen de grootste aanvoer van voedseldeeltjes is. Aan de rand van een vlakke zandplaat werden geringere aantallen, en lichtere individuen aangetroffen.

De distributie loodrecht op de kust vertoont een interessant beeld. De beide jaarklassen vertonen wat betreft aantallen een optimumkurve, waarvan het maximum voor de grote dieren ligt rond NAP-niveau, en voor de kleine dieren rond +40cm NAP. Zowel voor de jonge als voor de oude dieren nemen de lichaamsgewichten per individu in de richting van de laagwaterlijn toe. Als verklarende factoren werden

aangemerkt de langere tijd om te eten laag op het strand, als gevolg van de langere overspoeling, en de sterkere predatiedruk laag op het strand. Voor het verschil in verdeling van groot en klein kon geen verklaring gevonden worden. Konkurrentie en mate van onrust zullen hierbij waarschijnlijk een rol spelen.

Aan de hand van gegevens over de periode van één jaar werd een gemiddelde biomassa van 22,8g AVD/m² berekend, een produktie van 56,2g AVD/m², jaar, en te zamenleverde dit een P/B-ratio op van 2,5 jaar⁻¹. Dit alles voor de gehele populatie berekend, over een zone van +90cm tot -90cm NAP. Een aparte berekening voor de jonge dieren leverde een veel hoger getal op (P/B-ratio van 5,3 jaar⁻¹). De berekende waarden werden vergeleken met uit de literatuur bekende waarden. Hierbij springt vooral de relatief hoge biomassa van het strand ten opzichte van het wad (gemiddeld 30g AVD/m², Beukema, 1979) eruit.

S. squamata, die een selectieve 'deposit-feeder' is, voedt zich voornamelijk met materiaal afkomstig van wieren, dierlijk materiaal en detritus.

Als belangrijkste predatoren van *S. squamata* konden aangemerkt worden de worm *Eteone longa*, de Drieteenstrandloper, *Calidris alba*, de Schol, *Pleuronectes platessa*, en de Gar-naal, *Crangon crangon*. De predatiedruk van *E. longa* is waarschijnlijk verwaarloosbaar klein. De Drieteenstrandloper zou naar een schatting 7%_∞ van de produktie opeten. Voor de Gar-naal en de Schol kon geen schatting gemaakt worden van de predatie, maar deze zal waarschijnlijk aanzienlijk zijn.

6. Literatuurlijst.

- Amoureux, L., 1966. Étude bionomique et écologique de quelques annélides polychètes des sables intertidaux des côtes ouest de la France. — *Arch. Zool. exp. gén.*, 107: 1-218.
- Bauer, K.M. und U.N. Glutz von Blotzheim, 1975. Handbuch der Vögel Mitteleuropas. — *Akad. Verl. gezels.. Wiesbaden*, Band 6: 603-604.
- Behrends, G. und H. Michaelis, 1977. Zur Deutung der Lebensspuren des Polychaeten *Scolecopsis squamata*. — *Senckenbergiana marit.*, 9: 47-57.
- Beukema, J.J., and 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.
- Dahl, F., 1971. Die Tierwelt Deutschlands und angrenzenden Meeresteile. — *Verb. Gustav Fischer Verlag, Jena*, 58: 1-594.
- Elliot, J.M., 1969. Some methods for the statistical analysis of samples of Benthic Invertebrates. — *Freshwater biological association, Scient. Publ.*, 25: 1-160.
- Getijtafels voor Nederland, 1980. — *Staatsuitgeverij s'Gravenhage*, 1979.
- Holme, N.A. and A.D. McIntyre, 1971. Methods for the study of marine benthos. — *Blackwell scient. publ.*, Oxford: 196-279.
- Jonge, H. de, 1963. Inleiding tot de medische statistiek. — 1: 293-301
- Joosten, J., 1971. Paaskaderkamp Texel 1971. — *C.J.N. jaarboek*, 1971: 59.
- Joyner, A., 1962. Reproduction and larval life of *Nerine cirratulus*, Fam. Spionidae. — *Proc. Zool. Soc. London*, 138: 655-666.
- Lasiewski, R.C. and W.R. Dawson, 1967. A reexamination of the relation between standard metabolic rate and body weight in birds. — *Condor*, 69: 13-23.
- Michaelis, H., 1971. Beobachtungen über die Mäander von *Scolecopsis squamata*. — *Natur u. Mus.*, 101: 501-506.
- Pannekoek, A.J., 1976. Algemene geologie. — *Tjeenk Willink. Groningen*: 458-464.
- Retière, Chr., 1967. Contribution à l'étude écologique de la macrofauna annélidienne de la plage de Lancieux (Côtes-du-Nord). — *Bull. Lab. Mar. Dinard, (n. ser.)*, 1: 5-61.
- , 1967a. Place du Spionidae *Nerine cirratulus* (Delle Chiaje) dans les sables médiolittoraux de la plage de Lancieux (Côtes-du-Nord). Interactions alimentaires des différentes espèces du groupement annélidien. — *Bull. Soc. Sci. Bretagne*, 42: 39-47.
- Richards, S.L., 1970. Spawning and reproductive morphology

- of *Scolecopsis squamata*. — *Can. Journ. of Zool.*, 48: 1369-1379.
- Swennen, C., 1952. Het strand als er niets te beleven valt. — *Zeepaard*, 11(3): 46-47; 11(5): 74-75.
- Thijssen, R., A.J. Lever and J. Lever, 1974. Food composition and feeding periodicity of 0-group Plaice (*Pleuronectes platessa*) in the tidal area of a sandy beach. — *Neth. J. Sea Res.*, 8: 269-377.
- Tijburg, M.M.J.M., 1973. Distributiepatronen en kwantitatief onderzoek van de infauna van strandzwinen. — *Doctoraal verslag, V.U.. Amsterdam*.
- Vader, W.J.M., 1969. Verspreiding en biologie van *Haustorius arenarius*, de zandvlokreeft, in Nederland (Crustacea, Amphipoda). — *Zool. Bijdr. Leiden*, 11:49-58.
- Vera, F., 1978. Voedselsamenstelling, voedselzoek- en eetgedrag en activiteitsperiodiciteit van *Scolecopsis squamata*. — *Doctoraal verslag, V.U., Amsterdam*: 1-26.
- Warwick, R.M. and R. Price, 1975. Macrofauna production in an estuarine mud-flat. — *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 55: 1-18.
- 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 Rhine, Meuse and Scheldt. — *Zool. verh., Leiden*, 126: 1-242.
- Wijvekate, M.L., 1970. Verklarende statistiek. — *Aula-boeken*, 39: 1-249.