

De draadworm *Heteromastus filiformis* (Polychaeta)

pl. nummer:
onderwerp:
bibliotheek HAREN
dienst getijdewateren
rijkswaterstaat

rijkswaterstaat
dienst getijdewateren
bibliotheek HAREN
onderwerp : 840
pl. nummer: C-11356

Ecologisch profiel

Samengesteld in opdracht van de
Hoofddirectie van de Waterstaat,
Afdeling Rijkswateren AH

Opdrachtnr : AH 005; BPRW WASYS 90

R. Bijkerk en P.I. Dekker

November 1990

De omslagtekening "Heteromastus in het wad" werd gemaakt door Dick Boshof.

De omslagtekening "Heteromastus in het wad" werd gemaakt door Dick Boshof.

De omslagtekening "*Heteromastus* in het wad" werd gemaakt door Dick Boshof.

Inhoudsopgave

Samenvatting	1
1 Inleiding	2
1.1 Kader van het onderzoek	2
1.2 Informatie-ontsluiting	2
2 Ontwikkelingen in populatiedichtheid en biomassa	3
2.1 Waddenzee en Eems-Dollard	3
2.2 Grevelingenmeer	8
2.3 Veerse Meer	9
2.4 Westerschelde	11
3 Plaats in het voedselweb	15
4 Biologie en ecologie	17
4.1 Taxonomie	17
4.2 Morfologie	17
4.3 Leefwijze, voedsel en ademhaling	18
4.4 Geografische verspreiding	19
4.5 Verticale verspreiding	21
4.6 Verspreidingsfactoren	21
4.6.1 Droogvaltijd	21
4.6.2 Diepte in het sublitoraal	21
4.6.3 Sedimentsamenstelling	21
4.6.4 Zoutgehalte	21
4.6.5 Watertemperatuur	21
4.6.6 Zuurstofgehalte	22
4.7 Reproductie	22
4.8 Populatiedynamiek	22
4.8.1 Populatie-opbouw	22
4.8.2 Groei en sterfte	23
4.8.3 Seizoensverloop	23
4.9 Migratie	24
4.10 Predatoren	24
4.11 Begeleidende soorten	25
5 Effecten van menselijke activiteiten	27
5.1 Eutrofiëring	27
5.2 Microverontreinigingen	28
5.3 Olie	29
5.4 Visserij	31
5.4.1 Kokkelvisserij	31
5.4.2 Pierenspitterij	31
5.5 Baggerwerkzaamheden	32
6 Discussie en conclusies	33
6.1 Toename door verminderde predatie ?	33
6.2 Eutrofiëring een stuurvariabele	33
6.3 Geschiktheid als monitoringsoort	34
6.4 Conclusies	35
Literatuur	36

Samenvatting

Levenswijze

De borstelworm *Heteromastus filiformis* ("draadworm") komt algemeen voor in de intergetijdezône en het sublitoraal van de Nederlandse kustwateren en estuaria. De soort prefereert fijnzandige, slikkige sedimenten. Het dier leeft permanent ingegraven op een diepte van 10 tot 40 cm en voedt zich met organisch materiaal in de anaerobe zône. Zijn voedsel bestaat voor een belangrijk deel uit bacteriën geassocieerd met organische stof (detritus). Opgeloste organische stof levert vermoedelijk een bijdrage. Ook wierfragmenten worden geconsumeerd, maar de mate van vertering is onbekend. Twee eigenschappen van het dier maken het hem mogelijk door te dringen in milieu's rijk aan organische stof: zijn tolerantie voor langdurig lage zuurstofgehalten (tot ca. $1,5 \text{ mg.dm}^{-3}$) en zijn tolerantie voor langdurig lage zoutgehalten (tot 5,5‰ Cl⁻).

Heteromastus filiformis is een tweejarige soort die zich voortplant aan het eind van het tweede levensjaar. De voortplantingsperiode ligt in de periode januari-april. De larven leven enige tijd planktonisch en vestigen zich in de loop van het voorjaar in het sediment. De verspreiding van de soort vindt vooral plaats door deze planktonische stadia. Waarschijnlijk kunnen juveniele wormen nog een secundaire migratie ondernemen.

Populatieverloop en eutrofiëring

In intergetijdegebieden van de Waddenzee en de Westerschelde zijn de dichtheden van *Heteromastus* in de periode 1978 tot omstreeks 1987 toegenomen met circa een factor vijf. In het Grevelingenmeer en Veerse Meer zijn de dichtheden toegenomen direct na de afsluitingen (resp. 1971 en 1961). Het Veerse Meer is sterk geëutrofiëerd. In het voorjaar van 1988 werden de hoogste aantallen *Heteromastus* gevonden in op-

eenhopingen van rottende zeesla. Verwacht mag worden dat de biomassa-productie van *Heteromastus* gerelateerd is aan het organisch-stofgehalte van het sediment. Meerjarige aantalsverlopen op een locatie op het Groninger wad bleken echter niet duidelijk gecorreleerd met het organisch-stofgehalte. Sommige aantalstoenames zijn bovendien zo groot dat het onwaarschijnlijk is dat ze veroorzaakt worden door een toename van organische stof op de foerageerdiepte van *Heteromastus*.

Er zijn duidelijke aanwijzingen dat de populatie-ontwikkeling in het afgelopen decennium verband houdt met een verminderde predatiedruk uitgeoefend door de zandzager, *Nephtys hombergii*. Koude winters die gepaard gaan met ijsvorming op het wad leiden tot grote sterfte onder *Nephtys*. Een jaar later kunnen relatief hoge aantallen van *Heteromastus* worden aangetroffen. In langere tijdreeksen kan dit verschijnsel geconstateerd worden, bijvoorbeeld op Schiermonnikoog (1964 en 1973), het Groninger wad (1973) en het Balgzand (1980, 1983, 1985).

In hoeverre de maximale dichtheden zijn toegenomen door eutrofiëring is niet met zekerheid te zeggen. Recente dichtheden op plaatsen in de Westerschelde zijn 50-200% hoger dan het maximum op een voorkeursstandplaats in de dertiger jaren.

Andere effecten

Uit zijn voorkomen in vervuilde bodems kan enige tolerantie worden afgeleid voor zware metalen. Olieafzetting op sedimenten belemmert de vestiging en ontwikkeling van juveniele *Heteromastus*. Een aanzienlijke sterfte (50-90%) wordt veroorzaakt door de kokkelvisserij en pierenspitterij. Baggerspeciestoringen die leiden tot enige depositie van fijn materiaal, kunnen gevolgd worden door een toename van *Heteromastus*.

1 Inleiding

1.1 Kader van het onderzoek

Bij de voorbereiding van de Derde Nota Waterhuishouding zijn van een groot aantal dier- en plantesoorten zogenaamde ecoprofielen vervaardigd. Op basis van deze literatuurstudies is een beschrijving gemaakt van de huidige en gewenste toestand van de onderscheide watersystemen, in de vorm van AMOEBA's (Verkeer en Waterstaat 1989). De profielschetsen zijn door de Rijkswaterstaat Dienst Getijdewateren gebundeld in vijf rapporten (DGW 1989a-e).

Bij de nadere uitwerking van de beleidsplannen per gebiedsdeel (zie bijvoorbeeld het Wadden Aktie Plan: Rijkswaterstaat/DGSM 1990), onstond de behoefte aan ecoprofielen van enkele nog niet eerder onderzochte soorten. In opdracht van de Hoofddirectie van de Waterstaat, Afdeling Rijkswateren, is door RDD een aanvullend ecoprofiel vervaardigd van de borstelworm *Heteromastus filiformis* ("draadworm"). Belangrijke vragen vormden de populatie-ontwikkeling in de laatste decennia, de respons op eutrofiëring en de geschiktheid als monitoringsoort.

1.2 Informatieontsluiting

Een eerste ontsluiting van de gepubliceerde ecologische en ecotoxicologische informatie is gedaan via een on-line recherche in het BIOSYS-bestand, dat terugvoert tot 1 januari 1970. Als zoek sleutel werd de naam *Heteromastus* ingevoerd. Deze recherche leverde slechts 48 referenties op. Veel informatie ligt besloten in artikelen die zich richten op de complete macrofauna van een gebied. Deze bronnen zijn aangeboord via referenties in uiteenlopende overzichtsartikelen en in relevante, recente publikaties.

De huidige en vroegere verspreiding van *Heteromastus* moest beschreven worden voor de Waddenzee, de Grevelingen, het Veerse Meer en de Westerschelde. Hierbij is gedeeltelijk gebruik gemaakt van niet-gepubliceerde bemonsteringsresultaten. Onze dank gaat uit naar de volgende personen die hun medewerking hebben verleend bij het verkrijgen van de gegevens: Dr. K. Essink, dr. J.B. Hulscher, C. Swennen, dr. J.J. Beukema, A. Fortuin, P. Meire, T. Ysebaert en J. Coosen.

2 Ontwikkelingen in populatiedichtheid en biomassa

2.1 Waddenzee en Eems-Dollard

Aanwijzingen omtrent het voorkomen van *Heteromastus filiformis* in de eerste helft van deze eeuw zijn niet gevonden. Horst (1922) vermeldt de soort niet in zijn beschrijving van de borstelwormen van de Zuiderzee. Volgens De Vos (1954) was *Heteromastus filiformis* hier één van de meest voorkomende sedentaire polychaeten van het mesohaliene deel.

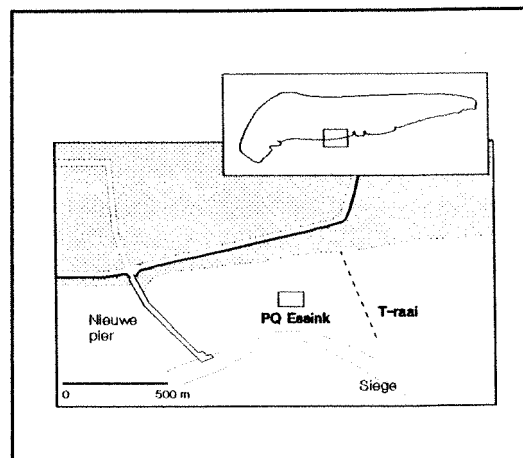
De eerste kwantitatieve gegevens, voor zover bekend, zijn verzameld in de jaren 1954 tot 1958 door leden van de Vogelwerkgroep en Strandgroep van NJN en KNNV. Zij voerden bemonsteringen uit op diverse plaatsen langs de kust. Swennen (1960) vat de resultaten van dit onderzoek samen en noemt voor *Heteromastus* dichtheden van 100-1000 individuen per m^{-2} in het voorkeursbiotoop (gemengd tot slikkig wad). Gemengd wad werd aangetroffen op grote delen van het Balgzand en onder Vlieland, slikkig wad werd bemonsterd op Wieringen bij de Normert en in de Brielse Maas op Voorne. De aantallen *Heteromastus* werden bepaald door het tellen van de verse faeceshoopjes, minstens één uur nadat het wad was gladgemaakt (Swennen, pers. med.).

Jaarlijkse, systematische bemonsteringen namen een aanvang in de zestiger jaren, op het wad onder Schiermonnikoog (1960-1974), het Groninger wad (1969-heden) en het Balgzand (1969-heden). In het Eems-Dollardestuarium werd in 1974 begonnen met monitoringonderzoek. Uit deze gegevens blijkt dat de dichtheden van *Heteromastus* in de Waddenzee van plaats tot plaats en van jaar tot jaar sterk kunnen verschillen.

Voor een beschrijving van de ontwikkelingen op langere termijn worden hieronder de waarnemingen van Schiermonnikoog, het Groninger Wad, het Balgzand en het Eems-Dollard estuarium besproken.

Schiermonnikoog

Van Schiermonnikoog stamt de tijdreeks die het verst terug gaat. De meest frequente bemonsteringen vonden plaats langs de "T-raai", een raai van ongeveer 800 m lengte in het verlengde van de palen T en de voormalige T' lopend van de kwelderrand tot de geul (figuur 1). In de periode 1960 tot 1968, werd deze raai jaarlijks bemonsterd, meestal in de maand juli, met een onderbreking in de jaren 1965-66. Aanvankelijk werden de monsternemingen verricht door leden van de NJN, later door medewerkers en studenten van het Zoölogisch Laboratorium van de RU Groningen. Het merendeel van de waarnemingen is alleen gerapporteerd in interne verslagen.



Figuur 1 Ligging van de T-raai en het PQ-Essink op het wad onder Schiermonnikoog.

De reeks T-raai-waarnemingen sluit aan bij de maandelijkse bemonsteringen van Essink in de periode 1969-1974. Deze bemonsteringen werden uitgevoerd in een permanent kwadraat (PQ) gelegen in de nabijheid van de T-raai op ongeveer 300 m vanaf de kwelderrand (figuur 1). De mediane korrelgrootte in het PQ bedroeg ca. $150 \mu m$ (Essink 1978).

De dichtheid van *Heteromastus* werd bepaald door het tellen van faeceshoopjes in proefvlakken van 0,25-1 m², door het uitzeven van steekbuismonsters over 1 mm, of door een combinatie van deze methoden.

Om actuele gegevens te verzamelen is de T-raai op 3 en 4 augustus 1990 opnieuw bezocht.

Om de T-raai- en PQ-gegevens te kunnen integreren zijn de T-raai waarnemingen uitgesplitst over de trajecten 0-200 m, 200-400 m en 400 m tot verder, gerekend vanaf de kwelderrand. Van het PQ zijn alleen de juli-waarnemingen gebruikt of, indien ontbrekend, het gemiddelde van de mei- of juni- en augustuswaarnemingen (tabel 1).

Tabel 1 Gemiddelde dichtheid (n.m⁻²) van *Heteromastus filiformis* op het wad onder Schiermonnikoog berekend over drie trajecten van de T-raai; de waarnemingen van 1969-1974 hebben betrekking op een PQ van K. Essink.

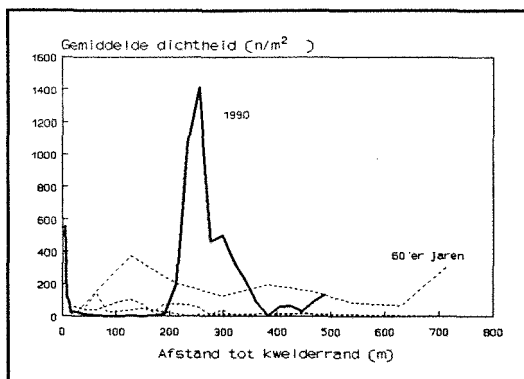
datum	0-200 m	200-400 m	400-.. m	Methode	Bron
1960 juli	223,5	0,0	0,0	zeef	Vader (1961)
1961 aug	58,5	28,1	7,1	zeef	Kanis & Vader (n.p.)
1962 juli	4,6	1,3	0,0	faeces	Beukema & Emeis (n.p.)
1963 april	1,0	0,3	0,0	faeces	Beukema (n.p.)
1964 juli	124,3	174,3	153,3	faeces	Hulscher (n.p.)
	772,0	514,7	483,2	zeef	Hulscher (n.p.)
1967 juli	44,5	40,0	43,3	faeces	Hulscher (n.p.)
	64,3	43,0	80,1	zeef	Hulscher (n.p.)
1968 juni	56,8	10,0	7,0	faeces	Hulscher (n.p.)
1969 juli		0,0		faeces	Essink (n.p.)
1970 mei/aug		3,8		faeces	Essink (n.p.)
1971 jun/aug		4,3		faeces	Essink (n.p.)
1972 jun/sep		26,8		faeces	Essink (n.p.)
1973 juli		103,7		faeces	Essink (n.p.)
1974 mei/aug		47,8		faeces	Essink (n.p.)
1990 aug	40,8	386,5	64,0	faeces	Bijkerk (n.p.)
Mediane korrelgrootte (µm) ¹⁾	150				Essink (1978)
Siltgehalte (% W/W <16 µm ¹⁾)	5				Essink (1978)

¹⁾Bepaald in 1973

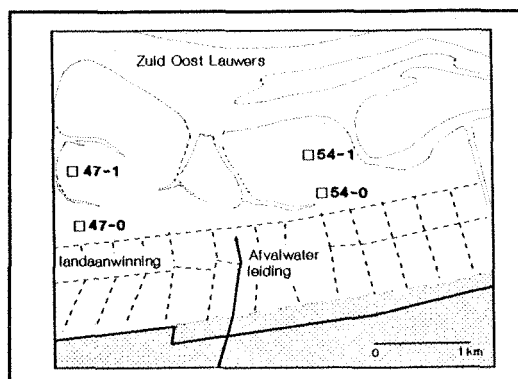
Tabel 1 laat zien dat de dichtheden van *Heteromastus* van jaar tot jaar sterk konden verschillen, zonder dat dit kan worden teruggevoerd op de gehanteerde methoden.

Bij de interpretatie van de gegevens van tabel 1 moet bedacht worden dat de verspreiding van *Heteromastus* langs de raai onregelmatig is. De gepresenteerde gemiddelden geven daardoor geen goed beeld van de reële dichtheden. In de zestiger jaren werden de hoogste dichtheden gevonden in de eerste

100 m van het transect. In augustus 1990 echter, werd op 250 m een scherpe piek gevonden van 1412 individuen m⁻² (figuur 2). Ook *Pygospio* was hier talrijk. De gemiddelde dichtheid buiten deze zône, op het echte 'Arenicola-wad', bedroeg in augustus 1990 slechts 1 tot 10 individuen per m⁻². Alleen in de eerste 15 m van de raai werden hogere dichtheden van 100-600 m⁻² aangetroffen. Ook in de zestiger jaren kwamen dergelijke dichtheden voor op het hogere deel van dit wad.



Figuur 2 Verspreiding van *Heteromastus filiformis* langs de T-raai, Schiermonnikoog, in de zestiger jaren en in 1990.



Figuur 3 Ligging van de PQ's op het Groninger wad.

Het Groninger Wad

Door Essink is in de periode 1968-1974 onderzoek verricht naar de effecten op de bodemfauna, van afvalwaterlozingen via de persleiding van Hoogkerk (zie Essink 1978). Bij dit onderzoek werd een aantal permanente kwadraten (PQ's) meerdere malen per jaar bemonsterd. Figuur 3 toont de ligging op het Groninger wad. Na 1974 zijn deze PQ's opgenomen in een monitoringprogramma voor bodemfauna van het RIZA en later DGW.

De gegevens over *Heteromastus* vormen helaas geen consistente reeks. Kwantitatieve gegevens zijn alleen beschikbaar voor de periode 1969-1974 (abundantieschattingen op basis van faecestellingen) en voor de jaren 1976, 1988 en 1989 (biomassabepalingen aan steekbuismonsters). In de periode september 1982-1987 is alleen de aan- of afwezigheid in steekbuismonsters vastgesteld.

De gegevens van deze PQ's zijn samengevat in tabel 2.

Tabel 2 Dichtheid en biomassa van *Heteromastus filiformis* in vier proefvlakken op het Groninger wad (de getallen uit 1969-1976 zijn zomergemiddelden, die uit 1988 en 1989 zijn gemiddelden van bepalingen in voorjaar en herfst) (Bron: Essink 1978, DGW).

Variabele	Jaar	47-0	47-1	54-0	54-1
Dichtheid (n.m ⁻²)	1969	11	0	53	< 1
	1970	104	1	219	17
	1971	77	< 1	235	180
	1972	98	< 1	317	438
	1973	18	< 1	2180	286
	1974	3	< 1	937	2780
Biomassa (g AVDW.m ⁻²)	1976	< 0,1	0	2,6	1,5
	1988	12,4	0,8	19,3	0,3
	1989	11,6	0,4	15,6	< 0,1
Mediane korrelgrootte (µm)	1973	120-145	125	110-135	120-140
Silt-gehalte (% W/W <16 µm)	1973	5-12	5-9	9-16	6-14
Organisch-stofgehalte (% W/W)	1973	7-15	< 7	7-15	< 7

Ook uit de PQ-gegevens komt een aanzienlijke variatie naar voren in de ruimtelijke en temporele verspreiding van *Heteromastus*. De populatietoename na 1969 in de PQ's 54-0 en 54-1 zou verband kunnen houden met de ingebruikname, in september 1969, van de persleiding waarmee afvalwater werd aangevoerd van de suikerfabrieken te Groningen en Hoogkerk. De aantalsvariaties correleerden echter niet met het organisch-stofgehalte van het sediment (Essink 1978). Opvallend is ook dat op Schiermonnikoog een vergelijkbare aantalsontwikkeling optrad in de periode 1969-1974 (tabel 1). Gaat men uit van een individuele biomassa van 1,5 mg AVDW (Essink *et al.* 1987), dan liggen de dichtheden in 1989 in de orde van < 70 (54-1) tot 10000 m^{-2} (54-0).

Het Eems-Dollard estuarium

Heteromastus filiformis komt in het gehele estuarium voor, zowel in de geulen als op de droogvallende platen. In de zeventiger jaren troffen Van Arkel en Mulder (1979 en 1982) de hoogste dichtheden aan in het middengebied (op de Hond, de Paap en in het zuidelijk deel van de Bocht van Watum) en in het westelijk deel van de Dollard (op de Heringsplaat, De Laagte en de Hooge plaat). Voor enkele locaties werden dichtheden berekend van 1200 tot meer dan 2000 m^{-2} . In 1985 is de Dollard opnieuw bemonsterd, door medewerkers van DGW (Essink *et al.* 1987). Tabel 3 geeft de gemiddelde dichtheden en biomassa's uit de drie onderzoeken.

Tabel 3 Dichtheid en biomassa van *Heteromastus filiformis* op de platen in het Eems-Dollard estuarium, in 1974 (okt-nov)/1975 (mrt-apr), 1979 (zomer) en 1985 (jun-jul) (Bronnen: Van Arkel & Mulder 1979, 1982, Essink *et al.* 1987).

Variabele	Dollard			Middengebied	
	1974	1979	1985	1975	1979
Totaal aantal plaatmonsters	106	60	155	60	35
Frequentie van <i>Heteromastus</i> (%)	70,8	48,3	73,5	68,3	91,4
Gemiddeld over alle monsters					
Dichtheid (n.m^{-2})	425	378	287	356	836
Biomassa (g AVDW.m^{-2})	0,40	0,24	0,43	0,39	0,69
Gemiddeld over de monsters met <i>Heteromastus</i>					
Dichtheid (n.m^{-2})	600	782	390	521	914
Biomassa (g AVDW.m^{-2})	0,57	0,50	0,58	0,68	0,91

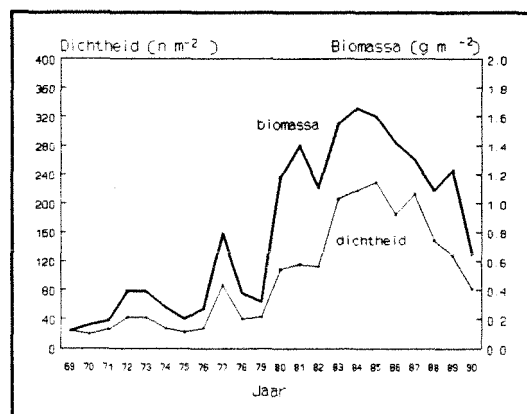
Op de platen in de Dollard blijkt de biomassa in 1985 overeen te komen met die in 1974. De dichtheid echter lijkt afgenomen. In alledrie de studies werden de monsters gespoeld over een 1 mm zeef. Overigens leiden de gegevens uit 1974 en 1979 tot

opvallend lage individuele biomassa's (resp. 0,9 en 0,6 mg AVDW). Wat het middengebied betreft waren de waarden in 1979 significant hoger dan in 1974 (Van Arkel & Mulder 1982). De auteurs wijzen op de moeilijkheid deze soort kwantitatief te bemonsteren.

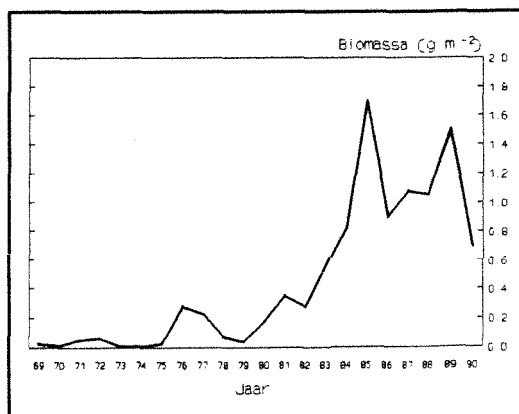
Balgzand

Van het Balgzand is een lange serie gegevens verzameld over de periode 1970-heden, door dr. J.J. Beukema van het NIOZ. In dit platengebied zijn 12 transecten van 1 km lengte en 3 kwadraten van elk 900 m² gesitueerd (Beukema 1988). Bij de bemonstering worden steekbuizen gebruikt waarmee cores van 30 à 40 cm (sinds 1970) worden verzameld (Beukema 1974a). Langs de transecten worden één tot tweemaal per jaar 50 monsters genomen (totaal 0,7 of 0,45 m² per transect), in de kwadraten minstens viermaal per jaar 9-16 (elk van 0,1 m²). De monsters worden uitgezeefd over 1 mm.

Omstreeks de helft van het Balgzand is "gemengd wad" met een mediane korrelgrootte van 130-160 µm en 2-5% slib, hier gedefiniëerd als de deeltjes < 60 µm (Beukema 1974a). Op het hoger gelegen deel onder de kust komt slikkig wad voor met een mediane korrelgrootte van 80-130 µm en een siltgehalte van meer dan 5%; dit gebied beslaat een oppervlakte van ongeveer 20%. Het geëxponeerde, noordelijke deel van het Balgzand bestaat uit zandig wad met een mediane korrelgrootte van 160-200 µm en minder dan 1% slib (Beukema 1974a). Deze sedimenteigenschappen zijn bepaald omstreeks 1970 en zijn in grote trekken ongewijzigd gebleven (Beukema, pers. med.).



Figuur 4 Dichtheid en biomassa van *Heteromastus* op het Balgzand; voorjaarsgemiddelden van alle (15) locaties (Bron: Beukema n.p.).



Figuur 5 Biomassa van *Heteromastus* op het Balgzand; voorjaarsgemiddelden van een zandig deelgebied (Bron: Essink & Beukema 1988, Beukema n.p.).

Het verloop van de dichtheid en biomassa van *Heteromastus filiformis* is weergegeven in figuur 4. De waarden in deze figuur zijn voorjaarsgemiddelden berekend over de 15 locaties (12 transecten, 3 kwadraten), dus met zowel zandige als slikkige sedimenten. Figuur 5 toont het tijdsverloop van de biomassa op de vrij zandige locaties.

Uit deze figuren blijkt de biomassa van *Heteromastus* op het Balgzand-als-geheel in de periode 1980-1985 te zijn toegenomen met een factor 5 ten opzichte van de waarden in de zeventiger jaren. De stijging is vooral sterk op de vrij zandige stations, waar de toename een factor 20 bedraagt. Heel recent tekent zich weer een daling af.

2.2 Grevelingenmeer

Het huidige, getijloze Grevelingenmeer kwam tot stand door de afsluiting van de Grevelingendam, aan de zijde van de Krammer, in 1964 en de voltooiing van de Brouwersdam, aan de Noordzeekant, in 1971. In de daaropvolgende zeven jaar daalde het chloridegehalte van 17 ‰ naar 12 ‰ in 1978 (Nienhuis 1986). In mei 1978 kwam een doorlaatwerk in de Brouwersdam gereed, waarmee Noordzeewater opnieuw in het Grevelingenmeer kon worden gelaten. De watertoevoer vanuit de Noordzee via deze Brouwerssluis bedraagt omstreeks 85% van de totale waterbelasting op het Grevelingenmeer (Nienhuis 1986). Al in de loop van 1979 kwam het chloridegehalte hierdoor weer terug op het niveau van 16 à 17 ‰, zonder de fluctuaties van vóór 1964 (zie Peelen 1967).

De verspreiding en productie van de bodemfauna in de jaren voor de afsluiting van de Brouwersdam zijn gerapporteerd door Wolff en De Wolf (1977). *Heteromastus filiformis* werd aangetroffen op 19% van de locaties in het intergetijdegebied en was hier een relatief minder talrijke soort. Anders dan bij de meeste andere polychaeten was de frequentie van voorkomen in het sublitoraal slechts weinig lager: 16,5%.

De bijdrage van *Heteromastus* in de macrozoöbenthosbiomassa van de Grevelingen was gering, zodat de soort niet geselecteerd werd in het productie-onderzoek van Wolff en De Wolf.

Ook na de afsluiting is *Heteromastus filiformis* een algemene soort gebleven in het Grevelingenmeer (Lambeck & Pouwer 1986), die alleen op de slibrijkere locaties een behoorlijke aantalsdichtheid bereikt (Valentijn 1981). Het bestandsonderzoek dat sinds 1981 is uitgevoerd door het DIHO en in 1989 is voortgezet door DGW, concentreert zich op organismen groter dan *Heteromastus*. Bodemdieren die een belangrijke bijdrage leveren aan de zoöbenthosbiomassa in het huidige Grevelingenmeer zijn de schelpdieren *Crepidula fornicata*, *Nassarius reticulatus*, *Mytilus edulis*, *Littorina littorea*, *Ostrea edulis*

en *Cerastoderma* spp. en de polychaeten *Nephtys hombergii* en *Nereis* spp. (Lambeck et al. 1985, 1986, 1987 en 1989; Fortuin & Altena in druk).

Om twee redenen is de gebruikte methode niet gericht op een kwantitatieve bemonstering van *Heteromastus filiformis*. Op de locaties dieper dan 2 m wordt gebruik gemaakt van een Van-Veenhapper. Afhankelijk van het sediment zal deze happer 5 cm tot omstreeks 10 cm diep in de bodem doordringen (Beukema 1974b), terwijl zo'n 60 tot 90% van de *Heteromastus*-biomassa tussen 5 en 20 cm diepte gevonden wordt (Valentijn 1981).

Op de tweede plaats wordt de verzamelde fauna bij de verwerking in het lab nagespoeld op een 3 mm/1 mm zeefcombinatie. Alleen van de dieren die achterblijven op een 3 mm zeef worden per soort de aantallen en de biomassa (AVDW) bepaald. De 1 mm-fractie, met daarin het grootste deel van de *Heteromastus*-biomassa (Valentijn 1981, p 104), wordt alleen gebruikt voor kwalitatieve beschrijvingen. De grotere *Heteromastus*-individuen die nu en dan achterblijven op de 3 mm zeef worden niet bij deze fractie gerekend (Fortuin & Altena in druk).

Kwantitatieve gegevens omtrent de verspreiding van kleinere polychaeten zijn verzameld door Valentijn (1981) in 1977. In de periode maart-oktober werden drie permanente stations bemonsterd, die representatief werden geacht voor het Grevelingenmeer. De monsters werden genomen met steekbuizen en verdeeld in een toplaag (0-5 cm) en een "bodem"laag (5-20 cm). De toplaag werd uitgezeefd over 0,3 mm en de bodemlaag over 1 mm, nadat gebleken was dat het uitspoelen van deze laag over 0,3 mm vrijwel geen dieren opleverde. De gevonden abundantie en biomassa's, gemiddeld over de periode maart-oktober, staan in tabel 4. De totale biomassa van het macrozoöbenthos in het meer vertoonde in 1977 een absolute piek van omstreeks 45 g AVDW m⁻² (Lambeck 1986). Deze piek werd geïnterpreteerd als een fors herstel van de inzinking die optrad na de sluiting van de Brouwersdam.

Tabel 4 Dichtheid en biomassa van *Heteromastus filiformis* in het Grevelingenmeer; de gepresenteerde waarden zijn gemiddelden over de periode maart-oktober (Bron: Valentijn 1981).

Station	Jaar	Dichtheid (n m ⁻²)			Biomassa (g AVDW m ⁻²)			Methode
		0-5 cm	5-20 cm	totaal	0-5 cm	5-20 cm	totaal	
A	1973			0				Steekbuis
	1974			207,1				Steekbuis
	1977	7,8	72,5	80,2	24,1	274,8	298,9	Steekbuis
B	1971			5,0				Happer
	1972			10,9				Happer
	1973			10,5				Happer
	1974			107,0				Happer
	1977	25,9	191,5	217,4	58,5	340,1	398,6	Steekbuis
C	1973			707,3				Happer
	1974			784,3				Happer
	1977	864,4	804,9	1669,3	830,5	1129,4	1959,9	Steekbuis

Bij een vergelijking met eerdere bemonsteringsgegevens van Sandee, gepresenteerd in Valentijn (1981, pp 86-87) en opgenomen in tabel 4, lijkt ook *Heteromastus* een toename te hebben doorgemaakt in de jaren na de afsluiting (in aanmerking genomen dat Sandee op de stations B en C gebruik maakte van een Van Veenhapper). Station C, waar de hoogste dichtheden werden geconstateerd, onderscheidde zich van de andere twee door een sediment van relatief fijn, slibrijk zand, met relatief veel detritus en een relatief dunne aerobe bovenlaag (Valentijn 1981).

2.3 Veerse Meer

Door de voltooiing van de Zandkreekdijk in 1960 en de Veersedijk in 1961, werd het huidige Veerse Meer afgesloten van Oosterschelde en Noordzee. Sinds die tijd kent het waterbeheer een zomerpeil op NAP en een winterpeil op NAP -0,70 m, met sinds 1970 een tussenpeil van NAP -0,30 m in de nazomer en herfst (Directie Zeeland 1990). De peilverhoging komt tot stand door het

inlaten van Oosterscheldewater via de Zandkreekdijk. Bepalend voor de kwaliteit van het meer is het voedselrijke water uit de omringende polders en uit het kanaal door Walcheren, dat in het meer terecht komt. Het chloridegehalte in g.l⁻¹ schommelt de laatste tien jaar tussen 8 ('s winters) en 12 ('s zomers; Seys & Meire 1988b). In dit getijloze, brakke en sterk geëutrofiëerde meer ontwikkelt zich elke zomer een omvangrijke zeesla-vegetatie, zijn grote delen van de bodem bedekt met een laag slib rijk aan organische stof en is de zuurstofhuishouding problematisch, met name in de diepere putten. Momenteel wordt dan ook gezocht naar een alternatief waterkwantiteitsbeheer.

Met het oog op deze beheerswijziging zijn in 1987 en 1988 inventarisaties uitgevoerd van het macrozoöbenthos (Seys en Meire 1988a, Seys *et al.* 1988). In 1989 is een bestandsopname verricht ten behoeve van het DGW-project BIOMON (Fortuin & Brummelhuis, in druk). Voorts hebben Seys en Meire (1988b) een overzicht gemaakt van de benthische macrofauna over de periode 1959-1988.

Tabel 5 Dichtheid, biomassa en individuele biomassa (+/- S.D.) van *Heteromastus filiformis* binnen drie delen van het Veerse Meer; data: 15 okt. 1987, 30 mrt. 1988, eind augustus 1989 (Bronnen: Seys & Meire 1988a, Seys et al. 1988, A. Fortuin n.p.).

Variabele	Jaar	West	Midden	Oost	Significantie
Dichtheid (n m ⁻²)	1987	724±572	583±809	572±760	ns
	1988	1520±1198	2134±1631	1756±1825	ns
	1989	1759±2107	1363±1403	2407±3871	ns
Biomassa (g m ⁻²)	1987	0,71±0,91	0,35±0,49	0,47±0,62	ns
	1988	1,09±1,21	1,57±1,12	1,17±1,10	ns
	1989	1,70±2,09	1,55±2,36	1,48±1,41	ns
Indiv. biomassa (mg)	1987	0,74±0,57	0,70±0,60	0,96±1,19	ns
	1988	0,96±0,94	0,88±0,62	0,74±0,44	ns
	1989	1,80±2,80	1,38±1,77	3,04±7,41	ns
Aantal waarnem. (n)	1987	17	14	17	
	1988	17	14	17	
	1989	19	15	14	

Tabel 6 Dichtheid, biomassa en individuele biomassa van *Heteromastus filiformis* binnen vijf dieptezônes in het Veerse Meer; data: 15 okt. 1987, 30 mrt. 1988, eind augustus 1989 (Bronnen: Seys & Meire 1988a, Seys et al. 1988, A. Fortuin n.p.).

Variabele	Jaar	0-1 m	1-2 m	2-4 m	4-7 m	7-.. m	Significantie
Dichtheid (n m ⁻²)	1987	nd	580	724	688	478	ns
	1988	nd	1620	2377	1658	737	ns
	1989	480	1766	3845	1786	484	p < 0,001
Biomassa (g m ⁻²)	1987	nd	0,51	0,44	0,52	0,62	ns
	1988	nd	0,81	1,60	1,40	1,01	ns
	1989	2,66	1,28	2,32	1,20	0,25	p < 0,001
Indiv. biomassa (mg)	1987	nd	0,58	0,60	0,53	1,50	ns
	1988	nd	0,71	0,71	0,87	1,60	ns
	1989	7,64	0,85	0,61	0,96	0,62	p < 0,01
Aantal waarnem. (n)	1987	0	8	15	13	12	
	1988	0	13	18	10	7	
	1989	9	7	13	9	10	

Heteromastus filiformis is één van de soorten die voor de afsluiting van het Veerse Meer vrijwel ontbraken (Seys & Meire 1988b). Direct na de afsluiting trad een sterke populatietoename op. Tabel 5 laat zien dat er in de

laatste jaren geen aantoonbaar verschil is tussen de drie onderscheide gebiedsdelen: West (Veersedam-Veere), Midden (Veere-Middelplaten) en Oost (Middelplaten-Zandkreekdam), wanneer de gegevens

onderworpen worden aan een non-parametrische Kruskal-Wallis analyse. Wat naar voren komt is een aanzienlijke bestandsfluctuatie, die gedeeltelijk het gevolg zou kunnen zijn van het verschil in bemonsteringstijdstip. Seys en Meire (1988b) constateren dat in het voorjaar van 1988 de hoogste biomassa's voorkwamen in monsters met veel dood, gefragmenteerd wier.

De invloed van de diepte is alleen in 1989 significant (tabel 6). Net als in de voorgaande twee jaar was de gemiddelde dichtheid het hoogst in de dieptezône NAP -2 tot -4 m. Opvallend is de hoge individuele biomassa in de zône NAP 0 tot -1 m, een zône die alleen in 1989 werd bemonsterd. Feit is dat juist op deze meest ondiepe locaties gebruik werd gemaakt van steekbuizen, terwijl de overige monsters verzameld werden met behulp van een Van Veenhopper (Seys & Meire 1988a, Seys *et al.* 1988, Fortuin & Brummelhuis, in druk).

2.4 Westerschelde

Veel meer dan het Eems-Dollard estuarium wordt de dynamiek in de Westerschelde beheerst door baggerwerkzaamheden, met name in het oostelijk deel. In de periode 1960-heden is het onderhoudsbaggerwerk op de drempels in de Zeeschelde en Westerschelde verdubbeld. Momenteel wordt jaarlijks 10 à 12 miljoen m³ gebaggerd (Werkgroep Waterbeheer Westerschelde 1989a, p 13-15). Het grootste deel van de gebaggerde specie wordt weer teruggestort in het estuarium. De belangrijkste stortlocaties bevinden zich in de Schaar van de Noord, de Schaar van Waarde, in het Speelmansgat en op het Konijneschor. Deze ingrepen in de morfologie leiden tot een versterking van de natuurlijke dynamiek, waardoor gebieden ontstaan die op een kleine tijdschaal morfologisch instabiel zijn. Vanaf de stortlocatie in de Schaar van Waarde bijvoorbeeld, worden tijdens vloed grote hoeveelheden sediment getransporteerd naar de Platen van Walsoorden en Valkenisse. Sinds 1970 is hierdoor het oppervlakte van

dit platengebied toegenomen met een factor drie (Werkgroep Waterbeheer Westerschelde 1989a, p 30). Dit gebied is arm aan macrofaunasoorten. De aan bodemfauna rijkste gebieden zijn te vinden op de slikken langs de zuidelijke oever, op de Rug van Baarland en de Brouwerplaat, op de Middelplaten en op het zuidelijk deel van de Hooge Platen en Lage Springer. Het aantal soorten in het brakke deel is al enkele tientallen jaren lager dan men op grond van gradiënten in andere estuaria zou verwachten; microverontreinigingen en de tot 1981 optredende lage zuurstofgehalten zijn mogelijke oorzaken (Werkgroep Waterbeheer Westerschelde 1989b).

Intergetijdegebieden

Vanaf 1978 zijn vrijwel jaarlijks bemonsteringen verricht van bodemfauna in de intergetijdezône. Gegevens van voor die tijd hebben voornamelijk betrekking op het sublitoraal (bemonsteringen van Wolff in de periode 1970-1973) of op slikgebieden nabij de Belgisch-Nederlandse grens (Leloup & Konietzko 1956). Een tijdreeks van tien jaar is echter alleen beschikbaar voor twee locaties, één op de westelijke Middelplaat en één op de Platen van Valkenisse.

Figuur 6 toont het verloop van de dichtheid van *Heteromastus*. Duidelijk is het verschil tussen de lagere dichtheden in het voorjaar (maart/april) en de hogere in het najaar (september) op de Platen van Valkenisse. Ten opzichte van 1978 is sprake van een stijgende tendens op beide locaties. Vreemd genoeg werd in het najaar van 1988 in de monsters van Valkenisse nauwelijks *Heteromastus* gevonden, terwijl de dichtheid in februari hier nog geschat werd op 1851 m⁻². De bemonsteringen werden in dit jaar door twee verschillende instituten verricht op nabijgelegen, maar niet identieke stations (zie Janssen *et al.* 1988 en Vanhooren 1989).

Voor een beeld van de ruimtelijke verspreiding van *Heteromastus* zijn er resultaten van najaarsbemonsteringen door Vermeulen (1980), Meire en Develter (1988) en Vanhooren (1989).

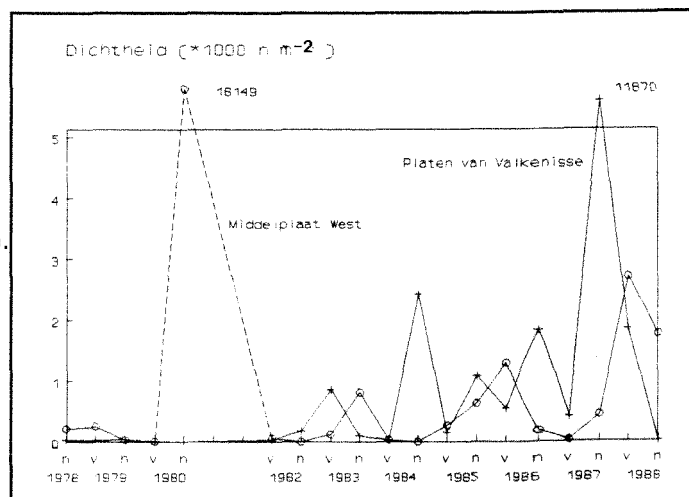
Tabel 7 Dichtheid (n.m^{-2}) en biomassa (g AVDW m^{-2}) van *Heteromastus* in het najaar op slikken in de Westerschelde, gerangschikt van west naar oost (Bronnen: Vermeulen 1980, Meire & Develter 1988, Bollebakker et al 1989, Vanhooren 1989).

	Hoofd plaat	Paulina polder	Slikken Waarde	Baalhoek	Saeftinghe	Bath	Appelzak
Dichtheid							
1978	440			1403			
1987	12458	3687	829	5016	652	1948	2664
1988	15450	11947	3327				
Biomassa							
1978	1,64			4,72			
1987	10,48	6,39	16,75	7,34	1,82	1,12	0,39
1988	43,28	18,66	nd				

Tabel 8 Dichtheid (n.m^{-2}) en biomassa (g AVDW m^{-2}) van *Heteromastus* in het najaar op plaatgebieden in de Westerschelde, gerangschikt van west naar oost (Bronnen: Vermeulen 1980, Janssen et al. 1988, Meire & Develter 1988, Vanhooren 1989).

	Lage Springer	Middel platen W	Middel platen O	Molen plaat	Ossenis West	Ossenis Oost	Valkenis
Dichtheid							
1978		217	0	37	13	10	37
1987	14424	437	629	6144	7409	?	11870
1988	3773	899	0		377	0	?
Biomassa							
1978		0,03		0,27	0,03	0,01	0,13
1987	13,28	nd	0,18	7,37	4,02	0,06	1,63
1988	16,94	2,86			1,10		0,12

Figuur 6
Verloop van de dichtheid van *Heteromastus* op twee plaatgebieden in de Westerschelde (v = voorjaar, n = najaar) (Bronnen: Heip et al. 1986, Janssen et al 1988, Vanhooren 1989).



Uit de diverse bemonsteringslocaties zijn alleen de punten uit overeenkomstige gebiedsdelen geselecteerd (tabel 7 en 8). De interpretatie van temporele ontwikkelingen blijft natuurlijk moeilijk, maar over de hele linie lijken de dichtheden van *Heteromastus* in de afgelopen tien jaar te zijn toegenomen. Alleen de recent geconstateerde toename op de Slikken van Waarde kan direct in verband worden gebracht met speciëstoringen (zie 5.4).

Opvallend tenslotte, zijn de grote discrepanties tussen dichtheden en corresponderende biomassa's.

Sublitoraal

Bemonsteringen in het sublitoraal zijn recent verricht door Ysebaert c.s. Wij beperken ons hier tot hun conclusies.

In het westelijk deel van het estuarium is het aantal soorten in het sublitoraal hoger dan in het litoraal; dichtheid en biomassa zijn echter lager. Dit geldt ook voor *Heteromastus*, al kan een effect van de gebruikte Van-Veenhapper niet uitgesloten worden. *Heteromastus* is hier de meest voorkomende soort. Zijn gemiddelde dichtheid en biomassa bedragen respectievelijk 174 m^{-2} en $0,31 \text{ g AVDW m}^{-2}$ (Ysebaert & Meire 1990).

In het sublitoraal rond de Platen van Valkenisse zijn dichtheid en vooral biomassa van het zoöbenthos nog lager; in de beginjaren 70 was dit ook het geval. De meest voorkomende taxa zijn *Bathyporeia* en *Haustorius*. Voor *Heteromastus* bedroegen de gemiddelden resp. 11 m^{-2} en $0,058 \text{ g AVDW m}^{-2}$ (Ysebaert *et al.* 1990).

3 Plaats in het voedselweb

De tekst in dit hoofdstuk vormt een beknopte toelichting (zonder referenties) bij figuur 7, waarin de koolstofstromen van en naar het volwassen dier zijn geschematiseerd. In hoofdstuk 4 wordt dieper ingegaan op de ecologie van deze polychaet.

Heteromastus is vermoedelijk in staat tot een netto opname van opgeloste organische stof via de lichaamswand, zoals bekend is van onder andere *Capitella capitata*. De relatief hoge oppervlakte/volume-verhouding van het dier kan hierbij belangrijk zijn.

Voeding

Heteromastus filiformis leeft als volwassen dier ingegraven in de bodem van zoute tot brakke wateren. Het dier eet het sediment in de anaerobe zone op 10 tot 40 cm onder het bodemoppervlak en voedt zich met de organische fractie hiervan.

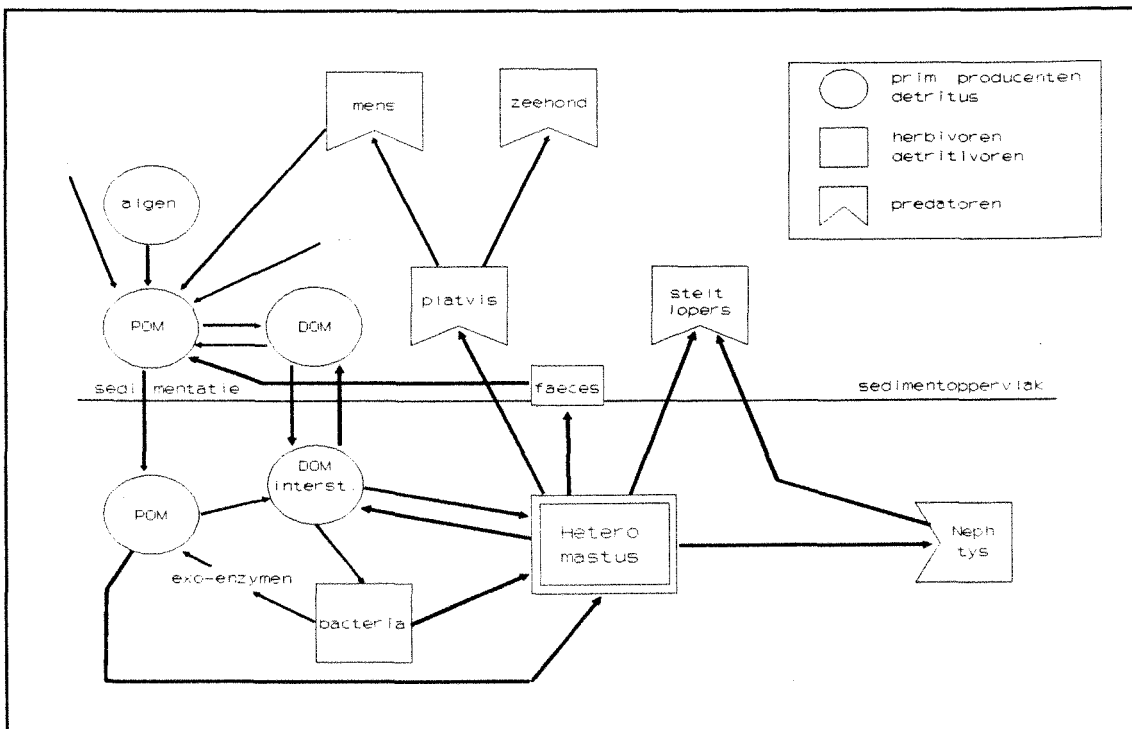
In het algemeen zijn het waarschijnlijk in hoofdzaak bacteriën die *Heteromastus* tot voedsel dienen, omdat het detritus op deze diepte in hoge mate refractair zal zijn. Wel zijn in het Veerse Meer relatief hoge aantallen gevonden in dode pakketten zeesla.

Predatie

Juvenielen worden gegeten door platwormen, krabben, garnalen en bodemvissen.

Het volwassen dier wordt gepredeerd door carnivore polychaeten als *Nephtys hombergii* en door platvissen als schol en bot. In de meeste gevallen happen deze vissen alleen de staarteinden af.

Hetzelfde zal gelden voor steltlopers, omdat de worm gemakkelijk afbreekt. Het dier wordt gegeten door de rosse grutto; gegevens over andere, Europese vogelsoorten zijn niet bekend.

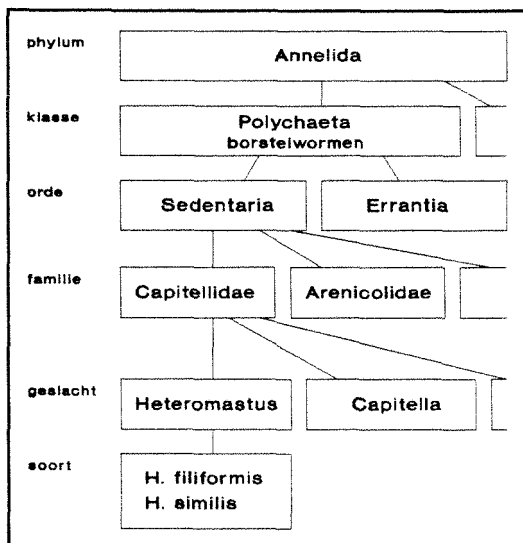


Figuur 7 Plaats van *Heteromastus filiformis* in het voedselweb; de pijlen geven de richting van de meest relevante koolstofstromen aan.

4 Biologie en ecologie

4.1 Taxonomie

Heteromastus filiformis werd in 1864 beschreven door Claparède onder de soortnaam *Capitella filiformis*. De geslachtsnaam *Heteromastus* (McIntosh 1885) werd voor deze soort het eerst gebruikt door Eisig (1887; zie Hartmann-Schröder 1971). De taxonomische status van dit genus naast *Capitella* is wellicht nog een punt van discussie (cf. Hutchings & Rainer 1982). *Heteromastus filiformis* maakt deel uit van de familie der Capitellidae, met onder andere *Capitella capitata* en *Notomastus latericeus* (figuur 8). *H. filiformis* is in het palearctische gebied de enige soort van dit geslacht. De soort *H. similis* is bekend uit Japan (Nakao 1979) en Brazilië (Orensanz & Gianuca 1974).



Figuur 8 Systematische positie van *Heteromastus filiformis*.

4.2 Morfologie

Uitwendig

Heteromastus filiformis is een lange, dunne worm, zonder opvallende aanhangsels (figuur 9); draadworm zou een toepasselijke Nederlandse benaming kunnen zijn.

Volwassen exemplaren hebben een lengte van 8 tot 18 cm en zijn maximaal 1 mm in doorsnede (Hartmann-Schröder 1971). Het lichaam is opgebouwd uit meer dan 150 segmenten. Het voorste gedeelte is rood van kleur en het achterste deel gelig tot roodachtig-groen. Door de darminhoud maakt deze doorschijnende worm echter meestal een grauwe indruk.

Heteromastus bezit geen kaken, evenals de andere leden van de familie Capitellidae. Het prostomium (de "kop") is vaak gedeeltelijk teruggetrokken in het peristomium, dat de overgang vormt naar het borststuk. Juvenielen bezitten op de kop twee velden van kleine oogvlekken, die bij het ouder worden kunnen verdwijnen (Hartmann-Schröder 1971).

Het borststuk wordt gevormd door 12 segmenten, waarvan de laatste vijf tot zes aan buik- en rugzijde haken bezitten. De achterste vier segmenten zijn elk voorzien van een paar geslachtsopeningen.

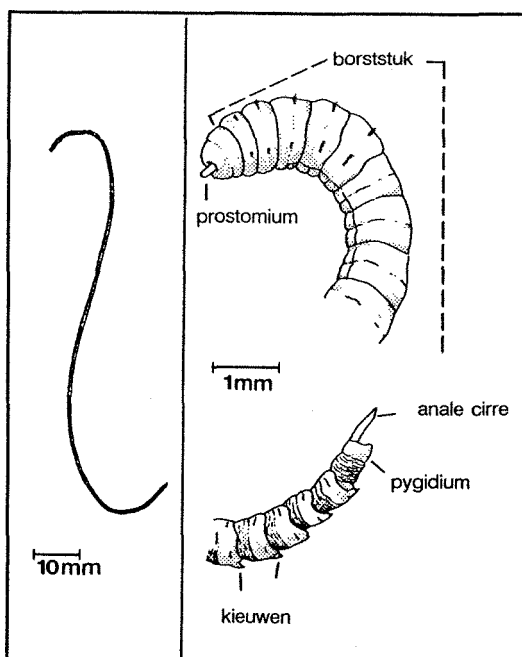
De eerste segmenten van het achterlijf zijn langer dan die van de borst. Naar achter toe worden zij geleidelijk korter. Vanaf het 80^e segment bevinden zich aan de buikzijde kleine, tongvormige aanhangsels die als kieuwen worden beschouwd (Hartmann-Schröder 1971). Na het laatste segment volgt het pygidium met de anus.

Het aantal borstsegmenten en de aanwezigheid van kieuwen vormen systematische kenmerken binnen de familie.

Inwendig

Het verteringskanaal van *H. filiformis* is, overeenkomstig de bouw der Annelida, een rechte buis lopend van de mond tot de anus (Barnes 1980). Excretie vindt plaats via nephridia (vergelijkbaar met nieren), waarvan zich in elk segment 1 paar bevindt. Capitellidae hebben geen bloedvatensysteem; intern transport loopt via de vloeistof in de lichaamsholte. De voortbeweging vindt plaats door golven van peristaltische samentrekkingen van de lengte- en kringspieren, die

zich in elk van de lichaamssegmenten bevinden.



Figuur 9 *Heteromas filiformis*; habitus met de kop en het achterlijf in detail (Naar : Hartmann-Schröder 1971).

4.3 Leefwijze, voedsel en ademhaling

Subsurface deposit-feeder

H. filiformis leeft permanent ingegegraven in de anaerobe sedimentzone, waar hij fijne, onregelmatig vertakte gangen aanlegt (zie omslagfiguur). Het gangenstelsel bestaat uit een defaecatiekanaal dat van het oppervlak min of meer loodrecht naar beneden loopt tot een diepte van 10 tot 40 cm. Vanaf dit punt lopen een aantal onregelmatig vertakte voedselgangen, die gevormd worden door het etende dier. Deze voedselgangen worden voortdurend verlegd. De opname van sediment vindt plaats met behulp van de uitstulpbare, zakvormige "slokdarm". Bij de Capitellidae scheidt het slokdarmepitheel mucus af, die volgens Fauchald en Jumars (1979) een rol zou kunnen spelen bij de selectie van particulier organisch materiaal uit de matrix van zwaardere, anorganische sedimentdeeltjes. De vraag is of *Heteromastus*

mucus produceert. Volgens Linke (1939, p 314) en Jepsen (1965, p 278) zijn de wanden van de gangen met slijm verstevigd, terwijl Pals en Pauptit (1979) beweren dat een mucineuze laag ontbreekt.

In het algemeen zijn bacteriën vermoedelijk het voornaamste voedsel voor *Heteromastus*. Aller en Yingst (1985) vonden in de faeces van deze worm een beduidend lager gehalte aan bacteriën dan de $8 \cdot 10^{10} \text{ g}^{-1}$ in het sediment rond de voedselgangen. Het verschil bedroeg minstens een factor tien, maar is uit hun publicatie niet exact af te leiden.

Onderzoek naar de opname van detritus door depositfeeders, zowel epi- als suprabenthisch, heeft aangetoond dat de opgenomen koolstof primair afkomstig is van de bacteriën die bij de afbraak van het detritus betrokken zijn; het detritus zelf wordt weer uitgescheiden met de faeces (Newell 1965, Fenchel 1972). Een dier als *Capitella capitata* bezit geen cellulolytische enzymen (en kauwwerktuigen) nodig om dood wiermateriaal direct te kunnen benutten (Warren 1977), terwijl het plantaardige detritus op de foerageerdiepte van *Heteromastus* in hoofdzaak zal bestaan uit moeilijk afbreekbare koolhydraten en porphyrienen (Darnell 1967). Relatief hoge aantallen van zowel *Capitella* (Reise 1983, Thrush 1986) als *Heteromastus* (Seys en Meire 1988b) zijn aangetroffen op plaatsen met opeenhopingen van rottend darmwier en zeesla. Deze wieren bevatten weinig resistent steunweefsel en bezitten een hoge calorische waarde (Littler & Littler 1980). Wellicht dat in dergelijke situaties een belangrijker deel van het voedsel direct afkomstig is van wiermateriaal, hetzij door de opname van thallusfragmenten (Stephens 1975, Fauchald & Jumars 1979), hetzij door de opname van subparticulaire en opgeloste organische detritus (zie Darnell 1967).

Waarschijnlijk is *Heteromastus* in staat tot de opname van eenvoudige organische verbindingen (aminozuren, monosacchariden, vetzuren) via de lichaamswand. Bij de verwante soort *Capitella capitata* is een netto

import van opgeloste organische stof vastgesteld (Stephens 1972, 1975). Afwezigheid van een mucineuze laag rond de gangen (Pals & Pauptit 1979) en de relatief hoge oppervlakte/volumeverhouding van *Heteromastus*, zouden in theorie kunnen leiden tot een relatief hoge opname per eenheid lichaamsgewicht van opgeloste stof uit het interstitiële water.

Sedentaire bodemdieren als *Heteromastus*, die zich voeden met het dieper gelegen sediment, worden wel gerekend tot de functionele groep van de "conveyer-belt feeders" (Rhoads 1974). Deze groep vormt met de "funnel-feeders", zoals *Arenicola*, de "sub-surface deposit-feeders" binnen de hiërarchische indeling in feeding guilds. De benaming "stationary subsurface deposit-feeders" (Lee & Swartz 1980) voor deze conveyor-belt feeders wekt onterecht de indruk dat deze dieren zich niet zouden verplaatsen; verplaatsing is noodzakelijk bij en inherent aan het consumeren van dieper gelegen sediment. Fauchald & Jumars (1979) rekenen deze wormen dan ook tot de "burrowing, motile and non-jawed subsurface deposit-feeders".

Omtrent de omvang en frequentie van verplaatsing is weinig bekend. Eenzelfde defaecatiegang kan minstens vijf dagen achtereenvolgend in gebruik zijn (Linke 1939, p 316).

Faecesproductie

Bij defaecatie kruipt het dier achterwaarts door de defaecatiegang naar boven, waarna aan het sedimentoppervlak kleine, 0.5-0.6 mm lange en 0,25 mm dikke, zwarte faecespillen worden afgezet, omgeven door een dun slijmkapsel (Linke 1939, p 314). Per defaecatie worden 6-18 pellets geproduceerd. 's Winters is de productie kleiner dan 's zomers. De tijd tussen twee defaecaties kan variëren van enkele tot meer dan 30 minuten (Linke 1939, p 315).

Door het tellen van de faeceshoopjes tijdens laagwater, minstens twee uur na het droogvallen en gladstrijken van het proefvlakje (NB. in juli; Cadée 1979), kan

een schatting worden gemaakt van de populatiedichtheid. Bij rustig water blijven de faeceshoopjes gedurende langere tijd intact, waarbij de zwarte kleur van de pellets geleidelijk verdwijnt.

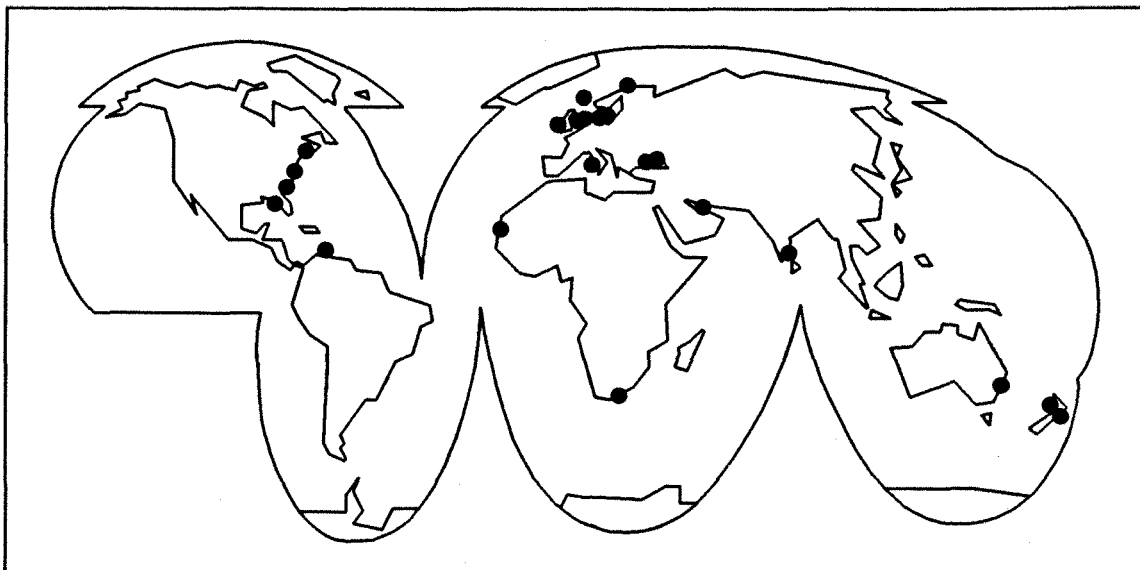
Ademhaling

Algemeen wordt aangenomen dat *Heteromastus* geen ventilatiebewegingen uitvoert om een zuurstofrijke waterstroom door zijn gangenstelsel te voeren; het sediment rond de gangen is niet geoxideerd en het zuurstofgehalte in de woongang neemt naar beneden toe af tot nul (Pals & Pauptit 1979). *Heteromastus* neemt de zuurstof in het bovenste deel van de gang op via het achterlijf. Door de circulatie van coelomocyten (equivalent aan bloedlichaampjes) wordt zuurstof getransporteerd naar de rest van het lichaam. De haemoglobine in deze coelomocyten bezit een zeer hoge affiniteit voor zuurstof (Pals & Pauptit 1979).

4.4 Geografische verspreiding

Mondiaal

Heteromastus filiformis komt in een groot deel van de wereld voor (figuur 10). Zijn verspreidingsgebied op het noordelijk halfrond beslaat beide zijden van de noordelijke Pacific en de Atlantische Oceaan, van het arctische deel tot in de Golf van Mexico en de Caribische Zee (Antillen), resp. Mauretanië en de Middellandse Zee oostwaarts tot in de Zwarte Zee en de Zee van Azov; de gehele Noordzee tot in de Baltische Zee; de Indische Oceaan tot in de Perzische Golf en de Golf van Bengalen (o.a. Hartmann-Schröder 1971 en 1980, Moroz 1977, Turk *et al.* 1980, Evans 1981, Sheridan & Livingston 1983, Dhevendaran 1984, Jensen 1986, Kiseleva 1987, Gravina *et al.* 1989, Wolff & Smit 1990). Op het zuidelijk halfrond is de soort bekend uit kustwateren van Zuid-Afrika (Day 1967) en sinds 1979 uit kustwateren en brakwater-visvijvers in Australië (Hutchings & Rainer 1979, Maguire *et al.* 1984) en kustwateren van Nieuw-Zeeland (Knox & Fenwick 1981, Read 1984).

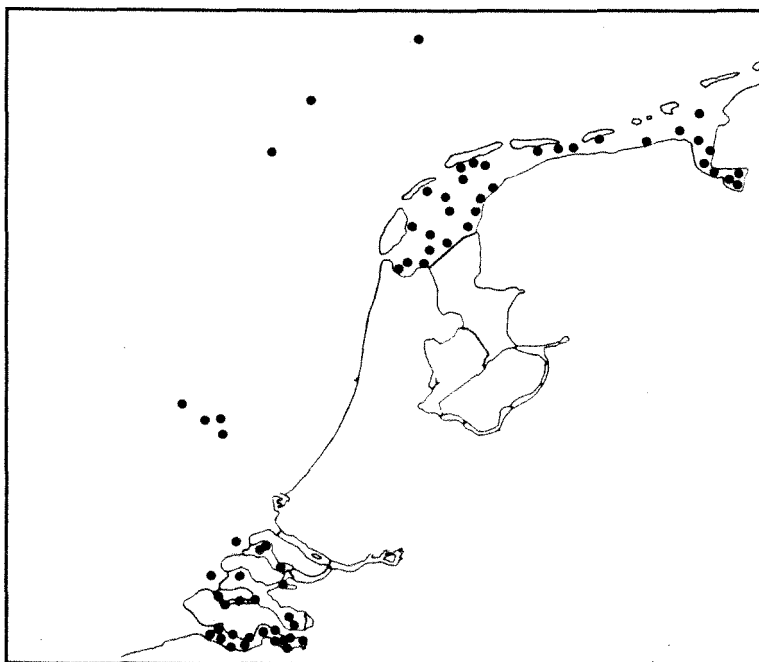


Figuur 10 Mondiale verspreiding van *Heteromastus filiformis*.

Nederlandse wateren

In en rond Nederland is *Heteromastus filiformis* aanwezig in alle zoute tot brakke kustwateren, zowel in stagnante als in getijdewateren en zowel in het eu- als het sublitoraal (figuur 11): Waddenzee (Beukema 1989, Dekker 1989), Eems-Dollard estuarium (Van Arkel & Mulder 1982, Essink *et al.* 1987), Voordelta (Craeymeersch *et al.* 1989, Buijs *et al.* 1989), Grevelingenmeer

(Valentijn 1981), Oosterschelde (Coosen & Van den Dool 1983, Coosen 1986), Veerse Meer (Seys & Meire 1988b, Fortuin & Brummelhuis, in druk) en Westerschelde (Meire & Develter 1988, Vanhooren 1989). De soort komt in ieder geval plaatselijk voor in de Noordzee (Mulder 1986, Mulder *et al.* 1988), maar wordt niet genoemd in het verslag van de synoptische bemonstering in 1986 (De Wilde & Duineveld 1988).



Figuur 11 Verspreiding van *Heteromastus filiformis* in Nederlandse wateren.

4.5 Verticale verspreiding

De verticale verspreiding van *Heteromastus filiformis* omvat het hele intergetijdegebied (eulitoraal) en het sublitoraal tot op dieptes van 3000 m (Hartman-Schröder 1971).

4.6 Verspreidingsfactoren

4.6.1 Droogvaltijd

De verspreiding van *Heteromastus* binnen het eulitoraal is niet direct afhankelijk van de droogvaltijd, *i.c.* de hoogte ten opzichte van getijniveau; van primair belang is de sedimentsamenstelling (Dankers & Beukema 1981). Ook op plaatsen hoog in het eulitoraal kunnen behoorlijke dichtheden gevonden worden (figuur 2).

4.6.2 Diepte in het sublitoraal

In het Veerse Meer worden relatief hoge dichtheden en biomassa's gevonden in de zône NAP -2 tot -4 m (zie paragraaf 2.3). Dieper nemen de waarden af. Ook in de Waddenzee zijn relatief hoge biomassa's gevonden in de zône van 2-4 m diepte (Dekker 1989). Mogelijke verklaringen zijn sedimentsamenstelling en accumulatie van detritus.

4.6.3 Sedimentsamenstelling

Heteromastus wordt aangetroffen in verschillende sedimenttypen, maar geeft de voorkeur aan fijnzandige, slibhoudende bodems. In de Waddenzee worden dichtheden $> 100 \text{ m}^{-2}$ gevonden in sedimenten met een siltgehalte van 2-60 % (silt gedefiniëerd als de fractie deeltjes met een diameter $< 60 \mu\text{m}$; Dankers & Beukema 1981). Op slibrijke platen, in dichtgeslibde priedalen en in het slib op mossel- en oesterbanken kan het dier hoge dichtheden bereiken. Op het slikkige wad langs prielen

in de Jadebusen trof Linke dichtheden aan van gemiddeld 2000-4000 volwassen dieren per m^2 ; hij noemde dit goed bezette locaties (Linke 1939, p 317). Op grofzandige platen in de zeegaten en zandige sedimenten in het sublitoraal is de soort schaars (Van Arkel & Mulder 1979, Seys & Meire 1988b).

4.6.4 Zoutgehalte

Heteromastus filiformis is een euryhalie soort die gevonden wordt binnen een saliniteitsrange van ca. 10-34 ‰ S, dat is een chloriniteit van 5,5-19 ‰ Cl^- . Ten minste tijdelijke dalingen tot mesohaliene concentraties van 3-6 ‰ Cl^- kunnen worden verdragen (Hartmann-Schröder 1971, Sheridan & Livingston 1983). In het mesohaliene deel van de Zuiderzee, met een chloridegehalte van 5,5-10 ‰, was *Heteromastus* zeer algemeen (Redeke 1939). Na de afsluiting verdween de soort. Het laagste gehalte waarbij het dier werd aangetroffen was 1,8 ‰ Cl^- (De Vos 1954). Bij de verwante soorten *Capitella capitata* en *Notomastus latericeus* bezitten juvenielen een hogere tolerantie voor lage zoutgehalten dan de adulten (Lyster 1965, Warren 1977). Door deze tolerantie van lage en fluctuerende zoutgehalten behoort *Heteromastus filiformis* met *Polydora ligni-ciliata* en *Nereis diversicolor*, tot de polychaeten die het diepst doordringen in estuaria en wel tot de isohaline van 3-7 ‰ Cl^- (jaargemiddeld); alleen *Nereis* wordt nog tot in het oligohalien gevonden (Kühl 1972, Wolff 1973, Michaelis 1981). Overigens zullen korte-termijn fluctuaties in de saliniteit van het bovenstaande water gedempt worden in het sediment, in een mate die toeneemt met de diepte (Sanders *et al.* 1965, Aller & Yingst 1985).

4.6.5 Watertemperatuur

Uit zijn geografische verspreiding kan afgeleid worden dat *Heteromastus filiformis* voorkomt in zowel continentale als tropische klimaatsgebieden, met jaarisothermen van respectievelijk 0-5 °C en 28 °C (luchttempera-

tuur). Het dier wordt zowel aangetroffen in diepere wateren waar de temperatuur gedurende het gehele jaar 4 à 5 C bedraagt (Gerlach 1981, p 21-22), als in estuaria waar de watertemperatuur omstreeks 29 C is (Dhevendaran 1984).

4.6.6 Zuurstofgehalte

Heteromastus voert geen ventilatiebewegingen uit en is dus voor de zuurstoftoevoer afhankelijk van waterbeweging en diffusieprocessen. Het dier bezit een hoge affiniteit voor zuurstof.

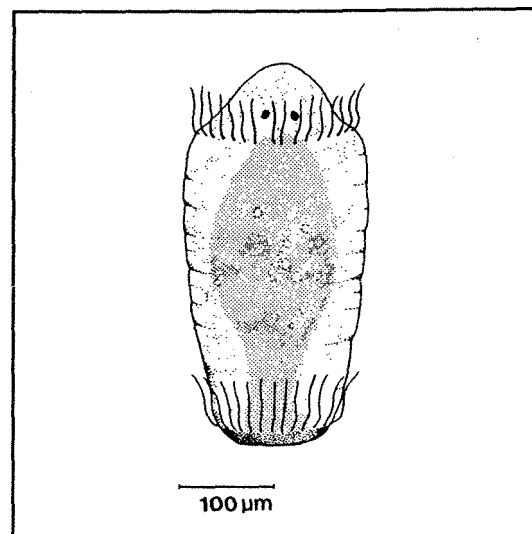
In de Baltische Zee rond Bornholm komt de soort voor bij zuurstofgehalten van gemiddeld 1 à 2 cm³.dm⁻³ (Gerlach 1981, Jensen 1986), dat is 1,4-2,8 mg.dm⁻³. *Heteromastus* verdween met de andere macrofauna toen het zuurstofgehalte in het hypolimnion gedurende een half jaar vrijwel nul was. (Gerlach 1981). In Lindåspollene (Noord-Noorwegen) was *Heteromastus* afwezig op een locatie die zich onderscheidde door de lage zuurstofgehalten in de zomer van 1,5 cm³.dm⁻³, ca. 2 mg.dm⁻³. Wel aanwezig waren de polychaet *Ophiodromus flexuosus* en de mollusk *Mysella bidentata* (Evans 1981).

4.7 Reproductie

Bij *Heteromastus filiformis* zijn de geslachten gescheiden, evenals bij de meeste andere polychaeten. Sex ratio's bepaald door Shaffer (1983) lagen om en nabij 0,5.

De voortplantingsperiode in de Noordzee valt ruwweg in de periode januari-april (Rasmussen 1956, Buchanan & Warwick 1974). Individuen nemen slechts éénmaal, aan het einde van hun tweede levensjaar, aan de reproductie deel. Daarna sterven ze binnen een half jaar (Buchanan & Warwick 1974). In de Waddenzee worden geslachtsrijpe dieren aangetroffen in de winter en het vroege voorjaar (Linke 1939, p 316). Langs de Amerikaanse oostkust (litoraal; South-Carolina) kunnen vanaf december dieren met gameten worden aangetroffen; vanaf eind

maart neemt dit aantal hier weer af (Shaffer 1983). De eieren worden door het wijfje in gelige, kogelvormige massa's afgezet op het sedimentoppervlak en met een slijmdraad verankerd boven de opening van de gang (Hartmann-Schröder 1971). De eimassa bevat enige honderden eieren en is ongeveer 8 mm in doorsnede. De trochophora-larven (figuur 12) komen vermoedelijk na 2 of 3 dagen uit het ei en zijn dan omstreeks 150 µm lang (Hartmann-Schröder 1971). De larven leven planktonisch. Vermoedelijk vestigen zij zich kort voor de metamorfose in het sediment (Scheltema 1974). De juveniele wormpjes zijn direct na de metamorfose ca. 0,50-0,65 mm lang en bestaan uit 11-13 segmenten (Hartmann-Schröder 1971).



Figuur 12 Trochophoralarve van een capitellide polychaet (Naar: Smith 1977).

4.8 Populatiedynamiek

4.8.1 Populatie-opbouw

In North Inlet (intergetijdegebied, Georgetown, USA) vindt de vestiging van planktonische larven plaats van half maart tot in mei. Shaffer (1983) vond hier kolonisationsnelheden tot een maximum van 2000 juvenielen m⁻².d⁻¹, einde maart. Voor de kust van Northumberland (sublitoraal, 80 m) worden de eerste juvenielen niet voor

april in de sedimentmonsters aangetroffen (Buchanan & Warwick 1974). De populatie dieren dikker dan 0,4 mm bestaat hier van juli-maart uit minstens twee jaarklassen: Eén van 0.5-1 jaar en één van 1.5-2 jaar oud. In de periode maart-september sterft de 2-jarige klasse en ontwikkelt zich een nieuw cohort.

Ook in de Waddenzee kunnen 's zomers twee cohorten onderscheiden worden, maar niet ieder jaar even duidelijk (Cadée 1979). Het is denkbaar dat in sommige jaren de populatie is opgebouwd uit slechts één leeftijdsklasse: 2-jarige dieren in het vroege voorjaar, 0,5-jarige in de nazomer; de figuren van Cadée (1979) wijzen in deze richting. Een voor de hand liggende verklaring zou zijn dat de recrutering van juvenielen onderhevig is aan jaarlijkse en/of locale variaties.

Op plaatsen waar vestiging van juvenielen optreedt zullen de dichtheden dus in korte tijd sterk op kunnen lopen: Mokbaai 1978: maximum van 9300 m⁻² (Cadée 1979); Jadebusen prielranden: maximum van 30.000 m⁻² (Linke 1939, p. 317); North Inlet: maximum van 66.500 m⁻² (Shaffer 1983).

4.8.2 Groei en sterfte

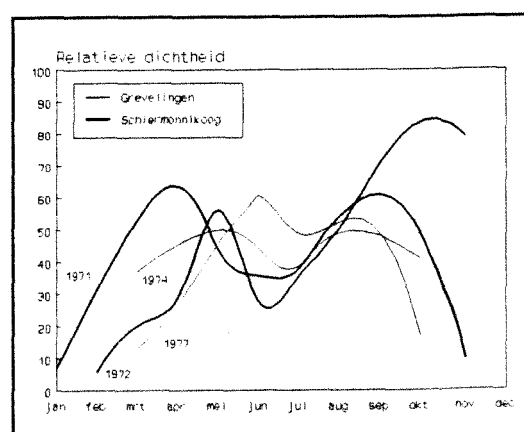
Na hun vestiging in het sediment groeien de juveniele dieren snel. In minder dan twee maanden tijd verdubbelt hun lichaamssomvang, gemeten als de dikte van het tweede borsteldragende segment (Shaffer 1983). De oudere dieren groeien veel langzamer, waardoor het grootteverschil tussen de 0-en 1-jarige klasse al in de loop van de zomer snel afneemt. Tijdens de winter staat de groei waarschijnlijk stil (Shaffer 1983).

In het bodemleven van *Heteromastus* doen zich twee perioden met een hoge mortaliteit voor: de eerste heeft betrekking op de juvenielen, de tweede op 2-jarige dieren. Voor pas gevestigde juvenielen berekende Shaffer (1983) een intrinsieke mortaliteit van 0,03 d⁻¹. Deze waarde nam exponentieel af met de

tijd en was na 100 dagen < 0,001 d⁻¹. De intrinsieke sterfte onder de volwassen dieren was nihil, maar werd na de voortplanting becijferd op 0,006 d⁻¹. Dit sterftecijfer geldt voor het gehele volwassen cohort (onderscheid tussen 1- en 2-jarigen is niet mogelijk in uitgezeefde monsters), terwijl alleen de 2-jarige individuen zullen overlijden. Volgens Buchanan & Warwick (1974) sterft het overgrote deel van deze dieren in de eerste maanden na de voortplanting.

4.8.3 Seizoensverloop

Dichtheden van *Heteromastus* in de Grevelingen en op het Groninger wad vertonen gemiddeld een bimodaal verloop (figuur 13). In het voorjaar zal slechts een deel van de juvenielen achterblijven op de zeef, maar is het oudere cohort nog aanwezig; in de nazomer zijn de 2-jarigen verdwenen maar zijn de juvenielen groot genoeg om kwantitatief bemonsterd te worden op in ieder geval een 0,5 mm zeef (Shaffer 1983). Aantalsschattingen op basis van faecestellingen geven lage dichtheden te zien in de wintermaanden (zie ook Cadée 1979). Mogelijk is hier sprake van onderschattingen als gevolg van een lagere activiteit in het koude jaargetijde.



Figuur 13 Seizoensverloop van *Heteromastus* in Grevelingen en oostelijke Waddenzee; de relatieve gemiddelden zijn per jaar over meerdere stations berekend (Bronnen: Valentijn 1981, Essink n.p.)

4.9 Migratie

Heteromastus filiformis verspreid zich hoofdzakelijk als planktonische larve.

Volgens Linke (1939, p 316) kan het volwassen dier niet zwemmen. Uit onderzoek van Dauer en medewerkers (1982) in Chesapeake Bay blijkt dat jongere wormpjes wel degelijk in de waterkolom kunnen worden aangetroffen. Individuen met een lengte van 0,5 tot 3,0 cm werden gevangen tijdens nachtelijke excursies in de maanden februari, maart en juli. De gemiddelde dichtheid werd geschat op $0,008 \text{ m}^{-3}$.

Gezien de lengte van de gevangen dieren (gemiddeld 1,5 cm; Dauer *et al.* 1982) betrof het hier 0-jarige individuen, blijkbaar bezig met een secundaire migratie.

4.10 Predatoren

De invloed van epibenthische predatoren op *Heteromastus*-populaties is door verschillende onderzoekers onderzocht via enclosures en exclosures (Reise 1977 en 1978, Virnstein 1977 en 1979, Holland *et al.* 1980, Watzin 1986). Uit de resultaten blijkt dat epibenthische predatoren geen aantoonbare invloed hebben op de dichtheid van volwassen *Heteromastus*, maar wel op de dichtheid van pasgevestigde juvenielen. Bekend is dat volwassen dieren gepredeerd worden door de subbenthische predator *Nephtys hombergii* (zie hieronder).

Juveniele dieren

Pasgevestigde juvenielen worden gepredeerd door carnivore platwormen (Watzin 1986) en tal van andere, epibenthische predatoren als krabben (*Callinectes sapidus*, *Carcinus maenas*), garnalen (*Crangon crangon*), grondels (*Potamoschistus spp.*), platvissen en andere (jonge) bodemvissen (Virnstein 1977, Reise 1985).

Volwassen dieren

Een belangrijke predator van volwassen exemplaren in het intergetijdegebied is de zandzager *Nephtys hombergii*, vooral de adulten van deze soort. Uit compilaties van

bemonsteringsresultaten kan een negatief verband worden afgeleid tussen de dichtheid van *Nephtys* en zijn prooi-soorten, waaronder *Heteromastus* (Beukema 1987).

Op grond van enclosure-experimenten schatten Schubert en Reise (1986) dat *Nephtys* tot 30% van de standing stock van *Heteromastus* consumeert. Meer dan de helft van de prooidieren bestond uit deze soort. Beukema (1987) relateert deze predatiedruk door te wijzen op de hoge aantallen *Nephtys hombergii* (ca. 70 m^{-2}) die in de kooien geïntroduceerd waren.

Wat vissen betreft is alleen voor schol (*Pleuronectes platessa*) en bot (*Platichthys flesus*) aangetoond dat volwassen *Heteromastus* op het menu staat (De Vlas 1979 en 1981).

Bij de predatie door schol en bot gaat het in 80-95% van de gevallen om de staarteinden van *Heteromastus* (De Vlas 1979). Of de worm hieraan te gronde gaat is niet geheel duidelijk. De Vlas (1982) suggereert dat beschadiging van de staarten door kokkelwinmachines de oorzaak zou zijn van latere sterfte (zie paragraaf 5.3). Reise (1985) echter trof regelmatig dieren aan met regenererende staarteinden. De mate waarin op staarteinden van *Heteromastus* wordt gefourageerd is afhankelijk van de dichtheid van de worm en kan oplopen tot 10 (bot) of zelfs 60 (schol) staarteinden per m^2 per dag in juni. Wat de schol betreft zou het jaarlijks gaan om maximaal 2200 staarten en 700 hele wormen per m^2 (De Vlas 1979).

Ook steltlopers zullen in de meeste gevallen alleen de staarteinden van *Heteromastus* te pakken krijgen. In overzichtsartikelen over het voedselaanbod voor vogels in de Waddenzee wordt *Heteromastus* nooit apart vermeld (cf. Hulscher 1975, Swennen 1975, Smit 1980). De reden zal zijn dat de gemiddelde biomassa van deze worm in intergetijdegebieden laag is vergeleken met soorten als wadpier, zeeduizendpoot, kokkel, mossel, nonnetje en (op slikkiger wad) slijkgarnaal. Daarnaast is het moeilijk om de opname van *Heteromastus* vast te stellen bij observaties van foeragerende vogels.

In Cramp & Simmons (1983) wordt ruime aandacht besteed aan de voedselkeuze van steltlopers, waarbij onder meer gebruik is gemaakt van analyses van maaginhouden. Alleen bij de rosse grutto wordt *Heteromastus* expliciet vermeld als prooidier (gebaseerd op onderzoek langs de Friese waddenkust, gepubliceerd door Smit & Wolff 1981). *Notomastus*, met een vergelijkbare levenswijze, wordt genoemd als prooidier voor bontbekplevier en zilverplevier (Cramp & Simmons 1983). De predatie door deze oggijagers vindt plaats wanneer de wormen tijdens de defaecatie aan de oppervlakte van het sediment verschijnen (zie ook Hicklin & Smith 1984, voor predatie van *Heteromastus* door de kleine grijze strandloper).

4.11 Begeleidende soorten

In de intergetijdezone van onze kustwateren maakt *Heteromastus filiformis* deel uit van de *Macoma balthica*-gemeenschap.

Karakteristieke soorten naast het nonnetje zijn de kokkel, de strandgaper, de wadpier, de zandzager en de zeeduizendpoot. Door verschillende auteurs is een gedetailleerdere, maar soms sterk gebiedsgebonden, sociologische klassificering gemaakt. Linke (1939) bijvoorbeeld, onderscheidt onder meer *Nereis*-, *Corophium*-, *Peloscolex*- en *Heteromastus*-zones, waarin de genoemde taxa in maximale dichtheden werden aangetroffen. Goed ontwikkelde *Heteromastus*-zones trof hij aan op het slikkige wad langs prielen in de Jadebusen, met *Heteromastus*-dichtheden van 2000-4000 m⁻². De talrijkste begeleidende soort was *Pygospio elegans* (50.000-100.000 m⁻²); verder kwamen voor *Nephtys hombergii* (tot 150 m⁻²), *Nereis diversicolor* (tot meer dan 500 m⁻²), *Corophium volutator* en *Peloscolex* (= *Tubificoides*) *benedeni*.

Tabel 9 geeft een overzicht van de soorten op het Groninger Wad, Schiermonnikoog en Sylt, op plaatsen waar *Heteromastus* relatief veel voorkwam.

Tabel 9 Gemiddelde dichtheid (n.m⁻²) van macrofauna op locaties met relatief veel *Heteromastus* (Bronnen: Groninger wad (april 1970-74): Essink n.p.; Schier (juni 1964/68): Hulscher n.p.; Sylt (april 1975): Reise 1985).

Soort	Groninger wad		Schiermonnikoog	Sylt
	54-0	54-1		
<i>Anaitides mucosa/maculata</i>	11	28		19
<i>Arenicola marina</i> juv.	4	8	7	1444
<i>Arenicola marina</i> volw.	9	16	38	
<i>Eteone longa</i>	24	50	7	6
<i>Heteromastus filiformis</i>	790	156	204	581
<i>Nephtys hombergii</i>	12	49	4	19
<i>Nereis diversicolor</i>	438	115	270	
<i>Pygospio elegans</i>			3726	9219
<i>Scoloplos armiger</i>	5	114	1018	756
<i>Tubificoides benedeni</i>			996	3294
<i>Cerastoderma edule</i>	314	164	10	119
<i>Macoma balthica</i>	636	502	201	13
<i>Mya arenaria</i>	73	111		13
<i>Hydrobia ulvae</i>			265	13
<i>Corophium volutator</i>	1	161	78	38
<i>Bathyporeia/Urothoe</i>	2	185	170	

De *Macoma balthica*-gemeenschap komt voor in Arctische kustwateren tot in Noord-Spanje (Essink & Beukema 1988). In de open zee en zuidelijker komt *Heteromastus* voor met andere macrofauna-soorten.

Op de Fladen Grounds in het noordelijk deel van de Noordzee is *Heteromastus* een karakteristieke soort op siltrijke stations, tezamen met *Eriopisa elongata*, *Lumbrineris gracilis*, *Phylo norvegica* en *Thyasira sp.* (Eleftheriou & Basford 1989). In fijnzandige, silthoudende sedimenten op het Nederlandse deel van het Continentale Plat komen dichtheden van *Heteromastus filiformis* zelden uit boven de 10 m^{-2} (Mulder *et al.* 1988); tabel 10 geeft de gemiddelde dichtheden van de belangrijkste begeleidende soorten uit een baseline-onderzoek rond platform L4a, in mei 1986.

Voor een opsomming van begeleidende soorten op de Banc d'Arguin (West-Afrika) zie Wolff en Smit (1990).

Tabel 10 Gemiddelde dichtheid van de meest abundante bodemdieren naast *Heteromastus*, langs een transect in de Noordzee op 75 km voor de kust van Vlieland (Bron: Mulder *et al.* 1988).

Soort	n.m ⁻²
<i>Heteromastus filiformis</i>	5,7
<i>Chaetozone setosa</i>	25,9
<i>Lumbrineris latreilli</i>	172,5
<i>Nephtys hombergii</i>	17,0
<i>Pholoe minuta</i>	48,1
<i>Cylichna cilindracea</i>	12,9
<i>Mysella bidentata</i>	129,7
<i>Turritella communis</i>	21,7
<i>Callianassa subterranea</i>	52,9
<i>Harpinia antennaria</i>	41,1
<i>Amphiura filiformis</i>	992,4

5 Effecten van menselijk activiteiten

5.1 Eutrofiëring

Verhoging van het aanbod aan (anorganische) voedingsstoffen leidt in het algemeen tot een toename van de primaire productie van organisch materiaal, mits andere factoren, met name licht, niet beperkend zijn. Verhoging van de fytoplanktonbiomassa in het Noord- en Zuid-Hollandse kustwater en in de westelijke Waddenzee is gerelateerd aan de nutriëntenbelasting vanuit de Rijn, respectievelijk het IJsselmeer (Schaub & Gieskes in druk, De Jonge & Essink in druk). Daarnaast worden estuaria als de Westerschelde en het Eems-Dollard estuarium belast met organische stof vanuit, respectievelijk de Schelde en de Westerwoldse A (Van Es *et al.* 1980, Werkgroep Waterbeheer Westerschelde 1989b).

Theoretische beschouwing

Voor bodemdieren die zich voeden met plankton, detritus en bacteriën kan dit leiden tot een productieverhoging, ofschoon Beukema (1976, 1981) het onwaarschijnlijk achtte dat het voedselaanbod in de Waddenzee limiterend was voor de biomassa-productie van het zoöbenthos (*cf.* Beukema & Cadée 1986). Of specifieke soorten bij eutrofiëring daadwerkelijk een dichtheids- en biomassatoename te zien zullen geven hangt af van de aard van de intraspecifieke concurrentie (voedsel of ruimte), hun interspecifieke concurrentievermogen, hun tolerantie voor lagere zuurstofgehalten als een indirect gevolg van eutrofiëring en de respons van hun predatoren.

Zowel uit theoretisch als empirisch onderzoek blijkt dat een toename van fytoplanktongrazers bij eutrofiëring uit kan blijven in aanwezigheid van predatoren (Scheffer 1990). Eenzelfde principe mag van toepassing worden geacht op depositfeeders.

Interspecifieke concurrentie kan verwacht worden binnen een gemeenschap met

deposit-feeders als *Heteromastus*, *Capitella*, *Scolecopsis* en *Scoloplos* (Whitlatch 1980). Wel is sprake van een zekere verticale verdeling van de ruimte, ook al wordt de graafdiepte bepaald door de lichaamslengte van de dieren (Hines & Comtois 1985). Volwassen *Heteromastus*-individueen zullen in hun voedselgangen op 10 tot 30 cm diepte betrekkelijk ongestoord kunnen eten; *Capitella capitata* zit meestal op een diepte van 12 tot 18 cm (Warren 1977).

De vraag is of *Heteromastus* direct zal kunnen reageren op een verhoging van het voedselaanbod. Dat lijkt voorbehouden aan echte opportunistische *r*-soorten zoals *Capitella capitata*, met een veelzijdiger voedselkeuze en een frequentere reproductie, doch een hogere gevoeligheid voor interspecifieke concurrentie. Het naast elkaar voorkomen van verschillende soorten depositfeeders zal afhankelijk zijn van het aanbod aan organisch materiaal (Whitlatch 1980) en van de capaciteiten van de verschillende soorten om een populatie in stand te houden onder de heersende condities (zuurstofgebrek, microverontreinigingen). Uit veldwaarnemingen blijkt het volgende: In een verontreinigingsgradiënt zitten *Capitella* en *Scolecopsis* het dichtst bij de bron en *Heteromastus* in de tweede lijn. In een temporele gradiënt na vermindering van de vervuiling, ontwikkelde *Heteromastus* zich na het verdwijnen van *Capitella* (Pearson & Rosenberg 1978).

Waarnemingen in de kustwateren

Op verschillende plaatsen is de huidige biomassa van *Heteromastus filiformis* hoger dan in 1970. Dit geldt voor het Balgzand (Beukema & Cadée 1986), gemiddeld voor de westelijke Waddenzee (Beukema 1989), plaatselijk voor de oostelijke Waddenzee (zie 2.1), voor de Duitse Waddenzee bij Norderney (Dörjes *et al.* 1986) en voor de Westerschelde (Ysebaert *et al.* 1990).

De toename op de Slikken van Waarde in de Westerschelde kan in verband gebracht

worden met stortingen van baggerspecie (zie paragraaf 5.4). De toename elders in de Westerschelde en in de Waddenzee is zeer waarschijnlijk geen direct gevolg van eutrofiëring, maar van de populatieontwikkeling van *Nephtys hombergii* (zie de discussie in paragraaf 6.1).

Er zijn echter tal van waarnemingen die wijzen op een positieve relatie tussen de biomassa van *Heteromastus* en de hoeveelheid dood organisch materiaal (zie o.a. Pearson & Rosenberg 1978). Een belangrijke eigenschap van *Heteromastus* in dit verband is zijn tolerantie voor lage zuurstofgehalten (zie bijv. O'Connor 1972). Hierdoor gedijt deze soort op plaatsen waar rottende zeesla accumuleert (Seys & Meire 1988b). Een treffend voorbeeld biedt de Baltische Zee. In het Bornholm Diep zijn zowel *Heteromastus* als *Capitella capitata* toegenomen ten koste van o.a. *Macoma* (Jensen 1986). De verhoging van de toevoer van organisch materiaal in samenhang met de slechte zuurstofhuishouding zijn waarschijnlijk belangrijke oorzaken; gedurende het grootste deel van het jaar is het zuurstofgehalte hier lager dan $2 \text{ cm}^3 \cdot \text{dm}^{-3}$ ($< \text{ca. } 2,8 \text{ mg} \cdot \text{dm}^{-3}$).

Geen duidelijke toename van *Heteromastus* heeft zich voorgedaan in de Dollard, terwijl ook de dichtheden op het zandige Arenicola-wad onder Schiermonnikoog niet hoger zijn dan in de zestiger jaren (2.1). In het zeewaartse deel van het Eems-Dollard estuarium (rond Borkum) bleek de soort zich in 1981 wel te hebben uitgebreid over meer zandiger locaties (Obert 1982). Dit komt overeen met de ontwikkeling op de vrij zandige locaties op het Balgzand (figuur 5). Primaire productie van fytoplankton zal alleen in het buitengebied van het Eems-Dollard estuarium afhankelijk zijn van nutriëntenconcentraties; in de Dollard zelf is deze productie licht-gelimiteerd. Wel hoog is hier de productie van microfytobenthos (Colijn 1983, Colijn et al. 1987), maar deze zal voor het grootste deel ten goede komen aan de aanwezige surface deposit-feeders *Macoma balthica*, *Scrobicularia plana*, *Hydrobia ulvae*,

Arenicola marina en *Corophium volutator*, soorten waarvoor in de Dollard overigens geen duidelijke conclusies omtrent aantalsontwikkelingen getrokken kunnen worden (zie Essink et al. 1987). *Nephtys hombergii* is in de Dollard nooit aangetroffen, vermoedelijk door de lagere zoutgehalten (Van Arkel & Mulder 1979 en 1982, Essink et al. 1987). Macrowieren als zeesla en darmwier ontwikkelen zich nauwelijks op de platen in de Dollard.

5.2 Microverontreinigingen

Publicaties van onderzoek naar de opname van zware metalen en organische microverontreinigingen door *Heteromastus filiformis* zijn wij niet tegengekomen. Wat effectstudies betreft is slechts één weinig relevante publicatie gevonden. *Capitella capitata* heeft meer belangstelling van ecotoxicologen gehad. Ten Hallers (1986, p 43) merkt op dat de keuze van testsoorten in veel gevallen gebaseerd is geweest op het gemak van kweken en analyseren en niet op de relevantie voor het schatten van effecten op ecosystemen. Gezien zijn beperkte belang als voedsel voor hogere organismen is de geringe aandacht voor *Heteromastus* natuurlijk wel te motiveren.

In Nederland wordt sinds 1984 onderzoek verricht naar de effecten van verontreinigde baggerspecie op een aantal belangrijke wadorganismen (Bowmer 1987). Sinds 1987 draait het project SEDEX, waarin samenwerken DGW, TNO, RIN en NIOZ en waarin de bioaccumulatie van contaminanten uit baggerslib onderzocht wordt in wadmodelsystemen (MOTIF's). Dit onderzoek richt zich in eerste instantie op soorten als mossel, kokkel, nonnetje, wadpier, slijkgarnaal en wadslakje (Scholten et al. 1988).

Enig inzicht in de gevoeligheid van *Heteromastus* kan verkregen worden uit zijn aanwezigheid op verontreinigde locaties. Uit dergelijke waarnemingen kan een zekere tolerantie worden afgeleid voor microverontreinigingen in sedimenten.

Roper en medewerkers (1988) noemen *Heteromastus* relatief ongevoelig voor de verontreiniging in een Nieuw-Zeelands intergetijdegebied, waar 11 macrobenthos-soorten algemeen zijn. Van de vier soorten die nog aangetroffen werden op een sterk verontreinigde locatie was *Heteromastus* er één. Tabel 11 geeft de dichtheden en metaalgehalten op twee stations die overigens niet verschilden wat betreft siltgehalte, organisch-stofgehalte en pH.

Tabel 11 Microverontreinigingen op twee *Heteromastus*locaties in Nieuw-Zeeland (gehalten in mg.kg^{-1} droog sediment) (Naar : Roper et al. 1988).

	1	2
Zink	80	280
Koper	10	90
Lood	13	57
Nikkel	11	13
Cadmium	0,025	0,25
Non-polaire koolwaterstoffen	160	370
<i>Heteromastus</i> (dichtheid per m^2)	3700	280

De toename van *Heteromastus* op een stortlocatie voor baggerspecie uit het Kanaal door Zuid-Beveland (Bollebakker et al. 1989) wijst evenmin op een grote gevoeligheid. Slib uit dit kanaal wordt gekwalificeerd als klasse 2-3, op basis van het gehalte aan PAK's in de organische fractie (Directie Zeeland 1989). Daarentegen komt de soort op het Groot-Buitenschoor en het Galgeschoor in sterk wisselende aantallen voor en wordt in sommige jaren niet gevonden (Vanhooren 1989; zie tabel 12). Vermoed wordt dat de hoge concentraties zware metalen een rol spelen. Bekend is dat de levenscyclus en reproductie van bodemdieren (o.a. *Capitella*)

verstoord kan raken in verontreinigde sedimenten (Reynoldson 1987). Schaarre gegevens duiden bovendien op een hogere gevoeligheid voor periodiek optredende extremen in abiotische factoren (Goldberg 1972, Michael 1977, Meire pers. med.). Van belang voor het bodemleven in dit mesohaliene deel van de Westerschelde is dat de toxiciteit van zware metalen voor bodemdieren toeneemt met dalende zoutgehalten (McLusky et al. 1986).

Voor bodemdieren in het algemeen is de reeks van afnemende toxiciteit (McLusky et al. 1986) :

Kwik > cadmium > koper > zink > chromom > nikkel > lood, mangaan en arseen.

De concentratiefactoren bodemdier/bodem lopen voor de verschillende metalen echter uiteen (De Kock & Marquenie 1982); cadmium wordt sterker geaccumuleerd dan lood. Voor de polychaeten *Arenicola* en *Nereis* komen deze factoren redelijk overeen (tabel 13).

5.3 Olie

Bergman (1982a, b) heeft een uitgebreid literatuuronderzoek verricht naar het gedrag en de effecten van verschillende vormen van olie verontreinigingen oliebestrijdingsmiddelen in mariene systemen. Uit haar studie blijkt dat effecten op *Heteromastus* ook wat olie betreft vooral moeten worden geschat uit onderzoek naar andere polychaeten. Recent zijn enkele publicaties verschenen waarin aandacht besteed wordt aan deze soort.

Biologische effecten van olie worden in eerste instantie bepaald door de componenten die in water oplosbaar zijn. De directe toxiciteit van olie stijgt dan ook met het percentage aromaten. LC_{50} -waarden van de wateroplosbare fractie, bepaald in het laboratorium, liggen voor polychaeten (o.a. *Capitella*) tussen de 2 en 20 ppm (zie Bergman 1982a). De letale concentraties van

de wateroplosbare aromaten, de SAD-fractie, liggen in dezelfde grootteorde van 1-10 ppm (Hyland & Schneider 1976). Stookolie nr. 2 bevat 1-30% SAD, ruwe olie 0,1-10%, kerosine 1-20% en residu 0-1%. Monocyclische aromaten (o.a. benzeen en toluen) zijn echter vluchtig. De effecten van olie-emissies kunnen dan ook sterk uiteen-

lopen, afhankelijk van oliesoort, hydraulische en meteorologische condities. Ook de tijd van het jaar speelt een rol, in verband met de temperatuur (afbraaksnelheid, verdamping van aromaten), irradiatie (toxiciteitstoename door UV-geïnduceerde omzettingen) of een levenscyclus-afhankelijke gevoeligheid van de organismen.

Tabel 12 Gehalte van zware metalen (mg.kg^{-1} droog sediment, gemiddeld over de bovenste 18 cm) en dichtheid van *Heteromastus* (n.m^{-2}) op twee slikken in het Belgische deel van de Schelde (Naar: Develter et al. 1988, Vanhooren 1989).

		Groot Buitenschoor		Galgeschoor
Cadmium		12,6	0,7	2,3
Lood		140	35	?
Aluminium		15000	10000	3300
Mangaan		740	200	240
IJzer		26000	12000	?
Koper		?	?	11
Zink		?	?	150
Heteromastus	1987	168	2767	42
	1988	0	0	0

Tabel 13 Concentratiefactoren bodemdier/-bodem voor enkele zware metalen (Gewijzigd naar: De Kock & Marquenie 1982).

	Cadmium	Zink	Kwik	Koper	Lood	Mangaan
Wadpier	2-10	1-10/f ¹⁾	0,5-5	0,5-5	1	0,02
Zeeduizendpoot	10-20	f ¹⁾	2-3	0,5-1	0,025-0,25	0,02-0,05

1) Concentratie in het dier fysiologisch gereguleerd

Verschillende polychaeten zijn in staat aromatische oliecomponenten te degraderen. Het betrokken enzym is arylsulfatase. Ook *Heteromastus* bezit een hoge activiteit van dit enzym (Dhevendaran 1984). Deposit-feeders (*Polydora*, *Capitella* en *Streblospio*) zijn als enige bodemdieren

aangetroffen in met olie verontreinigde sedimenten (Baker 1976).

Olie-afzetting op sedimenten zal naar verwachting de grootste effecten op dichtheden hebben tijdens de metamorfose- en vestigingsfase. Een verminderde recrutering

van juvenielen kan een direct toxisch effect zijn, maar zou ook veroorzaakt kunnen worden door een verstoring van de chemoreceptie (Bergman 1982a, p 92), of door een belemmering van de ingraving. Bonsdorff e.a. (1990) onderzochten het effect van oliebedekking op kolonisatie in de periode juli-december (na de voortplantingsperiode van *Heteromastus*). Wat polychaeten betreft wordt echter alleen opgemerkt dat deze groep gedomineerd werd door Capitellidae. Er werden geen duidelijke dichtheidsveranderingen onder deze groep waargenomen. Rachor (1984) echter constateerde een negatief effect op het bestand van *Heteromastus filiformis* na een zes dagen durende bedekking van een slikrijke plaat met ruwe olie in begin mei. Met *Macoma balthica* en *Peloscolex benedeni* behoorde *Heteromastus* tot de kwetsbaarste soorten. Vooral de vestiging en ontwikkeling van jonge dieren werd verhinderd. Half juli had de dichtheid van *Heteromastus* zich echter weer hersteld, wellicht via secundaire migratie. Waarnemingen aan modelgetijsystemen (MOTIF's) wijzen eveneens op een belemmering van de vestiging en/of verdere ontwikkeling van juveniele *Heteromastus* door afzetting van olie (in dit geval een mengsel van stookolie en gasolie; Kuiper *et al.* 1983). Voor *Heteromastus* is tenslotte van belang dat olie in slikrijke sedimenten persisteert, met name de asfaltfractie (Scarratt & Zitko 1972, Southward & Southward 1978). Dit is een gevolg van de overwegend aerobe afbraak van oliecomponenten door micro-organismen. Effecten hiervan zijn niet bekend.

5.4 Visserij

5.4.1 Kokkelvisserij

Bij het gemechaniseerde oogsten van kokkels wordt een bovenlaag van 3 à 4 cm van het sediment losgespoten en uitgezeefd. In het visspoor zijn sterftepercentages tot 50% geconstateerd onder *Heteromastus* (De Vlas 1982). Dit percentage kan toenemen

bij een sterkere bevissingsintensiteit, wanneer sporen elkaar kruisen of overlappen.

Vergeleken met andere soorten die in de diepere sedimentlagen worden aangetroffen zoals de wadpier, is het sterftepercentage van *Heteromastus* onverwacht hoog. Omdat de mortaliteit pas enkele dagen na de bevissing aantoonbaar is, wordt vermoed dat een beschadiging van de staarteinden verantwoordelijk is. *Heteromastus* is echter in staat tot regeneratie van gepredeerde staarten (Reise 1985). Mogelijk veroorzaken de machines een verdichting van het sediment door slibinspoeling en een verhoging van het bodemzuurstofverbruik, waardoor de dieren in hun niet-geëereerde gangen uiteindelijk door zuurstofgebrek om het leven komen.

5.4.2 Pierenspitterij

Zowel bij het handmatige als machinale pierenspitten treedt sterfte op van *Heteromastus*. In een oriënterend onderzoek van Cadée (1977) bleek de dichtheid van *Heteromastus*, bepaald door het tellen van faeceshoopjes, door het omspitten van wad met 85% te kunnen verminderen.

De mortaliteit in de machinespitvelden kan oplopen tot 50 à 90% en tot 40% onder de wal naast de spitgeul (Van den Heiligenberg 1982, p 28-30). Deze wal wordt gevormd door de spitmachines en bestaat uit een ophoging van enkele centimeters. Bij andere bodemdieren wordt op de wal geen sterfte geconstateerd, wat zou kunnen wijzen op een laag uitgraafvermogen van *Heteromastus*, bij deze vorm van "sedimentatie".

Herstel van de populatie vindt plaats door de vestiging van jonge dieren in de eerstvolgende voortplantingsperiode. Van belang is dus in welk seizoen het spitten plaats vindt. In intensief bespitte gebieden, zoals in de kom van de Oosterschelde, kan een volledig herstel uitblijven (Van den Heiligenberg 1984, p 16-18). Cadée (1977) suggereert dat een waargenomen licht herstel in de eerste 40 dagen na het spitten (in de loop van januari en februari), het gevolg geweest kan zijn van migratie door het

sediment van dieren uit het omliggende gebied. Migratie van volwassen dieren over het sedimentoppervlak of door de waterkolom is nooit waargenomen.

5.5 Baggerwerkzaamheden

Onderhoudsbaggerwerkzaamheden kunnen langs verschillende wegen de bodemfauna in een wijder gebied beïnvloeden. Langdurig, via veranderingen in stromingspatronen en morfologie en tijdelijk (behalve in intensief bebaggerde systemen), via een verhoging van het zwevend-stofgehalte, de sedimentatie en, minder vaak beschreven, de beschikbaarheid van contaminanten en voedingsstoffen (zie o.a. Morton 1976, Saucier *et al.* 1978, Poiner & Kennedy 1984).

Belangrijk voor de overleving c.q. het herstel van bodemdierpopulaties op stortplaatsen voor specie, in gebaggerde geulen of zandwinputten, zijn de aard van het sediment dat in eerste instantie wordt afgezet en de snelheid van depositie (zie Bijkerk 1988).

Er zijn enkele waarnemingen omtrent het voorkomen van *Heteromastus* bij relatief hoge sedimentatiesnelheden. In de zeer slikkige sedimenten van de Windsor plaat (Nova Scotia) werd de soort aangetroffen met dichtheden van ruim 400 m⁻², bij een depositiesnelheid van 5 tot 14 cm per maand (Turk *et al.* 1980). In een geul in de Waddenzee kwam *Heteromastus* voor in een aanzandende winput, waar depositiesnelheden heersten van 25 tot maximaal 75 cm per maand (Van der Veer *et al.* 1985).

Zandwinputten gelegen in de intergetijdezône vullen zich op met relatief fijn materiaal. In het ergste geval leidt dit tot het ontstaan van een centimeters dikke, sterk waterhoudende en weinig coherente sliblaag (McGrorty & Reading 1984). Ook al is de sedimentatiesnelheid in dergelijke putten niet opvallend hoog, herstel van de bodemfauna kan vele jaren duren. De recolonisatie wordt extra bemoeilijkt door de accumulatie van wiermassa's (vooral zeesla

en darmwieren) in deze putten in het eulitoraal (zie de geschiedenis van de putten op het wad onder Terschelling in Van der Veer *et al.* 1985).

Een duidelijke toename van *Heteromastus* is waargenomen op de Slikken van Waarde (Westerschelde), tijdens lozingen van baggerspecie in de periode maart-oktober 1987 (Bollebakker *et al.* 1989). De depositie op de monsterlocaties bedroeg maximaal 20 cm. De toename van *Heteromastus* was het hoogst op die stations, waar het gehalte van de fractie deeltjes < 50 µm het sterkst was gestegen. *Pygospio elegans* vertoonde een afname.

De opvallende verschillen tussen de lage voorjaars- en hoge najaarsdichtheden op de Platen van Valkenisse, zouden kunnen samenhangen met bagger- en stortingsactiviteiten. Het is denkbaar dat de versterkte dynamiek op dit platengebied tot een hogere turnoversnelheid van de populatie leidt, waarbij de populatie zich elke zomer opnieuw opbouwt door de vestiging van juvenielen van elders.

6 Discussie en conclusies

6.1 Toename door verminderde predatie?

De sterke toename op het Balgzand doet zich in feite voor in de periode 1979-1986 (zie figuur 4 en 5), een periode waarin de populatie van de wintergevoelige *Nephtys hombergii* enkele malen flinke klappen kreeg. Ook in de Westerschelde lijkt juist in deze periode een sterke stijging plaats te vinden (figuur 6). Het is aannemelijk dat de verminderde predatiedruk na de koude winters '79, ('82), '85 en '86 tot een toename kon leiden van de standing stock van *Heteromastus* (zie Beukema 1990 voor een overzicht van enkele winterkenmerken in de periode 1969-1988). De recente teruggang van *Heteromastus* op het Balgzand gaat gepaard met een toename van *Nephtys* (Beukema, pers. med.).

Langs de T-raai op Schiermonnikoog werden in 1964 hoge aantallen van *Heteromastus* gevonden, na de strenge winter '62/'63 (tabel 1). De populatie van *Nephtys* bleek in april 1963 vrijwel verdwenen; alleen op het laagste deel van het transect werden nog enkele dieren gevonden. Ook in de zomer van 1964 werd in de eerste 500 m van de raai nog geen enkele zandzager aangetroffen. De relatief hoge aantallen van *Heteromastus* in 1973 (tabel 1) volgden eveneens op een jaar waarin *Nephtys* slechts zelden in de monsters opdook. In 1972 was het wad onder Schier tot in februari bedekt met ijs en waren dode *Nephtys* en *Arenicola* door het ijs heen zichtbaar (Essink ongepubl. waarnemingen).

Recent is gebleken dat *Nephtys* ook in de zomer gebukt kan gaan onder een verhoogde sterfte, vermoedelijk als gevolg van lage zuurstofgehalten (Beukema 1989). Op het Balgzand, waar dit in 1988 werd geconstateerd, kan 's nachts het zuurstofgehalte van tijd tot tijd dalen tot nul (een verschijnsel wat hier in mindere mate al langer bekend is; Tijssen & Van Bennekom 1976). *Nephtys* kan

bij een temperatuur van 12 C vijf dagen overleven in een zuurstofarme omgeving (Schöttler 1982). Als actieve graver verbruikt het dier veel energie (Trevor 1978), zodat een tijdelijke overschakeling op een anaeroob metabolisme ten koste zou kunnen gaan van de activiteit en de predatiesnelheid.

In de westelijke Waddenzee zijn de afgelopen jaren meerdere waarnemingen gedaan van kokkelsterfte tijdens bloeien van de zeevonk (*Noctiluca scintillans*) (Cadée 1990). Ook hierbij zal zuurstofgebrek waarschijnlijk een rol hebben gespeeld.

6.2 Eutrofiëring een stuurvariabele?

Ons inziens hangen de populatiefluctuaties van *Heteromastus filiformis* in de afgelopen 20 tot 30 jaar in Waddenzee en Westerschelde voor een belangrijk deel samen met variaties in de predatiedruk uitgeoefend door *Nephtys hombergii*. Feit is dat *Heteromastus* door sommige auteurs wel (Anger 1975, Swartz in Pearson & Rosenberg 1978) en door andere niet of in mindere mate (Wolff 1973, Essink 1978) als indicatorsoort voor eutrofiëring wordt gekenschetst. Ofschoon aantalsveranderingen dus niet hoeven te correleren met organisch-stofgehalte van het sediment (zie bijv. Essink 1978), is het wel aannemelijk dat de biomassa-productie van *Heteromastus* toeneemt met de hoeveelheid organisch materiaal. De vraag in hoeverre de waargenomen maximale dichtheden zijn toegenomen als gevolg van een gestegen toevoer van organische stof is niet met zekerheid te beantwoorden, omdat een duidelijke referentiesituatie niet over een langere periode beschreven is. Linke (1939) noemt een maximale dichtheid van 7000 volwassen dieren per m², bij zijn gemiddelde van 2000-4000 dieren m⁻² moet rekening gehouden worden met een dichte bezetting van *Nephtys*. In recente jaren zijn hogere dichtheden waargenomen in de Westerschelde. Meire & Develter (1988) berekenden

dichtheden van 10000 tot 22000 m⁻² voor stations op de Platen van Ossensisse, de slikken bij Borssele, de Lage Springer Oost en de slikken bij Hoofdplaat, in het najaar van 1987. *Nephtys* ontbrak op drie van de vier locaties.

Ook de biomassa-gegevens van het Groninger wad, met name PQ 54-0 (1988 en 1989, zie tabel 1) wijzen op maximale dichtheden in de orde van 10000 m⁻², wanneer wordt uitgegaan van een individuele biomassa van 1,5 mg (Essink *et al.* 1987). De dichtheid van *Nephtys* nam hier in deze jaren toe van 0 tot ca. 50 m⁻². In 1972 bereikte *Heteromastus* een maximale dichtheid van 5500 m⁻² (faecestellingen), bij predatordichtheden toenemend van 0 tot 31 m⁻² (DGW, n.p.). Individuele biomassa's van *Heteromastus* op het Balgzand zijn echter aanmerkelijk hoger (5-10 mg). Gaat men uit van deze waarden dan zouden de dichtheden in 1988/1989 ca. 2000-3000 m⁻² hebben bedragen.

6.3 Geschiktheid als monitoring-soort

Een probleem bij de monitoring van dichtheid en biomassa van natuurlijke populaties van bodemdieren is dat fluctuaties in het algemeen niet eenduidig te verklaren zijn. Door het analyseren van populatie-ontwikkelingen binnen meerdere, nabijgelegen gebieden kan een gemeenschappelijke component onderscheiden worden (Beukema & Essink 1986). Op deze wijze kunnen lokaal optredende effecten gedetecteerd worden en in verband gebracht worden met bijvoorbeeld afvalwaterlozingen (Essink & Beukema 1986). Effecten van ontwikkelingen die ingrijpen op de gehele set van bemonsteringslocaties zijn op deze wijze natuurlijk niet aantoonbaar. In dit geval zijn responses van bodemfauna alleen te interpreteren wanneer men de beschikking heeft over een goed beschreven referentiesituatie.

Bij het ontwerpen van "streefbeelden" voor de natuurfunctie van oppervlaktewateren is de situatie rond het jaar 1930 als referentiesituatie gekozen. Wat de bodemfauna betreft is het referentiebeeld niet volledig te beschrijven. Daar staat tegenover dat er van enkele plaatsen (Balgzand, Groninger wad, Norderney) lange tijdreeksen verzameld zijn van dichtheden en biomassa's. In combinatie met ecologische gegevens zouden deze tijdreeksen gebruikt kunnen worden om voor enkele bodemdier-soorten simpele populatiedynamische modellen te ontwikkelen en valideren. Langs deze weg zou het effect van verschillende scenario's van organische-stofinput en predatiedruk onderzocht kunnen worden. *Heteromastus* zou voor deze benadering een geschikt organisme kunnen zijn. De soort kent slechts één, betrekkelijk korte voortplantingsperiode, heeft een duidelijk te beschrijven life history en kent weinig interacties met andere diersoorten.

Wat de praktische uitvoering van monitoring betreft is *Heteromastus* een lastige soort. Een kwantitatieve bemonstering van biomassa vereist steekbuizen die tot een diepte van 40 cm in het sediment moeten worden gedrukt. De kernen moeten bij voorkeur worden gespoeld over een zeef met een maaswijdte van 0,5 mm. Dichtheidsbepalingen kunnen in het eulitoraal worden uitgevoerd via de methode van het tellen van faeceshoopjes. Dit moet bij voorkeur gebeuren in de nazomer, wanneer ook het 0-jarige cohort detecteerbaar is en een hoge activiteit verwacht mag worden. Bij dichtheidsbepalingen aan sedimentmonsters moeten koppen geteld worden, wat een extra analyse-inspanning vereist.

Tenslotte moet bij de bemonstering van *Heteromastus* rekening gehouden worden met een "patchy" of zonale ruimtelijke verspreiding (Warren 1977, Valentijn 1981, Thrush *et al.* 1989). Dit betekent dat de bemonstering van transecten, zoals plaatsvindt op het Balgzand, de voorkeur verdient boven die van quadraten.

6.4 Conclusies

(1) De populatie-ontwikkeling van *Heteromastus filiformis* in intergetijdegebieden kan met de beschikbare gegevens beschreven worden over de jaren 1960-1974 en 1990 (Schiermonnikoog), 1969-1990 (Balgzand) en 1978-1988 (platen in de Westerschelde).

(2) Op het Balgzand en op enkele plaatsen op het Groninger wad en in de Westerschelde is de biomassa respectievelijk dichtheid van *Heteromastus filiformis* in recente jaren hoger dan in de eindjaren zeventig.

(3) Er zijn aanwijzingen dat de populatie-ontwikkeling van *Heteromastus* voor een belangrijk deel samenhangt met de predatiedruk uitgeoefend door *Nephtys*. Strengere winters decimeren de populatie van deze predator en leiden een jaar later tot relatief hoge dichtheden van *Heteromastus*.

(4) Alleen in de Westerschelde worden in 1987 duidelijk hogere dichtheden gevonden dan de maximale dichtheid in een voorkeursbiotoop in de dertiger jaren. Dit zou een effect kunnen zijn van eutrofiëring.

(5) *Heteromastus filiformis* is een lastige soort om kwantitatief te bemonsteren. Een betrouwbare bepaling van de biomassa vergt het gebruik van steekbuizen, een bemonsteringsdiepte van 40 cm en een zeef met een maaswijdte van liefst 0,5 mm. De soort vertoont een duidelijke seizoensdynamiek en de ruimtelijke verspreiding kan zeer heterogeen zijn. Alleen de aantalsdichtheid kan in intergetijdegebieden vrij eenvoudig bepaald worden door het tellen van de verse faeceshoopjes, minstens twee uur na het gladmaken van het wad en bij voorkeur in de nazomer.

Literatuur

- Anger K (1975) On the influence of sewage pollution on inshore benthic communities in the South of Kiel Bay. Part 1. Qualitative studies on indicator species and communities. *Merentutk Julk* **239** : 116-122.
- Aller RC & Yingst JY (1985) Effects of the marine deposit-feeders *Heteromastus filiformis* (Polychaeta), *Macoma balthica* (Bivalvia), and *Tellina texana* (Bivalvia) on averaged sedimentary solute transport, reaction rates, and microbial distributions. *J Mar Res* **43** : 615-645.
- Baker JM (1976) Marine ecology and oil pollution. John Wiley & Sons, New York. 556 pp.
- Barnes RD (1980). Invertebrate zoology. 4th Edition. Saunders College, Philadelphia.
- Bergman M (1982a) Gedrag, bestrijding en biologische effecten van olie in estuariene gebieden. 1. Literatuuroverzicht (eerste helft). RIN-rapport 82/18 : 1-221, Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum.
- Bergman M (1982b) Gedrag, bestrijding en biologische effecten van olie in estuariene gebieden. 1. Literatuuroverzicht (tweede helft). RIN-rapport 82/18 : 222-420, Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum.
- Beukema JJ (1974a) Seasonal changes in the biomass of the macro-benthos of a tidal flat area in the Dutch Wadden Sea. *Neth J Sea Res* **8** : 94-107.
- Beukema JJ (1974b) The efficiency of the Van Veen grab compared with the Reineck box sampler. *J Cons Int Explor Mer* **35** : 319-327.
- Beukema JJ (1976) Biomass and species richness of the macro-benthic animals living on the tidal flats of the Dutch Wadden Sea. *Neth J Sea Res* **10** : 236-261.
- Beukema JJ (1977) De voedselrijkdom van de Waddenzee. *Waddenbulletin* **12**(2) : 304-311.
- Beukema JJ (1981) The role of the larger invertebrates in the Wadden Sea ecosystem. pp 211-221 in : Dankers N, Kühl H & Wolff WJ (eds) *Invertebrates of the Wadden Sea*. Report 4 of the Wadden Sea Working Group, Stichting Veth, Leiden.
- Beukema JJ (1988) An evaluation of the ABC-method (abundance/biomass comparison) as applied to macrozoobenthic communities living on tidal flats in the Dutch Wadden Sea. *Mar Biol* **99** : 425-433.
- Beukema JJ (1987) Influence of the predatory polychaete *Nephtys hombergii* on the abundance of other polychaetes. *Mar Ecol Prog Ser* **40** : 95-101.
- Beukema JJ (1989) Long-term changes in macrozoobenthic abundance on the tidal flats of the western part of the Dutch Wadden Sea. *Helgoländer Meeresunters* **43** : 405-415.
- Beukema JJ (1990) Expected effects of changes in winter temperatures on benthic animals living in soft sediments in coastal North Sea areas. pp 83-92 in : Beukema *et al.* (eds) *Expected effects of climatic change on marine coastal ecosystems*. Kluwer Academic Publishers.

- Beukema JJ (n.p.) Voorjaarsgegevens betreffende dichtheid en biomassa van *Heteromastus filiformis* op het Balgzand, 1969-1990. 1. Gemiddeld over alle 15 bemonsteringslocaties; 2. Gemiddeld over de vrij zandige locaties. NIOZ, Texel.
- Beukema JJ & Cadée GC (1986) Zoobenthos responses to eutrophication of the Dutch Wadden Sea. *Ophelia* **26** : 55-64.
- Beukema JJ & Essink K (1986) Common patterns in the fluctuations of macrozoobenthic species living at different places on tidal flats in the Wadden Sea. *Hydrobiologia* **142** : 199-207.
- Beukema JJ & Emeis TM (n.p.) De bemonstering van twee wadraaien (juli 1962). Ongepubliceerd verslag. Zoologisch Laboratorium, Rijksuniversiteit Groningen.
- Bijkerk R (1988) Ontsnappen of begraven blijven - De effecten op bodemdieren van een verhoogde sedimentatie als gevolg van baggerwerkzaamheden. Literatuuronderzoek. RDD Aquatic Ecosystems, Groningen. 72 pp.
- Bijkerk R (n.p.) Dichtheidsgegevens van *Heteromastus filiformis* op het wad onder Schiermonnikoog, augustus 1990. RDD Aquatic Ecosystems, Groningen/Haren.
- Bollebakker P, De Jong DJ, Mijwaard B & Vroon JH (1989) Evaluatie effecten lozing specie Kanaal Zuid-Beveland. Notitie GWWS-89.508, Rijkswaterstaat Dienst Getijdewateren, Middelburg. 16 pp.
- Bonsdorff E, Bahle T & Pedersen A (1990) Colonization of amphipods and polychaetes to sediments experimentally exposed to oil hydrocarbons. *Mar Pollut Bull* **21** : 355-358.
- Bowmer T (1987) Bioavailability of contaminants from hydrocyclone-treated sediments, 1986-1987: A summary report with appended chemical analyses of sediment and invertebrate tissue. TNO-Rapport R 87/267, MT-TNO, Delft. 27 pp.
- Buchanan JB & Warwick RM (1974) An estimate of benthic macrofaunal production in the offshore mud of the Northumberland coast. *J Mar Biol Ass UK* **54** : 197-222.
- Buijs J, Craeymeersch JA, Brand R, Van der Meer J, Pouwer A & Smaal A (1989) Macrobenthosgemeenschappen in de Voordelta: Een analyse van de dichtheden en biomassa's van de najaarsbemonsteringen 1985-1986. *Rapporten en Verslagen* 1989-6, Delta Instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek, Yerseke. 63 pp.
- Cadée GC (1977) Het effect van pierenspitten op de worm *Heteromastus*. *Waddenbulletin* **12**(2): 312-313.
- Cadée GC (1979) Sediment reworking by the polychaete *Heteromastus filiformis* on a tidal flat in the dutch Wadden Sea. *Neth J Sea Res* **13** : 441-456.
- Cadée GC (1990) Lokale sterfte van kokkels op het wad tijdens een *Noctiluca* bloei. *Het Zeepaard* **50** : 119-128.
- Colijn F (1983) Primary production in the Ems-Dollard estuary. Dissertatie, Rijksuniversiteit Groningen. 123 pp.
- Colijn F, Admiraal W, Baretta JW & Ruurdij P (1987) Primary production in a turbid estuary, the Ems-Dollard: field and model studies. *Continental Shelf Res* **7** : 1405-1409.

- Coosen J (1986) Biomass and density fluctuations of the macrozoobenthos of the intertidal flats in the Oosterschelde, the Netherlands. *Hydrobiologia* **142** : 338.
- Coosen J & Dool A van den (1983) Macrozoöbenthos van het Krammer-Keeten-Volkerak estuarium: verspreiding der soorten, aantallen en biomassa in relatie met het zoutgehalte. Rapport Zachtsub, DIHO/DDMI, Yerseke/Middelburg. 131 pp.
- Craeymeersch JA, Buijs J, De Smet G, Engelberts A, Hannewijk A & Sistermans W (1989) Benthosonderzoek in relatie tot abiotische dynamiek - Macro- en meiobenthos van de Voordelta. Interimrapportage juli 1988. *Rapporten en Verslagen 1989-4*, Delta Instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek, Yerseke. 98 pp.
- Cramp S & Simmons KEL (1983) Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa: the birds of the Western Palearctic. Volume 3. Waders to gulls. Oxford University Press, Oxford. 913 pp.
- Dankers N & Beukema JJ (1981) Distributional patterns of macrozoobenthic species in relation to some environmental factors. pp 69-103 in : Dankers N, Kühl H & Wolff WJ (eds) *Invertebrates of the Wadden Sea*. Report 4 of the Wadden Sea Working Group, Stichting Veth, Leiden.
- Darnell RM (1967) Organic detritus in relation to the estuarine ecosystem. pp 376-382 in : Lauff GH (ed) *Estuaries*. American Association for the Advancement of Science, Publ. no. 83, Washington.
- Dauer DM, Ewing RM, Sourbeer JW, Harlan WT & Stokes Jr TL (1982) Nocturnal movements of the macrobenthos of the Lafayette River, Virginia. *Int Revue ges Hydrobiol* **67** : 761-775.
- Day JH (1967) Polychaetes of Southern Africa. Part 2. Sedentaria. Brit. Mus. Nat. Hist, London. pp 459-878.
- De Jonge VN & Essink K (in druk) Long-term changes in nutrient loads and primary and secondary producers in the Dutch Wadden Sea. in : Elliott M & Ducrottoy JP (eds) *Spatial and temporal intercomparisons*. Olsen & Olsen, Fredensborg, Denmark.
- Dekker R (1989) The macrozoobenthos of the subtidal western Dutch Wadden Sea. I. Biomass and species richness. *Neth J Sea Res* **23** : 57-68.
- De Kock WC & Marquenie JM (1982) The effects of discharges of certain metals and of organochlorine compounds such as PCB's and pesticides on marine ecosystems; a literature survey. TNO-Rapport CL 82/97, MT-TNO, Delft. 178 pp.
- Develter D, Kuijken E & Meire P (1988) De inplanting van een containerkaai in het natuurgebied "Galgenschoor" te Zandvliet-Lillo: Ecologische aspecten en gevolgen voor het natuurbehoud. *Water* **1988**(39) : 50-53.
- De Vlas J (1979) Annual food intake by plaice and flounder in a tidal flat area in the Dutch Wadden Sea, with special reference to consumption of regenerating parts. *Neth J Sea Res* **13** : 117-153.
- De Vlas J (1981) On cropping and being cropped: the regeneration of body parts by benthic organisms. pp 173-177 in : Jones NV & Wolff WJ (eds) *Feeding and survival strategies of estuarine organisms*. Plenum Press, New York.

- De Vlas J (1982) De effecten van de kokkelvisserij op de bodemfauna van Waddenzee en Oosterschelde. RIN-rapport 82/19, Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum.
- De Vos APC (1954) Polychaeta en Oligochaeta. pp 186-188 in : De Beaufort LF (red) *Veranderingen in de flora en fauna van de Zuiderzee (thans IJsselmeer) na de afsluiting in 1932*. Nederlandse Dierkundige Vereniging, Den Helder.
- De Wilde PAWJ & Duineveld GCA (1988) Macrobenthos van het Nederlands Continentaal Plat verzameld tijdens de ICES 'North Sea Benthos Survey' april 1986. Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee, Texel. 107 pp.
- DGW (1989a) Ecologisch profiel lagere planten.
Rijkswaterstaat Dienst Getijdewateren, Den Haag.
- DGW (1989b) Ecologisch profiel hogere planten.
Rijkswaterstaat Dienst Getijdewateren, Den Haag.
- DGW (1989c) Ecologisch profiel bodemdieren.
Rijkswaterstaat Dienst Getijdewateren, Den Haag.
- DGW (1989d) Ecologisch profiel vissen.
Rijkswaterstaat Dienst Getijdewateren, Den Haag.
- DGW (1989e) Ecologisch profiel vogels.
Rijkswaterstaat Dienst Getijdewateren, Den Haag.
- Dhevendaran K (1984) Arylsulfatase activity in marine polychaetes.
Fishery Technology 21 : 57-61.
- Directie Zeeland (1989) Waterbodembeleid Zeeuwse Rijkswateren. Nota AX 89.008, Rijkswaterstaat Directie Zeeland, Middelburg. 35 pp.
- Directie Zeeland (1990) Waterbeheer Veerse Meer.
Rijkswaterstaat Directie Zeeland, Middelburg. 24 pp.
- DGW (n.p.) Resultaten van bemonsteringen op het Groninger wad, 1976-1989.
Rijkswaterstaat Dienst Getijdewateren/RIZA, Haren/Groningen.
- Dörjes J, Michaelis H & Rhode B (1986) Long-term studies of macrozoobenthos in intertidal and shallow subtidal habitats near the island of Norderney (East Frisian coast, Germany). *Hydrobiologia* 142 : 217-232.
- Eleftheriou A, DJ Basford (1989). The macrobentic infauna of the offshore Northern North Sea. *J Mar Biol Assoc UK* 69 : 123-144.
- Essink K (1978) The effects of pollution by organic waste on macrofauna in the eastern Dutch Wadden Sea. *NIOZ Publication Series* 1978(1) : 1-135.
- Essink K (n.p.) Resultaten van bemonsteringen in de PQ's op Schiermonnikoog en het Groninger wad, 1968-1974. Zoologisch Laboratorium, Rijksuniversiteit Groningen/
Rijkswaterstaat Dienst Getijdewateren, Groningen/Haren.
- Essink K & Beukema JJ (1986) Long-term changes in intertidal macrozoobenthos as an indicator of stress by organic pollution. *Hydrobiologia* 142 : 209-215.

- Essink K & Beukema JJ (1988) Long-term changes in intertidal and shallow-subtidal sedimentary zoobenthos. Paper presented at COST-647 workshop Space and time series data in coastal benthic ecology, Crete, Greece, September 20-24, 1988. 16 pp.
- Essink K, Visser W & Begeman D (1987) Inventarisatie van de makroskopische bodemfauna van de Dollard, juni-juli 1985.
Rapport nr GWAO-87.155, Rijkswaterstaat Dienst Getijdewateren, Groningen. 35 pp.
- Evans RA (1981) The shallow water soft bottom benthos in Lindåspollene, Western Norway.
3. Distribution and standing stock of the major infauna species. *Sarsia* **66** : 1-5.
- Fauchald K & Jumars PA (1979) The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. *Oceanogr Mar Biol Ann Rev* **17** : 193-284.
- Fenchel T (1972) Aspects of decomposer food chains in marine benthos.
Verh Dtsch Zool Ges **65**(5) : 14-22.
- Fortuin AW (n.p.) Aantals- en biomassagegevens van *Heteromastus filiformis* in het Veerse Meer, bestandsopname 1989. Rijkswaterstaat Dienst Getijdewateren, Middelburg.
- Fortuin AW & Altena HC (in druk) Macrozoöbenthos in het Grevelingenmeer : bestandsopname in voorjaar 1989.
- Fortuin AW & Brummelhuis EBM (in druk) Macrozoöbenthos van het Veerse Meer in 1989.
- Gerlach SA (1981) Marine pollution - Diagnosis and therapy. Springer-Verlag, Berlin.
- Goldberg ED (1972) Baseline studies of pollutants in the marine environment and research recommendations. Proceedings IDOE Baseline Conference, New York, May 24-26, 1972. 54 pp.
- Gravina MF, Ardizzone GD & Belluscio A (1989) Polychaetes of an artificial reef in the central Mediterranean Sea. *Est Coast Shelf Sci* **28** : 161-172.
- Hartmann-Schröder G (1971) Annelida, Borstenwürmer, Polychaeta.
Die Tierwelt Deutschlands, Teil 58. VEB Gustaf Fischer Verlag, Jena. 594 pp.
- Hartmann-Schröder G (1980) Amsterdam Expedition to the West Indian Islands.
9. The polychaetes of the Amsterdam Expeditions to the West-Indies.
Bijdr Dierkd **50** : 387-401.
- Heip C, Herman R & Craeymeersch J (1986) Diversiteit, densiteit en biomassa van het macrobenthos in de Westerschelde: 1978-1985.
Instituut voor Dierkunde, Sectie Mariene Biologie, Rijksuniversiteit Gent. 12 pp.
- Hicklin PW & Smith PC (1984) Selection of foraging sites and invertebrate prey by migrant semipalmated sandpipers, *Calidris pusilla*, in Minas Basin, Bay of Fundy, Canada.
Can J Zool **62** : 2201-2210.
- Hines AH & Comtois KL (1985) Vertical distribution of infauna in sediments of a subestuary of central Chesapeake Bay, USA. *Estuaries* **8** : 296-304.
- Holland AF, Mountford NK, Hiegel MH, Kaumeyer KR & Mihursky JA (1980) Influence of predation on infaunal abundance in upper Chesapeake Bay, USA.
Mar Biol **57** : 221-235.

- Horst R (1922) Polychaete anneliden. pp 262-275 in : Redeke HC (red) *Flora en fauna der Zuiderzee*. Nederlandsche Dierkundige Vereeniging, Den Helder.
- Hulscher JB (1975) Het wad, een overvloedig of schaars gedekte tafel voor vogels? pp 57-82 in : C Swennen, PAWJ de Wilde en J Haeck (red) *Symposium Waddenonderzoek*. Mededeling 1 van de Werkgroep Waddengebied, Arnhem.
- Hulscher JB (n.p.) Ongepubliceerde verslagen van bemonsteringen op het wad onder Schiermonnikoog, 1964, 1967, 1968.
Zoologisch Laboratorium, Rijksuniversiteit Groningen.
- Hutchings P & Rainer S (1979) The polychaete fauna of Careel Bay, Pittwater, New South-Wales, Australia. *J Nat Hist* 13 : 745-796.
- Hutchings P & Rainer S (1982) Designation of a neotype of *Capitella filiformis* type species of the genus *Heteromastus*, Polychaeta, Capitellidae.
Rec Aust Mus 34 : 373-380.
- Hyland JL & Schneider ED (1976) Petroleum hydrocarbons and their effects on marine organisms, populations and ecosystems. pp 464-506 in : *Sources, effects and sinks of hydrocarbons in the aquatic environment*. Am Inst Biol Sci, Washington.
- Janssen CR, Boel E, Herman R & Vincx M (1988) Diversiteit, densiteit en biomassa van het macrobenthos in de Westerschelde: 1986-1988.
Instituut voor Dierkunde, Sectie Mariene Biologie, Rijksuniversiteit Gent. 15 pp.
- Jensen K (1986) Changes of the macrozoobenthos at 3 monitoring stations in the western Baltic Sea and the Sound. *Hydrobiologia* 142 : 129-135.
- Jepsen U (1965) Die Struktur der Wattenbiozönosen im Vormundungsgebiet der Elbe.
Arch Hydrobiol Suppl 29 : 252-370.
- Kanis A & Vader WJM (n.p.) Bemonstering permanente raai Schiermonnikoog, 6-8 augustus 1961. Nederlandse Jeugdbond voor Natuurstudie.
- Kiseleva MI (1987) Changes in the composition and distribution of marine bristle worms in the Sea of Azov, USSR. *Gidrobiol Zh* 23(2) : 40-45.
- Knox GA & Fenwick GD (1981) Zonation of inshore benthos off a sewage outfall in Hawke Bay, New Zealand. *N Z J Mar Freshwater Res* 15 : 417-436.
- Kühl H (1972) Hydrography and biology of the Elbe estuary.
Oceanogr Mar Biol Ann Rev 10 : 225-309.
- Kuiper J, Van het Groenewoud H, Hoornsman G, De Wilde P, Berghuis E, Kok A, Wolff WJ & Schoonheden H (1983) A study of marine oil pollution in outdoor model ecosystems representing a tidal flat (OPEX) - Final report.
Report no R 83/14, TNO, Delft. 103 pp + App.
- Lambeck RHD (1986) Leven zonder getij - Bodemdieren in het Grevelingenmeer. pp 115-129 in : *Het Grevelingenmeer*. Natuur & Techniek, Maastricht, Brussel.
- Lambeck RHD & Brummelhuis EBM (1985) Een bestandsopname in voorjaar 1984 van het macrozoöbenthos in het Grevelingenmeer. *Rapporten en Verslagen 1985-4*, Delta Instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek, Yerseke. 28 pp.

- Lambeck RHD & Pouwer R (1986) Een bestandsopname in voorjaar 1985 van het macrozoöbenthos in het Grevelingenmeer, en enige notities over lange-termijnontwikkelingen. *Rapporten en Verslagen* 1986-5, Delta Instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek, Yerseke. 40 pp.
- Lambeck RHD & De Smet G (1987) Een bestandsopname in voorjaar 1986 van het macrozoöbenthos in het Grevelingenmeer. *Rapporten en Verslagen* 1987-4, Delta Instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek, Yerseke. 38 pp.
- Lambeck RHD, Wessel EGJ & Hannewijk A (1989) Macrozoöbenthos in het Grevelingenmeer: Een bestandsopname in voorjaar 1988. *Rapporten en Verslagen* 1989-5, Delta Instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek, Yerseke. 46 pp.
- Lee II H & Swartz RC (1980) Biological processes affecting the distribution of pollutants in marine sediments. Part II. Biodeposition and bioturbation. pp 555-606 in : Baker RA (ed) *Contaminants and sediments 2 : Analysis, chemistry, biology*. Ann Arbor. Science Publishers, Ann Arbor.
- Leloup E & Konietzko B (1956) Recherches biologiques sur les eaux saumâtres du Bas-Escaut. *Verh Kon Belg Inst Natuurw* 132 : 1-99.
- Linke O (1939) Die Biota des Jadebusenwattes. *Helgoländer Wiss Meeresunters* 1 : 201-348.
- Littler MM & Littler DS (1980) The evolution of thallus form and survival strategies in benthic marine microalgae: field and laboratory tests of a functional form model. *Am Nat* 116 : 25-44.
- Lyster IHJ (1965) The salinity tolerance of polychaete larvae. *J Anim Ecol* 34 : 517-527.
- Maguire GB, Gibbs PJ & Collett LC (1984) The macrobenthic fauna of brackish water prawn farming ponds at Port Stephens, New South Wales, Australia. *Aust Zool* 21 : 445-458.
- McGrorty S & Reading CJ (1984) The rate of infill and colonization by invertebrates of borrow pits in the Wash (S.E. England). *Est Coast Shelf Sci* 19 : 303-319.
- McLusky DS, Bryant V & Campbell R (1986) The effects of temperature and salinity on the toxicity of heavy metals to marine and estuarine invertebrates. *Oceanogr Mar Biol Ann Rev* 24 : 482-520.
- Meire P & Develter D (1988) Macrozoöbenthos van de Westerschelde: Eerste overzicht van de resultaten van de macrozoöbenthosbemonsteringen, najaar 1987, in het kader van het project SAWES. Laboratorium voor Ecologie der Dieren, Zoögeografie en Natuurbehoud, Rijksuniversiteit Gent. 24 pp.
- Michael AD (1977) Effects of petroleum hydrocarbons on marine populations and communities. pp 129-138 in : Wolfe DA (ed) *Fate and effects of petroleum hydrocarbons in marine ecosystems and organisms*. Pergamon Press, New York.
- Michaelis H (1981) Intertidal benthic animal communities of the estuaries of the rivers Ems and Weser. pp 158-188 in : Dankers N, Kühl H & Wolff WJ (eds) *Invertebrates of the Wadden Sea*. Report 4 of the Wadden Sea Working Group, AA Balkema, Rotterdam.

- Moroz TG (1977) Polychaetes of river mouth regions on the northwestern Black Sea coast USSR. *Zool Zh* **56** : 1103-1107.
- Morton JW (1976) Ecological effects of dredging and dredge spoil disposal: a literature review. *Technical Papers* no 94, US Department of the Interior, Fish and Wildlife Service, Washington, DC. 33 pp.
- Mulder M (1986) Onderzoek naar de mogelijke effecten van het lozen van titaandioxide afvalzuur op de macrobenthische fauna in de Noordzee. TECON rapport nr 1, Ecologisch Onderzoek Noordzee en Waddenzee, NIOZ, Texel. 75 pp.
- Mulder M, Lewis WE & Van Arkel MA (1988) Biological effects of the discharges of contaminated drill-cuttings and water-based drilling fluids in the North Sea. NIOZ-rapport 1988-3, Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee, Texel. 126 pp.
- Nakao S (1979) Seasonal and spatial changes in the structure of mixohaline benthic communities. *Bull Fac Fish Hokkaido Univ* **30** : 1-13.
- Newell RC (1965) The role of detritus in the nutrition of two marine deposit feeders, the prosobranch *Hydrobia ulvae* and the bivalve *Macoma balthica*. *Proc Zool Soc London* **144** : 25-45.
- Nienhuis PH (1986) Het Grevelingenmeer. pp 10-29 in : *Het Grevelingenmeer*. Natuur & Techniek, Maastricht, Brussel.
- Obert B (1982) Bodenfauna der Watten und Strände um Borkum-Emsmündung. *Jber ForschSt Norderney* **33** : 139-162.
- O'Connor JS (1972) The benthic macrofauna of Moriches Bay, New York. *Biol Bull, Woods Hole* **142** : 84-102.
- Orensanz JM & Gianuca NM (1974) Contribution to the study of polychaete annelids of Rio Grande do Sul, Brazil. Part 1. Preliminary systematic list and description of 3 new species. *Comun Mus Cienc Pontif Univ Catol Rio Grande do Sul* **4** : 1-37.
- Pals G & Pauptit E (1979) Oxygen binding properties of the coelomic hemoglobin of the polychaete *Heteromastus filiformis* related with some environmental factors. *Neth J Sea Res* **13** : 581-592.
- Pearson TH & Rosenberg R (1978) Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. *Oceanogr Mar Biol Ann Rev* **16** : 229-311.
- Peelen R (1967) Isohalines in the Delta area of the rivers Rhine, Meuse and Scheldt. *Neth J Sea Res* **3** : 575-597.
- Poiner IR & Kennedy R (1984) Complex patterns of change in the macrobenthos of a large sandbank following dredging. I. Community analysis. *Mar Biol* **78** : 335-352.
- Rachor E (1984) Experimentelle Untersuchungen zur Wirkung von Rohöl und Rohöl/Tensid-Gemischen im Ökosystem Wattenmeer. XIII. Macrofauna. *Senckenbergiana Marit* **16** : 225-234.

- Rasmussen E (1956) Faunistic and biological notes on marine invertebrates.
 III. The reproduction and larval development of some polychaetes. from the Ise fjord,
 with faunistic notes. *Biol Medd Kongl Dansk Vidensk Selsk* **23** : 1-84.
- Read GB (1984) Persistence of infaunal polychaete zonation patterns on a sheltered
 intertidal sand flat. *N Z J Mar Freshwater Res* **18** : 399-416.
- Redeke HC (1939) The effect of closure of the Zuiderzee on fish and fisheries.
J Conseil Perm Int Explor Mer **14**(3) : 337-346.
- Reise K (1977) Predator exclusion experiments in an intertidal mud flat.
Helgoländer Wiss Meeresunters **30** : 263-271
- Reise K (1978) Experiments on epibenthic predation in the Wadden Sea.
Helgoländer Wiss Meeresunters **31** : 55-101.
- Reise K (1983) Sewage, green algal mats anchored by lugworms and the effects on
 Turbellaria and small Polychaeta. *Helgol Meeresunters* **36** : 151-162.
- Reise K (1985) Tidal flat ecology. Springer-Verlag, Berlin.
- Reynoldson TB (1987) interactions between sediment contaminants and benthic organisms.
Hydrobiologia **149** : 53-66.
- Rhoads DC (1974) Organism-sediment relations on the muddy sea floor.
Oceanogr Mar Biol Ann Rev **12** : 263-300.
- Roper DS, Trush SF, Smith DG (1988) The influence of runoff on intertidal mudflat benthic
 communities. *Mar Environ Res* **26** : 1-18.
- Rijkswaterstaat/DGSM (1990) Wadden Aktie Plan - Discussienota. Nota GWWS-90.062,
 Rijkswaterstaat Dienst Getijdewateren, Haren. 46 pp.
- Sanders HL, Mangelsdorf PC & Hampson GR (1965) Salinity and faunal distribution in the
 Pocasset River, Massachusetts. *Limnol Oceanogr* **10** (Suppl) : 216-229.
- Saucier RT, Calhoun Jr CC, Engler RM, Patin TR & Smith HK (1978) *Executive overview
 and detailed summary*. Dredged Material Research Programme,
 Technical Report DS-78-22, US Army Engineer Waterways Experiment Station,
 Vicksburg, Mississippi. 227 pp.
- Scarratt DJ & Zitko V (1972) Bunker C oil in sediments and benthic animals from shallow
 depths in Chedabucto Bay, Nova Scotia. *J Fish Res Bd Can* **29** : 1347-1350.
- Schaub BEM & Gieskes WWC (in druk) Eutrophication of the North Sea: The relation
 between Rhine river discharge and chlorophyll-a concentration in Dutch coastal waters.
 in : Elliott M & Ducrotoy JP (eds) *Spatial and temporal intercomparisons*. Olsen & Olsen,
 Fredensborg, Denmark.
- Scheffer M (1990) Simple models as useful tools for ecologists.
 Dissertatie, Rijksuniversiteit Utrecht. 119 pp.
- Scheltema RS (1974) Biological interactions determining larval settlement of marine
 invertebrates. *Thalassia Jugosl* **10** : 263-296.

- Scholten MCT, Marquenie JM, Van Moorsel GWNM, Brouwer C & Van het Groenewoud H (1988) Interim rapport SEDEX 1988. TNO-Rapport R 88/434, MT-TNO, Delft. 38 pp.
- Schöttler U (1982) An investigation on the anaerobic metabolism of *Nephtys hombergii* (Annelida: Polychaeta). *Mar Biol* **71** : 265-269.
- Schubert A & Reise K (1986) Predatory effects of *Nephtys hombergii* on other polychaetes in tidal flat sediments. *Mar Ecol Prog Ser* **34** : 117-124.
- Seys J & Meire P (1988a) Macrozoöbenthos van het Veerse Meer: najaar 1987. Laboratorium voor Oecologie der Dieren, Zoögeografie en Natuurbehoud, Rijksuniversiteit Gent, Gent. 20 pp + bijlagen.
- Seys J & Meire P (1988b) Macrozoöbenthos van het Veerse Meer. Laboratorium voor Oecologie der Dieren, Zoögeografie en Natuurbehoud, Rijksuniversiteit Gent, Gent. 61 pp.
- Seys J, Meire P & Buyse M-A (1988) Macrozoöbenthos van het Veerse Meer: voorjaar 1988. Laboratorium voor Oecologie der Dieren, Zoögeografie en Natuurbehoud, Rijksuniversiteit Gent, Gent. 15 pp + bijlagen.
- Shaffer PL (1983). Population ecology of *Heteromastus filiformis* (Polychaeta: Capitellidae). *Neth J Sea Res* **17** : 106-125.
- Sheridan PF & Livingston RJ (1983) Abundance and seasonality of infauna and epifauna inhabiting a *Halodule wrightii* meadow in Apalachicola Bay, Florida, USA. *Estuaries* **6** : 407-419.
- Smit CJ (1980) Production of biomass by invertebrates and consumption by birds in the Dutch Wadden Sea area. pp 290-301 in : Smit CJ & Wolff WJ (eds) *Birds of the Wadden Sea*. Report 6 of the Wadden Sea Working Group. Stichting Veth, Leiden.
- Smit CJ & Wolff WJ (eds) (1981) *Birds of the Wadden Sea*. Report 6 of the Wadden Sea Working Group. AA Balkema, Rotterdam.
- Southward AJ & Southward EC (1978) Recolonization of rocky shores in Cornwall after use of toxic dispersants to clean up the Torrey Canyon spill. *J Fish Res Bd Can* **35** : 682-706.
- Smith DL (1977) A guide to marine coastal plankton and marine invertebrate larvae. Kendall/Hunt Publ Comp, Dubuque, Iowa. 161 pp.
- Stephens GC (1972) Amino acid accumulation and assimilation in marine organisms. pp 155-184 in : JW Campbell & L. Goldstein (red) *Nitrogen metabolism and the environment*. Academic Press, New York.
- Stephens GC (1975) Uptake of naturally occurring primary amines by marine annelids. *Biol Bull, Woods Hole* **149** : 397-407.
- Swennen C (1960) Wadfauna en wadmilieu. *Natura* **57**(4) : 55-61.
- Swennen C (1975) Aspecten van voedselproductie in de Waddenzee en aangrenzende zeegebieden in relatie met vogelrijkdom. *Het Vogeljaar* **23**(4) : 141-155.

- Ten Hallers C (1986) Marine ecotoxicology - State of affairs and future developments around the North Sea. SEA18, SEA Foundation, Delft. 121 pp.
- Thrush SF (1986) The sublittoral macrobenthic community structure of an Irish sea-lough: effect of decomposing accumulations of seaweeds. *J Exp Mar Biol Ecol* **96** : 199-212.
- Thrush SF, Hewitt JE & Pridmore RD (1989) Patterns in the spatial arrangements of polychaetes and bivalves in intertidal sandflats. *Mar Biol* **102** : 529-536.
- Tijssen SB & Van Bennekom AJ (1976) Lage zuurstofgehalten in het water op het Balgzand. *H₂O* **9**(2) : 28-31.
- Trevor JH (1978) The dynamics and mechanical energy expenditure of the polychaetes *Nephtys cirrosa*, *Nereis diversicolor* and *Arenicola marina*. *Est Coast Mar Sci* **6** : 605-619.
- Turk TR, Risk MJ, Hirtle RWM & Yeo RK (1980) Sedimentological and biological changes in the Windsor Mudflat, an area of induced siltation. *Can J Fish Aquat Sci* **37** : 1387-1397.
- Vader WJM (1971) Wadinventarisatie Schiermonnikoog - Verslag Schier 1, 1960. Nederlandse Jeugdbond voor Natuurstudie (NJN). 17 pp.
- Valentijn P (1981) Fluctuaties in aantallen en biomassa van polychaeten op een drietal stations in de Grevelingen, met speciale aandacht voor de populatiestructuur van de kleinere abundante soorten. *Studentenverslagen D1-1981*, Delta Instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek, Yerseke. 104 pp.
- Van Arkel MA & Mulder M (1979) Inventarisatie van de macrobenthische fauna van het Eems-Dollard estuarium. *BOEDE Publicaties en Verslagen* 1979-2. 122 pp.
- Van Arkel MA & Mulder M (1982) Macrobenthische fauna van het Eems-Dollard estuarium: een kwalitatieve survey (1978); een kwantitatieve survey; veranderingen in een periode van vijf jaar. *BOEDE Publicaties en Verslagen* 1982-7. 63 pp.
- Van den Heiligenberg T (1982) De pierenspitterij en de gevolgen ervan voor de bodemdieren in de Waddenzee. RIN-rapport 82/1, Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum. 57 pp.
- Van den Heiligenberg T (1984) De ecologische effecten van winning van wadpieren en andere bodemdieren in het intergetijdengebied. RIN-rapport 84/3, Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Leersum. 26 pp.
- Van der Veer HW, Bergman MJN & Beukema JJ (1985) Dredging activities in the Dutch Wadden Sea: effects on macrobenthic infauna. *Neth J Sea Res* **19** : 183-190.
- Van Es FB, Van Arkel MA, Bouwman LA & Schröder HGJ (1980) Influence of organic pollution on bacterial, macrobenthic and meiobenthic populations in intertidal flats of the Dollard. *Neth J Sea Res* **14** : 288-304.
- Vanhooren H (1989) Verspreiding van macrozoöbenthos in de Westerschelde: Invloed van abiotische factoren en pollutie. Licentiaatsverhandeling, Rijksuniversiteit Gent. 173 pp.
- Verkeer en Waterstaat, Ministerie van (1989) Water voor nu en later - Derde Nota Waterhuishouding. Tweede Kamer, vergaderjaar 1988-1989, 21 250 nr 1-2. 297 pp.

- Vermeulen Y (1980) Studie van het makrobenthos van het Westerschelde-estuarium. Licentiaatsverhandeling, Rijksuniversiteit Gent. 83 pp.
- Virnstein RW (1977) The importance of predation by crabs and fishes on benthic infauna in Chesapeake Bay. *Ecology* **58** : 1199-1217.
- Virnstein RW (1979) Predation on estuarine infauna: response patterns of component species. *Estuaries* **2** : 69-86.
- Warren LM (1977) The ecology of *Capitella capitata* in British waters. *J Mar Biol Ass UK* **57** : 151-159.
- Watzin MC (1986). Larval settlement into soft-sediment systems: interactions with the meiofauna. *J Exp Mar Biol Ecol* **98** : 65-113.
- Werkgroep Waterbeheer Westerschelde (1989a) De ecologische ontwikkeling van de Westerschelde. Deelrapport 4. Morfologische structuur en dynamiek. *Beleidsplan Westerschelde*, Rijkswaterstaat Directie Zeeland/Dienst Getijdewateren, Middelburg. 76 pp.
- Werkgroep Waterbeheer Westerschelde (1989b) De ecologische ontwikkeling van de Westerschelde. Deelrapport 1. Zuurstofhuishouding en nutriëntenhuishouding. *Beleidsplan Westerschelde*, Rijkswaterstaat Directie Zeeland/Dienst Getijdewateren, Middelburg. 78 pp.
- Whitlatch RB (1980) Patterns of resource utilization and coexistence in marine intertidal deposit feeding communities. *J Mar Res* **38** : 743-766.
- Wolff WJ (1973) The estuary as a habitat. *Zoöl Verh*, Leiden **126** : 1-242.
- Wolff WJ & Wolf L de (1977) Biomass and production of zoobenthos in the Grvelingen estuary, the Netherlands. *Est Coast Mar Sci* **5** : 1-24.
- Wolff WJ & Smit CJ (1990) The Banq d'Arguin, Mauritania, as an environment for coastal birds. *Ardea* **78** : 17-38.
- Ysebaert T & Meire P (1990) Het macrozoöbenthos in het sublittoraal van de Westerschelde (opname najaar 1988). Rapport WWE 10, Laboratorium voor Ecologie der Dieren, Zoögeografie en Natuurbehoud, Rijksuniversiteit Gent. 29 pp.
- Ysebaert T, Meire P, Devos K & Seys J (1990) Het macrozoöbenthos in het oostelijk deel van de Westerschelde ter hoogte van de Platen van Valkenisse. Rapport WWE 11, Laboratorium voor Ecologie der Dieren, Zoögeografie en Natuurbehoud, Rijksuniversiteit Gent. 69 pp.

