

**Faculteit der Wetenschappen
Academiejaar 1993-1994**

**Schorkreken in het brakke deel van het
Westerschelde estuarium als habitat
voor vissen en macrocrustacea**

André Cattrijsse

**Promotor: Prof. Dr. M. Vincx
Copromotor: Dr. O. Hamerlynck**

**Verhandeling voorgelegd tot
het behalen van de graad van
Doctor in de Wetenschappen,
groep Biologie**

INHOUDSTAFEL

Dankwoord	i
Voorwoord	iii
Samenvatting	v

Hoofdstuk I

De nektonfauna van schorren: overzicht van de bestaande literatuur

1.1 Inleiding en algemene ecologie van schorren	1
1.2 Schorren als habitat voor nekton	3
1.2.1 Inleiding	3
1.2.2 Methodiek	6
1.2.3 Karakteristieken van de nektonfauna van schorren	6
1.3 Schorren als kraamkamer	10
1.3.1 De refugiumhypothese	10
1.3.2 De voedingshypothese	11
1.3.3 Export van biomassa uit het schor	12

Hoofdstuk II

Nekton gemeenschappen van de schorkreken in het Westerschelde estuarium

2.1 Samenvatting	13
2.2 Inleiding	14
2.3 Studiegebied	16
2.3.1 Het Verdrongen Land van Saeftinghe	16
2.3.2 Het schor van Waarde	17
2.4 Materiaal en methoden	18
2.4.1 Bemonstering van de nektonfauna	18
2.4.2 Verwerking van de gegevens	19
2.5 Resultaten	20
2.5.1 Het Verdrongen Land van Saeftinghe	20
2.5.2 Het schor van Waarde	27
2.5.3 Vergelijking Saeftinghe - Waarde	34
2.6 Discussie	34

Hoofdstuk III

Abundantie, populatiestructuur en migratiepatronen van *Neomysis integer*, *Mesopodopsis slabberi* en andere Mysidacea in schorkreken langs de Westerschelde

3.1 Samenvatting	40
3.2 Inleiding	40
3.3 Materiaal en methoden	41
3.4 Resultaten	42
3.4.1 Seizoenaal voorkomen	42
3.4.2 Populatiestructuur	44
3.4.3 Lengte-frequentie distributies	47
3.4.4 Migratiepatronen	48
3.5 Discussie	49

Hoofdstuk IV

Estuariene schorkreken als habitat voor de strandkrab *Carcinus maenas*

4.1 Samenvatting	51
4.2 Inleiding	51
4.3 Resultaten	53
4.4 Discussie	55

Hoofdstuk V

Het Verdrongen Land van Saeftinghe als kinderkamer habitat voor postlarvale Grijze Garnaal, *Crangon crangon*

5.1 Samenvatting	58
5.2 Inleiding	58
5.3 Materiaal en methoden	60
5.4 Resultaten	62
5.6 Discussie	71

Hoofdstuk VI

Voorkomen, groei, produktie, voeding en consumptie van de brakwatergrondel *Pomatoschistus microps* in de schorkreken van het Westerschelde estuarium

6.1 Samenvatting	76
6.2 Inleiding	76
6.3 Materiaal en methoden	77

6.4 Resultaten	80
6.4.1 Abundantie, groei en produktie	80
6.4.2 Voeding	84
6.4.2.1 Kwantitatief	84
6.4.2.2 Kwalitatief	87
6.5 Discussie	90

Hoofdstuk VII

Voorkomen en voeding van de Zeebaars *Dicentrarchus labrax* in de kreken van het Verdrongen Land van Saeftinghe

7.1 Samenvatting	95
7.2 Inleiding	95
7.3 Materiaal en methoden	96
7.4 Resultaten	97
7.4.1 Voorkomen en groei	97
7.4.2 Voeding	98
7.4.2.1 Kwantitatief	98
7.4.2.2 Kwalitatief	101
7.5 Discussie	104
Referenties	109

Appendices

Dankwoord

De idee om in de schorkreken langs de Westerschelde te gaan vissen, is hiermee aan een vijfde verjaardag toe. Gedurende die periode ben ik steeds kunnen terugvallen op de onontbeerlijke steun van een klein leger mensen.

In de eerste plaats wens ik Prof. Dr. Magda Vincx en Prof. Dr. August Coomans te bedanken voor de complete vrijheid, het volle vertrouwen en de waardering die ik heb mogen genieten op professioneel en individueel vlak. De werksfeer en de collegialiteit die de sekte mariene kenmerken, heb ik steeds als stimulerend ervaren.

Als direct kweekprodukt van Dr. Olivier Hamerlynck, zonder ooit zijn project te zijn geweest, dank ik een enorm stuk van mijn opleiding. Hoewel ik niets van zijn voorstel tot onderzoek overhield, hielp hij mee aan de ruwbouw van deze studie en bleef nadien grote belangstelling tonen voor het verloop en de resultaten, alle tekstverbeteringen (of was het tekst schrijven?) ten spijt.

Nadat het Zwin niet langer als onderzoeksgebied was geschikt wees Dr. Marten Hemminga ons op de mogelijkheden van het schor van Waarde en van Saeftinghe. Hij stond in voor een belangrijk deel van de logistieke en technische ondersteuning van het onderzoek. Zijn interesse voor het onderzoek uitte zich steeds in constructieve commentaar. Hij bood mij meerdere malen de kans om met de resultaten naar buiten te treden en het onderzoek aan een breder publiek kenbaar te maken.

Belangrijke logistieke ondersteuning heb ik ook te danken aan Prof. Dr. Carlo Heip (massa's kopijen) en aan het Rijksinstituut voor Kust en Zee, het vroegere RWS-DGW (een zingende stroommeter).

In de finale fase bedacht Dr. Frank Redant nog bruikbare aanvullingen en opmerkingen die nu gelukkig niet als een verrassing op de verdediging zullen verschijnen.

De stichting Het Zeeuws Landschap en Staatsbosbeheer gaven zonder enige bezwaren de toelating om respectievelijk in het Verdrongen Land van Saeftinghe en het schor van Waarde staalnames uit te voeren.

De noodzakelijke financiële steun tijdens de eerste jaren werd geleverd door het IWONL.

Diedelinde Vanhooren, Esther Shushu Makwaia, Hederick R. Dankwa en Leon Backx, vier gemotiveerde studenten, volhardden in urenlange sorteearbeid en computerwerk en ook hun visies en bedenkingen droegen bij tot het geheel.

Jan Mees en Kris Hostens waren altijd alles overal en direct. Zij maakten dat het stressbord alleen occasioneel werd gebruikt. Veel van dit werk was enkel mogelijk omdat zij het als heel normaal beschouwden hun gegevens bruikbaar te maken. Ook boden zij dikwijls zinvolle commentaar en tilden het resultaat tot een hoger niveau. (Een duo dat ik zeker moet voorstellen tijdens de eerstvolgende sollicitatie). Ann Dewicke, Nancy Fockedey en privé chauffeur Colin Jansen zetten de laatste drie weken nog een tandje bij om de tekst op punt te stellen.

Een aantal mensen heeft zich destijds bereid verklaard hun leven te riskeren om vanop een brug in een van de meest mensonvriendelijke biotopen, zonder de minste beschutting stalen te nemen in vreselijke weersomstandigheden: Kris, Jan, Renato Arellano, Danielle Schram, Diedelinde, Esther, Leon en Jos Van Soelen.

Annick Van Kenhove, Danielle, Wies Gijselinck, Guy Desmet, Johan Vandeveld, Dirk Van Gansbeke en Jos hebben betekenisvolle bijdragen geleverd aan de technische ondersteuning.

Tenslotte wens ik nog mijn ouders te bedanken. Dit werk is uiteindelijk het resultaat van hun grenzeloos vertrouwen en een directe betrokkenheid.

Naast de rustbrengende hotelservice en het verbeteren van het storende 'onnederlands' in de tekst heb ik vooral bewondering voor het geduld en het waardig afwachten van het einde van een sociaal moratorium, waarmee Ann het enthousiasme van een eerste jaar levend wist te houden.

dré, 30 juni 1994

'Bof' had ze tegen me gezegd, 'de manier waarop jij met die geschiedenis bezig bent bevalt me niet. Eerst verzamelde je feiten zoals andere mensen schelpen verzamelen.

Nu lijkt het wel of je de getallen van de lotto opschrijft.'

'Dat is alleen maar omdat ik het met getallen leuker vind.'

'Met leuk heeft het niets meer te maken, je bent gegrepen, en dat is iets anders. Je moet oppassen, anders word je nog ziek.'

'Nu gaan we niet overdrijven. Als je verpleger in het gekkenhuis bent word je heus zelf niet gek.'

'Dat moet nog bewezen worden.'

uit 'De slinger van Foucault', Umberto Eco.

VOORWOORD

Schorren zijn ecotonen tussen het aquatische en het terrestrische milieu. Ondanks de tijdelijke toegankelijkheid maken een aantal macrocrustacea- en vissoorten intensief gebruik van het schorhabitat. Met vloed migreren deze organismen in het schor en sommige blijven er in ondiepe plassen overtijen. Vooral juveniele individuen komen in grote getalen voor in de aquatische biotopen die met schorren zijn geassocieerd (intertidale krekens, schorpannen en getijdpoelen in de krekens).

De hoge terrestrische primaire produktie en de influx van organisch materiaal met elk getijde, leidt tot hoge concentraties detritus in het aquatische schorhabitat. De getijdenkrekens herbergen dan ook hoge densiteiten en biomassa's detritivore infauna. Aasgarnalen, isopoden en amphipoden zwemmen, waarschijnlijk aangetrokken door de grote hoeveelheid detritus, de schorkrekens op. De benthische Polychaeta en de Crustacea zijn op hun beurt een energierijke voedselbron voor de juveniele vissen, garnalen en krabben.

Op basis van de abundanties van juveniele organismen en het potentieel belang als voedselgrond, neemt men algemeen aan dat schorren voor een aantal soorten belangrijke kraamkamers en/of foerageergebieden zijn.

Deze studie evalueert het belang van schorkrekens in de Westerschelde als habitat voor de epifauna en het hyperbenthos van het estuarium. Het beoogt een descriptieve benadering van het kreekhabitat als potentiële kraamkamer en foerageergebied voor het estuariene nekton. Als studiegebied werden twee brakwaterschorren in het oostelijk bekken van de Westerschelde uitgekozen: het Verdrongen Land van Saeftinghe en het schor van Waarde.

Het eerste objectief bestond in de beschrijving van de nektonfauna die met het opkomend getij de schorkrekens binnenzwemt. Aan de hand van maandelijkse staalnames in beide gebieden werden de schorgemeenschappen gekarakteriseerd en werden de dominante soorten geïdentificeerd. De seizoenale veranderingen in de soortensamenstelling en de invloed van de voornaamste omgevingsvariabelen op de gemeenschapsstructuur werden daarbij beschreven.

In tweede instantie werden de observaties van het schor gerelateerd met de densiteitsgegevens van de epi- en hyperbenthische fauna van het subtidaal van de Westerschelde. Deze datasets werden vrijwel gelijktijdig met de data in het schor verzameld. Dr. Jan Mees bestudeerde het hyperbenthos en Drs. Kris Hostens de epifauna van het estuarium. De vergelijking de seizoenale fluctuaties in abundantie in sub- en intertidaal leverde informatie over het habitatgebruik van de belangrijkste soorten en hun verschillende levensstadia. Om de kraamkamerfunctie van het schor te evalueren werd het voorkomen van juveniele stadia bestudeerd en hun rekrutering naar de subtidale populatie werd gevolgd. Kwantitatieve en kwalitatieve maaganalyses werden uitgevoerd om aan te tonen of schorkrekens fungeren als belangrijke foerageergebieden voor garnalen en vissen.

Deze thesis werd daarom als volgt opgebouwd: In een eerste hoofdstuk wordt een overzicht gegeven van de bestaande literatuur. Het tweede hoofdstuk omvat een gedetailleerde beschrijving van de nektonfauna van beide studiegebieden en formuleert welke soorten gebruik maken van het schorhabitat en voor welke soorten het schor een kraamkamer en/of foerageergebied is. Dit hoofdstuk beschrijft ook de staalnametechniek die voor dit onderzoek werd ontwikkeld. De gebruikte verwerkingstechnieken en de methodes die gemeenschappelijk zijn voor alle hoofdstukken staan hier verzameld. De methodes die specifiek werden toegepast tijdens de gegevensverwerking voor de volgende hoofdstukken worden in die hoofdstukken zelf vermeld. De volgende vijf hoofdstukken geven een zo grondig mogelijke analyse van de waarde van het schor als habitat voor de volgende soorten: de aasgarnalen *Neomysis integer* en *Mesopodopsis slabberi* (Hoofdstuk III), de strandkrab *Carcinus maenas* (Hoofdstuk IV), de grijze garnaal *Crangon crangon* (Hoofdstuk V), de brakwatergrondel *Pomatoschistus microps* (Hoofdstuk VI) en de zeebaars *Dicentrarchus labrax* (Hoofdstuk VII).

SAMENVATTING

In **Hoofdstuk I** wordt een overzicht gegeven van de belangrijkste studies die een evaluatie van een schorgebied als habitat voor nekton hebben gemaakt. Vooreerst wordt op een essentieel verschil tussen de Noordamerikaanse en de Europese schorren gewezen. Bijna alle onderzoek betreffende het gebruik van het schorhabitat door nekton werd uitgevoerd in de Verenigde Staten. Langs de oostkust van de V.S. en in de golf van Mexico liggen de schorgebieden in de regel lager in de getijdenzone. Ze worden bijgevolg regelmatig en voor langere duur overspoeld dan de Europese schorren. In Noord-Amerika gebruikt het nekton het begroeide schoroppervlak. In Europa blijft het nekton beperkt tot de intertidale kreken. Beide biotopen zijn dus structureel weinig vergelijkbaar. De schorvegetatie biedt de juveniele vissen en Crustacea bescherming tegen predatie en verklaart gedeeltelijk het habitatgebruik. In Europa kan het nekton niet genieten van zo'n structureel heterogeen habitat.

Alhoewel zeer diverse vangstechnieken werden gehanteerd komen de meeste studies tot het besluit dat schorren belangrijke kraamkamers zijn. De nektonfauna van schorren wordt meestal gedomineerd door een klein aantal soorten en heeft een stabiele structuur. In vergelijking met de subtidale fauna blijkt dat de meeste soorten niet in het schor voorkomen. De kraamkamerfunctie van schorren wordt verklaard door de lagere predatiedruk en het rijker voedselaanbod dan in het subtidale biotoop. Een aantal auteurs zien de emigratie van de juvenielen naar de adulte populatie als een export van schorproductie die een rol gaat spelen in de subtidale voedselketens.

Hoofdstuk II beschrijft de nektongemeenschappen van het Verdrongen Land van Saeftinghe en het schor van Waarde. Met een fuiknet werd de epifauna en het hyperbenthos dat in de schorkreken binnenzwemt gedurende een volledige getijdecyclus op een passieve manier bemonsterd. De fauna van deze schorren werd gedurende de meeste maanden gedomineerd door de aasgarnaal *Neomysis integer*. In het najaar was de aasgarnaal *Mesopodopsis slabberi* zeer abundant aanwezig. Tijdens maart en april kwamen vroeg-postlarvale botjes (*Pleuronectes flesus*) in de schorkreken voor. Kort nadien waren vroeg-postlarvale garnalen (*Crangon crangon*) zeer abundant. Vanaf juni kwamen de juveniele stadia van de strandkrab (*Carcinus maenas*), de brakwatergrondel (*Pomatoschistus microps*) en de zeebaars (*Dicentrarchus labrax*) voor. De juveniele stadia van de laatste vijf soorten gebruikten de schorkreken als kraamkamer. Multivariate technieken toonden aan dat de schorfauna een stabiele structuur bezit. De invloed van temperatuur, saliniteit en concentratie opgeloste zuurstof op de gemeenschapsstructuur was eerder gering. De fauna onderging een verandering in samenstelling tijdens de zomer wanneer juveniele *C. maenas*, *P. microps* en *D. labrax* van de schorkreken gebruik maken. De seizoenale verandering in de fauna was meer uitgesproken in het schor van Waarde. Mariene soorten die in het voorjaar het estuarium binnentrekken, waren daarvoor verantwoordelijk. In Saeftinghe kwamen dan weer een aantal typische zoetwatersoorten voor. Beide feiten maken dat de fauna in beide schorren in zekere

mate verschillend was. Behalve de positie in het estuarium bepaalt ook de toegankelijkheid van het schor de soortensamenstelling van het nekton.

Hoofdstuk III onderzoekt of aasgarnalen gebruik maken van het kreekhabitat. *Neomysis integer* kwam in hoge densiteiten voor en domineerde de schorfauna. Tijdens het eerste jaar fluctueerden de abundanties in het subtidaal en in het schor alternerend. De densiteitspieken die overeenkwamen met de verschillende voorplantingsperiodes, werden eerst in het schor geobserveerd. Deze observaties lieten veronderstellen dat *N. integer* de schorkreken gebruikt tijdens de reproductie. In het tweede jaar werd deze trend niet bevestigd en waren juvenielen eerder onregelmatig aanwezig in het schor. Ook de gegevens betreffende *Mesopodopsis slabberi* hadden een dualistisch karakter. Enkel in het schor werden zeer hoge abundanties juveniele individuen waargenomen, maar het seizoenale patroon werd tijdens het tweede jaar niet herhaald. Eenzelfde conclusie geldt voor *Praunus flexuosus* en *Schistomysis spiritus*.

In **Hoofdstuk IV** wordt het voorkomen van de strandkrab *Carcinus maenas* in de schorkreken nader bekeken. Vanaf juni tot in september settelden megalopalarven en jonge krabstadia in de schorkreken. De jonge krabstadia bereikten maximale densiteiten in augustus en september. Vanaf die periode nam de aanwezigheid van oudere individuen toe en daalde de abundantie van de jonge stadia. Kannibalisme kan hier een verklaring voor geven maar een veranderende habitatkeuze tijdens de groei is niet uitgesloten. Tegen het begin van de winter verdwijnen ook de oudere krabben uit het schor. Waarom enkel tijdens het najaar de oudere krabben in het schorhabitat voorkomen blijft voorlopig onduidelijk. Zowel de juveniele als de oudere individuen gebruiken de schorkreken naar alle waarschijnlijkheid als foerageergebied. De juveniele krabben kunnen mogelijks ook profiteren van een verlaagde predatiedruk totdat de oudere individuen verschijnen.

De evaluatie van het schorhabitat als kraamkamer voor vroeg-postlarvale garnalen is het onderwerp van **Hoofdstuk V**. Vroeg-postlarvale garnalen komen kort na de metamorfose de schorkreken binnen en blijven er tot een lengte van ongeveer 10mm is bereikt. De gemiddelde verblijfsduur van de postlarvale garnalen werd berekend met een groeimodel en bedroeg twee tot drie weken. De predatiemortaliteit was gedurende de meeste maanden laag in het schor maar steeg plots in het najaar wanneer zeebaarzen en grondels de kreken als habitat gebruikten. Tegen die tijd was de densiteit van de postlarvale garnalen reeds verminderd t.o.v. de abundantie in het voorjaar. De vroeg-postlarvale garnalen hadden significant meer voedsel in de maag wanneer ze het schor verlieten met eb. De postlarvale garnalen bleven ook overtijen in de kreken in poelen en in het restwater. Het kwantitatief belang van de schorren als kraamkamer voor garnalen lijkt niet onbelangrijk maar wijzigde sterk tijdens het tweede jaar. De biomassa die vanuit het schor naar het subtidaal wordt geëxporteerd tijdens de rekrutering was verwaarloosbaar t.o.v. de totale hoeveelheid biomassa in het estuarium.

Hoofdstuk VI handelt over de biologie en de ecologie van de brakwatergrondel *Pomatoschistus microps* die in de schorkreken van de Westerschelde de visfauna domineert. Vanaf juni tot in oktober kwamen de juveniele grondels in hoge densiteiten in de schorkreken voor. Vanaf oktober daalden de densiteiten in het schor terwijl de grondels in de estuariene vangsten begonnen te verschijnen. Tijdens de winter waren de aantallen in het schor laag en in het subtidaal hoog. Vanaf de lente keerden de adulte grondels terug naar het schor om zich voort te planten. De groei van de juveniele grondels in het schor lag zeer hoog. De meeste produktie gebeurde tussen juni en oktober, tijdens de juveniele fase in het schor en bereikte ongeveer 50 mg ADW m⁻². Een dergelijke lage produktie kon geen aanleiding geven tot een belangrijke export van schorproduktie naar het estuariene milieu tijdens de rekrutering. Het foerageergedrag van de grondels werd onderzocht tijdens hun migratie in en uit de schorkreken. Het verloop van het gemiddeld aantal prooien en de gemiddelde maagvulling tijdens een getijdecyclus varieerde sterk tussen de onderzochte periodes. Meestal werd een significante stijging in beide variabelen gevolgd door een significante daling vlak voor het verlaten van het schor. De kwalitatieve gegevens van de maaganalyses toonden wel aan dat de voornaamste prooien *Corophium volutator* en *Nereis diversicolor* zijn. Beide bentische soorten komen in hoge densiteiten in de schorkreken voor. De consumptie tijdens een getijdecyclus lag zeer hoog en bedroeg gemiddeld 8% van het lichaamsgewicht. Naast het belang als kraamkamer zijn krekens ook belangrijke voedselgronden voor *P. microps*.

Hoofdstuk VII evalueert het belang van het Verdrongen Land van Saeftinghe als habitat voor juveniele zeebaars *Dicentrarchus labrax*. In de periode juni tot november kwamen 0-jarige zeebaars de krekens opzwemmen. Nadien bleven de meeste zeebaars in het estuariene biotoop. De groei van de juveniele zeebaars ligt hoog tijdens deze eerste levensmaanden. Net als voor *Pomatoschistus microps* kunnen schorkreken belangrijke foerageergebieden zijn voor zeebaars. Maaganalyses toonden aan dat het gemiddeld aantal prooien in de maag significant stijgt tijdens het verblijf in het schor. Ook werd in twee van de vier gevallen een significante stijging waargenomen in de maagvulling. Kwalitatieve veranderingen in het dieet werden eveneens vastgesteld. Bij de zeebaarsen die met eb werden gevangen werden meestal meer *Corophium volutator* en *Orchestia gammarellus* aangetroffen. Beide soorten zijn abundant in het schor en vormen een energierijke prooi. Deze kwalitatieve veranderingen in het dieet konden worden gevisualiseerd met een ordinatie. In het ordinatievlak scheidden de maaginhouden aangetroffen bij vloed zich van de maaginhouden gevonden bij eb. De verblijfsduur op het schor was daarbij de meest belangrijke faktor. In die analyse was ook een ontogenetische shift duidelijk. Het dieet tijdens augustus verschilde van het dieet tijdens oktober en november.

Een kaart is niet het gebied

Hoofdstuk I

DE NEKTON FAUNA VAN SCHORREN : OVERZICHT VAN DE BESTAANDE LITERATUUR

1.1 Inleiding: definitie en algemene ecologie van schorren

Een correcte definitie van een schor bevat tenminste twee elementen. Ten eerste is het schor een terrestrisch habitat, volledig gekarakteriseerd door een typische vasculaire halophyte vegetatie en een geassocieerde terrestrische fauna. Ten tweede is het biotoop onderworpen aan een periodische bevoeiing van de aangrenzende watermassa. De flora en de fauna bevatten dus zowel terrestrische als aquatische componenten. (Ranwell 1972, Pomeroy & Wiegert 1981, Long & Mason 1983, Adam 1990). Impliciet bedoelt men zoutwaterschorren maar de definitie wordt meestal uitgebreid tot het zoetwatergetijdengebied. De vegetatie van zoetwaterschorren is natuurlijk gekenmerkt door moerasvegetaties en niet door de associaties van zouttolerante soorten die het typische aspect vormen van de brakwater of volledig mariene schorren. In principe komen schorren niet voor in tropische en subtropische gebieden. De vegetatie van gelijksoortige intergetijden wordt er niet getypeerd door grassen en dwergstruiken, maar door mangrovebomen.

Schorren ontwikkelen slechts op sedimenten met een zeker slibgehalte, m.a.w. in gebieden waar een geringe golfwerking sedimentatie toelaat. Wanneer dergelijke ondiepe gebieden uiteindelijk steeds minder worden bevoeid, kan een pioniersvegetatie ontwikkelen die verdere sedimentatie en begroeiing bevordert. Naargelang de getijdeamplitude, lokale stromingspatronen en hydrologische omstandigheden, komen schorvegetaties binnen de intergetijdenzone op verschillende getijdehoogtes voor (Beeftink 1977).

Extreem hoge waterstanden bij springtij bepalen de bovenste, terrestrische grens van schorvegetaties. De onderste limiet ligt in Europa rond het gemiddeld hoogwater doodtij (mean high water neap tide, MHWN) (Beeftink 1977). Aan de oostkust van de Verenigde Staten ligt deze zone echter een stuk lager en wordt ze arbitrair begrensd door de gemiddelde waterhoogte (mean tidal level, MTL) (Reimold 1977). Dit heeft tot gevolg dat in de Noordamerikaanse situatie bijna elk getijde het begroeide schoroppervlak overstroomt, terwijl dit in Europa slechts tijdens de hogere waterstanden en dus voor kortere tijd gebeurt. De functionaliteit binnen een groter ecosysteem en het gebruik van het habitat kunnen hierdoor ten gronde verschillen tussen beide continenten.

Een tweede essentieel verschil tussen de schorren aan weerszijden van de Atlantische Oceaan, ligt in de vegetatie (Adam 1990). In Noord-Amerika bestaat de vegetatie bijna monospecifiek uit *Spartina alterniflora* (smooth cord grass). In een aantal schorren komen *Spartina patens*, *Juncus roemerianus* en *Distichlis spicata* als subdominante soorten voor (Reimold 1977). Zoutmelde soorten (*Halimione spec.*)

typeren de Europese schorren, doch een zestal andere soorten domineren er de vegetaties: strandkweek (*Elymus athericus*), kweldergras (*Puccinellia maritima*), zeebies (*Scirpus maritimus*), schorrezoutgras (*Triglochin maritima*), riet (*Phragmites australis*) en spiesbladmelde (*Atriplex hastata*) (Beeftink 1977).

Schorren worden tot de meest produktieve terrestrische systemen gerekend. Ketner (1972) en Wallentinus (1973) schatten de netto primaire produktie in Europese mariene schorren op ongeveer 300 tot 600 g drooggewicht (DW) $\text{m}^{-2} \text{ j}^{-1}$. Estuariene schorren blijken zelfs nog produktiever; volgens Wolff *et al.* (1979) en Groenendijk (1984) bedraagt de nettoproduktie van de *Spartina anglica*-*Puccinellia maritima* vegetatie ongeveer 1000 g DW $\text{m}^{-2} \text{ j}^{-1}$. *Elymus athericus*, de *P. maritima*-*Triglochin maritima* vegetatie, *Phragmites australis*, *Scirpus maritimus* en *Halimione portucaloides* bereiken een vergelijkbare produktie (Wolff *et al.* 1979, Bakker *et al.* 1993). Voor de Noordamerikaanse schorren variëren de netto produktieschattingen voor *Spartina alterniflora* en *Juncus roemerianus* tussen 400 tot 2200 g DW $\text{m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ (Reimold 1977, Pomeroy *et al.* 1981). De bijdrage tot de totale produktie van algen -benthische microalgen in het bijzonder- is niet te verwaarlozen. In gematigde gebieden kan het microphytobenthos 's winters zelfs de belangrijkste producerende component van het systeem worden. (Pomeroy *et al.* 1981). Op het Amerikaanse continent zou volgens de meeste studies de algen produktie ongeveer een vijfde van de totale primaire produktie bedragen (Pomeroy *et al.* 1981, Adam 1990). Ook in Europa zijn algen niet onbelangrijk in het schorecosysteem (Beeftink 1977). Een dergelijke hoge primaire produktie brengt een grote hoeveelheid organisch materiaal potentieel ter beschikking van de aquatische en terrestrische voedselketens.

Een deel van het organisch materiaal komt vanuit het schor het aanpalend estuarium of het nabijgelegen kusthabitat binnen. Omwille van deze export van organisch materiaal worden schorren dikwijls de rol toebedeeld het voedselweb van de aanpalende aquatische systemen op een directe wijze van brandstof te voorzien (Teal 1962, Nixon & Oviatt 1973, Odum & Heald 1975). Het schoroppervlak aan de oostkust van de Verenigde Staten wordt regelmatig bevloed en het meeste plantenmateriaal komt na het groeiseizoen vlug in het water terecht. Het grootste deel van de primaire produktie eindigt er dus uiteindelijk als detritus in het systeem en slechts een zeer klein deel (maximaal 10%) wordt ter plaatse geconsumeerd (Teal 1962). Het afgestorven organische materiaal wordt ofwel geëxporteerd naar de nabijgelegen wateren ofwel in het schor zelf afgebroken. De afbraak van dit detritus gebeurt hoofdzakelijk in het aquatisch milieu en vormt er de basis van de voedselketen (Teal 1962, Odum & Heald 1975). In Europese schorren bestaat waarschijnlijk geen export van organisch materiaal (Wolff *et al.* 1979, Beeftink & Rozema 1988, Hemminga *et al.* 1992, 1993). De afgestorven planten worden grotendeels *in situ* gerecycleerd en komen slechts na hoge springvloed in het water terecht. Dit functionele aspect van schorren is echter niet eenduidig te definiëren en niet te veralgemenen. In hoeverre een schor netto exporteert dan wel importeert blijkt in elke afzonderlijke situatie te verschillen en levert verschillende resultaten op wanneer particulier of opgelost organisch materiaal, C, N, P,... beschouwd worden (Adam 1990).

Naast de plaatselijke primaire produktie, wordt ook de secundaire produktie ondersteund door de influx van allochtoon materiaal dat met elk tij wordt aangevoerd. De hoge concentratie aan organisch materiaal impliceert een rijke bacteriële en fungicide flora die het organisch materiaal afbreekt. Samen met de geassocieerde microfauna vormen ze het voedsel voor de detritivore meio-, macro- en epifauna. Het zijn uiteindelijk de hoge concentraties organisch materiaal en de hoge densiteiten en biomassa's aan meio- en macrofauna die een aantrekkingspool vormen voor de epi- en de hyperbenthische fauna van het aangrenzende aquatische biotoop. De meeste epifauna (vissen, garnalen en krabben) die met het opkomend tij het schor bezoeken, maken feitelijk geen deel uit van de schorfauna *in se*, maar deze transiënten kunnen toch een structurerende invloed uitoefenen op de schor infauna (Vince *et al.* 1976, Bell & Coull 1978, Bell 1980, Kneib & Stiven 1982, Frid & James 1988).

1.2 Schorren als habitat voor nekton

1.2.1 Inleiding

Het onderzoek naar het belang van schorren voor de mariene fauna, meer bepaald het nekton (*i.e.* vissen en macrocrustacea), is tot op heden uitsluitend een Amerikaanse aangelegenheid gebleven. Het totale schoroppervlak aan de Atlantische kust van de Verenigde Staten bedraagt ongeveer 6000 km². Het grootste deel daarvan ligt in de staten Georgia, South Carolina en North Carolina, tussen 30° en 35° noorderbreedte (Reimold 1977). Ook langs de Golf van Mexico, in de Mississippi delta en langs de subtropische kusten van Texas, Florida en Louisiana bestaan er schorren die zich over enorme oppervlakten uitstrekken. Jonge stadia van een aantal commercieel belangrijke soorten (bv. garnalen *Penaeus spec.*, de blauwe krab *Callinectes sapidus*) komen in hoge densiteiten in die schorkreken voor. Ook een aantal soorten tandkarpers (bv. *Fundulus spec.*, *Cyprinodon variegatus*) en de steurgarnaal *Palaemonetes pugio*, die een belangrijke plaats in de voedselketens innemen, zijn nadrukkelijk aanwezig (Rozas 1993). Turner (1977) en Nixon (1980) hebben zelfs een verband weten te leggen tussen het totale oppervlak aan schorren in de Golf van Mexico en de totale commerciële vangst aan penaeiden en vissoorten die afhankelijk zijn van estuaria. Hoewel Boesch & Turner (1984) twijfels hebben over de directe toepasbaarheid van deze relatie, is het potentieel belang van deze gebieden voor de visserij duidelijk. De noodzaak voor onderzoek naar het belang van schorren voor vissen en Crustacea, wordt verder versterkt door een constante inkrimping van het totale schorareaal tengevolge van kanalisaties, inpolderingen en havenwerken. Tussen 1954 en 1965 verdween aan de Amerikaanse oostkust ongeveer 10% van het totale areaal (Spinner 1968). Kanalisatie van de Mississippi-delta in Louisiana, is verantwoordelijk voor het verdwijnen van 50 km² schor per jaar (Dunbar *et al.* 1992).

In analogie met de Amerikaanse situatie, zijn de Europese schorren potentieel belangrijke gebieden voor een aantal commercieel interessante soorten *i.e.* bot

(*Pleuronectes flesus*), schol (*P. platessa*), garnaal (*Crangon crangon*) en zeebaars (*Dicentrarchus labrax*) (Frid 1988, Kelley & Reay 1988, Frid & James 1989, Cattrijsse *et al.* 1994). Ook de brakwatergrondel (*Pomatoschistus microps*) en de strandkrab (*Carcinus maenas*), soorten die ecologisch belangrijk zijn, komen in schorkreken voor. Het totale schoroppervlak rond de Noordzee is veel kleiner, ongeveer 650 km² (Beeftink & Rozema 1988). Langs de Atlantische kust van Frankrijk situeren zich 40 km² schorren. Aan de west- en zuidoostkust van Engeland bevindt zich ca. 180 km² schorgebied. Aan de oostkust ca. 160 km². Het merendeel van de Europese schorren ligt rond de Nederlands-Duits-Deense Waddenzee (360 km²) (Dijkema *et al.* 1984), de belangrijkste kinderkamer voor de zeer produktieve Noordzeevervisserij (Zijlstra 1972). Uitgaande van deze feiten en de Amerikaanse studies, lijkt het aannemelijk dat Europese schorren een belangrijk habitat moeten zijn voor de bovenvermelde en andere soorten. Het wetenschappelijk onderzoek in Europa heeft zich bijna uitsluitend beperkt tot sociophytologie en entomologie (Beeftink 1977, Dijkema *et al.* 1984), maar een klein aantal studies die de nektonfauna in schorkreken beschrijven, wijzen duidelijk in die richting (Muus 1967, Labourg *et al.* 1985, Frid 1988, Frid en James 1989, Drake & Arias 1991, Cattrijsse *et al.* 1994). Europese schorren zijn ook sterk bedreigd. In de Wash bv., een kustgebied rijk aan schorren aan de oostkust van Engeland, verdween tussen 1950 en 1980 ongeveer 15% van het totale areaal (Long & Mason 1983). In het Maas-Schelde-Rijn deltagebied is het totale schoroppervlak, tengevolge van de Deltawerken, de laatste vier decennia gedaald van 80 km² naar 35 km² (Huiskes 1988, Nienhuis 1982).

Nochtans zijn de Amerikaanse en Europese situaties niet volkomen vergelijkbaar. In de *Spartina* schorren in Amerika gebruikt het nekton het begroeide schoroppervlak. De stengels bieden heel wat bescherming tegen predatie (Heck & Thoman 1981, Savino & Stein 1982, Rozas & Odum 1988) en de dieren vinden er ook een rijk voedselaanbod (Boesch & Turner 1984, Kneib 1984, Rozas & Odum 1988, Rutledge & Fleeger 1993). In de Europese schorren komen vissen en macrocrustacea enkel voor in de kreken en zoutpannen. Het begroeide schoroppervlak wordt weinig bevoeid en is daarom als habitat niet toegankelijk voor de epifauna. De structurele heterogeniteit van het habitat is bijgevolg stukken lager. De infauna van schorkreken vormt zeker een belangrijke voedselbron. Of het onbegroeide kreekhabitat ook een predatierefugium vormt zal in de Europese getijdenkreken moeten afhangen van andere structurele karakteristieken of van gedragsmechanismen.

Tabel 1.1 Overzicht van de voornaamste studies die een beschrijving geven van het gebruik van het schorhabitat door nektonfauna.

Bron	Studiegebied	Methodiek	tijdstip	aantal soorten + aantal dominante soorten	aantal 'kraamkamer' soorten
Subrahmanyam & Drake 1975	Florida	ringzegen, 8mm subtidaal	dag, vloed en eb, 1 jaar	55 (11)	24
Cain & Dean 1976	South Carolina	rotenone, ringzegen, 0.6mm intertidaal	dag, vloed tot eb, 1 jaar	51 (3)	?
Shenker & Dean 1979	North carolina	fuiknet, 3mm intertidaal	dag & nacht, vloed tot eb, 13 dagen	22 (6)	13
Bozeman & Dean 1980	South Carolina	fuiknet, 3mm intertidaal	dag & nacht, vloed tot eb, 6 maand	16 (3)	10
Subrahmanyam & Coultas 1980	Florida	ringzegen, 8mm subtidaal	dag, vloed & eb, 2 jaar	55 vissen (10) 38 crust. (12)	?
Weinstein <i>et al.</i> 1980	North Carolina	rotenone, ringzegen, 1mm subtidaal	dag ?, eb, 2 jaar	86 (16)	11
Weinstein & Brooks 1983	Virginia	valnet & kor, 6mm inter- & subtidaal	nacht, vloed, 1 jaar	16 (1)	?
Zimmerman & Minello 1984	Texas	valnet intertidaal ?	dag, vloed, 2 jaar	29 vissen 4 crust.	
Rozas & Hackney 1984	North Carolina	fuiknet, 3mm, ringzegen, 2.5mm intertidaal	dag en nacht, vloed, 1 jaar	22 vissen (4) 4 crust.	?
Talbot & Able 1984	New Jersey	pittrap	poelen en plassen 5 maand	11 (4)	4
Rogers <i>et al.</i> 1984	Georgia	ringzegen, 5mm intertidaal	dag ?, eb, springtij 9 maand	41 (3)	7
Rozas & Odum 1987a	Virginia	fuiknet, 3mm intertidaal	dag & nacht, vloed tot eb, 4 maand	25 vissen (5) 3 crust	± 20
Rozas & Odum 1987b	Virginia	valnet subtidaal	dag, eb, 5 maand	19 vissen (5) 3 crust.	± 20
Hettler 1989	North Carolina	fuiknet, 2.5mm intertidaal	dag, springtij, 1 jaar	35 vissen (10) 4 crust.	?
Sogard & Able 1991	New Jersey	valnet subtidaal	dag, eb, 5 maand	25 vissen 11 crust.	?
Rountree & Able 1992a	New Jersey	fuiknet & ringzegen, 6mm subtidaal	eb, 8 maand	64 vissen (4) 13 crust.	12

1.2.2 Methodiek

Het aantal technieken gehanteerd in het onderzoek naar het gebruik van het schorhabitat door nektonfauna, is bijna even groot als het aantal onderzoekers die ooit een inventarisatie hebben gemaakt in getijdenkreeken (Tabel 1.1). Subtidale schorkreeken worden meestal bemonsterd met de conventionele vangsttechnieken zoals ringzegens, valnetten en sleepnetten. De geomorfologische karakteristieken van intertidale kreeken beperken het gebruik van deze standaardmethodes. De geringe diepte en de slibbige bodem maken sleepnetten ongeschikt. Het accidentele karakter van de bodem van de kleinere getijdenkreeken sluit het gebruik van valnetten dikwijls uit. Daarom hebben de meeste auteurs een eigen, meestal passieve, monsternametechniek ontwikkeld, aangepast aan de specifieke objectieven van het geplande onderzoek en aan het eigen studiegebied.

Om de vis- en/of macrocrustacea fauna van schorren te bemonsteren, worden meestal variaties van fuiknetten aangewend. Deze netten worden in het diepste deel van een kreek opgehangen, sluiten al dan niet een volledige kreek af en bemonsteren de volledige vloed- en/of de ebstroom (Shenker & Dean 1979, Bozeman & Dean 1980, Hettler 1989, Cattrijsse *et al.* 1994). Meestal laten deze staalnames enkel toe om seizoensale of tidale patronen te beschrijven in het gebruik van het schorhabitat. In de Europese situatie moet de staalname gepaard gaan met debietmetingen om de abundantie te kunnen berekenen. In de Amerikaanse schorren kan men de abundanties en densiteiten meten op het begroeide schoroppervlak tijdens hoogwater. Dit gebeurt met een valnet (Rozas 1991) ofwel wordt een gekend oppervlak afgesloten bij hoogwater en worden alle dieren gecollecteerd in een refugium na het droogvallen van het habitat (McIvor & Odum 1986, Kneib 1991).

Deze verscheidenheid aan technieken bemoeilijkt natuurlijk de vergelijking van resultaten. Het gebruik van verschillende maaswijdtes, de steeds veranderende momenten van staalname (doodtij vs. springtij, hoogwater vs. laagwater en dag vs. nacht), alsook de afwisselende keuze tussen intertidale en subtidale plaatsen dragen daar verder toe bij (Tabel 1.1). Dit illustreert wel de variatie aan schortypes en de verscheidenheid aan onderzochte biotopen. Desondanks formuleren alle studies dezelfde hypothesen en besluiten. Altijd krijgen de bemonsterde kreeken of schorren de functie van kraamkamer en/of foerageergebied toegewezen.

1.2.3 Karakteristieken van de nektonfauna van schorren

Een klein aantal soorten domineert de nekton gemeenschappen die met het opkomend water het schor opzwemmen (Tabel 1.1). Deze vissen en Crustacea Decapoda staan gecatalogeerd als generalistische soorten. Het zijn bijna allemaal euryhaline en eurytherme soorten, estuariene residenten, die een groot areaal bezetten en bestand zijn tegen de plotse veranderingen die kunnen optreden in het fysische en

chemische milieu van het schor (Sogard & Able 1991, Rountree & Able 1992a, Rozas 1993). Langs de Atlantische kust van de Verenigde Staten worden ook steeds dezelfde soorten vermeld. Ook in Europa vermelden de weinige studies dezelfde soorten die intensief gebruik maken van het schormilieu. Andere abundante estuariene soorten maken geen gebruik van schorren (Rozas 1993, Cattijisse *et al.* 1994). Deze soorten zijn mogelijks minder geadapteerd aan het sterk veranderlijke intertidale milieu, maar zullen zeker alternatieve levensstrategieën hebben ontwikkeld die overleving in het estuarium mogelijk maken (Kneib 1987). Om de verspreiding van juveniele dieren in verschillende aanpalende biotopen volledig te kunnen begrijpen, is het noodzakelijk de relatieve risico's en voordelen verbonden met beide milieu's te identificeren.

De aquatische schorgemeenschap is gekenmerkt door een stabiele structuur. De seizoenale patronen die optreden, geven een dynamisch aspect aan de gemeenschap maar blijven beperkt in omvang. Op jaarbasis verandert de gemeenschap weinig (Allen & Barker 1990, Rackocinski *et al.* 1992). De soorten die het schormilieu tijdens de vroege levensstadia gebruiken oefenen een grote invloed uit op de structuur van de nektonfauna. De voornaamste omgevingsfactoren zoals saliniteit of temperatuur zijn van ondergeschikt belang (Subrahmanyam & Drake 1975, Weinstein *et al.* 1980, Drake & Arias 1991, Cattijisse *et al.* 1994). De opeenvolgende rekruteringsgolven typeren de verschillende seizoenale gemeenschappen (Subrahmanyam & Drake 1975, Subrahmanyam & Coultas 1980, Weinstein *et al.* 1980, Rozas & Hackney 1984, Drake & Arias 1991, Rountree & Able 1992a). Zimmerman & Minello (1984) beschreven de fauna van schorren waar de waterhoogte seizoenaal fluctueert. Voor een aantal soorten vonden ze de seizoenale densiteitspatronen beter gecorreleerd met de historische waterhoogtes dan met de actuele. Rogers *et al.* (1984) stelden vast dat veranderingen in biotoopgebruik van stroomopwaartse estuariene intergetijdenkreeken tijdens periodes met hoge zoetwaterafvoer, gerelateerd zijn met rekruterings- of retentiemechanismen, eerder dan met saliniteitspreferenties of met het fysiologisch vermogen. Ongeacht de saliniteit maakten juveniele vissen in het voorjaar steeds gebruik van het intertidaal. Beide vaststellingen onderstrepen het stabiele karakter van schorgemeenschappen en de geringe invloed van de fysisch-chemische omgevingsvariabelen.

De verschillende soorten die het schor als kraamkamer gebruiken, bezetten dezelfde biotopen en benutten dezelfde voedselbronnen. De temporele scheiding van rekrutering vermijdt competitie en verhoogt de overlevingskansen van de jonge stadia (Subrahmanyam & Drake 1975, Subrahmanyam & Coultas 1980, Weinstein *et al.* 1980, Rountree & Able 1992a). Ook diurnale verschillen in het gebruik van het schorhabitat kunnen hierdoor zijn ontstaan. Dit idee veronderstelt een gelimiteerd voedselaanbod. Weisberg & Lotrich (1986) hebben inderdaad kunnen aantonen dat voedsellimitatie de populatie van tandkarpers (*Fundulus heteroclitus*) op een lager abundantie niveau houdt.

Bij het binnen- en buitenzwemmen van een schorkreek vertonen de meeste vissen en Crustacea een duidelijk patroon waarbij ze quasi perfect met de getijden mee bewegen (Kneib 1984). Gedurende een getijdencyclus in het schor komen de hoogste densiteiten voor bij de laagste waterstanden omdat de dieren het front van het opkomende en afgaande water volgen. Dit migratiepatroon draagt bij tot een maximaal gebruik van het habitat. Het laat toe het schor zo diep mogelijk binnen te dringen en er zo lang mogelijk gebruik van te maken. Bij hoogwater geeft zo'n migratiepatroon aanleiding tot een heterogene verspreiding van de fauna met de hoogste densiteiten in kleinere krekens die hoger op het schor zijn gelegen (Kneib 1984, Rozas & Odum 1987a). Rozas & Odum (1987a) verklaren deze heterogene verspreiding binnen het schor niet alleen vanuit de hypothese dat ondiepere krekens de predatie verminderen. Als alternatief stellen ze voorop dat de hogere concentraties detritus in de hoogst gelegen krekens de detritivore fauna aantrekt. Deze zijn dan op hun beurt belangrijke prooien voor het nekton. Ook de geomorfologie van de krekens beïnvloedt het geaggregeerd voorkomen van de aquatische schorfauna. Langsheen de ondiepere, zwak hellende oevers komen epifauna en infauna geconcentreerd voor (McIvor & Odum 1988). Een verdere verfijning van de distributie binnen het schorbiotoop werd onlangs vastgesteld door Kneib & Wagner (1994); grotere individuen dringen dieper het schor binnen terwijl de kleinere lengteklassen zich tijdens hoogwater in diepere biotopen bevinden. Tijdens laagwater is de situatie omgekeerd. Dan aggregeren de kleinste nektonorganismen in de ondiepste subtidale biotopen.

Terwijl de meeste soorten deze getijdemigraties ondernemen, blijven enkele soorten bij laagwater in het schor achter om te overtijnen in schorpannen en poelen (Kneib 1984, 1987, Frid 1988). De densiteiten in dit zeer ondiepe microhabitat kunnen zeer hoog liggen. In artificiële plassen registreerde Kneib (1984) meer dan 5000 juveniele *Fundulus heteroclitus* m⁻². In Saeftinghe kunnen tijdens het voorjaar meer dan 400 postlarvale *Crangon crangon* m⁻² worden gevonden in het restwater dat tijdens laagwater de kreek blijft uitstromen (Hoofdstuk II). In deze poelen zijn predatoren volledig afwezig en kunnen de juveniele dieren blijven profiteren van het voedselaanbod. In het subtidaal is de predatie hoog en het voedselaanbod lager. Anderzijds kunnen te hoge temperaturen -met uitdroging en hypersaliene condities tot gevolg- een substantieel risico vormen. Het afwegen van de voor- en nadelen verbonden aan beide biotopen en een tekort aan ruimte, maakt dat slechts een deel van de populatie in het intertidaal achterblijft. Het overtijnen in ondiepe plassen in het intertidaal is zeker een 'bewuste keuze' en niet het gevolg van passieve dispersie (Berghahn 1983).

Het schorhabitat is voor het nekton alleen tijdens de hogere waterstanden bereikbaar. De getijden bepalen volledig de toegankelijkheid van het schorhabitat. Het valt dus te verwachten dat de springtij-doodtij cyclus een invloed zal hebben op de abundanties en de soortensamenstelling van de nektonfauna. Wanneer men een accurate schatting wil maken van de draagkracht van een schor als habitat, is kennis over de verschillen die optreden tijdens de verschillende getijdefazes cruciaal. Ondanks

twintig jaar onderzoek naar het gebruik van het intertidale kreekhabitat door nekton is dit vraagstuk tot hiertoe enkel onderzocht door Rooker & Dennis (1991). Deze onderzoekers konden geen tidale verschillen vaststellen in de visfauna in een mangrovekreek in Puerto Rico. De kleine verschillen tussen doodtij en springtij in de subtropen kunnen hier een verklaring voor geven. Gegevens omtrent veranderingen in abundanties en samenstelling van de nektonfauna tijdens de maancyclus in gematigde gebieden ontbreken volledig.

Diurnale verschillen zijn beter gedocumenteerd (Shenker & Dean 1979, Rozas & Hackney 1984, Rozas & Odum 1987a, Rountree & Able 1992b). Een aantal vissoorten vertonen duidelijk nocturne migraties, terwijl andere overdag hogere abundanties bereiken. Ook een aantal Decapoda maken al naargelang de soort meer of minder gebruik van het schor tijdens dag of nacht. De diurnale verschillen zijn meestal het gevolg van diurnale migratiepatronen (predatorvermijding), veranderingen in activiteit (foerageermigraties) of een respons op dagelijkse variaties in fysische condities (Rozas & Odum 1987a, Rountree & Able 1992c).

Ook vergelijkingen tussen schorren binnen geografische regio's blijven tot op heden zeldzaam in de literatuur (Ayvazian *et al.* 1992, Rozas 1993). De toegankelijkheid van het schorhabitat wijzigt naargelang de positie binnen een estuarium. De aanwezigheid van een subtidaal gebied (Rozas 1993) en de hoogteligging en tidale regimes (Zimmerman & Minello 1984) bepalen de mate waarin nekton het schor kan gebruiken. De produktiviteit van het nekton wordt veel groter geacht in een schor met een sterk ontwikkeld krekensysteem dan in een weinig doorsneden schor (Rozas & Odum 1987a, Minello & Zimmerman 1992, Baltz *et al.* 1993, Rozas & Reed 1993). Extrapolaties van gegevens naar andere schorren, zelfs binnen een beperkt gebied, zijn daarom niet altijd verantwoord.

Waarin verschilt het schorhabitat in vergelijking met nabijgelegen biotopen, die eveneens een kraamkamerfunctie kunnen vervullen voor epifauna? (*i.e.* zeegrasvelden, getijdenplaten). Slechts een klein aantal studies hebben dergelijke, aangrenzende biotopen op vergelijkbare wijze onderzocht. (Weinstein & Brooks 1983, Currin *et al.* 1984, Sogard & Able 1991). In andere biotopen treft men een andere soortensamenstelling aan omdat bepaalde soorten zich optimaal hebben aangepast aan zekere milieus. Schorkreken bevatten enkel zeer hoge densiteiten voor een beperkt aantal soorten die echter ook, in lagere abundanties, in andere biotopen voorkomen (Sogard & Able 1991). Afhankelijk van het habitat kunnen soortspecifieke groeiverschillen optreden, maar de meeste soorten komen vooral op die plaatsen voor waar de groei optimaal verloopt (Sogard 1992). Wanneer schorren verdwijnen zullen de soorten die intensief gebruik maken van dit habitat ofwel uitwijken naar andere biotopen ofwel verdwijnen. Indien een vervangend biotoop bestaat hoeft een populatie niet noodzakelijk te verdwijnen. In Chesapeake Bay waar *Spartina alterniflora* en andere aquatische vegetaties in de laatste decennia grotendeels verdwenen, hebben ondiepe niet begroeide delen van het estuarium de rol van refugium en voedingsplaats

overgenomen (Ruiz *et al.* 1993). Bij populaties die in grote mate van het schorhabitat afhangen, wordt bij het verdwijnen van het schor wel een lagere produktie verwacht (Weisberg & Lotrich 1982, Baltz *et al.* 1993, Rozas & Reed 1993).

1.3. Schorren als kraamkamer

Een kraamkamergebied bevordert de groei en de overlevingskansen van jonge levensstadia. Intergetijdenkreken bieden in deze optiek een aantal mogelijkheden. Om de aanwezigheid van juveniele vissen en Crustacea Decapoda in schorkreken te verklaren, worden steeds twee hypothesen aangehaald (Boesch & Turner 1984). De refugium hypothese stelt dat de jonge levensstadia het schorhabitat gebruiken omdat de predatiedruk er lager ligt dan in het subtidaal. De afwezigheid van grotere vissen vormt inderdaad een indicatie voor een lagere predatiedruk. De voedingshypothese neemt aan dat de produktieve infauna van het schor een rijke voedselbron is voor juveniele vissen en Crustacea. Dit bevordert hun groei en verhoogt hun overlevingskansen. Schorren zijn dikwijls foerageergronden waar juveniele epifauna bij hoogwater op energetisch interessante prooien kan jagen. Niet alleen jonge maar ook adulte dieren komen foerageren op de infauna in schorkreken.

1.3.1 De refugiumhypothese

De hypothese dat vegetatie en ondiepe biotopen een refugium bieden, verklaart volgens alle auteurs de abundantie van de juveniele stadia. Er bestaan inderdaad verscheidene experimentele studies die bewijzen dat de structurele complexiteit van de vegetatie de predatiedruk aanzienlijk vermindert. (Heck & Thoman 1981, Savino & Stein 1982, Minello & Zimmerman 1983, McIvor & Odum 1988, Rozas & Odum 1988). Ook ondiepe intertidale biotopen bieden voldoende bescherming tegen roofdieren (McIvor & Odum 1988, Bishop & Khan 1991, Ruiz *et al.* 1993) zodat ook in afwezigheid van vegetatie, de schorkreken juveniele dieren voldoende bescherming kunnen bieden tegen predatie.

In een aantal publikaties wordt de vergelijking gemaakt met het werk van Mittelbach (1981) en Werner *et al.* (1983) waarin men aantoont dat de habitatkeuze van vissen wordt bepaald door predatiedruk. Juveniele vissen bezetten in aanwezigheid van predatoren het habitat dat de meeste bescherming (vegetatie) biedt, zelfs wanneer de prooidensiteiten er lager zijn en het een verminderde vangstefficiëntie inhoudt. Deze vergelijking gaat niet helemaal op omdat de schorkreken niet alleen het voordeel bieden van een lagere predatiedruk maar ook het energetisch meest voordelige habitat zijn (McIvor & Odum 1988).

1.3.2 De voedingshypothese

Een tweede en wellicht belangrijker voordeel verbonden met het gebruik van intergetijden is het rijke voedselaanbod. De lagere predatiedruk is waarschijnlijk een bijkomende en versnellende factor geweest in de evolutionaire ontwikkeling van het gebruik van het schorhabitat als kraamkamer. Robertson *et al.* (1988) hebben aangetoond dat juveniele vissen een trofisch voordeel halen uit het verblijf in mangrovekreeken gedurende de zomer. Tijdens de warmere maanden vielen de hoogste densiteiten aan megalopalarven samen met het moment van de meest intense rekrutering van vislarven in de mangrove. Een aantal studies beschrijven de infaunagemeenschappen die in schorren voorkomen (Subrahmanyam *et al.* 1976, Jackson *et al.* 1985, Cammen 1979), maar er bestaan geen vergelijkingen tussen densiteiten en biomassa's van schorren en andere intertidale of subtidale biotopen. Zelfs in afwezigheid van dergelijke data kan aan het belang van schorren als foerageergebied voor epifauna niet getwijfeld worden. In verscheiden veldexperimenten is de predatie-impact van de epifauna op de schorinfauna immers aangetoond (Vince *et al.* 1976, Nelson 1979, Wiltse *et al.* 1984, Kneib & Stiven 1982, Frid & James 1988). Ook zonder exclusie-experimenten kan men de structurerende invloed van predatie op de schorinfauna waarnemen. De infauna densiteit en biomassa dalen opmerkelijk tijdens de perioden met hoogste densiteiten aan epifauna (Subrahmanyam & Coultas 1980, Kneib 1984).

Meerdere auteurs hebben aangetoond dat vissen die het schor verlaten met eb, significant meer voedsel in hun maag hebben dan bij het binnenzwemmen (Kleypas & Dean 1983, Currin *et al.* 1984, Morton *et al.* 1987, Rozas & Lasalle 1990, Rountree & Able 1992c). Ryer (1987) toonde dit voedingsgedrag ook aan voor krabben. Enkel Rountree & Able (1992c) gebruikten een gravimetrische maagvullingsindex die in verhouding staat tot de hoeveelheid geconsumeerde biomassa (Berg 1979, Hyslop 1980), zodat slechts recent een waardevolle bevestiging werd gegeven van de resultaten. De andere studies gebruikten volumetrische maagvullingsindices, maar deze staan niet in relatie tot de effectieve consumptie en zijn niet altijd geschikt om de hypothese te bekrachtigen. Weisberg & Lotrich (1982) toonden in een veldexperiment aan dat schorresidente vissoorten afhankelijk zijn van schorkreeken voor hun energievoorziening en trager groeien wanneer ze niet kunnen foerageren in het intertidaal van het schor.

1.3.3 Export van biomassa uit het schor

De belangrijkste componenten van de schorepifauna zijn de jonge levensstadia van vissen en macrocrustacea. Juist dit deel van de gemeenschap is de snelst groeiende component, ondervindt de hoogste mortaliteit en vertegenwoordigt daarom ook de hoogste turnover (Valiela *et al.* 1977, Meredith & Lotrich 1979). Na een groeiperiode migreren de juveniele individuen naar het estuarium of het kustbiotoop. Deze beweging is strikt genomen export van organisch schormateriaal -onder de vorm van koolstof, lipiden en proteïnen- naar de aanpalende wateren. Het is een derde hypothese die algemeen wordt aangehaald om het belang van schorren voor estuariene of mariene voedselketens te onderschrijven (Bozeman & Dean 1980, Weinstein *et al.* 1980, Currin *et al.* 1984, Talbot & Able 1984). Weinstein *et al.* (1980) beschouwen de gemiddelde biomassa aanwezig in het schor tijdens de laatste maanden van het groeiseizoen (*i.e.* het moment waarop de migratie naar diepere biotopen aanvangt) als de totale export van biomassa naar zee of estuarium. Deegan (1993) berekende de totale emigratie en immigratie van juveniele vissen uit estuariene kraamkamers en brengt ook mortaliteit in rekening. Als eerste bewijst deze studie dat de emigratie van juveniele vissen naar de kustzone een netto flux aan C, N en P vanuit het estuarium teweegbrengt. Weinstein *et al.* (1980) berekenden dat ongeveer evenveel als de primaire schorproductie naar het estuarium wordt geëxporteerd door migratie uit de kraamkamergebieden. De schatting van Deegan (1993) veronderstelt slechts 10-15% van de lokale estuariene primaire produktie. Met de eenvoudige berekeningsmethode van Deegan zouden in de toekomst schattingen moeten worden gemaakt om het aandeel van schorren in de nabijgelegen voedselketens te kennen.

Hoofdstuk II

NEKTON GEMEENSCHAPPEN VAN DE SCHORKREKEN IN HET WESTERSCHELDE ESTUARIUM

2.1 Samenvatting

Het voorkomen, de densiteit en de biomassa van vissen en macrocrustacea in de getijdenkreken van het Verdonken Land van Saeftinghe en het schor van Waarde, twee brakwaterschorren in het oostelijk deel van de Westerschelde, werden onderzocht tijdens een periode van achttien maanden. Een fuiknet bemonsterde het nekton op een passieve manier tijdens de migratie in en uit het schor. Simultane metingen van de waterhoogte en de stroomsnelheid lieten toe de vangsten te kwantificeren. Met de hulp van multivariate technieken werden de temporele en de ruimtelijke veranderingen in de nektongemeenschap beschreven. In Saeftinghe werden 68 soorten vissen en Crustacea geregistreerd. Bijna de helft van deze fauna werd zelden of occasioneel waargenomen en 38 soorten werden behouden in de analyses. In Waarde kwamen tijdens de studieperiode 52 soorten de kreek binnengezwommen waarvan er 33 als representatief voor de schorfauna werden beschouwd.

In Saeftinghe was de nektongemeenschap stabiel en konden twee gemeenschappen worden geïdentificeerd waarbij een verschuiving optrad in de samenstelling tijdens de zomer. De omgevingsvariabelen (temperatuur, saliniteit, hoeveelheid particulier organisch materiaal, de concentratie opgeloste zuurstof en waterhoogte) hadden een lage correlatie met de waargenomen veranderingen in de gemeenschappen. In Waarde was er een grotere seizoenale invloed van temperatuur en saliniteit merkbaar en konden drie gemeenschappen worden beschreven. De juveniele stadia van een aantal soorten maakten tijdens opeenvolgende perioden gebruik van beide schorren. Deze seizoenaal gescheiden rekrutering lag in Saeftinghe en Waarde aan de basis van de verschillen tussen de winter-lente en de zomer-herfst gemeenschappen. In Waarde kon de winter-lente gemeenschap nog verder worden opgesplitst.

De aasgarnaal *Neomysis integer* domineerde de gemeenschappen gedurende de meeste maanden. In het najaar (augustus-november) werd een andere aasgarnaal *Mesopodopsis slabberi* de belangrijkste soort. Vroeg-postlarvale bot (*Pleuronectes flesus*) en in Saeftinghe ook de jongste stadia van schol (*Pleuronectes platessa*) en tong (*Solea solea*) karakterizeerden de gemeenschap tijdens het voorjaar. Vroeg-postlarvale garnalen (*Crangon crangon*) waren abundant vanaf april tot in oktober. In de late zomer waren brakwatergrondel (*Pomatoschistus microps*) en strandkrab (*Carcinus maenas*) de typische soorten van de nektongemeenschap van het schor. In Saeftinghe kwamen daar juveniele diklipharder (*Chelon labrosus*) en zeebaars (*Dicentrarchus labrax*) bij. De fauna van Saeftinghe was in een aantal opzichten verschillend van die van Waarde. Behalve de saliniteitsverschillen speelt ook de toegankelijkheid van het schor daarin een rol. De

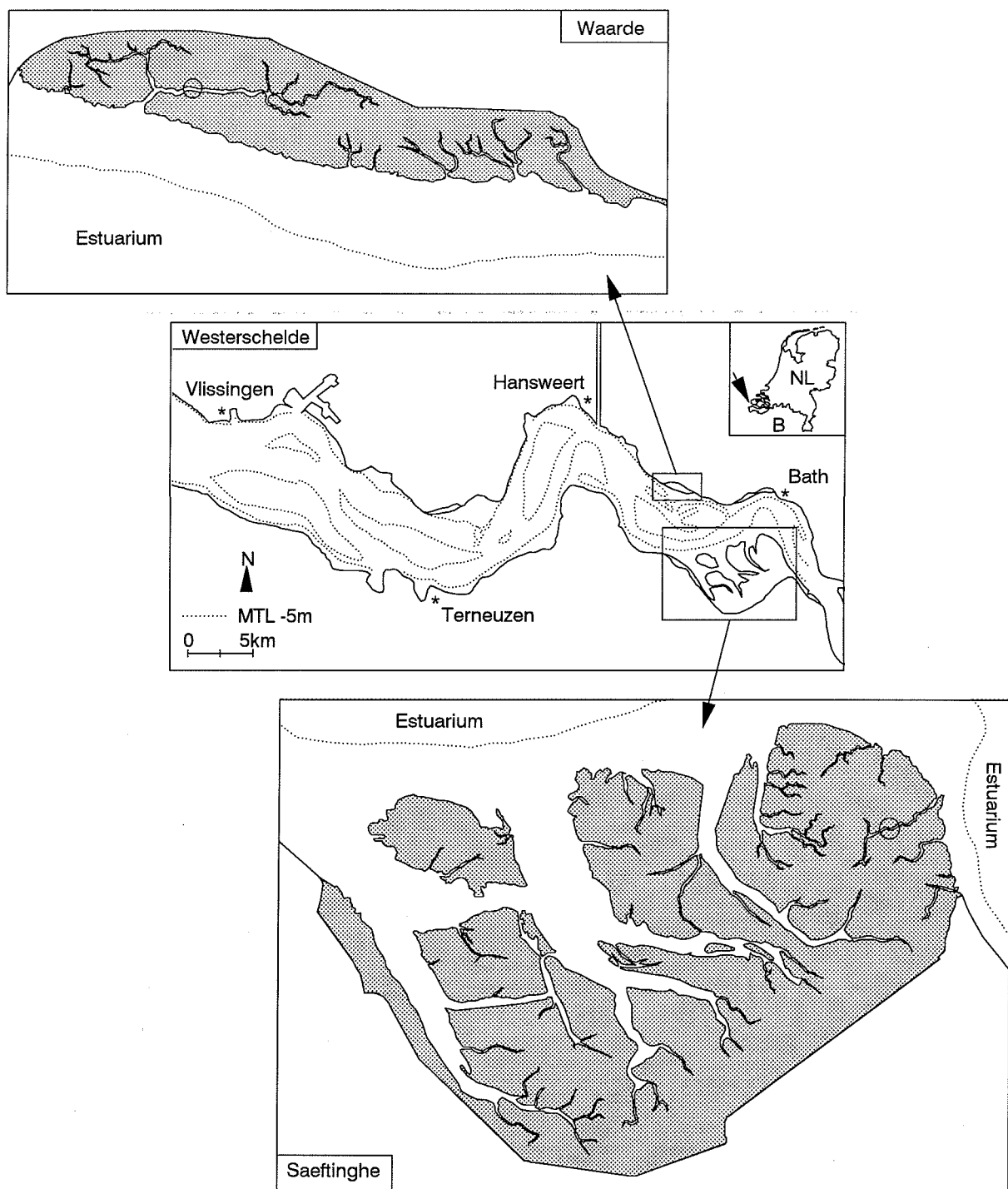
hyperbenthische fauna van het schor geleek sterk op het hyperbenthos van het oostelijk deel van het Westerschelde estuarium. Het epibenthos van beide gebieden verschilde sterk.

De schorren van Saeftinge en Waarde zijn kraamkamergebieden voor slechts een beperkt aantal estuariene soorten: *Crangon crangon*, *Pleuronectes flesus*, *Carcinus maenas*, *Pomatoschistus microps*, *Dicentrarchus labrax* en waarschijnlijk ook voor *Chelon labrosus* en dunlipharder (*Liza ramada*). Adulte bot, adulte en juveniele brakwatergrondels, jonge zeebaarzen en de vroeg-postlarvale garnalen gebruiken de schorkreek als foerageergrond. De infauna van de kreek en de Mysidacea behoren daarbij tot de belangrijkste prooien. Mysidacea zijn een verwaarloosde faunacomponent in studies over schorren. Aasgarnalen bereiken nochtans hoge densiteiten in het schor en spelen een belangrijke rol in de op detritus gebaseerde voedselketen van zowel het estuarium als het schor. Deze studie rapporteert als eerste over het gebruik van Europese schorkreken door nekton en onderstreept de noodzaak van gelijkaardig onderzoek in andere schorgebieden.

2.2 Inleiding

Schorren zijn belangrijke kraamkamers en foerageergronden voor vissen en macrocrustacea (Boesch & Turner 1984). Aan de Atlantische kust van de Verenigde Staten werd in dit opzicht reeds uitgebreid onderzoek verricht naar het gebruik van schorren en schorkreken door nekton. De meeste zoölogische studies van Europese schorren bleven beperkt tot de terrestrische of de endobenthische fauna (Daiber 1982, Dijkema *et al.* 1984). De nektongemeenschappen van Europese schorkreken en de functie van dit habitat zijn nauwelijks bestudeerd. Labourg *et al.* (1985) publiceerden preliminaire gegevens betreffende het voorkomen van juveniele vissen in ondiepe biotopen die geassocieerd zijn met estuariene schorren (kreken, zoutpannen en zeegrasvelden). Frid (1988) en Frid & James (1989) rapporteerden over het nekton van mariene schorren maar deze studies focuseerden hoofdzakelijk op schorpannen en informatie over het gebruik van de intergetijdenkreken bleef fragmentarisch. Meer recent beschreven Drake & Arias (1991) het ichthyoplankton van tidale kreken in Zuid-Spanje. In de Westerschelde beschreven Mees *et al.* (1993a) en Cattrijsse *et al.* (1993) de Mysidacea, Amphipoda en Isopoda fauna die in schorkreken werden waargenomen.

In de Noordamerikaanse schorren komen de schorvegetaties niet lager voor dan het gemiddeld getijdeniveau en overstroomt het begroeide schoroppervlak praktisch bij elk getij (Reimold 1977). De vissen en Crustacea hebben zich aangepast om dit habitat als predatierefugium en foerageergebied te gebruiken. De structurele heterogeniteit van het begroeide schoroppervlak is zeer groot en dit vermindert de predatiedruk aanzienlijk (Minello & Zimmerman 1983, Kneib 1987, Rozas & Odum 1988). In Europa bevindt de laagste schorgrens zich ongeveer rond het gemiddeld hoogwater bij doodtij (Beeftink 1977). De schorvegetatie ligt dus een stuk hoger in de intergetijdenzone. Het oppervlak wordt daarom enkel tijdens de relatief hogere waterstanden en voor een kortere periode



Figuur 2.1 Het Westerschelde estuarium en de situering van het schor van Waarde en Het Verdrongen Land van Saeftinghe. De staalnamepunten (brug over de kreek) zijn omcirkeld.

bevloed. Het predatierefugium dat de schorvegetatie bij hoogwater biedt is dus minimaal of onbestaand. Het gebruik van het schorhabitat verschilt dus tenminste in dit aspect tussen de Europese en de Noordamerikaanse situatie.

Het Verdrongen Land van Saeftinghe en het schor van Waarde liggen in het oostelijk deel van de Westerschelde (Fig. 2.1). De Westerschelde is een kraamkamer voor een aantal commercieel interessante soorten maar vervult een inferieure rol in vergelijking met de Waddenzee of de ondiepe kustwateren van de zuidelijke Noordzee (Zijlstra 1972, de Veen *et al.* 1979, van Beek & Boddeke 1990). Het totale oppervlak aan schorgebieden in de Westerschelde is de laatste decennia sterk teruggelopen (Huiskes 1988). De verschillende componenten van het estuariene ecosysteem werden gedetailleerd onderzocht (Heip 1988) maar het gebruik van intergetijden door vissen en macrocrustacea bleef ongedocumenteerd.

Het doel van deze studie is het gebruik van schorkreken door het estuariene epifauna en hyperbenthos te onderzoeken. Hyperbenthos zijn alle actief migrerende organismen die in directe nabijheid van de bodem voorkomen en niet kleiner zijn dan 1mm (Mees *et al.* 1993b). Beide componenten worden gezamenlijk als nekton omschreven. De nektongemeenschappen die in de intergetijdenkreeken voorkomen worden beschreven. De temporale patronen in die gemeenschappen en de relatie met een aantal omgevingsvariabelen worden onderzocht. De functie van het schor als kraamkamer en foerageergrond voor estuariene vissen en crustacea wordt geëvalueerd.

2.3 Studiegebied

2.3.1 Het Verdrongen Land van Saeftinghe

Het Verdrongen Land van Saeftinghe situeert zich nabij de Belgisch-Nederlandse grens, enkele kilometers stroomafwaarts van de haven van Antwerpen (Fig. 2.1). Met een totale oppervlakte van 27.69 km² is het één van de grootste schorren in Europa (Dijkema *et al.* 1984).

Alle stalen werden genomen in een kreek aan de oostelijke zijde van het schor. De dominante halophyten die in het afwateringsgebied van de kreek groeien, zijn: *Scirpus maritimus*, *Triglochin maritima*, *Puccinellia maritima*, *Elymus athericus*, *Phragmites australis* en *Atriplex hastata* (Hemminga *et al.* 1993). De kreek loopt loodrecht op het subtidaal kanaal van het estuarium dat dicht langs de schorrand loopt. De kreek is ongeveer 1600 meter lang, 36 meter breed en heeft een diepte van 4 meter bij het staalnamepunt. De staalnameplaats bevindt zich op ongeveer 800 meter van de monding. De kreek bevoeit en draineert bij benadering een schoroppervlak van 75 ha. De oppervlakte van de kreek en van het schor landinwaarts van de staalnameplaats werden respectievelijk geschat op 2 en 50 ha. Er bestaat geen verbinding met een andere kreek. Gedurende elk getij valt de kreek tenminste 5 uur droog. Het water komt 3 uur voor hoogwater de kreek binnen en binnen 4 uur na hoogwater vloeit al het water terug naar het estuarium. Enkel een kleine stroom restwater van enkele centimeters

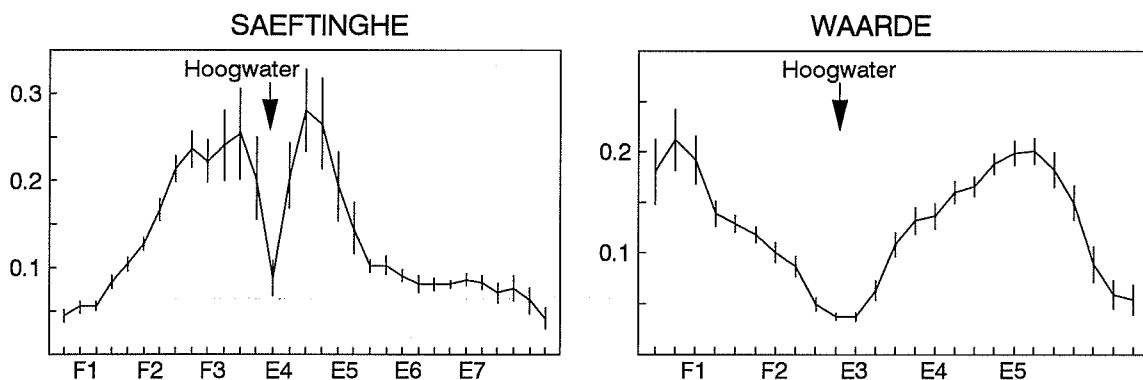
diep en hoogstens 1 meter breed blijft dan de kreek uitstromen. De stroomsnelheden zijn het hoogst vlak voor en na hoogwater. De maximale stroomsnelheden worden waargenomen tijdens het eerste uur van eb (Fig. 2.2). Tijdens de eerste en de laatste uren van de getijdencyclus liggen de stroomsnelheden in het schor van Saeftinghe het laagst.

2.3.2. Het schor van Waarde

Het schor van Waarde situeert zich aan de rechteroever van de Westerschelde t.h.v. de Plaat van Valkenisse, een brede en uitgestrekte zandplaat. Het schoroppervlak meet 107 ha. Het is daarmee, na Saeftinghe, het grootste schor van de Westerschelde (van Schaik *et al.* 1988).

Alle stalen werden genomen in de grootste kreek van het schor. De dominante halophyten die in het afwateringsgebied van de kreek groeien, zijn: *Spartina anglica*, *Scirpus maritimus*, *Triglochin maritima*, *Puccinellia maritima*, *Elymus athericus*, *Aster tripolium* en *Atriplex hastata* (van Schaik *et al.* 1988). De kreek loopt evenwijdig met de schorrand en met een kleiner subtidaal kanaal van het estuarium. Het subtidaal hoofdkanaal van het estuarium is ver verwijderd van de schorrand. De kreek heeft een totale lengte van 1200 meter, een oppervlak van 2.3 ha en bevoelt een schoroppervlak van 55 ha. Na de brug bedraagt het kreekoppervlak ca. 1 ha en wordt een schoroppervlak van 28 ha bevoeld. De staalnameplaats is 200 meter verwijderd van de schorrand en de breedte van de kreek bedraagt er 15 meter.

In Waarde valt de kreek bij elk getij tenminste 7 uur droog. Een getijdencyclus in de kreek van Waarde duurt ongeveer 5 uur; 2 uur vloed en 3 uur eb. In tegenstelling tot de situatie in Saeftinghe, zijn de stroomsnelheden hier het hoogst tijdens het eerste uur van vloed en is de stroming het laagst rond het moment van hoogwater (Fig. 2.2).



Figuur 2.2 Gemiddeld stromingspatroon voor het schor van Saeftinghe en het schor van Waarde. Stroomsnelheid (m s^{-1}) gemeten tijdens intervallen van 15 minuten. Vloedstalen staan genoteerd met F, ebstalen met E.

2.4 Materiaal en methoden

2.4.1 Bemonstering van de nektonfauna

De vissen en macrocrustacea die met de getijden de kreek van de schorren binnenzwemmen, werden maandelijks bemonsterd tussen maart 1990 en oktober 1991. Slechte weersomstandigheden verhinderden in Saeftinghe de staalnames in september 1990, februari 1991 en november 1991. In Waarde werden geen stalen genomen tijdens september 1990 en juli 1991. In april en oktober 1990 werden twee staalnames uitgevoerd. Voor Waarde werden de staalnames in maart, april, oktober 1990 en februari, april, juni en augustus 1991 volledig onderzocht. Voor de overige data werden enkel de vloedopnames geanalyseerd. In Saeftinghe werden alle stalen genomen rond springtij. Enkel in mei 1991 was de staalname vertraagd en gebeurde enkele dagen na springtij. In Waarde vielen de staalnames telkens halfweg doottij en springtij.

Alle stalen werden genomen vanop een brug (Fig. 2.1). Het gebruikte fuiknet was een modificatie van een staand net beschreven door McIvor & Odum (1986). Het net heeft een opening van 1x1 meter, een maaswijdte van 1mm en een lengte van 5 meter. De lengte van het net werd zodanig berekend dat de drukgolf onder alle omstandigheden binnen het net viel (Tranter 1979). Het net werd bevestigd op een metalen frame en met behulp van touwen bediend. Het vissen begon toen het water de kreek binnenkwam en eindigde wanneer alle water de kreek terug had verlaten. Het net werd om het uur opgehaald, geleegd, grondig uitgespoeld en terug in het diepste deel van de kreek geplaatst. Dit leverde in Saeftinghe steeds drie vloedstalen (F1, F2 en F3) en vier ebstalen (E4, E5, E6 en E7) op. In Waarde werden twee vloedstalen (F1 en F2) en drie ebstalen (E3, E4 en E5) gecollecteerd.

In het veld werden temperatuur, saliniteit en opgeloste zuurstofconcentratie om het uur gemeten. Om het kwartier werden de waterhoogte en de stroomsnelheid genoteerd. De waterhoogte werd afgelezen op een meetlat die in het diepste deel van de kreek werd geplaatst. Naast het net, op een afstand van 10 centimeter van de bodem werd met een Ott-molen in 4 opeenvolgende metingen van 1 minuut de stroomsnelheid gemeten.

Alle gevangen organismen werden gefixeerd in een 10% formaline oplossing. De vissen werden eerst verdoofd in een benzocaïne-oplossing om regurgitatie van de maaginhoud te voorkomen. Wanneer een grote hoeveelheid detritus in het net aanwezig was, werden eerst alle grotere dieren uitgesorteerd en nadien werd een volumetrisch deelstaal genomen. In het laboratorium werden alle organismen tot op soort gedetermineerd, geteld en gemeten. Wanneer een of meerdere soorten sterk vertegenwoordigd waren, werd een volumetrisch deelstaal genomen na eerste alle andere soorten uit te sorteren. Van vissen, garnalen en Mysidacea werd de standaardlengte (SL) bepaald. Bij de Crustacea werd deze maat gedefinieerd door de lengte tussen de voorrand van de carapax, zonder het rostrum, en het achtereinde van het abdomen, het telson uitsluitend. Voor krabben werd de carapaxbreedte opgemeten.

Bij alle andere Crustacea werd de totale lengte (TL) bepaald. Vissen, adulte garnaal en krabben werden met een lat gemeten. Alle andere organismen werden gemeten onder een binoculair microscoop met tekentubus. Het detritus dat in de stalen aanwezig was werd gedroogd gedurende drie dagen op 60°C en gewogen. Met lengte-asvrijdrooggewicht (ADW) regressies, opgesteld in het laboratorium, werden de individuele biomassa's berekend. (Hamerlynck *et al.* 1990, Mees 1994, Hostens, K. & Cattrijsse, A. unpubl. data).

Gedurende laagwater blijven een aantal soorten in de krekken achter. In ondiepe poelen, in schorpannen en in het restwater vinden zeer jonge levensstadia een habitat. Met een val (droptrap) werd tijdens de periode februari 1991 tot oktober 1991 in het restwater van de krekken de densiteit aan overrijende individuen bepaald. De 'droptrap' was 0.25 x 0.25 meter groot en 20 centimeter hoog. Bij elke staalname werden drie replica stroomopwaarts van de brug genomen. De staalnameplaats werd voorzichtig benaderd en vanop een afstand van ongeveer twee meter werd de val in het restwater geworpen. Er werd daarbij steeds gezorgd geen schaduw op het restwater te laten vallen. De 'droptrap' werd toen leeggevist met een handnetje. Na vijf opeenvolgende pogingen zonder nieuwe vangst werd de val als leeggevist beschouwd. Alle gevangen organismen werden gefixeerd in 10% formaline en gedetermineerd en gemeten in het laboratorium.

2.4.2 Verwerking van de gegevens

In eerste instantie werd een dwarsdoorsnede van de kreek gemaakt en werd hiermee de oppervlaktedoorsnede bepaald voor elke waterhoogte. De waterhoogte en de stroomsnelheid werden om het kwartier geregistreerd om de vangsten te kwantificeren. Waterhoogte en stroomsnelheid werden verondersteld constant te blijven gedurende een periode van 15 minuten (7.5 minuten voor en na de meting). Voor elk interval werd uit de waterhoogte, de stroomsnelheid en de oppervlaktedoorsnede het volume water berekend dat door de kreek stroomde en het volume water dat door het net werd gefilterd. De sommatie van de vier intervallen leverde het totale debiet per uur. Bij de berekening van de densiteiten en de biomassa's werd enkel het volume beschouwd dat door de onderste meter van de waterkolom stroomde.

Voor elk uurstaal werd per soort de densiteit en de biomassa berekend. De cumulatie van deze gegevens en de watervolumes voor de vloedstalen resulteerde in een densiteit en een biomassa die op het moment van hoogwater in de kreek aanwezig waren. Een zelfde cumulatie van de gegevens verkregen met de ebstalen, leverde een tweede schatting van densiteiten en biomassa's aanwezig in de schorkreek bij hoogwater. Het gemiddelde van beide schattingen werd gerapporteerd als densiteit en biomassa voor een bepaalde datum.

De meeste garnalen waren niet groter dan 10mm SL en werden als postlarven gedefinieerd. Aangezien deze vroege ontwikkelingsstadia een andere ecologie hebben dan de grotere individuen werden ze als een afzonderlijke soort beschouwd. Dezelfde redenering werd gevolgd voor glasaaltjes van de paling, *Anguilla anguilla*, vroeg-

postlarvale stadia (<15mm SL) van bot, *Pleuronectes flesus*, zoea en megalopa larven van Decapoda.

Oorkwallen, *Aurelia aurita*, Zeedruifjes, *Pleurobrachia pileus*, larven van macrobenthos en adulte Polychaeta werden uit de analyses geweerd omdat ze niet als representatief werden beschouwd voor de doelgroep van actief migrerende epifauna en hyperbenthos. Field *et al.* (1982) stelden voor om alle zeldzame soorten die minder dan 4% uitmaken van de totale densiteit of biomassa uit de multivariate analyses weg te laten. De toepassing van deze vuistregel reduceerde de dataset drastisch en leidde tot een te groot verlies aan informatie. Er is daarom gekozen om alle soorten die minder dan drie maal werden aangetroffen uit de datamatrix te halen. De karakterisatie van de bemonsterde gemeenschappen gebeurde aan de hand van drie onafhankelijke technieken (Field *et al.* 1982). Voor deze analyses werd de vierde machtswortel genomen van de densiteit en de biomassa gegevens om het gewicht van de meest dominante soorten te reduceren. Alle stalen werden eerst geclassificeerd volgens de soortensamenstelling met TWINSpan (Hill, 1979). In dit programma worden pseudosoorten gedefinieerd op basis van verschillende abundantieniveau's (cutlevels). De cutlevels voor de densiteitsmatrix van Saeftinghe waren 0.0, 0.22, 0.44 en 0.75 voor en 0.0, 0.32, 0.83, 1.27 voor de biomassa data. Voor de densiteitsgegevens van Waarde werden 0.0, 0.30, 0.56 en 0.80 als cutlevels gekozen en 0.0, 0.41, 0.76 en 1.09 voor de biomassa's. Een clusteranalyse met Bray-Curtis similariteiten en group-average sorting werd toegepast om de TWINSpan resultaten te verifiëren. Tenslotte werd de relatie tussen de seizoenale veranderingen met de geregistreerde omgevingsvariabelen onderzocht met Canonische Correspondentie Analyse (CANOCO, ter Braak 1988).

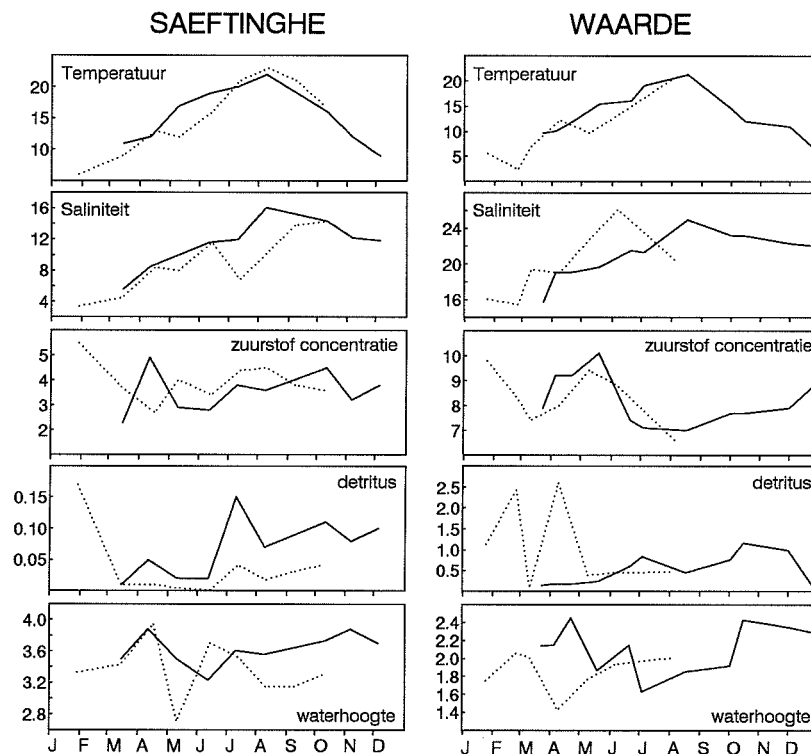
De fauna van Waarde en van Saeftinghe werden vergeleken met een CCA-analyse op de gecombineerde datamatrices. Naast de gemeten variabelen werd in deze ordinatie ook de invloed van de bereikte waterhoogte t.o.v. NAP (nieuw Amsterdams peil) gebruikt om het getijverschil in staalname tussen beide schorren in rekening te brengen. Deze variabele was volledig gecorreleerd met de waterhoogte in de kreek en werd daarom getransformeerd tot $1/NAP$. De gemeten waterhoogte in de kreek werd in deze analyse een ambiguë variabele die niet alleen het getijmoment vertegenwoordigt, maar ook een verschil weergeeft tussen beide schorren (verschil in diepte van de kreek).

2.5 Resultaten

2.5.1 Het Verdrongen Land van Saeftinghe

De seizoenale fluctuaties in de fysisch-chemische variabelen staan weergegeven in Fig. 2.3 (Appendix B). Alleen temperatuur en saliniteit vertoonden een duidelijke seizoenale trend en waren positief gecorreleerd. De temperatuur steeg maximaal in augustus 1990 en 1991 tot respectievelijk 22°C en 23°C. De koudste temperatuur

werd genoteerd in januari 1991. De maximale saliniteit werd gemeten op het einde van de zomer wanneer de neerslag gering en de evaporatie hoog was. De piekwaarde viel in augustus 1991 (16‰) en de laagste waarde in januari 1991 (3‰). De concentratie opgeloste zuurstof vertoonde grote fluctuaties tijdens beide jaren. De maximale waarde werd opgemeten in januari 1991 (5.5 mg l⁻¹) en een minimale concentratie (2.3 mg l⁻¹) in maart 1990. De hoeveelheid detritus dat in het net terecht kwam, was lager in het voorjaar en steeg vanaf juli. De schorvegetatie bereikte toen een maximale groei en de planten begonnen reeds af te sterven. Tijdens januari 1991 en juli 1990 werd een maximaal drooggewicht (DW) geregistreerd (0.15 g m⁻³). De totale hoeveelheid detritus was opmerkelijk lager gedurende het tweede jaar toen alle waarden lager bleven dan 0.05 g m⁻³. De waterhoogte in de kreek werd gebruikt als een parameter die het verschil in de getijdedefazes weergeeft. Tijdens mei 1991 werd de laagste waterstand genoteerd (270 cm), de hoogste in april 1990 en april 1991 (390 cm).



Figuur 2.3 Verloop van de temperatuur (°C), saliniteit (‰), concentratie opgeloste zuurstof (mg l⁻¹), concentratie detritus (g DW m⁻³) en waterhoogte (m) in de kreek van Saeftinghe en Waarde. De gegevens van 1990 staan weergegeven als een volle lijn, de data van 1991 als een onderbroken lijn.

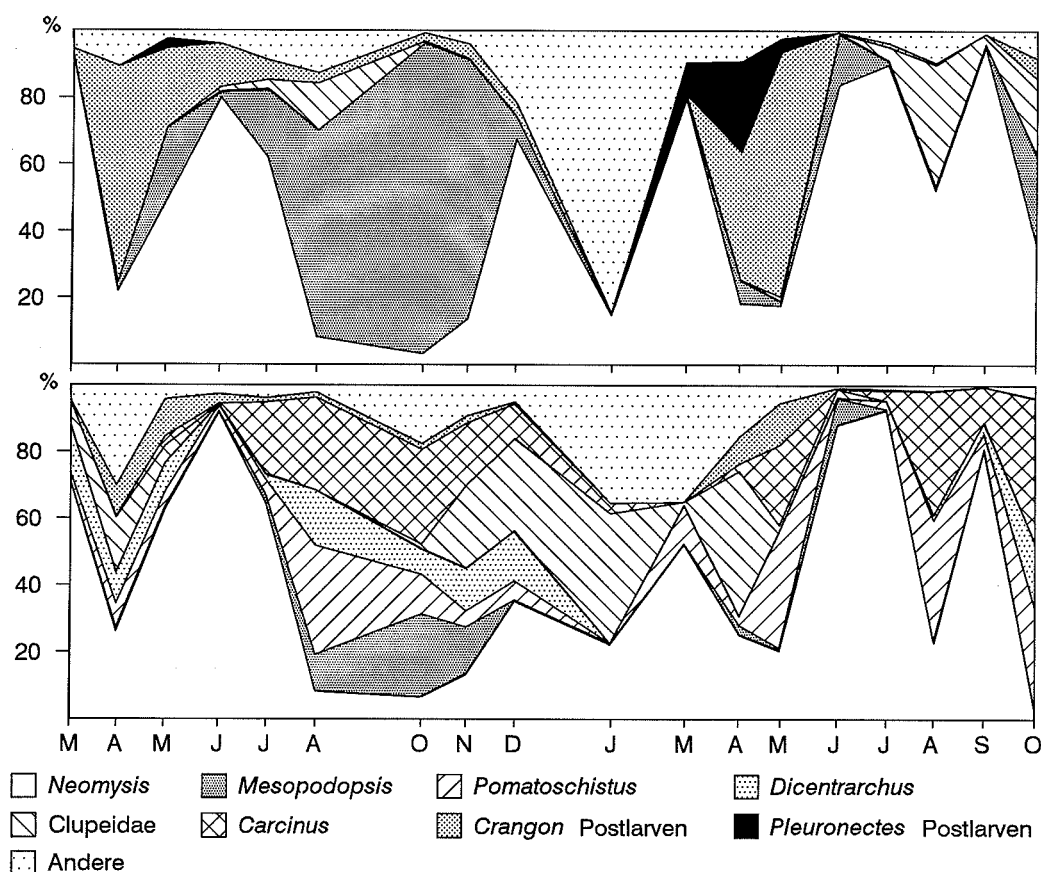
In totaal werden in Saeftinghe 68 soorten gevangen met het fuiknet (Appendix A). Bijna de helft van alle aangetroffen soorten waren zeldzaam (ten hoogste tweemaal gevonden). Slechts 38 soorten werden regelmatig of algemeen aangetroffen. Tabel 2.1 vermeldt welke soorten voor de multivariate analyses werden behouden. De Mysidacea *Neomysis integer* en *Mesopodopsis slabberi*, de garnalen *Crangon crangon* (postlarven en adulten) en *Palaemonetes varians*, de amphipoden *Gammarus salinus*, *G. zaddachi*,

Tabel 2.1 Lijst van de soorten, met de gebruikte afkortingen, die minstens drie maal werden aangetroffen in de schorfauna van Saeftinghe en Waarde.

Pisces		Saeftinghe	Waarde
<i>Anguilla anguilla</i> juvenielen	Angu Juve	+	+
<i>Clupea harengus</i>	Clup hare	+	
<i>Sprattus sprattus</i>	Spra spra	+	
Clupeidae Larven	Clup Larv	+	+
<i>Atherina presbyter</i>	Athe pres		+
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	Gast acul	+	+
<i>Syngnathus rostellatus</i>	Syng rost	+	+
<i>Dicentrarchus labrax</i>	Dice labr	+	
<i>Chelon labrosus</i>	Chel labr	+	
<i>Pomatoschistus microps</i>	Poma micr	+	+
<i>Pomatoschistus minutus</i>	Poma minu	+	+
<i>Pomatoschistus lozanoi</i>	Poma loza	+	+
<i>Pomatoschistus</i> species	Poma Spec	+	+
<i>Pleuronectes platessa</i> Postlarven	Pleu plat	+	
<i>Pleuronectes flesus</i>	Pleu fles	+	+
<i>Pleuronectes flesus</i> Postlarven	Pleu Post	+	+
<i>Solea solea</i> Postlarven	Sole sole	+	+
Ongeïdentificeerde Vislarven	Fish Larv	+	
Crustacea			
<i>Crangon crangon</i> postlarven	Cran Post	+	+
<i>Crangon crangon</i>	Cran cran	+	+
<i>Palaemonetes varians</i>	Pala vari	+	+
<i>Palaemon elegans</i>	Pala eleg	+	
<i>Carcinus maenas</i> Zoea larven	Carc Zoea	+	
<i>Carcinus maenas</i> Megalopa larven	Carc Mega	+	+
<i>Carcinus maenas</i>	Carc maen	+	+
<i>Neomysis integer</i>	Neom inte	+	+
<i>Mesopodopsis slabberi</i>	Meso slab	+	+
<i>Schistomysis kervillei</i>	Schi kerv		+
<i>Schistomysis spiritus</i>	Schi spir		+
<i>Praunus flexuosus</i>	Prau flex	+	+
<i>Gastrosaccus spinifer</i>	Gast spin	+	
<i>Corophium volutator</i>	Coro volu	+	+
<i>Corophium lacustre</i>	Coro lacu	+	
<i>Gammarus salinus</i>	Gamm sali	+	+
<i>Gammarus zaddachi</i>	Gamm zadd	+	+
<i>Gammarus</i> species	Gamm Spec		+
<i>Chaetogammarus marinus</i>	Chae mari		+
<i>Orchestia gammarellus</i>	Orch gamm	+	+
<i>Bathyporeia</i> species	Bath Spec	+	+
<i>Pleusymptes glaber</i>	Pleu glab	+	+
<i>Eurydice pulchra</i>	Eury pulc	+	+
<i>Lekanesphaera rugicauda</i>	Leka rugi	+	+
<i>Paragnathia formica</i>	Para form	+	+

Corophium volutator en *Orchestia gammarellus*, de isopoden *Eurydice pulchra*, *Lekanesphaera rugicauda* en *Paragnathia formica*, de strandkrab *Carcinus maenas* en de vissen *Pomatoschistus microps*, *Dicentrarchus labrax*, *Pleuronectes flesus* en *Syngnathus rostellatus* waren de enige soorten die in tenminste de helft van de stalen aanwezig waren. De maandelijkse densiteiten en biomassa's van alle soorten staan verzameld in Appendix C. In deze appendices zijn de densiteiten zowel in aantal per volume (aantallen m^{-3}) als per oppervlakte (aantallen 100 m^{-2}) uitgedrukt.

Zowel in numerieke als in gewichtstermen was *Neomysis integer* de meest dominante soort van de gemeenschap (Fig. 2.4). Tijdens de lente (april-mei) 1990 en 1991, de najaarsperiode (augustus tot november) van 1990 en januari 1991 was *N. integer* niet de meest dominante soort was. Postlarvale *Crangon crangon* waren zeer abundant tijdens de lente van 1990 en 1991. In het najaar van 1990 was *Mesopodopsis slabberi* de meest belangrijke soort. In januari 1991 bestond de gemeenschap bijna uitsluitend uit *Corophium volutator* en *N. integer*. Piekdensiteiten van 240 ind. m^{-3} werden in juni 1990 en in juni 1991 genoteerd. In september 1991 kwam nog een kleinere piek van ongeveer 42 ind. m^{-3} voor. Het aandeel van *N. integer* in de totale biomassa vertoonde dezelfde trend. De maximale biomassa in juni 1990 en juni 1991 bedroeg meer dan $800 \text{ mg ADW m}^{-3}$.



Figuur 2.4 Seizoensale variatie in de relatieve densiteit (boven) en de relatieve biomassa (onder) van de belangrijkste soorten in Saeftinghe.

Mesopodopsis slabberi domineerde de gemeenschap tijdens de herfstperiode van 1990, toen een densiteit werd geregistreerd van 202 ind. m⁻³. Deze dominantie werd niet waargenomen in 1991 toen de piekdensiteit van 42 ind. m⁻³ samen viel met de piekdensiteit van *Neomysis integer* in juni. De biomassa werd tijdens beide perioden op 75 mg ADW m⁻³ geschat.

Tijdens de maanden april en mei waren de vroeg-postlarvale garnalen (*Crangon crangon*) tijdens de eerste rekruteringsgolf, numeriek de dominante soort. In juni 1990 werd een zeer hoge densiteit van meer dan 40 ind. m⁻³ waargenomen. In het tweede jaar lagen de densiteiten veel lager en waren na juni de meeste postlarvale garnalen zo goed als afwezig in de schorkreek. Hun relatief belang aan biomassa was te verwaarlozen omdat deze zeer jonge garnalen steeds kleiner waren dan 10mm SL. Adulte individuen waren enkel abundant tijdens juni, oktober en november 1991. Postlarvale garnalen bleven vanaf maart bij laagwater in het restwater in de krekken en bereikten in dit microhabitat zeer hoge densiteiten (200-450 ind. m⁻²) tijdens de zomer (Tabel 2.2).

Tabel 2.2 Densiteiten (ind. m⁻²) van postlarvale garnaal (*Crangon crangon*) en postlarvale bot (*Pleuronectes flesus*) in het restwater van de krekken van Saeftinghe en Waarde.

	SAEFTINGHE		WAARDE	
	<i>C. crangon</i>	<i>P. flesus</i>	<i>C. crangon</i>	<i>P. flesus</i>
3/91	-	-	3	-
4/91	72	8	27	-
5/91	238	10	129	35
6/91	465	4	335	1
7/91	219	-	58	-
8/91	239	-	274	-
9/91	276	-	-	-
10/91	29	-	-	-

Ook vroeg-postlarvale botjes (*Pleuronectes flesus*) waren sterk aanwezig in de krekken tijdens het vroege voorjaar maar ze verdwenen daarna snel. Alle individuen waren kleiner dan 15mm SL en bij een aantal was de metamorfose nog niet compleet. Het aandeel in de totale biomassa bleef dan ook zeer klein. Adulte individuen werden regelmatig gevangen maar altijd in zeer lage aantallen. Intermediaire lengteklassen waren zeldzaam. De densiteit aan de postlarvale botjes in het restwater bedroeg maximaal 10 ind. m⁻² (Tabel 2.2).

Juveniele strandkrabben (*Carcinus maenas*) rekruteerden in de schorkreken vanaf juni. De aantallen 0-jarige krabben liepen sterk terug in het najaar wanneer 1-jarige individuen de schorkreken binnenkwamen. Numeriek waren deze jonge strandkrabben niet belangrijk maar wel in termen van biomassa. Ook de oudere individuen leverden een grote bijdrage tot de totale biomassa. Bij de aanvang van de winter verlieten alle strandkrabben het schor.

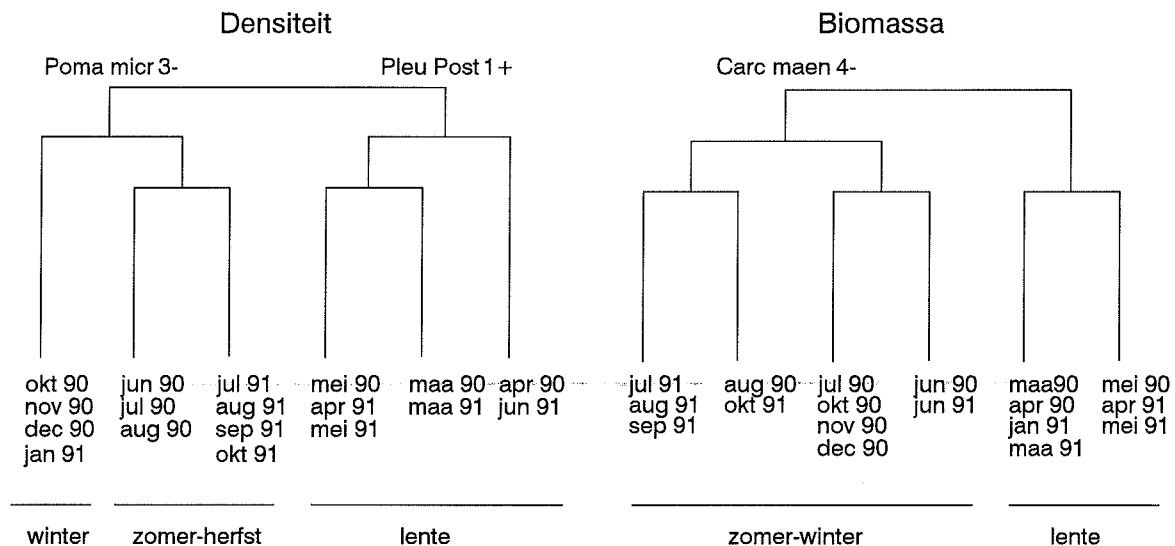
Juveniele brakwatergrondels (*Pomatoschistus microps*) gebruikten de schorkreken in 1990 vanaf juni en bereikten hoge densiteiten van bijna 5 ind. m⁻³. In 1991 verschenen de eerste rekruten een maand later. De hoogste densiteit werd toen bereikt in augustus (3.5 ind. m⁻³). De biomassa steeg eveneens vanaf juni maar bereikte een maximum van 38 mg ADW m⁻³ in Oktober 1990.

Zeebaarzen (*Dicentrarchus labrax*) kwamen steeds in lage densiteiten voor maar hun aandeel in de totale biomassa steeg naarmate de juvenielen het schorhabitat gebruikten tijdens de zomer en de herfst. Bij het begin van de winter hadden alle jonge zeebaarzen het schorhabitat verlaten en hun migratie naar zee reeds aangevangen. De densiteit bereikte, net als bij *Pomatoschistus microps*, vergelijkbare waarden in beide jaren en haalde maxima van ca. 0.03 ind. m⁻³ in augustus. De maximale biomassa waarden (ca. 20 mg ADW m⁻³) kwamen voor in oktober.

Juveniele haring (*Clupea harengus*) en juveniele sprot (*Sprattus sprattus*) werden occasioneel aangetroffen maar op die momenten waren ze verantwoordelijk voor een flink deel van de totale biomassa.

De nektongemeenschap van Saeftinghe was zeer stabiel en onderging enkel een verschuiving bij de overgang van de lente naar de zomer-herfst periode. Een duidelijke wintergemeenschap kon niet worden aangetoond.

In de TWINSpan analyses groeperen de stalen genomen in maart, april en mei steeds samen. De stalen genomen tussen juli en december en juni 1990 groepeerden ook samen (Fig. 2.5). De stalen genomen in juni 1991 en januari 1991 namen een transitionele plaats in en groeperen in de densiteits- en de biomassa-analyse alternerend in beide 'seizoenen'. In het dendrogram gebaseerd op de densiteitsgegevens is een wintergroep aanwezig (oktober 1990 tot januari 1991), maar in het biomassa-dendrogram viel het januari staal samen met de stalen genomen tijdens de lente. Een vergelijkbare shift gebeurde met het staal van juni 1991. De juveniele stadia die de schorkreken gebruikten, maakten het verschil tussen de gemeenschappen die aanwezig waren in de lente en die tijdens de zomer tot in de herfst. *Carcinus maenas* was de indicatorsoort voor de zomer-herfst gemeenschap in een TWINSpan met de biomassadata. Wanneer de densiteitsdata werden gebruikt was *Pomatoschistus microps* de indicatorsoort voor dezelfde gemeenschap. *Pleuronectes flesus* was toen de indicatorsoort voor de lentegemeenschap. Alleen de eerste divisie in beide TWINSpan analyses leverde ecologisch relevante informatie. De volgende divisies gaven geen duidelijke seizoensale veranderingen weer in de gemeenschapsstructuur. De indicatorsoorten voor deze subclusters zijn daarom ook niet weergegeven in de figuren.

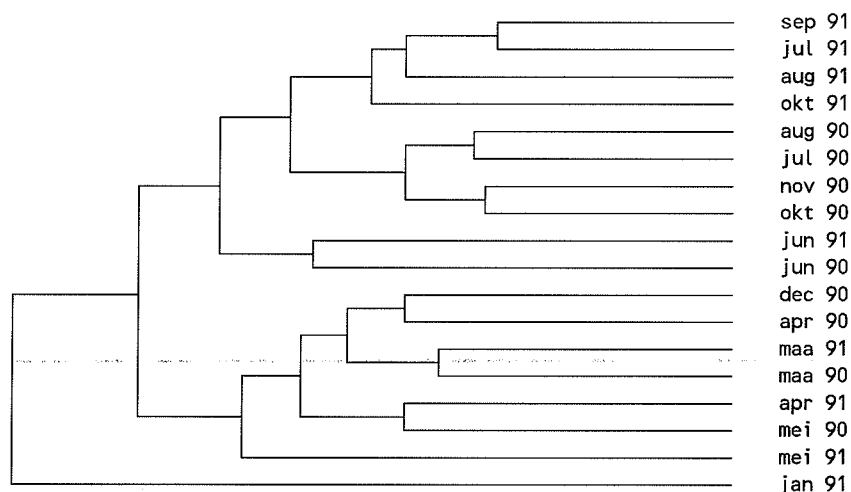


Figuur 2.5 TWINSpan dendrogrammen voor de densiteits- en de biomassadata van Saeftinghe. Enkel de indicatorsoorten van de eerste divisies werden weergegeven omdat de lagere groepen geen ecologisch relevante splitsingen geven.

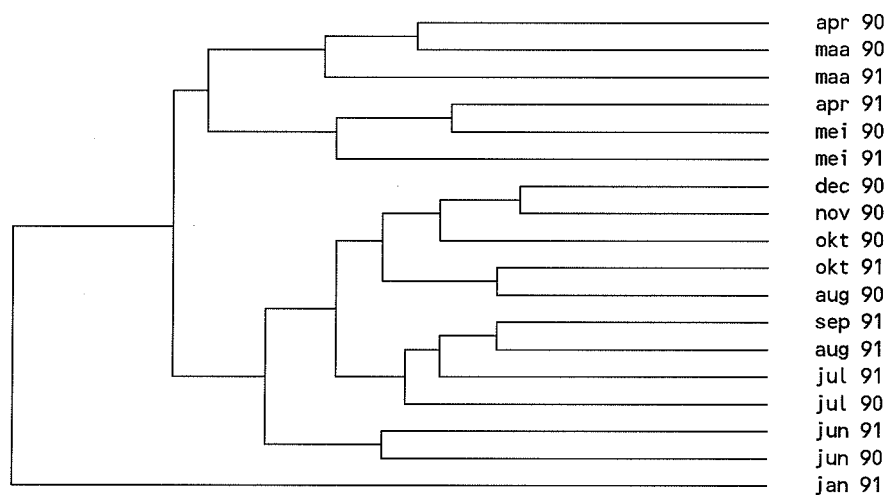
De dendrogrammen verkregen met de Bray-Curtis similariteiten toonden een vergelijkbaar patroon van seizoensale veranderingen in de gemeenschappen (Fig. 2.6). Het staal genomen in januari 1991 was volgens deze analyses sterk verschillende van de rest. De andere stalen groepeerden zoals reeds beschreven voor de TWINSpan resultaten. In het dendrogram gebaseerd op de densiteitsgegevens viel het december 1990 staal samen met de stalen genomen in de lente. Dit maakte opnieuw dat een duidelijk afgescheiden wintersituatie niet werd waargenomen.

De eigenwaarden van de eerste en de tweede as in de CCA waren laag: respectievelijk 0.148 en 0.094 voor de densiteiten en 0.159 en 0.109 voor de biomassa's. Dit heeft tot gevolg dat weinig van de waargenomen variatie te verklaren is. Temperatuur en saliniteit gaven zowel in de densiteits- als biomassa-ordinatie de grootste vectoren maar correleerden eerder zwak met de eerste canonische as (Fig. 2.7). De separatie van de stalen en de soorten langs de tweede as kon worden verklaard door de veranderingen in de 3 andere gemeten variabelen. De detritus vector is in beide ordinaties groot maar correleerde enkel in de biomassa gegevens in goede mate met de tweede as. In de ordinatie met de densiteitsdata was de zuurstof vector goed verbonden met de tweede as maar bleef klein. De waterhoogte beïnvloedde de gemeenschap het minst. Beide ordinaties vertoonden een zeer gelijkaarig beeld en de clusters die door TWINSpan werden geïdentificeerd zijn herkenbaar in beide figuren.

Densiteit



Biomassa



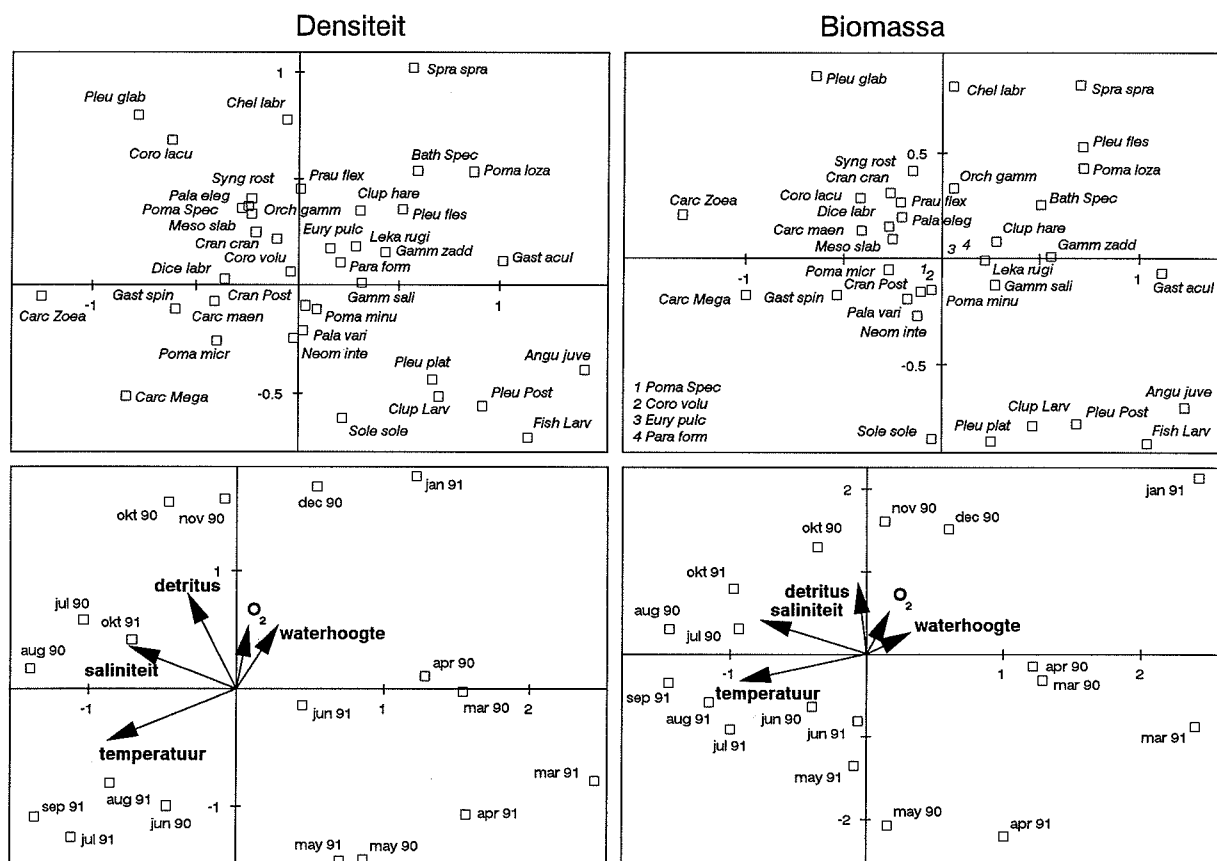
Figuur 2.6 Dendrogrammen voor de densiteits- en de biomassadata van Saeftinghe zoals verkregen met een clusteranalyse met Bray-Curtis similariteiten en group average sorting.

2.5.2 Het schor van Waarde

De seizoenale evolutie van de watertemperatuur en de saliniteit in het schor van Waarde is analoog aan de observaties in Saeftinghe (Fig. 2.3). De maximale temperaturen (21°C) werden gemeten in augustus 1990 en 1991 en de laagste in februari 1991 (2°C). De saliniteit was ook in Waarde duidelijk gecorreleerd met de temperatuursfluctuaties en bereikte in 1990 een maximum van 25‰ in augustus en een minimum van 16‰ in maart. In 1991 werd in juni de hoogste (26‰) en in februari (16‰) de laagste waarde genoteerd. De concentratie opgeloste zuurstof varieerde

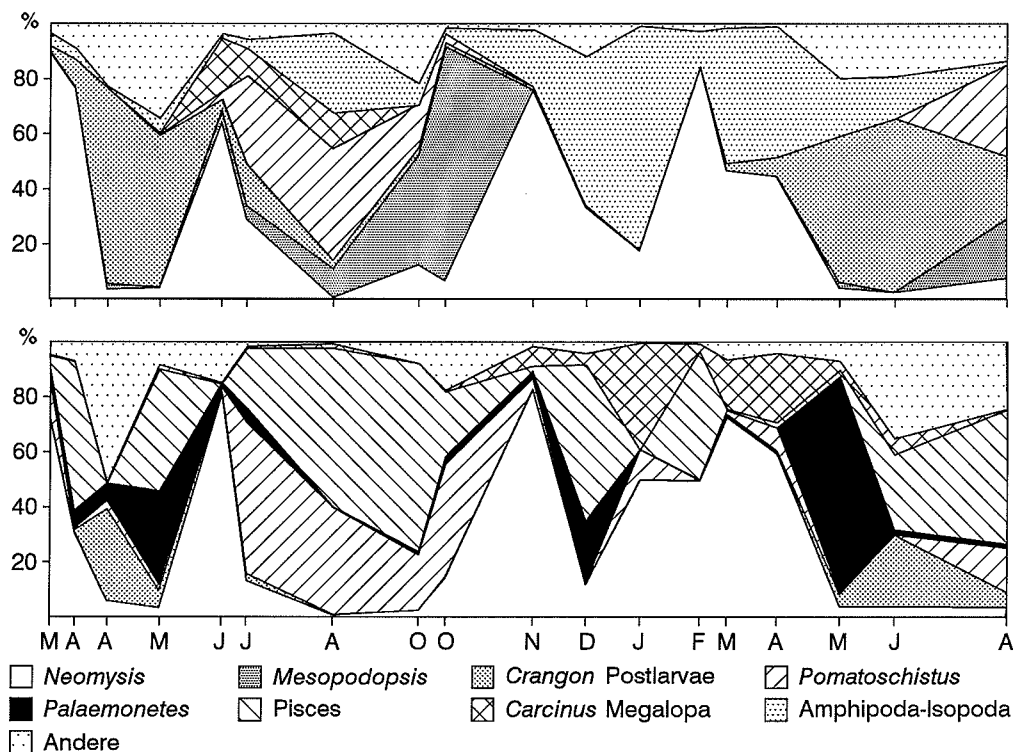
tussen 7 en 10 mg l⁻¹. In tegenstelling tot de situatie in Saeftinghe, was de correlatie tussen temperatuur en zuurstofconcentratie waarneembaar; in de zomermaanden waren de concentraties het laagst, in de winter het hoogst. Ook in april en mei stegen de zuurstofconcentraties tot maximale waarden. De hoeveelheid detritus die in de kreek van Waarde met de getijden werd getransporteerd, was hoger dan in Saeftinghe. In 1990 was er een kleine stijging in het drooggewicht waar te nemen vanaf juli tot in november. In 1991 varieerde de concentratie aan detritus tijdens de periode januari tot april sterk met minimale waarden (0.09 g DW m⁻³) in maart en maximale (2.6 g DW m⁻³) in april. De waterhoogte in de kreek varieerde tussen 143 cm en 245 cm.

In Waarde werden 52 soorten waargenomen waarvan er, op basis van dezelfde criteria als in Saeftinghe, 32 werden behouden (Appendix A, Tabel 2.1). De meest voorkomende soorten zijn dezelfde als in Saeftinghe en ongeveer hetzelfde aantal soorten werd in minstens de helft van de maanden aangetroffen: *Neomysis integer*, *Mesopodopsis slabberi*, *Praunus flexuosus*, *Crangon crangon* (postlarven en adulten), *Palaemonetes varians*, *Gammarus salinus*, *G. zaddachi*, *Corophium volutator*, *Orchestia gammarellus*, *Bathyporeia spec.*, *Eurydice pulchra*, *Lekanesphaera rugicauda*, *Carcinus maenas*, *Pomatoschistus microps*, *Gasterosteus aculeatus*, *Pleuronectes flesus* en *Syngnathus rostellatus*. Densiteiten en biomassa's voor alle soorten staan verzameld in Appendix D.



Figuur 2.7 CCA plots van de soorten (boven), stalen en omgevingsvariabelen (onder) voor Saeftinghe.

De soorten die in Saeftinghe de hoogste relatieve densiteiten haalden, waren ook in Waarde de meest belangrijke fauna-elementen maar de samenstelling is er meer gevarieerd en de gemeenschap werd wisselend aangevuld met hoge contributies van *Corophium volutator* (augustus 1990, januari 1991, april 1991), *Gammarus salinus* (november 1990), *Bathyporeia* spec. (maart 1991), *Eurydice pulchra* (december 1990, maart 1991, april 1991) en *Praunus flexuosus* (april 1990). Variaties in de hoge biomassa's van *Pleuronectes flesus* (april, juli, augustus en oktober 1990 en juni en augustus 1991), *Syngnathus rostellatus* (mei 1990, oktober 1990 en juni 1991) en *Gasterosteus aculeatus* (december 1990 en februari 1991) geven een even afwisselend beeld in de relatieve biomassa's.



Figuur 2.8 Seizoensale variatie in de relatieve densiteit (boven) en de relatieve biomassa (onder) van de belangrijkste soorten in Waarde. Amphipoda-Isopoda omvat *Corophium volutator*, *Bathyporeia* species, *Gammarus salinus* en *Eurydice pulchra*. Pisces verwijst naar de gecummuleerde biomassa's van *Pleuronectes flesus*, *Syngnathus rostellatus* en *Gasterosteus aculeatus*.

De relatieve numerieke en biomassa abundantie van *Neomysis integer* kende een zelfde verloop als in Saeftinghe. Tijdens het voorjaar (april-juni), de nazomer (augustus-oktober) en januari werd de dominantie gedrukt door de hoge densiteiten van respectievelijk *Crangon crangon* postlarven, *Mesopodopsis slabberi* en *Corophium volutator*. (Fig. 2.8). De densiteiten van *N. integer* waren lager dan in Saeftinghe. In

maart en juni 1990 werden maximale abundanties geobserveerd: respectievelijk 11.5 ind. m⁻³ (61 mg ADW m⁻³) en 9.8 ind. m⁻³ (54 mg ADW m⁻³).

De abundantie van *Mesopodopsis slabberi* was in Waarde minder uitgesproken dan in Saeftinghe. De numeriek dominantie van *M. slabberi* tijdens oktober 1990 (8 ind. m⁻³, 2.5 mg ADW m⁻³) werd niet vertaald in een significante toename van het relatieve aandeel in de totale biomassa. In augustus 1991 was de stijging in relatieve abundantie die in het eerste jaar werd geobserveerd terug merkbaar.

De densiteitspieken van postlarvale *Crangon crangon* werden in Waarde gedurende april-mei 1990 en mei-juni 1991 genoteerd. De maximale densiteiten vielen in april 1990 (26 ind. m⁻³) en juni 1991 (5.8 ind. m⁻³). Hun relatieve bijdrage tot de biomassa was enkel in deze twee maanden van betekenis. Tijdens de winter (december tot februari) waren de postlarvale garnalen afwezig. Adulte individuen bereikten de hoogste abundantie in dezelfde maanden. In het schor van Waarde werden postlarvale garnalen in het restwater aangetroffen van maart tot in augustus. De maximale densiteiten waren vergelijkbaar met die van Saeftinghe en bedroegen ongeveer 300 ind. m⁻² (Tabel 2.2).

Postlarvale botjes (*Pleuronectes flesus*) waren in even sterke mate aanwezig in de kreek van Waarde als in Saeftinghe en bereikten maximale densiteiten in mei 1990 (0.4 ind. m⁻³) en april 1991 (0.3 ind. m⁻³). Enkel tijdens mei 1990 en april 1991 was de relatieve densiteit van enige waarde (5%). Ook in Waarde werden deze postlarvale platvisjes nooit groter dan 15mm SL. De densiteit in de kreek bij laagwater was enkel betekenisvol in april (Tabel 2.2). Adulte individuen werden in Waarde regelmatig en in grotere aantallen gevangen dan in Saeftinghe. Het aandeel van deze grote vissen in de totale biomassa was aanzienlijk en leverde de grootste bijdrage in de totale biomassa afkomstig van Pisces.

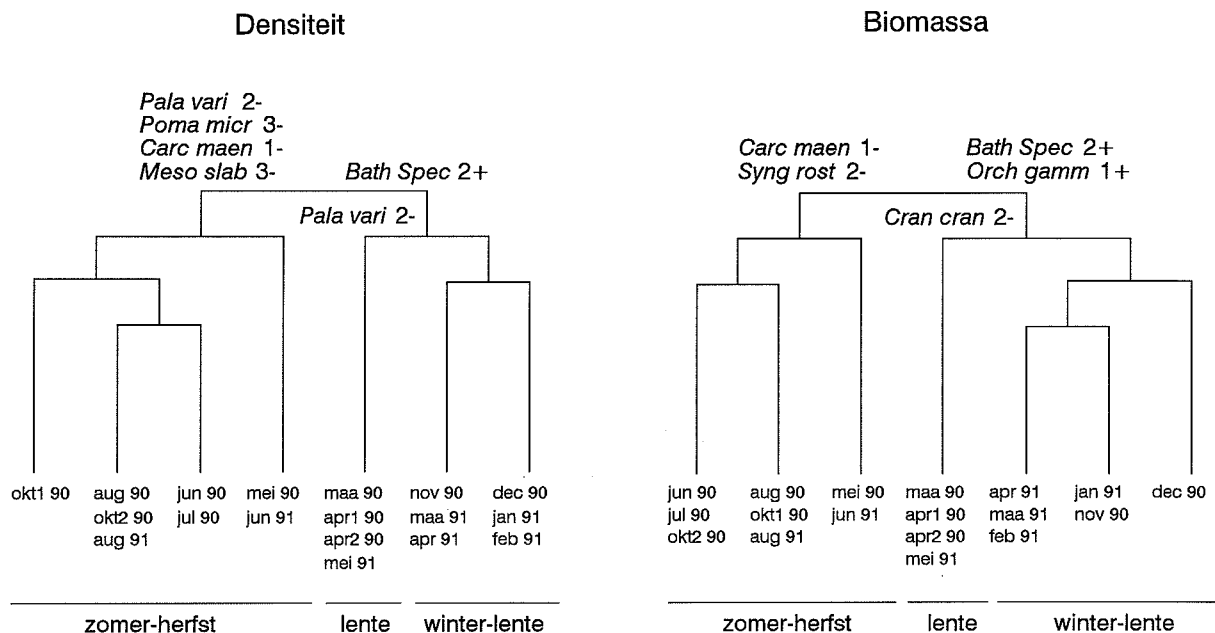
Juveniele strandkrabben (*Carcinus maenas*) rekruteerden in 1990 in de schorkreek vanaf juni. In 1991 was de strandkrab veel minder algemeen en werden de juvenielen pas in augustus waargenomen. In deze beide maanden werden de hoogste densiteiten geregistreerd (respectievelijk 0.2 en 0.4 ind. m⁻³). Megalopa larven van *C. maenas* waren vooral tijdens juni 1990 nadrukkelijk aanwezig in het schor (3 ind. m⁻³). Terwijl in Saeftinghe de strandkrab een belangrijk aandeel had in de totale biomassa, bleven deze dieren in Waarde minder belangrijk. Enkel in juni 1990 werd ongeveer 10% van alle biomassa door *C. maenas* geleverd.

Ook het seizoensale voorkomen en de relatieve abundanties van juveniele brakwatergrondels (*Pomatoschistus microps*) in Waarde verschilt weinig van de observaties in Saeftinghe. In juni 1990 kwamen de eerste juvenielen het schor binnen en bereikten maximale densiteiten in juli (2.4 ind. m⁻³). In 1991 werden de hoogste aantallen in augustus bereikt (1.6 ind. m⁻³). Maximale biomassa's werden in oktober 1990 (20 mg ADW m⁻³) geregistreerd.

De densiteiten waarmee *Palaemonetes varians* in Waarde werd waargenomen varieerde sterk en bereikte een maximum in mei 1990 (0.9 ind. m⁻³). De biomassa bereikte in mei 1990 en mei 1991 maximale waarden van ca. 12 mg ADW m⁻³.

De multivariate technieken detecteerden een iets grotere seizoenaliteit in de fauna in het schor van Waarde. De meest belangrijke wijziging in de samenstelling van de fauna manifesteerde zich tijdens de zomer. De voorjaarsgemeenschap kon worden opgesplitst in twee groepen waarvan één groep de wintersituatie weerspiegelde.

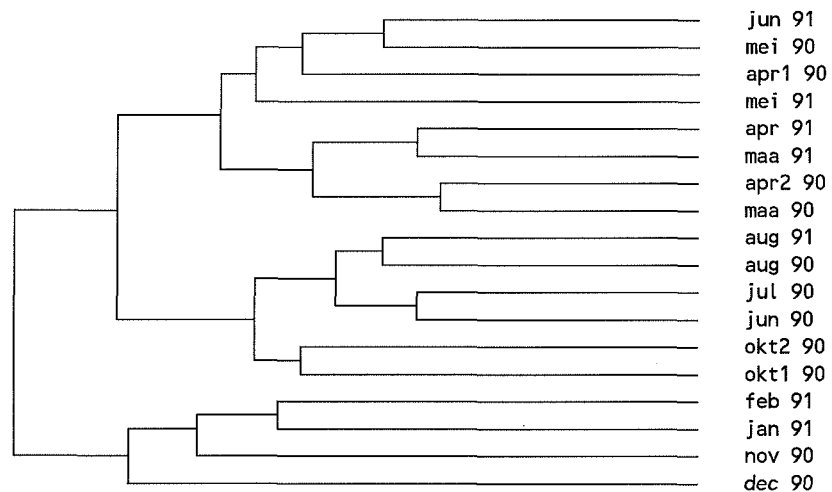
TWINSpan geeft voor de densiteits- en biomassagegevens identieke dendrogrammen waarop de drie genoemde gemeenschappen zichtbaar zijn (Fig. 2.9). De winter-lente groep bestaat uit de stalen genomen in de periode november 1990 tot april 1991 en mei 1991. Binnen deze gemeenschap werden de stalen van maart en april 1990 en mei 1991 afzonderlijk gegroepeerd. Binnen de zomer-nazomergemeenschap, die alle andere stalen groepeerde, nemen mei 1990 en juni 1991 een wat aparte plaats in en kunnen als overgangssituatie worden beschouwd tussen de lente en de zomer. De zomer-nazomer gemeenschap werd, voor wat de densiteiten betrof, gekenmerkt door vier indicatorsoorten: *Palaemonetes varians*, *Mesopodopsis slabberi*, *Carcinus maenas* en *Pomatoschistus microps*. Voor de biomassa's gelden *C. maenas* en *Syngnathus rostellatus* als indicatief voor deze gemeenschap. De twee andere clusters hebben *Bathyporeia spec.* als indicatorsoort gemeenschappelijk. In de biomassamatrix werd ook *Orchestia gammarellus* opgegeven als indicator. De lentegemeenschap draagt *P. varians* en *Crangon crangon* als indicatoren voor respectievelijk de densiteits- en de biomassadata.



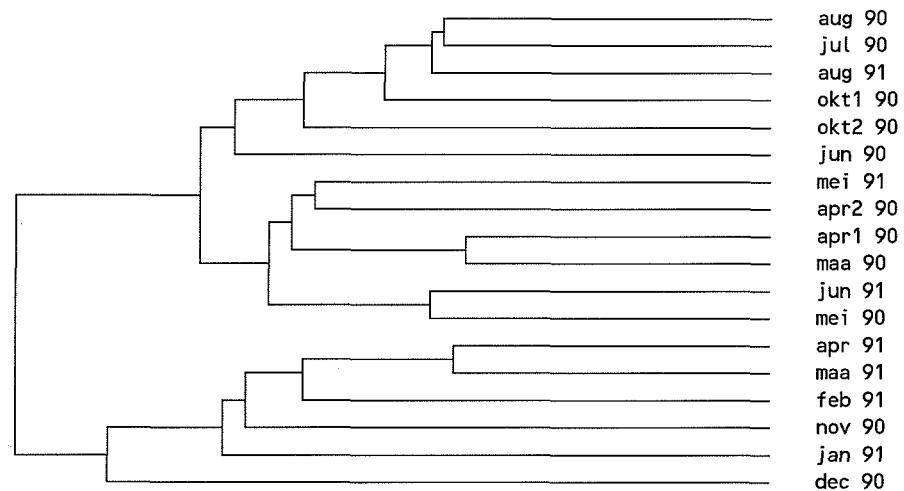
Figuur 2.9 TWINSpan dendrogrammen voor de densiteits- en de biomassadata van Waarde.

De Clusteranalyses geven voor de biomassagegevens een bevestiging van de TWINSPAN resultaten (Fig. 2.10). Als enig verschil groeperen mei 1990 en juni 1991 nu bij de lentegemeenschap wat hun transitioneel karakter bevestigt. Wat de densiteitsdata betreft kwamen de winter, de lente en de zomer-herfstsituaties duidelijker tot uiting omdat de stalen genomen in maart en april 1991 samen met mei 1990 en juni 1991 bij de andere voorjaarsstalen clusterden.

Densiteit

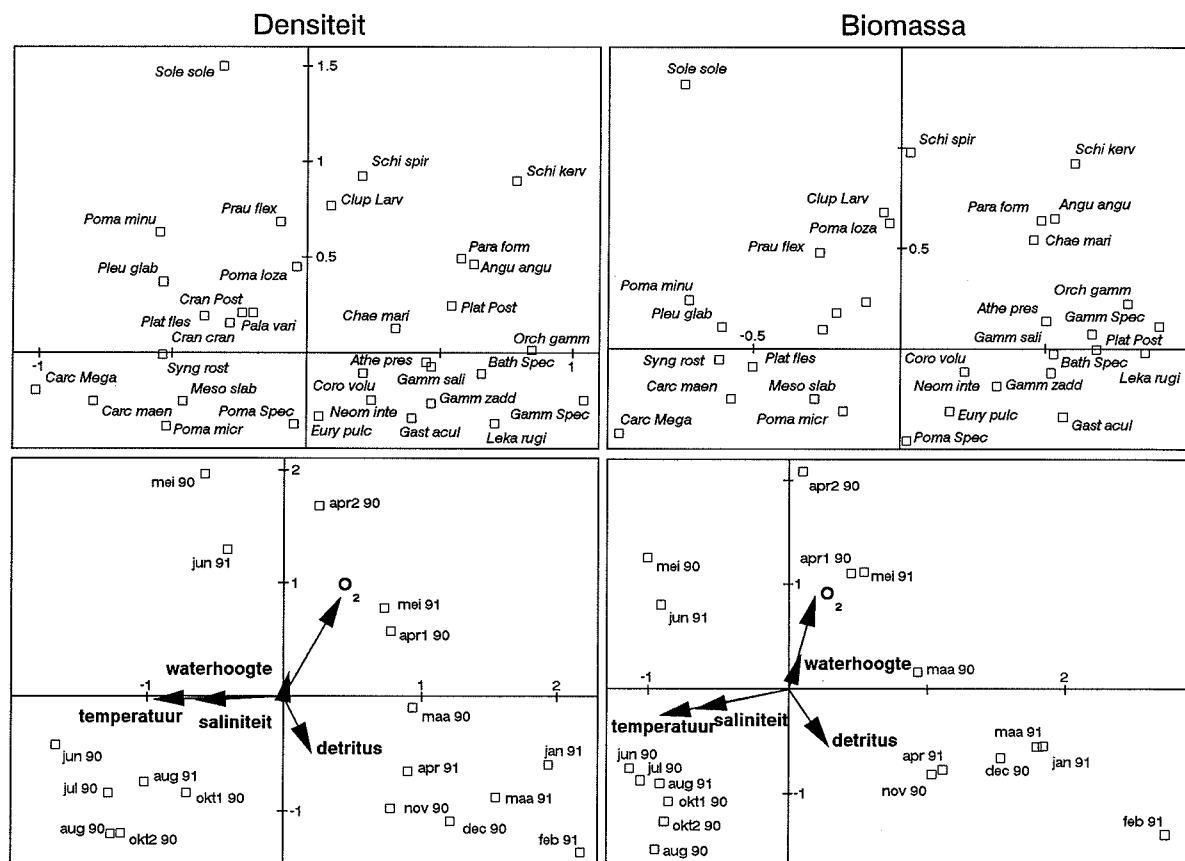


Biomassa



Figuur 2.10 Dendrogrammen voor de densiteits- en de biomassadata van Waarde zoals verkregen met een clusteranalyse met Bray-Curtis similariteiten en group average sorting.

De verschillende gemeenschappen, beschreven door de classificatiemethodes, waren ook in de CCA-ordinaties te onderscheiden (Fig. 2.11). De eigenwaarden van de eerste en tweede canonische as waren, net als in Saeftinghe laag: 0.188 en 0.127 voor de densiteitsdata en 0.183 en 0.099 voor de biomassadata. In de biplot van de densiteitsgegevens gaven temperatuur en zuurstofconcentratie de grootste vectoren maar enkel de temperatuursvector had een goede correlatie met de eerste canonische as net als de kleinere saliniteitsvector. Zowel temperatuur als saliniteit zijn dus verantwoordelijk voor de spreiding langs de eerste as. De correlatie van de vector van het detritusgehalte was te zwak en die van de waterhoogte te klein om van betekenis te kunnen zijn in de separatie van de stalen in het ordinaatievlak. In de biplot van de biomassa's is de correlatie van temperatuur en saliniteit met de eerste as afgezwakt terwijl de zuurstofconcentratie de verspreiding van de stalen langs de tweede as beter verklaart. Waterhoogte en detritus oefenen opnieuw de minste invloed uit op de gemeenschappen gezien hun zwakke correlatie met een van twee canonische assen en hun geringe grootte.



Figuur 2.11 CCA plots van de soorten (boven), stalen en omgevingsvariabelen (onder) voor Waarde.

2.5.3 Vergelijking Saeftinghe - Waarde

Enkele verschillen tussen de schorfauna van Saeftinghe en Waarde werden reeds aangestipt in de vorige paragraaf. Het voornaamste verschil betrof het voorkomen en de abundantie van een aantal algemene soorten (Tabel 2.1). *Palaemonetes varians*, *Pleuronectes flesus* en *Bathyporeia* spec. zijn drie algemene soorten die regelmatig en in grotere aantallen zijn aangetroffen in Waarde. Anderzijds komt *Lekanesphaera rugicauda* vaker en in hogere densiteiten voor in Saeftinghe. Ook *Neomysis integer* en *Mesopodopsis slabberi* werden doorgaans in hogere densiteiten in Saeftinghe waargenomen. *Dicentrarchus labrax* was in Saeftinghe een algemene soort met een duidelijk seizoenaal voorkomen maar werd eenmalig gevangen in Waarde. Omgekeerd was *Gasterosteus aculeatus* algemener in Waarde. Ook juveniele *Chelon labrosus*, juveniele *Liza ramada*, *Clupea harengus* en *Sprattus sprattus* werden vaker geobserveerd in Saeftinghe. Mariene soorten, zoals de aasgarnalen *Schistomysis spiritus* en *S. kervillei* werden regelmatig gevangen in Waarde. De fauna van Saeftinghe bevatte, hoewel zeldzaam, een aantal typische zoetwatervissen zoals snoekbaars (*Styzostedion lucioperca*), tiendoornige stekelbaars (*Pungitius pungitius*) en alver, (*Alburnus alburnus*).

De ordinatieplot voor de densiteitsgegevens van beide schorren illustreerde de verschillen in faunasamenstelling in beide schorren (Fig. 2.12). De eigenwaarden van de eerste en tweede as bedroegen 0.156 en 0.094. De temporele patronen, gedragen door de temperatuursveranderingen, overwogen en bevestigden de eerder beschreven temporele evoluties. Het belangrijkste verschil in het fysisch-chemische milieu van beide schorren was ongetwijfeld de saliniteit en dit zorgde voor een ruimtelijk verschil. De separatie van de stalen langs de tweede as kon gedeeltelijk ook worden verklaard door het verschil in getijmoment, weergegeven door de bereikte waterhoogte t.o.v. NAP. De concentratie opgeloste zuurstof en de waterhoogte in de kreek waren negatief gecorreleerd en hadden grote vectoren. Beide vectoren waren in even sterke mate verantwoordelijk voor de spreiding langs de eerste en de tweede as. Het detritus had ook hier zeer weinig invloed op de soortensamenstelling.

2.6 Discussie

De netefficiëntie van het gebruikte vistuig is verondersteld 100% te bedragen gedurende de ganse getijdencyclus. Net als bij andere vismethoden is de vangstefficiëntie van het gebruikte fuiknet volledig bepaald door ontwijking van het net en ontsnapping door de mazen. De laatste factor is van ondergeschikt belang omdat de gehanteerde definitie van het hyperbenthos enkel dieren beschouwt die groter zijn dan 1mm. Ontwijken van het net is een functie van de filterefficiëntie en dus van de stroomsnelheid. Er is gepoogd dit probleem te vermijden door de lengte van het net te

in het schormilieu blijven beide soorten domineren. De meeste studies die handelen over het nekton van schorren vermelden weinig over de aasgarnalen. Mysidacea zijn belangrijk in door detritus gebaseerde voedselketens, zoals in het oostelijk deel van de Westerschelde (Mees & Hamerlynck 1992). Meer informatie over de afhankelijkheid van of het gebruik van schorkreken door Mysidacea zou waardevol zijn.

In tegenstelling tot het hyperbenthos, bestaan er grote verschillen tussen de epifauna van het schor en het estuarium (Hostens, K. unpubl. data). De meeste demersale vissoorten in het oostelijk deel van de Westerschelde, blijven afwezig in het schor. De brakwatergrondel volbrengt het grootste deel van zijn levenscyclus in het schor. De soort domineert er de visfauna en bezet mogelijks een vergelijkbare niche als de tandkarper *Fundulus heteroclitus* in de Noordamerikaanse schorren (Kneib 1986). *Pomatoschistus microps* komt in het estuarium voor, maar wordt naar de intergetijden verdrongen door competitie met *P. minutus* (Magnhagen & Wiederholm 1982a). Bot, een andere estuariene resident, komt regelmatig foerageren op infauna in de krekens (Cattrijsse, A. unpubl. data, zie ook Raffaelli *et al.* 1990). Juveniele zeebaars (0+) is afhankelijk van stroomopwaartse delen van estuaria en maakt daarbij gebruik van schorkreken (Kelley 1988). Het estuarium zelf is verder een kraamkamer voor tong, *Solea solea*, schol, *Pleuronectes platessa* en slakdolf, *Liparis liparis*. De juvenielen van deze soorten komen nooit in het schor voor. Vroeg-postlarvale tong en schol worden wel in zeer lage aantallen gevangen in de schorkreken van Saeftinghe tijdens het voorjaar, maar de lengte van deze postlarven blijft kleiner dan 15 mm SL. Dikkopje, *P. minutus* en lozano's grondel, *P. lozanoi* zijn zeer abundant in het estuarium maar werden onregelmatig geobserveerd in de schorren. Andere vissoorten die als juvenielen in hoge densiteiten en regelmatig in het estuarium voorkomen, werden nooit of onregelmatig waargenomen in het schor: sprot, *Sprattus sprattus*, haring, *Clupea harengus* en schar, *Limanda limanda* zijn mooie voorbeelden. Kneib (1987) en Sogard & Able (1991) beschreven eerder dat slechts weinig soorten gebruik maken van schorkreken. De dominantie van een klein aantal soorten die als generalisten bekend zijn, blijkt een algemeen gegeven voor visfauna van schorren (Cain & Dean 1976, Weinstein & Brooks 1983).

De fauna van Waarde en Saeftinghe hebben gelijklopende dominanties van de meest belangrijke soorten: *Neomysis integer*, *Mesopodopsis slabberi*, *Crangon crangon* postlarven en *Pomatoschistus microps*, als raakvlak. Opmerkelijke verschillen zijn de abundantie van *Dicentrarchus labrax*, *Pleuronectes flesus*, *Gasterosteus aculeatus*, *Praunus flexuosus*, *Palaemonetes varians* en *Lekanesphaera rugicauda*. De positie van het schor in het estuarium kan de toegankelijkheid voor bepaalde soorten beïnvloeden. Er bestaat blijkbaar een maximum afstand die sommige dieren willen overbruggen om vanuit het subtidaal het schor binnen te trekken. (Rozas 1993). *P. varians* en *P. flexuosus* komen bij voorkeur in ondiepe gebieden voor. De aanwezigheid van een uitgestrekte zandbank voor het schor van Waarde kan deze soorten betere mogelijkheden bieden om in de kreek van Waarde binnen te zwemmen. Anderzijds kan

een snelle zwemmer zoals *D. labrax* de sterkere stroming in het nabije subtidale kanaal wellicht weerstaan om de krekken van Saeftinghe te gebruiken. Wanneer tijdens de zomer de saliniteiten stijgen, migreren typisch mariene soorten het estuarium binnen. Dit verschijnsel zorgt voor een meer uitgesproken seizoenaal karakter van de hyperbenthische gemeenschappen in het zeewaartse bekken van de Westerschelde (Mees *et al.* 1993b). Dit verklaart de grotere respons van de gemeenschap van Waarde op seizoenale veranderingen in het fysische milieu en het duidelijker onderscheid tussen de winter- en de lentegemeenschappen. Deze typische mariene soorten werden in Saeftinghe niet of nauwelijks waargenomen.

Verschillende studies hebben reeds gewezen op het feit dat de omgevingsvariabelen weinig invloed hebben op de nektonfauna van schorren. In een van de eerste studies die handelde over nekton in schorren, vonden Subrahmanyam & Coultas (1980) dat minder dan 20% van de geobserveerde seizoenale veranderingen in densiteit en biomassa gerelateerd waren met temperatuur, saliniteit of zuurstofconcentratie. Plotse en grote veranderingen in saliniteit hadden geen invloed op de schorgemeenschappen die Weinstein *et al.* (1980) bestudeerden. Rogers *et al.* (1984) en Drake & Arias (1991) kwamen tot dezelfde conclusie; ze konden geen veranderingen waarnemen in de kraamkamerfunctie van stroomopwaartse delen van estuaria tijdens hoge seizoenale zoetwaterafvoer. Al deze studies besluiten dat de rekruteringsgolven en de seizoenale successie van soorten die het schor als habitat gebruiken, de structurerende factoren zijn. In de huidige studie springen dezelfde patronen naar voren. De enige wezenlijke verschillen tussen de lente- en de zomer-herfstfauna is het verschijnen en verdwijnen van postlarvale en/of juveniele stadia van verschillende soorten. Het belang van deze jonge levensstadia is duidelijk in de TWINSPAN-resultaten waar juist deze soorten de indicatoren zijn voor de verschillende gemeenschappen. De rekrutering kan natuurlijk niet onafhankelijk worden gezien van de stijgende temperaturen tijdens lente en zomer. Allen & Barker (1990) beweren inderdaad dat temperatuur en saliniteit de voornaamste factoren zijn die de rekrutering beïnvloeden, maar dat ze op een grote ruimtelijke schaal opereren. De metingen in het schor zijn dus waarschijnlijk te beperkt om hun invloed precies in te schatten. Verder stellen deze auteurs dat enkel lange termijnschommelingen in temperatuur en saliniteit in relatie staan tot de variatie in omvang van de rekrutering en niet in relatie tot het tijdstip. De rekrutering gebeurt dus steeds tijdens dezelfde periode. Onafhankelijk van de fluctuaties in temperatuur of saliniteit bestaat er zeer weinig jaarlijkse variatie in het moment waarop de rekrutering plaatsvindt.

In tegenstelling tot deze studie beschrijven Robertson & Lenanton (1984) en Daniel & Robertson (1990) een positieve relatie tussen de biomassa aan detritus en de densiteiten of biomassa's van epifauna-taxa. Volgens deze auteurs bieden de stengels, bladeren en wortels van hogere planten voedsel en vooral afdoende bescherming tegen predatoren en beïnvloeden ze zo de abundantie van organismen. Alhoewel grof plantenmateriaal in de stalen aanwezig was, is het detritus in de kreek van Saeftinghe

en Waarde turfachtig en zeer gefragmenteerd. Dit particulier organisch materiaal draagt weinig bij tot de structurele complexiteit van het habitat. Het lijkt daarom onwaarschijnlijk dat het een refugium zou vormen tegen predatie. Het aanwezige detritus kan wel een voedselbron zijn voor detritivoren zoals *Neomysis integer*, *Mesopodopsis slabberi* (Zagursky & Feller 1985) en de amphipoden en isopoden. De Mysidacea spelen een belangrijke rol in de detritus gebaseerde voedselketen van de oostelijke Westerschelde (Mees & Hamerlynck 1992, Hamerlynck *et al.* 1993a). De dichte aggregaties van het detritus in de schorkreken kunnen deze organismen aantrekken.

In beide kreken migreren de meeste soorten tijdens de eerste en laatste uren van de getijdencyclus. In Saeftinghe liggen de gemiddelde stroomsnelheden tijdens deze momenten het laagst. Migratie is daarom tenminste gedeeltelijk een actief proces. In Waarde werd een ander stromingspatroon vastgesteld maar omwille van de afwezigheid van enige relatie tussen de densiteit aan detritus en het aantal organismen in de vangsten van beide schorren, wordt verondersteld dat dit patroon niet het gevolg is van een differentiële efficiëntie van het net of van een louter passief dispersie mechanisme. Dit migratiepatroon waarin dieren het front van het getij volgen, is een fenomeen waar Kneib (1984) reeds op wees. Dit is niet zo verwonderlijk omdat nekton nu eenmaal reageert op de getijdestromingen. Deze observaties ondersteunen de hypothese dat schorren een belangrijk foerageerhabitat zijn voor een aantal vissen en macrocrustacea (Weisberg & Lotrich 1982). In deze optiek is het voordelig om zo lang mogelijk gebruik te maken van de schorkreken. Zeebaars en adulte bot hadden duidelijk gefoerageerd op de infauna en Mysidacea; ze hadden meer voedsel in de maag tijdens het verlaten van het schor dan tijdens het binnenzwemmen (Hoofdstuk VII, zie ook Kelley 1988, Raffaelli *et al.* 1990). Dezelfde observaties werden gemaakt voor de juveniele grondels en de vroeg-postlarvale garnalen (Hoofdstuk V en VI). Voor strandkrabben werden geen maaganalyses uitgevoerd maar Ryer (1987) observeerde een verhoogde foerageeractiviteit van krabben in schorkreken.

De maximale densiteiten van zeebaars, brakwatergrondel en strandkrab tijdens de late zomer, vallen samen met de afname in densiteiten en biomassa's van de infauna in getijdenkreken (cf. Subrahmanyam & Coultas 1980). De piekdensiteiten en de piekbiomassa's van het macrobenthos van het schor van Waarde worden in augustus waargenomen (Cattrijsse, A. unpubl. data). De belangrijkste vertegenwoordigers van de infauna zijn de amphipode *Corophium volutator* en de polychaet *Nereis diversicolor*. Beide benthische organismen zijn voor alle epifaunasoorten die in het schor komen foerageren, belangrijke prooi-soorten. Predatie zal niet de enige oorzaak vormen voor de afname in de infaunapopulaties tijdens het einde van de zomer maar de aanwezigheid van infauna predatoren zoals *Crangon crangon*, *Pomatoschistus microps*, *Carcinus maenas* en *Dicentrarchus labrax* kan zeker een effect hebben op de abundantie van het benthos (Reise 1985).

Een andere algemene eigenschap van de schorfauna bestaat erin bij laagwater in het schorhabitat te blijven (Kneib 1984, 1987, Talbot & Able 1984). Postlarvale garnalen, postlarvale bot, juveniele brakwatergrondels en juveniele strandkrabben bleven overtuigen in poelen en restwater. Juveniele grondels en krabben kwamen in lagere aantallen in de poelen voor, maar ze aggregaerden wel in de zoutpannen hoger op het schor (eigen observatie). Dit gedrag kan worden verklaard als predatievermijding en ondersteunt de kraamkamerhypothese.

De waarde van de schorren van Saeftinghe en Waarde als kraamkamer voor epifauna lijkt beperkt tot specifieke vroege levensstadia van enkele soorten. De vroeg-postlarvale botjes komen tijdens maart-april voor in de kreken. De lengte van deze botjes was nooit groter dan 15mm SL, terwijl de grotere lengteklassen, zeer talrijk in het estuarium, zelden in het schor werden waargenomen. De exacte redenen waarom juist deze metamorfoaserende stadia gebruik maken van het schor blijft onduidelijk. Omdat deze botjes zich niet voedden, blijft enkel de refugiumhypothese toepasbaar. Noch de vegetatie, noch het detritus bieden bescherming tegen predatoren, zodat andere structurele redenen of gedragsmechanismen een verklaring moeten bieden voor een verlaagde predatiedruk. Misschien keren de botjes naar het estuarium terug wanneer de metamorfose compleet is. De pigmentatie en de mogelijkheid om zich in te graven in meer zandige bodems, is dan volledig ontwikkeld. De zeer jonge stadia van garnaal voedden zich wel tijdens hun verblijf in de schorkreken maar dezelfde reden kan verklaren waarom enkel garnaaltjes, die kleiner zijn dan 10mm, zo talrijk zijn in de kreken. De fysische omstandigheden, zoals de hogere temperaturen die in schorkreken kunnen voorkomen, kunnen de metamorfose en de groei bevorderen. Juveniele diklippharder (*Chelon labrosus*) en dunlippharder (*Liza ramada*) werden in de kreken waargenomen, maar deze vissen zwemmen zeer dicht tegen het wateroppervlak (eigen observatie) en werden daarom slecht bemonsterd. Saeftinghe fungeert verder ook als kraamkamer voor zeebaars, brakwatergrondel en strandkrab.

Het aantal soorten dat schorren als kraamkamer gebruikt blijkt sterk te verschillen naargelang de situatie. In Georgia vermelden Rogers *et al.* (1984) 7 soorten terwijl Subrahmanyam & Drake (1975) in Florida 24 soorten opsomden die schorren als kraamkamer gebruiken. Deze verschillen kunnen veroorzaakt zijn door verschillen in breedtegraad, maar regionale verschillen treden eveneens op. Sogard & Able (1991) en Talbot & Able (1984) rapporteerden 4 kraamkamersoorten in New Jersey. Rountree & Able (1992a) observeerden 12 soorten die schorren in New Jersey als kraamkamer gebruiken. De vervuiling van de Westerschelde heeft de vis- en Crustacea-fauna verarmd en het grootste deel van de schorren is verdwenen tijdens de laatste decennia (Hoofdstuk I). Het blijft een open vraag of beide factoren een invloed op de waarde van de schorren als kraamkamer en/of voedingsgebied hebben gehad. Het is daarom zeer moeilijk de situatie van Saeftinghe en Waarde te beoordelen. Gelijkaardig onderzoek in andere Europese schorren in estuaria en langs de kust zou enige opheldering kunnen verschaffen.

Hoofdstuk III

ABUNDANTIE, POPULATIESTRUCTUUR EN MIGRATIEPATRONEN VAN *NEOMYSIS INTEGER*, *MESOPODOPSIS SLABBERI* EN ANDERE MYSIDACEA IN SCHORKREKEN LANGS DE WESTERSCHELDE

3.1 Samenvatting

De aasgarnaal *Neomysis integer* is de meest abundante soort van het nekton dat in de schorkreken van het Westerschelde estuarium voorkomt. Ondanks de hoge densiteiten en de dominante positie zijn er geen gegevens voorhanden die er op wijzen dat het schorhabitat voor *N. integer* een speciale functie zou vervullen. De densiteiten opgemeten in het schor en in het subtidaal vertoonden in 1990 een alternerende fluctuatie. Dit patroon wees op het gebruik van de schorkreken tijdens de reproductieve periodes. In 1991 werd dit patroon echter niet herhaald. Terwijl *N. integer* drie generaties produceert tijdens een jaar, werden in het schor geen drie opeenvolgende pieken in abundanties van juvenielen of graviede vrouwtjes vastgesteld. Seizoenaal komen bijna uitsluitend juveniele *Mesopodopsis slabberi*, *Schistomysis spiritus* en *Praunus flexuosus* voor in de schorkreken. De relatieve abundantie van juveniele individuen was nooit zo hoog in het estuarium maar ook voor deze soorten waren deze patronen niet consistent aanwezig. Of schorren voor aasgarnalen echt een rol spelen blijft voorlopig speculatief. Enkel simultane en vergelijkbare staalnames in het schor en in het estuarium kunnen hierover betrouwbare informatie verschaffen.

3.2 Inleiding

Een aantal soorten Mysidacea vertonen binnen het estuariene milieu differentiële distributiepatronen (Mauchline 1980, Sorbe 1981, Morgan & Threlkeld 1982, Hough & Naylor 1992). Afhankelijk van het geslacht of het ontwikkelingsstadium bevinden de individuen zich in andere biotopen. In het littoraal is de relatieve abundantie van graviede vrouwtjes en juvenielen bij een aantal soorten, waaronder *Neomysis integer*, groter dan in het subtidaal. Mannelijke individuen bereiken in bepaalde estuaria hogere densiteiten in de stroomafwaartse delen terwijl vrouwelijke individuen zich eerder ophouden in gebieden met een lagere saliniteit.

In het subtidaal van het Westerschelde estuarium zijn *Neomysis integer* en *Mesopodopsis slabberi* zeer abundant en domineren ze, tenminste seizoenal, de hyperbenthische fauna (Mees *et al.* 1993b). Ook in de intertidale schorkreken in het oostelijk bekken van de Westerschelde domineren *N. integer* en *M. slabberi* seizoenal

de nektonfauna die met vloed de krekens binnenzwemt (Hoofdstuk II). *M. slabberi* onderneemt horizontale migraties van en naar ondiepe gebieden (Webb & Wooldridge 1990). Ook *N. integer* zwemt met het opkomende water de intergetijden op en aggregeert bij laagwater in ondiepe plaatsen (Hough & Naylor 1992). Andere aasgarnalen die regelmatig in het schor werden aangetroffen zijn *Praunus flexuosus* en *Schistomysis spiritus*. *P. flexuosus* is een typische soort voor ondiepe wateren (Mauchline 1980). Al deze feiten wijzen erop dat het schorbiotoop, net als voor vissen, garnalen en krabben, een bijzondere functie kan vervullen voor Mysidacea. Mees *et al.* (1993a) veronderstelden reeds, op basis van het seizoenale voorkomen, dat schorkrekens door aasgarnalen tijdens de voorplantingsperiode kunnen worden gebruikt.

Op basis van de fluctuaties in densiteit in de schorkrekens en in het estuarium, de populatiesamenstelling en het migratiepatroon van *Neomysis integer*, *Mesopodopsis slabberi*, *Praunus flexuosus* en *Schistomysis spiritus* wordt er in dit hoofdstuk gezocht naar patronen die kunnen duiden op een mogelijke functie van het schorhabitat voor deze aasgarnalen.

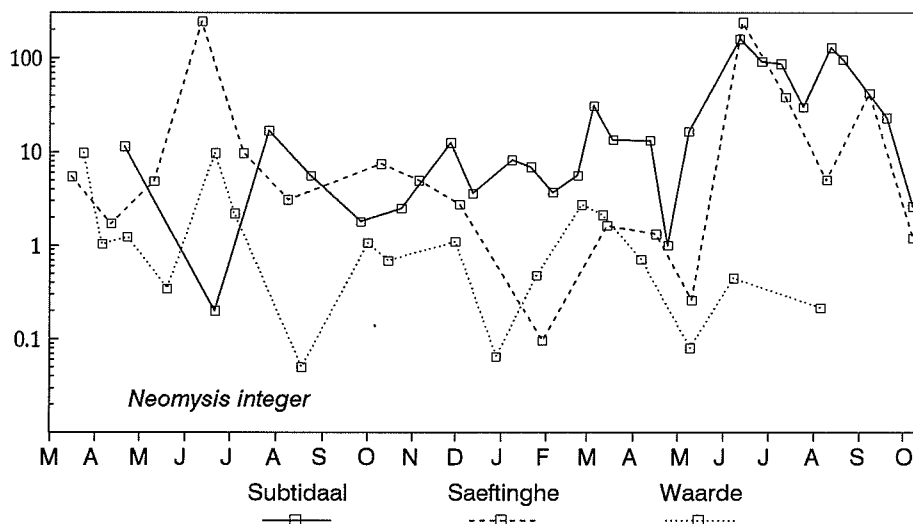
3.3 Materiaal en methoden

Uit elk staal werden maximaal 200 individuen ingedeeld in 6 verschillende ontwikkelingsstadia: juvenielen, subadulte mannetjes, subadulte vrouwtjes, adulte mannetjes, adulte vrouwtjes en graviede vrouwtjes (Mauchline 1980). De verschillende stadia werden onderscheiden aan de hand van een aantal morfologische criteria. Mannetjes worden herkend aan de verlengde pleopoden op het voorlaatste abdominale segment en door de aanwezigheid van een appendix masculina op de antennen. De vrouwelijke individuen zijn eenvoudig te onderscheiden door de oöstegieten die zich tussen het laatste paar pereopoden bevinden. Subadulte mannetjes worden gekenmerkt door appendices masculinae zonder setae en onvolgroeide pleopoden. Wanneer de pleopoden voorbij het laatste abdominale segment reiken, wordt aangenomen dat het adulte stadium is bereikt. Juveniele vrouwtjes zijn herkenbaar aan het onvolgroeide marsupium. Adulte vrouwtjes hebben grote marsupia, met kleine setae op de rand en een duidelijke chromatofoor. Juveniele individuen vertonen nog geen enkele seksuele morfologische differentiatie. Graviede vrouwtjes dragen eivormige, onvolgroeide (zonder ogen) of volgroeide larven (met ontwikkelde ogen) in hun marsupium. Van elk ontwikkelingsstadium werden ten hoogste 30 individuen gemeten.

De seizoenale fluctuaties in de abundantie van *Neomysis integer* en *Mesopodopsis slabberi* in beide schorren werden vergeleken met de observaties van het subtidaal van de Westerschelde. De data van de Westerschelde werden verzameld met een hyperbenthische slede tijdens dezelfde periode. In 1990 gebeurde dit maandelijks, in 1991 om de veertien dagen (Mees *et al.* 1994, Mees, J. unpubl. data). De samenstelling van de populaties in het intertidaal werd voor beide soorten bepaald

a.h.v. de gegevens van Saeftinghe. Daartoe werden de gegevens van de vloedstalen en ebstalen samengenomen om een zo goed mogelijk beeld te krijgen van de relatieve abundanties van de onderscheiden ontwikkelingsstadia.

Voor de situatie in Saeftinghe werd ook gepeild naar het migratiepatroon van *Neomysis integer* en *Mesopodopsis slabberi* tijdens het binnen- en buitenzwemmen van het schor. Het aantal individuen dat met de getijden per uur de kreek binnenzwom of verliet, werd relatief uitgedrukt t.o.v. het totaal aantal immigrerende of emigrerende individuen. Op basis van alle maandelijkse staalnames werd voor beide schorren per uur een gemiddeld percentage berekend aan migrerende individuen. Deze percentages beschrijven het gemiddeld migratiepatroon tijdens een getijdencyclus. Dit migratiepatroon in en uit de kreek van Saeftinghe werd statistisch onderzocht met Mann-Whitney U tests.



Figuur 3.1 Densiteitsverloop (ind. m⁻³) van *Neomysis integer* in het Verdrongen Land van Saeftinghe, het schor van Waarde en het subtidaal van het estuarium tijdens de periode maart 1990 tot oktober 1991.

3.4 Resultaten

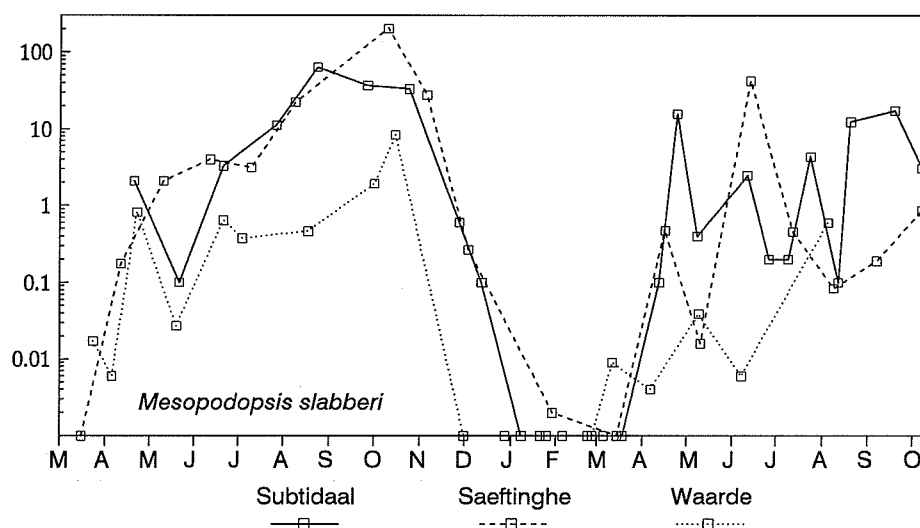
3.4.1 Seizoenaal voorkomen

Het densiteitsverloop van *Neomysis integer* vertoonde maandelijks grote schommelingen in beide schorkreken (Fig. 3.1). De densiteit waarmee *N. integer* in Saeftinghe voorkwam varieerde meestal tussen 1 en 10 ind. m⁻³. In juni 1990 en juni 1991 kwamen twee enorme densiteitsmaxima voor van meer dan 220 ind. m⁻³. In september 1991 liep de densiteit op tot een kleinere piek van 40 ind. m⁻³. In januari

1991 en maart 1991 werden de laagste densiteiten waargenomen; ca. 0.1 ind. m⁻³. In Waarde bedroegen de maximale densiteiten in maart 1990 en in juni 1990 ca. 10 ind. m⁻³. De laagste waarden werden er in augustus 1990 en januari 1991 bereikt. In deze kleinere kreek schommelden de densiteiten doorgaans tussen 0.1 en 1 ind. m⁻³.

De densiteiten evolueerden in beide schorren op identieke wijze. Na maart 1990 daalde de densiteit om een (tweede) piek te bereiken in juni. Na juni 1990 daalde de densiteit terug tot op het gemiddelde niveau. Tijdens januari en februari 1991 daalde de abundantie verder tot een minimum. In maart 1991 was de densiteit terug gestegen om opnieuw af te nemen in april en mei. Terwijl in Saeftinghe, net als in 1990, in juni een nieuwe densiteitspiek werd geregistreerd, bleven de aantallen laag in Waarde. Anderzijds steeg de densiteit in Saeftinghe in het najaar van 1991 veel hoger dan tijdens het eerste jaar.

Tussen maart 1990 en december 1990 evolueerden de densiteiten van *Neomysis integer* in het subtidaal alternerend met de densiteiten van het schor. De densiteitspieken die in maart, juni en oktober in het schor werden waargenomen, verschenen in het subtidaal in april, juli en november. In de eerste helft van 1991 fluctueerde de abundantie in het schor en het subtidaal gelijk. De densiteitspieken in het subtidaal werden toen in maart, juni en augustus genoteerd. De eerste twee pieken waren gelijktijdig waar te nemen in het schor van Waarde en in Saeftinghe. De derde piek werd enkel in Saeftinghe waargenomen en manifesteerde zich pas in september. Voor Waarde waren er in het tweede halfjaar van 1991 niet genoeg gegevens voorhanden om de situatie volledig te volgen.



Figuur 3.2 Densiteitsverloop (ind. m⁻³) van *Mesopodopsis slabberi* in het Verdrunken Land van Saeftinghe, het schor van Waarde en het subtidaal van het estuarium tijdens de periode maart 1990 tot oktober 1991.

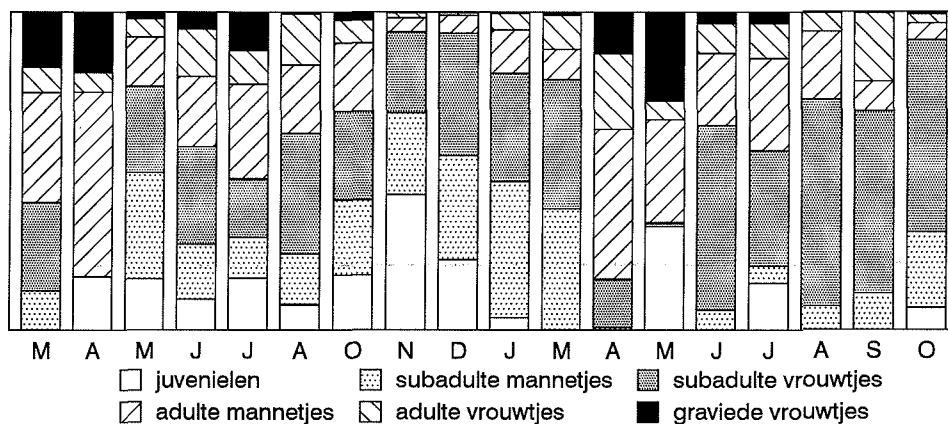
Mesopodopsis slabberi was tijdens de winter afwezig in de schorkreken. Vanaf het vroege voorjaar stegen de aantallen geleidelijk tot een maximale densiteit op het eind van de zomer, begin herfst (Fig. 3.2). Net als voor *Neomysis integer* werden hogere densiteiten waargenomen in Saeftinghe dan in Waarde. In Saeftinghe bedroeg de densiteit tussen mei en juli 1990 ongeveer 2 à 3 ind. m⁻³. In Waarde steeg de densiteit toen niet hoger dan 1 ind. m⁻³. Vanaf augustus werd het verschil tussen beide schorren nog duidelijker. In Saeftinghe werden toen densiteiten waargenomen die tien maal hoger lagen dan in Waarde. Ondanks de meer uitgesproken maandelijkse fluctuaties werd in 1991 in principe eenzelfde patroon waargenomen. De densiteiten stegen geleidelijk naar het najaar toe. In Saeftinghe werd deze trend onderbroken door pieken in april (0.5 ind. m⁻³) en juni (43 ind. m⁻³). In tegenstelling tot *N. integer*, kende de evolutie van de abundanties in het estuariene en intertidale biotoop in beide jaren een zelfde seizoensaliteit in 1990. In 1991 fluctueerde de densiteit in het subtidaal even sterk als in het schor.

Praunus flexuosus en *Schistomysis spiritus* werden in Saeftinghe slechts enkele malen waargenomen. In Waarde werden deze soorten regelmatig aangetroffen (Appendix C). *P. flexuosus* kwam in Waarde voor tussen maart en juni 1990. De densiteit bereikte in april 1990 een maximum van 3.9 ind. m⁻³. In 1991 werd deze soort waargenomen tussen april en augustus. De maximale densiteit viel toen in juni (0.4 ind. m⁻³). Ook *S. spiritus* kwam in 1990 in Waarde in het voorjaar voor (maart tot mei). De hoogste densiteit werd in april geobserveerd (1.9 ind. m⁻³). In 1991 werd *S. spiritus* er slechts één maal waargenomen.

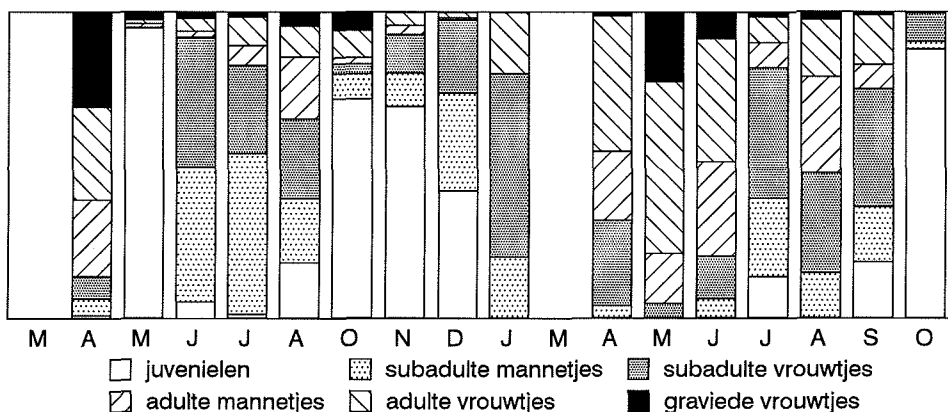
3.4.2 Populatiestructuur

Voor *Neomysis integer* waren alle verschillende ontwikkelingsstadia tijdens de meeste maanden in de bemonsterde populaties aanwezig (Fig. 3.3). Tijdens maart-april 1990 waren de meeste *N. integer* individuen adult en droegen een groot aantal vrouwtjes larven in het marsupium. In 1991 werden de meeste adulten en graviede vrouwtjes in april-mei waargenomen. Na het voorjaar bleef het aandeel graviede vrouwtjes klein en na oktober kwamen graviede vrouwtjes nog amper voor. Kort na de aanwezigheid van deze 'zwangere' vrouwtjes in het voorjaar van 1990 verschenen de juveniele stadia. Deze bleven in de populatie aanwezig tot in januari. In 1991 werden enkel in mei, juli en oktober juveniele *N. integer* geobserveerd. Het aandeel aan adulte stadia daalde sterk na het verschijnen van de eerste nieuwe generatie, terwijl de populatie steeds meer subadulte individuen bevatte naar het najaar toe. De overwinterende populatie bestond voor het grootste deel uit subadulten.

De populatiesamenstelling van *Mesopodopsis slabberi* vertoonde identieke seizoensale veranderingen. Graviede vrouwtjes kwamen vooral in het voorjaar voor. Juvenielen verschenen kort daarna en de relatieve afname van de adulte stadia tijdens de volgende maanden was merkbaar (Fig. 3.4). Een andere gelijkenis betrof de meer



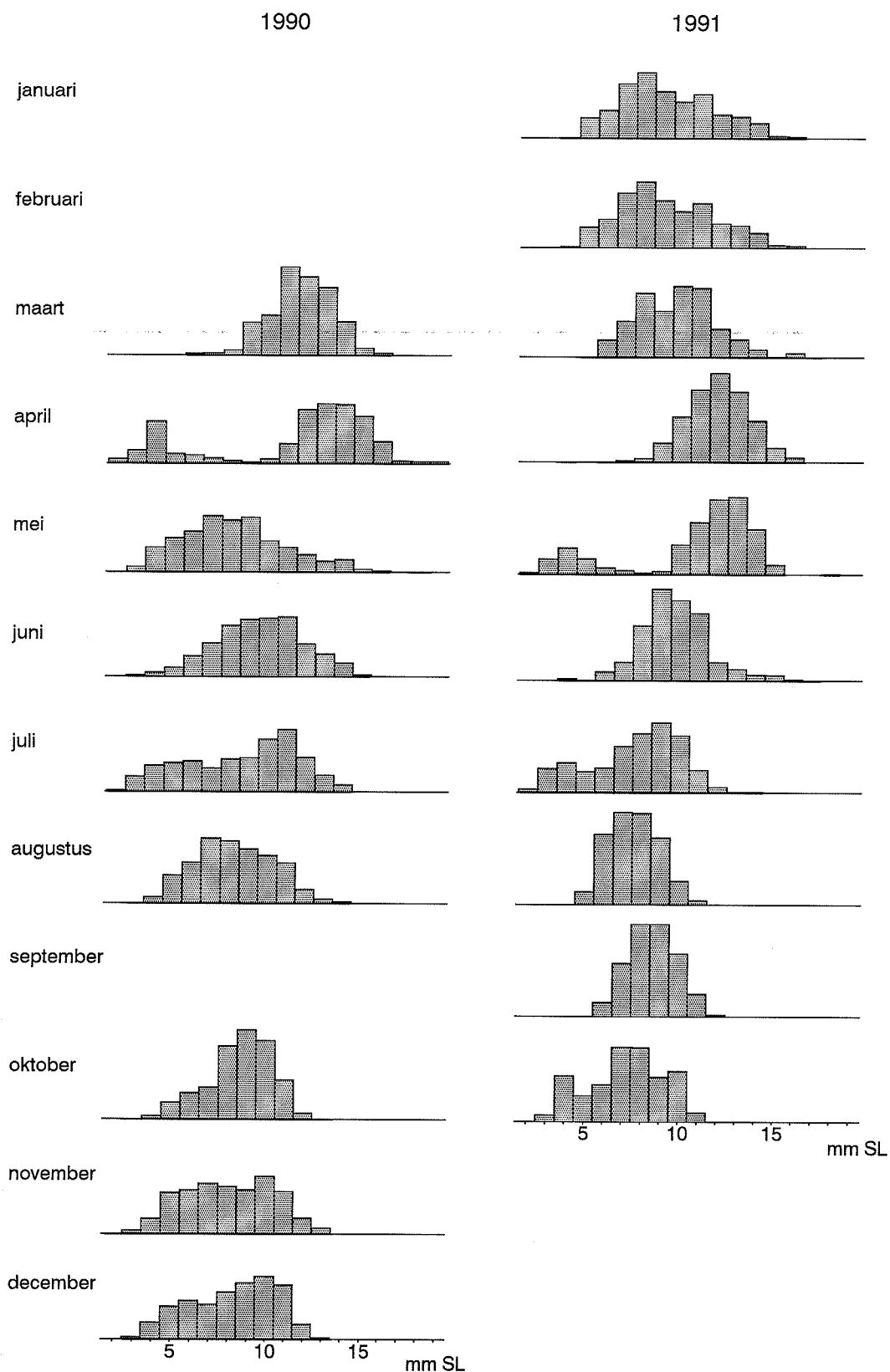
Figuur 3.3 Procentuele samenstelling van de populatie *Neomysis integer* in Saeftinghe.



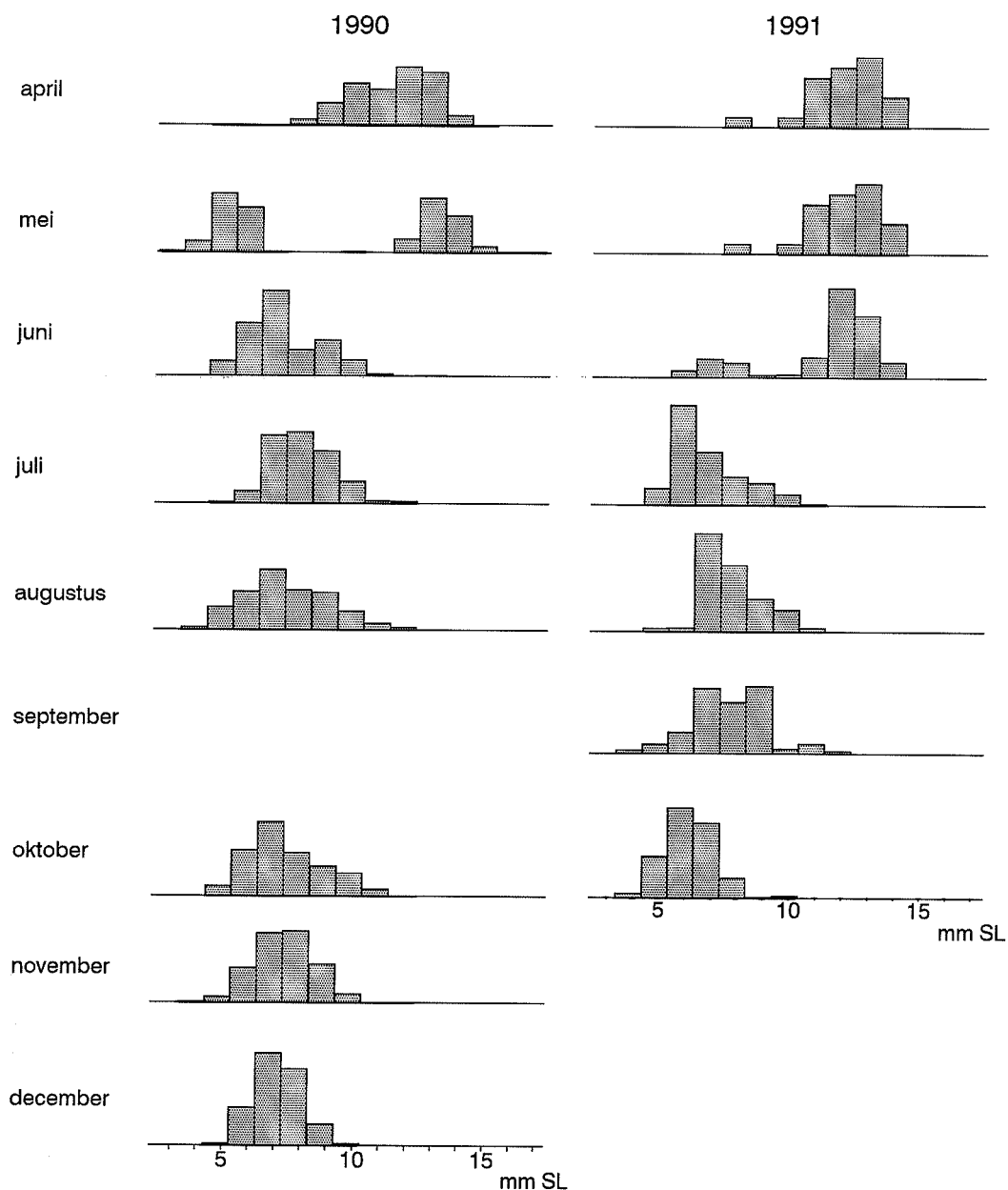
Figuur 3.4 Procentuele samenstelling van de populatie *Mesopodopsis slabberi* in Saeftinghe.

regelmatige observatie van juvenielen in 1990. Het relatieve aandeel juveniele individuen in de *M. slabberi* populatie bleek daarnaast veel hoger op te lopen in vergelijking met *N. integer* en vertoonde ook een meer uitgesproken seizoenaliteit. In mei 1990 werden praktisch uitsluitend juveniele individuen waargenomen. In het najaar (oktober-november) greep een duidelijke seizoenale rekrutering plaats waarbij de populatie opnieuw door juvenielen werd gedomineerd. Deze trend werd ook in 1991 vastgesteld. Het beeld van de voorjaarsgeneratie werd toen niet herhaald.

In Waarde bestonden de populaties van *Praunus flexuosus* en *Schistomysis kervillei* hoofdzakelijk uit juveniele individuen. *P. flexuosus* werd bijna uitsluitend als juveniel waargenomen.



Figuur 3.5 Relatieve lengte-frequentie verdeling van *Neomysis integer* in Het Verdronken Land van Saeftinghe. Alle grafieken zijn op dezelfde schaal weergegeven met een maximum van 30%.



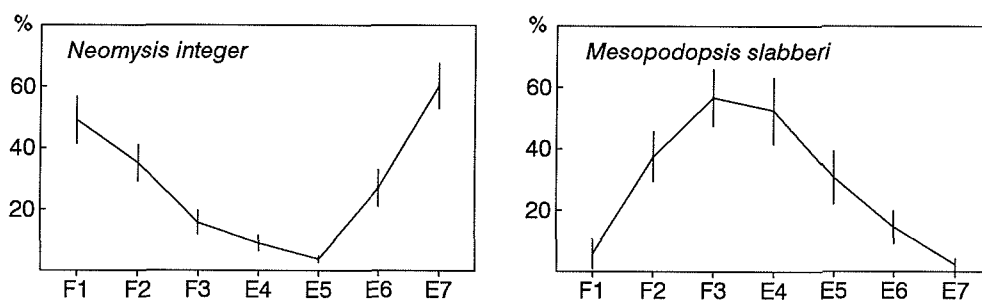
Figuur 3.6 Relatieve lengte-frequentie verdeling van *Mesopodopsis slabberi* in het Verdronken Land van Saeftinghe. Alle grafieken zijn op dezelfde schaal weergegeven met een maximum van 40%.

3.4.3 Lengte-frequentie distributies

De lengte-frequentie distributies van *Neomysis integer* in het schor van Saeftinghe tonen duidelijk het bestaan aan van drie generaties tijdens één jaar (Fig. 3.5). In april-mei, juli en november-december 1990 waren een belangrijk deel van de individuen kleiner dan 5mm. De lentegeneratie, die ontstond in april 1990, is op de histogrammen te volgen tot ongeveer in augustus. De generatie die in juli werd geboren

bleef tot in december in de stalen aanwezig. De laatste generatie van 1990 onstond in november, overwinterde en gaf aanleiding tot een nieuwe lente cohorte in mei 1991. In juli en oktober 1991 grepen de andere reproductiegolven plaats.

Uit de lengte-frequentie gegevens van *Mesopodopsis slabberi* viel het aantal generaties die bestaan tijdens een jaar niet eenduidig af te leiden (Fig. 3.6). In mei 1990 rekruteerden de eerste juvenielen tot de populatie. De overwinterende generatie bleef aanwezig tot in mei. In de daarop volgende maanden was de groei moeilijk te volgen. In 1991 werd pas in juli een eerste maal een broedgolf vastgesteld. De overwinterende populatie werd in het tweede jaar tot in juni waargenomen.



Figuur 3.7 Migratiepatronen van *Neomysis integer* en *Mesopodopsis slabberi* in de kreek van Saeftinghe.

3.4.4 Migratiepatronen

In Saeftinghe migreerden de meeste *Neomysis integer* individuen tijdens de eerste uren van vloed en de laatste uren van eb (Fig. 3.7). Het aantal *N. integer* dat met vloed de kreek binnenzwom, was significant hoger tijdens de stalen F1 en F2 dan tijdens het staal F3 (Tabel 3.1). De emigrerende individuen waren hoofdzakelijk aanwezig in de ebstalen E6 en E7. Tussen deze twee stalen en stalen E4 en E5 bestaan er significante verschillen in aantallen migrerende *N. integer*. Een tegenovergesteld migratiepatroon werd waargenomen voor *Mesopodopsis slabberi*. De meeste individuen van deze soort migreerden in en uit het schor voor en na hoogwater. De aantallen stegen significant tijdens het tweede vloedstaal (F2) en daalden significant tussen het eerste (E4) en de laatste ebstalen (E6 en E7).

Tabel 3.1 Significantie niveau's (p-waarden Mann-Withney U test) voor het gemiddeld aantal migrerende aasgarnalen per uurstaal tijdens een getijdencyclus in de kreek van Saefthinghe (vloedstalen = F1, F2 en F3, ebstalen = E4, E5, E6 en E7).

<i>Neomysis integer</i>			<i>Mesopodopsis slabberi</i>		
F3			F1		
F1	0.001		F2	0.000	
F2	0.008		F3	0.000	
E6			E6		
E4	0.011	0.000	E4	0.012	0.000
E5	0.001	0.000	E5	0.500	0.000

3.5 Discussie

In de schorkreken van het oostelijk bekken van de Westerschelde bereikt *Neomysis integer* zeer hoge abundanties. In de nektonfauna van het schor neemt deze aasgarnaal dan ook een dominante positie in (Hoofdstuk II). Het dichtheitsverloop van *N. integer* vertoonde tijdens 1990 een alternerende fluctuatie in het schor en het estuarium. De dichtheitspieken van april, juni en oktober 1990 komen overeen met de verschillende reproductieperiodes van *N. integer* (Mees *et al.* 1994). Op basis van deze gegevens is het dus niet uitgesloten dat de schorkreken door *N. integer* voor reproductieve doeleinden worden gebruikt (Mees *et al.* 1993a). Dit patroon, waarbij de maximale dichtheid van juveniele individuen in het schor vroeger wordt bereikt dan in het subtidaal, werd niet bevestigd in de resultaten van 1991. In het schor waren de juveniele stadia duidelijk minder frequent aanwezig tijdens het tweede jaar en de dichtheits fluctueerden toen gelijkaardig in beide gebieden. In het estuarium waren de juveniele stadia tijdens de studieperiode trouwens in alle maanden aanwezig.

Afhankelijk van de sexe of het ontwikkelingsstadium verspreidt *N. integer* zich differentieel over de verschillende biotopen van estuaria (Sorbe 1981, Hough & Naylor 1992). De distributie van adulte mannetjes heeft een maximum in de meer stroomafwaartse delen van het verspreidingsgebied. Graviële vrouwtjes en juvenielen bevinden zich vooral in gebieden met een lagere saliniteit. Volgens Sorbe (1981) en Mauchline (1980) concentreren de juveniele stadia zich daarbij langs de oevers van het estuarium. Hough & Naylor (1992) argumenteren dat de graviële vrouwtjes de ondiepere biotopen opzoeken om er hun juvenielen los te laten uit het marsupium. De relatief zwakkere stromingen zouden er de juveniele aasgarnalen meer kans bieden in de populatiewolk te blijven. De gescheiden verspreiding van mannetjes en vrouwtjes langsheen de saliniteitsgradiënt bestaat niet in het Westerschelde estuarium (Fockedeij

1992). Ook de relatief hogere abundantie van juvenielen en graviede vrouwtjes in het intertidaal wordt er niet waargenomen. Enkel tijdens de eerste reproductieve periode werden er relatief veel graviede vrouwtjes in de schorkreken waargenomen. Tijdens de twee latere reproductieve periodes was er duidelijk geen verhoogde abundantie van juvenielen of graviede vrouwtjes. In 1991 verschenen de juvenielen in de maanden mei en juli in het schor. Wanneer dit overeen zou moeten komen met de eerste twee generaties dan gebeurde dit reeds een maand vroeger in het estuarium (Mees et al. 1994). Samengevat wijzen de observaties erop dat *N. integer* indifferent voorkomt in het subtidale of het intertidale biotoop. De verschillende ontwikkelingsstadia hebben blijkbaar geen verschillende distributie binnen het estuarium.

Ook de gegevens betreffende *Mesopodopsis slabberi* zijn ambigu. Enerzijds volgen de dichtheidsfluctuaties in subtidaal en intertidaal elkaar bijna perfect. Anderzijds is het aandeel juveniele dieren tijdens de reproductieve periodes in het voorjaar en in het najaar, zeer groot in het schor. In het estuarium werden nooit dergelijke hoge concentraties juvenielen waargenomen (Mees, J. unpubl. data). In 1991 werd de voorjaarsbroedgolf niet meer waargenomen in het schor. Dit wijst terug op een onverschillig voorkomen van de juvenielen in subtidale en intertidale biotopen.

Dezelfde hoge dichtheiden juveniele individuen van *Praunus flexuosus* en *Schistomysis spiritus* werden ook in Waarde tijdens het voorjaar waargenomen. Ook voor deze soorten laten de dichtheidsfluctuaties in schor en estuarium veronderstellen dat de schorkreken voornamelijk tijdens de reproductie worden gebruikt (Mees et al. 1993a). Voor *P. flexuosus* werd deze trend in 1991 bevestigd maar *S. spiritus* werd in 1991 zelden aangetroffen.

Deze laatste drie soorten lijken op het eerste zicht meer gebruik te maken van schorkreken tijdens de juveniele fase maar net als voor *Neomysis integer* blijft de hypothese dat schorkreken gebruikt worden voor het loslaten van juvenielen speculatief. Een betrouwbare vergelijking van de abundanties en de lengteverdelingen van de verschillende soorten aasgarnalen in beide biotopen, moet steunen op simulate staalnames in het schor en het subtidaal. Enkel zo'n staalnames kunnen aantonen dat de verschillende ontwikkelingsstadia daadwerkelijk andere estuariene biotopen gebruiken. Een omschrijving van een functie van het schorhabitat voor de verschillende aasgarnalen blijft op dit ogenblik bijgevolg moeilijk.

Het verschil in migratiepatroon bij *N. integer* en *M. slabberi* is eenvoudig verklaren. *N. integer* bereikt de hoogste abundanties in het meest brakke deel van estuaria (in de Westerschelde tussen Hansweert en Doel) terwijl *M. slabberi* iets meer stroomafwaarts zijn dichtheidsmaximum bereikt (Sorbe 1981, Mees et al. 1993b). Een logisch gevolg hiervan is dat *N. integer* met de vloedstroom het schor sneller zal bereiken. Dit effect wordt verder versterkt door het feit dat *N. integer* zich bij voorkeur langs oevers en ondiepe plaatsen ophoudt (Kinne 1955, Hough & Naylor 1992). Ten tweede heeft *M. slabberi* een meer planktonische verspreiding (Mauchline 1980) en dus is de getijdemigratie pas bij hogere waterstanden beduidend.

Hoofdstuk IV

ESTUARIENE SCHORKREKEN ALS HABITAT VOOR DE STRANDKRAB *CARCINUS MAENAS*

4.1 Samenvatting

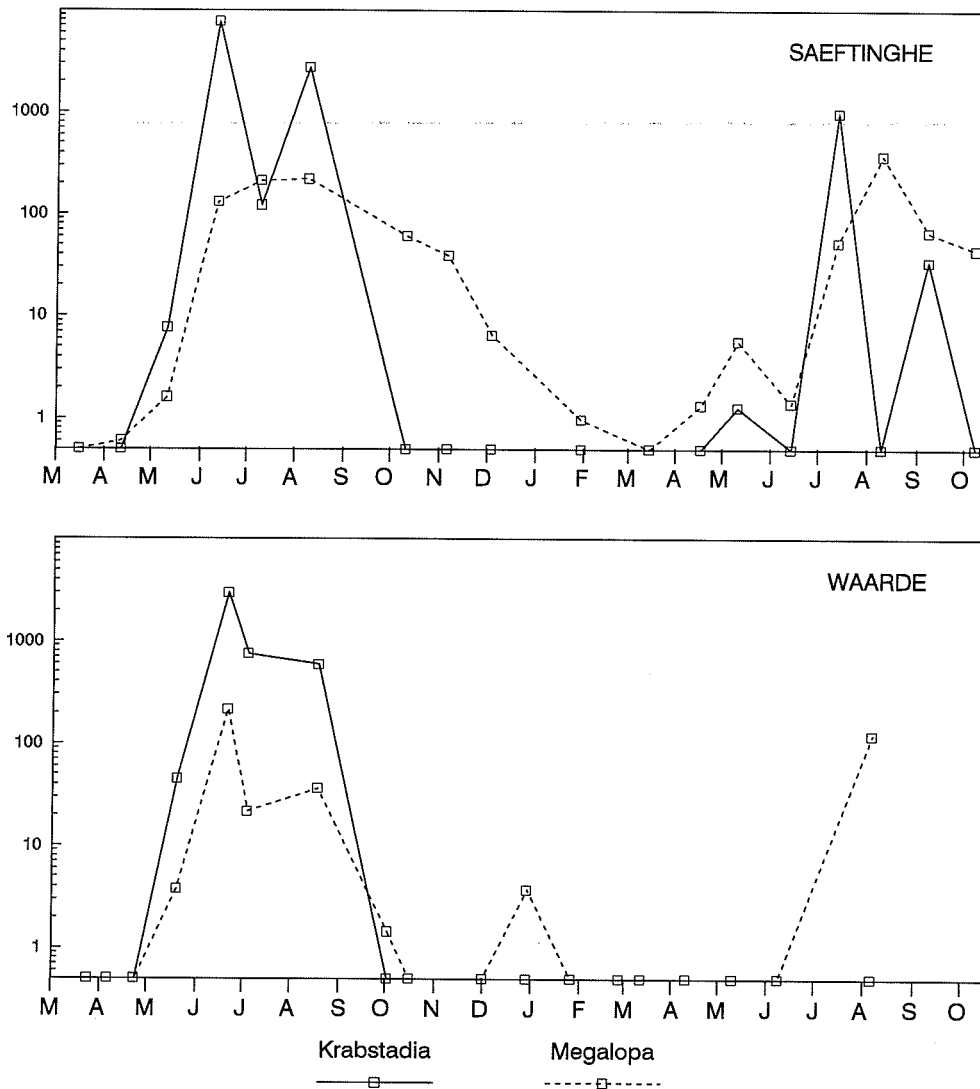
In het oostelijke deel van de Westerschelde zijn strandkrabben typische vertegenwoordigers van de nektongemeenschap die met het opkomend tij de kreken van schorren binnentrekt. Tussen juli en september, in twee duidelijk gescheiden broedgolven, komen megalopa larven zich in de schorkreken settelen. Gelijktijdig immigreren hoge aantallen 0-jarige krabben in het schor. Deze jonge krabstadia bereiken maximale densiteiten in augustus en september. De rijke infauna van de schorkreken is een belangrijke voedselbron voor juveniele krabben. Dit vormt meest aannemelijk de belangrijkste reden voor dit habitatgebruik. Juveniele krabben profiteren ook van een lage predatiedruk in de schorkreken. De afwezigheid van predatiegegevens in het estuarium laat niet toe de relatieve waarde van de schorkreken als refugium te bepalen. De abundantie van de 0-jarige individuen loopt terug in september wanneer I- en/of II-jarige dieren vanaf die periode gebruik maken van het kreekhabitat. Kannibalisme kan hierbij een belangrijke rol spelen. Adulte krabben ondernemen foerageermigraties in het intertidaal. Waarom deze oudere krabben enkel tijdens late zomer intensief van de schorkreken gebruik maken blijft onduidelijk.

4.2 Inleiding

De strandkrab *Carcinus maenas* is de meest algemene krabbesoort in de littorale zone van de zuidelijke Noordzee en de aangrenzende estuaria (Ingle 1983, Adema 1991). Ook in het Westerschelde estuarium is *C. maenas* algemeen in de epifauna gemeenschappen aanwezig (de Veen *et al.* 1979, Hamerlynck *et al.* 1993b). Als predator van meiofauna, macrofauna en juveniele stadia van andere epifaunasoorten vervult *C. maenas* een belangrijke rol in voedselketens (Klein Breteler 1976a). Predatie door de strandkrab kan een structurerende invloed uitoefenen op infauna populaties (Scherer & Reise 1981, Reise 1985). Ondanks dit potentieel belang bestaan er geen gedetailleerde gegevens over het voorkomen en de ecologie van *C. maenas* in het Westerschelde estuarium.

Strandkrabben migreren met vloed en eb over de intergetijdenzone (Naylor 1962, Klein Breteler 1976b, Hunter & Naylor 1993) en maken daarbij ook gebruik van de schorkreken. Tijdens de zomer en de nazomer kenmerken juveniele en adulte

strandkrabben de nektonfauna van de schorren in het oostelijk deel van het estuarium (Cattrijsse *et al.* 1994). De opzet van deze studie is de abundantie van megalopae, juveniele en adulte *C. maenas* in het schor van Saeftinghe te beschrijven. Aan de hand van deze gegevens wordt de potentiële functie van de schorkreken als habitat voor de strandkrab geëvalueerd.



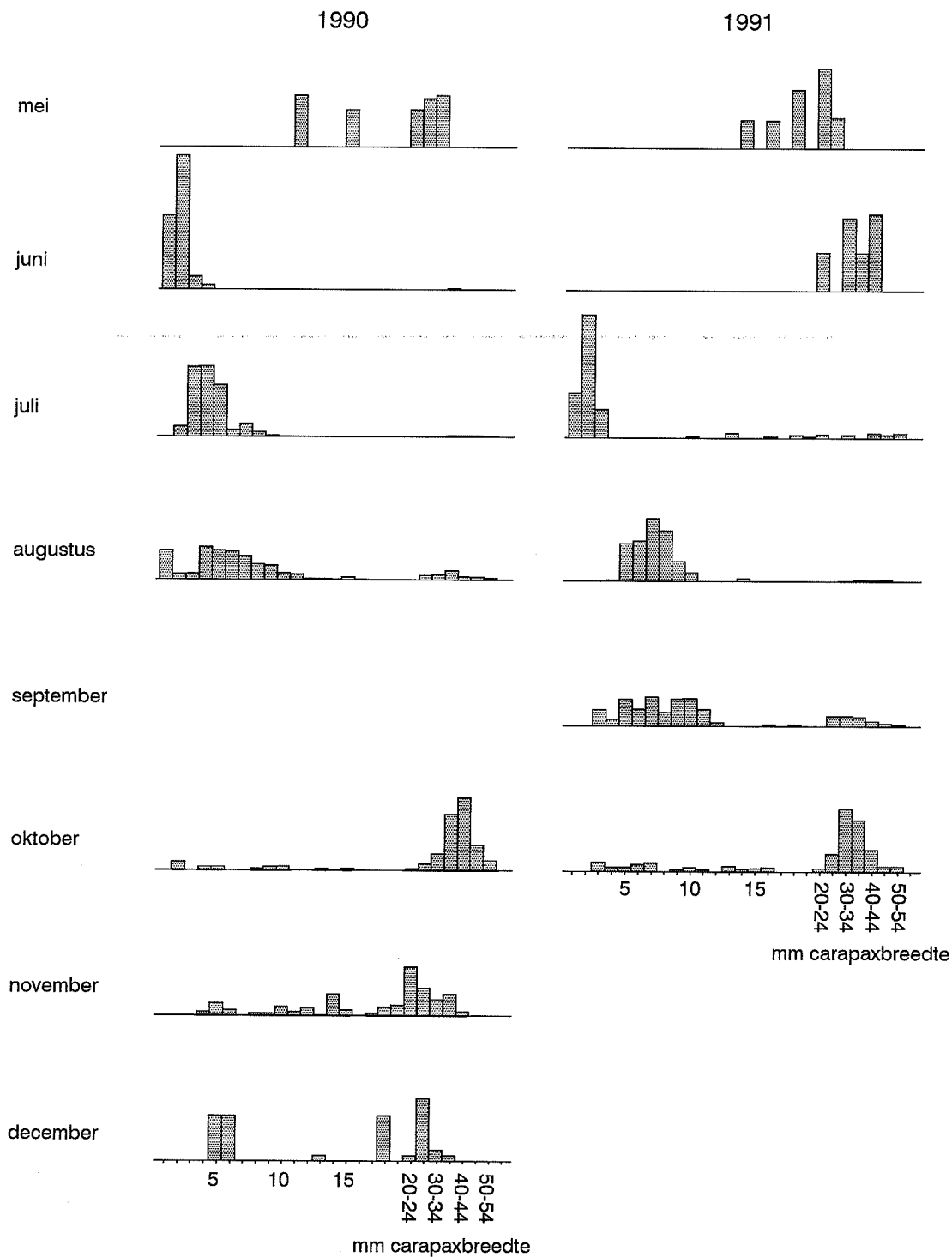
Figuur 4.1 Densiteitsverloop (aantal 1000m⁻³) van megalopa larven (volle lijn) en krabstadia (onderbroken lijn) in het Verdrongen Land van Saeftinghe (boven) en het schor van Waarde (onder).

4.3 Resultaten

In 1990 werden in beide schorgebieden vanaf mei megalopa larven waargenomen (Fig. 4.1). Maximale densiteiten werden in juni geobserveerd; 1200 megalopae 1000m^{-3} in Waarde en 1700 megalopae 1000m^{-3} in Saeftinghe (Fig. 4.1). Tijdens de zomermaanden juli en augustus bleven de densiteiten hoog. In Saeftinghe was een tweede densiteitspiek aanwezig in augustus (1200 ind. 1000m^{-3}) maar in Waarde bleef de densiteit op een niveau van 700 megalopae 1000m^{-3} . Vanaf oktober en tijdens de wintermaanden werden geen megalopae gevangen. In Saeftinghe was het seizoenaal voorkomen van megalopa larven in 1991 sterk vergelijkbaar met het vorige jaar. De densiteitspiek viel toen in juli (1000 ind. 1000m^{-3}). In augustus werden er geen megalopa waargenomen. De tweede, kleinere broedgolf (300 ind. 1000m^{-3}) viel in september en alle megalopae waren in oktober verdwenen. In Waarde werden tijdens het tweede jaar geen megalopalarven waargenomen.

De densiteiten van de krabstadia waren vergelijkbaar in beide schorren en vertoonden een gelijkaardige seizoenale fluctuatie. In Saeftinghe waren in beide jaren gedurende de meeste maanden krabstadia aanwezig. Vanaf april-mei komen de krabben in de krekten voor. Tijdens de periode juni-augustus 1990 handhaafde de aanwezigheid van de krabstadia zich op densiteiten tussen 100 tot 200 ind. 1000m^{-3} . Vanaf oktober daalden de densiteiten gestaag met minima tijdens januari tot maart. Vanaf april 1991 kwamen de krabben terug in de krekten voor, met een geringe densiteitsverhoging in mei. De stijging in abundantie begon pas in juli en bereikte een piek in augustus (300 ind. 1000m^{-3}). Net als in Saeftinghe kwamen de krabstadia vanaf mei 1990 de schorkrekten van Waarde binnen. De maximale densiteit werd in juni bereikt (200 ind. 1000m^{-3}). In juli en augustus 1990 daalde de densiteit tot ongeveer 20 ind. 1000m^{-3} . Na oktober 1990 werden geen krabstadia meer waargenomen. In januari 1991 werden er nog enkele krabben gevangen en pas in augustus 1991 werden terug hoge densiteiten geregistreerd.

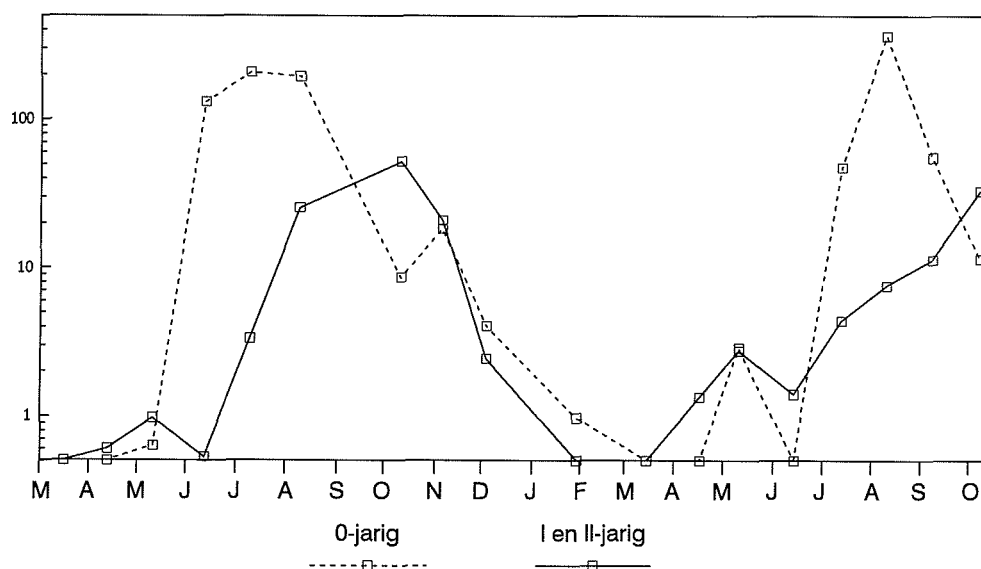
Op het einde van het groeiseizoen bereiken de 0-jarige krabben een maximale carapaxbreedte van 20mm (Klein Breteler 1975a). De lengte-frequentie distributies van Saeftinghe tonen de verdeling van de 0-groep (< 20 mm carapaxbreedte) in klassen van één millimeter en de oudere stadia (> 20 mm) in vijf millimeter klassen (Fig. 4.2). Tijdens het voorjaar en het begin van de zomer (juni-augustus) van 1990 maakten de meeste krabben die in de krekten werden waargenomen deel uit van een nieuwe jaarklasse. In augustus 1990 trad een duidelijk bimodaliteit op in de lengte distributie van deze kleine krabstadia. Tussen juli en november 1990 steeg de densiteit van de adulte krabben sterk terwijl de aanwezigheid van de jongste krabstadia daalde (Fig. 4.3). Na november 1990 maakten de meeste individuen geen deel meer uit van de 0-groep. In 1991 en ook in Waarde tijdens 1990 werden dezelfde patronen waargenomen waarbij eerst de 0-groep de populatie domineerde en deze later door oudere individuen werd vervangen.



Figuur 4.2 Procentuele lengte-frequentie distributies van *Carcinus maenas* in Het Verdrongen Land van Saeftinghe. O-jarige krabben (<20mm carapaxbreedte) zijn in 1mm klassen ingedeeld, I- en II-jarige krabben in 5mm klassen. Alle grafieken zijn op dezelfde schaal weergegeven met een maximum van 60%.

4.4 Discussie

De seizoensale fluctuaties in de densiteiten van megalopae en juveniele krabben in de schorkreken langs de Westerschelde stemmen in ruime mate overeen met de observaties in andere gebieden (Klein Breteler 1975a 1976a, Beukema 1991). Tussen juni en oktober, met een piek in juni-juli, vestigen de megalopalarven zich bij voorkeur in mosselbanken en in slibrijke gebieden (Klein Breteler 1976a,b). De duidelijk gescheiden pieken in de abundantie van megalopa larven duiden op de aanwezigheid van twee afzonderlijke broedgolven (Klein Breteler 1976a). Megalopae van *Carcinus maenas* metamorfoserend tot het eerste krabstadium tijdens de overgang naar de benthische levenswijze (Klein Breteler 1975a). De bimodaliteit in de lengte-frequentie distributie van de jongste krabstadia in Saeftinghe in augustus 1990 bevestigt de immigratie van een tweede rekruteringsgolf. Wanneer de eerste en tweede broedgolf in het schor verschijnen, zijn zowel megalopae als vroege krabstadia gelijktijdig aanwezig. Dit veronderstelt dat niet enkel immigratie van megalopae plaatsgrijpt maar ook van reeds gemetamorfoseerde individuen.



Figuur 4.3 Densiteitsverloop (aantal 1000m⁻³) van 0-jarige (onderbroken lijn) en I/II-jarige krabben (volle lijn) in het Verdronken Land van Saeftinghe.

In het Westerschelde estuarium kunnen megalopalarven en postlarvale krabben het slibrijke habitat van de schorkreken selecteren om te settelen. Megalopae van *Carcinus maenas* settelen voornamelijk in slibrijke gebieden en in mosselbanken (Klein Breteler 1976a). Habitatselectie bij Crustacea larven en postlarven is een actief proces en is niet het gevolg van een passieve accumulatie of habitat-afhankelijke mortaliteit

(Botero & Atema 1982, Herrnkind & Butler 1986, Bell & Westoby 1986). Juveniele krabben preferen biotopen met een grote structurele complexiteit vanwege de lagere predatiedruk. Aan de Pacifische kust van Amerika vestigt postlarvale *Cancer magister* zich bij voorkeur in oesterbanken (Fernandez *et al.* 1993). In de estuaria langs de oostkust van de Verenigde Staten preferen de vroege levensstadia van de blauwe zwemkrab, *Callinectes sapidus*, voornamelijk zeegrasvelden. Ook schorren en intertidale schorkreken herbergen er eveneens grote aantallen jonge krabstadia van deze soort (Orth & Van Montfrans 1990). Tussen de stengels van de schorvegetatie vinden de jonge individuen er tijdelijk een structureel complex habitat. In de Westerschelde is het begroeide schoroppervlak weinig toegankelijk voor de krabben en oester- of mosselbanken zijn er niet algemeen. Toch lijkt het niet uitgesloten dat in andere biotopen in de Westerschelde lagere aantallen juveniele krabben kunnen voorkomen. In afwezigheid van zeegrasvelden blijven schorkreken hogere densiteiten herbergen dan niet begroeide slibbige platen (Thomas *et al.* 1990). In bepaalde kustzones langs de Amerikaanse oostkust worden schorkreken in dezelfde mate of zelfs meer gebruikt dan zeegrasvelden (Mense & Wenner 1989, Wilson *et al.* 1990). Het gebruik van structureel gelijkaardige milieus kan dus verschillen tussen geografische regio's omdat andere mechanismen er de rekrutering en overleving kunnen bepalen (Wilson *et al.* 1990).

De predatiedruk op juveniele *Carcinus maenas* in het subtidaal is ongekend. Wel hebben maaganalyses van vissen aangetoond dat de jongste krabstadia in de schorkreken een laag predatierisico lopen. Postlarvale garnaal *Crangon crangon* kan er seizoenaal van een lage predatiedruk profiteren (Hoofdstuk V). Zeebaars en brakwatergrondels die in de schorkreken komen foerageren, voeden zich deels met megalopae maar juveniele krabben vallen praktisch nooit ten prooi. De verhoogde abundantie van adulte individuen vanaf juli veroorzaakt waarschijnlijk de verdwijning van 0-jarige krabben uit het kreekhabitat. Postlarvale krabben vervellen regelmatig waardoor ze zeer kwetsbaar worden voor predatie. Kannibalisme kan een zware predatiedruk uitoefenen op kleine individuen (Klein Breteler 1975a, 1976a). Juveniele krabben zullen ook uit het kreekhabitat emigreren. Dit zal deels gebeuren als reactie op het verhoogde predatierisico door de adulten, deels door wijziging in het habitat gebruik tijdens het groeiproces.

Voor postlarvale en juveniele krabben zijn intergetijden ook belangrijke foerageergebieden (Rangeley & Thomas 1987, Klein Breteler 1976a). De rijke infauna van schorkreken kan een geprefereerde voedselbron zijn voor de juveniele strandkrabben. Postlarvale krabben bereiken de hoogste produktie boven mosselbanken, intermediaire waarden boven slibbige bodems en de laagste produktie boven zandige substraten. (Klein Breteler 1976a). Deze auteur stelde in de mosselbanken en de slibplaten van de Waddenzee een snellere groei vast dan in de zandbanken. De hoge abundantie en de kwalitatieve waarde van het voedsel hebben een positieve invloed op de groei van jonge krabben; een sneller vervellingsritme en een verhoogde

groottoename bij vervelling (Klein Breteler 1975b). Het verblijf in het schorhabitat kan dus ook de groei bevorderen.

De juveniele krabben blijven tijdens laagwater in het intertidaal (Naylor 1962, Klein Breteler 1976b) maar adulten ondernemen foerageermigraties met de getijden (Ryer 1987, Warman *et al.* 1993, Hunter & Naylor 1993). De getijdenmigraties van de adulte individuen gebeurt alleen tijdens de warmere perioden van het jaar (Naylor 1962, Klein Breteler 1976a, Beukema 1991). De adulte individuen worden in de schorkreken van het estuarium tijdens de meeste maanden aangetroffen. Tijdens de zomer en de nazomer maken ze intensief gebruik van het kreekhabitat. De oorzaak waarom enkel tijdens deze korte periode de grotere krabben het intertidaal van het schor gebruiken, en niet reeds vanaf het begin van de zomer, blijft op dit ogenblik onduidelijk.

Het schorhabitat kan voor de adulte strandkrabben ook een predatierefugium vormen tijdens de vervellingsperiode (Hines *et al.* 1987). In de periode augustus tot oktober werden trouwens veel exuvia in de stalen aangetroffen. Het gebruik van het littorale habitat door *Carcinus maenas* is nogal complex en afhankelijk van de grootte, het geslacht en het vervellingstadium (Warman *et al.* 1993, Hunter & Naylor 1993). Een sterk vergelijkbaar complex migratiepatroon werd vastgesteld bij *Callinectes sapidus* in de intertidale zone van de oostkust van de Verenigde Staten (Hines *et al.* 1987, Ryer *et al.* 1990). Het tidaal activiteitsritme is bij beide soorten praktisch uitsluitend aanwezig bij mannetjes die zich in een actief vervellingsstadium bevinden. De individuen die zich in een tussenvervellingsperiode bevinden, blijven in het subtidaal (Hines *et al.* 1987, McGaw & Naylor 1992, Warman *et al.* 1993). De habitatsegregatie met de niet vervellende individuen vermijdt bij *C. sapidus* kannibalisme omdat deze soort zich niet voedt tijdens de vervelling (Hines *et al.* 1987). Bij *C. maenas* migreren de individuen die zich in een vervellingsperiode bevinden naar het intertidaal vanwege voedselbehoeften terwijl de niet-vervellende individuen zich waarschijnlijk minder intensief voeden (Warman *et al.* 1993). Predatievermijding tijdens de vervellingsperiode lijkt daarom eerder onwaarschijnlijk om het voorkomen van adulte krabben te verklaren.

Hoofdstuk V

HET VERDRONKEN LAND VAN SAEFTINGHE ALS KINDERKAMER HABITAT VOOR POSTLARVALE GRIJZE GARNAAL, *CRANGON CRANGON*

5.1 Samenvatting

Vroeg postlarvale stadia van de grijze garnaal *Crangon crangon* maakten vanaf maart-april tot in oktober-november gebruik van de schorkreken van het Verdrunken Land van Saeftinghe. In dit hoofdstuk wordt de hypothese verdedigd dat de vroeg-postlarvale garnalen kort na de metamorfose naar het oostelijk bekken van de Westerschelde migreren om er de schorkreken als kraamkamer te gebruiken tot ze een lengte van 10mm SL bereiken. Het belang van de schorkreken als kinderkamerhabitat werd geëvalueerd door de foerageeractiviteit, de predatiemortaliteit en de verblijfsduur in het schor te schatten. Postlarvale garnalen die het schor verlieten met eb, hadden steeds meer voedsel in de maag dan garnalen die het schor binnenkwamen met vloed. Tijdens de meeste maanden was de predatiedruk relatief, maar steeg tussen augustus en oktober wanneer grondels en zeebaarzen in maximale abundantie voorkwamen. De schorkreken fungeren dus als foerageergebied en als predatierefugium. Afhankelijk van de omgevingstemperatuur bleven de postlarvale garnalen twee tot drie weken in het schorbiotoop. De kwantitatieve waarde van het schor als kraamkamer wijzigde sterk tijdens het tweede jaar. Andere getijdengebieden moeten toen de rol van het schor hebben overgenomen. Tijdens de rekrutering naar de subtidale adulte populatie ontstaat een export van biomassa vanuit het schorhabitat. Deze export van schorproductie naar het estuariene biotoop is, wat *C. crangon* betreft, verwaarloosbaar t.o.v. de totale aanwezige biomassa van de garnaalpopulatie in het estuarium.

5.2 Inleiding

De grijze garnaal *Crangon crangon* is het belangrijkste epifauna-organisme in het Westerschelde ecosysteem. Garnalen zijn het ganse jaar door zeer abundant in de subtidale en de intertidale biotopen van het estuarium en de populatie levert een aanzienlijke bijdrage tot de totale epibenthische biomassa in de Westerschelde (Hamerlynck *et al.* 1993a, Hostens, K. unpubl. data). Door dit structureel belang speelt de garnaal ook een elementaire rol in de benthische voedselketen. Garnalen zijn omnivoren die zowel detritus, plantaardig als dierlijk voedsel consumeren (Tiews 1967). Juveniele garnalen zijn belangrijke predatoren van meiofauna en microfytobenthos (Pihl

& Rosenberg 1984, Mattila *et al.* 1990, Hedqvist-Johnson & André 1991), terwijl grotere individuen een sterke predatie uitoefenen op het macrobenthos (Pihl & Rosenberg 1984, Reise 1985). Juveniele vissen zijn eveneens kwetsbaar voor predatie door de garnaal (Van der Veer & Bergman 1987). Ook aasgarnalen, die een essentiële rol vervullen in de voedselketen van het oostelijk bekken van de Westerschelde, zijn belangrijke prooien voor garnalen (Pihl & Rosenberg 1984, Mees unpubl. data). Anderzijds vormt *C. crangon* een substantiële energiebron voor alle jaarklassen van de demersale vissen van de Westerschelde (Hostens unpubl. data). Deze aaneenschakeling van verschillende trofische niveau's en de hoge consumptie en produktie van garnaalpopulaties (Redant 1980a), onderstrepen de sleutelrol van garnaal in het estuariene ecosysteem.

Het Westerschelde estuarium is een kraamkamer voor de grijze garnaal, maar neemt voor de Belgische en Nederlandse visserij een ondergeschikte plaats in. De Waddenzee en vooral de ondiepe kustgebieden in de zuidelijke Noordzee zijn veel belangrijker voor de instandhouding van de garnaalpopulatie (Boddeke 1982, van Beek & Boddeke 1990). Er bestaan aanwijzingen dat het schor van Saeftinghe een potentiële kinderkamer vormt voor de populatie in de Westerschelde (Cattrijsse *et al.* 1994). In de schorkreken komen bijna uitsluitend zeer jonge garnalen voor. Predatoren blijven, met uitzondering van het vroege najaar, nagenoeg afwezig en de infauna en het microfytobentos van de kreken vormen er een rijke potentiële voedselbron. Zowel het voedselaanbod als de lagere predatiedruk verhogen de overlevingskansen van postlarvale garnalen die opgroeien in het schormilieu.

Het objectief van deze studie is het belang van het Verdrongen Land van Saeftinghe als kraamkamer voor de garnaalpopulatie in het Westerschelde estuarium te evalueren. Aansluitend is een scenario uitgewerkt om het kwantitatieve aspect te belichten. Het kwalitatief belang van de schorkreken als habitat wordt in functie van twee hypothesen onderzocht. De hypothese dat schorkreken als foerageergebied gebruikt worden, wordt getest door de maagvulling van binnenkomende en buitengaande garnaal te vergelijken. Het meten van de predatiedruk door de voornaamste predatoren valoriseert de refugiumhypothese. De kwantificatie van het schormilieu als kinderkamer gebeurt door de verblijfsduur in het schor te berekenen en het aantal individuen te schatten die, na het verblijf in het schorhabitat, tot de estuariene populatie rekruteren. Het laatste objectief omvat de berekening van de export aan biomassa, geproduceerd op het schor na een korte groeiperiode, tijdens de rekrutering naar de estuariene adulte populatie.

5.3 Materiaal en methoden

In deze studie wordt een onderscheid gemaakt tussen de vroeg-postlarvale en de juveniele of de adulte garnalen. Postlarvale garnalen zijn per werkdefinitie alle individuen kleiner dan 10 mm standaardlengte (SL). Alle grotere garnalen worden als juveniel of adult beschouwd. Het verloop van de abundantie in het schor werd vergeleken met de dichtheitspatronen in het subtidale habitat. Het subtidaal werd bemonsterd met een 2 meter boomkor met een maaswijdte van 5mm. Op 14 vaste monsterpunten werd tijdens de studieperiode maandelijks gevist tussen Vlissingen en Bath (Hostens, K. unpubl. data).

Om de verblijfsduur in het schor te bepalen, werd voor elke maand de waargenomen lengte-frequentie distributie vergeleken met een hypothetische verwachte distributie. De verwachte lengte distributie werd berekend aan de hand van een temperatuurs- en lengte-afhankelijk groeimodel (Kuipers & Dapper 1981, 1984):

$$Y = 0.1625 + 0.01025 T - 0.00403 L$$

waarbij Y de groei is in mm per dag, T de temperatuur en L de totale lengte (TL) van de garnalen in mm bij het begin van de beschouwde periode. De totale lengte werd berekend met een SL-TL regressie ($TL = 0.206 + 1.469 SL$; $R^2=0.997$, $n=212$) (Hostens, K. & Cattrijsse, A. unpubl. data). De overlap tussen de theoretische en de waargenomen distributies levert informatie over de verblijfsduur in het schorhabitat (Kuipers & Dapper 1981, 1984).

De foerageeractiviteit werd gemeten door de maagvulling van de postlarvale garnalen die met vloed het schor binnenzwommen, te vergelijken met de maagvulling van individuen gevangen met eb. De hoeveelheid voedsel aanwezig in de magen tijdens de eerste twee uren van vloed en de laatste twee uren van eb werden vergeleken met een Mann-Whitney U-test. Uit elk van deze vier stalen van mei, augustus en november 1990 werden willekeurig 15 tot 20 individuen genomen. Per maand werden ook een aantal magen van de ebstalen kwalitatief op hun inhoud gecontroleerd. Dit gebeurde om te controleren of een verhoogde vullingsindex ook het gevolg is van een verhoogde opname aan biomassa. Het experiment werd herhaald met garnalen gevangen in april, mei en juni 1991. In deze reeks werden per maand willekeurig 30 postlarvale garnalen uit alle vloedstalen en uit alle ebstalen genomen.

De maagvullingsindex (FI) werd berekend zoals beschreven door Berg (1979) De hoeveelheid voedsel aanwezig in de maag wordt daarbij uitgedrukt als een percentage van het lichaamsgewicht van het individu.

$$FI = \frac{S_i + s_i}{W_i}$$

Hierin zijn S_i , s_i en W_i de drooggewichten van respectievelijk de maaginhoud, de maag en de garnaal. Voor de statistische verwerking werd de vullingsindex arcsin getransformeerd.

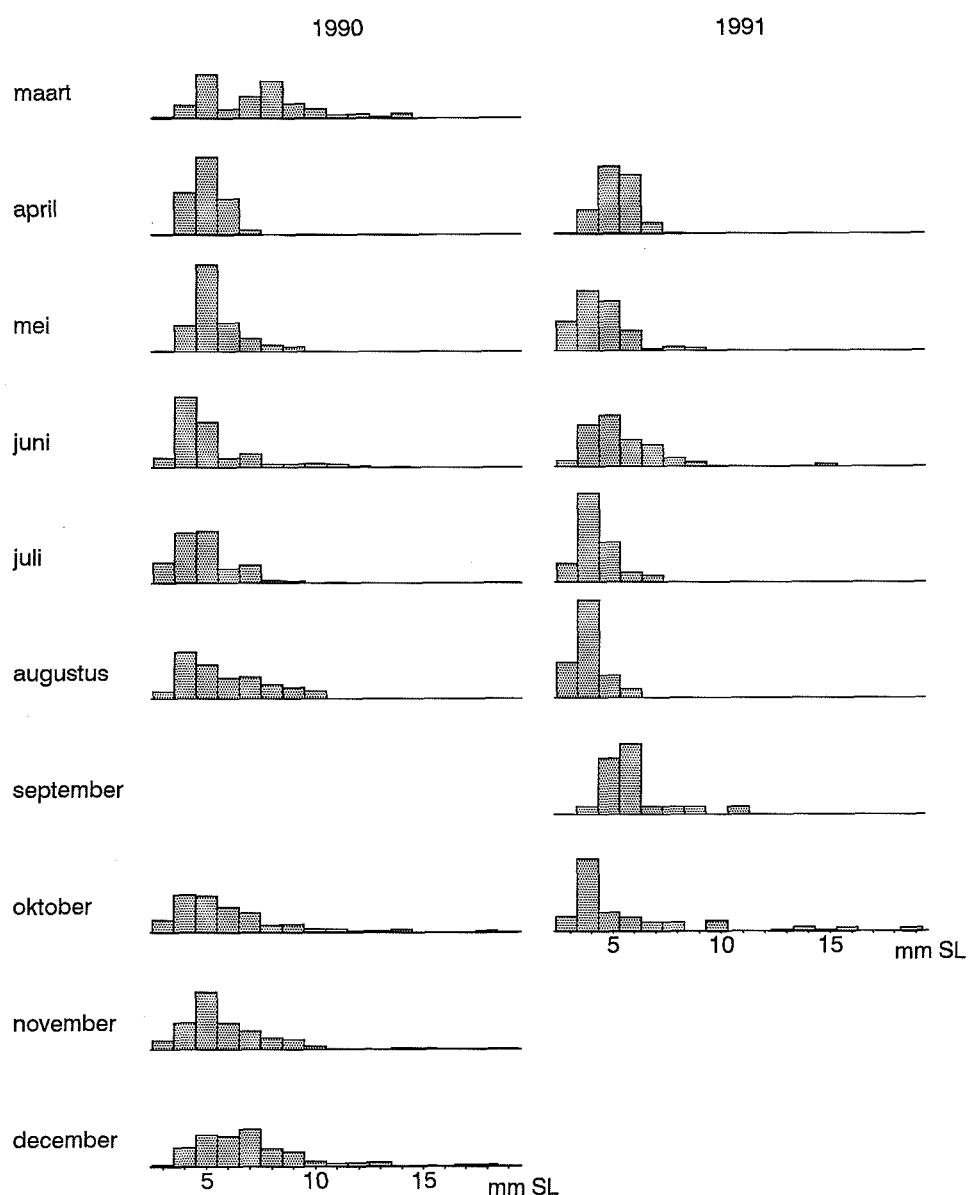
De predatiedruk op de populatie postlarvale garnalen in de kreek van Saeftinghe werd gedurende de maanden augustus, oktober en november 1990 gemeten. Tijdens deze maanden bereikten de belangrijkste predatoren hun hoogste densiteiten in de kreek (Cattijssse *et al.* 1994). Maaganalyses van zeebaars (*Dicentrarchus labrax*) en brakwatergrondel (*Pomatoschistus microps*) die groter waren dan 20mm SL, leverden voor deze drie maanden een gemiddeld aantal geconsumeerde postlarvale garnalen per vis. De maandelijkse predatiemortaliteit in 1990 volgde uit de extrapolatie van dit gemiddelde en de densiteiten van zeebaarzen en grondels groter dan 20mm SL.

Bij het berekenen van de totale emigratie werd verondersteld dat de natuurlijke mortaliteit van de postlarvale garnalen in de schorkreken te verwaarlozen was. De predatiemortaliteit werd ook niet in rekening gebracht omdat die enkel tijdens het najaar tot een betekenisvolle vermindering van de populatie aanleiding geeft. De extrapolatie van de predatiegegevens van augustus, oktober en november 1990 resulteerde overigens in mortaliteitsschattingen van meer dan 100% in september en oktober 1991. Extrapolatie van de densiteiten (ind. m⁻³) naar het totale kreekvolume van Saeftinghe leverde het potentieel aan postlarvale garnaal die rekruteren tot de estuarium populatie. Het totale kreekvolume van het schor van Saeftinghe bedraagt 10.21 x10⁶ m³ (Krijger 1993).

Wanneer we veronderstellen dat postlarvale garnalen kort na metamorfose het schor binnentrekken en er blijven tijdens een korte groeiperiode, kunnen we een schatting geven van de biomassa geproduceerd op het schor. Het verlaten van het schorhabitat vertegenwoordigt op deze wijze een export van schorproductie naar het estuariene milieu. Met een lengte-ADW regressie ($\ln ADW = -5.379 + 2.903 \ln SL$, $R^2=0.981$, $n=163$, Hostens, K. unpubl. data) werd voor elke maand berekend hoeveel biomassa de totale populatie postlarvale garnalen produceerde tijdens de verblijfsperiode in het schor. Op basis van deze veronderstelling houdt dit een groei in van 3mm SL, de gemiddelde lengte na metamorfose (Kuipers & Dapper 1981, 1984), tot de gemiddelde lengte die bereikt wordt tijdens de emigratie naar het estuarium.

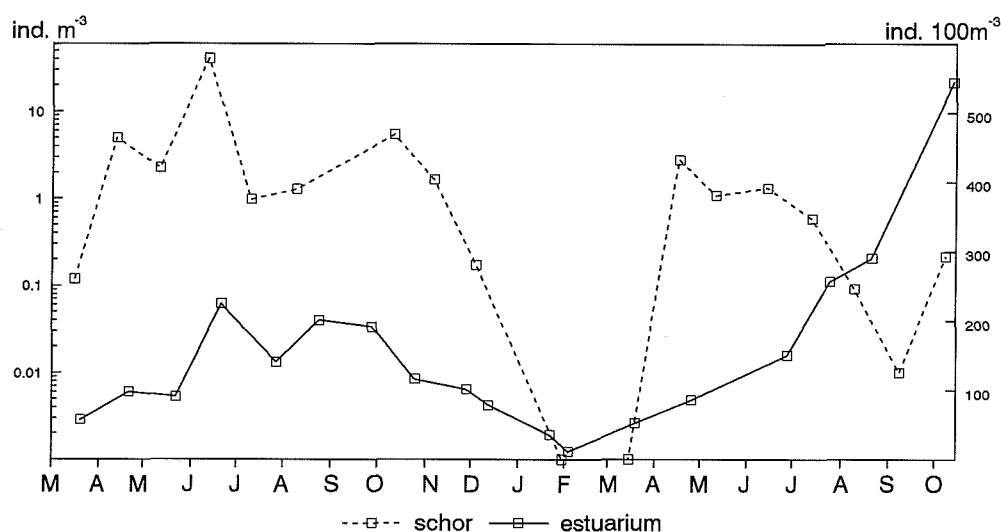
5.4 Resultaten

In de lengte-frequentie distributies van *Crangon crangon* die in de kreek van Saeftinghe werd aangetroffen, valt onmiddellijk het overwicht op van de individuen die kleiner zijn dan 10mm SL (Fig. 5.1). Alle grotere lengteklassen waren tijdens de meeste maanden in zeer lage aantallen aanwezig. Juveniele en adulte (>20mm SL) individuen maakten enkel in juni 1990 en oktober 1990 een betekenisvolle fractie uit van de bemonsterde populatie. Binnen de kleinste lengteklassen (3-20mm SL) rangschikt het grootste deel van de individuen binnen de range van 4 tot 7 mm SL. De modus van de lengte distributie ligt meestal rond 5-6 mm SL.



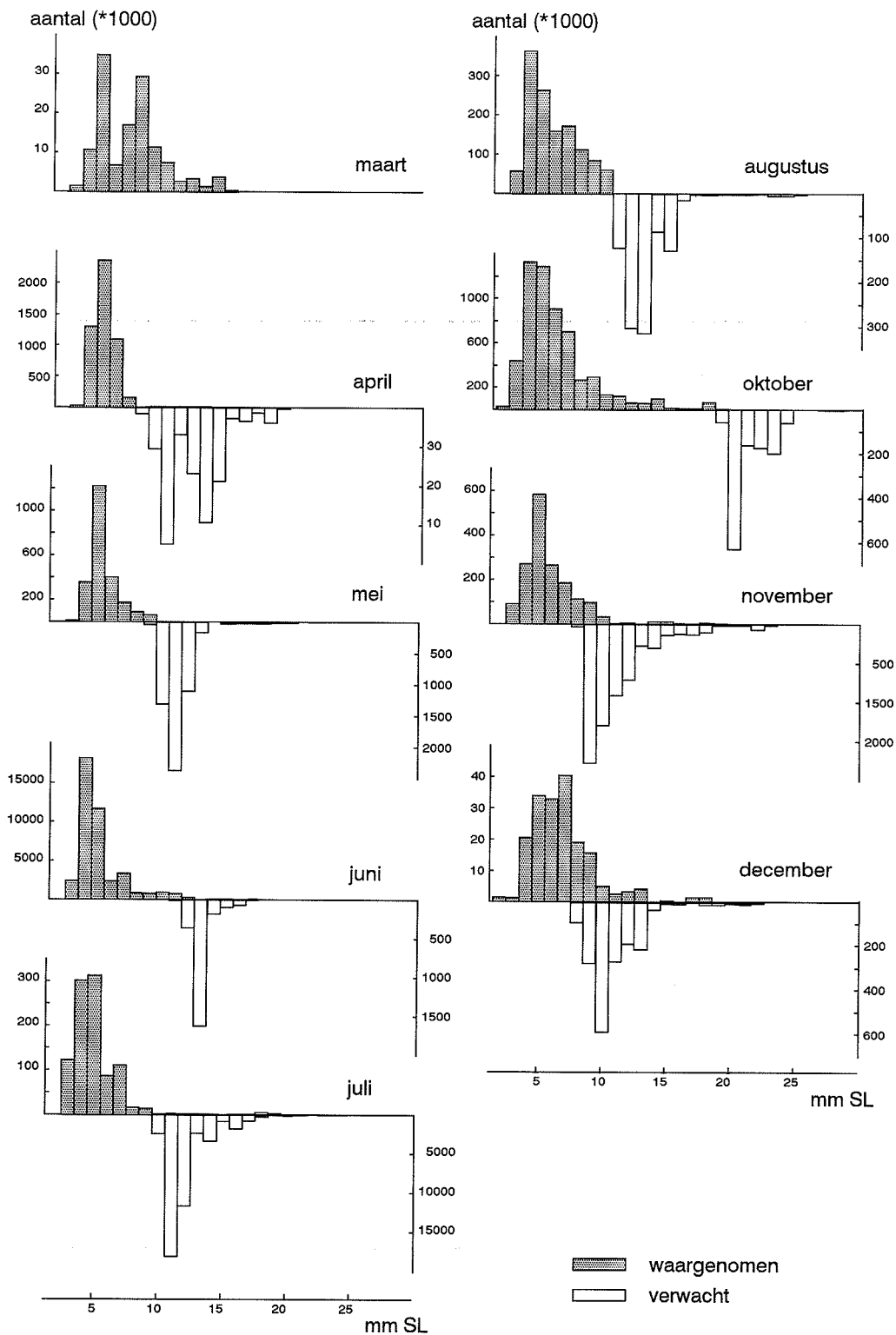
Figuur 5.1 Procentuele lengte-frequentie verdeling van postlarvale *Crangon crangon* in een oostelijke kreek van Saeftinghe tussen maart 1990 en oktober 1991. Alle verdelingen zijn op dezelfde schaal weergegeven met een maximum van 60%.

Het voorkomen van de kleinste lengteklassen vertoont een duidelijke seizoenale trend (Fig 5.2). De grotere individuen gebruikten het schorhabitat in lage abundantie en op een onregelmatige basis. Enkel tijdens juni, oktober en november 1990 werden relatief grote aantallen gevangen (Appendix C). In maart 1990 werden de eerste postlarvale garnalen in de kreek waargenomen (Fig. 5.2). Tijdens de volgende maanden steeg de densiteit aanzienlijk. In juni werd daarbij een zeer hoge densiteitspiek van ongeveer 40 ind. m^{-3} waargenomen. Tijdens juli en augustus daalde de densiteit tot ongeveer 1 ind. m^{-3} terwijl in oktober terug een toename optrad. Gedurende de wintermaanden bleven de garnalen afwezig in het schor. In 1991 was een gelijkaardige fluctuatie waarneembaar. De aantallen die in het tweede jaar werden geregistreerd lagen beduidend lager dan in het eerste jaar. De eerste broedgolf verscheen opnieuw in april en bereikte een maximum van 3 ind. m^{-3} . De hogere densiteiten tijdens het voorjaar in vergelijking met de zomer en de toename in abundantie in oktober waren de terugkerende seizoenale patronen in 1991. Wanneer de densiteiten in het schorbiotoop terugliepen vanaf juni-juli steeg de abundantie van garnalen in het subtidale milieu van het estuarium. Tijdens 1990 bleef de densiteit in het estuarium tussen juli en september rond $200 \text{ ind. } 100\text{m}^{-2}$ schommelen. Tijdens 1991 liepen de densiteiten in het estuarium maximaal op in oktober ($> 500 \text{ ind. } 100\text{m}^{-2}$).



Figuur 5.2 Densiteitsverloop (aantallen m^{-3}) van postlarvale garnaal in het schor van Saeftinghe (onderbroken lijn) en gemiddelde densiteiten (aantallen 100m^{-2}) van subadulte en adulte garnaal (stippellijn) in het subtidaal van het Westerschelde estuarium.

De gemiddelde groeisnelheid van de postlarvale garnalen bedroeg, afhankelijk van het seizoen, tussen 0.25 en 0.39 mm d^{-1} (Tabel 5.1). De gemiddelde verblijfsduur varieerde tussen 16 en 24 dagen. Gedurende de lente en de zomer is er geen overlap tussen de waargenomen en de verwachte lengte distributies (Fig. 5.3). Een klein aantal



Figuur 5.3. Vergelijking tussen de waargenomen en de verwachte lengte-frequentie distributies van postlarvale garnaal voor 1990.

Tabel 5.1 Gemiddelde groeisnelheid (mm d⁻¹) van postlarvale garnaal met een standaardlengte tussen 3 tot 10mm.

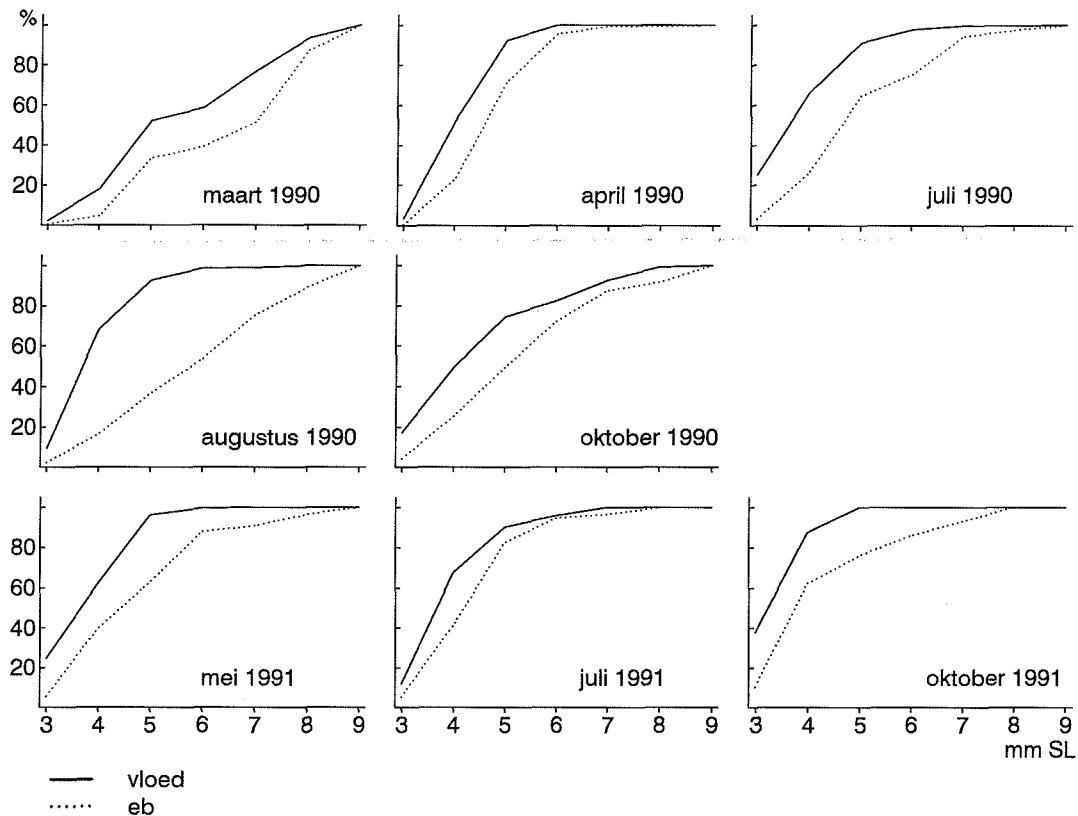
datum	t° (°C)	gemiddelde verblijfsduur (dagen)	Groei (mm d ⁻¹)	datum	t° (°C)	gemiddelde verblijfsduur (dagen)	Groei (mm d ⁻¹)
15/3/90	11	23	0.26	---	---	---	---
11/4/90	12	21	0.30	16/4/91	13	22	0.28
10/5/90	17	18	0.34	10/5/91	12	21	0.29
11/6/90	19	17	0.36	13/6/91	16	18	0.35
9/7/90	20	17	0.38	12/7/91	21	16	0.39
8/8/90	22	18	0.36	9/8/91	23	16	0.39
---	---	---	---	7/9/91	21	18	0.36
10/10/90	16	21	0.29	7/10/91	17	21	0.29
5/11/90	12	24	0.25	---	---	---	---
3/12/90	9	24	0.26	---	---	---	---

individueen van de cohortes waargenomen in oktober en november moeten in november, respectievelijk december in de schorkreek nog aanwezig zijn geweest. De waargenomen en de verwachte distributies van deze maanden overlappen elkaar binnen de range van 8 tot 10 mm SL. Voor oktober werd de verwachte distributie berekend op basis van de waarnemingen van augustus. Indien gegevens voor september beschikbaar waren, dan zou de vergelijking met de waargenomen distributie hoogstwaarschijnlijk geen verschillend beeld hebben gegeven. Alle vergelijkingen wijzen duidelijk op een snelle emigratie uit het schor. De postlarvale garnalen hadden na een periode van veertien dagen tot een maand het schor reeds verlaten. De grens tussen beide distributies valt ongeveer op 10mm SL.

Op basis van de dichtheitsgegevens van postlarvale en juveniele/adulte garnalen, het seizoenale patroon in abundantie in het schor en in het subtidaal van beide stadia, de lengte-frequentie distributies in het schor en de vergelijkingen tussen de waargenomen en de verwachte lengte distributies, veronderstellen we dat enkel de garnalen kleiner dan 10mm SL het schor als habitat gebruiken.

De hypothese dat de postlarvale *Crangon crangon* de krekens gebruiken tot een lengte van 10mm SL en het feit dat deze kleine garnalen overtuigen op het schor in poelen en restwater (Hoofdstuk II), liet vermoeden dat er een verschil in lengte waarneembaar moet zijn tussen vloed en eb. De immigratie van kleinere individuen met vloed en de emigratie van iets grotere postlarvale garnaal met het daaropvolgende eb kon, met cumulatieve lengte-frequentie verdelingen, tijdens maart, april, juli, augustus en oktober 1990 en tijdens mei, juli en oktober 1991 worden aangetoond (Fig. 5.4). In augustus 1990 was het verschil maximaal en bedroeg ongeveer 3mm SL. In de andere maanden bedroeg het verschil tussen eb en vloed slechts 1 of 2 mm. Tijdens de

resterende maanden was er geen verschil merkbaar tussen de lengte distributies van de binnenkomende en de buitengaande postlarvale garnaal.



Figuur 5.4 Cumulatieve lengte-frequentie distributies van postlarvale garnaal gevangen met vloed (volle lijn) en eb (stippellijn).

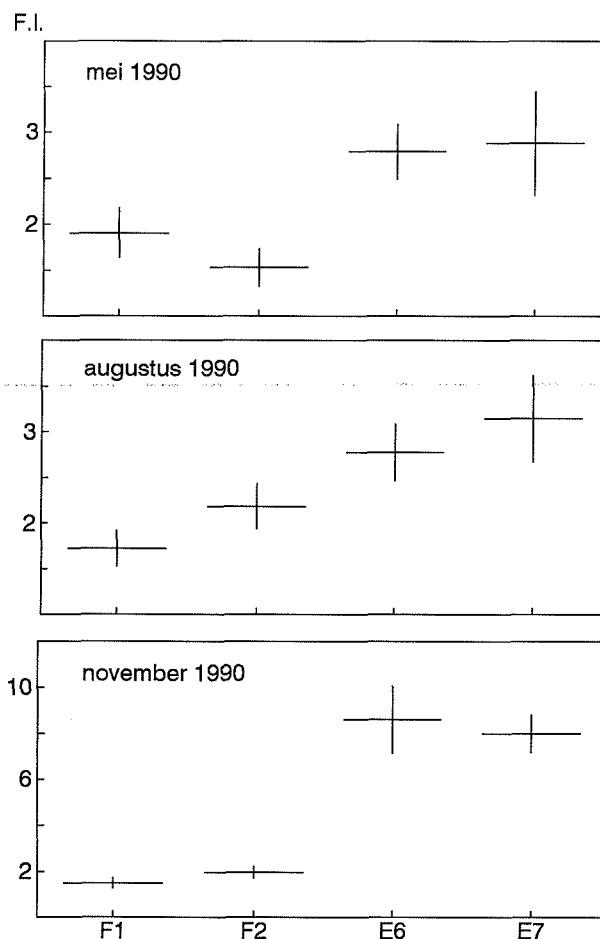
De postlarvale garnalen hadden met het verlaten van het schor steeds significant meer voedsel in de maag dan bij het binnenzwemmen (Fig. 5.5, Tabel 5.2). De postlarvale garnalen bereikten met het verlaten van het schor een maximale consumptie. In mei en augustus 1990 steeg de vullingsindex tijdens eb met ongeveer 1%. In november 1990 verviervoudigde de vullingsindex tijdens het verblijf op het schor. In 1991 lagen de vullingsindices veel hoger dan in 1990 en bedroeg de stijging tijdens eb 1 tot 2%. Een vergelijking van de afzonderlijke vloed- en ebstalen met de gegevens van 1990 levert een identiek beeld op (Tabel 5.3). De vullingsindex steeg met een langer verblijf in de schorkreek (Fig 5.5). Alle gedissecteerde magen bevatten dierlijke prooiitems en, in mindere mate, niet identificeerbare amorfe materie. Veel voorkomende prooien waren *Corophium volutator* en segmenten van het achtereinde van *Heteromastus filiformis*. Ook Ostracoda, Nematoda en Oligochaeta werden in de magen aangetroffen.

Tabel 5.2 Gemiddelde vullingsindices (\pm se) voor vloed en eb en p-waarden van Mann-Whitney U-tests.

	FI vloed	FI eb	p
mei '90	1.69 ± 0.17	2.79 ± 0.31	0.010
aug. '90	1.95 ± 0.16	2.96 ± 0.28	0.008
nov. '90	1.73 ± 0.17	8.30 ± 0.82	0.000
apr. '91	8.53 ± 0.66	10.12 ± 0.64	0.025
mei '91	7.96 ± 0.35	8.64 ± 0.37	0.181
jun. '91	8.46 ± 0.21	10.36 ± 0.42	0.000

Tabel 5.3 p-waarden Mann-Whitney U-test voor de vullingsindices van de eerste twee vloedstalen (F1,F2) en de laatste twee ebstalen (E6,E7).

mei '90	F1	F2	E6
F2	0.315	---	
E6	0.040	0.008	---
E7	0.435	0.127	0.458
aug. '90	F1	F2	E6
F2	0.133	---	
E6	0.009	0.238	---
E7	0.015	0.227	0.766
nov. '90	F1	F2	E6
F2	0.091	---	
E6	0.000	0.000	---
E7	0.000	0.000	0.787



Figuur 5.5 Vullingsindices van postlarvale garnaal (± 1 se) tijdens mei, augustus en november 1990. F1 en F2 eerste twee uur van vloed, E6 en E7 laatste twee uur van eb.

Zowel *Pomatoschistus microps* als *Dicentrarchus labrax* namen regelmatig postlarvale garnalen als prooi (Tabel 5.4). Het aantal garnalen per grondel was positief gecorreleerd met de lengte van de grondels. De gegevens betreffende zeebaars vertoonden geen dergelijke relatie. Tijdens een getijdecyclus consumeerden individuen van beide soorten ongeveer 0.3 *C. crangon*. Omdat *P. microps* veel hogere densiteiten bereikte in de schorkreken zal deze soort ongetwijfeld verantwoordelijk zijn geweest voor de hoogste mortaliteit. De predatiemortaliteit veroorzaakt door *D. labrax* was ondergeschikt. De extrapolatie van de predatiegegevens naar alle maanden, leverde een totale mortaliteit op die de densiteit van *P. microps* volgde. Er trad een seizoenale trend op waarbij vanaf augustus tot oktober, wanneer de brakwatergrondels het schorhabitat gebruikten (Hoofdstuk VI), de predatiemortaliteit plots zeer sterk steeg (Tabel 5.5). Buiten die periode lag de predatiedruk eerder laag. In augustus 1990 bedroeg de predatiemortaliteit bijna 16%. In oktober vielen meer postlarvale garnalen ten prooi aan

P. microps en *D. labrax*, maar de procentuele mortaliteit daalde omdat de densiteit van postlarvale garnaal vervijfvoudigde (Tabel 5.5).

Tabel 5.4 Gemiddeld aantal postlarvale garnalen per predator voor augustus, oktober en november 1990.

	<i>Pomatoschistus microps</i>			<i>Dicentrarchus labrax</i>		
	aantal ind.	SL	aantal garnaal/ind.	aantal ind.	SL	aantal garnaal/ind.
aug. '90	94	20-26	0.12	59	27-59	0.31
okt. '90	75	29-41	0.35	33	34-79	0.24
nov. '90	53	31-47	0.49	18	49-76	0.39
gemiddeld			0.32			0.31

Tabel 5.5 Seizoensale fluctuatie in predatiedruk op postlarvale garnalen in de kreken van Saeftinghe op basis van maaganalyses van augustus, oktober en november 1990.

	Densiteit (aantallen m ⁻³)			Predatie (aantallen m ⁻³)		mortaliteit
	<i>P. microps</i> >20mm SL	<i>D. Labrax</i> >20mmSL	<i>C. crangon</i> >10mm SL	<i>P. microps</i>	<i>D. labrax</i>	
maa. '90	0.009	0.004	0.112	0.003	0.001	3.4
apr.	0.020	0.003	4.991	0.006	0.001	0.2
mei	0.005	0.002	2.324	0.002	0.001	0.1
jun.	0.039	0.001	39.754	0.012	0.000	0.0
jul.	0.041	0.004	0.967	0.013	0.001	1.5
aug.	0.558	0.038	1.216	0.177	0.012	15.6
okt.	0.764	0.026	5.275	0.243	0.008	4.8
nov.	0.059	0.011	1.610	0.019	0.003	1.4
dec.	0.016	0.004	0.166	0.005	0.001	3.8

Het totaal aantal garnalen dat maandelijks het schor verliet, varieerde tijdens 1990 tussen 1 en 400 miljoen individuen. Gedurende 1990 zouden ongeveer 600 miljoen postlarvale garnalen hun eerste groeiperiode in het schor hebben doorgemaakt. In 1991, toen de densiteiten in het schor veel lager lagen, bedroeg de maximale maandelijkse numerieke export ongeveer 30 miljoen. In dat jaar groeiden amper 60 miljoen garnalen in het schormilieu op. De totale biomassa die tijdens de groei in het schor is geproduceerd, blijft, gezien de korte verblijfsduur, zeer laag (Tabel 5.6). De

maandelijkse export van biomassa varieerde tijdens de beide jaren tussen 0.4 kg ADW en 1452 kg ADW. Tussen maart en december 1990 werd de totale export aan biomassa op ca. 2000 kg ADW geschat. Tijdens de studieperiode in 1991 bedroeg deze schatting slechts 200 kg ADW.

Tabel 5.6 Schatting van export, uitgedrukt in aantallen ($\times 10^6$ ind.) en AFDW ($\times 10^6$ mg), van postlarvale garnaal uit het schor, predatie niet meegerekend.

datum	numeriek	biomassa
maa. '90	1.14	4.1
apr. '90	50.96	182.3
mei '90	23.73	84.9
jun. '90	405.89	1452.0
jul. '90	9.88	35.3
aug. '90	12.41	44.4
okt. '90	53.86	192.7
nov. '90	16.43	58.8
dec. '90	1.70	6.1
apr. '91	28.16	100.7
mei '91	11.02	39.4
jun. '91	13.24	47.4
jul. '91	5.97	21.4
aug. '91	0.93	3.3
sep. '91	0.10	0.4
okt. '91	2.03	7.3

5.6 Discussie

Verschillende bevindingen in deze studie ondersteunen de hypothese dat postlarvale *Crangon crangon* het schor als habitat gebruiken tot ze een gemiddelde lengte van 10mm SL hebben bereikt. In de kreek zijn de densiteiten aanzienlijk hoger dan de grotere lengteklassen. Bovendien werden grotere individuen onregelmatig gevangen. In vergelijking met de seizoenale abundantie in het estuarium (Hamerlynck *et al.* 1993a), zijn adulte garnalen een te verwaarlozen component in de nektonfauna van het schor. Ook de vergelijkingen tussen de waargenomen en de hypothetische

verwachte lengte distributie doen vermoeden dat de emigratie naar diepere biotopen aanvangt bij het bereiken van ongeveer 10 mm SL. Postlarvale garnalen zijn tevens ondervertegenwoordigd in het hyperbenthos van het subtidaal in de Westerschelde, terwijl alle andere lengteklassen regelmatig voorkomen (Mees *et al.* 1993b). Zoea larven komen in de Westerschelde enkel voor in het mariene deel (Mees *et al.* 1993b). Samengevat ondersteunen deze observaties de idee dat de postlarvale garnalen, kort na de metamorfose, het stroomopwaartse deel van het estuarium binnentrekken, daar eerst de schorkreken als habitat verkiezen en na korte tijd de diepere delen van het estuarium opzoeken. Het seizoenale densiteitspatroon in de Westerschelde sluit volledig aan op het verloop van de densiteit in het schor. Vanaf juli stijgt de gemiddelde densiteit in het estuarium (Fig 5.2, Hostens, K. unpubl. data). Deze verhoging van de densiteit gebeurt tengevolge van de rekrutering uit de voorjaarsbroedgolf van april tot juni (Anoniem 1993).

Postlarvale garnalen bereiken het oostelijk bekken van de Westerschelde waarschijnlijk door een selectieve getijdemigratie (Rijnsdorp *et al.* 1985). *Crangon crangon* reageert op een verhoging van de hydrostatische druk met een verhoogde zwemactiviteit (Digby 1961). Hughes (1969), Mathews *et al.* (1991) en Rogers *et al.* (1993) suggereren dat er een positieve relatie bestaat tussen de saliniteit en de activiteit van juveniele peneaide garnalen. Dit gedrag zou de rekrutering tot estuariene kraamkamergebieden mogelijk maken. Bij een verhoogde saliniteit tijdens vloed zwemmen de garnalen actief rond. Tijdens eb, wanneer een verhoogde zoetwaterafvoer de saliniteit verlaagt, blijven de dieren inactief op de bodem. Via een gelijkaardig mechanisme van respons op hydrostatische en/of saliniteitsveranderingen kunnen de postlarvale *C. crangon* uiteindelijk het oostelijk bekken van de Westerschelde en de kreken van Saeftinghe binnentrekken.

De afwezigheid van enige relatie tussen de geregistreerde stroomsnelheden en de densiteiten van postlarvale garnalen tijdens een volledige getijdencyclus (Hoofdstuk II) illustreert dat de immigratie in het schor deels een actief proces is. Gemiddeld werden de grootste aantallen gevangen wanneer de stroomsnelheden laag waren. Wanneer vlak voor en vlak na hoogwater de stroomsnelheden maximaal zijn, migreren de laagste aantallen door de kreek. Algemeen wordt aangenomen dat juveniele garnalen migraties ondernemen vanuit het subtidaal naar het intertidaal en terug tijdens een getijdencyclus (Al-Adhub & Naylor 1975, Henderson & Holmes 1987). Volgens Jansen & Kuipers (1980), Berghahn (1983) en Beukema (1992) blijft het merendeel van de juvenielen evenwel in het getijdengebied. De migraties die werden waargenomen, zijn volgens deze auteurs enkel het gevolg van een veranderende habitatkeuze bij grotere individuen. Het overtijen in het intertidaal is niet het resultaat van een passieve dispersie maar van een actieve keuze (Berghahn 1983, Kneib 1987). Creutzberg *et al.* (1978) observeerden dat vroeg postlarvale scholletjes (*Pleuronectes platessa*) beginnen te zwemmen na een periode zonder voedselinname en op de bodem blijven bij verzadiging. Hetzelfde mechanisme kan voor de postlarvale *Crangon crangon* aanleiding geven om in het

kreekhabitat te blijven. Het verloop van de vullingsindices tijdens de getijdencyclus en het overtijen, sluiten in deze optiek volledig op elkaar aan. De aanwezigheid van geschikt voedsel kan één van de voorwaarden zijn om het selectief getijdentransport te beëindigen en tijdelijk in het intertidaal te blijven.

De totale oppervlakte van de ondiepe plassen in de kreek bij laagwater kon niet worden berekend. Hoeveel garnalen achterblijven op het schor valt daarom moeilijk in te schatten. Een deel van de populatie blijft zeker heen en weer migreren met de getijden. Het overtijen levert het voordeel van een constant voedselaanbod en afwezigheid van predatoren maar stelt de garnalen ook bloot aan het gevaar van te hoge temperaturen. In het subtidaal blijft de predatie hoger (Bishop & Kahn 1991, Ruiz *et al.* 1993). De constante immigratie van nieuwe postlarven, de lange periode tussen twee staalnames t.o.v. de korte verblijfsduur en de dualiteit tussen overtijen en getijdenmigraties dragen bij tot het niet duidelijk waarnemen van lengteverschillen bij immigrerende en emigrerende postlarvale garnalen. Een evaluatie van de relatieve risico's verbonden met beide biotopen vereist een identificatie van de factoren die mortaliteit veroorzaken. De balans tussen de voor- en nadelen verbonden aan beide biotopen, en waarschijnlijk ook de beperkte ruimte bij laagwater, versterken het vermoeden dat een deel van de populatie niet de 'blijfstrategie' volgt.

De garnalen die het schor verlaten, hebben duidelijk gefoerageerd tijdens hun verblijf in de kreek. Als omnivoor consumeert de garnaal, naast dierlijk voedsel, ook detritus dat overvloedig in het schor aanwezig is (Huiskes 1988, Cattrijsse *et al.* 1994). De maagvulling bij obligaat detritivore organismen ligt veel hoger omdat grote volumes organisch materiaal dienen te worden opgenomen. De hogere vullingsindices bij eb kunnen dus veroorzaakt zijn door grote hoeveelheden detritus in het dieet zonder dat dit aanleiding gaf tot een verhoogde energieopname. De enkele maaganalyses toonden evenwel aan dat de postlarvale garnalen zich hoofdzakelijk voedden met energierijk dierlijk voedsel zoals kleine amphipoden, ostracoden, nematoden, oligochaeten en polychaeten. Het gebruik van schorkreken als foerageergebied door epifauna is reeds gedocumenteerd maar nog niet eerder aangetoond voor garnalen (Ryer 1987, Morton *et al.* 1987, Rozas & LaSalle 1990).

In de Waddenzee verlaten de jonge garnalen de zandplaten vanaf een lengte van ongeveer 20mm TL (± 15 mm SL) en vervoegen dan de subtidale populatie (Kuipers & Dapper 1984, Beukema 1992). De slibbig substraten van het schor worden iets minder lang gebruikt door de juveniele garnalen. De lengte waarbij de garnalen de kreek verlaten is, ongeveer 15mm TL (± 10 mm SL). Een verschil in predatiedruk tussen het schor en het estuarium biedt mogelijks een verklaring voor het gebruik van de schorkreken tijdens de vroeg postlarvale periode. De predatiedruk in het schor ligt relatief laag, behalve wanneer gedurende de periode van augustus tot oktober zeebaars en grondels in piekdensiteiten aanwezig zijn. In het estuarium ligt de predatiedruk in alle seizoenen zeker hoger. Adulte garnalen zijn predatoren van juveniele soortgenoten (Anoniem 1993) en zijn gedurende alle seizoenen aanwezig in het subtidaal

(Hamerlynck *et al.* 1993a). De grondels *Pomatoschistus minutus* en *P. lozanoi* zijn prominente predatoren van garnaal (Redant 1980a, Hamerlynck *et al.* 1986) en zijn eveneens zeer abundant in het subtidaal. Maar vooral wijting, steenbolk en slakdolf zullen bijdragen tot de totale predatiemortaliteit van garnaal in het estaurium (Redant 1980b, Henderson & Holmes 1989, Hamerlynck & Hostens 1993). Al deze predatoren komen nooit of slechts onregelmatig voor in de schorkreken (Cattrijsse *et al.* 1994). Wanneer de postlarvale garnaal naar het estuarium habitat migreert kan het risico op predatie reeds veel lager zijn. Het sediment vormt een refugium tegen visuele predatoren. In grove sedimenten graaft *Crangon crangon* zich het minst efficiënt in (Pinn & Ansell 1993). De interactie tussen de partikelgrootte en de lengte van een garnaal heeft tot gevolg dat kleinere garnalen zich frequenter en dieper ingraven in fijnere sedimenten (Pinn & Ansell 1993). De predatiedruk op kleinere garnalen kan ook hierdoor hoger zijn in het zandiger subtidaal dan in de slibbige getijdenkreken. Grotere garnalen zullen relatief eenvoudiger kunnen ontsnappen aan predatie. Zo staan de overlevingskansen van penaeïde garnalen in subtidale biotopen in relatie tot de verblijfsduur in het schorgebied waar ze opgroeien (Minello *et al.* 1989).

De infauna van de schorkreken vormt waarschijnlijk ook een betere voedselbron voor de kleine juveniele garnaal dan de infauna van het subtidaal of de zandige platen van het estuarium. Vooral de rijke meiofauna en het microfytobenthos zullen de kleinste lengteklassen aantrekken (Pihl & Rosenberg 1984). Omdat garnalen sediment opnemen in hun maag, kan het veel fijnere sediment van de kreken ook beter geschikt zijn voor de postlarven.

Vanaf juli daalt het aantal garnalen in het schormilieu. Deze trend in abundantie van postlarvale individuen in kraamkamergebieden lijkt een algemeen fenomeen te zijn (Boddeke *et al.* 1986, Kuipers & Dapper 1984, Beukema 1992). In het schor van Saeftinghe kan deze daling gedeeltelijk worden verklaard door het verschijnen van de jonge strandkrabben (*Carcinus maenas*), de grondels en de zeebaarzen. Vanaf juli komen juvenielen van deze soorten in het schor voor (Cattrijsse *et al.* 1994). Dit leidt uiteindelijk tot de waargenomen stijging in de predatiemortaliteit vanaf augustus tot oktober (Kuipers & Dapper 1984).

Volgens Tiews (1967) duurt de volledige ontwikkeling van ei tot adult ongeveer 10 maanden. De snelste groei, een ontwikkeling van postlarve tot adult van ongeveer 4 maanden, wordt beschreven door Boddeke (1976). De resultaten verkregen met het model van Kuipers & Dapper (1981, 1984) sluiten daarbij aan. Met zo'n groeisnelheid liggen gemiddeld twee tot drie weken tussen metamorfose en het bereiken van de lengte van 10mm. Dit brengt met zich mee dat met elke staalname een nieuwe cohorte werd bemonsterd. De export aan juveniele individuen naar het estuarium blijft met het gebruikte groeimodel groeimodel, een onderschatting. Een belangrijk deel van de garnalen die het schor gebruikten als kinderkamer zijn dan niet bemonsterd.

Wegens de continue reproductie en migratie kan geen groei worden beschreven a.h.v. onze gegevens. De overgang naar een epifaunale levenswijze van de

planktonische larven, gebeurt in elk geval vanaf een lengte van 3mm SL (4.6mm TL) (Kuipers & Dapper 1981, 1984). Deze auteurs beschrijven een gemiddelde groeisnelheid tussen 0.12 en 0.35 mm d⁻¹, wat leidt tot een totale ontwikkelingstijd van rijp ei tot adulte grootte van 35mm SL (50mm TL) van ongeveer 8 maanden. De larvale ontwikkeling neemt daarbij ongeveer 5 weken in beslag. De temperaturen zoals die door Kuipers & Dapper (1981) in de Waddenzee werden geregistreerd, liggen elke maand ongeveer 5°C lager dan de metingen in het schor. Dit maakt uiteraard dat de groei in het schor sneller zal verlopen dan in hun studie. Op basis van de temperaturen die in het schor werden opgemeten duurt de groei tot een lengte van 35mm SL ongeveer 3 tot 4 maanden. De gemiddelde watertemperatuur in het estuarium verschilde echter niet veel van de temperatuur in het schor (RWS unpubl. data) zodat deze schatting aannemelijk blijft.

Het relatieve belang van het schor van Saeftinghe voor de estuariene garnaalpopulatie is voorlopig niet in te schatten. Zo'n berekening dient het aantal rekruten die het schor verlaten in relatie te brengen met het aantal garnalen van een zekere lengteklasse die in het estuarium aanwezig zijn. Maandelijks gegevens over de lengtedistributie van de garnaalpopulatie in het estuarium ontbreken zodat een betrouwbare schatting van de densiteit van een bepaalde lengteklasse niet bestaat. In 1990 werden in de Belgische visserhavens 490 ton garnaal aan land gebracht (Anoniem 1993). Indien alle postlarvale garnalen die in 1990 Saeftinghe als kraamkamer gebruikten, zouden zijn opgegroeid tot een lengte van 50mm TL dan zou dit ongeveer overeenkomen met de opbrengst van de Belgische garnaalvisserij. Het natgewicht van een gemiddelde consumptiegarnaal (50mm TL) bedraagt ongeveer 700mg (Hostens, K. unpubl. data). In deze hypothese zou het schor van Saeftinghe ongeveer 400 ton consumptiegarnaal hebben voortgebracht. De hoge predatiemortaliteit in garnaalpopulaties (Redant 1980b) maakt echter dat slechts een fractie van de postlarvale garnaal zal overleven tot het adulte stadium. Ook deze factor blijft voorlopig een grote onbekende die een bruikbare kwantificatie van de kraamkamerfunctie van het schor niet toelaat. Verder dient er ook te worden gewezen op het feit dat de extrapolatie van de gegevens naar het volledige schor niet volledig te rechtvaardigen is. Het westelijk deel van het schor is niet volledig vergelijkbaar met het oostelijk deel: de hoofdgeulen zijn er veel breder en de bodem is er zandiger. De habitat waarde van deze zandige geulen zal verschillen van de slibbige substraten in het oostelijk deel waar de stalen werden genomen.

Het schor van Saeftinghe vervult als kraamkamer voor de garnaalpopulatie een rol maar het relatief belang lijkt jaarlijks sterk te kunnen fluctueren. De precieze redenen voor het verschil tussen beide jaren blijft voorlopig onduidelijk. De variabiliteit in de jaarklassesterkte bepaalt in hoge mate het verschil in abundantie tussen 1990 en 1991. Op basis van de densiteitsgegevens in het schor verwacht men een zwakkere jaarklasse in 1991. De densiteiten in het subtidaal tijdens het najaar van 1991 zijn echter veel hoger dan in 1990. Een lagere predatiemortaliteit in het subtidaal kan de overleving van

de postlarvale garnalen bevorderen en medeverantwoordelijk zijn voor de hogere abundantie in het subtidaal in 1991. Omgekeerd kan een substantiële wijziging in de predatiemortaliteit in de krekten het relatief belang van het schorhabitat als kraamkamer veranderen. Naast predatie kunnen dan andere densiteitsafhankelijke mechanismen er voor hebben gezorgd dat de kraamkamerfunctie van het schor deels werd overgenomen door andere gebieden. Het schor als bevoordeeld biotoop voor de groei van postlarvale garnalen is niet onvervangbaar. In analogie met de zandige getijdenplaten van de Waddenzee zullen de getijdenplaten van de Westerschelde eveneens plaatsen zijn waar jonge garnalen opgroeien in het intertidaal. Garnaalpopulaties zijn afhankelijk van de oppervlakte aan intergetijden (Henderson & Holmes 1987). Gezien het grotere oppervlakte lijkt het waarschijnlijk dat deze zandbanken in absolute termen belangrijker blijven dan het schor. Enkel het aanwenden van eenzelfde staalnametechniek kan het relatief belang van de verschillende intergetijden aantonen.

Odum & Heald (1975), Nixon & Oviatt (1973) en Weinstein *et al.* (1980) stelden dat, met de emigratie van juveniele organismen die het schor als kraamkamer gebruiken, een deel van de schorproductie wordt geëxporteerd naar het aanpalende ecosysteem en daar een rol zal spelen in de voedselketens. Deze hypothese werd voor kinderkamerbiotopen van *Crangon crangon* reeds geopperd door Möller *et al.* (1985). Het belang van export van biomassa is, voor wat de garnaalpopulatie in Saeftinghe betreft, zeer klein en te verwaarlozen in het estuariene ecosysteem.

Hoofdstuk VI

VOORKOMEN, GROEI, PRODUKTIE, VOEDING EN CONSUMPTIE VAN DE BRAKWATERGRONDEL *POMATOSCHISTUS MICROPS* IN SCHORKREKEN VAN HET WESTERSCHELDE ESTUARIUM.

6.1 Samenvatting

Pomatoschistus microps is de meest abundante vissoort in de schorkreken van het Westerschelde estuarium. Juvenielen gebruiken het schorhabitat als kraamkamer vanaf juni tot aan het begin van de winter. Vanaf oktober daalt de abundantie in de schorkreken. Gelijktijdig stijgen de densiteit in het subtidaal. De groei van de juveniele grondels ligt hoog en stagneert tijdens de winter. De produktie van de juveniele grondels bedraagt ongeveer 50 mg ADW m⁻³. Wanneer de juveniele dieren tijdens het najaar naar het estuarium migreren ontstaat er een export van biomassa naar het estuariene ecosysteem. De produktie ligt echter te laag opdat deze export van schorproduktie een belangrijk rol zou spelen in het estuariene voedselweb. De adulte en de juveniele grondels komen met vloed in de schorkreken foerageren. Vooral *Corophium volutator*, *Nereis diversicolor* en *Neomysis integer*, die in hoge densiteiten in het schor voorkomen, zijn de meest genomen prooien. Deze prooien worden vooral in de magen van individuen die het schor verlaten, aangetroffen. Een stijging in de foerageeractiviteit kon worden aangetoond door een verhoging van het aantal prooien in de maag tijdens het verblijf op het schor. Deze stijging in de voedingsactiviteit ging niet altijd gepaard met een stijging in de maagvulling. Anderzijds ligt de vullingsindex van *P. microps* die in de schorkreken werden gevangen steeds hoog. Tijdens een getijdencyclus in het schor resulteert dit in een aanzienlijke consumptie van gemiddeld 8% ADW. Om de groei en produktie te handhaven kunnen de schorkreken noodzakelijke foerageergebieden zijn.

6.2 Inleiding

De brakwatergrondel *Pomatoschistus microps* is een zeer algemene vissoort van getijdengebieden en ondiepe biotopen zoals estuaria en schorkreken (Miller 1964, Jones & Miller 1966, Healey 1972). Als predator van infauna en als prooi voor vissen en vogels, neemt *P. microps* een belangrijke positie in in het estuariene voedselweb (Miller 1975, Doornbos & Twisk 1987). Verschillende aspecten van de biologie en de ecologie van deze grondelsoort zijn reeds uitgebreid gedocumenteerd. *P. microps* heeft een korte levensduur van ongeveer 18 maanden met een maximum van 25 maanden (Miller

1975, Fouda & Miller 1981). Tijdens de voortplantingsperiode van juni tot september produceert *P. microps* 8 tot 10 broedsels (Rogers 1989). Het opportunistische foerageergedrag resulteert in een sterk gevarieerd dieet waarmee *P. microps* zich weet aan te passen aan elke voedselsituatie (Magnhagen 1986, Antholz *et al.* 1991). De levensstrategie van deze grondel wordt algemeen gezien als een aanpassing tot het harde en onstabiele fysische milieu waarin de soort leeft (Fouda & Miller 1981).

In het Westerschelde estuarium komt *Pomatoschistus microps* sympatrisch voor met *P. minutus* en *P. lozanoi*. In de intergetijdenkreeken van de schorren in het estuarium zijn de twee laatste soorten occasioneel aanwezig terwijl de brakwatergrondel de visfauna domineert (Leloup & Konietzko 1956, Cattrijsse *et al.* 1994). Binnen de nektonfauna van het schor is *P. microps* een van de weinige soorten die het schorhabitat gebruiken tijdens de volledige levenscyclus. Zowel juveniele als adulte dieren zwemmen met het opkomende water de kreeken binnen. Juveniele dieren blijven bij laagwater overtijen in ondiepe poelen en schorpannen (Miller 1975, eigen observatie). Schorkreeken zijn dikwijls rijk aan infauna en een aantal vissoorten maakt van het kreekhabitat gebruik om er met elk tij te foerageren (Hodson *et al.* 1981, Weisberg *et al.* 1981, Morton *et al.* 1987, Rozas & LaSalle 1990). Schorkreeken kunnen op deze wijze noodzakelijke gebieden zijn om de groei en de populatie te onderhouden (Weisberg & Lotrich 1982).

De opzet van deze studie was een evaluatie te maken van het estuariene schorhabitat voor *Pomatoschistus microps*. De beschrijving van het seizoenale voorkomen en de voeding enerzijds en de berekening van de consumptie, de groei en de produktie in het schor anderzijds, geven een beeld van het belang van dit biotoop als kraamkamer en als foerageergebied voor de brakwatergrondel.

6.3 Materiaal en methoden

De evolutie van de densiteiten in beide schorren werd met het seizoenale abundantiepatroon van *Pomatoschistus microps* in het subtidaal van het estuarium vergeleken. Op 6 vaste monsterplaatsen tussen Hansweert en Bath werden tijdens de ganse studieperiode maandelijks stalen genomen met een 2 meter boomkor met een maaswijdte van 5mm (Hostens, K. unpubl. data).

De groei van *Pomatoschistus microps* in het schor van Saeftinghe werd beschreven met een Von Bertallanffy groeicurve. De berekening van de groeiparameters K (groeiconstante), L_{∞} (maximaal bereikbare lengte), C (seizoenale groeiamplitude) en WS (de winterstop of het moment waarop de groeistop begint), gebeurde met het ELEFAN IV programma (Gayanilo *et al.* 1989) waarin een gemodificeerde Von Bertallanffy formule wordt gebruikt die seizoenale oscillaties toelaat. Daartoe werden de waargenomen lengte-frequentie distributies eerst opgesplitst in verschillende cohortes volgens de methode van Battacharya.

Voor de grondelpopulatie in Saeftinghe werd de produktie ingeschat tijdens de juveniele fase (juni-december). De produktie werd berekend volgens Crisp (1984) waarbij N_t en N_{t+1} de densiteiten zijn van twee opeenvolgende staalnames en W_t en W_{t+1} de gemiddelde biomassa van een grondel.

$$P = \sum [(N_t + N_{t+1}) / 2 (W_{t+1} - W_t)]$$

Het dieet en de voedingsactiviteit van de grondels, die in de kreken van Waarde en Saeftinghe foerageren, werd op een kwantitatieve en kwalitatieve wijze bestudeerd. Voor Saeftinghe werden maaganalyses uitgevoerd bij grondels gevangen tijdens augustus, oktober en november 1990. In Waarde werden de maaginhouden van grondels onderzocht tijdens april en oktober van 1990 en 1991.

Bij grondels bestaat er geen anatomisch waarneembare grens tussen de maag en de darm. Bij de maaganalyses werd daarom het ganse gastero-intestinale kanaal onderzocht. Alleen het rectum dat door een sfincter van de darm wordt afgescheiden, werd niet ontleed. Alle prooien die in de magen aanwezig waren, werden geteld en, indien mogelijk, tot op soortsniveau gedetermineerd. Van alle grotere prooi-soorten zoals garnalen, Mysidacea, Isopoda, Amphipoda, Polychaeta en vissen werd het oorspronkelijk asvrijdrooggewicht met lengte-gewichtsregressies bepaald (Hamerlynck & Cattijssse 1994). De standaardlengte van deze prooien werd onder een dissectiemicroscop gemeten met behulp van een tekenspiegel. Aan kleinere prooi-items, zoals Copepoda en Megalopa larven, werd een individuele biomassa toegekend (Hamerlynck & Cattijssse 1994). Van prooien waarvoor er geen gewichtsregressie bestond (insectelarven) of die geen metingen toelieten (achtereinde van *Heteromastus filiformis*) werd het drooggewicht bepaald als benadering van de oorspronkelijke biomassa. De inhoud van elke maag werd gedroogd gedurende 2 uur op 110°C en daarna gewogen.

Als kwantitatieve gegevens werden het aantal prooien en de relatieve hoeveelheid voedsel dat op een bepaald moment in de magen aanwezig was, verzameld. Het gewicht van de maaginhoud werd als een percentage van het lichaamsgewicht uitgedrukt. (Berg 1979, Hyslop 1980). Dit gebeurde door de vullingsindex (FI) te bepalen bij elke vis. Berg (1979) definieerde de vullingsindex als

$$F.I. = \frac{S_i}{W_i} * 100$$

waarbij S_i het drooggewicht van de maaginhoud is en W_i het asvrijdrooggewicht van de grondel.

De vullingsindices van de eb- en vloedstalen werden met Mann-Withney U-tests vergeleken. Voor deze statistische analyse werden alle vullingsindices arcsin getransformeerd. Het gemiddeld aantal prooien per maag tijdens de verschillende eb- en vloedstalen werd eveneens met Mann-Withney U-tests vergeleken.

Kwalitatieve gegevens betroffen de analyse van het voedselspectrum. Het dieet en het belang van de verschillende prooigroepen en/of prooisoorten werden aan de hand van een numerieke en gravimetrische analyse beschreven. De numerieke samenstelling van het dieet geeft het procentuele aandeel van een prooi-soort of -groep weer, in het totaal aantal geconsumeerde prooien van alle onderzochte vissen. De gravimetrische analyse berekent het relatieve belang in de totaal geconsumeerde biomassa.

De consumptie tijdens het verblijf in het schor werd met het consumptiemodel van Eggers (1977) en het model van Elliot & Persson (1978) berekend. Het model van Eggers laat toe de dagelijkse consumptie van vissen te bepalen, onafhankelijk van het aantal genomen stalen. De consumptie wordt erin eenvoudig berekend als:

$$C = FI * E * T$$

met E de maagledigingssnelheid en FI de gemiddelde maagvulling. In het oorspronkelijk model is $T=24$. In het geval van Saeftinghe werd $T=7$, in het geval van Waarde werd $T=5$ omdat enkel de consumptie tijdens de foerageerperiode in het schor werd geschat. Het model van Elliot en Persson (1978) berekent de consumptie als:

$$C = \sum_{t=0}^{t=i} \frac{(FI_{t+1} - FI_t e^{-ET}) E T}{1 - e^{-ET}}$$

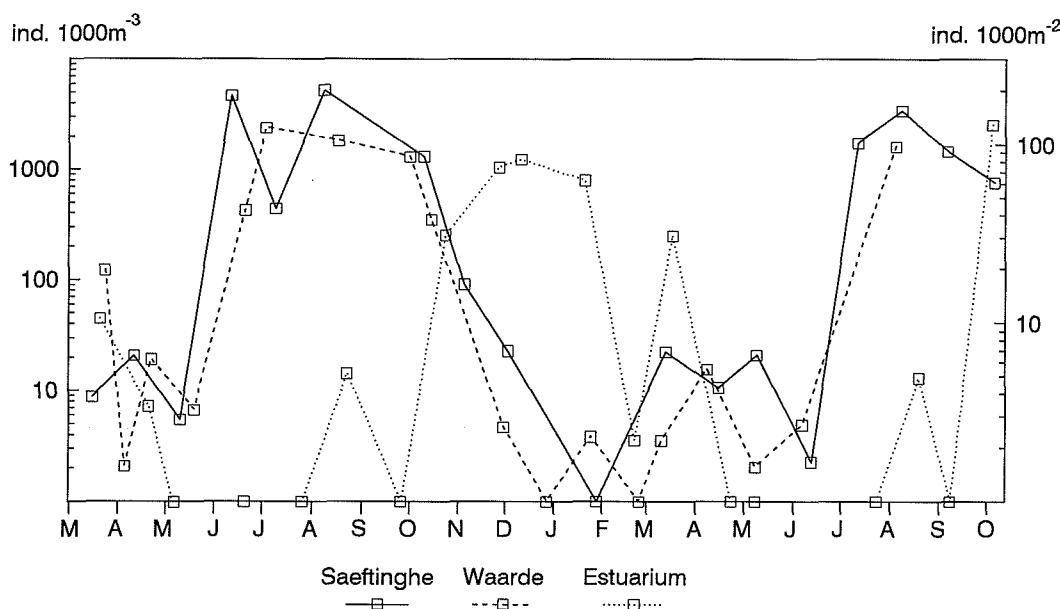
Hierin zijn FI_t en FI_{t+1} de gemiddelde maagvullingen tijdens twee opeenvolgende stalen en T de tijd tussen twee staalnames.

De maagledigingssnelheid E werd voor beide consumptiemodellen bepaald met het model van Andersen (1984) waarin de temperatuur en de lengte van de grondel de bepalende parameters zijn. Het model van Elliott en Persson veronderstelt dat de verschillende stalen met maximaal drie uur verschil werden genomen. Voor de gegevens van Waarde in april 1990 en april 1991 werd daarom geen berekening gemaakt. Ook voor het model van Eggers werden twee meetpunten als te weinig beschouwd om betrouwbare resultaten te leveren.

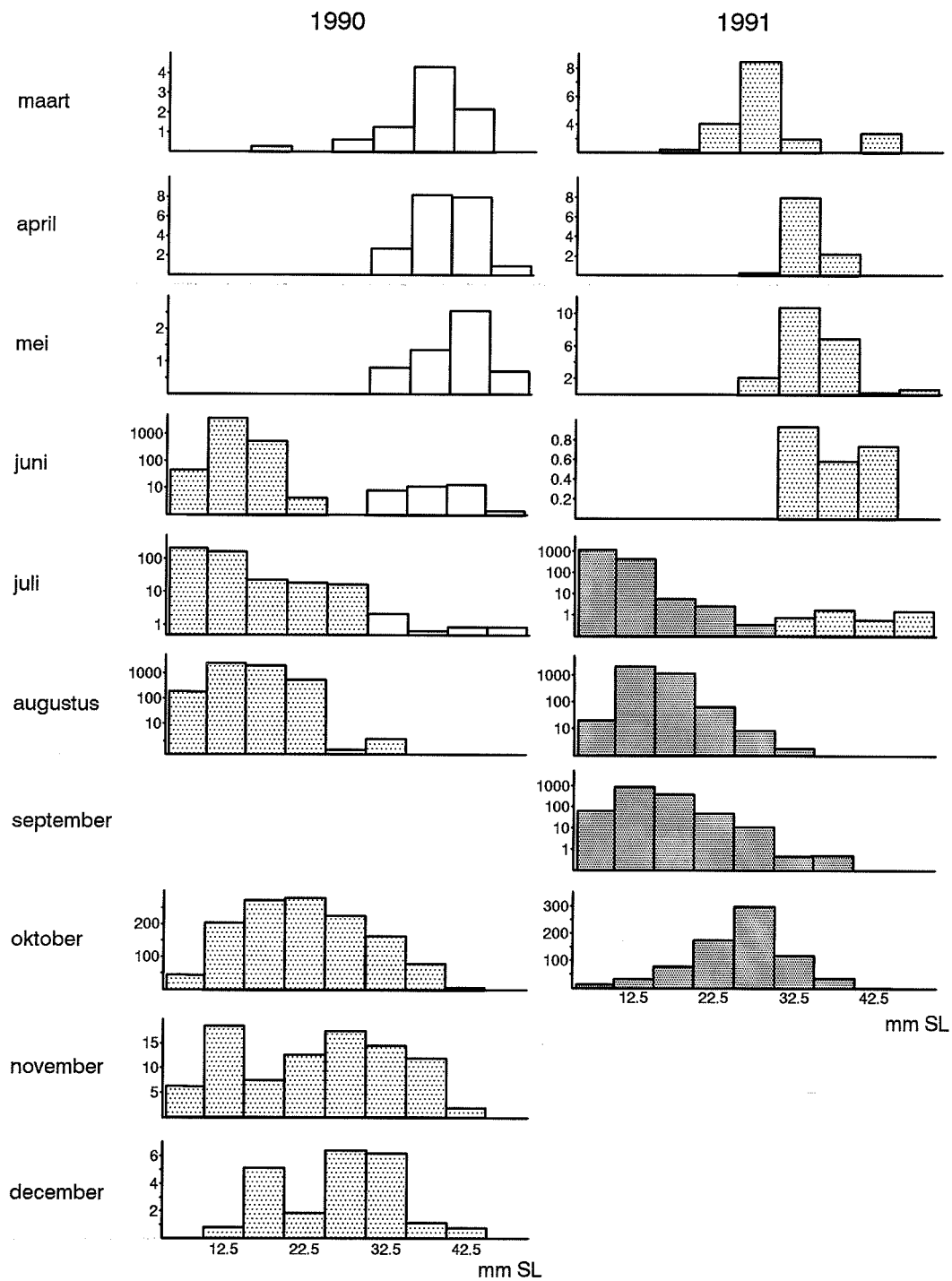
6.4 Resultaten

6.4.1 Abundantie, groei en produktie

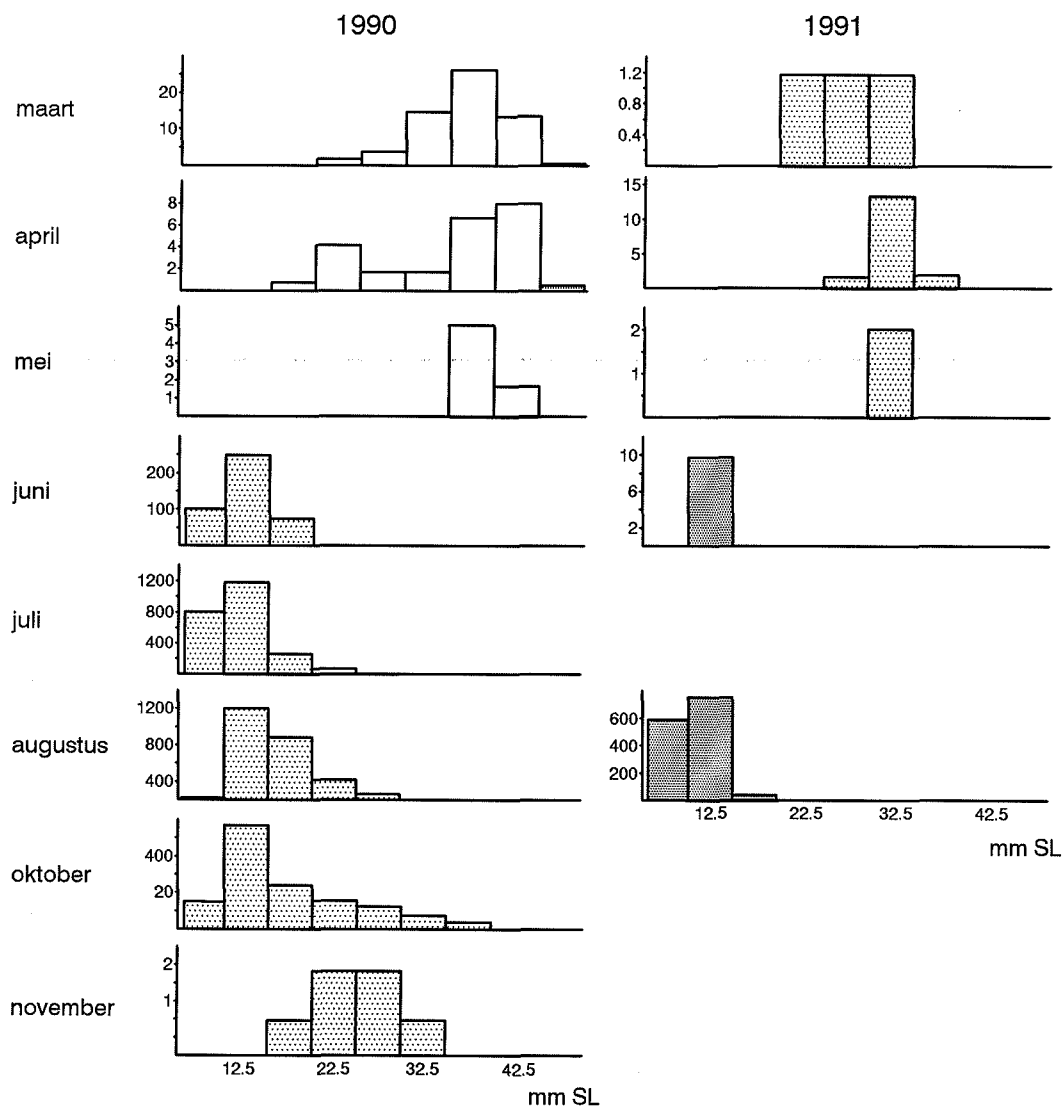
Tijdens de volledige levenscyclus en gedurende het ganse jaar gebruikte *Pomatoschistus microps* intensief het schorhabitat in de Westerschelde (Fig. 6.1). In de winter, wanneer de watertemperatuur tot een minimum terugliep, daalde de densiteit van de brakwatergrondels in het schorhabitat tot een minimum. In de kreek van Saeftinghe kwamen adulte individuen in lage densiteiten ($5\text{--}20\text{ ind./1000m}^3$) voor tot in de juli (Fig. 6.2). In Waarde verdwenen de adulte grondels vanaf juni (Fig. 6.3). De eerste juveniele grondels rekruteerden in het schormilieau bij het begin van de zomer. In Saeftinghe gebeurde dit in 1990 in juni, in 1991 in juli. In Waarde werden de eerste juveniele grondels in beide jaren in juni waargenomen. De gemiddelde lengte van deze postlarven bedroeg ongeveer 10mm SL. De densiteiten waarmee de juveniele grondels tussen juni-juli tot september in de kreek van beide schorren aggregaerden, bedroegen 1000 tot 5000 ind./1000m^3 (Fig 6.1). De modale lengte van de grondelpopulatie in het schor steeg naarmate het seizoen vorderde (Fig. 6.2, 6.3), maar de kleinste lengteklasse bleef steeds aanwezig. De bimodale lengte-frequentie verdeling in Saeftinghe tijdens november en december 1990 wees zelfs op een late broedgolf in het najaar. In de lengte-frequentie distributie van maart 1991 was die bimodaliteit niet meer te terug te vinden. De data van 1991 vertoonden een identiek beeld als in 1990. De densiteiten opgemeten in het voorjaar en tijdens de reproductieve fase bereikten in beide jaren en in beide schorren gelijkaardige waarden.



Figuur 6.1 Densiteitsverloop van *Pomatoschistus microps* in het Verdrongen Land van Saeftinghe en het schor van Waarde (ind. 1000 m³) en in het subtidaal van het estuarium (ind. 1000 m²).



Figuur 6.2 Lengte-frequentie distributie (aantal 1000 m³) van *Pomatoschistus microps* waargenomen in Saeftinghe tijdens maart 1990 tot oktober 1991. De verschillende jaarklassen zijn in grijsinten weergegeven.

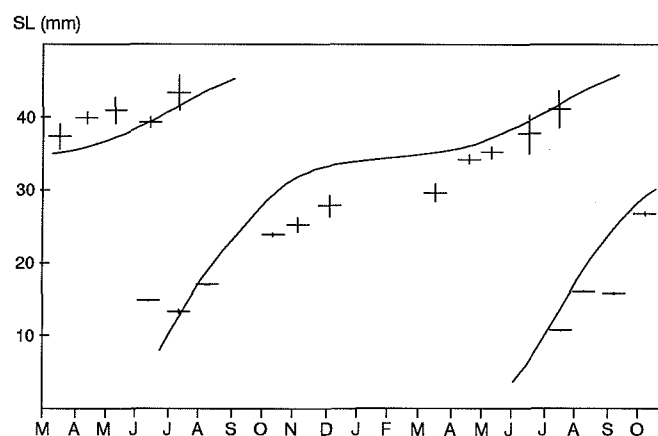


Figuur 6.3 Lengte-frequentie distributie (aantal 1000 m⁻³) van *Pomatoschistus microps* waargenomen in het schor van Waarde tijdens maart 1990 tot augustus 1991. De verschillende jaarklassen zijn in grijs tinten weergegeven.

In het subtidaal werd *Pomatoschistus microps* tijdens het voorjaar in lage aantallen aangetroffen (Fig 6.1). In juni en juli, wanneer de rekrutering in het schor begon, werden geen brakwatergrondels meer in het subtidaal waargenomen. Na de zomer steeg de abundantie vanaf oktober. Gedurende de hele winter bleef *P. microps* abundant in het subtidaal (80 ind. 1000m² in 1990, 195 ind. 1000m² in 1991.) Vanaf maart-april werden terug lage aantallen aangetroffen.

De groei van *Pomatoschistus microps* in het schor van Saeftinghe tijdens het tweede halfjaar verliep snel ($K=1.1$). In een tijdspanne van ongeveer 5 maanden bereikten de juveniele grondels een lengte van ongeveer 30mm SL (Fig. 6.4). Tijdens de winter trad er een duidelijke groeistop in. Na de winter groeiden de subadulte individuen nog tot een lengte van ongeveer 43mm SL. L_{∞} werd op 56mm SL geschat. De twee resterende parameters die het groeimodel beschrijven, het amplitude van de seizoenaal fluctuerende groei (C) en de winterstop (WS), bedroegen respectievelijk 1.0 en 0.1. De mate waarin de Von Bertalanffy groeicurve aan de waargenomen data beantwoordde (R_n), was hoog en bedroeg 0.57. Wanneer enkel de groei van de jaarklasse 1990-1991 werd berekend, daalde K tot 1.0. L_{∞} en C bleven respectievelijk op 56 mm SL en 1.0, terwijl WS steeg tot 1.0. R_n steeg in dat geval tot 0.65.

De productie tijdens de juveniele fase (juni-december) werd in 1990 geschat op 55.1 mg ADW/m³. Het gemiddeld vloedvolume van de kreek in Saeftinghe bedroeg tijdens de studieperiode ongeveer 20.000m³. De kreekoppervlakte achter de staalnameplaats werd op 20.000m² geschat. Bijgevolg bedraagt de produktie van de juveniele grondels in de kreek van Saeftinghe bij benadering 55.1 mg m⁻². Om beide jaren te vergelijken werd de produktie ook tussen juni en oktober berekend. In 1990 bedroeg de produktie in die tijdspanne 51.5 mg ADW m⁻³, in 1991 35.7 mg ADW m⁻³.



Figuur 6.4 Von Bertalanffy groeicurve zoals berekend met ELEFAN I voor de gegevens van Saeftinghe, en de gemiddelde standaardlengte ($\pm se$) van elke waargenomen lengte-frequentie distributie.

6.4.2 Voeding

6.4.2.1 Kwantitatief

De voedingsactiviteit en de maagvulling van de grondels vertoonden een weinig consistent beeld tijdens hun verblijf op het schor. De evolutie van het gemiddeld aantal prooien in de magen (Fig. 6.5) en van de vullingsindex (Fig. 6.6) gedurende de getijdencyclus varieerde sterk (Tabel 6.1, 6.2).

Tabel 6.1 Aantal geanalyseerde magen (a), gemiddelde standaardlengte ($\pm se$) (b), gemiddelde vullingsindex ($\pm se$) (c) en gemiddelde aantal items per maag ($\pm se$) (d) voor elk onderzocht uurstaal in Saeftinghe (vloedstalen F1 en F2, ebstalen E5, E6 en E7)

		F1	F2	E5	E6	E7
aug. 1990	(a)	20	20	20	20	14
	(b)	21.80 (± 0.33)	20.30 (± 0.29)	20.80 (± 0.46)	20.80 (± 0.18)	19.60 (± 0.27)
	(c)	1.56 (± 0.20)	3.01 (± 0.40)	5.28 (± 0.52)	2.81 (± 0.21)	2.44 (± 0.40)
	(d)	8.75 (± 2.99)	20.55 (± 5.31)	14.45 (± 1.91)	9.00 (± 1.10)	6.93 (± 0.99)
okt. 1990		15	15	15	15	15
		36.20 (± 0.30)	34.10 (± 1.00)	32.40 (± 0.79)	37.30 (± 0.49)	37.10 (± 0.42)
		6.29 (± 0.71)	3.08 (± 0.63)	4.46 (± 0.60)	3.30 (± 0.53)	1.61 (± 0.35)
		6.93 (± 0.99)	8.60 (± 1.50)	18.73 (± 3.21)	12.60 (± 1.38)	8.07 (± 1.24)
nov. 1990		15	8		15	15
		36.80 (± 0.61)	35.60 (± 1.58)		38.4 (± 0.93)	35.70 (± 0.74)
		3.51 (± 0.62)	4.15 (± 0.68)		3.80 (± 0.41)	3.48 (± 0.46)
		8.80 (± 1.63)	8.38 (± 1.15)		20.40 (± 3.00)	12.13 (± 1.45)

In Saeftinghe steeg het gemiddeld aantal prooien per maag significant tijdens de migratie in het schor, maar kende ook een significante daling voor het verlaten van de kreek. In augustus 1990 viel de stijging in het aantal prooien in de ebstalen E5 en E6 (F1 vs. E5 $p < 0.001$, F1 vs. E6 $p < 0.05$). Het aantal prooien daalde terug significant in het staal E7 (E5 vs. E7 $p < 0.01$). In oktober 1990 werd er eenzelfde evolutie waargenomen; een stijging na hoogwater (F1 vs. E5 $p < 0.001$, F1 vs. E6 $p < 0.01$, F2 vs. E5 $p < 0.01$, F2 vs. E6 $p < 0.05$) en terug een daling tijdens de volgende uren (E5 vs. E7 $p < 0.01$, E6 vs. E7 $p < 0.05$). Ook in november 1990 was de stijging in het gemiddeld aantal prooien waar te nemen tijdens het voorlaatste ebstaal (F1 vs. E6 $p < 0.01$, F2 vs. E6 $p < 0.05$). Toen lag het aantal prooien terug lager tijdens het laatste ebstaal (E6 vs. E7 $p < 0.05$). Wanneer de gegevens van de vloedstalen gezamenlijk met de gegevens van alle ebstalen werden vergeleken, bleken tijdens oktober en november de grondels meer prooien in hun maag te hebben bij het verlaten van het schor. In augustus werd er geen zo'n verschil waargenomen tussen vloed en eb.

Tabel 6.2 Aantal geanalyseerde magen (a), gemiddelde standaardlengte ($\pm se$) (b), gemiddelde vullingsindex ($\pm se$) (c) en gemiddelde aantal items per maag ($\pm se$) (d) voor elk onderzocht uurstaal in Waarde (vloedstalen F1 en F2, ebstalen E3, E4 en E5)

		F1	F2	E3	E4	E5
apr. 1990	(a)	10				10
	(b)	41.30 (± 0.70)				40.3 (± 0.70)
	(c)	1.53 (± 0.33)				2.11 (± 0.48)
	(d)	10.50 (± 1.11)				24.6 (± 8.60)
okt. 1990		10	3	3	10	10
		34.90 (± 0.67)	31.30 (± 2.19)	32.70 (± 1.76)	33.10 (± 1.26)	35.30 (± 0.86)
		10.64 (± 2.11)	5.01 (± 2.58)	11.38 (± 2.31)	5.34 (± 1.02)	7.93 (± 1.06)
		6.00 (± 0.88)	14.00 (± 5.69)	16.30 (± 3.84)	11.30 (± 1.69)	9.70 (± 1.82)
apr. 1991		9				9
		31.11 (± 0.72)				35.00 (± 0.82)
		2.41 (± 0.68)				3.02 (± 0.73)
		5.33 (± 1.00)				25.44 (± 6.70)
okt. 1991		10	8		8	11
		36.90 (± 0.55)	35.63 (± 1.02)		36.38 (± 0.84)	35.8 (± 0.93)
		1.19 (± 0.42)	1.64 (± 0.89)		7.64 (± 1.82)	6.93 (± 2.43)
		5.00 (± 1.29)	3.63 (± 1.15)		7.63 (± 2.09)	9.73 (± 2.26)

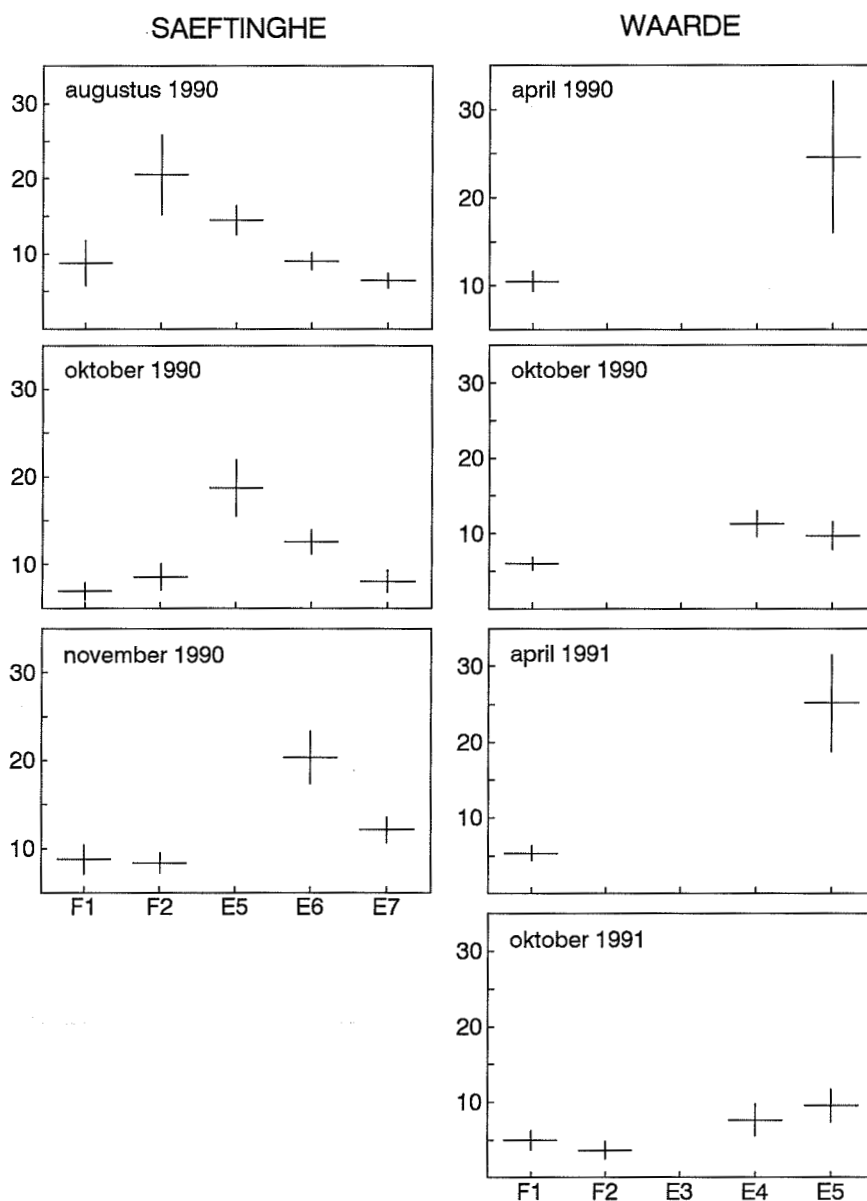
In Waarde bleef het aantal prooien per maag ongewijzigd tijdens april 1990 en oktober 1991. In april 1991 was er een significante stijging bij het verlaten van de kreek (F1 vs. E5 $p < 0.01$). In oktober 1990 was er enkel een verschil tussen F1 en E4 ($p < 0.05$). Wanneer alle ebstalen en alle vloedstalen gezamenlijk werden vergeleken, bleek zowel in oktober 1990 als in oktober 1991 het aantal prooien per maag gestegen te zijn tijdens het verlaten van het schor ($p < 0.05$).

De vullingsindex bereikte in Saeftinghe in augustus 1990 een maximale waarde in het staal E5 (F1 vs. E5 $p < 0.001$, F2 vs. E5 $p < 0.01$). De vullingsindex van E6 was nog steeds hoger dan F1 ($p < 0.01$) maar reeds significant lager dan E5 ($p < 0.001$). Tijdens E7 werd een nog lagere maagvulling geobserveerd (E5 vs. E7 $p < 0.001$). In oktober daalde de vullingsindex betekenisvol tussen het eerste en het tweede vloedstaal (F1 vs. F2 $p < 0.01$). Ook tijdens de volgende stalen bleef de vullingsindex significant dalen (F1 vs. E7 $p < 0.001$). In november 1990 trad er gedurende de ganse getijdencyclus geen verandering op in de maagvulling. Wanneer enkel een onderscheid tussen vloed- en ebstalen werd gemaakt, bestond er in augustus 1990 een significante stijging tijdens eb ($p < 0.001$). In oktober en november konden er ook op deze wijze geen significante wijziging in de maagvulling worden waargenomen bij het verlaten van het schor.

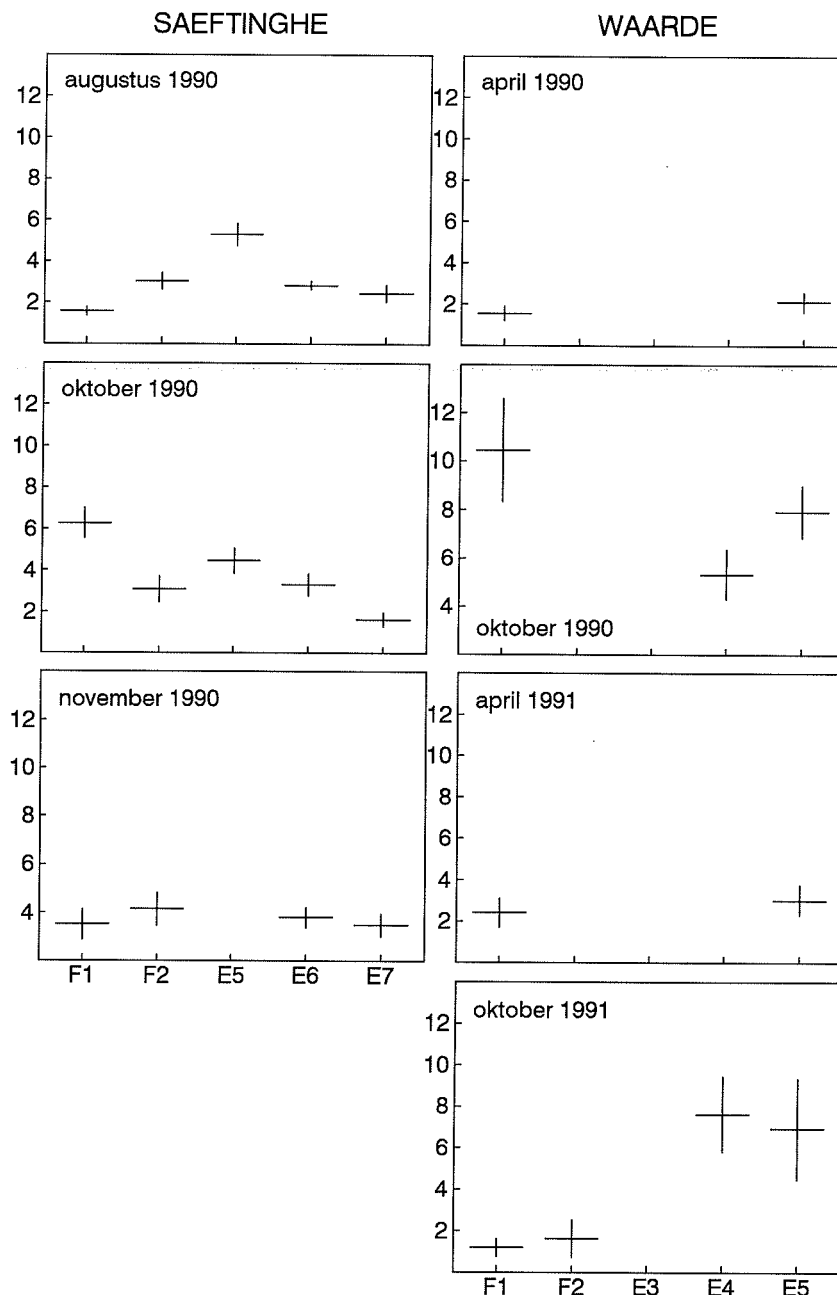
In Waarde werd enkel in oktober 1991 een significante stijging in de maagvulling waargenomen bij grondels die het schor verlaten met eb (F1, F2 vs. E4, E5 $p < 0.001$). Net als in Saefinghe was de FI in oktober 1990 het hoogst tijdens het eerste vloedstaal en trad er reeds een significante daling op tussen F1 en E4 ($p < 0.05$). In april 1990 en april 1991 kon geen verandering in de vullingsindices worden waargenomen.

Ondanks de afwezigheid van een vast patroon in de verandering van de maagvulling tijdens het verblijf op het schor, lag de vullingsindex in de meeste maanden hoog. In Waarde in oktober 1990, wanneer geen verandering kon worden vastgesteld, bereikte de FI uitzonderlijk hoge waarden van meer dan 10%.

De hoge vullingsindices leidden tot hoge consumptiewaarden. Beide consumptiemodellen schatten de consumptie tijdens het verblijf op het schor verschillend in. In Saeftinghe schommelde de consumptie tussen 1.10 en 14.1 % van het lichaamsdrooggewicht. In Waarde lagen de schattingen, afhankelijk van het gebruikte model, tussen 4.3 en 13.9 % (Tabel 6.3).



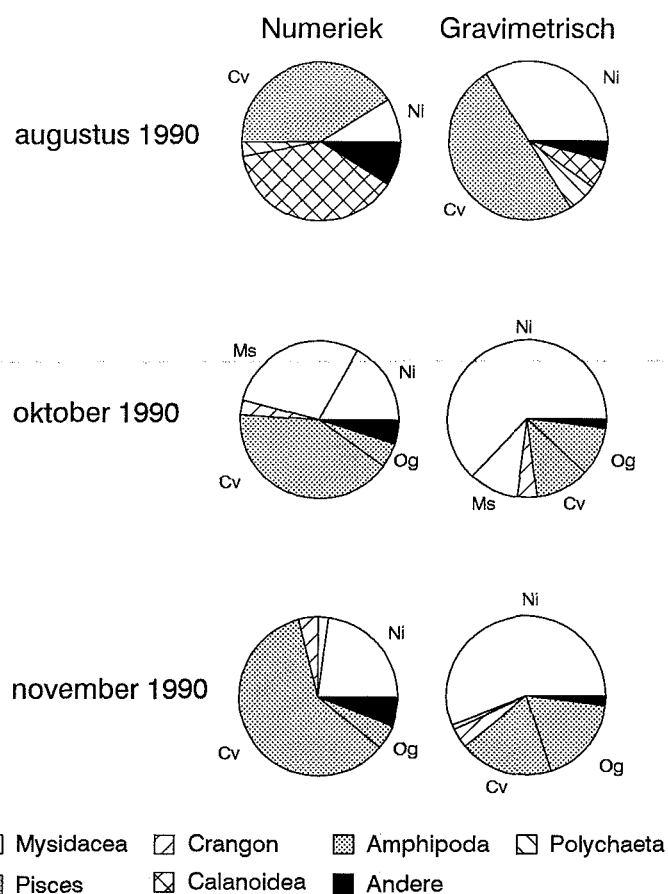
Figuur 6.5 Verloop van het gemiddeld aantal genomen prooien (\pm se) gedurende een getijdencyclus. De vloed- en ebstalen zijn respectievelijk met F en E aangeduid.



Figuur 6.6 Verloop van de gemiddelde vullingsindex (\pm se) gedurende een getijdencyclus. De vloed- en ebstalen zijn respectievelijk met F en E aangeduid.

6.4.2.2 Kwalitatief

Brakwatergrondels die in de schorkreken kwamen foerageren, aten vooral amphipoden, mysidaceën, polychaeten en calanoiden. Naast deze prooien werden ook harpacticiden, isopoden, *Crangon crangon* en juveniele vissen gegeten. De prooisamenstelling varieerde sterk van maand tot maand. Zelfs tussen twee

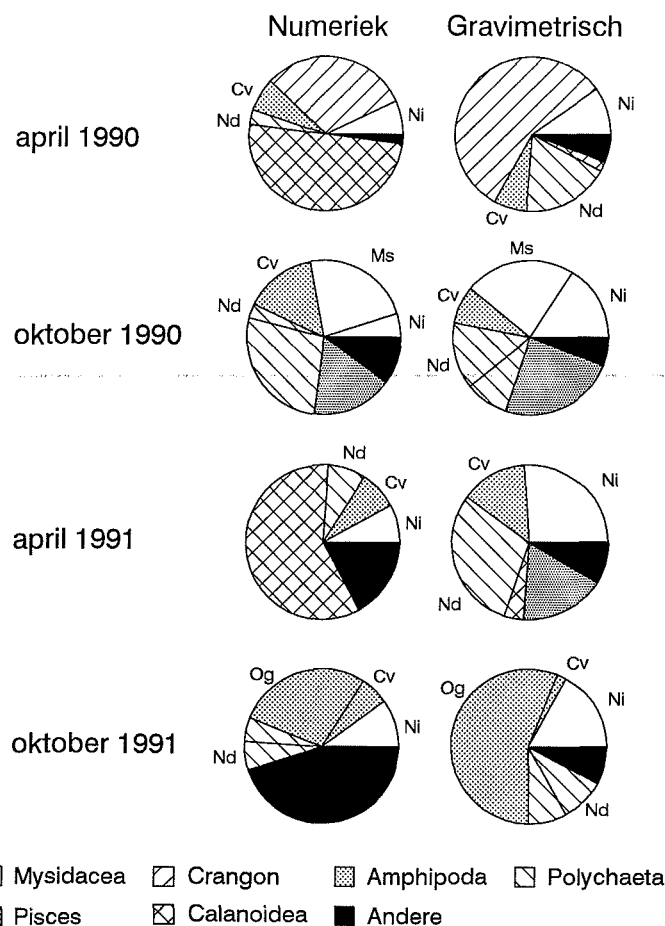


Figuur 6.7 Numerieke en gravimetrische analyses van de maaginhouden van *Pomatoschistus microps* in Saeftinghe (Cv *Corophium volutator*, Og *Orchestia gammarellus*, Ni *Neomysis integer*, Ms *Mesopodopsis slabberi*, Nd *Nereis diversicolor*).

opeenvolgende uurstalen werden grote verschillen waargenomen. Appendix E geeft een volledig overzicht van alle prooien die in beide schorren werden aangetroffen.

In Saeftinghe waren de belangrijkste prooien van *Pomatoschistus microps* de aasgarnalen *Neomysis integer* en *Mesopodopsis slabberi* en de amphipoden *Corophium volutator* en *Orchestia gammarellus* (Fig 6.7). Sleutelprooien zijn *C. volutator* en *N. integer* die zeer regelmatig in de magen werden aangetroffen en tevens een belangrijk aandeel hadden in de totale geconsumeerde biomassa. In augustus 1990 kwamen Calanoidea veel voor in de magen maar hadden gravimetrisch geen belang voor de jonge grondels.

In Waarde was de prooisamenstelling van de maaginhouden veel gevarieerder (Fig. 6.8). Calanoidea werden in april 1990 en april 1991 zeer veel gegeten door de adulte grondels maar deze kleine prooien leverden geen belangrijke bijdrage tot de energetische waarde van het totale dieet. Polychaeta, in het bijzonder *Nereis diversicolor*, zijn ondanks het lagere numerieke aandeel in het dieet, gravimetrisch wel



Figuur 6.8 Numerieke en gravimetrische analyses van de maaginhouden van *Pomatoschistus microps* in Waarde (Cv *Corophium volutator*, Og *Orchestia gammarellus*, Ni *Neomysis integer*, Ms *Mesopodopsis slabberi*, Nd *Nereis diversicolor*).

belangrijk. In april 1990 is ongeveer één op vier prooien *Crangon crangon* wat de helft van alle geconsumeerde biomassa vertegenwoordigde. Aasgarnalen en amphipoden bleven tijdens deze maanden belangrijke prooien. Postlarvale bot *Pleuronectes flesus*, kwam in april 1991 regelmatig voor in het dieet en leverde een redelijke bijdrage tot de totale geconsumeerde biomassa. Het numerieke aandeel van deze kleine platvisjes was zeer laag. Het omgekeerde gebeurde met de cyprislarven van Cirripedia, Nematoda, Harpacticoidea en Oligochaeta. Deze prooien werden in april 1991 veel meer gegeten dan in de andere maanden, maar betekenden niets in het gravimetrisch spectrum. De resultaten van oktober 1990 en 1991 bevestigen zowel het belang van Mysidacea, Amphipoda en Polychaeta als de variatie in het dieet. In oktober 1990 zijn juveniele harders (*Chelon labrosus*) en grondels veel voorkomende prooien. In oktober 1991 werden zeer veel nematoden en isopoden (*Eurydice pulchra* en *Lekanesphaera rugicauda*) in de magen aangetroffen. Enkel de isopoden wogen in de gravimetrische

analyse door. De consumptie van een behoorlijk aantal *Orchestia gammarellus* leverde toen een aanzienlijke energiebron.

Corophium volutator was zowel in Saeftinghe als in Waarde beter vertegenwoordigd in de magen tijdens eb dan tijdens vloed. In Waarde was deze trend ook waar te nemen voor *Nereis diversicolor*

Tabel 6.3 Consumptie van brakwatergrondels tijdens het verblijf in de schorkreken volgens het model van Eggers (1977) en Elliott & Persson (1979).

	Eggers	Elliott & Persson
Waarde okt '90	13.89	5.10
Waarde okt '91	8.87	11.15
Saeftinghe aug '90	12.51	14.06
Saeftinghe okt '90	6.75	1.10
Saeftinghe nov '90	4.98	4.35

6.5 Discussie

Pomatoschistus microps domineert de ichtyofauna van het schor van Saeftinghe en van Waarde (Hoofdstuk II). De twee andere grondelsoorten, die zeer abundant zijn in het estuarium, *P. minutus* en *P. lozanoi*, komen slechts occasioneel en in lage densiteiten voor in het schorhabitat. In het subtidaal komt *P. microps* in veel lagere aantallen voor dan *P. minutus* en *P. lozanoi* (Hamerlynck *et al.* 1993a, zie ook Claridge *et al.* 1985, Doornbos & Twisk 1987). Volgens Fonds & Veldhuis (1973) heeft *P. microps* een bredere tolerantie voor sterke saliniteits- en temperatuursfluctuaties dan *P. minutus* en is ze dus beter aangepast aan het intertidale milieu. De hogere densiteiten van *P. microps* in het intertidaal kunnen het gevolg zijn van competitie met de twee andere soorten, vnl. met *P. minutus* (Edlund & Magnhagen 1981). *P. minutus* wordt geacht dominant te zijn zodat, bij sympatrisch voorkomen, *P. microps* naar het intertidaal habitat wordt verdreven (Magnhagen & Wiederholm 1982a). Volgens deze auteurs is habitatsegregatie belangrijker dan voedselsegregatie voor de coëxistentie van beide soorten.

Het seizoenale voorkomen van de brakwatergrondels in de schorkreken langs de Westerschelde stemt volledig overeen met observaties in andere gebieden. Bij dalende temperaturen migreert *Pomatoschistus microps* naar diepere biotopen (Jones & Miller 1966, Healey 1972). Deze wintermigraties vatten aan wanneer de temperatuur in de intergetijden beneden 5°C daalt (Claridge *et al.* 1985). Tijdens januari werd in Saeftinghe een minimum van 6°C opgemeten. In Waarde daalde tijdens januari en

februari de temperatuur tot minima van respectievelijk 5 en 2°C. Na de winter, tijdens maturatie, komen de brakwatergrondels in lage aantallen terug naar het intertidaal om te reproduceren (Miller 1964, Jones & Miller 1966, Miller 1975). Hoewel de krekten van Saeftinghe en Waarde voldoende potentiële nestmogelijkheden bevatten, werden in de onderzochte krekten geen nesten gevonden. In de schorpannen en in de diepere poelen in de krekten werden in het voorjaar adulte *P. microps* tijdens laagwater aangetroffen. In dit microhabitat komen ook de juveniele grondels vanaf juni tot in het najaar in hoge densiteiten voor. In deze ondiepe plassen werden evenmin nesten aangetroffen ondanks de aanwezigheid van schelpen van *Mya arenaria* in de krekten. Het zeer dynamische karakter van de kreekbodem, waarbij plassen en poelen soms zeer tijdelijk bestaan, kan een beperking voor goede nestmogelijkheden vormen. Indien *P. microps* enkel in het intertidaal nesten bouwt (Jones & Miller 1966) dan zullen het slik en de getijdenplaten zeker extra nestruimte moeten bieden om de hoge densiteiten aan juveniele grondels in de krekten te kunnen verklaren.

Het broedseizoen van *Pomatoschistus microps* duurt van mei-juni tot augustus-september (Rogers 1988a). Na een larvale ontwikkeling van 6 tot 9 weken (Jones & Miller 1964) rekruteren de eerste juvenielen, in overeenstemming met de meeste studies in juni in de schorkrekten (Miller 1975, Fouda & Miller 1981, Claridge & Potter 1985, Doornbos & Twisk 1987). De gemiddelde lengte van deze vroege postlarven bedraagt ongeveer 10mm SL. De juveniele grondels worden dus onmiddellijk na de larvale metamorfose in de krekten waargenomen (Russell 1976). Tijdens de reproductieve fase produceert *P. microps* 6 tot 10 broedsels (Rogers 1988a, Rogers 1989). Deze ononderbroken reproductie zorgt tussen juni en september voor een constante aanwas van de juveniele populatie. De abundantie van de juvenielen en de aanwezigheid van de kleinste lengteklassen blijft daardoor gehandhaafd tijdens de zomer.

De verschillende cohortes die uit de opeenvolgende broedsels voortvloeien, zijn niet te volgen in deze data set. Strikt genomen zou de groeicurve moeten worden opgesteld aan de hand van data van één bepaalde cohorte. Het valt te betwijfelen of de verschillende cohortes van elkaar zouden zijn te onderscheiden met een regelmatigere staalname. De groei van de juveniele grondels verloopt in overeenstemming met de beschrijvingen van Miller (1975) en Fouda & Miller (1981) voor estuariene en kustpopulaties van Engeland, maar een stuk trager dan in de populatie in het Grevelingenmeer (Doornbos & Twisk 1987). De groeistop die optreedt tijdens de winter werd eerder beschreven (Healey 1972, Fouda & Miller 1981). De groeistop die tijdens de zomer bij adulten bestaat kon in deze dataset niet worden geobserveerd. Deze zomergroeistop is volledig te wijten aan de reproductieve investeringen van *Pomatoschistus microps* (Fouda & Miller 1981, Rogers 1988b).

Het merendeel van de produktie wordt voor de winter geleverd door de juvenielen (Doornbos & Twisk 1987). De produktie van de juveniele grondels ligt in vergelijking met andere studies laag. Produktieschattingen van *Pomatoschistus microps*

variëren tussen 10 en 600 mg ADW m⁻² j⁻¹ (Doornbos & Twisk 1987) en kunnen jaarlijks sterk wijzigen (Pihl & Rosenberg 1982). Tussen 1990 en 1991 daalde de produktie ongeveer met 30%. Nog voor de winter verlaten de juveniele grondels het schor en vervoegen ze de adulte estuariene populatie die foerageermigraties onderneemt in de schorkreken. De produktie van de juvenielen mag in deze optiek als een export van schormateriaal naar het estuarium worden beschouwd. Dit betekent voor het ganse schor (totaal kreekvolume 10 x 10⁶ m³, Krijger 1993) een totale biomassa van ca. 500 kg ADW. Net als voor de garnaal *Crangon crangon* is dit een te verwaarlozen hoeveelheid ten opzichte van de estuariene secundaire produktie (Hoofdstuk II). Er is dus voor wat *P. microps* betreft geen significante export van schorproduktie naar het estuarium toe tijdens de rekrutering naar de adulte populatie.

In november en december 1990 was er in de lengte-frequentie verdeling van de juveniele grondels, een duidelijke bimodaliteit waar te nemen. Met de methode van Battacharya voor het scheiden van overlappende distributies, kon geen verschil worden aangetoond tussen beide modaliteiten. De aanwezigheid van de zeer kleine lengteklassen in november veronderstelt een reproductieve activiteit tenminste tot in september. De aanwezigheid van een cohorte tijdens het late najaar werd ook waargenomen door Pihl & Rosenberg (1982) en Doornbos & Twisk (1987). In de herfst treedt er een hoge mortaliteit op bij de adulte grondels (Miller 1975, Fouda & Miller 1981), hoofdzakelijk te wijten aan de zeer hoge reproductieve inspanningen (Rogers 1988b). De laatste waarnemingen van adulte grondels in het schor gebeurde in Saeftinghe in beide jaren in juli. Het valt echter te betwijfelen of alle adulte grondels reeds gestorven zijn voor het einde van de zomer. Indien de laatste larven in september werden geboren, dan moeten de juvenielen na een ontwikkelingsperiode van ca. 6-9 weken in november in de kreek aanwezig zijn. In augustus en september moeten er dus nog voldoende adulten aanwezig zijn geweest in het schor of in andere intertidale biotopen om de late reproductiegolf te kunnen leveren. Deze cohorte blijkt helemaal verdwenen te zijn in het voorjaar. De predatie van de grotere juvenielen op deze late cohorte was laag in Saeftinghe, maar in Waarde werden tijdens oktober 1990 gemiddeld 1,3 grondels per maag aangetroffen. Een dergelijke late reproductieve inspanning kan de populatie uiteindelijk weinig opleveren en gaat mogelijks grotendeels verloren (Doornbos & Twisk 1987). De kleinere subadulte grondels kunnen in het voorjaar ook vlugger terugkeren naar het intertidaal. De afwezigheid van grotere lengteklassen in de schorkreken tijdens maart tot april, verklaart dan dat de bimodale verdeling van het najaar 1990 in 1991 niet meer werd waargenomen.

In de krekken van de schorren in het oostelijk deel van de Westerschelde komen de aasgarnalen *Neomysis integer* en *Mesopodopsis slabberi* soms in zeer hoge densiteiten voor (Cattrijsse *et al.* 1994). In Saeftinghe zijn hun densiteiten hoger dan in Waarde (Hoofdstuk II). Dit kan een verklaring geven voor het meer gevarieerd dieet in Waarde. Aasgarnalen zijn voor de grondels energetisch waardevolle prooien. De hogere densiteiten in Saeftinghe veroorzaken een lagere prooiselectiviteit. Bij lagere

prooidensiteiten jaagt *Pomatoschistus microps* actiever en minder selectief (Magnhagen 1986). Ook *Corophium volutator* is een prooi die gravimetrisch belangrijk is en in hoge densiteiten in de schorkreken aanwezig is. Deze soort komt in beide schorren in vergelijkbare densiteiten voor. In Saeftinghe is *C. volutator* steeds een belangrijke prooi terwijl het belang van deze soort in Waarde sterk wisselt. Anderzijds zijn *Nereis diversicolor* en andere polychaeten enkel belangrijk in Waarde. *P. microps* is een opportunistische predator die enkel op de dichtsbijzijnde prooien jaagt, onafgezien van de soort of de grootte (Magnhagen & Wiederholm 1982b). De variaties in het dieet verklaren kan dus niet enkel op basis van de relatieve abundanties van de prooien maar benodigt extra informatie over de activiteit van de prooien. Zo is *C. volutator* een typisch bentische amphipode die veelvuldig in de nektonstalen werd aangetroffen. De hoge zwemactiviteit maakt deze soort duidelijk kwetsbaar voor predatie. Het foerageergedrag van vissen is zodanig dat prooi concentraties herkend en gebruikt worden om tot een efficiënte consumptie te komen (McCall & Fleeger 1993). Ook *P. microps* past zich duidelijk snel aan aan elke situatie. Flexibiliteit in het foerageergedrag t.o.v. het prooiaanbod, is een belangrijke adaptatie voor soorten die in een sterk veranderlijk milieu leven (Kieffer & Colgan 1993).

De grondels verhogen hun foerageeractiviteit wanneer ze de kreken met het opkomende tij binnenzwemmen maar een vermeerdering van het aantal prooien resulteert niet noodzakelijk in een stijging van de vullingsindex. Zo aten de grondels in april 1990 en april 1991 vooral Calanoidea. Ondanks een significant hogere aantallen prooien per maag zal een dieet gebaseerd op deze kleine prooien weinig aanleiding geven tot een hogere vullingsindex. Anderzijds kan een verhoogde vullingsindex reeds het resultaat zijn van de consumptie van een paar aasgarnalen. De gegevens wijzen op een zeer hoge inname van biomassa door de grondels in het schorhabitat: de vullingsindex bedraagt meestal 2 tot 4 en bereikt pieken van 7 tot meer dan 10. Voor *Pomatoschistus minutus* rapporteerden Hamerlynck & Cattijssse (1994) vullingsindices die gedurende de verschillende seizoenen nooit meer bedragen dan 0.6. Bij juveniele *P. lozanoi* observeerden Hamerlynck *et al.* (1993c) tijdens 24h cycli een vullingsindex die schommelt tussen 0.1 en 1.5. Ook Antholz *et al.* (1991) vermeldde voor *P. microps*, zowel in het voorjaar als in het najaar, vullingsindices die gemiddeld 2 tot 3 bedragen maar nooit hoger liggen dan 4.

Healey (1972) observeerde bij *Pomatoschistus microps* meer voedsel in de magen na hoogwater en een verhoging in de voedingsactiviteit wanneer het water steeg over slib- en zandbanken. De brakwatergrondels bereiken dus een maximale voedingsactiviteit tijdens hoogwater. Het water stroomt pas enkele uren voor hoogwater de schorkreken binnen. De grondels foerageren dan reeds een tijdje. De daling in het aantal genomen prooien en in de vullingsindices kan dus volledig verklaard worden door een tidale foerageeractiviteit die afneemt na hoogwater. Ook het feit dat de staalnameplaats een eind verwijderd ligt van de schorrand kan ervoor hebben gezorgd dat de verschillen in maagvulling kleiner waren dan verwacht.

Wanneer de voedingsactiviteit maximaal wordt tijdens het verblijf in het schorhabitat dan zou *Pomatoschistus microps* tweemaal tijdens een etmaal tot een consumptie komen van gemiddeld 8% ADW. Volgens Magnhagen & Wiederholm (1982b) en Antholz *et al.* (1991) is *P. microps* een dagactieve soort zodat het minder waarschijnlijk lijkt dat ook 's nachts een dergelijke consumptie zou worden bereikt. In vergelijking met *Fundulus heteroclitus*, een schor residente soort van Noordamerikaanse schorren, kan de voeding vooral overdag plaatsvinden en 's nachts een minder uitgesproken karakter dragen (Weisberg *et al.* 1981, Kneib 1986). Voor een aantal vissoorten zijn schorkreken inderdaad foerageergebieden (Kleypas & Dean 1983, Rozas & LaSalle 1990). De afhankelijkheid of het energetisch voordeel van zo'n habitat voor vissen werd slechts eenmaal aangetoond en dit voor *F. heteroclitus* (Weisberg & Lotrich 1982). Het voedselaanbod in het subtidaal was er onvoldoende om de populatiegrootte, de groei en de produktie te handhaven. Net zoals *F. heteroclitus* is *P. microps* een snelgroeiende en kortlevende soort met een duidelijke r-levenstrategie (Kneib 1986, Fouda & Miller 1981). De produktie van *P. microps* kan, in analogie met *F. heteroclitus*, mogelijks enkel in stand worden gehouden wanneer van de hoge prooidensiteiten en de hoge infaunaproduktie in de intertidale schorkreken gebruik kan worden gemaakt.

Hoofdstuk VII

VOORKOMEN EN VOEDING VAN DE ZEEBAARS *DICENTRARCHUS LABRAX* IN DE KREKEN VAN HET VERDRONKEN LAND VAN SAEFTINGHE.

7.1 Samenvatting

Maandelijks staalnames in een getijdenkreek van Het Verdrunken Land van Saeftinghe hebben aangetoond dat 0+ zeebaars, *Dicentrarchus labrax*, vanaf het begin van de zomer tot in het najaar in hoge aantallen in de schorkreken aanwezig is. Naar de winter toe liepen de aantallen terug omdat de juvenielen langzaam uit het estuarium migreren. De groeisnelheid tijdens deze eerste levensfase lag zeer hoog. In juli bedroeg de gemiddelde standaardlengte ongeveer 20 mm standaardlengte terwijl in het najaar de juveniele zeebaarzen reeds 60 mm groot waren.

De gemiddelde maaginhoud van individuen die met vloed werden gevangen, werd vergeleken met de maaginhoud van dieren die het schor met eb buitenzwommen. Met het tij kwamen de zeebaarzen foerageren op het schor. In drie van de vier maanden werden tijdens de ebstalen significant meer prooien in de magen aangetroffen. Ook was er met een langer verblijf op het schor een significante stijging in de vullingsindex waar te nemen. De aasgarnalen *Neomysis integer* en *Mesopodopsis slabberi* en de amphipoden *Corophium volutator* en *Orchestia gammarellus* waren de voornaamste prooien. Het kwalitatieve verschil in maaginhoud tussen de zeebaarzen die het schor binnenzwemmen en die die het schor verlaten kon met een canonische analyse worden aangetoond. De samenstelling van het dieet wijzigde duidelijk in functie van de verblijfsduur op het schor. Ook bestond er een ontogenetische verschuiving in het dieet. De genoemde prooien zijn vaak in hoge densiteiten op het schor aanwezig. Het is niet denkbeeldig dat *D. labrax* in het schor relatief eenvoudiger zijn prooien kan bemachtigen. Zeebaarzen kunnen tijdens hun eerste levensjaar tenminste gedeeltelijk afhankelijk zijn van schorkreken om aan hun hoge energiebehoeften (hoge groeisnelheid) te kunnen voldoen.

7.2 Inleiding

De meest stroomopwaartse delen van estuaria zijn voor juveniele zeebaars levensbelangrijke kraamkamers (Kennedy & Fitzmaurice 1972, Claridge & Potter 1983, Aprahamian & Barr 1985, e.a.). De groei van postlarvale en juveniele zeebaars verloopt trouwens optimaal bij een saliniteit van ongeveer 10‰ (Boeuf & Lasserre 1978). Dando & Demir (1985) en Kelley (1986) vonden de vroegste postlarven geconcentreerd in de

nabijheid van de uiterste limiet van de estuariene zoutwig. Na een kort verblijf in die zone verspreidden de zeebaarzen zich over het estuarium en migreren ze geleidelijk naar zee. In het brakke estuariene milieu zoeken de jonge zeebaarzen actief warmere biotopen op en prefereren daarbij schorren, getijdenzones en de omgevingen waar krachtcentrales koelwater lozen (Kelley 1986, Jennings *et al.* 1991). De heersende temperaturen tijdens de maanden juni tot augustus zijn trouwens in sterke mate bepalend voor de sterkte van een jaarklasse (Kennedy & Fitzmaurice 1972, Claridge & Potter 1983, Jennings *et al.* 1991).

Enkel Kennedy & Fitzmaurice (1972) vermelden het gebruik van schorkreken in functie van voedingsopname bij zeebaarzen maar een vergelijking tussen vloed- en ebsituaties blijft tot op heden afwezig. Het gebruik van getijdengebieden als voedingsplaats voor vissen en Crustacea is reeds herhaaldelijk beschreven. Kwantitatieve vergelijkingen tussen de maaginhoud gevonden bij vloed en eb komen slechts in een beperkt aantal studies voor. Weisberg *et al.* (1981), Kleypas & Dean (1983), Rozas *et al.* (1988), Rozas & LaSalle (1990) en Rountree & Able (1993c) bewezen een hogere voedingsactiviteit op het schor bij een aantal vissoorten terwijl Ryer (1987) ook bij krabben een verhoogde voedselopname waarnam tijdens het verblijf in schorkreken.

In de krekken van Het Verdrongen Land van Saeftinghe werden jonge zeebaarzen (0+ klasse) waargenomen vanaf juni-juli (Hoofdstuk II). In dit hoofdstuk wordt de functie van de schorren in de Westerschelde voor zeebaars nagegaan. Daartoe wordt een antwoord op de volgende vragen gezocht. Wanneer maken de juveniele zeebaarzen gebruik van de schorkreken? Wat zijn de densiteiten en welke leeftijdsklassen komen er voor? Welk belang hebben deze gebieden voor de soort als voedselgrond?

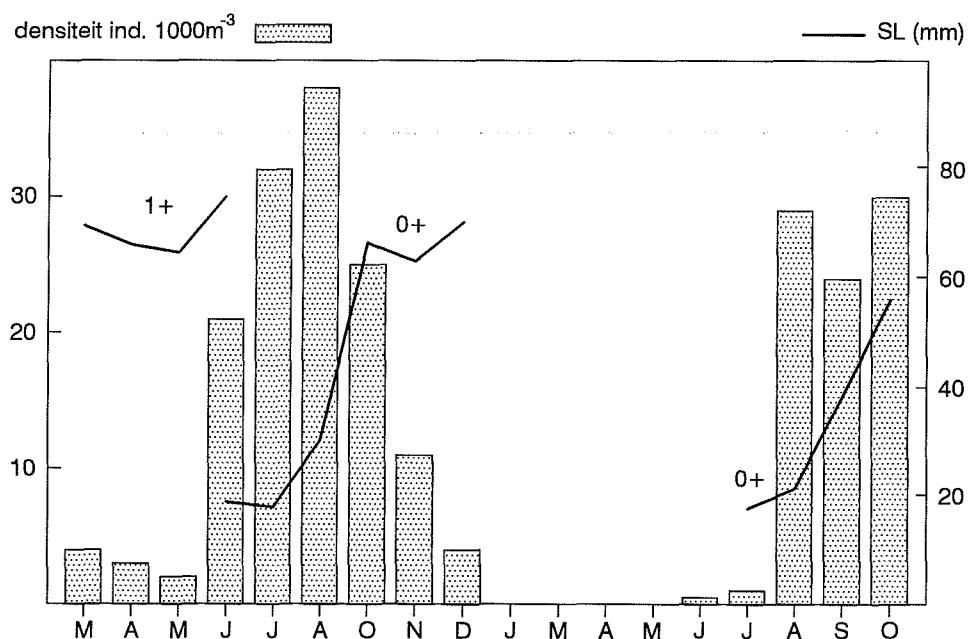
7.3 Materiaal en methoden

Tijdens de maanden augustus, oktober en november 1990 en augustus 1991 beschikten we over voldoende zeebaarzen om maaganalyses te kunnen uitvoeren. In tegenstelling tot de situatie bij *Pomatoschistus microps* werd enkel de maag onderzocht. De inhoud van de darm werd enkel gebruikt om determinaties mogelijk te maken of om de metingen uit te voeren. Alle informatie betreffende de gebruikte werkwijze bij het analyseren van de maaginhouden staat weergegeven in hoofdstuk VI.

De variatie in de lengte van de onderzochte zeebaarzen was in een aantal stalen groot. Omdat er een correlatie bestaat tussen de vullingsindex en de lengte (Jenkins & Green 1977, Somerton 1990) is de covariatie van beide variabelen met Spearman-rank tests voor elk afzonderlijk uurstaal onderzocht.

Kwalitatieve veranderingen in het dieet van de vissen werden met behulp van multivariate statistiek onderzocht. Daartoe werd elke maag als een afzonderlijk staal beschouwd en werd een datamatrix met de berekende biomassa's van elke individuele

prooi opgebouwd. Deze data werden bekomen door de gravimetrische analyse. Met een canonische correspondentie analyse (CCA) werden de maaginhouden van augustus, oktober en november 1990 vergeleken. De invloed van de standaardlengte, de tijd gespendeerd in de schorkreek en de densiteit aan detritus op de samenstelling van de maaginhoud werd daarbij onderzocht.



Figuur 7.1 Densiteitsverloop (ind. 1000 m⁻³, staafdiagram) en evolutie van de gemiddelde standaardlengte (mm, lijngrafiek) van *Dicentrarchus labrax* in de kreek van Saeftinghe.

7.4 Resultaten

7.4.1 Voorkomen en groei

In 1990 werden in de kreek van Saeftinghe de eerste rekruten in juni aangetroffen (Fig 7.1). In 1991 gebeurde dit pas een maand later. De aantallen waarmee deze jongste stadia het schor opzwommen waren in het eerste jaar duidelijk hoger. In juni en juli 1990 bedroeg de densiteit resp. 21 en 32 ind. 1000m⁻³. In juli 1991 werden slechts enkele individuen gevangen. De juveniele zeebaarzen maakten in 1991 pas vanaf augustus intensief gebruik van de kreek. In de nazomer bereikte de densiteit in beide jaren vergelijkbare waarden (ca. 30 ind. 1000m⁻³). Na oktober daalden de densiteiten gestaag. Tijdens de winter werden er geen zeebaarzen waargenomen. De situatie in het voorjaar verschilde tussen 1990 en 1991. Gedurende de periode maart tot juni 1990 werden lage aantallen waargenomen terwijl in 1991 tijdens dezelfde periode enkel in juni zeebaarzen werden gevangen. Deze juveniele individuen behoorden tot de 1+ jaarklasse en hadden de migratie naar zee nog niet aangevangen.

De gemiddelde standaardlengte (SL) van de jongste postlarven bedroeg zowel in juli 1990 als in juli 1991 18mm. In augustus 1990 was de gemiddelde standaardlengte 30mm. In oktober 1990 waren de zeebaarzen reeds 65mm groot en op het einde van het eerste jaar was de gemiddelde lengte tot 70mm opgelopen. Tijdens het tweede jaar verliep de groei een stuk trager. Na juli 1991 bleven de zeebaarzen ongeveer 10mm kleiner in vergelijking met de lengtes van 1990. De gemiddelde standaardlengte bedroeg in augustus 1991 21mm en in oktober 1991 56mm (Fig 7.1). De dieren die in het voorjaar 1990 werden gevangen behoren tot de cohorte van 1989. De lengte van die zeebaarzen bedroeg ongeveer 65mm. In juni 1990 werd de laatste maal een zeebaars van die jaarklasse waargenomen. De zeebaarzen die in juni 1991 werden waargenomen, hadden een lengte van 87mm en ze moeten tot cohorte van 1990 worden gerekend. Tweemaal werd een nog ouder individu met een lengte van meer dan 150mm gevangen.

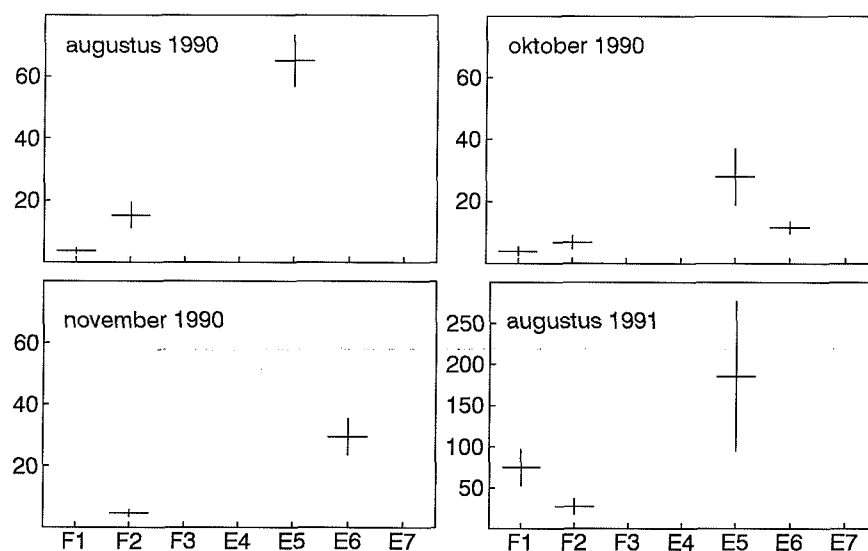
Tabel 7.1 Het aantal geanalyseerde magen (a), de gemiddelde standaardlengte ($\pm se$) (b), de gemiddelde vullingsindex ($\pm se$) (c) en het gemiddeld aantal items per maag ($\pm se$) (d) voor elk onderzocht uurstaal. (vloedstalen F1 en F2, ebstalen E4, E5 en E6)

		F1	F2	E4	E5	E6
aug. 1990	(a)	23	16		20	
	(b)	30.78 (± 1.62)	29.94 (± 2.33)		31.65 (± 1.42)	
	(c)	0.86 (± 0.21)	3.75 (± 0.48)		5.84 (± 0.49)	
	(d)	3.70 (± 0.92)	15.19 (± 4.02)		64.05 (± 8.09)	
okt. 1990		6	10	6		9
		60.29 (± 4.29)	62.80 (± 5.07)	67.17 (± 4.29)		54.80 (± 3.70)
		0.65 (± 0.23)	1.15 (± 0.39)	1.68 (± 0.98)		3.23 (± 1.23)
		4.00 (± 1.31)	6.90 (± 2.01)	28.00 (± 9.06)		11.60 (± 7.02)
nov. 1990			5		3	10
			63.00 (± 2.70)		70.33 (± 3.84)	60.70 (± 1.90)
			1.34 (± 0.51)		4.89 (± 0.72)	1.90 (± 0.26)
			4.80 (± 1.02)		32.00 (± 14.53)	29.60 (± 5.86)
aug. 1991		6	5		5	
		22.17 (± 0.40)	26.60 (± 0.60)		25.40 ($\pm .51$)	
		2.40 (± 0.92)	1.76 (± 0.74)		3.40 (± 0.64)	
		74.67 (± 21.77)	27.40 (± 9.77)		185.60 (± 90.64)	

7.4.2 Voeding

7.4.2.1 Kwantitatief

Voor elk van de onderzochte stalen staan het aantal geanalyseerde magen, de gemiddelde standaardlengte, de gemiddelde vullingsindex en het gemiddeld aantal prooien per maag voor elk uurstaal Tabel 7.1 weergegeven. De resultaten van de Mann-Whitney U-tests voor de vergelijkingen van het gemiddeld aantal prooiitems en de gemiddelde vullingsindices staan in Tabel 7.2 en Tabel 7.3 weergegeven.



Figuur 7.2 Evolutie van het gemiddeld aantal prooien per maag ($\pm se$) gedurende een getijdencyclus. Vloedstalen genoteerd als F1 tot F3, ebstalen als E4 tot E7.

Met uitzondering van augustus 1991, is er met een langer verblijf op het schor steeds een betekenisvolle stijging in het aantal geconsumeerde prooien waar te nemen (Fig. 7.2). De vullingsindex steeg alleen in augustus en oktober 1990 significant (Fig. 7.3). De duidelijkste toename werd in augustus 1990 genoteerd. Reeds in het tweede vloedstaal werd een hoog significante stijging in beide variabelen waargenomen. De vullingsindex steeg van 0.86 tot 3.75 en het aantal items steeg van 3.7 tot 15.2 per maag. Een maximale vullingsindex van 5.84 werd in het ebstaal E5 genoteerd met gemiddeld 64 prooien per maag. In oktober 1990 vertoonde de vullingsindex opnieuw een stijgende trend maar enkel de waarden van het eerste vloedstaal (0.65) en het laatste ebstaal (3.23) waren significant verschillend. Het aantal prooien steeg na een verblijf van vier uur op het schor significant tot 28 per maag. In staal E6 was het aantal items verminderd tot 11.6, wat nog steeds significant verschillend was van staal F1. Ondanks een significant hoger aantal prooien per maag (29.6) werd er in november 1990 tijdens het ebstaal E6 geen stijging in de vullingsindex waargenomen. De vullingsindex van deze zeebaarzen (1.9) was amper hoger dan in staal F2 waar de vullingsindex 1.3 bedroeg. In augustus 1991 steeg de vullingsindex niet significant van 2.4 in staal F1 tot 3.4 in staal E6. Ook in het aantal prooien per maag werd een niet significante stijgende trend tussen de vloed- en ebstalen waargenomen.

Wanneer de gegevens in een vloed- en ebsituatie werden gegroepeerd, werden enkel in augustus 1990 significante verschillen tussen de vullingsindices ($p < 0.001$) waargenomen. Het gemiddeld aantal prooien per maag was in augustus, oktober en november 1990 significant verschillend ($p < 0.001$) tussen vloed en eb. In augustus 1991 bleef het aantal prooien in de maag ongewijzigd.

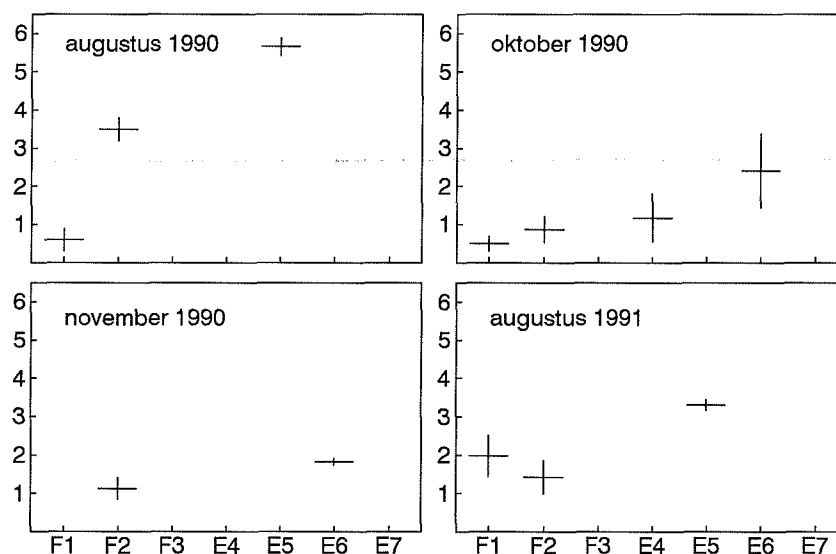
Tabel 7.2 *p*-waarden van de Mann-Withney U-tests voor de vergelijking van de gemiddelde vullingsindices (vloedstalen F1, F2, ebstalen E4, E5, E6).

aug. 1990	F1	F2	
F2	0.000	---	
E5	0.000	0.009	
okt. 1990	F1	F2	E4
F2	0.495	---	
E4	0.475	0.745	---
E6	0.028	0.112	0.193
nov. 1990	F2	E5	
E5	0.025	---	
E6	0.221	0.018	
aug. 1991	F2	F2	
F2	0.715	---	
E5	0.144	0.117	

Tabel 7.3 *p*-waarden van de Mann-Withney U-tests voor de vergelijking van het gemiddeld aantal prooien per maag (vloedstalen F1, F2, ebstalen E4, E5, E6).

aug. 1990	F1	F2	
F2	0.000	---	
E5	0.000	0.000	
okt. 1990	F1	F2	E4
F2	0.380	---	
E4	0.007	0.702	---
E6	0.011	0.089	0.104
nov. 1990	F2	E5	
E5	0.025	---	
E6	0.007	1.000	
aug. 1991	F1	F2	
F2	0.100	---	
E5	0.584	0.175	

Enkel in het oktober staal E6 bestond er een sterke negatieve relatie tussen de vullingsindex en de lengte ($p=0.003$). Dit effect van de lengte op de vullingsindex kwam ook tot uiting in een vergelijking van de maandelijkse gegevens. De Spearman-rank correlatie tussen de samengevoegde lengtes en vullingsindices van augustus, oktober en november gaf een significant resultaat ($p=0.012$).

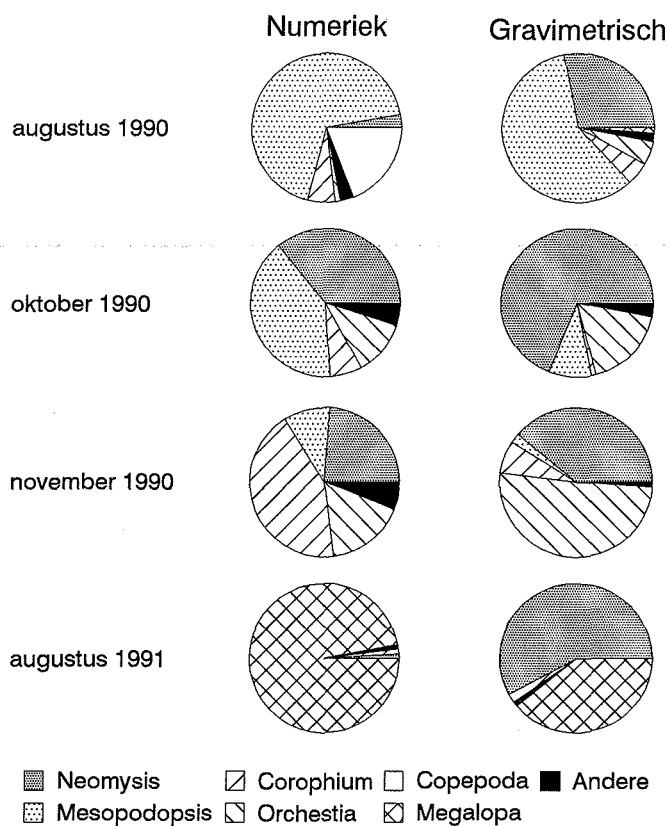


Figuur 7.3 Evolutie van de gemiddelde vullingsindex ($\pm se$) gedurende een getijdencyclus. Vloedstalen genoteerd als F1 tot F3, ebstalen als E4 tot E7.

7.4.2.2 Kwalitatief

De numerieke en gravimetrische analyses bewezen duidelijk dat de Mysidacea en de Amphipoda de belangrijkste prooita waren (Fig. 7.4). *Neomysis integer* en *Mesopodopsis slabberi* waren de enige vertegenwoordigers van de eerste prooigroep. Behalve hun numeriek belang vormden de Mysidacea ook een zeer belangrijk energetisch aandeel in het dieet. De Amphipoda kwamen op de tweede plaats. *Corophium volutator* en *Orchestia gammarellus* waren veruit de enige Amphipoda die als prooi werden genomen. *Crangon crangon*, Isopoda (*Paragnathia formica*, *Eurydice pulchra* en *Lekanesphaera rugicauda*) en Polychaeta werden in mindere mate geconsumeerd. Calanoidea en Megalopa's van *Carcinus maenas* waren enkel belangrijk in het dieet bij zeebaarzen kleiner dan 30mm SL. Elke andere prooigroep was van ondergeschikt belang. Appendix F geeft een volledige lijst van alle prooisoorten die in de magen van de zeebaarzen werden aangetroffen.

In augustus 1990 waren kleinere prooien zoals Calanoidea, Harpacticoidea en megalopa larven van *Carcinus maenas* numeriek belangrijk (Fig 7.4). De copepoden en krabbelarven waren toen vooral tijdens de vloedstalen in de magen aanwezig.



Figuur 7.4 Numerieke en gravimetrische analyse van het dieet van *Dicentrarchus labrax*.

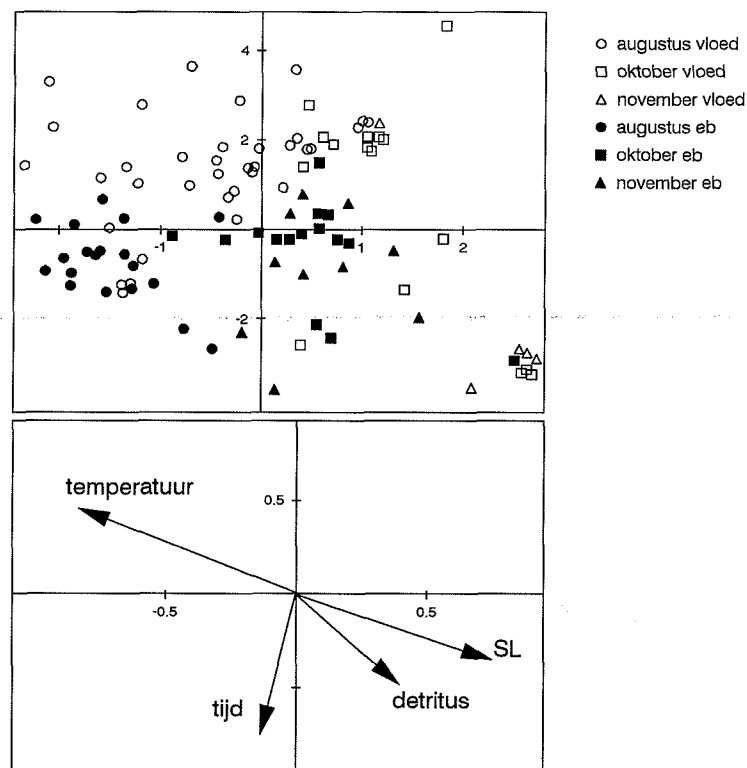
Mysidacea leverden ongeveer 80% van alle geconsumeerde biomassa. Ze vormden daarmee in kwalitatief en kwantitatief opzicht de belangrijkste prooien. Ongeveer 70% van alle prooien waren *Mesopodopsis slabberi*. *Neomysis integer* werd slechts in 3% van de gevallen als prooi genomen maar leverde relatief gezien een veel grotere bijdrage tot de geconsumeerde biomassa dan *M. slabberi*. Een parallele vergelijking kon worden gemaakt tussen *Orchestia gammarellus* en *Corophium volutator* waarbij *O. gammarellus* minder frequent voorkwam maar relatief belangrijker was vanuit een gravimetrisch oogpunt. Met het eerste vloedstaal was *N. integer* de meest genomen aasgarnaal. *M. slabberi* kwam in het tweede vloedstaal vijf maal meer voor dan *N. integer*. Met het verlaten van de kreek was bijna uitsluitend *M. slabberi* in de magen aanwezig met gemiddeld 47 individuen per maag. Voor beide soorten was het gemiddeld aantal per maag significant hoger tijdens het ebstaal. Er trad eveneens een verschuiving op bij de amhipoden. *C. volutator* werd significant meer in het ebstaal aangetroffen. *O. gammarellus* kwam enkel in het ebstaal in de magen voor.

In oktober 1990 bleven de aasgarnalen de voornaamste energiebron voor jonge zeebaarzen maar de amphipoden waren zowel numeriek als gravimetrisch belangrijker geworden. In vergelijking met augustus 1990 was ook *Neomysis integer* duidelijk belangrijker geworden in het dieet. *N. integer* werd opnieuw meer genomen dan *Mesopodopsis slabberi* tijdens de vloedstalen. In het eerste ebstaal was *M. slabberi* weer beter vertegenwoordigd. De magen uit het laatste staal bevatten terug iets meer *N. integer*. Het gemiddeld aantal *N. integer* en *M. slabberi* per maag lag significant hoger in de ebstalen. In deze stalen was er geen duidelijke verandering in het aantal *C. volutator* en *O. gammarellus* per maag waar te nemen.

In november leverde *Orchestia gammarellus* de helft van alle geconsumeerde biomassa alhoewel *Corophium volutator* de meest bejaagde prooi was. Het belang van de aasgarnalen was in vergelijking met augustus en oktober ongeveer gehalveerd. Vooral *C. volutator* en *Neomysis integer* werden sterk bejaagd tijdens het verblijf in de kreek. De aantallen per maag waren opnieuw significant hoger tijdens eb.

In augustus 1991 was de predatie van de zeebaarzen uitsluitend gericht op Calanoidea. De enkele *Neomysis integer* die toch werden genomen, wogen gravimetrisch wel sterk door. Er kon tijdens deze maand geen verandering worden waargenomen in de prooisamenstelling met het verblijf op het schor.

De kwalitatieve veranderingen die in het dieet optraden tijdens het foerageren in de schorkreek werden gevisualiseerd in de CCA plot (Fig. 7.5). De eigenwaarde van de eerste en tweede canonische as waren resp. 0.40 en 0.13. Naast het verschil tussen de vloed- en de ebstalen bestond er ook een duidelijke ontogenetische verschuiving in het dieet. Het seizoenale, ontogenetische patroon werd veroorzaakt door de standaardlengte. Het dieet onderging dus blijkbaar een verschuiving tijdens de groei. De seizoenale shift in het dieet kan ook worden verklaard door de temperatuursveranderingen. Beide variabelen beschrijven in even sterke mate de ontogenetische verandering in het dieet. De maaginhouden die in augustus werden aangetroffen, vallen hoofdzakelijk in de linkse helft van de plot terwijl de maaginhouden van oktober en november in de rechtse helft terug te vinden zijn. De verblijfsduur op het schor is verantwoordelijk voor de scheiding van de maaginhouden langs de tweede as. De vector die de invloed van deze variabele beschrijft is nauw verbonden met de tweede canonische as. Boven de eerste as situeren zich de meeste maaginhouden aangetroffen tijdens vloed. De ebstalen vallen dan *grosso modo* onder de eerste as. Het verschil tussen vloed en eb was duidelijker waar te nemen in augustus en oktober en in mindere mate in november. Rekening houdend met de sterke individuele variatie in maaginhoud, zowel kwalitatief als kwantitatief, kunnen we besluiten dat de zeebaarzen hun dieet hebben veranderd wanneer ze, gedurende een getijdecyclus, foerageren op het schor.



Figuur 7.5 CCA plot van de individuele maaginhouden en de omgevingsvariabelen in de kreek van Saeftinghe. De vloedstalen staan als lege symbolen weergegeven, de ebstalen als volle.

7.5 Discussie

In Saeftinghe komen juveniele zeebaarzen (*Dicentrarchus labrax*) voor vanaf de vroege zomer tot het begin van de winter. Deze observatie wijkt niet af van de meldingen in andere estuaria (Dando & Demir 1985, Aprahamian & Barr 1985, Jennings & Pawson 1992). Enkel Kelley (1986) rapporteert densiteiten in schorkreken. Zijn waarden (0.2 en 6 ind. m⁻²) liggen hoger dan de waarden gevonden in deze studie (0.03 en 3.35 ind. m⁻²).

Behalve in de krekken van Saeftinghe treft men 0+ zeebaarzen ook regelmatig aan nabij de kerncentrale van Doel en aan de ondiepe rand van de zandbanken in het oostelijk deel van de Westerschelde. Maebe (1992) ving tijdens het winterhalfjaar van 1991 juveniele zeebaarzen in het koelwater van Doel. De maximale densiteiten bedroegen 1.5 ind. 1000m⁻³ in september 1991. Boven de Plaat van Valkenisse, enkele kilometers stroomafwaarts van Saeftinghe, bedragen de densiteitschattingen gemiddeld 0.5 ind. 100m⁻². De maxima bedragen er niet meer dan 1 ind. 100m⁻² (Hostens, K.

unpubl. data). Deze laatste waarden komen overeen met de bevindingen van Aprahamian & Barr (1985), die densiteiten binnen estuaria aanhalen die schommelen tussen 0.2 en 2.5 ind. 100m⁻². De stelling dat zeebaars minder talrijk voorkomt in organisch vervuilde gebieden (Kelley 1986, Jennings *et al.* 1991, Jennings 1992) lijkt hiermee ontkracht maar verschillen in jaarklassesterkte en methodiek zullen medebepalend zijn.

De zeebaarzen komen rond de Plaat van Valkenisse voor tijdens het voorjaar en ook later op het jaar in september en oktober (Hostens, K. unpubl. data). Tijdens de maanden juni tot augustus werden in dit gebied geen zeebaarzen waargenomen. De individuen die rond die zandbank werden aangetroffen, hadden een minimumlengte van 45mm SL. De meeste zijn echter groter dan 60mm SL (Hostens, K. unpubl. data). Dit wijst erop dat schorren eerder gebruikt worden door de kleinere lengteklassen en dat de oudere zeebaarzen het estuarium verkiezen.

De groeisnelheid van de juveniele zeebaarzen die in Saeftinghe werden waargenomen, ligt hoog. De gemiddelde lengte van de postlarven (17 mm SL) bij hun aankomst in het oostelijk deel van de Westerschelde in juni-juli verschilt weinig van wat de hierboven vermelde studies rapporteren. Ook in augustus 1990 en augustus 1991 komt de gemiddelde lengte overeen met wat Claridge & Potter (1983), Aprahamian & Barr (1985) en Jennings & Pawson (1992) observeerden. De gemiddelde lengtes die in deze studie in het najaar 1990 werden opgemeten zijn groter. Aprahamian & Barr (1985) noteerden een gemiddelde totale lengte van 44mm (ongeveer 38mm SL) in oktober. Claridge & Potter (1983) beschrijven in 1975 en 1976 een gemiddelde standaardlengte van 55mm. Toen twee sterke jaarklassen aanwezig waren. Dit gemiddelde was duidelijk hoger dan een gemiddelde van ongeveer 40mm tijdens andere jaren. *Dicentrarchus labrax* die in oktober 1990 in Saeftinghe werd aangetroffen, had een gemiddelde lengte van 66mm. Volgens de laatste auteurs bereikt *D. labrax* deze lengte pas op het einde van hun eerste levensjaar. In oktober 1991 waren de zeebaarzen een stuk kleiner dan in 1990 maar nog steeds groter dan in de genoemde studies. Nochtans is de hier beschreven groei geen uitzondering. Uit regionale groeiverschillen blijkt dat snel groeiende populaties in de Camel en Taw estuaria in Zuid-Wales voorkomen (Kelley 1986). Deze populaties groeien ongeveer even snel als in de Westerschelde. De groeisnelheid van 0+ zeebaarzen stijgt naarmate het estuarium, waarin ze opgroeien, zuidelijker ligt (Kelley 1988). Het Westerschelde estuarium zou in deze optiek sneller groeiende populaties moeten herbergen dan in de estuaria langs de zuidwestkust van Engeland waar de meeste studies plaatsvonden.

Kelley (1986), Claridge & Potter (1983), Aprahamian & Barr (1985) en Jennings *et al.* (1991) noemen de temperatuur als voornaamste factor voor de waargenomen jaarlijkse en regionale groeiverschillen. In het oostelijk bekken van de Westerschelde kende de temperatuur in beide jaren een zeer identiek verloop. Zowel in het estuarium als in de kreek liep de plaatselijke temperatuur in augustus op tot een maximum van 23°C. De algemene temperatuur zoals geregistreerd voor het oostelijk bekken van het

estuarium kan de verschillen in groeisnelheid tussen beide jaren dus niet verklaren. De jaarklassen van 1989 en 1990 waren uitzonderlijk sterk (Jennings 1992). De snelle groei die in Saeftinghe tijdens 1990 werd genoteerd is daar meest aannemelijk een gevolg van. Volgens Jennings *et al.* (1991) heeft het moment van kuitschieten in mindere mate een effect op de latere groeisnelheid. De heersende temperatuur tijdens het kuitschieten en de daarop volgende larvale ontwikkeling beïnvloedt daarentegen de groeisnelheid (Claridge & Potter 1983). Het gebrek aan gegevens hieromtrent laat ons niet toe enige conclusies te trekken inzake het geobserveerde verschil in groeisnelheid tussen beide jaren en evenmin in vergelijking met andere estuaria.

Wanneer de dagelijkse klimatologische condities het water in intergetijden aanzienlijk opwarmt, zoeken de jonge zeebaarzen deze gebieden actief op (Jennings *et al.* 1991). Zo kunnen de zeebaarzen ook nabij de Platen van Valkenisse van een warmer habitat profiteren. Kelley (1986) beschrijft een verhoogde abundantie van jonge zeebaarzen in de omgevingen waar krachtcentrales koelwater lozen en een afwezigheid wanneer de centrales verdwijnen. Ook ter hoogte van Doel stijgt de watertemperatuur plaatselijk fors door de lozingen van koelwater. *Dicentrarchus labrax* kan dus profiteren van hogere temperaturen dan deze die in het schor werden opgemeten.

Groei kan ook vertragen bij een te lage prooiabundantie. Voedsellimitatie is onwaarschijnlijk gezien de steeds hoge densiteiten *Neomysis integer* en *Mesopodopsis slabberi* (Mees & Hamerlynck 1992) in het oostelijk deel van de Westerschelde en in de schorkreken van Saeftinghe (Cattrijsse *et al.* 1994). Deze studie bevestigt dat beide Mysidacea zeer belangrijke prooien zijn voor jonge zeebaars (Arahamian & Barr 1985, Dando & Demir 1985).

De densiteiten van *Neomysis integer* in Saeftinghe tijdens augustus 1990 en 1991 verschillen weinig (Appendix C) en laten veronderstellen dat de zeebaarzen in augustus 1991 nog te klein waren om deze aasgarnaal efficiënt te vangen. Aasgarnalen beschikken over snelle vluchtmechanismen (Mauchline 1980, Bowers *et al.* 1990) en zullen moeilijker te vangen zijn voor kleinere zeebaarzen. *N. integer* wordt trouwens numeriek steeds belangrijker naarmate de vissen groter worden. In augustus worden veel meer *M. slabberi* genomen maar in oktober, wanneer *M. slabberi* tien maal talrijker voorkomt, worden beide soorten numeriek even belangrijk. Het gemiddeld aantal *N. integer* per maag ligt ook tweemaal zo hoog als in augustus 1990. In november 1990 haalt *N. integer* numeriek zelfs het overwicht op *M. slabberi*. Een gelijkaardig beeld is te zien betreffende *Orchestia gammarellus*. Het numeriek belang van deze soort en het aantal per maag stijgt van augustus 1990 tot november 1990. In augustus 1991 werd deze soort niet gevangen. *O. gammarellus* is een grote soort en enkel relatief grotere zeebaarzen zullen deze prooi kunnen nemen.

Het vergelijken van de vullingsindices is verantwoord omdat er geen neveneffect, veroorzaakt door de lengte, aanwezig is. De uitzondering vormt het staal E6 van oktober 1990. De lengtes van dit staal varieerden tussen 40mm en 68mm SL.

De mogelijke verschillen in basaal metabolisme binnen zo'n lengtebereik zijn waarschijnlijk nog te laag om enige betekenis te hechten aan deze correlatie.

Omdat de resultaten een hogere predatieactiviteit suggereren en er meer biomassa wordt geconsumeerd, per biomassa vis, is het duidelijk dat, tenminste tijdens de nazomer, de zeebaarzen de krekten van Saeftinghe als voedselgrond gebruiken. Het zou verkeerd zijn, enkel op basis van een hoger aantal geconsumeerde prooien na hoogwater, te besluiten dat schorren een belangrijke foerageerplaats zijn. Een hoger aantal prooien per maag vloeit voort uit een verhoogde voedingsactiviteit maar resulteert niet noodzakelijk in een opname van een grotere hoeveelheid biomassa. Enkel hogere voedselopname gepaard met een gravimetrische toename in de maagvulling staat in relatie tot een hogere consumptie (Berg 1979, Hyslop 1980).

Het verhoogd aantal genomen prooien kan, naast een toename in de foerageeractiviteit, eveneens het gevolg zijn van een algemeen betere vangstefficiëntie op het schor. Het dieet van de zeebaarzen verandert tijdens de getijdencyclus omdat net deze prooien worden genomen die zeer abundant voorkomen in de schorkrekken. Een predator heeft nu eenmaal meer kans op succes wanneer de prooien in hogere densiteiten voorkomen. De densiteiten aan aasgarnalen en *Corophium volutator* zijn dikwijls zeer hoog op het schor. De densiteit voor *Mesopodopsis slabberi* haalde tijdens het najaar van 1990 zeer hoge waarden ($> 200 \text{ ind. m}^{-3}$). Ook *Neomysis integer* was steeds nadrukkelijk aanwezig ($5-10 \text{ ind. m}^{-3}$). Per uurstaal fluctueerden de waarden zeer sterk en 100 ind. m^{-2} was geen zeldzame waarneming. *C. volutator* haalt op het einde van de zomer maximale densiteiten van ongeveer $40.000 \text{ ind. m}^{-2}$ in de schorkrekken wat bijna dubbel zo hoog is als in het estuarium (Cattrijsse unpubl. data). *C. volutator* komt behalve in de bodem ook veelvuldig zwemmend voor op het schor en wordt zo meer kwetsbaar voor predatie. Door die hoge densiteiten kan het voor de zeebaars relatief minder inspanning vragen om hun prooien te vangen op het schor dan in het estuarium. Dit kan worden onderstreept door de aanwezigheid van *Orchestia gammarellus* in de magen. Het is een semi-terrestrische amphipode die in zeer lage aantallen in de waterkolom werd aangetroffen. Op het schoroppervlak daarentegen komt de soort in zeer hoge aantallen voor onder strooisel (Malfait, J.P. pers. comm.). Zeebaarzen zullen deze amphipoden dus moeten gaan zoeken aan de kreekrand of tussen weggeërodeerd plantenmateriaal. *O. gammarellus* beschikt niet over uitstekende zwemcapaciteiten en levert een aanzienlijke calorische bijdrage tot het dieet. Deze soort vormt dus een bijzonder interessante energiebron voor zeebaars. Ook in magen van zeebaars gevangen nabij Doel komt deze amphipode voor terwijl ze volledig afwezig blijft in het hyperbenthos van het estuarium (Mees, J. pers. comm.). Dit veronderstelt dat zeebaarzen tussen Doel en het schor pendelen. De maaginhoud van de zeebaarzen gevangen in Doel was trouwens steeds sterk verteerd. In het schor waren bijna alle prooien zeer weinig verteerd.

Op basis van de voorgaande argumentaties kan het voor de jonge zeebaars van belang zijn te kunnen foerageren in de schorkrekken. Weisberg & Lotrich (1982) konden

met een experiment aantonen dat sommige vissoorten afhankelijk kunnen zijn van intergetijdenkreken om aan hun energiebehoeften te voldoen. Wanneer de toegang tot het schor werd ontzegd, was de groei trager. De groeisnelheid van zeebaarzen tijdens hun eerste levensjaar ligt zeer hoog (Kelley 1986) en wordt bevestigd met deze studie. De energiebehoeften tijdens de zomer en het najaar zullen in verhouding staan tot de groei. Het lijkt niet uitgesloten dat schorkreken ideale foerageerplaatsen zijn voor juveniele zeebaars. Sogard (1992) toonde aan dat er een hoge variabiliteit kan bestaan in groeisnelheid onder verschillende omstandigheden. Het habitat kan dus een effect hebben op de groeisnelheid en bijgevolg op de jaarklassesterkte. Habitat keuze bij jonge vissen is meestal een afwegen tussen predatie en betere foerageermogelijkheden (Mittelbach 1981). Omdat zeebaarzen zelf predatoren zijn (Kelley, 1987) blijft een habitat met betere voedingsomstandigheden niet uitgesloten omwille van een te hoge predatiedruk. Predatoren van 0+ zeebaarzen (1+ en 2+ Gadidae) komen in zeer lage aantallen en zelden voor in het oostelijk bekken van de Westerschelde (Hostens, K. pers. comm.) en werden nooit in de schorkreken waargenomen.

Kelley (1986, 1988) en Jennings (1992) vermelden dat zeebaars gevoelig is voor organische vervuiling en enkel niet of weinig vervuilde estuaria als kraamkamer uitkiest. Ondanks de sterke organische vervuiling in de Westerschelde is de zeebaars nog aanwezig. 0+ zeebaars populaties staan onder druk vanwege een vermindering van kreekssystemen en schorren (Kelley 1988). De dreiging van waterloopkundige projecten om de toegankelijkheid van de haven van Antwerpen te verbeteren, houdt een groot verlies van schorkreken in. Door het storten van baggerslib in het westelijk deel van Saeftinghe vullen de krekken zich met hoge snelheid (De Jong, D. pers. comm.). Beide bedreigingen kunnen een nefaste invloed uitoefenen op het voortbestaan en het in stand houden van de zeebaars populatie in de Westerschelde.

REFERENTIES

- Abdulkerim, Z. 1993. Life history, growth and production of *Neomysis integer* in the Westerschelde estuary, southwest Netherlands. MSc thesis Vrije Universiteit Brussel, Universiteit Gent.
- Adam, P. 1990. Salt marsh ecology. Cambridge University Press, Cambridge.
- Adema, J.P.H.M. 1991. Krabben van Nederland en België. (Crustacea, Decapoda, Brachyura). Nationaal Natuurhistorisch Museum Leiden.
- Al-Adhub, A.H.Y., Naylor, E. 1975. Emergence rhythms and tidal migrations in the brown shrimp *Crangon crangon* (L.). *Journal of the Marine Biology Association of the U.K.* 55(4):801-810.
- Allen, D.M., Barker, D.L. 1990. Interannual variations in larval fish recruitment to estuarine epibenthic habitats. *Marine Ecology Progress Series* 63:113-125.
- Andersen, N.G. 1984. Depletion rates of gastrointestinal content in common goby (*Pomatoschistus microps* (Kr.)). Effects of temperature and fish size. *Dana* 3:31-42.
- Antholz, B., Meyer-Antholz, W., Zander, D. 1991. Feeding activities of two euryhaline small sized fish in a western Baltic brackish fjord. *Helgoländer Meeresuntersuchungen* 45:287-300.
- Anoniem. 1993. First report of the study group on the life history, population biology, and assessment of *Crangon*. ICES CM 1993/K:8.
- Aprahamian, M.W., Barr, C.D. 1985. The growth, abundance and diet of 0-group Sea Bass, *Dicentrarchus labrax*, from the Severn Estuary. *Journal of the Marine Biology Association of the U.K.* 65:169-180.
- Ayvazian, S.G., Deegan, L.A., Finn, J.T. 1992. Comparison of habitat use by estuarine fish assemblages in the Acadian and Virginian zoogeographic provinces. *Estuaries* 15(3):368-383.
- Bakker, J.P., de Leeuw, J., Dijkema, K.S., Leendertse, P.C., Prins, H.H.T., Rozema, J. 1993. Salt marshes along the coast of The Netherlands. *Hydrobiologia* 265:73-95.
- Baltz, D.M., Rakocinski, C., Fleeger, J.W. 1993. Microhabitat use by marsh-edge fishes in a Louisiana estuary. *Environmental Biology of Fishes* 36:109-126.
- Beeftink, W.G. 1977. The coastal salt marshes of western and northern Europe: an ecological and phytosociological approach. In Chapman, V.J. (Ed.) *Wet coastal ecosystems*. pp. 109-155. Elsevier, Amsterdam.
- Beeftink, W.G., Rozema, J. 1988. The nature and functioning of salt marshes. In Salomons, W., Bayne, B.L., Duursma, E.K., Förstner, V. (Eds.) *Pollution of the North Sea, an assesment*. pp. 59-87. Springer Verlag, Berlijn.
- Bell, J.D., Westoby, M. 1986. Abundance of macrofauna in dense seagrass is due to habitat preference, not predation. *Oecologia* 68:205-209.

Bell, S.S. 1980. Meiofauna-macrofauna interactions in a high salt marsh habitat. *Ecological monographs* 50(4):487-505.

Bell, S.S., Coull, B.C. 1978. Field evidence that shrimp predation regulates meiofauna. *Oecologia* 35:141-148.

Berg, J. 1979. Discussion of methods of investigating the food of fishes with reference to a preliminary study of the prey of *Gobiusculus flavescens* (Gobiidae). *Marine Biology* 50:263-273.

Berghahn, R. 1983. Untersuchungen an Plattfischen und Nordseegarnelen (*Crangon crangon*) im Eulitoral des Wattenmeeres nach dem Übergang zum Bodenleben. *Helgoländer Meeresuntersuchungen*. 36:163-181.

Beukema, J.J. 1991. The abundance of shore crabs *Carcinus maenas* (L.) on a tidal flat in the Wadden Sea after cold and mild winters. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 153:97-113.

Beukema, J.J. 1992. Dynamics of juvenile shrimps *Crangon crangon* in a tidal flat nursery of the Wadden Sea after mild and cold winters. *Marine Ecology Progress Series* 83:157-165.

Bishop, J.M., Kahn, M.H. 1991. Depth as a factor in abundance and size of juvenile penaeid shrimp in the absence of estuaries and marshes. *Marine Biology* 109:103-114.

Boesch, D.F., Turner, R.E. 1984. Dependence of fishery species on salt marshes: the role of food and refuge. *Estuaries* 7(4A):460-468.

Boeuf, G., Lasserre, P. 1978. Aspects de la régulation osmotique chez le bar juvenile (*Dicentrarchus labrax*) en élevage et introduit dans les legunes aménagées de certes bassin d'Arcachon (Gironde). In *Mecanismes et contrôle de la production biologique marine - systèmes clos artificiels, ecosystèmes littoraux*. pp. 673-688. Colloque national 'Ecotron'. CNEXO, Paris. Geciteerd in Dando & Demir (1985).

Boddeke, R. 1976. The seasonal migration of the brown shrimp *Crangon crangon*. *Netherlands Journal of Sea Research* 10(1):103-130.

Boddeke, R. 1982. The occurrence of winter and summer eggs in the brown shrimp (*Crangon crangon*) and the pattern of recruitment. *Netherlands Journal of Sea Research* 16:151-162.

Boddeke, R., Driessen, G., Doesburg, W., Ramaekers, G. 1986. Food availability and predator presence in a coastal nursery area of the brown shrimp (*Crangon crangon*). *Ophelia* 26:77-90.

Botero, L., Atema, J. 1982. Behaviour and substrate selection during larval settling in the lobster *Homarus americanus*. *Journal of Crustacean Biology* 2(1):59-69

Bowers, J.A., Cooper, W.E., Hall, D.J. 1990. Midwater and epibenthic behaviors of *Mysis relicta* Loven: observations from the Johnson-Sea-Link II submersible in Lake Superior and from a remotely operated vehicle in northern Lake Michigan. *Journal of Plankton Reserach* 12(6):1279-1286.

Bozeman, E.L., Dean, J.M. 1980. The abundance of estuarine larval and juvenile fish in a South Carolina intertidal creek. *Estuaries* 3(2):89-97.

Cain, R.L., Dean, J.M. 1976. Annual occurrence, abundance and diversity of fish in a South Carolina intertidal creek. *Marine Biology* 36:369-379.

- Cammen, L.M. 1979. The macro-infauna of a North Carolina salt marsh. *The American Midland Naturalist* 102:144-153.
- Cattrijsse, A., Mees, J., Hamerlynck, O. 1993. The hyperbenthic Amphipoda and Isopoda of the Voordelta and the Westerschelde estuary. *Cahier de Biologie Marine* 34:187-200.
- Cattrijsse, A., Makwaia, E.S., Dankwa, R.H., Hamerlynck, O., Hemminga, M.A. 1994. Nekton communities of an intertidal creek of a European estuarine brackish marsh. *Marine Ecology Progress Series* 109:195-208.
- Claridge, P.N., Potter, I.C. 1983. Movements, abundance, age composition and growth of Bass, *Dicentrarchus labrax*, in the Severn Estuary and inner Bristol Channel. *Journal of the Marine Biology Association of the U.K.* 63:871-879.
- Claridge, P.N., Hardisty, M.W., Potter, I.C., Williams, C.V. 1985. Abundance, life history and ligulosis in the gobies (Teleostei) of the inner Severn estuary. *Journal of the Marine Biology Association of the U.K.* 65:951-968.
- Creutzberg, F., Eltink, A.Th.G.W., Noort, G.J. 1978. The migration of plaice larvae *Pleuronectes platessa* into the western Wadden sea. In McLusky, D.S., Berry, A.J. Physiology and behaviour of marine organisms. pp. 243-251. Pergamon Press, Oxford.
- Crisp, D.J. 1984. Energy flow measurements. In Holme, N.A., McIntyre, A.D. (Eds.) I.B.P. Handbook nr. 16. Methods for the study of marine benthos. pp. 284-372. Blackwell, Oxford.
- Currin, B.M., Reed, J.P., Miller, J.M. 1984. Growth, production, food consumption, and mortality of juvenile spot and croaker: a comparison of tidal and nontidal nursery areas. *Estuaries* 7(4A):451-459.
- Daiber, F.C. 1982. Animals of the tidal marsh. Van Nostrand Reinhold, New York.
- Dando, P.R., Demir, N. 1985. On the spawning and nursery grounds of Bass, *Dicentrarchus labrax*, in the Plymouth area. *Journal of the Marine Biology Association of the U.K.* 65:159-168.
- Daniel, P.A., Robertson, A.I. 1990. Epibenthos of mangrove waterways and open embayments: community structure and the relationship between exported mangrove detritus and epifaunal standing stocks. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 31:599-619.
- Deegan, L.A. 1993. Nutrient and energy transport between estuaries and coastal marine ecosystems by fish migration. *Canadian Journal of fisheries and Aquatic Sciences* 50(1):74-79.
- de Veen, J.F., Boddeke, R., Postuma, K.H. 1979. Tien jaar kinderkamer opnames in Nederland. I Het Zeeuwse Estuarium. *Visserij* 32:3-23.
- Digby, P.S.B. 1961. Sensitivity of the shrimp *Crangon crangon* to hydrostatic pressure. *Journal of Physiology* 158:12-13.
- Dijkema, K.S., Beeftink, W.G., Doody, J.P., Gehu, J.M., Heydemann, B., Rivas Martinez, S. 1984. Salt marshes in Europe. European Committee for the conservation of nature and natural resources, Straatsburg.
- Doornbos, G., Twisk, F. 1987. Density, growth and annual food consumption of Gobiid fish on the saline lake Grevelingen, The Netherlands. *Netherlands Journal of Sea Research* 21(1):45-74.

- Drake, P., Arias, A.M. 1991. Composition and seasonal fluctuations of the ichthyoplankton community in a shallow tidal channel of Cadiz Bay (S.W. Spain). *Journal of Fish Biology* 39:245-263.
- Dunbar, J.B., Britsch, L.D., Kemp, E.B. III (1992). Land loss rates: Report 3, Louisiana coastal plain. U.S. Army Corps of Engineers, Waterways Experiment Station, Technical Report GL-90-2, Vicksburg, USA. Geciteerd in Rozas & Reed (1993).
- Edlund, A.M., Magnhagen, C. 1981. Food segregation and consumption supression in two co-existing fishes, *Pomatoschistus minutus* and *P. microps*: an experimental demonstration of competition. *Oikos* 36:23-27.
- Eggers, D.M. 1977. Factors in interpreting data obtained by diel sampling of fish stomachs. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 34:290-294.
- Elliott, J.M., Persson, L. 1978. The estimation of daily rates of food consumption for fish. *Journal of Animal Ecology* 47:977-991.
- Fernandez, M., Iribarne, O., Armstrong, D. 1993. Habitat selection by young-of-the-year Dungeness crab *Cancer magister* and predation risk in intertidal habitats. *Marine Ecology Progress Series* 92:171-177.
- Field, S.G., Clarke, K.R., Warwick, R.M. 1982. A practical strategy for analyzing multispecies distribution patterns. *Marine Ecology Progress Series* 8:37-52.
- Fockedey, N. 1992. Vergelijkende studie van de hyperbenthische fauna van drie Europese estuaria (Eems, Schelde en Gironde). Licentiaatsthesis, Universiteit Gent.
- Fonds, M., Veldhuis, C. 1973. The oxygen consumption of four *Pomatoschistus* species (Pisces, Gobiidae) in relation to water temperature. *Netherlands Journal of Sea Research* 7:376-386.
- Fouda, M.M., Miller, P.J. 1981. Age and growth of the common goby *Pomatoschistus microps*, on the south coast of England. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 12:121-129.
- Frid, C.L.J. 1988. The marine fauna of the north Norfolk salt marshes, and their ecology. *Transactions of the Norfolk and Norwich Naturalists' Society* 28:46-50.
- Frid, C.L.J., James, R. 1988. The role of epibenthic predators in structuring the marine invertebrate community of a British coastal salt marsh. *Netherlands Journal of Sea Research* 22(3):307-314.
- Frid, C.L.J., James, R. 1989. The marine invertebrate fauna of a British coastal salt marsh. *Holarctic Ecology* 12:9-15.
- Gayanilo, F.C., Soriano, M., Pauly, D. 1989. A draft guide to the complete ELEFAN. Software 2 ICLARM, Manila.
- Groenendijk, A.M. 1984. Primary production of four dominant salt marsh angiosperms in the S.W. Netherlands. *Vegetatio* 57:143-152.
- Hamerlynck, O., Hostens, K. 1993. Growth, feeding, production and consumption in 0-group bib (*Trisopterus luscus* L.) and whiting (*Merlangius merlangus* L.) in a shallow coastal area of the south-west Netherlands. *ICES Journal of Marine Sciences* 50:81-91.

- Hamerlynck, O., Cattrijsse, A. 1994. The food of *Pomatoschistus minutus* (Pisces, Gobiidae) in Belgian coastal waters, and a comparison with the food of its potential competitor *P. lozanoi*. *Journal of Fish Biology* 44(5):753-771.
- Hamerlynck, O., Heip, C., Redant, F. 1986. Life history, food consumption and resource partitioning in two sympatric gobies *Pomatoschistus minutus* and *P. lozanoi* in the Belgian coastal waters. ICES-CM 1986/L14.
- Hamerlynck, O., Mees, J., Van de Vyver, P., Van Landtschoote, E., Hostens, K., Cattrijsse, A. 1990. Eindverslag Hyperbenthosonderzoek Voordelta. Intern rapport Rijkswaterstaat, Dienst Getijdenwateren, Middelburg.
- Hamerlynck, O., Mees, J., Craeymeersch, J., Soetaert, K., Hostens, K., Cattrijsse, A., Van Damme, P. 1993a. The Westerschelde estuary; two food webs and a nutrient rich desert. In Nihoul, J.C.J. (Ed.) Progress in Belgian Oceanographic Research. pp. 217-234. Institute of Marine Research and Air sea Interaction, Brussel.
- Hamerlynck, O., Hostens, K., Arellano, R.V., Mees, J., Van Damme, P. 1993b. The mobile epibenthic fauna of soft bottoms in the Dutch Delta (south-west Netherlands): spatial structure. *Netherlands Journal of Aquatic Ecology* 27(2-4):343-358.
- Hamerlynck, O., Cattrijsse, A., Arellano, R.V. 1993c. Daily ration of juvenile *Pomatoschistus lozanoi* de Beun (Pisces: Gobiidae). *ICES Journal of Marine Science* 50:471-480.
- Healey, M.C. 1972. On the population ecology of the common goby in the Ythan estuary. *Journal of Natural History* 6:133-145.
- Heck, K.L., Thoman, T.A. 1981. Experiments on predator-prey interactions in vegetated aquatic habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 53:125-134.
- Hedqvist-Johnson, K., André, C. 1991. The impact of the brown shrimp *Crangon crangon* (L.) on soft-bottom meiofauna: an experimental approach. *Ophelia* 34(1):41-49.
- Heip, C. 1988. Biota and abiotic environment in the Westerschelde estuary. *Hydrobiological Bulletin* 22:31-34.
- Hemminga, M.A., Klap, V.A., Van Soelen, J., De Leeuw J., Boon, J.J. 1992. Shifts in seston characteristics after inundation of a European coastal salt marsh. *Limnology and Oceanography* 37(7):1559-1564.
- Hemminga, M.A., Klap, V.A., Van Soelen, J., Boon, J.J. 1993. Effect of salt marsh inundation on estuarine particulate organic matter characteristics. *Marine Ecology Progress Series* 99:153-161.
- Henderson, P.A., Holmes, R.H.A. 1987. On the population biology of the common shrimp *Crangon crangon* (L.) (Crustacea: Caridea) in the Severn estuary and Bristol Channel. *Journal of the Marine Biology Association of the U.K.* 67:825-847.
- Henderson, P.A., Holmes, R.H.A. 1989. Whiting migration in the Bristol Channel: a predator-prey relationship. *Journal of Fish Biology* 34:409-416.

- Herrnkind, W.F., Butler, M.J. 1986. Factors regulating postlarval settlement and juvenile microhabitat use by the spiny lobsters *Panulirus argus*. *Marine Ecology Progress Series* 34:23-30.
- Hettler, W.F. 1989. Nekton use of regularly-flooded salt marsh habitat in North Carolina, USA. *Marine Ecology Progress Series* 56:11-118.
- Hill, M. 1979. TWINSpan - a FORTRAN programme for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of individuals and attributes. Cornell University, Ithaca, New York.
- Hines, A.H., Lipcius, R.N., Haddon, A.M. 1987. Population dynamics and habitat partitioning by size, sex, and molt stage of blue crabs *Callinectes sapidus* in a subestuary of central Chesapeake Bay. *Marine Ecology Progress Series* 36:55-64.
- Hodson, R.G., Hackman, J.O., Bennett, C.R. 1981. Food habits of young spots in nursery areas of the Cape Fear River estuary, North Carolina. *Transactions of the American Fisheries Society* 110:495-501.
- Hough, A.R., Naylor, E. 1992. Distribution and position maintenance behaviour of the estuarine mysid *Neomysis integer*. *Journal of the Marine Biology Association of U.K.* 72:869-876.
- Hughes, D.A. 1969. Responses of salinity change as a tidal transport mechanism of the pink shrimp *Penaeus duorarum*. *Biological Bulletin* 136:43-53.
- Huiskes, A.H.L. 1988. The salt marshes of the Westerschelde and their role in the estuarine ecosystem. *Hydrobiological Bulletin* 22(1):57-63.
- Hummel, H., Moerland, G., Bakker, C. 1988. The concomitant existence of a typical coastal and a detritus food chain in the Westerschelde estuary. *Hydrobiological Bulletin* 22:35-41.
- Hunter, E., Naylor, E. 1993. Intertidal migration by the shore crab *Carcinus maenas*. *Marine Ecology Progress Series* 101:131-139.
- Hyslop, E.J. 1980. Stomach content analyses - a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology* 17:411-429.
- Ingle, R.W. 1983. Shallow water crabs. Synopses of the British Fauna. No. 25. Cambridge University Press, Cambridge.
- Jackson, D., Mason, C.F., Long, S.P. 1985. Macro-invertebrate populations and production on a salt marsh in east England dominated by *Spartina anglica*. *Oecologia* 65:406-411.
- Jansen, G.M., Kuipers, B.R. 1980. On tidal migration in the shrimp *Crangon crangon*. *Netherlands Journal of Sea Research* 14(3/4):339-348.
- Jenkins, B.W., Green, J.M. 1977. A critique of field methodology for determining fish feeding periodicity. *Environmental Biology of Fishes* 1(2):209-214.
- Jennings, S. 1992. Potential effects of estuarine development on the success of management strategies for the British bass fishery. *AMBIO* 21(7):468-470.
- Jennings, S., Pawson, M.G. 1992. The origin and recruitment of Bass, *Dicentrarchus labrax*, larvae to nursery areas. *Journal of the Marine Biology Association of the U.K.* 72:199-212.

- Jennings, S., Lancaster, J.E., Ryland, J.S., Hackley, S.E. 1991. The age structure and growth dynamics of young-of-the-year, *Dicentrarchus labrax*, populations. *Journal of the Marine Biology Association of the U.K.* 71:799-810.
- Jones, D., Miller, P.J. 1966. Seasonal migrations of the common goby *Pomatoschistus microps* (Kroyer), in Morecambe Bay and elsewhere. *Hydrobiologia* 27:515-528.
- Kelley, D.F. 1986. Bass nurseries on the West Coast of the U.K. *Journal of the Marine Biology Association of the U.K.* 66:439-464.
- Kelley, D.F. 1987. Food of bass in U.K. waters. *Journal of the Marine Biology Association of the U.K.* 67:275-286.
- Kelley, D.F. 1988. The importance of estuaries to sea bass (*Dicentrarchus labrax*). *Journal of Fish Biology* 33 (Suppl. A):25-33.
- Kelley, D.F., Reay, P.J. 1988. The shallow creek fish communities of south-west England and west Wales estuaries. *Journal of Fish Biology* 33(Suppl. A):221-222.
- Kennedy, M., Fitzmaurice, P. 1972. The biology of the Bass, *Dicentrarchus labrax*, in Irish waters. *Journal of the Marine Biology Association of the U.K.* 52:557-597.
- Ketner, P. 1972. Primary production of salt marsh communities on the island of Terschelling. Thesis Katholieke Universiteit Nijmegen. Cited in Beeftink & Rozema (1988).
- Kieffer, J.D., Colgan, P.W. 1993. Foraging flexibility in Pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*): influence of habitat structure and prey type. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50:166-1705.
- Kinne, O. 1955. *Neomysis vulgaris* Thompson, eine autökologische-biologische studie. *Biologisches Zentralblatt* 74:160-202.
- Klein Breteler, W.C.M. 1975a. Growth and moulting of juvenile shore crabs, *Carcinus maenas*, in a natural population. *Netherlands Journal of Sea Research* 9(1):86-99.
- Klein Breteler, W.C.M. 1975b. Laboratory experiments on the influence of environmental factors on the frequency and the increase in size at moulting of juvenile shore crabs *Carcinus maenas*. *Netherlands Journal of Sea Research* 9(1):100-120.
- Klein Breteler, W.C.M. 1976a. Settlement, growth, and production of the shore crab *Carcinus maenas*, on tidal flats in the Dutch Wadden Sea. *Netherlands Journal of Sea Research* 10(3):354-376.
- Klein Breteler, W.C.M. 1976b. Migration of the shore crab, *Carcinus maenas*, in the Dutch Wadden Sea. *Netherlands Journal of Sea Research* 10(3):338-353.
- Kleypas, J., Dean, J.M. 1983. Migration and feeding of the predatory fish, *Bairdiella chrysura* Lacépède, in an intertidal creek. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 72:199-209.
- Kneib, R.T. 1984. Patterns of invertebrate distribution and abundance in the intertidal salt marsh: Causes and Questions. *Estuaries* 7(4A):392-412.

- Kneib, R.T. 1986. The role of *Fundulus heteroclitus* in salt marsh trophic dynamics. *American zoologist* 26:259-269.
- Kneib, R.T. 1987. Predation risk and use of intertidal habitats by young fishes and shrimp. *Ecology* 68(2):379-386.
- Kneib, R.T. 1991. Flume weir for quantitative collection of nekton from vegetated intertidal habitats. *Marine Ecology Progress Series* 75:29-38.
- Kneib, R.T., Stiven, A.E. 1982. Benthic invertebrate responses to size and density manipulations of the common Mummichog, *Fundulus heteroclitus*, in an intertidal salt marsh. *Ecology* 63(5):1518-1532.
- Kneib, R.T., Wagner, S.L. 1994. Nekton use of vegetated marsh habitat at different stages of tidal inundation. *Marine Ecology Progress Series* 106:227-238.
- Krijger, G.M. 1993. Het Verdrongen Land van Saeflinghe komt weer boven water. Werkdocument HWWS-93.838x. Rijkswaterstaat, Dienst Getijdewateren, Middelburg.
- Kuipers, B.R., Dapper, R. 1981. Production of *Crangon crangon* in the tidal zone of the Dutch Wadden Sea. *Netherlands Journal of Sea Research* 15(1):33-53.
- Kuipers, B.R., Dapper, R. 1984. Nursery function of Wadden Sea tidal flats for the brown shrimp *Crangon crangon*. *Marine Ecology Progress Series* 17:171-181.
- Labourg, P.J., Clus, C., Lasserre, G. 1985. Résultats préliminaires sur la distribution des juvéniles de poissons dans un marais maritime du Bassin d'Arcachon. *Oceanologica Acta* 8(3):331-341.
- Leloup, E., Konietzko, B. 1956. Recherches biologiques sur les eaux saumâtres du Bas-Escaut. *Memoires de l'Institut des Sciences Naturelles de la Belgique* Nr. 132.
- Long, S.P., Mason, C.F. 1983. Salt marsh ecology. Tertiary Level Biology. Blackie, Londen.
- Maebe, S. 1992. De vis- en crustaceagemeenschap van de Westerschelde ter hoogte van de kerncentrale van Doel gedurende het winterhalfjaar 1991-1992. Licentiaatsthesis Katholieke Universiteit Leuven.
- Magnhagen, C. 1986. Activity differences influencing food selection in the marine fish *Pomatoschistus microps*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 43:223-227.
- Magnhagen, C., Wiederholm, A.M. 1982a. Habitat and food preference of *Pomatoschistus minutus* and *P. microps* (Gobiidae) when alone and together: an experimental study. *Oikos* 39:152-156.
- Magnhagen, C., Wiederholm, A.M. 1982b. Food selectivity versus prey availability: a study using the marine fish *Pomatoschistus microps*. *Oecologia* 55:311-315.
- Mathews, T.R., Schroeder, W.W., Stearns, D.E. 1991. Endogenous rhythm, light and salinity effects on postlarval brown shrimp *Penaeus aztecus* lves recruitment to estuaries. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 154:177-189.

- Mattila, J., Olafsson, E.B., Johansson, A. 1990. Predation effects of *Crangon crangon* on benthic infauna on shallow sandy bottoms - an experimental study from southern Sweden. In Barnes, M., Gibson, R.N. (Eds.) *Trophic Relationships in the Marine Environment. Proceedings 24th European Marine Biology Symposium*. pp. 503-516. Aberdeen University Press, Aberdeen.
- Mauchline, J. 1980. The biology of mysids and euphausiids. *Advances in Marine Biology* Vol. 18.
- Mc Call, J.N., Fleeger, J.W. 1993. Recognition and utilization of prey aggregations by juvenile spot (*Leiostomus xanthurus* Lacépède). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 174:121-134.
- McGaw, I.J., Naylor, E. 1992. Distribution and rhythmic locomotor patterns of estuarine and open shore populations of *Carcinus maenas*. *Journal of the Marine Biology Association of the U.K.* 72:599-609.
- Mclvor, C.C., Odum, W.E. 1986. The flume net: a quantitative method for sampling fishes and macrocrustaceans on tidal marsh surfaces. *Estuaries* 9(3):219-224.
- Mclvor, C.C., Odum, W.E. 1988. Food, predation risk, and microhabitat selection in a marsh fish assemblage. *Ecology* 69(5):1341-1351.
- Mees, J. 1994. Het hyperbenthos van ondiepe kustgebieden en estuaria: gemeenschapsstructuur en biologie van de dominante soorten. Doctoraatsthesis Universiteit Gent.
- Mees, J., Hamerlynck, O. 1992. Spatial community structure of the winter hyperbenthos of the Schelde estuary, The Netherlands, and the adjacent coastal waters. *Netherlands Journal of Sea Research* 29(4):357-370.
- Mees, J., Cattrijsse, A., Hamerlynck, O. 1993a. Distribution and abundance of shallow water hyperbenthic mysids (Crustacea, Mysidacea) and euphausiids (Crustacea, Euphausiacea) in the Voordelta and the Westerschelde, southwest Netherlands. *Cahier de Biologie Marine* 34:165-186.
- Mees, J., Dewicke, A., Hamerlynck, O. 1993b. Seasonal composition and spatial distribution of hyperbenthic communities along estuarine gradients in the Westerschelde. *Netherlands Journal of Aquatic Ecology* 27(2-4):359-376.
- Mees, J., Abdulkerim, Z., Hamerlynck, O. 1994. Life history, growth and production of *Neomysis integer* in the Westerschelde estuary, southwest Netherlands. *Marine Ecology Progress Series* 109:43-57.
- Mense, D.J., Wenner, E.L. 1989. Distribution and abundance of early life history stages of the blue crab, *Callinectes sapidus*, in tidal marsh creeks near Charleston, South Carolina. *Estuaries* 12(3):157-168.
- Meredith, W.H., Lotrich, V.A. 1979. Production dynamics of a tidal creek population of *Fundulus heteroclitus* (Linnaeus). *Estuarine Coastal and Marine Science* 8:99-118.
- Minello, T.J., Zimmerman, R.J. 1983. Fish predation on juvenile brown shrimp, *Penaeus aztecus* Ives: the effect of simulated *Spartina* structure on predation rates. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 72:211-231.
- Minello, T.J., Zimmerman, R.J. 1992. Utilization of natural and transplanted Texas salt marshes by fish and decapod crustaceans. *Marine Ecology Progress Series* 90:273-285.

- Minello, T.J., Zimmerman, R.J., Martinez, E.X. 1989. Mortality of young brown shrimp *Penaeus aztecus* in estuarine waters. *Transactions of the American Fisheries Society* 118:693-708.
- Mittelbach, G.G. 1981. Foraging efficiency and body size: a study of optimal diet and habitat use by Bluegills. *Ecology* 62(5):1370-1386.
- Möller, P., Pihl, L., Rosenberg, R. 1985. Benthic faunal energy flow and biological interaction in some shallow marine soft bottom habitats. *Marine Ecology Progress Series* 27:109-121.
- Morgan, M.D., Threlkeld, S.T. 1982. Size Dependent horizontal migration of *Mysis relicta*. *Hydrobiologia* 93:63-68.
- Morton, R.M., Pollock, B.R., Beumer, J.P. 1987. The occurrence and diet of fishes in a tidal inlet to a saltmarsh in southern Moreton Bay, Queensland. *Australian Journal of Ecology* 12:217-237.
- Muus, B.J. 1967. The fauna of Danish estuaries and lagoons. Distribution and ecology of dominating species in the shallow reaches of the mesohaline zone. *Meddelelser fra Danmarks Fisk- og Havundersogelser* 5:3-316.
- Naylor, E. 1962. Seasonal changes in a population of *Carcinus maenas* (L.) in the littoral zone. *Journal of Animal Ecology* 31:601-609.
- Nelson, W.G. 1979. Experimental studies of selective predation on amphipods: consequences for amphipod distribution and abundance. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 38:225-245.
- Nienhuis, P.H. 1982. De oecologische consequenties van de deltawerken. In Wolff, W.J. et al. (Eds.) Wadden Duinen Delta. Vereniging Behoud Natuurmonumenten, 's-Gravelande. pp. 101-132. Pudoc, Wageningen. Geciteerd in Dijkema et al. (1984).
- Nixon, S.W. 1980. Between coastal marshes and coastal waters - a review of twenty years of speculation and research on the role of salt marshes in estuarine productivity and water chemistry. In Hamilton, P., MacDonald, K.B. (Eds.) Estuarine and wetland processes. pp. 437-525. Plenum, New York. Geciteerd in Boesch & Turner (1984).
- Nixon, S.W., Oviatt, C.A. 1973. Ecology of a New England salt marsh. *Ecological Monographs* 43:463-498.
- Odum, W.E., Heald, E.J. 1975. The detritus based food web of an estuarine mangrove community. In Cronin, L.E. (Ed.) Estuarine Research Vol. I pp. 265-286. Academic Press, New York.
- Orth, R.J., van Montfrans, J. 1990. Utilization of marsh and seagrass habitats by early stages of *Callinectes sapidus*: a latitudinal perspective. *Bulletin of Marine Science* 46(1):126-144.
- Pomeroy, L.R., Wiegert, R.G. 1981. The ecology of a salt marsh. Ecological Study Vol. 38. Springer-Verlag, Berlin.
- Pomeroy, L.R., Darley, W.M., Dunn, E.L., Gallagher, J.L., Haines, E.B., Whitney, D.M. 1981. Primary Production. In Pomeroy, L.R., Wiegert, R.G. (Eds.) The ecology of a salt marsh. Ecological Studies Vol. 38. pp. 39-67. Springer-Verlag, Berlin.

- Pihl, L., Rosenberg, R. 1982. Production, abundance, and biomass of mobile epibenthic marine fauna in shallow waters, western Sweden. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 57:273-301.
- Pihl, L., Rosenberg, R. 1984. Food selection and consumption of the shrimp *Crangon crangon* in some shallow marine areas in western Sweden. *Marine Ecology Progress Series* 15:159-168.
- Pinn, E.H., Ansell, A.D. 1993. The effect of particle size on the burying ability of the brown shrimp *Crangon crangon*. *Journal of the Marine Biology Association of the U.K.* 73:365-377.
- Rackocinski, C.F., Baltz, D.M., Fleeger, J.W. 1992. Correspondence between environmental gradients and the community structure of marsh edge fishes in a Louisiana estuary. *Marine Ecology Progress Series* 80:135-148.
- Raffaelli, D., Richner, H., Summers, R. Northcott, S. 1990. Tidal migrations in the Flounder (*Platichthys flesus*). *Marine Behaviour and Physiology* 16:249-260.
- Rangeley, R.W., Thomas, M.L.H. 1987. Predatory behaviour of juvenile shore crab *Carcinus maenas* (L.). *Journal of experimental Marine Biology and Ecology* 108:191-197.
- Ranwell, D.S. 1972. Ecology of salt marshes and sand dunes. Chapman and Hall, London.
- Redant, F. 1980a. Population dynamics of brown shrimps (*Crangon crangon*) in the Belgian coastal waters. 1. Consumption-production model. ICES-CM 1980/K32.
- Redant, F. 1980b. Population dynamics of brown shrimps (*Crangon crangon*) in the Belgian coastal waters. 2. Predation mortality. ICES-CM 1980/K33.
- Reimold, R.J. 1977. Mangals and salt marshes of eastern United States. In Chapman, V.J. (Ed.) Wet coastal ecosystems. pp. 157-166. Elsevier, Amsterdam.
- Reise, K. 1985. Tidal flat ecology. An experimental approach to species interactions. Ecological Studies Vol. 54. Springer Verlag, Berlin.
- Rijnsdorp, A.D., Van Stralen, M., Van Der Veer, H.W. 1985. Selective tidal transport of North Sea plaice larvae *Pleuronectes platessa* in coastal nursery areas. *Transactions of the American Fisheries Society* 114:461-470.
- Robertson, A.I., Lenanton, R.C.J. (1984). Fish community structure and food chain dynamics in the surfzone of sandy beaches: the role of detached macrophyte detritus. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 84:265-283.
- Robertson, A.I., Dixon, P., Daniel, P.A. 1988. Zooplankton dynamics in mangrove and other nearshore habitats in tropical Australia. *Marine Ecology Progress Series* 43:139-150.
- Rogers, B.D., Shaw, R.F., Herke, W.H., Blanchet, R.H. 1993. Recruitment of postlarval juvenile brown shrimp (*Penaeus aztecus* Ives) from offshore to estuarine waters of the northwestern Gulf of Mexico. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 36:377-394.
- Rogers, S.G., Targett, T.E., Van Sant, S.B. 1984. Fish nursery use in Georgia salt marsh estuaries: the influence of springtime freshwater conditions. *Transactions of the American Fisheries Society* 113:595-606.

- Rogers, S.I. 1988a. Reproductive effort and efficiency in the female common goby, *Pomatoschistus microps* (Kroyer)(Teleostei, Gobiidae). *Journal of Fish Biology* 33:109-119.
- Rogers, S.I. 1988b. The seasonal partitioning of energy in an estuarine fish, the common goby, *Pomatoschistus microps* Kroyer. *Journal of Fish Biology* 33(Suppl. A):45-50.
- Rogers, S.I. 1989. Seasonal variation in fecundity and egg size of the common goby, *Pomatoschistus microps*. *Journal of the Marine Biology Association of the U.K.* 69:535-543.
- Rooker, J.R., Dennis, G.D. 1991. Diel, lunar and seasonal changes in a mangrove fish assemblage off southwestern Puerto Rico. *Bulletin of Marine Science* 49(3):684-689.
- Rountree, R.A., Able, K.A. 1992a. Fauna of polyhaline subtidal marsh creeks in southern New Jersey: composition, abundance and biomass. *Estuaries* 15(2):171-185.
- Rountree, R.A., Able, K.W. 1992b. Diel variation in decapod crustacean and fish assemblages in New Jersey polyhaline marsh creeks. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 37:181-201.
- Rountree, R.A., Able, K.W. 1992c. Foraging habits, growth, and temporal patterns of salt marsh creek habitat use by young-of-year summer flounder in New Jersey. *Transactions of the American Fisheries Society* 121:765-776.
- Rozas, L.P. 1991. Bottomless lift net for quantitatively sampling nekton on intertidal marshes. *Marine Ecology Progress Series* 89:187-292.
- Rozas, L.P. 1993. Nekton use of salt marshes of the southeast region of the United States. Coastal Zone '93. Proceedings 8th Symposium on Coastal and Ocean Management. pp. 528-537.
- Rozas, L.P., Hackney, C.T. 1984. Use of oligohaline marshes by fishes and macrofaunal crustaceans in North Carolina. *Estuaries* 7(3):213-224.
- Rozas, L.P., Odum, W.E. 1987a. Use of tidal freshwater marshes by fishes and macrofaunal crustaceans along a marsh stream-order gradient. *Estuaries* 10(1):36-43.
- Rozas, L.P., Odum, W.E. 1987b. Fish and macrocrustacean use of submerged plant beds in tidal freshwater creeks. *Marine Ecology Progress Series* 38:101-108.
- Rozas, L.P., Odum, W.E. 1988. Occupation of submerged aquatic vegetation by fishes: testing the roles of food and refuge. *Oecologia* 77:101-106.
- Rozas, L.P., LaSalle, M.W. 1990. A comparison of the diets of gulf killifish, *Fundulus grandis* Baird and Girard, entering and leaving a Mississippi brackish marsh. *Estuaries* 13(3):332-336.
- Rozas, L.P., Reed, D.J. 1993. Nekton use of marsh surface habitats in Louisiana (USA) deltaic salt marshes undergoing submergence. *Marine Ecology Progress Series* 96:147-157.
- Rozas, L.P., McIvor, C.C., Odum, W.E. 1988. Intertidal rivulets and creekbanks: corridors between tidal creeks and marshes. *Marine Ecology Progress Series* 47:303-307.
- Ruiz, G.M., Hines, A.H., Posey, M.H. 1993. Shallow water as a refuge habitat for fish and crustaceans in non vegetated estuaries: an example from Chesapeake Bay. *Marine Ecology Progress Series* 99:1-16.

- Russell, F.S. 1976. The eggs and planktonic stages of British marine fishes. Academic Press, London.
- Rutledge, P.A., Fleeger, J.W. 1993. Abundance and seasonality of meiofauna, including harpacticoid copepod species, associated with stems of the salt-marsh cord grass, *Spartina alterniflora*. *Estuaries* 16(4):760-768.
- Ryer, C.H. 1987. Temporal patterns of feeding by blue crabs (*Callinectes sapidus*) in a tidal marsh creek and adjacent seagrass meadow in the lower Chesapeake Bay. *Estuaries* 10(2):136-140.
- Ryer, C.H., Van Montfrans, J., Orth, R.J. 1990. Utilization of a seagrass meadow and tidal marsh creek by blue crabs *Callinectes sapidus*. II Spatial and temporal patterns of molting. *Bulletin of Marine Science* 46(1):95-104.
- Savino, J.F., Stein, R.A. 1982. Predator-prey interaction between largemouth bass and bluegills as influenced by simulated, submersed vegetation. *Transactions of the American Fisheries Society* 11(3):255-266.
- Shenker, J.M., Dean, J.M. 1979. The utilization of an intertidal salt marsh creek by larval and juvenile fishes: abundance, diversity and temporal variation. *Estuaries* 2(3):154-163.
- Sherer, B., Reise, K. 1981. Significant predation on micro- and macrobenthos by the crab *Carcinus maenas* L., in the Wadden Sea. *Kieler Meeresforschung Sonderhavn* 5:490-500.
- Spinner, G.P. 1968. The wildlife wetlands and shellfish areas of the Atlantic coastal zone. In Serial atlas of the marine Environment, Folio 18. American Geographical Society, Washington, D.C. Cited in Reimold (1977).
- Sogard, S.M. 1992. Variability in growth rates of juvenile fishes in different estuarine habitats. *Marine Ecology Progress Series* 85:35-53.
- Sogard, S.M., Able, K.A. 1991. A comparison of eelgrass, sea lettuce macroalgae, and marsh creeks as habitats for epibenthic fishes and decapods. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 33:501-519.
- Somerton, D.A. 1990. Detecting differences in fish diets. *Fishery Bulletin* 89(1):167-169.
- Sorbe, J.C. 1981. La macrofaune vagile de l'estuaire de la Gironde; distribution et migration des espèces, modes de reproduction, regimes alimentaires. *Oceanis* 6(6):579-592.
- Subrahmanyam, C.B., Drake, S.H. 1975. Studies on the animal communities in two north Florida salt marshes. Part I. Fish communities. *Bulletin of Marine Science* 25(4):445-465.
- Subrahmanyam, C.B., Coultas, C.L. 1980. Studies on the animal communities in two north Florida salt marshes. Part III. Seasonal fluctuations of fish and macroinvertebrates. *Bulletin of Marine Science* 30(4):790-818.
- Subrahmanyam, C.B., Kruczynski, W.L., Drake, S.H. 1976. Studies on the animal communities in two north Florida salt marshes. Part II. Macroinvertebrate communities. *Bulletin of Marine Science* 26(2):172-195.
- Talbot, C.W., Able, K.A. 1984. Composition and distribution of larval fishes in New Jersey high marshes. *Estuaries* 7(4A):434-443.

- Teal, J.M. 1962. Energy flow in the salt marsh ecosystem of Georgia. *Ecology* 43(4):614-624.
- ter Braak, C.J.F. 1988. CANOCO - a FORTRAN programme for canonical community ordination by (partial) (detrended) (canonical) correspondence analysis, principal components analysis and redundancy analysis (version 2.1). Agricultural Mat. Group, Ministerie van landbouw en Visserij. Pudoc, Wageningen.
- Tiews, K. 1967. Synopsis of biological data on the common shrimp, *Crangon crangon* (Linnaeus 1758). FAO Fisheries Synopsis, 91.
- Thomas, J.L., Zimmerman, R.J., Minello, T.J. 1990. Abundance patterns of juvenile blue crabs (*Callinectes sapidus*) in nursery habitats of two Texas bays. *Bulletin of Marine Science* 46(1):115-125.
- Tranter, D.J. 1979. (Ed.) Monographs on oceanographic methodology 2. Zooplankton sampling. Paris, UNESCO.
- Turner, R.E. 1977. Intertidal vegetation and commercial yields of penaeid shrimp. *Transactions of the American Fisheries Society* 106(5):411-416.
- van Beek, F.A., Boddeke, R. 1990. Verspreiding en talrijkheid van garnalen (*Crangon crangon* L.) in het Schelde estuarium. Rapport DEMVIS 90-101. Instituut voor Visserij Onderzoek, IJmuiden.
- Van der Veer, H.W., Bergamn, M.J.N. 1987. Predation by crustaceans on a newly settled 0-group plaice *Pleuronectes platessa* population in the western Wadden Sea. *Marine Ecology Progress Series* 35:203-215.
- van Schaik, A.W.J., de Jong, D.J., van der Pluijm, A.M. 1988. Vegetatie buitendijkse gebieden Westerschelde. Nota GWAO 88.1003. Rijkswaterstaat, Dienst Getijdenwateren, Middelburg.
- Valiela, I., Wright, J.E., Teal, J.M., Volkman, S.B. 1977. Growth, production, and energy transformations in the salt marsh killifish *Fundulus heteroclitus*. *Marine Biology* 40:135-144.
- Vince, S., Valiela, I., Backus, N. 1976. Predation by the salt marsh Killifish *Fundulus heteroclitus* (L.) in relation to prey size and habitat structure: consequences for prey distribution and abundance. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 23:255-266.
- Wallentinus, H.G. 1973. Above ground primary production of a *Juncetum gerardi* on a Baltic sea shore meadow. *Oikos* 24:200-219.
- Warman, C.G., Reid, D.G., Naylor, E. 1993. Variation in the tidal migratory behaviour and rhythmic light-responsiveness in the shore crabs, *Carcinus maenas*. *Journal of the Marine Biology Association of the U.K.* 73:355-364.
- Webb, P., Wooldridge, T.H. 1990. Diel horizontal migration of *Mesopodopsis slabberi* (Crustacea: Mysidacea) in Algoa Bay, southern Africa. *Marine Ecology Progress Series* 62:73-77.
- Weinstein, M.P., Brooks, H.A. 1983. Comparative ecology of nekton residing in a tidal creek and adjacent seagrass meadow: community composition and structure. *Marine Ecology Progress Series* 12:15-27.
- Weinstein, M.P., Weiss, S.L., Walters, M.F. 1980. Multiple determinants of community structure in shallow marsh habitats, Cape Fear River estuary, North Carolina, USA. *Marine Biology* 58:227-243.

- Weisberg, S.B., Lotrich, V.A. 1982. The importance of an infrequently flooded intertidal marsh surface as an energy source for the mummichog *Fundulus heteroclitus*: an experimental approach. *Marine Biology* 66:307-310.
- Weisberg, S.B., Lotrich, V.A. 1986. Food limitation of a Delaware salt marsh population of the mummichog *Fundulus heteroclitus* (L.). *Oecologia* 68:168-173.
- Weisberg, S.B., Whalen, R., Lotrich, V.A. 1981. Tidal and diurnal influence on food consumption of a salt marsh killifish *Fundulus heteroclitus*. *Marine Biology* 61:243-246.
- Werner, E.E., Gilliam, J.F., Hall, D.J., Mittelbach, G.G. 1983. An experimental test of the effects of predation risk on habitat use in fish. *Ecology* 64:1540-1548.
- Wilson, K.A., Able, K.W., Heck, K.L. 1990. Habitat use by juvenile blue crabs: a comparison among habitats in southern New Jersey. *Bulletin of Marine Science* 46(1):105-114.
- Wiltse, W.I., Foreman, K.H., Teal, J.M., Valiela, I. 1984. Effects of predators and food resources on the macrobenthos of salt marsh creeks. *Journal of Marine Research* 42:923-942.
- Wolff, W.J., Van Eeden, M.J., Lammens, E. 1979. Primary production and import of particulate organic matter on a salt marsh in The Netherlands. *Netherlands Journal of Sea Research* 13(2):242-255.
- Zagursky G., Feller, R.J. (1985). Macrophyte detritus in the winter diet of the estuarine mysid, *Neomysis americana*. *Estuaries* 8(4):355-362.
- Zijlstra, J.J. 1972. On the importance of the Wadden Sea as a nursery area in relation to the conservation of the southern North Sea fishery resources. *Symposia Zoological Society London* 29:233-258.
- Zimmerman, R.J., Minello, T.J. 1984. Densities of *Penaeus aztecus*, *Penaeus setiferus*, and other natant macrofauna in a Texas salt marsh. *Estuaries* 7(4A):421-433.

Appendix A Soortenlijst van de macrocrustacea en de vissen die in de intertidale kreek van het Verdrongen Land van Saefinghe en van het schor van Waarde werden waargenomen.

CRUSTACEA

Decapoda

Palaemonetes varians
Palaemonetes varians Zoea
Palaemon elegans
Crangon crangon
Crangon crangon Postlarven
Carcinus maenas
Carcinus maenas Zoea
Carcinus maenas Megalopa
Liocarcinus holsatus Zoea
Liocarcinus holsatus Megalopa
Portumnus laticeps
Macropodia species
Pagurus species Megalopa

Mysidacea

Neomysis integer
Mesopodopsis slabberi
Schistomysis spiritus
Schistomysis kervillei
Gastrosaccus spinifer
Praunus flexuosus

Amphipoda

Hyperia galba
Corophium volutator
Corophium arenarium
Corophium lacustre
Corophium acherusicum
Gammarus salinus
Gammarus zaddachi
Gammarus tigrinus
Gammarus duebeni
Gammarus crinicornis
Gammarus locusta
Gammarus species
Chaetogammarus marinus
Orchestia gammarellus
Bathyporeia species
Pleusymtes glaber
Haustorius arenarium
Atylus swammerdami
Melita palmata

Isopoda

Eurydice pulchra
Lekanesphaera rugicauda
Idotea baltica
Jaera albifrons
Paragnathia formica

PISCES

Anguilla anguilla
Sprattus sprattus
Clupea harengus
Atherina presbyter
Dicentrarchus labrax
Pomatoschistus minutus
Pomatoschistus lozanoi
Pomatoschistus microps
Pomatoschistus species
Liza ramada
Chelon labrosus
Ammodytes tobianus
Gasterosteus aculeatus
Syngnathus rostellatus
Pleuronectes platessa
Pleuronectes flesus
Pleuronectes postlarven
Solea solea
Stizostedion lucioperca
Pungitius pungitius
Alburnus alburnus
Merlangius merlangius

Appendix B Fysisch-chemische variabelen geregistreerd in de intertidale schorkreken van het Verdrongen Land van Saeftinghe en het schor van Waarde.

Saeftinghe

	15/3/90	11/4/90	10/5/90	11/6/90	9/7/90	8/8/90	10/10/90	5/11/90	3/12/90
temperatuur (°C)	11.0	12.0	17.0	19.0	20.0	22.0	16.0	12.0	9.0
saliniteit (‰)	5.6	8.5	9.9	11.5	11.9	16.1	14.3	12.1	11.9
O ₂ (mg l ⁻¹)	2.3	4.9	2.9	2.8	3.8	3.6	4.5	3.2	3.8
detritus (g DW/m ³)	0.010	0.050	0.020	0.020	0.150	0.070	0.110	0.080	0.100
waterhoogte kreek (cm)	350	388	350	323	361	356	373	388	370
waterhoogte NAP (cm)	308	314	304	289	295	290	284	346	338

	29/1/91	14/3/91	16/4/91	10/5/91	13/6/91	12/7/91	9/8/91	7/9/91	7/10/91
temperatuur (°C)	6.0	9.0	13.0	12.0	16.0	21.0	23.0	21.0	17.0
saliniteit (‰)	3.4	4.5	8.4	8.0	11.5	6.8	10.3	13.8	14.2
O ₂ (mg l ⁻¹)	5.5	3.7	2.7	4.0	3.4	4.3	4.5	3.8	3.6
detritus (g DW/m ³)	0.170	0.010	0.010	0.004	0.001	0.041	0.018	0.031	0.041
waterhoogte kreek (cm)	333	343	395	271	370	353	315	315	330
waterhoogte NAP (cm)	294	285	348	242	333	320	288	278	295

Waarde

	23/3/90	5/4/90	22/4/90	19/5/90	20/6/90	3/7/90	17/8/90	1/10/90	15/10/90
temperatuur (°C)	10.0	10.0	12.0	15.0	16.0	19.0	21.0	14.0	12.0
saliniteit (‰)	15.7	19.0	19.0	19.7	21.5	21.3	25.0	23.1	23.1
O ₂ (mg l ⁻¹)	7.9	9.2	9.2	10.1	7.4	7.1	7.0	7.7	7.7
detritus (g DW/m ³)	0.142	0.172	0.178	0.238	0.588	0.835	0.455	0.765	1.163
waterhoogte kreek (cm)	214	215	245	187	215	163	185	192	243
waterhoogte NAP (cm)	118	119	148	119	154	110	105	106	119

	30/11/90	28/12/90	25/1/91	25/2/91	11/3/91	9/4/91	9/5/91	7/6/91	5/8/91
temperatuur (°C)	11.0	6.0	6.0	2.0	7.0	12.0	10.0	13.0	21.0
saliniteit (‰)	22.3	22.0	16.1	15.5	19.4	19.0	22.8	26.1	20.3
O ₂ (mg l ⁻¹)	7.9	8.9	9.8	8.3	7.4	8.0	9.4	8.8	6.6
detritus (g DW/m ³)	0.990	0.039	1.124	2.431	0.085	2.603	0.390	0.456	0.465
waterhoogte kreek (cm)	235	228	175	205	201	143	177	194	201
waterhoogte NAP (cm)	154	130	201	201	137	142	183	200	201

Appendix C Densiteiten per volume en per oppervlak en biomassa's per volume voor het nekton in de intertidale kreek van het Verdrongen Land van Saeftinghe in de periode maart 1990 tot oktober 1991.

Densiteit (ind. m⁻³)

	15/3/90	11/4/90	10/5/90	11/6/90	9/7/90	8/8/90	10/10/90	5/11/90	3/12/90
Angu angu					0.001		0.000		
Angu juve	0.010	0.008	0.000						
Spra spra	0.003	0.002			0.001		0.041	0.099	0.132
Clup hare	0.001	0.006		0.007	0.001		0.007	0.001	0.036
Clup Larv		0.082	0.035	0.005					
Athe pres							0.000	0.001	
Dice labr	0.004	0.003	0.002	0.021	0.032	0.038	0.025	0.011	0.004
Poma minu		0.000		0.003	0.002		0.000		
Poma loza	0.000	0.001					0.002	0.000	0.000
Poma micr	0.009	0.021	0.005	4.671	0.441	5.255	1.318	0.091	0.023
Poma Spec					0.036			0.002	
Liza rama	0.001		0.000						
Chel labr							0.001	0.003	0.003
Ammo tobi				0.005				0.000	
Gast acul	0.001	0.001		0.002				0.000	0.000
Syng rost	0.000	0.001		0.001	0.005	0.002	0.064	0.002	0.000
Pleu fles		0.001		0.001			0.002	0.000	0.000
Pleu Post	0.012	0.015	0.290	0.072					
Pleu plat		0.007	0.001						
Sole sole		0.002	0.016	0.003					
Stiz luci							0.000		
Albu albu									
Pung pung									
Merl merl									
Fish Larv	0.000		0.001						
Pala vari	0.001	0.001	0.013	0.007	0.003	0.001	0.006	0.002	0.001
Pala Zoa					0.002	0.002			
Pala Post					0.001	0.010			
Pala eleg						0.001	0.001		
Cran cran	0.019	0.090	0.002	2.532	0.034	0.069	0.927	0.111	0.023
Cran Post	0.112	4.991	2.324	39.754	0.967	1.216	5.275	1.610	0.166
Carc maen		0.001	0.002	0.132	0.210	0.219	0.060	0.039	0.006
Carc Mega			0.008	7.696	0.122	2.729			
Carc Zoa					0.001	0.002			
Lioc Mega						0.002			
Lioc Zoa						0.002			
Port lati						0.006			
Mega typ4						0.152			
Macr Spec				0.002		0.002			
Neom inte	5.447	1.708	4.830	242.882	9.740	3.091	7.464	4.961	2.743
Schi spir			0.001	0.002					
Schi kerv			0.000						
Prau flex		0.016			0.003	0.002		0.000	
Meso slab	0.000	0.174	2.094	4.016	3.147	22.366	202.573	27.989	0.266
Gast spin					0.001		0.009	0.001	
Coro volu	0.080	0.293	0.023	0.982	0.695	1.379	0.186	0.387	0.236
Coro lacu			0.000		0.001		0.002		
Coro aren	0.000								
Gamm sali	0.143	0.209	0.104	0.308	0.151	0.019	0.019	0.014	0.410
Gamm zadd	0.003	0.007	0.000	0.009	0.004	0.002	0.004	0.001	0.002
Gamm tigr									
Gamm dueb									
Gamm Spec							0.002		
Orch gamm		0.001		0.001	0.006	0.005	0.001	0.003	0.001
Bath Spec	0.003	0.004				0.004	0.011	0.002	0.004
Pleu glab				0.001	0.039	0.046	0.035	0.003	0.000
Haus aren							0.001		
Atyl swam							0.002		
Eury pulc	0.002	0.011	0.001	0.010	0.005	0.029	0.224	0.706	0.002
Leka rugi	0.035	0.062	0.010	0.003	0.003	0.030	0.085	0.094	0.015
Idot balt					0.000				
Para form	0.017	0.014	0.017	0.007	0.011	0.002	0.006	0.004	0.000

Densiteit (ind. m⁻³)

	29/1/91	14/3/91	16/4/91	10/5/91	13/6/91	12/7/91	9/8/91	7/9/91	7/10/91
Angu angu									
Angu juve		0.004							
Spra spra	0.003	0.001							
Clup hare					0.336				
Clup Larv		0.001	0.237	0.006	0.434	0.008			
Athe pres									
Dice labr					0.000	0.000	0.029	0.024	0.030
Poma minu					0.323				
Poma loza	0.000	0.000			0.001				
Poma micr		0.022	0.011	0.021	0.002	1.752	3.442	1.468	0.763
Poma Spec					0.056				
Liza rama									
Chel labr						0.000			0.002
Ammo tobi									
Gast acul	0.001	0.002	0.001						
Syng rost					0.002	0.000			0.026
Pleu fles	0.000	0.000		0.001	0.000				0.000
Pleu Post		0.204	1.951	0.059	0.008				
Pleu plat			0.000		0.003		0.000		
Sole sole					0.001	0.000			
Stiz luci						0.000			
Albu albu		0.001							
Pung pung		0.000				0.000			
Merl merl					0.000				
Fish Larv		0.001							
Pala vari		0.003	0.006	0.006	0.001	0.009	0.008	0.002	0.055
Pala Zoa									
Pala Post									
Pala eleg			0.001						0.000
Cran cran		0.000		0.001	0.029	0.002		0.004	0.062
Cran Post		0.000	2.758	1.079	1.297	0.585	0.091	0.010	0.198
Carc maen	0.001		0.001	0.006	0.001	0.052	0.374	0.067	0.044
Carc Mega				0.001		0.978		0.034	
Carc Zoa								0.023	
Lioc Mega									
Lioc Zoa									
Port lati									
Mega typ4									
Macr Spec									
Neom inte	0.096	1.630	1.321	0.259	238.037	38.766	4.979	42.408	1.194
Schi spir									
Schi kerv									
Prau flex					0.000				
Meso slab	0.002		0.476	0.016	42.718	0.459	0.084	0.191	0.857
Gast spin						0.083		0.000	
Coro volu	0.507	0.010	0.031		0.075	0.411	0.484	0.202	0.022
Coro lacu									
Coro aren		0.000							
Gamm sali	0.012	0.148	0.196	0.009	0.067	0.009	0.001	0.018	0.013
Gamm zadd	0.000	0.007	0.005	0.001	0.000				
Gamm tigr	0.000								
Gamm dueb		0.000							
Gamm Spec									
Orch gamm	0.004				0.000	0.001	0.002		0.001
Bath Spec	0.002	0.000	0.001		0.002				
Pleu glab									
Haus aren									
Atyl swam									
Eury pulc	0.004	0.002	0.110	0.001	0.052	0.005	0.003	0.004	0.006
Leka rugi	0.010	0.011	0.082		0.000	0.001	0.003	0.003	0.007
Idot balt									
Para form		0.000		0.002					

Biomassa (mg ADW m⁻³)

	15/3/90	11/4/90	10/5/90	11/6/90	9/7/90	8/8/90	10/10/90	5/11/90	3/12/90
Angu angu					3.153		11.479		
Angu juve	0.654	0.457	0.017						
Spra spra	0.497	0.595			0.025		3.844	18.137	10.684
Clup hare	2.178	3.402		0.649	0.242		1.390	0.240	1.312
Clup Larv		2.246	0.979	0.056					
Athe pres							0.060	0.210	
Dice labr	5.747	3.564	1.603	1.655	0.609	15.853	23.151	9.530	6.316
Poma minu		0.186		0.086	0.051		0.139		
Poma loza	0.005	0.266					0.154	0.043	0.161
Poma micr	0.953	2.747	0.808	18.697	2.219	31.271	37.552	3.580	2.595
Poma Spec					0.031			0.012	
Liza rama	0.008		0.015						
Chel labr							0.006	0.043	0.096
Amno tobi				0.094				0.034	
Gast acul	0.615	0.073		0.023				0.015	0.081
Syng rost	0.080	0.003		0.000	0.017	0.030	1.499	0.509	0.016
Pleu fles		8.458		1.075			5.123	1.521	0.430
Pleu Post	0.049	0.010	0.428	0.152					
Pleu plat		0.023	0.004						
Sole sole		0.000	0.008	0.000					
Stiz luci							20.286		
Albu albu									
Pung pung									
Merl merl									
Fish Larv	0.000		0.000						
Pala vari	0.007	0.022	0.181	0.149	0.086	0.181	0.079	0.030	0.036
Pala Zoa					0.000	0.000			
Pala Post					0.000	0.006			
Pala eleg						0.000	0.006		
Cran cran	0.128	1.250	0.009	18.395	0.751	0.634	47.542	3.964	0.411
Cran Post	0.165	3.502	2.045	27.306	0.689	1.288	5.058	1.646	0.224
Carc maen		0.148	0.557	2.441	9.985	26.814	88.370	13.715	4.541
Carc Mega			0.001	0.623	0.010	0.219			
Carc Zoa					0.000	0.000			
Lioc Mega						0.000			
Lioc Zoa						0.000			
Port lati						0.001			
Mega typ4						0.012			
Macr Spec				0.000		0.000			
Neom inte	27.820	10.024	11.710	843.827	30.187	7.997	20.588	9.950	15.268
Schi spir			0.000	0.008					
Schi kerv			0.001						
Prau flex		0.001			0.005	0.001		0.004	
Meso slab	0.000	0.297	0.140	1.440	1.139	10.367	76.988	10.261	0.047
Gast spin					0.001		0.013	0.002	
Coro volu	0.072	0.246	0.024	0.840	0.649	0.950	0.122	0.156	0.080
Coro lacu			0.000		0.000		0.000		
Coro aren	0.000								
Gamm sali	0.194	0.350	0.113	0.888	0.080	0.012	0.016	0.009	0.853
Gamm zadd	0.006	0.045	0.003	0.002	0.003	0.001	0.004	0.001	0.002
Gamm tigr									
Gamm dueb									
Gamm Spec							0.000		
Orch gamm		0.004		0.003	0.006	0.001	0.000	0.004	0.001
Bath Spec	0.000	0.001				0.001	0.002	0.001	0.002
Pleu glab				0.000	0.011	0.009	0.009	0.001	0.001
Haus aren							0.000		
Atyl swam							0.001		
Eury pulc	0.004	0.003	0.001	0.006	0.003	0.024	0.101	0.392	0.001
Leka rugi	0.030	0.050	0.017	0.004	0.005	0.017	0.037	0.084	0.011
Idot balt					0.000				
Para form	0.001	0.001	0.001	0.000	0.001	0.000	0.000	0.000	0.000

Biomassa (mg ADW m⁻³)

	29/1/91	14/3/91	16/4/91	10/5/91	13/6/91	12/7/91	9/8/91	7/9/91	7/10/91
Angu angu									
Angu juve		0.194							
Spra spra	0.544	0.104							
Clup hare					17.550				
Clup Larv		0.006	12.197	0.095	5.352	0.073			
Athe pres									
Dice labr					1.046	0.004	0.719	4.751	17.495
Poma minu					6.006				
Poma loza	0.007	0.004			0.133				
Poma micr		1.162	0.791	1.802	0.251	2.468	16.197	6.901	27.381
Poma Spec					0.792				
Liza rama									
Chel labr						0.003			0.005
Ammo tobi									
Gast acul	0.159	0.189	0.784						
Syng rost					0.102	0.000			0.437
Pleu fles	14.173	1.865		0.032	0.012				0.569
Pleu Post		1.019	2.751	0.110	0.038				
Pleu plat			0.003		0.004		0.020		
Sole sole					0.000	0.001			
Stiz luci						0.023			
Albu albu		0.142							
Pung pung		0.041				0.015			
Merl merl					0.077				
Fish Larv		0.000							
Pala vari		0.014	0.114	0.125	0.044	0.127	0.127	0.013	0.615
Pala Zoa									
Pala Post									
Pala eleg			0.009						0.001
Cran cran		0.003		0.003	0.321	0.050		0.255	1.468
Cran Post		0.002	2.293	0.645	1.194	0.297	0.037	0.010	0.133
Carc maen	0.041		0.621	1.238	1.577	3.041	16.646	15.074	38.593
Carc Mega				0.000		0.000		0.003	
Carc Zoa								0.001	
Lioc Mega									
Lioc Zoa									
Port lati									
Mega typ4									
Macr Spec									
Neom inte	0.314	5.321	7.087	1.056	817.543	87.910	10.398	115.620	2.388
Schi spir									
Schi kerv									
Prau flex					0.004				
Meso slab	0.001		0.749	0.032	74.488	0.151	0.041	0.085	0.142
Gast spin						0.179		0.000	
Coro volu	0.284	0.007	0.025		0.067	0.621	0.572	0.204	0.009
Coro lacu									
Coro aren		0.000							
Gamm sali	0.021	0.223	0.381	0.003	0.121	0.015	0.003	0.018	0.007
Gamm zadd	0.002	0.019	0.006	0.000	0.001				
Gamm tigr	0.001								
Gamm dueb		0.002							
Gamm Spec									
Orch gamm	0.013				0.002	0.000	0.001		0.000
Bath Spec	0.000	0.000	0.001		0.001				
Pleu glab									
Haus aren									
Atyl swam									
Eury pulc	0.002	0.001	0.071	0.000	0.026	0.002	0.001	0.004	0.002
Leka rugi	0.008	0.016	0.146		0.000	0.001	0.005	0.002	0.011
Idot balt									
Para form		0.000		0.000					

Densiteit (ind. 100m⁻²)

	15/3/90	11/4/90	10/5/90	11/6/90	9/7/90	8/8/90	10/10/90	5/11/90	3/12/90
Angu angu					0.072		0.036		
Angu juve	1.085	1.239	0.031						
Spra spra	0.272	0.345			0.066		4.703	18.378	21.122
Clup hare	0.068	0.831		0.480	0.142		0.786	0.100	5.832
Clup Larv		12.225	3.106	0.326					
Athe pres							0.036	0.179	
Dice labr	0.433	0.505	0.156	1.431	3.353	3.072	2.943	2.043	0.572
Poma minu		0.058		0.235	0.160		0.034		
Poma loza	0.032	0.153					0.212	0.033	0.036
Poma micr	0.942	3.091	0.492	324.642	45.842	420.407	152.843	16.857	3.663
Poma Spec					3.743			0.292	
Liza rama	0.064		0.024						
Chel labr							0.118	0.539	0.447
Ammo tobi				0.376				0.033	
Gast acul	0.134	0.077		0.165				0.033	0.026
Syng rost	0.034	0.185		0.037	0.483	0.136	7.481	0.444	0.034
Plat fles		0.077		0.037			0.242	0.069	0.034
Plat Post	1.338	2.274	26.055	5.038					
Pleu plat		0.975	0.095						
Sole sole		0.307	1.422	0.216					
Stiz luci							0.034		
Albu albu									
Pung pung									
Merl merl									
Fish Larv	0.034		0.132						
Pala vari	0.066	0.153	1.149	0.495	0.334	0.096	0.753	0.391	0.232
Pala Zoa					0.201	0.192			
Pala Post					0.073	0.830			
Pala eleg						0.066	0.132		
Cran cran	2.046	13.481	0.198	175.986	3.586	5.508	107.577	20.618	3.723
Cran Post	12.009	743.715	209.180	2762.901	100.614	97.244	611.937	297.779	26.598
Carc maen		0.089	0.144	9.142	21.853	17.532	7.000	7.235	1.033
Carc Mega			0.685	534.885	12.646	218.285			
Carc Zoa					0.132	0.131			
Lioc Mega						0.131			
Lioc Zoa						0.131			
Port lati						0.486			
Mega typ4						12.193			
Macr Spec				0.146		0.131			
Neom inte	585.504	254.464	434.678	16880.296	1012.974	247.252	865.805	917.863	438.949
Schi spir			0.099	0.146					
Schi kerv			0.033						
Prau flex		2.434			0.322	0.131		0.033	
Meso slab	0.034	25.906	188.495	279.126	327.247	1789.243	23498.463	5177.935	42.599
Gast spin					0.067		0.992	0.100	
Coro volu	8.587	43.696	2.026	68.273	72.329	110.316	21.633	71.610	37.814
Coro lacu			0.033		0.067		0.271		
Coro aren	0.034								
Gamm sali	15.384	31.068	9.404	21.387	15.674	1.518	2.178	2.584	65.528
Gamm zadd	0.309	0.976	0.033	0.605	0.423	0.131	0.499	0.201	0.269
Gamm tigr									
Gamm dueb									
Gamm Spec							0.289		
Orch gamm		0.153		0.037	0.609	0.410	0.118	0.585	0.143
Bath Spec	0.273	0.551				0.288	1.264	0.346	0.640
Pleu glab				0.067	4.021	3.667	4.107	0.490	0.071
Haus aren							0.136		
Atyl swam							0.271		
Eury pulc	0.267	1.669	0.066	0.713	0.474	2.334	25.942	130.531	0.341
Spha rugi	3.812	9.237	0.937	0.202	0.345	2.363	9.808	17.344	2.320
Idot balt					0.033				
Para form	1.782	2.108	1.554	0.494	1.166	0.186	0.667	0.701	0.067

Densiteit (ind. 100m⁻²)

	29/1/91	14/3/91	16/4/91	10/5/91	13/6/91	12/7/91	9/8/91	7/9/91	7/10/91
Angu angu									
Angu juve		0.314							
Spra spra	0.259	0.103							
Clup hare					52.130				
Clup Larv		0.069	53.924	0.278	67.344	0.676			
Athe pres									
Dice labr					0.065	0.032	1.964	1.435	1.961
Poma minu					50.013				
Poma loza	0.031	0.034			0.185				
Poma micr		1.594	2.418	0.999	0.352	157.665	235.757	88.105	49.610
Poma Spec					8.705				
Liza rama									
Chel labr						0.032			0.099
Ammo tobi									
Gast acul	0.071	0.136	0.129						
Syng rost					0.372	0.033			1.665
Plat fles	0.036	0.034		0.036	0.037				0.031
Plat Post		14.514	443.872	2.787	1.275				
Pleu plat			0.074		0.419		0.033		
Sole sole					0.191	0.037			
Stiz luci						0.017			
Albu albu		0.069							
Pung pung		0.025				0.017			
Merl merl					0.033				
Fish Larv		0.071							
Pala vari		0.198	1.471	0.279	0.218	0.774	0.551	0.091	3.607
Pala Zoa									
Pala Post									
Pala eleg			0.304						0.029
Cran cran		0.034		0.037	4.572	0.164		0.236	4.015
Cran Post		0.034	627.439	51.256	200.963	52.656	6.253	0.579	12.893
Carc maen	0.078		0.304	0.267	0.217	4.677	25.596	4.004	2.875
Carc Mega				0.060		87.992		2.041	
Carc Zoa								1.371	
Lioc Mega									
Lioc Zoa									
Port lati									
Mega typ4									
Macr Spec									
Neom inte	7.679	115.762	300.448	12.321	36895.693	3488.980	341.088	2544.504	77.615
Schi spir									
Schi kerv									
Prau flex					0.036				
Meso slab	0.175		108.340	0.760	6621.312	41.284	5.753	11.451	55.724
Gast spin						7.482		0.029	
Coro volu	40.591	0.680	7.091		11.590	36.968	33.144	12.145	1.412
Coro lacu									
Coro aren		0.034							
Gamm sali	0.939	10.536	44.576	0.430	10.443	0.852	0.071	1.106	0.817
Gamm zadd	0.031	0.470	1.042	0.060	0.061				
Gamm tigr	0.032								
Gamm dueb		0.034							
Gamm Spec									
Orch gamm	0.337				0.061	0.066	0.154		0.058
Bath Spec	0.139	0.035	0.304		0.262				
Pleu glab									
Haus aren									
Atyl swam									
Eury pulc	0.324	0.171	24.946	0.067	8.005	0.459	0.230	0.230	0.413
Spha rugi	0.777	0.783	18.737		0.061	0.065	0.230	0.186	0.459
Idot balt									
Para form		0.034		0.101					

Appendix D Densiteiten per volume en per oppervlak en biomassa's per volume voor het nekton in de intertidale kreek van het schor van Waarde in de periode maart 1990 tot augustus 1991.

Densiteit (ind. m⁻³)

	23/3/90	5/4/90	22/4/90	19/5/90	20/6/90	3/7/90	17/8/90	1/10/90	15/10/90
Angu juve	0.050	0.020	0.012	0.002					
Clup hare									
Clup Larv		0.028	0.051	0.002					
Athe pres	0.002	0.001						0.001	
Dice labr									
Poma minu				0.225	0.091	0.002			
Poma loza		0.002	0.010					0.000	
Poma micr	0.123	0.002	0.019	0.007	0.425	2.393	1.830	1.304	0.351
Poma Spec								0.524	
Chel labr								0.027	
Liza rama	0.017		0.001						
Gast acul	0.002	0.002	0.003				0.003	0.014	
Syng rost		0.001	0.036	0.004		0.008	0.021	0.976	0.066
Pleu fles	0.004	0.003	0.005	0.003		0.002	0.003	0.005	
Pleu Post	0.016	0.005	0.080	0.402					
Sole sole			0.003	0.558					
Pala vari	0.211	0.157	0.381	0.901	0.062	0.101	0.010	0.127	0.028
Pala Post							0.001		
Cran Post	0.274	0.376	26.007	3.866	0.567	1.096	0.118	0.191	0.103
Cran cran	0.023	0.004	1.924	0.611	0.092	0.208	0.021	0.038	0.016
Cran Zoea		0.000							
Carc maen		0.003		0.004	0.216	0.022	0.036	0.008	
Carc Mega				0.099	2.989	0.751	0.595		
Carc Zoea				0.002		0.002			
Port Mega							0.042		
Pagu Mega				0.006					
Neom inte	11.500	2.848	1.499	0.345	9.759	2.190	0.050	1.078	0.689
Schi spir	0.003	0.008	1.919	0.019				0.001	
Schi kerv			0.013						
Prau flex	0.002	0.019	3.895	0.307	0.019			0.006	
Meso slab	0.009	0.007	0.665	0.027	0.645	0.376	0.464	3.304	8.352
Hype galb									
Coro volu	0.083	0.069	0.121	0.336	0.243	0.256	0.861	0.003	0.039
Coro lacu	0.001								
Coro ache									
Gamm sali	0.018	0.054	0.101	0.029			0.004	0.023	
Gamm zadd	0.009	0.001	0.007			0.030		0.009	
Gamm crin			0.002					0.011	
Gamm locu		0.000							
Gamm dueb									
Gamm Spec	0.000								
Chae mari	0.002	0.022				0.002			
Orch gamm	0.001	0.030	0.005						
Bath Spec	0.041	0.032	0.087	0.016			0.029		
Pleu glab				0.007	0.012			0.003	
Haus aren		0.001							
Meli palm						0.010			
Eury pulc	0.369	0.011	0.022	0.031	0.037	0.020	0.414	0.643	0.193
Leka rugi	0.011	0.005	0.007			0.002		0.013	
Jaer albi		0.000		0.002					
Idot chel						0.002			
Para form	0.049	0.001	0.014	0.009					

Densiteit (ind. m⁻³)

	30/11/90	28/12/90	25/1/91	25/2/91	11/3/91	9/4/91	9/5/91	7/6/91	5/8/91
Angu juve					0.004		0.005		
Clup hare		0.002							
Clup Larv						0.001	0.010	0.131	
Athe pres									
Dice labr									0.001
Poma minu								0.156	
Poma loza	0.001							0.001	
Poma micr	0.005		0.004		0.004	0.016	0.002	0.005	1.618
Poma Spec	0.009					0.001	0.012		
Chel labr									
Liza rama									
Gast acul	0.001	0.004		0.056	0.001	0.002	0.002	0.001	0.002
Syng rost							0.002	0.056	0.007
Pleu fles								0.000	0.002
Pleu Post				0.008	0.066	0.301	0.057	0.005	
Sole sole								0.043	
Pala vari	0.008	0.001				0.003	0.008	0.016	0.016
Pala Post									
Cran Post	0.009				0.038	0.136	0.911	5.779	1.100
Cran cran	0.001				0.007	0.024	0.151	0.913	0.192
Cran Zoea									
Carc maen		0.004						0.001	0.407
Carc Mega									
Carc Zoea									
Port Mega									
Pagu Mega									
Neom inte	1.098	0.065	0.478	2.910	2.127	3.206	0.080	0.250	0.387
Schi spir		0.001					0.007		
Schi kerv			0.004				0.002		
Prau flex						0.001	0.105	0.398	0.003
Meso slab		0.001			0.009	0.014	0.039	0.012	1.049
Hype galb									0.006
Coro volu	0.016	0.004	1.904	0.209	0.138	2.169	0.281	0.400	0.034
Coro lacu									
Coro ache					0.001				
Gamm sali	0.205	0.009	0.118	0.104	0.153	0.044		0.170	0.005
Gamm zadd		0.001		0.006	0.014	0.008	0.024	0.005	
Gamm crin									
Gamm locu									
Gamm dueb		0.001							
Gamm Spec					0.014		0.021		
Chae mari									
Orch gamm		0.007	0.013	0.013		0.001			0.004
Bath Spec	0.041	0.005	0.140	0.108	0.672	0.148	0.101	0.001	0.001
Pleu glab									
Haus aren									
Meli palm		0.001							
Eury pulc	0.042	0.086		0.012	1.250	1.025	0.008	0.864	0.028
Leka rugi		0.002		0.015	0.011	0.000			
Jaer albi									
Idot chel									
Para form					0.005		0.002		

Biomassa (mg ADW m⁻³)

	23/3/90	5/4/90	22/4/90	19/5/90	20/6/90	3/7/90	17/8/90	1/10/90	15/10/90
Angu juve	2.678	1.221	0.643	0.085					
Clup hare									
Clup Larv		0.492	1.121	0.013					
Athe pres	0.700	0.236						0.208	
Dice labr									
Poma minu				1.272	1.580	0.111			
Poma loza		0.409	0.333					0.000	
Poma micr	11.504	0.261	1.685	0.830	1.232	19.015	13.081	20.023	5.899
Poma Spec								1.097	
Chel labr								0.816	
Liza rama	0.302		0.006						
Gast acul	0.487	0.207	0.001				0.217	1.157	
Syng rost		0.020	0.010	12.151		0.625	1.641	42.439	3.455
Pleu fles	3.916	23.283	0.074	3.603		7.116	17.659	25.399	
Pleu Post	0.034	0.021	0.000	0.464					
Sole sole			0.000	0.207					
Pala vari	3.565	2.746	3.561	11.829	0.937	1.807	0.019	1.063	0.413
Pala Post							0.000		
Cran Post	0.218	0.247	18.930	2.314	0.516	0.995	0.133	0.173	0.101
Cran cran	0.235	0.049	16.824	0.365	0.084	0.189	0.023	0.034	0.015
Cran Zoea		0.000							
Carc maen		0.225		0.058	7.409	0.005	0.009	4.266	
Carc Mega				0.008	0.242	0.053	0.042		
Carc Zoea				0.000		0.000			
Port Mega							0.001		
Pagu Mega				0.004					
Neom inte	61.285	13.248	3.222	1.040	54.141	4.401	0.127	2.186	2.000
Schi spir	0.005	0.022	2.806	0.038				0.003	
Schi kerv			0.006						
Prau flex	0.001	0.006	6.485	0.453	0.208			0.039	
Meso slab	0.012	0.007	0.832	0.017	0.512	0.109	0.128	1.343	2.547
Hype galb									
Coro volu	0.082	0.069	0.133	0.513	0.179	0.207	0.424	0.002	0.016
Coro lacu	0.000								
Coro ache									
Gamm sali	0.038	0.030	0.083	0.030			0.009	0.007	
Gamm zadd	0.035	0.005	0.046			0.129		0.016	
Gamm crin			0.001					0.017	
Gamm locu		0.001							
Gamm dueb									
Gamm Spec	0.000								
Chae mari	0.003	0.153				0.000			
Orch gamm	0.001	0.130	0.058						
Bath Spec	0.012	0.010	0.031	0.004			0.011		
Pleu glab				0.001	0.005			0.000	
Haus aren		0.000							
Meli palm						0.006			
Eury pulc	0.160	0.009	0.014	0.019	0.031	0.006	0.161	0.073	0.071
Leka rugi	0.016	0.006	0.009			0.000		0.005	
Jaer albi		0.000		0.000					
Idot chel						0.001			
Para form	0.004	0.000	0.002	0.001					

Biomassa (mg ADW m⁻³)

	30/11/90	28/12/90	25/1/91	25/2/91	11/3/91	9/4/91	9/5/91	7/6/91	5/8/91
Angu juve					0.191		0.040		
Clup hare		0.662							
Clup Larv						0.031	0.139	0.943	
Athe pres									
Dice labr									0.009
Poma minu								1.672	
Poma loza	0.035							0.042	
Poma micr	0.130		0.255		0.144	1.191	0.134	0.012	3.290
Poma Spec	0.020					0.004	0.041		
Chel labr									
Liza rama									
Gast acul	0.075	0.427		6.635	0.076	0.286	0.399	0.182	0.121
Syng rost							0.068	2.709	0.210
Pleu fles								1.377	9.734
Pleu Post				0.039	0.336	0.509	0.090	0.006	
Sole sole								0.014	
Pala vari	0.088	0.433				0.017	12.631	0.258	0.255
Pala Post									
Cran Post	0.010	0.000	0.000	0.000	0.092	0.107	0.769	4.009	1.156
Cran cran	0.001	0.000	0.000	0.000	0.015	0.019	0.127	0.624	0.202
Cran Zoea									
Carc maen		0.030						1.263	4.365
Carc Mega									
Carc Zoea									
Port Mega									
Pagu Mega									
Neom inte	2.819	0.224	1.160	6.963	7.288	8.433	0.552	0.529	0.671
Schi spir		0.001					0.039		
Schi kerv			0.004				0.016		
Prau flex						0.012	0.449	0.823	0.023
Meso slab		0.001			0.021	0.017	0.063	0.026	0.416
Hype galb									0.002
Coro volu	0.003	0.002	0.705	0.137	0.168	2.969	0.471	0.303	0.026
Coro lacu									
Coro ache					0.000				
Gamm sali	0.209	0.015	0.155	0.220	0.226	0.028		0.233	0.010
Gamm zadd		0.002		0.015	0.076	0.002	0.117	0.001	
Gamm crin									
Gamm locu									
Gamm dueb		0.009							
Gamm Spec					0.001		0.006		
Chae mari									
Orch gamm		0.024	0.008	0.048		0.001			0.013
Bath Spec	0.014	0.002	0.051	0.029	0.261	0.044	0.042	0.000	0.000
Pleu glab									
Haus aren									
Meli palm		0.001							
Eury pulc	0.019	0.060		0.004	1.156	0.557	0.003	0.350	0.007
Leka rugi		0.012		0.005	0.010	0.000			
Jaer albi									
Idot chel									
Para form					0.001		0.000		

Densiteit (ind. 100m⁻²)

	23/3/90	5/4/90	22/4/90	19/5/90	20/6/90	3/7/90	17/8/90	1/10/90	15/10/90
Angu juve	2.654	1.194	0.958	0.100					
Clup hare									
Clup Larv		1.654	4.096	0.100					
Athe pres	0.125	0.064						0.070	
Dice labr									
Poma minu				11.917	5.677	0.078			
Poma loza		0.139	0.815					0.024	
Poma micr	6.462	0.123	1.533	0.357	26.399	111.876	77.861	69.425	26.508
Poma Spec								27.898	
Chel labr								1.434	
Liza rama	0.889		0.101						
Gast acul	0.087	0.121	0.225				0.108	0.771	
Syng rost		0.048	2.852	0.201		0.352	0.891	51.966	5.015
Pleu fles	0.236	0.192	0.396	0.178		0.078	0.108	0.259	
Pleu Post	0.861	0.310	6.348	21.362					
Sole sole			0.210	29.595					
Pala vari	11.122	9.301	30.401	47.827	3.882	4.703	0.446	6.737	2.149
Pala Post							0.060		
Cran Post	14.422	22.254	2073.876	205.210	35.236	51.231	5.024	10.147	7.750
Cran cran	1.189	0.235	153.426	32.429	5.722	9.720	0.892	2.002	1.189
Cran Zoea		0.027							
Carc maen		0.175		0.201	13.433	1.019	1.544	0.447	
Carc Mega				5.266	185.690	35.092	25.331		
Carc Zoea				0.100		0.078			
Port Mega							1.785		
Pagu Mega				0.301					
Neom inte	605.920	168.495	119.527	18.305	606.257	102.389	2.111	57.359	52.104
Schi spir	0.137	0.455	153.002	1.004				0.071	
Schi kerv			1.058						
Prau flex	0.127	1.111	310.567	16.298	1.169			0.330	
Meso slab	0.449	0.411	53.023	1.417	40.092	17.574	19.749	175.843	631.501
Hype galb									
Coro volu	4.393	4.069	9.656	17.815	15.070	11.985	36.638	0.154	2.931
Coro lacu	0.035								
Coro ache									
Gamm sali	0.925	3.211	8.022	1.528			0.181	1.205	
Gamm zadd	0.475	0.038	0.555			1.411		0.497	
Gamm crin			0.135					0.560	
Gamm locu		0.019							
Gamm dueb									
Gamm Spec	0.012								
Chae mari	0.093	1.279				0.078			
Orch gamm	0.078	1.795	0.433						
Bath Spec	2.183	1.871	6.975	0.859			1.229		
Pleu glab				0.357	0.776			0.141	
Haus aren		0.048							
Meli palm						0.470			
Eury pulc	19.441	0.669	1.753	1.629	2.329	0.941	17.626	34.225	14.589
Leka rugi	0.590	0.300	0.547			0.078		0.668	
Jaer albi		0.019		0.100					
Idot chel						0.078			
Para form	2.588	0.067	1.148	0.457					

Densiteit (ind. 100m⁻²)

	30/11/90	28/12/90	25/1/91	25/2/91	11/3/91	9/4/91	9/5/91	7/6/91	5/8/91
Angu juve					0.200		0.198		
Clup hare		0.142							
Clup Larv						0.029	0.443	6.658	
Athe pres									
Dice labr									0.058
Poma minu								7.930	
Poma loza	0.081							0.034	
Poma micr	0.385		0.185		0.200	0.540	0.086	0.248	91.423
Poma Spec	0.769					0.034	0.495		
Chel labr									
Liza rama									
Gast acul	0.096	0.285		2.472	0.067	0.058	0.086	0.051	0.125
Syng rost							0.099	2.858	0.377
Pleu fles								0.019	0.130
Pleu Post				0.340	3.739	10.410	2.407	0.248	
Sole sole								2.195	
Pala vari	0.650	0.071				0.108	0.344	0.823	0.895
Pala Post									
Cran Post	0.769				2.137	4.693	38.628	294.082	62.161
Cran cran	0.112				0.392	0.822	6.380	46.449	10.865
Cran Zoa									
Carc maen		0.295						0.036	23.005
Carc Mega									
Carc Zoa									
Port Mega									
Pagu Mega									
Neom inte	90.645	5.146	22.934	129.270	120.106	110.915	3.391	12.700	21.865
Schi spir		0.074					0.297		
Schi kerv			0.185				0.099		
Prau flex						0.030	4.452	20.262	0.180
Meso slab		0.074			0.534	0.500	1.672	0.623	59.300
Hype galb									0.321
Coro volu	1.300	0.290	91.335	9.307	7.813	75.045	11.903	20.350	1.923
Coro lacu									
Coro ache					0.075				
Gamm sali	16.901	0.722	5.673	4.630	8.665	1.514		8.667	0.308
Gamm zadd		0.071		0.271	0.801	0.293	1.032	0.248	
Gamm crin									
Gamm locu									
Gamm dueb		0.071							
Gamm Spec					0.801		0.886		
Chae mari									
Orch gamm		0.516	0.617	0.579		0.033			0.236
Bath Spec	3.370	0.432	6.717	4.820	37.921	5.127	4.277	0.036	0.084
Pleu glab									
Haus aren									
Meli palm		0.074							
Eury pulc	3.489	6.744		0.544	70.583	35.467	0.344	43.955	1.591
Leka rugi		0.147		0.682	0.609	0.017			
Jaer albi									
Idot chel									
Para form					0.267		0.099		

Appendix E Prooisoortenlijst van de brakwatergrondel *Pomatoschistus microps* in de intertidale krekten van het Verdrongen Land van Saeftinghe en van het schor van Waarde.

NEMATODA	Nematoda species
OLIGOCHAETA	Oligochaeta species
POLYCHAETA	<i>Heteromastus filiformis</i> <i>Nereis diversicolor</i> <i>Scoloplos armiger</i>
CIRRIPIEDIA	Cypris Larvae
CALANOIDEA	<i>Acartia</i> species <i>Eurytemora</i> species <i>Temora longicornis</i> <i>Centropages typicus</i> <i>Centropages hamatus</i>
HARPACTICOIDEA	<i>Euterpina acutifrons</i>
MYSIDACEA	<i>Praunus flexuosus</i> <i>Neomysis integer</i> <i>Schistomysis kervillei</i> <i>Mesopodopsis slabberi</i>
AMPHIPODA	<i>Bathyporeia</i> species <i>Orchestia gammarellus</i> <i>Gammarus salinus</i> <i>Corophium volutator</i> <i>Pleusymtes glaber</i>
ISOPODA	<i>Eurydice pulchra</i> <i>Lekanesphaera rugicauda</i> <i>Paragnathia formica</i>
DECAPODA	<i>Crangon crangon</i> <i>Carcinus maenas</i> <i>Carcinus maenas megalopa larvae</i>
INSECTA	Insecta larvae
ACARINI	Acarini species
PISCES	<i>Pleuronectes flesus</i> postlarvae <i>Pomatoschistus microps</i> <i>Chelon labrosus</i>

Appendix F Prooisootenlijst van de Zeebaars *Dicentrarchus labrax* in de intertidale krekens van het Verdrunken Land van Saefthinghe.

POLYCHAETA	<i>Nereis diversicolor</i>
CIRRIPIEDIA	Cypris Larvae
CALANOIDEA	<i>Acartia</i> species <i>Eurytemora</i> species <i>Temora longicornis</i>
HARPACTICOIDEA	<i>Euterpina acutifrons</i>
MYSIDACEA	<i>Neomysis integer</i> <i>Mesopodopsis slabberi</i>
AMPHIPODA	<i>Orchestia gammarellus</i> <i>Gammarus salinus</i> <i>Corophium volutator</i> <i>Pleusymtes glaber</i>
ISOPODA	<i>Eurydice pulchra</i> <i>Lekanesphaera rugicauda</i> <i>Paragnathia formica</i>
DECAPODA	<i>Crangon crangon</i> <i>Carcinus maenas</i> megalopa larvae
INSECTA	Insecta species Insecta larvae
PISCES	<i>Pomatoschistus microps</i>