

Hoofdstuk I

Het meiobenthos in de zuidelijke Noordzee

door

Dirk VAN DAMME en Carlo HEIP

1.- Inleiding

Bij de studie van de betekenis van het meiobenthos in de ecologie van de Noordzee werden twee aspecten benadrukt, samenhangend met een kwalitatieve en een kwantitatieve benadering van de gemeenschappen. Het kwalitatieve aspect heeft betrekking op de diversiteit van de gemeenschappen en de relaties tussen deze diversiteit en andere karakteristieken zoals stabiliteit en het vermogen om te weerstaan aan perturbaties veroorzaakt door veranderingen in de omgeving. Dit zijn globale karakteristieken van ecosystemen. Een tweede aspect in dit kwalitatief onderzoek heeft meer direkt te maken met pollutie : hierbij wordt getracht bepaalde karakteristieke soorten of gemeenschappen op te sporen die aanwijzingen kunnen verstrekken omtrent bepaalde invloeden op deze soorten of gemeenschappen in het verleden. Het is namelijk zo dat de karakteristieken van een gemeenschap op een bepaald moment in de tijd het gevolg zijn van een aantal processen die zich in het verleden hebben afgespeeld. Wanneer deze processen een belangrijke impact hebben dan zal het resultaat ervan over een lange periode zichtbaar blijven in de samenstelling van de gemeenschap, en dit onafhankelijk van de tijdsduur gedurende dewelke deze faktor heeft ingewerkt. Op die manier kan een gemeenschap ons aanwijzingen verlenen over processen die zich afspelen zonder dat een continue valorisatie van de relevante parameters noodzakelijk is. Daarbij komt dat de invloed van het tegelijkertijd inwerken

van een groot aantal factoren synergistisch is, en een effect heeft dat dikwijls onmogelijk uit de kennis van de werking der afzonderlijke factoren uit laboratoriumexperimenten afleidbaar is. Hier opnieuw kan de samenstelling van de gemeenschap ons aanwijzingen verstrekken over het voorkomen van dergelijke processen. De bodemgemeenschap is in dit opzicht beter geschikt dan het plankton dat enkel informatie kan verstrekken over de watermassa waartoe het behoort.

Deze kwalitatieve benadering heeft als nadeel dat de problemen verbonden aan de systematiek dikwijls zeer groot zijn en dat het aantal stalen dat verwerkt kan worden dikwijls klein blijft. Het is dan ook zo dat veel van het materiaal verzameld tijdens het ICWB-onderzoek nog onvolledig verwerkt is. Dit kon ook niet anders : het is daarom steeds onze bekommernis geweest de stations zo representatief mogelijk uit te kiezen om althans in grote lijnen het gehele gebied kunnen karakteriseren. We moeten hier trouwens opmerken dat de kennis van het sublitoraal meiobenthos van de Noordzee vóór het ICWB-onderzoek beperkt was tot enkele voornamelijk taxonomische studies langsheen de Duitse kust [Noodt (1957); Kunz (1951), (1971), e.a.], een studie van de nematodenfauna vóór de Engelse kust van Northumberland [Warwick en Buchanan (1970), (1971)] en het belangrijke werk over de Fladen Grounds in de noordelijke Noordzee van McIntyre (1964).

Het kwantitatieve aspect van dit onderzoek was noodzakelijkerwijs beperkt door een soms onvolledige bemonstering, de afhankelijkheid van andere onderzoeksteams en de uitgestrektheid van het onderzochte gebied, waardoor de meeste punten slechts eenmaal of enkele malen konden bemonsterd worden. De aldus bekomen schattingen zijn dan meestal niet voldoende betrouwbaar om nauwkeurige en zinvolle evaluaties van de evolutie van de biomassa doorheen de tijd te geven. In plaats daarvan stelden wij een globale benadering waarbij de gemeenschappen werden omschreven en waarbij de door deze gemeenschappen bewoonde gebieden werden gekarakteriseerd aan de hand van de biomassa, de produktie en de respiratie van de gemeenschappen over een langere tijdsduur.

2.- Materiaal en methoden

2.1.- Staalname

In de zuidelijke Noordzee werd een gebied omlind waarin een rooster van monsterplaatsen werd getekend. De zijde van elk vakje in het rooster, d.i. de afstand tussen twee monsterpunten, bedraagt ongeveer 5 km (fig. 1).

De staalname gebeurde door middel van een Van Veen grijper die een oppervlakte van $0,1 \text{ m}^2$ bemonstert. Deze grijper was gemonteerd aan boord van de mijnenveger *Mechelen* van de belgische Marine. Op elke monsterplaats werden meestal vijf sedimentmonsters genomen. De inhoud van elke Van Veen grijper werd in een vergaarbak opgevangen, in een emmer (bovenoppervlak $0,05 \text{ m}^2$) overgebracht en gefixeerd met neutrale hexamin-gebufferde formol. Na vervoer werd in het laboratorium de deelbemonstering uitgevoerd.

Het aantal bemonsterde punten per jaar varieerde in de loop van de vijf jaar staalname. Over de hele periode werden 126 punten van het ICWB-net en 3 punten aan de Nederlandse kust bemonsterd (tabel 1) :

Tabel 1
Aantal onderzochte stalen per zone

	Zone A	Zone B	Zone C
Zomer 1971	3	17	20
Winter 1972	32	17	31
Zomer 1972	22	21	32
Winter 1973	5	13	14
Zomer 1973	4	15	11
Winter 1974	3	2	0
Zomer 1974	4	4	2
Winter 1975	3	7	4
Winter 1974 (nematoden)	5	5	3
Zomer 1974 (nematoden)	5	11	5
Winter 1975 (nematoden)	5	11	14

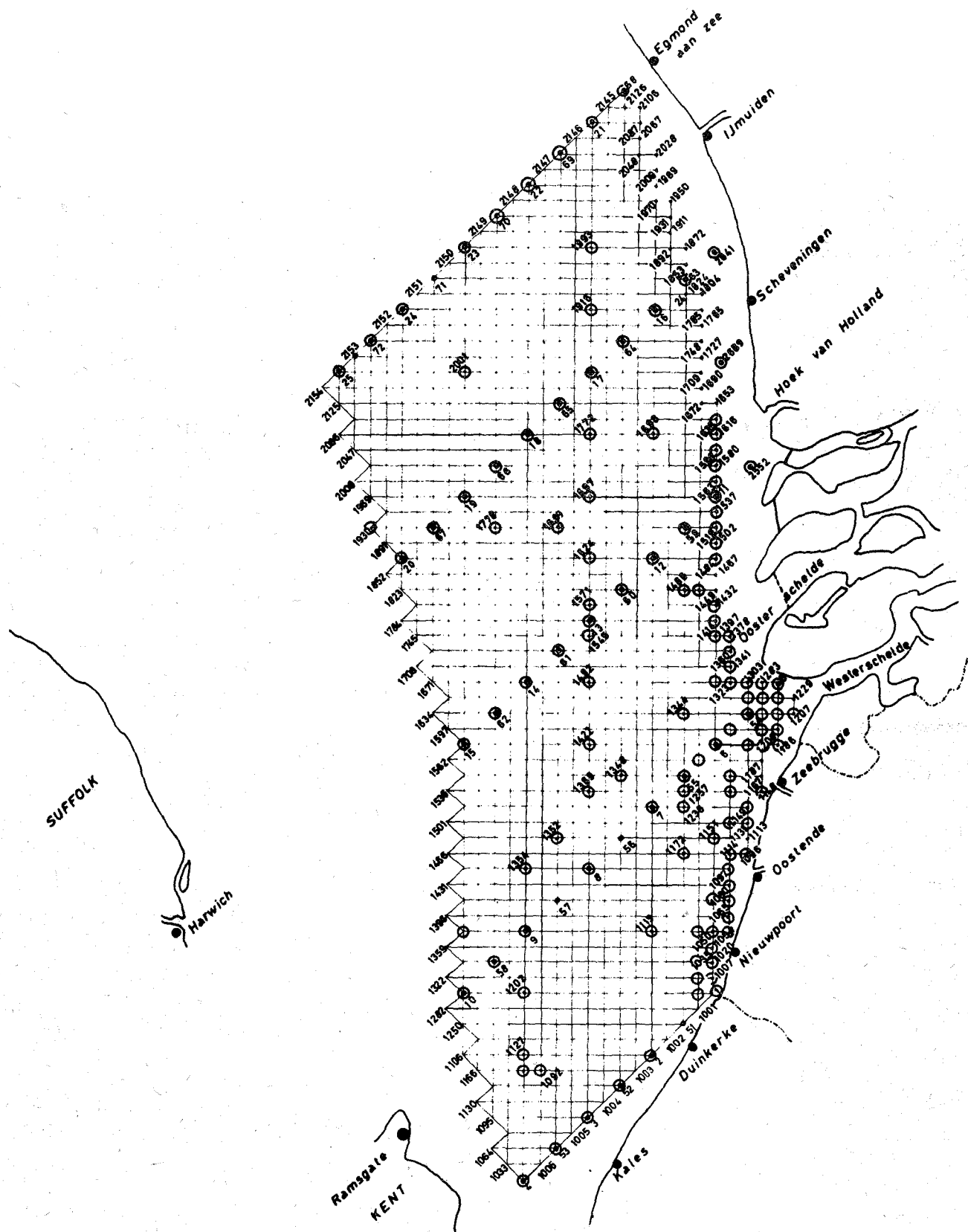


fig. 1.

Kaart met C.I.P.S. rooster en lokaliteiten bemonsterd gedurende de vijf jaar staalname

- In de zomer van 1971 werden de hoofdpunten M01-M25 en 15 van de M52-M72 punten bemonsterd.

- In de winter en de zomer van 1972 werden de 25 hoofdpunten (M01-M25), 11 van de M52-M72 punten en 93 van de "duizend punten" bemonsterd.

- In de winter en de zomer van 1973 werden de 25 hoofdpunten (M01-M25), 8 van de M52-M72 punten en 1 van de "duizend punten" bemonsterd.

- In de winter en de zomer van 1974 werden 10 van de hoofdpunten (M01-M25) en M55, M1149 en M1323 bemonsterd.

- In de winter van 1975 werden 14 van de hoofdpunten (M01-M25), M55, M1149 en M1230 en M1323 bemonsterd.

In maart en juli 1974 bemonsterden SCUBA duikers vijf lokaliteiten (M1149, M01, M06, M11 en M1323) met plastieken buizen met een lengte van 30 cm en een binnenoppervlak van $75,4 \text{ cm}^2$. Telkens werden 4 monsters genomen tot op een diepte van 15-20 cm.

2.2.- Deelbemonstering (*subsampling*)

Uit de emmers werden in het laboratorium deelmonsters genomen met behulp van plastieken buizen. De organismen werden verzameld door het sediment van de gefixeerde deelstalen op te spoelen met een waterstraal en het water af te gieten boven een zeef van 0,038 mm. Het meiobenthos uit de meeste stalen afkomstig van een modderbodem werd geëxtraheerd door middel van suikerextractie.

De verwerking van de stalen genomen door SCUBA duikers gebeurde als volgt : de inhoud van drie buizen werd afzonderlijk in vierkante bakjes met een binnenoppervlak van 346 cm^2 gegoten en deelbemonsterd met een buis van $9,62 \text{ cm}^2$; de inhoud van deze buis werd verdeeld in schijfjes van 2 cm de verticale distributie te bestuderen.

2.3.- Systematische methodiek

Het hier besproken benthos omvat het meiobenthos zoals omschreven door Mare (1942) en Hulings (1971) en het mixobenthos, zoals omschreven door McIntyre (1969).

De taxonomische groepen Hydrozoa, Turbellaria, Gastrotricha, Kinorhyncha, Nemertini, Nematoda, Polychaeta, Oligochaeta, Archiannelida, Mollusca, Harpacticoida, Ostracoda, Halacarida, Tardigrada en Echinodermata hebben vertegenwoordigers in het meiobenthos. Foraminifera werden buiten beschouwing gelaten.

De Nematoden [De Coninck, Decraemer (1972); Jensen (1974)], de Harpacticoida (Van Damme) en de Turbellaria [Degadt (1974)] vormden het onderwerp van een diepgaander systematische studie.

2.4.- Weegmethodes

De biomassa van de diverse taxa en een aantal soorten werd bepaald door weging op een Mettler ME 22/BA 25 Microbalans (gevoeligheid 0,1 μg). Dieren werden in kleine aluminium vaatjes gepipetteerd die op voorhand gedroogd waren in een oven tot constant gewicht (2 u bij 110 °C). Elk vaatje met dieren werd opgeborgen in een gesloten petriplaat, opnieuw gedroogd gedurende 2 u bij 110 °C, afgekoeld gedurende 30 min in een dessicator en gewogen op de microbalans.

Het aantal gewogen dieren varieerde naargelang de grootte, harpacticoiden en een aantal nematoden werden gewogen per soort. Andere dieren werden gewogen per taxon en per faunistische zone A, B of C.

2.5.- Berekeningen en correctie van gegevens

De diversiteit van de taxonomische groepen werd berekend per zone en per seizoen. Voor de Hydrozoa, Turbellaria, Gastrotricha, Nematoda, Polychaeta, Oligochaeta, Archiannelida, Harpacticoida, Bivalvia (Mollusca) en Halacarida werd de densiteit per m^2 , de biomassa per gemeenschap (zone A, B, C) en per seizoen berekend, evenals de produktie per jaar. Voor de Nematoda en Harpacticoida werd de respiratie per zone en

per seizoen geschat. Dieren behorend bij de Nemertini, Kinorhyncha, Ostracoda, Gastropoda en Tardigrada zijn ofwel onherkenbaar en in stukken gebroken (Nemertini) of zeer zeldzaam en werden niet in beschouwing genomen voor berekeningen van diversiteit, biomassa of produktie.

Het aantal dieren geteld per substaal geeft een densiteit aan per cm^2 emmeroppervlak; een omrekening naar de oorspronkelijke oppervlakte van de zeebodem is daarom nodig; $n \text{ cm}^2$ zeebodem (Z) is gelijk aan de oppervlakte van een Van Veen (VV) vermenigvuldigd met de oppervlakte van het deelmonster (D) en het aantal deelmonsters (n) gedeeld door de bovenste oppervlakte van de emmer (E)

$$Z = \frac{VV \times nD}{E} .$$

De densiteit per vierkante meter (N/m^2) is dan het gemiddeld aantal dieren in de deelmonsters ($\bar{X}$), vermenigvuldigd met 10.000 en gedeeld door het aantal cm^2 zeebodem (Z) :

$$\text{N/m}^2 = \frac{\bar{X} \times 10.000}{Z} .$$

Tabel 2

Vergelijking densiteit in overgehevelde en in rechtstreekse monsters

	M 01	M 06	M 11	M 1323
$\bar{X}$ meiofauna (N/m^2) in SCUBA monsters A,B,C	402,7 ± 97,6	138,0 ± 24,7	541,7 ± 103,4	93,9 ± 45,3
N/m^2 in SCUBA monster D	255,0	36,3	335,8	109,8
Vrijheidsgraden	3	3	3	3
t ($p < 0,05$)	0,76 niet signific.	2,06 niet signific.	1,00 niet signific.	0,18 niet signific.

Een gelijkaardige bewerking werd uitgevoerd voor het berekenen van de densiteit per m^2 voor de SCUBA-stalen die in glazen bakken waren overgegoten. Een vergelijking tussen de densiteiten van een deel-

monster uit een SCUBA-staal en van deelmonsters uit stalen overgebracht in glazen bakken toonde aan dat het deelbemonsteren uit overgehevelde stalen geen significant verschillende densiteiten oplevert in vergelijking met deelstalen genomen uit het originele staal.

De bekomen densiteiten per m^2 moesten nog verbeterd worden wegens een fout in het deelbemonsteren (de emmers werden vóór november 1974 tot op 6,5 cm bemonsterd in plaats van tot op de bodem).

Een vergelijking van aantallen uitdeelmonsters van 6,5 cm diepte en aantallen uit deelmonsters van maximale diepte gaf een correctiefactor van 2,25 waarmee alle stalen vóór november 1974 werden vermenigvuldigd.

Een tweede correctie van densiteiten was nodig omdat de Van Veen gemiddeld in de Noordzee slechts de bovenste 6 cm van het substraat neemt, terwijl het meiobenthos, vooral de Nematoden, veel dieper kan voorkomen [McIntyre en Murison (1973)].

Tabel 3

Vergelijking densiteitsschattingen uit Van Veen en SCUBA monsters

	M1149 (3-74)	M01 (6-74)	M06 (6-74)	M11 (6-74)	M1323 (6-74)
Van Veen (5)					
n/cm^2	16,6 ± 4,3	239,5 ± 36	58,3 ± 7,9	113,7 ± 15,0	39,1 ± 3,5
%	224	65,5	51,8	23,2	40,6
SCUBA (4)					
n/cm^2	7,41 ± 1,5	365,7 ± 78	112,5 ± 31	490,2 ± 90	97,9 ± 33
%	100	100	100	100	100
Correctie	0,4	1,5	1,9	4,3	2,23
Sediment	slib	fijn zand + slib	zand + slib	zand + slib	zand
Zand %	0	97	50	98	99,5
Klei-leem %	100	3	50	2	0,5
Korrelgrootte van zand (μm)	?	190	320	220	290
Diepte (m)	5	8	15	13	9

Een vergelijkend onderzoek op vijf lokaliteiten met een Van Veen-grijper en SCUBA-duikers leverde een correctie voor de bemonstering met de Van Veen op. De SCUBA-monsters (4 per lokaliteit) werden geacht 100 % van de fauna te bevatten [Elmgren (1973)]. Vergelijking met de Van Veen-monsters (5 per lokaliteit) leverde een zeer wisselvallig beeld naargelang de lokaliteit. In de bovenste 6 cm (gemiddelde diepte bemonsterd door de Van Veen) wordt respectievelijk 63 % (M1149), 29 % (M01), 81 % (M06), 12 % (M11) en 73 % (M1323) van de totale fauna gevonden.

Een verder onderzoek van de verticale distributie van de meiofauna in de SCUBA-monsters toonde eveneens aan dat alleen de Nematoden dieper dan 6 cm voorkomen in slib en slib + zand-stalen, terwijl in zuiver zand ook de andere groepen worden aangetroffen (zie verder).

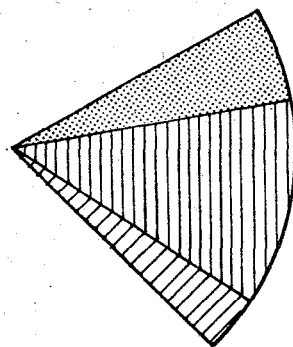
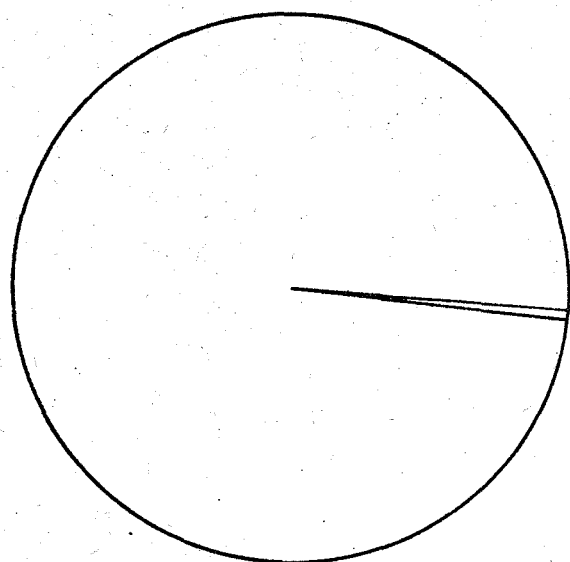
Tabel 4

Groepsdiversiteit in Van Veen en SCUBA-monsters

	M1149	M01	M06	M11	M1323
<u>Grote Taxa</u>					
Van Veen	1	4	4	4	6
SCUBA	1	2	4	5	8
<u>Harpacticoiden-soorten</u>					
Van Veen	0	3	3	4	7
SCUBA	0	0	3	6	7

Door Goossens (1975) wordt voor zandige bodems (Grevelingen) na een gelijkaardig onderzoek een correctie van 2,4 voorgesteld voor Nematoden. Hij stelde vast dat deelstalen, genomen uit de Van Veen, significant lagere waarden voor oppervlaktesoorten hadden dan deelstalen uit een emmer genomen waarin ook het water uit de Van Veen-grijper terecht komt. Blijkbaar heeft men dus een groter verlies van oppervlaktesoorten, omdat tijdens het nemen van deelstalen uit de Van Veen, het

VAN VEEN SAMPLES



SCUBA DIVER SAMPLES

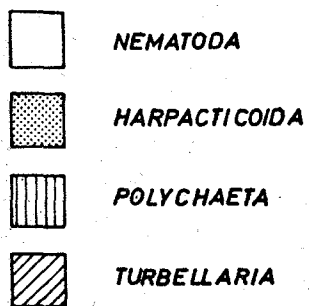
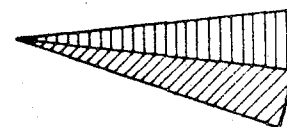
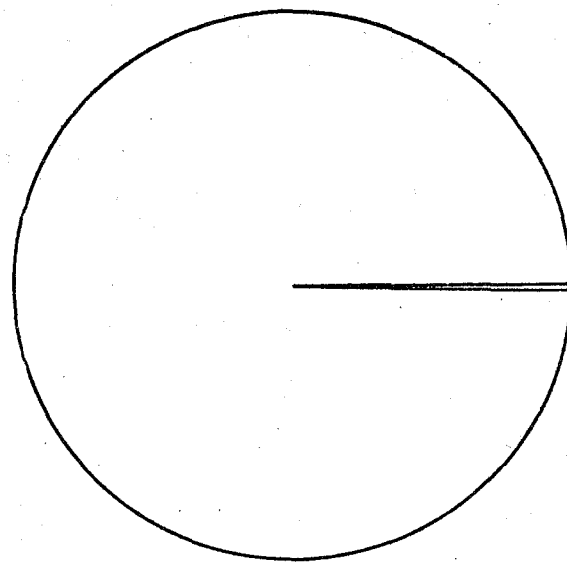


fig. 2a.

Relatieve abundantie van meiobenthische taxa in Van Veen en SCUBA monsters genomen op lokaliteit M01

VAN VEEN SAMPLES

SCUBA DIVER SAMPLES

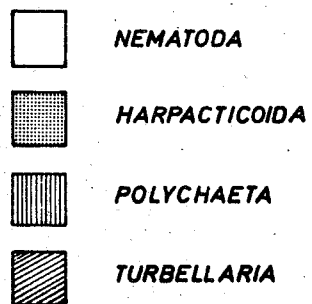
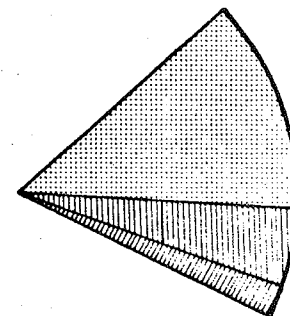
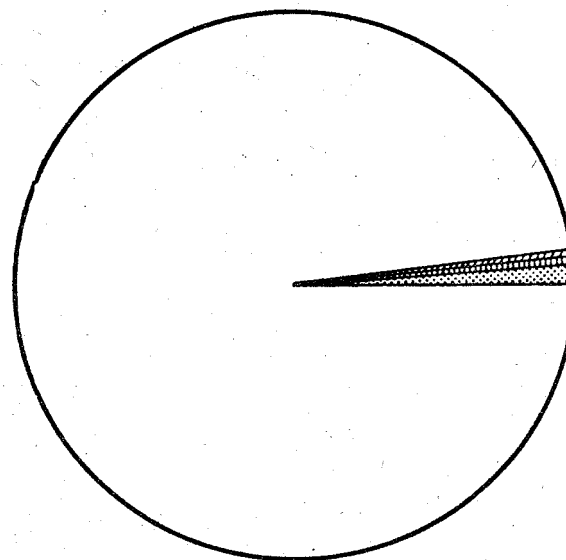
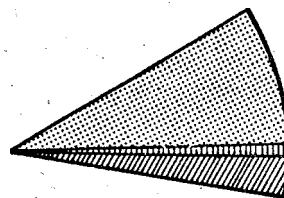
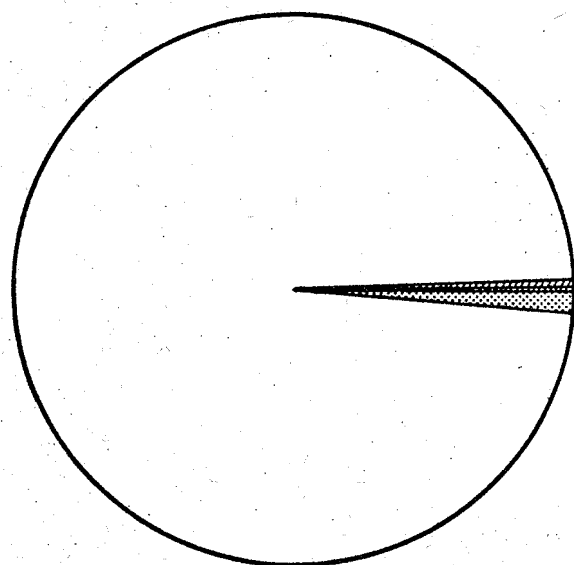


fig. 2b.

Relatieve abundantie van meiobenthische taxa in Van Veen en SCUBA monsters genomen op lokaliteit M06.

VAN VEEN SAMPLES

SCUBA DIVER SAMPLES

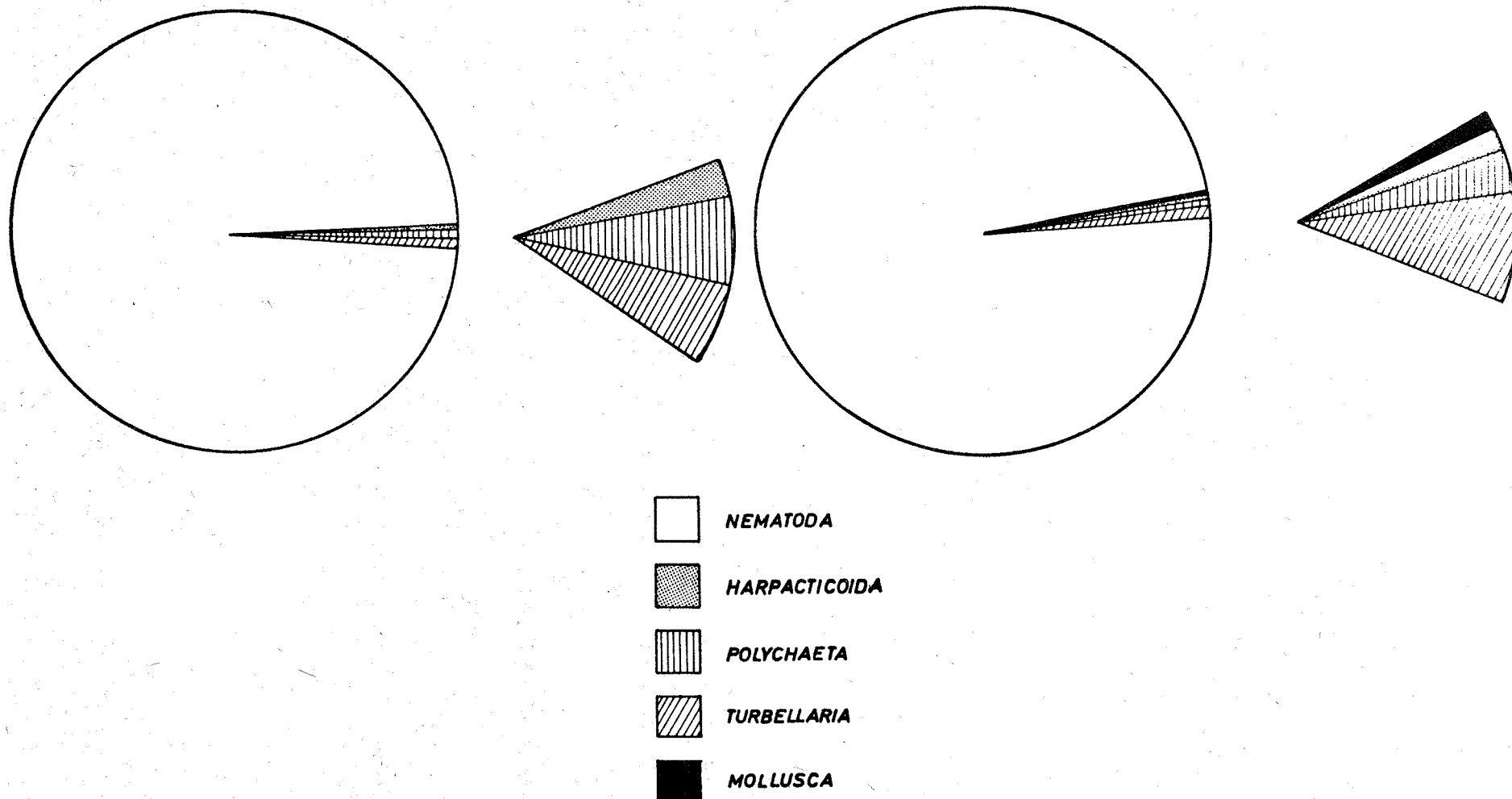


fig. 2c.

Relatieve abundantie van meiobenthische taxa in Van Veen en SCUBA monsters genomen op lokaliteit M11

water samen met een aantal dieren door de spleten van de Van Veen wegvloei. Tevens is de variabiliteit in de Van Veen-stalen lager dan in de SCUBA-stalen door de grotere oppervlakte bemonsterd met de Van Veen en de daaropvolgende homogenisatie van het materiaal (verschillen in densiteitschatting ten gevolge van aggregatie van de organismen worden op deze wijze genivelleerd).

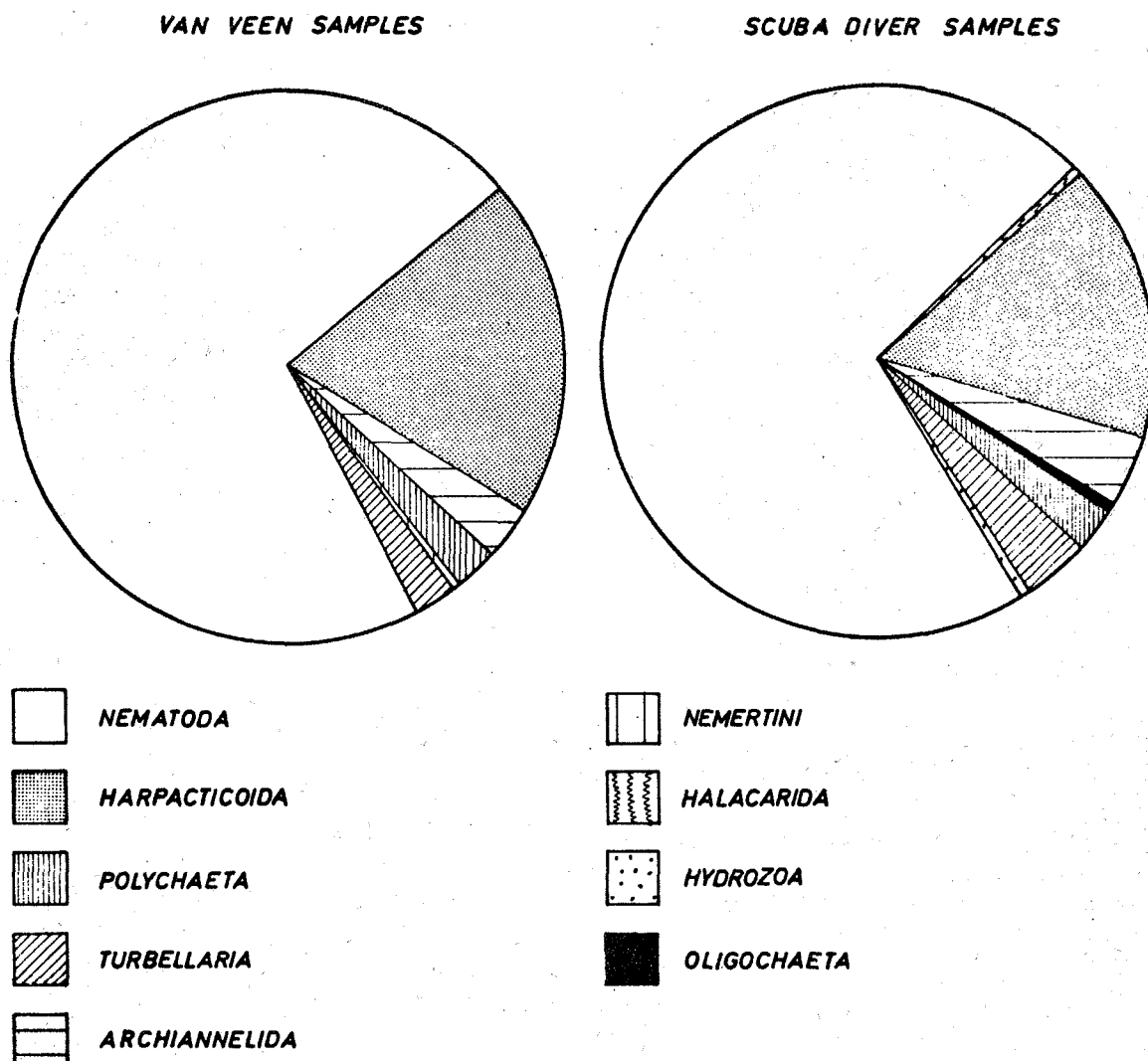


fig. 2d.

Relatieve abundantie van meiobenthische taxa in Van Veen en SCUBA monsters genomen op lokaliteit M1323

Elmgren (1973) stelt voor modderbodems op 47 m diepte (Baltische Zee) een densiteit van 66 % vast in de Van Veen t.o.v. een *grab type box sampler* (correctie 1,4) .

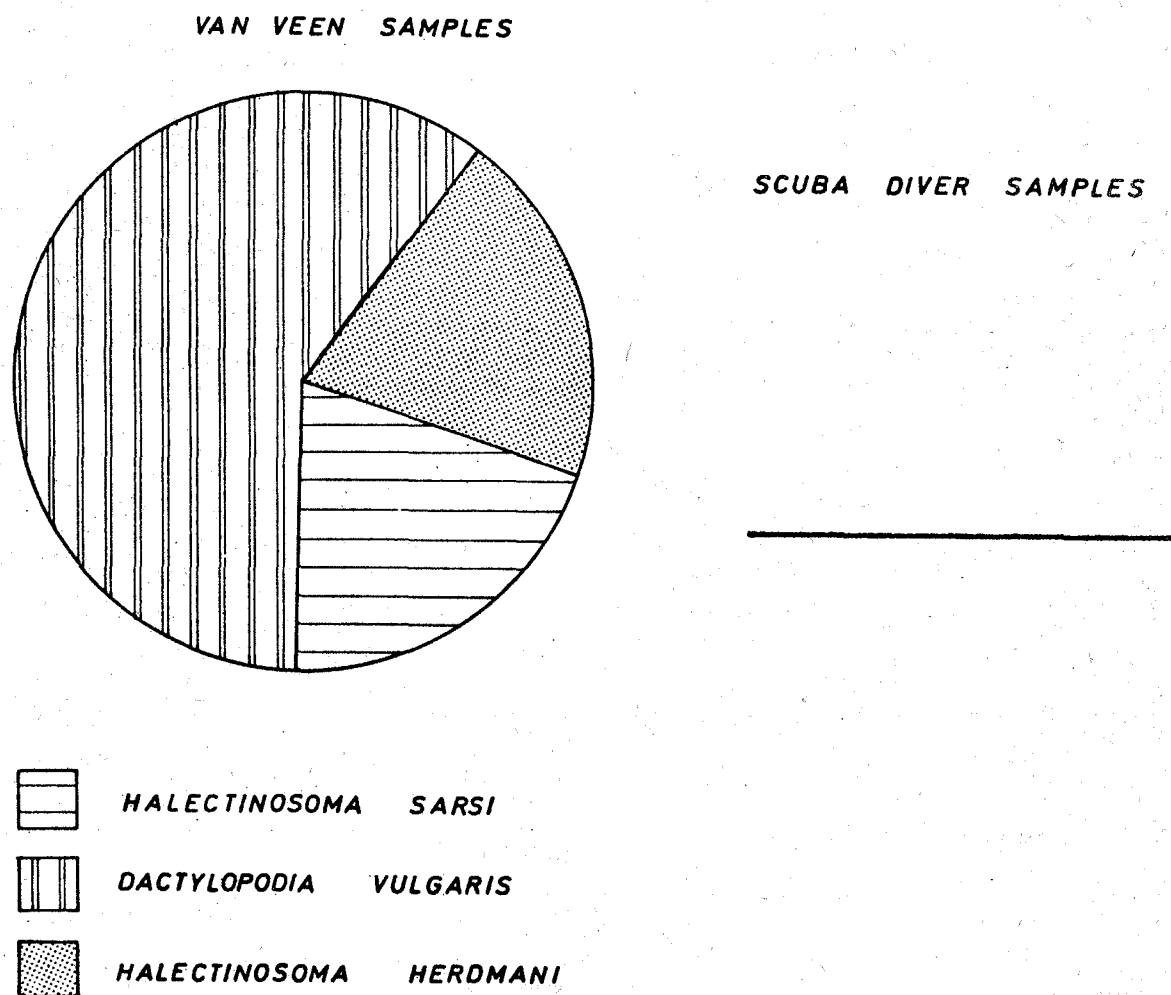


fig. 3a.

Relatieve abundantie van Harpacticoidensoorten in Van Veen en SCUBA monsters van lokaliteit M01

Voorzichtigheidshalve hebben wij de lage correctiefactor gekozen, de zeer afwijkende cijfers van M11 negerend, en werden de densiteiten van de Nematoden van alle sedimenten vermenigvuldigd met een faktor 1,5 en de densiteiten van de andere taxonomische groepen uit zuivere zandbodem (zone C) (waarvan minstens 80 % in de bovenste 6 cm voorkomt),

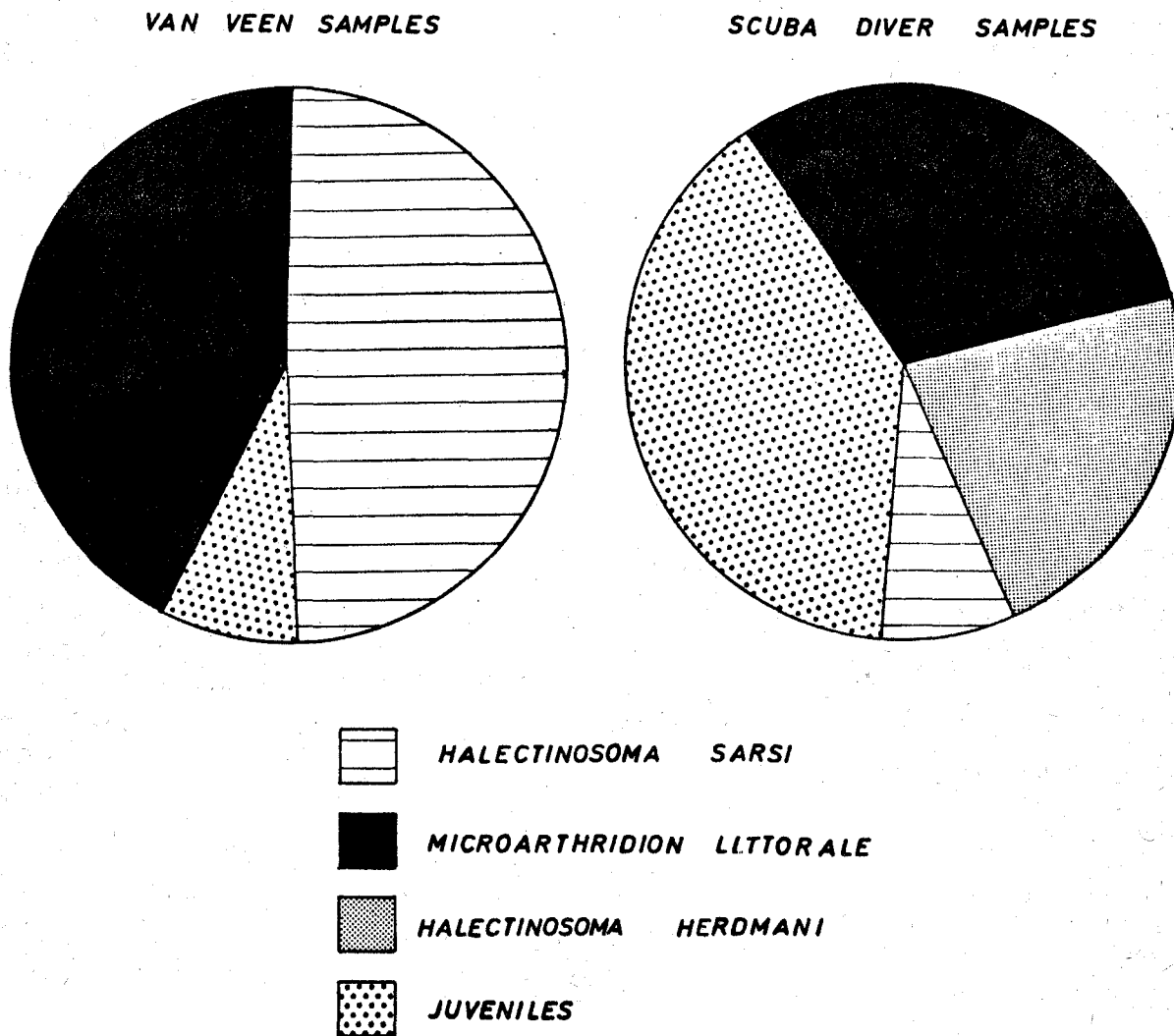


fig. 3b.

Relatieve abundantie van Harpacticoidensoorten in Van Veen en SCUBA monsters van lokaliteit M06

vermenigvuldigd met een faktor 1,2 . Een t-test toonde geen significante verschillen aan op het 90 % significantieniveau tussen Van Veen en SCUBA-monsters na aanbrengen van deze correctie behalve voor lokaliteit M11.

Een vergelijking van de diversiteiten van de grote taxonomische groepen en van de harpacticoïden leverde geen merkbare verschillen op (fig. 2, fig. 3).

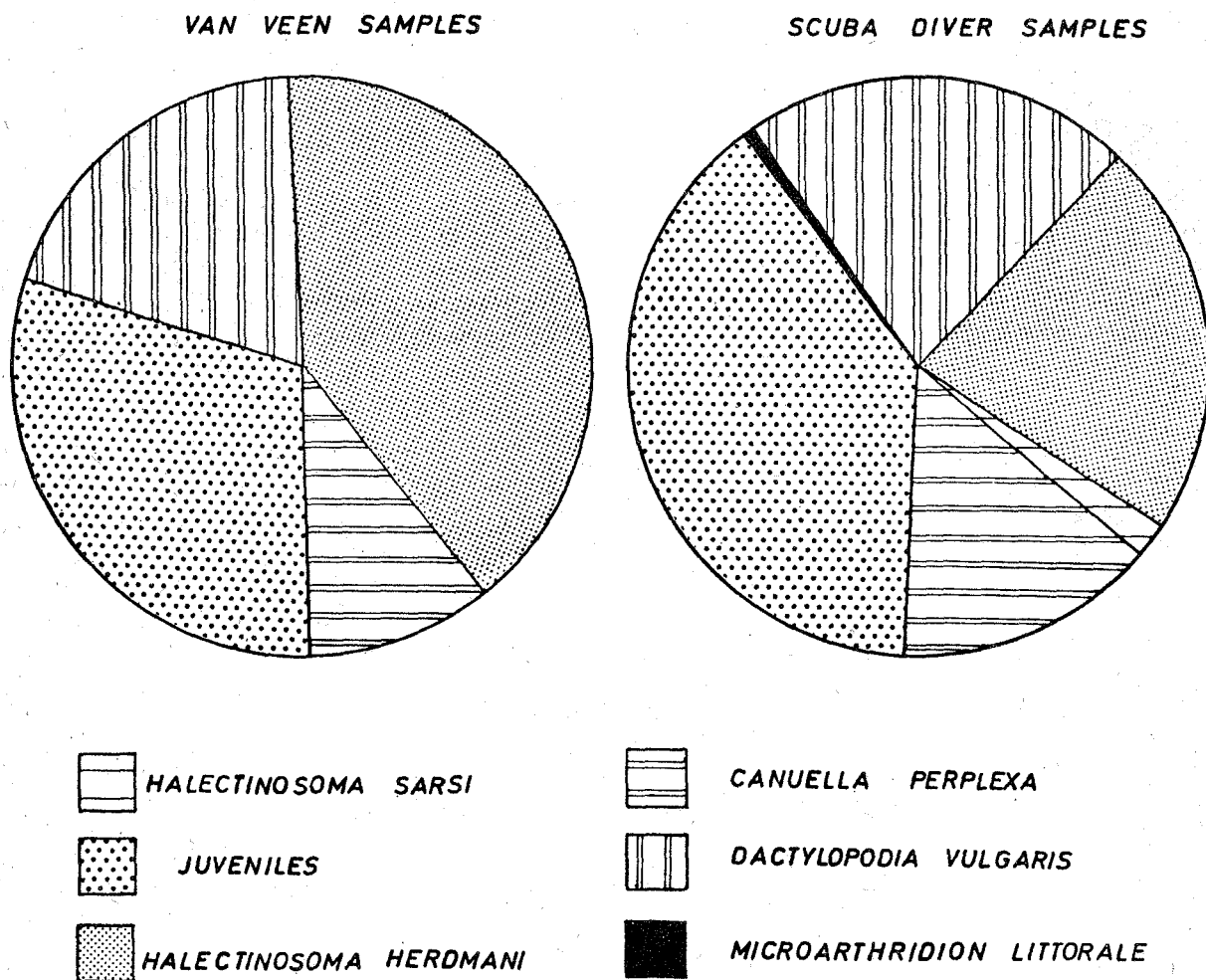
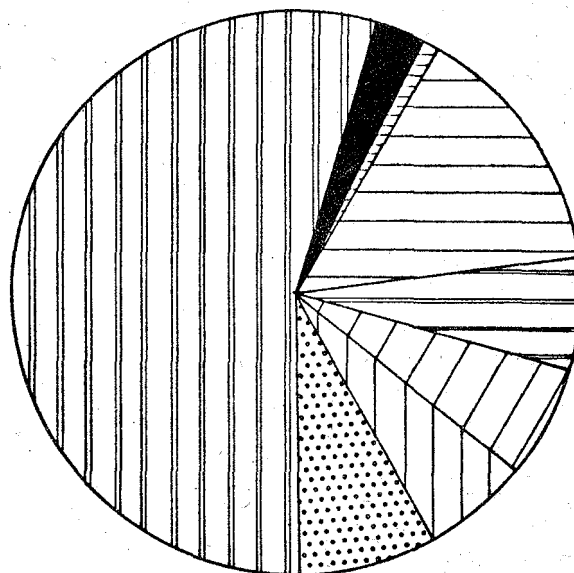
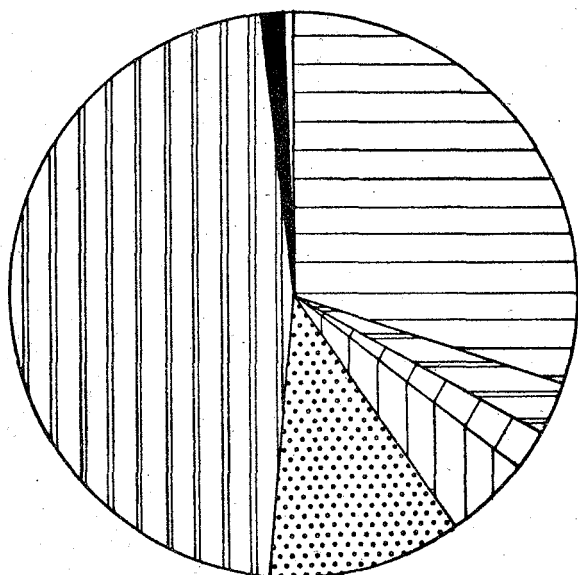


fig. 3c.

Relatieve abundantie van Harpacticoïdensoorten in Van Veen en SCUBA monsters van lokaliteit M11

VAN VEEN SAMPLES

SCUBA DIVER SAMPLES



LEPTOPONTIA CURVICAUDA



JUVENILES



PARALEPTASTACUS ESPINULATUS



PSAMMOTOPA PHYLLOSETOSA



LEPTASTACUS LATICAUDATUS



EVANSULA INCERTA



ARENOCARIS BIFIDA



ARENOSETELLA GERMANICA



ARENOPONTIA SP.

fig. 3d.

Relatieve abundantie van Harpacticoïdensoorten in Van Veen en SCUBA monsters van lokaliteit M1323

Jensen (1974) stelde vast dat zowel de densiteit van Nematoden per staal als de densiteit per dag voor eenzelfde lokaliteit significant verschillend is in stalen genomen met de Van Veen-grijper in de

Noordzee (MO6, M14); het aantal soorten per staal is echter niet significant verschillend. Die verschillen zouden kunnen te wijten zijn aan verschillen in de stroomsnelheid ten gevolge van de verschillende fasen in het getij (De Coninck, pers. med.).

3.- Meiobenthische gemeenschappen

3.1.- Inleiding

Het is bekend dat de opvattingen over het begrip gemeenschap vrij uiteenlopend zijn naargelang de auteur. In de mariene ecologie werd het begrip voor het eerst gehanteerd door Petersen (1914) die observeerde dat er een grote uniformiteit heerst over uitgestrekte gebieden van de zeebodem, wat hem er toe bracht statistische gemeenschappen te herkennen die door één of meerdere opvallende organismen konden gekarakteriseerd worden. Bij de opstelling van deze gemeenschappen werd geen rekening gehouden met interacties tussen de verschillende soorten.

Bij de omschrijving van dergelijke gemeenschappen speelt de vraag of gemeenschappen zich gedragen als super-eenheden met een eigen evolutie, of dat het toevallige associaties zijn van soorten met ongeveer gelijke reacties op de omgeving, eigenlijk geen rol. Wij zullen hier eveneens dit standpunt innemen en onze gemeenschappen beschouwen als statistisch vaststelbare grootheden zonder ons uit te spreken over hun interne dynamiek. Thorson (1957) aanvaardt impliciet het bestaan van een eigen interne reeks processen wanneer hij het begrip parallele gemeenschappen invoert; dit zijn gemeenschappen in verschillende geografische streken waar vergelijkbare milieuomstandigheden heersen en waar de gemeenschappen gekenmerkt zijn door het voorkomen van gelijkaardige soorten, dikwijls behorend tot hetzelfde genus. Volgens Thorson (1957) ontstaan deze parallele gemeenschappen doordat gelijkaardige selectieve krachten inwerken op de organismen, vooral op de larvale stadia ervan. Hierdoor evolueren deze gemeenschappen in dezelfde zin.

De gemeenschappen van het benthos werden vrijwel steeds aan de hand van het macrobenthos omschreven. Remane (1933) onderscheidde evenwel reeds zes gemeenschappen in de Kieler Bucht die grotendeels op de meiofauna waren gebaseerd. Ons interesseert vooral de *Halammohydra*-gemeenschap van grof tot zeer grof zand die zou overeenkomen met de macrobenthische *Amphioxus*-gemeenschap; de *Corbula*-zone, op modder van 6 tot 15 m diepte, wordt vooral gekenmerkt door de maximale ontwikkeling van de Kinorhyncha.

Wieser (1960) beschreef twee gemeenschappen van de oostkust der Verenigde Staten (Buzzards Bay) op basis van de meiofauna. De *Terschellingia longicaudata* - *Trachydemis mainensis* gemeenschap, waarvan de karakteristieke soorten respektievelijk tot de Nematoda en de Kinorhyncha behoren, is karakteristiek voor slijkbodems en komt overeen met de macrobenthische *Nucula proxima* - *Nephtys incisa* gemeenschap. De zandbodems in dit gebied worden bewoond door de *Odontophora* - *Leptonemella* gemeenschap, overeenkomend met de macrobenthische *Ampelisca*-gemeenschap.

Het gebruik van nematoden als karaktersoorten geeft echter aanleiding tot het onderkennen van een groot aantal groeperingen, dit doordat nematoden een grote diversiteit vertonen en zelfs kleine verschillen in de omgeving kunnen leiden tot het optreden van verschillende soorten. Dit kan voordelig zijn wanneer beperkte gebieden onderzocht worden en zo toonden Heip en Decraemer (1974) voor de zuidelijke Noordzee aan dat de diversiteit van de nematodengemeenschappen vrijwel lineair stijgt met de korrelgrootte van het sediment. Wanneer echter grote gebieden moeten gekarakteriseerd worden, analoog met de benadering via het macrobenthos, dan lijken nematodengemeenschappen hiervoor minder geschikt.

Sinds Wieser (1953) wordt ook de trofische structuur van meiobenthische gemeenschappen onderzocht aan de hand van de mondholtestructuur van de nematoden als indicator van hun voedingswijze. Alhoewel de indeling van nematoden in groepen op deze basis niet noorzakelijk een exacte weergave van hun rol in het ecosysteem is, toch kan het onderzoek van deze morfologische types ons inzicht verschaffen over het over-

wegen van bepaalde voedingswijzen in het milieu. Dit soort onderzoek werd door verschillende auteurs gedaan [Warwick (1971); Warwick en Buchanan (1971); Boucher (1972); Brenning (1973); Ward (1973)].

Voor het karakteriseren van grote gebieden zijn harpacticoïden meer geschikt, ook al omdat de taxonomie van deze groep eenvoudiger is en beter gekend. De eerste die parallele of isogemeenschappen van harpacticoïden onderscheidde was Por (1964a). In zuivere, eulitorale zanden komt een kwalitatief arme gemeenschap voor met enkele zeer karakteristieke soorten : *Canuella perplexa*, *Harpacticus flexus* en *Halectinosoma herdmanni* (daarbij herbergt het eulitoraal een zeer rijke interstitiële fauna). Parallelen van deze gemeenschap worden aangetroffen in de Middellandse zee (zowel oostelijke als westelijke kant), waar evenwel *Canuella perplexa* ontbreekt. Langs de Scandinavische kusten zou *Harpacticus flexus* vervangen worden door *Harpacticus uniremus*. In Israël wordt *Halectinosoma herdmanni* naar diepere bodems verdrongen door *Halectinosoma diops*. Een andere parallele gemeenschap van soortgelijke substraten maar met meer slib en op grotere diepte omvat eveneens *Halectinosoma herdmanni* en *Harpacticus flexus*, maar *Canuella perplexa* wordt vervangen door *Canuella furcigera* die langs de Israëliëse kust in competitie komt met *Canuella longipes*. Deze gemeenschap wordt echter vooral gekenmerkt door Laophontidae van het genus *Asellopsis*. Een derde parallele gemeenschap wordt door Por uit de Zwarte Zee beschreven : de *Canuella furcigera* - *Enhydrosoma sordidum* gemeenschap die alleen daar voorkomt.

Van grofkorrelige zanden (*Amphioxus*-zand) en schelpbodems is een andere, zeer specifieke fauna bekend. Het karakteristieke genus van dergelijke bodems schijnt *Rhyncholagena* te zijn, samen met enkele soorten van het genus *Robertgurneya*, *Bulbamphiascus imus* en enkele Tetragonicepsidae. Door Soyer (1970) werd uit de Middellandse zee een parallele gemeenschap beschreven, de *Rhyncholagena levantina* - *Pseudamphiascopsis ismaelensis* gemeenschap, waarin de Diosaccidae de voornaamste familie zijn gevolgd door de Ectinosomidae en de Ameiridae.

Van sublitorale fijnere zanden zijn volgens Por (1964a) vooral *Lep-tastacus*-soorten karakteristiek terwijl volgens Kunz (1951) zekere ver-

tegenwoordigers van de *Leptomesochra*-groep (Ameiridae) en zekere *Paramesochridae* duidelijk interstitiële vormen zijn. Deze gemeenschappen schijnen een wereldwijde verspreiding te kennen; de dominante soorten zijn vrijwel overal soorten van de genera *Bradya*, *Stenhelia*, *Haloschizopera*, *Enhydrosoma*, *Cletodes*, *Typhlamphiascus* en *Eurycletodes*. We moeten nochtans met Coull en Herman (1970) opmerken dat de studie van de zoogeografie van meiobenthische copepoden lijdt aan een groot gebrek aan gegevens uit grote delen van de wereld, zodat veralgemingen gevaarlijk blijven. De gegevens van Coull en Herman (1970) steunen evenwel toch het concept van de parallele gemeenschappen : zo vonden deze auteurs op Bermuda een *Leptastacus macronyx* - *Praeleptomesochra africana* gemeenschap op fijne zanden die duidelijk parallel is met de door Por (1964a) beschreven gemeenschap van fijne zanden in Scandinavische wateren; specifieke soorten waren daar *Paramesochra minor*, *Paramesochra intermedia*, *Leptastacus laticaudatus* en *Rhizothrix bocqueti*. De eerste drie komen ook voor op zanden rond Helgoland, de vierde is beschreven uit Roscoff.

Van de Middellandse zee beschreef Soyer (1970) naast de twee reeds vermelde gemeenschappen ook een derde en zeer ingewikkelde gemeenschap van slib, de *Haloschizopera pontarchis* - *Typhlamphiascus luticola* - *Cletodes pusillus* gemeenschap, waarvan hij een aantal ondergemeenschappen onderscheidde.

3.2.- Meiobenthische gemeenschappen in de zuidelijke bocht van de Noordzee

3.2.1.- Overzicht

In het bestudeerde gebied konden twee duidelijk onderscheiden gemeenschappen worden omschreven met een overgangsgemeenschap tussen beide. De omschrijving van deze gemeenschappen steunt op het al dan niet voorkomen van twee duidelijk verschillende types van Harpacticoida : enerzijds grote endobenthische detrituseters, typisch voor koolstofrijke bodems met modderig of zandig substraat, anderzijds kleine meiobenthische grazers, typisch voor koolstofarme "zuivere" zanden. Daar nog niet alle

MAP OF THE THREE MEIOBENTHIC
COMMUNITIES OF THE SOUTHERN BIGHT
(1972)

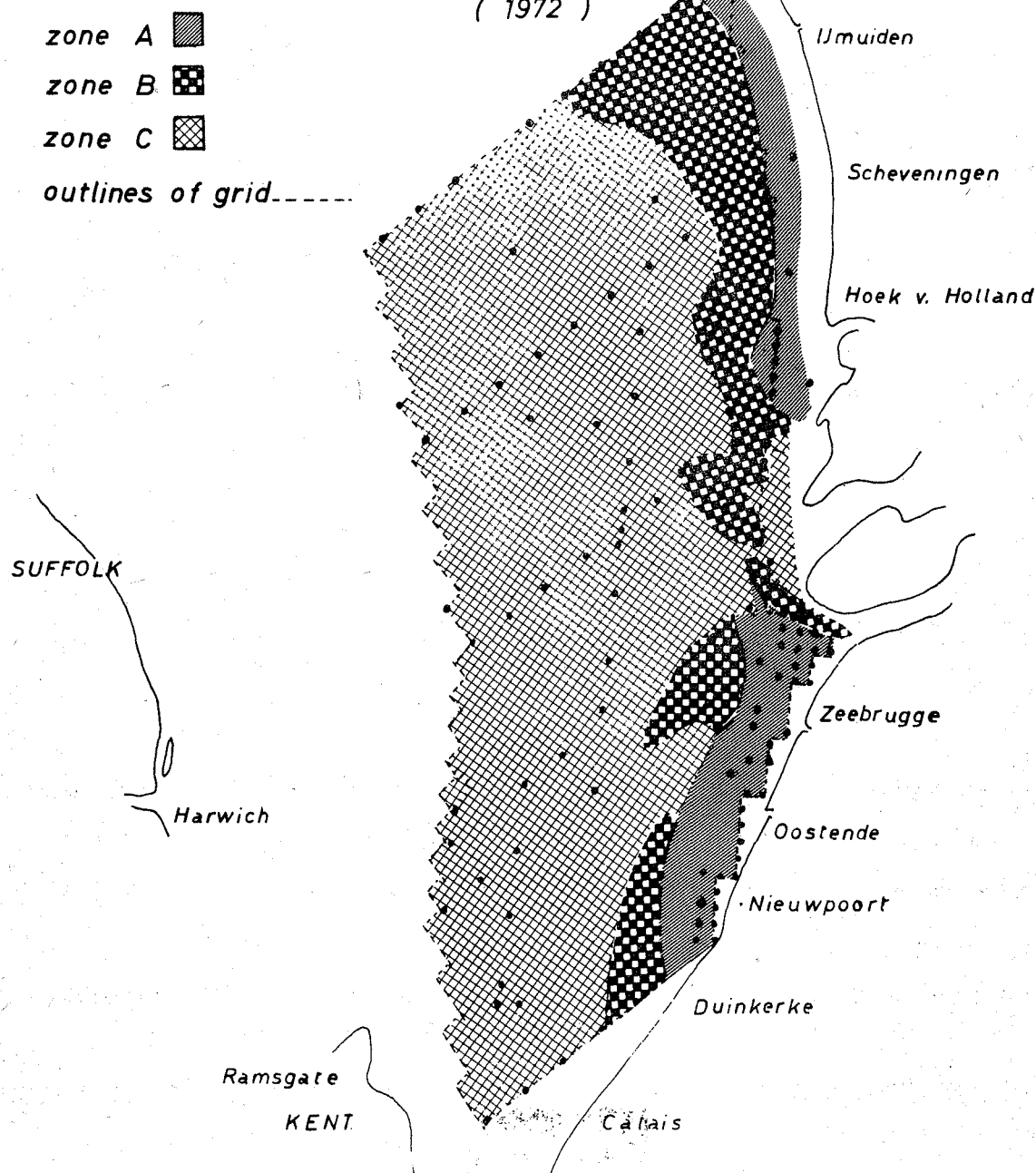


fig. 4.

De drie gemeenschappen in de zuidelijke Noordzee :

Zone A : het gebied gekenmerkt door de littorale Halectinosoma herdmani - Microarthridion littorale gemeenschap.

Zone B : het gebied gekenmerkt door de overgangsgemeenschap Halectinosoma herdmani - Leptastacus laticaudatus.

Zone C : het gebied gekenmerkt door de sabulicole Leptastacus laticaudatus - Psammotopa phyllosetosa gemeenschap.

harpacticoïden van alle stations taxonomisch verwerkt zijn, worden hier als statistische gegevens de frequentie en dominantie van de soorten in een aantal stalen $F_i = \frac{\sum n_i}{N}$ gegeven en een beperkt aantal stalen werd vergeleken met de similariteitsindex van Sørensen (Treillis-diagram, fig. 12). In 1972 werd het grootste aantal stations bemonsterd; steunend op de verspreiding van de harpacticoïden over de diverse stations in dat jaar en ook over M01, M06, M11 en M20 voor de vijf jaar werden drie zones of gemeenschappen onderscheiden in de zuidelijke Noordzee (fig. 4)

- Zone A of *Halectinosoma herdmanni*-*Microarthridion littorale* gemeenschap

Omschrijving : een aan de kust grenzend gebied met een maximale oppervlakte van 3000 km^2 . Het substraat bestaat uit met modder gemengd fijn zand en modder; de groepsdiversiteit schommelt tussen 1,5 à 2,3 taxa gemiddeld over vijf jaar en de harpacticoïden vormen een isogemeenschap met de *Halectinosoma herdamni*-*Harpacticus flexus* gemeenschap [Soyer (1970)] van sublitorale fijne zanden en modder.

- Zone B of *Halectinosoma herdmanni*-*Leptastacus laticaudatus* gemeenschap

Een aan zone A grenzend gebied, van de kust weg, met een maximale oppervlakte van ongeveer 2500 km^2 ; het substraat bestaat uit zand met een sterk wisselende modder- en detritusfractie; de groepsdiversiteit schommelt tussen 2,8 en 5,6 taxa gemiddeld over vijf jaar; deze gemeenschap komt overeen met de door Kunz (1971) beschreven gemeenschap uit detritusrijk zand.

- Zone C of *Leptastacus laticaudatus*-*Psammotopa phylloseta* gemeenschap

Een zone, grenzend aan zone B en het grootste deel van het onderzochte gebied bestrijkend met een maximale oppervlakte van ongeveer 20.000 km^2 ; het substraat bestaat uit fijn tot grof "zuiver" zand. De groepsdiversiteit schommelt tussen 7,8 en 6,1 taxa gemiddeld over vijf jaar. De harpacticoïdensoorten vormen een isogemeenschap van de

fig. 5.

Verschillende fysische parameters die de meiobenthische gemeenschappen beïnvloeden

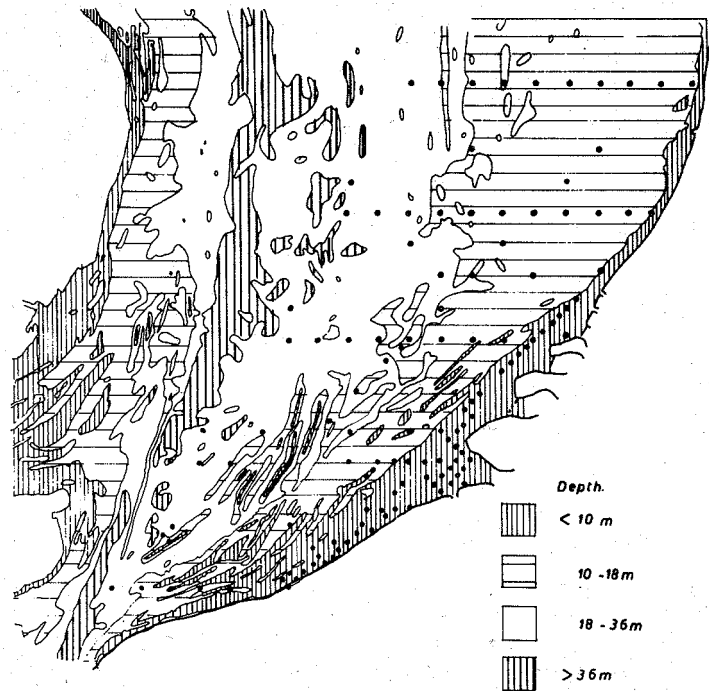


fig. 5a.
Waterdiepte

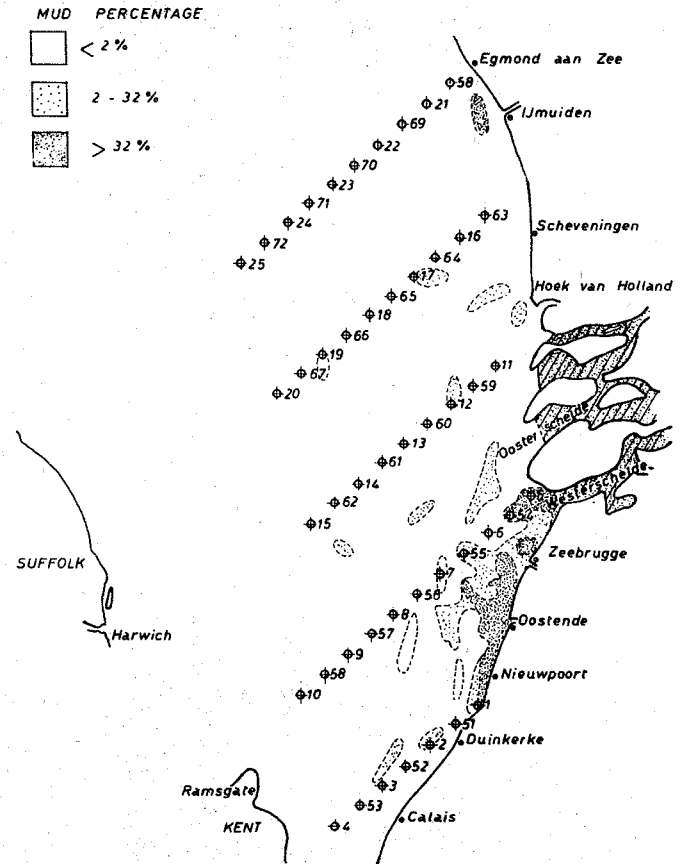


fig. 5b.
Gehalte van klei - leem fraktie in het sediment

Leptastacus macronyx-*Praeleptomesochra africana* gemeenschap [Coull en Herman (1970)] en andere *Leptastacus* spp. gemeenschappen uit "zuivere" zanden [Por (1964)].

3.2.2.- Zone A of *Halectinosoma herdmanni*-*Microarthridion littorale* gemeenschap

3.2.2.1.- Substraat (fig. 5 en tabel 5)

De diepte in deze zone overschrijdt niet de 10 m, en het gebied valt samen met de grootste concentraties van klei-leem en detritus, aangebracht door de Schelde en de IJzer in het zuiden en een zeer smalle strook in het noorden, samenvallend met de afvloed van de Rijn, die dicht bij de kust blijft. Golfenergie en stromingen bereiken hoge waarden in dit gebied (*current velocity* 60 m/s ; $V_{100}^{\min} \approx 20$ cm/s). Desondanks krijgt men sedimentatie van slib, veroorzaakt door de hoge concentraties van suspensiemateriaal en organisch materiaal waardoor de vorming van aggre-gaten door biologische activiteit bevorderd wordt [Gullentops (1973)]. Door de geringe diepte worden de bovenste lagen steeds opnieuw in suspensie gebracht (turbiditeit 1 mg/l ; materie in suspensie 10 mg/l) [Moens (1973)]. De modderlaag is ver van homogeen in dikte en volgt de geribde bodemtopografie in het zuiden terwijl de 2,3 - 4 miljoen ton modder die per jaar uit de Rijn komt [McCave (1971)] grotendeels in suspensie blijft; alleen onderbepaalde omstandigheden worden modderlagen van max. 2,5 cm dikte gevormd, of 0,3 cm dikke lagen gedurende dood-waterperioden [Moens (1973)]. Het zand (fijn tot gemiddeld) is gemengd met 2 tot meer dan 32 % modder en het gehalte organisch materiaal bedraagt over het algemeen meer dan 0,5 %.

Daar zware metalen met de modderfractie verbonden zijn in het normaal dat in dit gebied de hoogste waarden genoteerd worden (Zn > 200 ppm ; Cu > 30 ppm ; Mn > 500 ppm ; Fe_2O_3 > 2,5 %) [Wollast (1972); Elskens (1973)].

Tabel 5

Korrelgrootte-analyse

	% grint	% zand	% slib-klei	% org. C	Mediaan μ zandfractie
M01	-	94,85	5,15	0,3	154
M02	-	99,18	0,82	-	236
M03	-	99,94	0,06	-	325
M04	100	-	-	-	-
M05	-	58,88	41,12	1,5	159
M06	-	97,27	2,73	0,1	259
M07	30,3	97,50	2,50	0,1	291
M08	45,6	99,07	0,93	-	255
M09	-	98,00	2,00	0,3	496
M10	-	99,70	0,30	0,2	392
M11	-	99,40	0,60	0,2	215
M12	-	100,00	-	0,2	376
M13	-	100,00	-	0,1	400
M14	0,16	99,50	0,50	-	346
M15	-	99,60	0,40	-	406
M16	-	98,00	2,00	-	283
M17	-	97,90	2,10	-	303
M18	-	99,00	1,00	-	287
M19	-	97,20	2,80	-	281
M20	-	99,10	0,90	-	299
M21	-	99,10	0,90	0,1	233
M22	-	98,60	1,40	0,1	227
M23	-	99,20	0,80	0,1	219
M24	-	98,60	1,40	0,3	227
M25	-	99,20	0,80	0,1	257
M1034	-	20,20	79,80	1,7	150
M1050	-	5,50	94,50	3,2	150
Z 1	-	83,80	16,20	2,0	162
Z 2	-	99,80	0,20	0,2	173
Z 5	-	91,40	8,60	1,1	167
Z 6	-	99,30	0,70	1,2	139
Z 7	-	99,70	0,30	0,4	136
Z 8	-	88,20	11,80	0,8	130
Z 9	-	99,90	0,10	0,5	245

fig. 5.

Verschillende fysische parameters die de meiobenthische gemeenschappen beïnvloeden

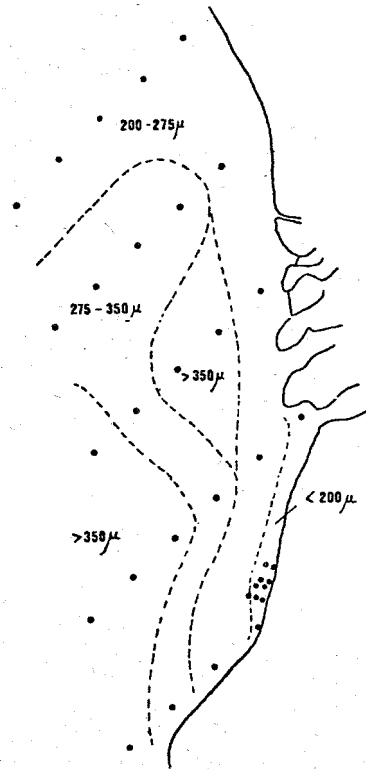


fig. 5c.

Mediane korrelgrootte van de zandfractie

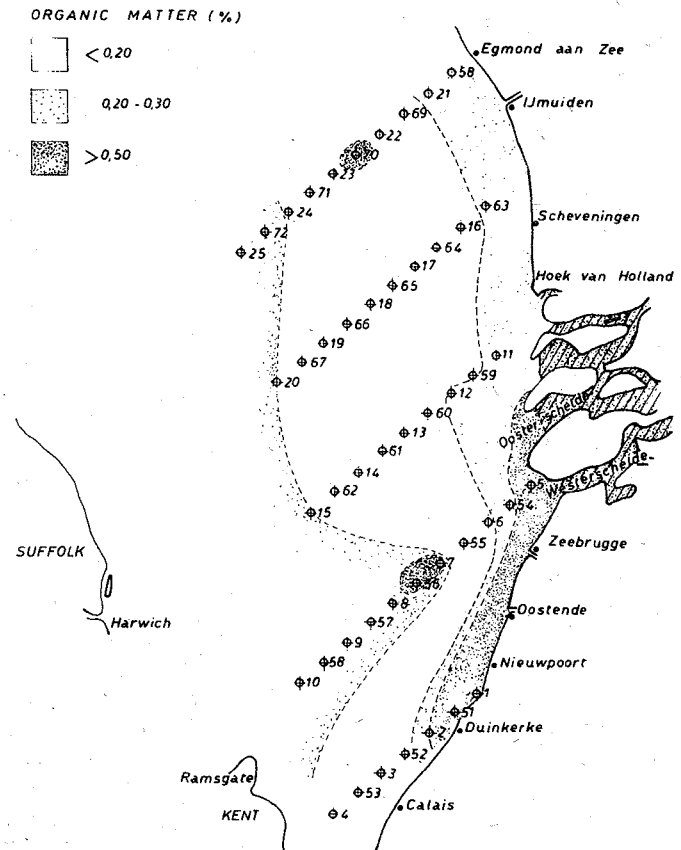


fig. 5d.

Gehalte organische materiaal in het sediment

fig. 5.

Verschillende fysische parameters die de meiobenthische gemeenschappen beïnvloeden

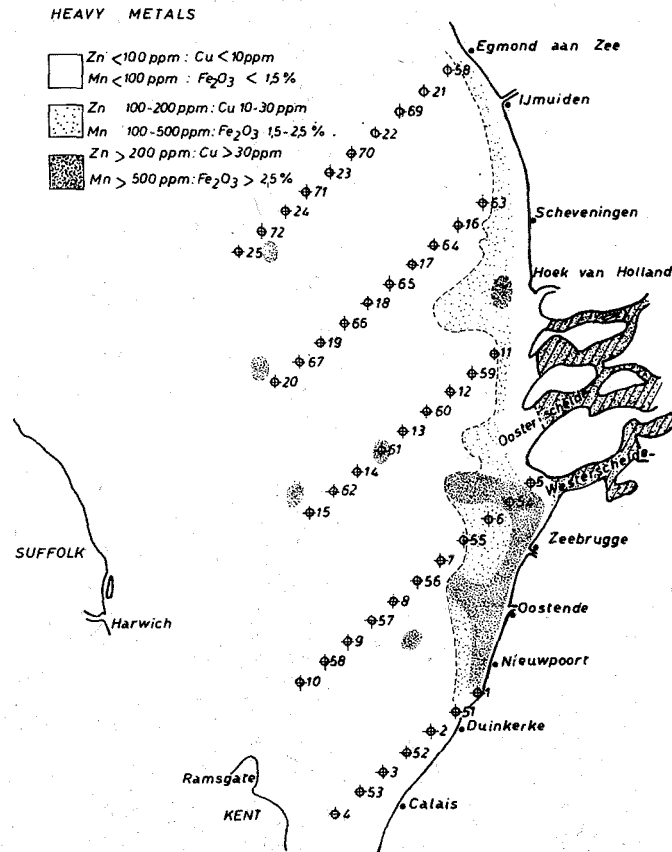


fig. 5e.

Concentraties van zware metalen

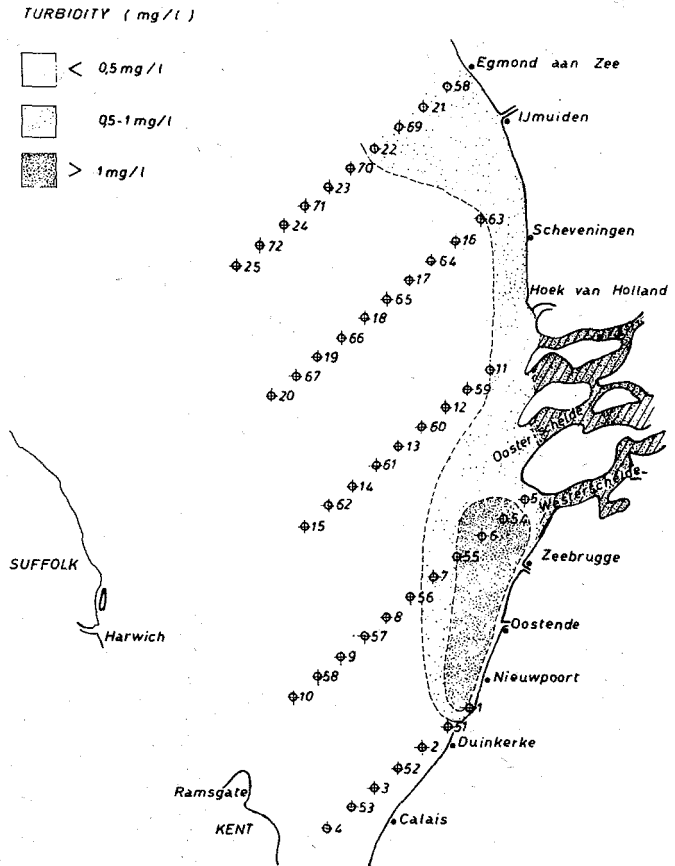


fig. 5f.

Invloed van de getijdenstromingen en golfslag

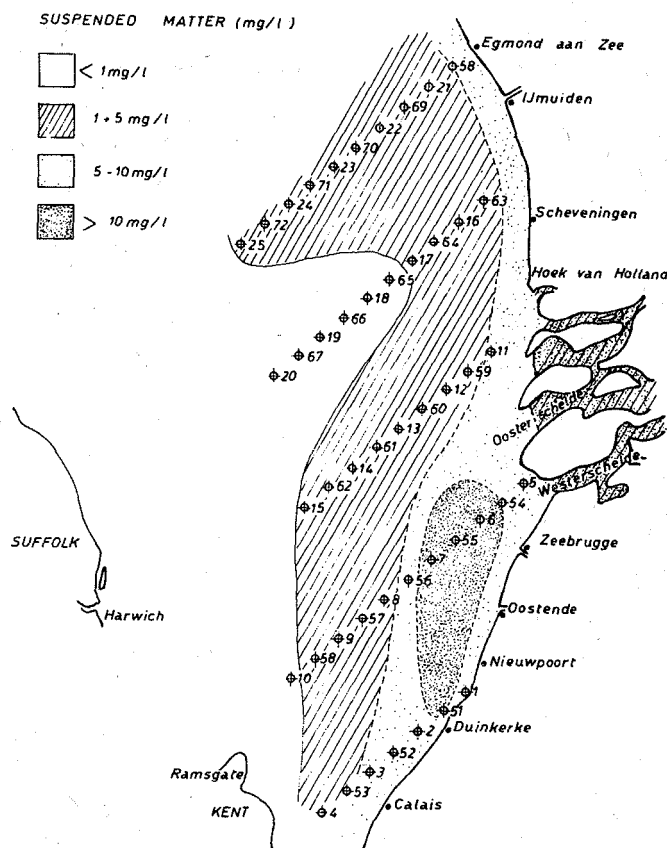


fig. 5g.

Verskillende fysieke parameters die de meiobenthische gemeenschappen beïnvloeden
Invloed van de getijdstromingen en golfslag

3.2.2.2.- Harpacticoida

De harpacticoiden uit deze gemeenschap zijn alleen grote endo- en epibenthische soorten met ofwel verbrede aanhangsels voor een zwemmende levenswijze, ofwel een torpedovormige cephalothorax en gereduceerde aanhangsels voor een gravende levenswijze. Als epibenthisch mag *Microarthridion littorale* worden beschouwd, terwijl *Pseudobradia* cf. *beduina*, *Halectinosoma sarsi*, *Halectinosoma herdmanni*, *Canuella perplexa*, *Dactylopodia vulgaris*, *Enhydrosoma propinquum*, *Bulbamphiascus imus* en *Typhlamphiascus spec.* gravende vormen zijn [Coull (1970)]. Alle soorten

zijn detrituseters. Het meest frekwent en dominant zijn *Microarthridion littorale* en *Halectinosoma herdmanni*

De gemeenschap is een verarmde isogemeenschap van de *Halectinosoma herdmanni*-*Harpacticus flexus* gemeenschap beschreven van fijne zanden uit de Middellandse Zee [Soyer (1970c)]. Sterk vergelijkbare gemeenschappen worden op zand en modderige substraten aangetroffen in de noordelijke Noordzee [Noodt (1957)], de Scandinavische kust [Por (1965a,b)], de Zwarte Zee en de oostkust van de Middellandse Zee [Por (1964a)] evenals te Kiel (Oostzee) [Scheibel en Noodt (1975)] en te Bermuda [Coull (1970)].

3.2.2.3.- Nematoda

De nematoden van deze zone werden bestudeerd door Decraemer (1972) en Heip en Decraemer (1974).

Vijf lokaliteiten werden bemonsterd voor de Belgische kust tussen Oostduinkerke en Middelkerke met een Van Veen grijper in 1971.

Het sediment van Z1 bestond uit slib met een hoog gehalte organisch materiaal (1,8 %) , terwijl dit van Z3 bestond uit gemiddeld zand (mediaan 312 µm) met een zeer laag gehalte organische materiaal (0,07 %) , Z6 uit zandig slib (kleifractie 11,7 % , mediaan van zandfractie 134 µm) met hoog gehalte organisch materiaal (0,75 %) . Het sediment van Z7 bestond uit zandig slib (mediaan van de zandfractie 163 µm) met een laag gehalte organisch materiaal (0,21 %) en dit van Z9 uit gemiddeld zand (mediaan 257 µm) met een zeer laag gehalte organisch materiaal (0,06 %) .

Voor de verdeling van de nematoden in voedingstypes nemen we de klassifikatie van Wieser (1953) aan die steunt op de mondholtestructuur en die later door hemzelf (1959a,b) en anderen [o.m. Ward (1975)] werd versoepeld :

- groep 1A : wellicht selektieve deposit-eters,
- groep 1B : mogelijk niet-selektieve deposit-eters,
- groep 2A : epistratum-eters,
- groep 2B : overwegend predatoren en omnivoren.

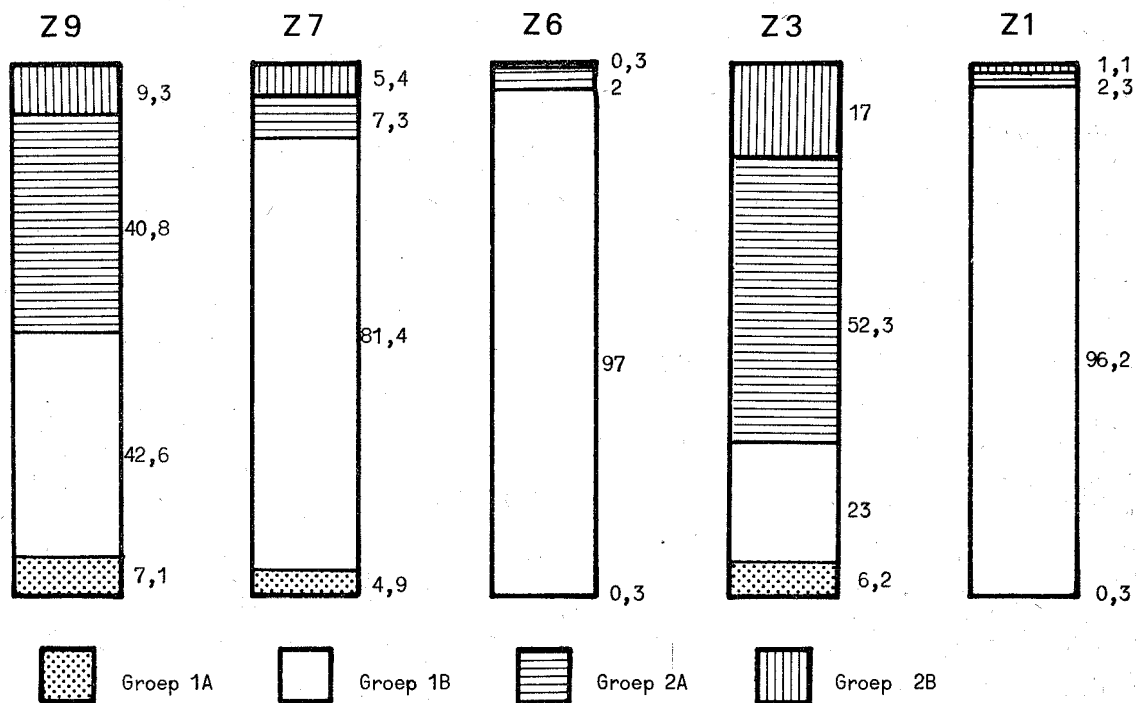


fig. 6.

Samenstelling van Nematodenpopulaties in vier lokaliteiten van zone A volgens het voedingstype. 1A : selektieve depositeters ; 1B : niet-selektieve depositeters ; 2A : epstratumeters ; 2B : omnivoren-predatoren (naar De Craemer, 1972).

Toepassing van deze indeling geeft een duidelijk verschillend beeld naargelang van het substraat. In slibrijke sedimenten, rijk aan organisch materiaal (Z1, Z6) zijn de niet-selektieve deposit-eters volledig dominant (fig. 6) (96,2 % - 97 %). Deze dominantie wordt bepaald door het genus *Sabatieria* (tot 97 %) en in mindere mate *Theristus* (max. 60 %) (fig. 6). Andere groepen zijn zeer slecht vertegenwoordigd. Wieser (1959a,b), evenals McIntyre (1964), vermeldt het genus *Sabatieria* als typisch voor modderige sedimenten. Warwick en Buchanan (1970) en Reise *et al.* (1972) vermelden een percentage van 80 % niet-selektieve deposit-eters op modderige bodems, terwijl Ward (1973) *Sabatieria* als dominant genus vermeldt voor modderige bodems in Liverpool Bay. De soortendiversiteit in dit habitat is zeer laag, zoals o.m. door Ward (1973) wordt opgemerkt.

In zandige substraten van zone A (Z3-Z9) komt een rijkere fauna voor, gedomineerd door de 2A groep (52,3 % en 40,8 %) en in dalende orde gevolgd door 1B, 2B en 1A. In Z3 wordt de groep 2A voornamelijk vertegenwoordigd door de genera *Spilophorella* (22 %), *Rhyps* (15 %) en *Hypodontolaimus* (10 %); in Z9 door *Paracanthocheilus* (20 %) en *Paracyatholaimus* (15 %) [Z9 : 20-5-1971 vertoont echter een dominantie van *Theristus* (60 %), voedingstype 1B]. De samenstelling volgens voedingstypes van Z3 is nagenoeg identisch met die van nematoden uit de *Cyprideis-Manayunkia* gemeenschap (zandige modder tot modderige zandbodem) van de Wismar Bucht (Baltische zee) : *Hypodontolaimus*, *Sabatieria* en *Paracyatholaimus* zijn dominant [Brenning (1973)]. De gemeenschap vertoont eveneens gelijkenissen met deze van station B uit Northumberland [Warwick en Buchanan (1970)] en met een litoraal grof zandhabitat in het Exe estuarium [Warwick (1971)]. De diversiteit is hoog en geen enkele soort is zo overweldigend dominant als de dominante soort in de slibstalen.

Station Z7 heeft een intermediaire positie met een dominante 1B-groep maar minder uitgesproken dominant dan in slibstalen. Groep 1B wordt hier voornamelijk vertegenwoordigd door *Richtersia inaequalis* (max. 45 %) en het genus *Theristus* (max. 60 %).

De dominantie van niet-selektieve deposit-eters ten aanzien van epistratum-eters in slibrijke stalen is in overeenkomst met de vaststelling van Ward (1975) dat er niet alleen een procentuele stijging van deze groep is met de stijging van het slibgehalte, samenvallend met een overeenkomstige daling van het percentage epistratum-eters, maar dat er tevens een algemene tendens bestaat waarbij de numerieke abundantie van deposit-eters stijgt en deze van de epistratum-eters daalt.

Samenvattend kunnen we stellen dat de nematodenfauna in zone A geen homogeniteit vertoont, dit in tegenstelling met de harpacticoidenfauna, maar verschilt volgens de samenstelling van het substraat. Deze fauna kan verdeeld worden in een typische soortenarme modderfauna en een rijkere fauna van koolstofarme zanden; de samenstelling van deze fauna is echter zeer verschillend van de nematodenfauna van zuiver zand uit dieper water.

3.2.2.4.- Turbellaria

Uit deze zone werden de Turbellaria van M68, M1067, M1097, M1189, M2841 en M2552 door Degadt (1973, licentiaatsverhandeling) bestudeerd.

Volgende soorten werden aangetroffen : *Acoela* indet, *Nemertoderma* (*Acoela*), *Haplopharynx rostratus*, *Macrostomide* (genet sp. indet), *Macrostomum* (*Macrostomiden*), *Monocelopsis otoplanoides*, *Minona* sp., *Duplominona* sp., *Archimonocelis* sp. (*Monoceliden*, *Proseriata*), *Otoplanidae* indet (*Proseriata*), *Typhloplanoidarum* sp., *Aulopharynx aestuarius* (*Solenopharyngidae*; *Typhloplanoida*), *Provorticidarum* sp. (*Dalyellida*), *Schizochilus choriurus*, *Neoschizorhynchus parvorostro*, *Pseudoschizorhynchoides ruber* (*Schizorhynchidae*; *Kalyptorhynchia*), *Diascorhynchus rubrus*, *Proschizorhynchus triductibus* (*Diascorhynchidae*; *Typhloplanoida*), *Cheliplana* spp. (*Carcinorhynchidae*, *Typhloplanoida*), *Psammorhynchus tubulipenis* (*Psammorhynchidae*, *Typhloplanoida*) en *Scanorhynchus forcipatus* (*Polycistidae*, *Typhloplanoida*).

De *Macrostomida* met *Haplopharynx rostratus* zijn dominant (65 %), gevolgd door de *Monocelidae* (20 %) met *M. otoplanoides* en *Duplominosa* sp. (*proseriata*).

Geen enkele soort komt in meer dan twee van de zes bemonsterde lokaliteiten uit zone A voor. *H. rostratus* wordt vermeld uit zuiver grof zand (Kieler Bucht) [Meixner (1938)], uit de *Halammohydra*-biocoenose van de Kieler Bucht [Ax (1952)] en uit fijn zand van het Noorse subli-toraal [Karling (1965)]. Hier wordt ze in fijn modderig zand aangetroffen. Een soort, *Aulopharynx aestuarius*, wordt vermeld uit modderig zandige bodems [Ehlers (1972); Schmidt (1968)]; terwijl de andere tot op de soort gedetermineerde Turbellaria niet gebonden schijnen te zijn aan een bepaald sediment [Boaden (1963); Schmidt (1968); Schille (1970)]. *M. otoplanoides* wordt uit zuiver fijn zand vermeld [Ax (1951)].

3.2.2.5.- Polychaeta

Deze groep wordt hier uitsluitend vertegenwoordigd door mixobenthische vormen, m.a.w. larvale stadia van *Nephtys hombergii* en *Pectinaria*

koreni; de kleinste vormen die hier aangetroffen worden zijn *Anaitides mucosa* en *Eumida sanguinea* (Govaere, pers. med.).

3.2.2.6.- Bivalvia

Deze behoren eveneens tot het mixobenthos en zijn kleine exemplaren (1 mm), voornamelijk van *Abra alba* en *Tellina fabula* (Govaere, pers. med.).

3.2.2.7.- Andere taxa

Gedurende gans het verloop van het onderzoek werden van de overige meiobenthische taxa alleen de Halacariden en Gastrotrichen in twee stalen uit deze zone aangetroffen.

3.2.2.8.- Conclusie

Als algemeen kenmerk van de *Halectinosoma herdmani*-*Microarthridion littorale* gemeenschap mag worden aangenomen dat alle harpacticoiden en het overgrote deel van de Nematoden detritus-eters of niet-selektieve deposit-eters zijn en dat niet alleen het aantal taxa maar ook het aantal soorten laag is met een duidelijke dominantie van één of twee species.

3.2.3.- Zone B of *Halectinosoma herdmani*-*Leptastacus laticaudatus* gemeenschap

3.2.3.1.- Substraat (fig. 5)

De gemeenschap wordt aangetroffen in een gebied verder van de kust verwijderd en tegen zone A aanleunend. De diepte schommelt tussen 15 en 20 m. De zone vertoont een tongvormige uitbreiding naar open zee in het verlengde van het Schelde-estuarium en waaiert noordwaarts breed uit.

Het gehalte aan organische stoffen (0,20 - 0,30 %), turbiditeit (0,5 - 1 mg/l), suspensiemateriaal (1 - 10 mg/l), modder (< 1 - 2 %), Zn (100 - 200 ppm), Cu (10 - 30 ppm), Mn (100-500 ppm) en Fe₂O₃ (1,5 - 2,5 %) ligt beduidend lager dan in zone A.

De stalen zijn echter over het algemeen nog rijk aan detritus, blijkbaar afkomstig van de Schelde, en tijdens periodische bemonsteringen (pt. M06 en pt. M11) werden zeer duidelijke schommelingen in de samenstelling van het substraat vastgesteld, op eenzelfde punt variërend

van detritusrijk zand over niet gereduceerd zand met fijne sliblaag tot gereduceerd zand met dikke sliblaag. Dit gold voornamelijk voor stations die zone A begrenzen en blijkbaar periodisch tot deze zone behoren.

3.2.3.2.- Harpacticoida

Naast de meest frequente endobenthische soorten uit zone A komen hier een aantal cilindervormige meiobenthische soorten voor, die door Wieser (1959a) als glijdende vormen (*sliders*) worden omschreven en die zich voeden met microalgae en bacteriën die op zandkorrels groeien (*epistratum-grazers*). Daarbij komen nog een aantal meestal gravende soorten waarvan het voedingstype grotendeels onbekend is, met uitzondering van de Ameiridae. Zij hebben echter een lage frequentie en zijn nooit dominant in een staal.

De meest frequente soorten zijn *Halectinosoma herdmanni* (detritus-eter) en *Leptastacus laticaudatus* (grazer).

Andere detritus-eters zijn *Halectinosoma sarsi*, *Canuella perplexa*, *Dactylopodia vulgaris*, *Ectinosoma dentatum*, *Euterpina acutifrons*, *Thompsonula hyaenae*, *Microarthridion littorale* en *Fultonia hirsuta*, terwijl tot de overwegend grazende soorten behoren *Arenosetella germanica*, *Pararenosetella leptoderma*, *Ameira* sp.A, *Ameira* sp.B, *Ameira pusilla*, *Pseudoameira crassicornis*, *Robertgurneya ilievecensis*, *Rhizothrix minuta*, *Paramesochra minuta*, ~~*Paramesochra*~~ ^{*Chironomus*} *coelebs*, *Paramesochra* sp., *Leptomesochra* sp., *Paraleptastacus espinulatus*, *Arenocaris bifida* en *Evansula incerta*.

Daar het substraat zeer afwisselend kan zijn is ook de faunasamenstelling van elke lokaliteit in de tijd sterk veranderlijk en kan soms tijdelijk alleen uit detritusetende vormen bestaan. Voor lokaliteiten aan de rand van de sublitorale moddervlakte is dit de regel en zijn de interstitiële soorten slechts enkele malen over een jaarlijkse staalname aanwezig (M06). Voor andere lokaliteiten (M11), niet in de omgeving der sublitorale modders, is dit soms het geval (o.a. juli 1974). De kwantitatieve verhouding detritus-eters/*grazers* voor deze lokaliteit is

1 op 3 gemiddeld (zie tabel M11). Isogemeenschappen van de *Halectinosoma herdmanni*-*Leptastacus laticaudatus*-gemeenschap worden niet duidelijk in de literatuur vermeld en de gemeenschap kan in feite als overgangsfacies of subgemeenschap beschouwd worden.

Kenmerkend voor een dergelijke gemeenschap is dat zij voortdurend evolueert in tijd en ruimte tussen de twee gemeenschappen die haar begrenzen, zoals de *Stenhelia aemulia*-facies van de Middellandse Zee [Guille en Soyer (1974)]. Daar het aantal sabulicole soorten evenals hun numeriek aantal hier hoger is dan het aantal limicole soorten zou men zone B eerder moeten beschouwen als een overgangsfacies naar de *Leptastacus laticaudatus*-*Psammotopa phyllosetosa*-gemeenschap in plaats van naar de *Halectinosoma herdmanni*-*Microarthridion littorale*-gemeenschap.

3.2.3.3.- Nematoda (fig. 7)

De samenstelling van de Nematodenfauna werd bestudeerd door Jensen (1974, licentiaatsverhandeling) aan de hand van 7 stalen genomen in lokaliteit MO6 in de winter 1973. Volgens de gegevens van Gullentops (pers. med.) heeft deze lokaliteit 97,27 % zand en 2,73 % slib-klei met een mediaan van 259 µm voor de zandfractie en 0,1 % organische C. In de winter van 1973 was het klei-slibgehalte op dit punt zeer hoog (30 - 60 %) en het gehalte aan organisch materiaal bedroeg 2 tot 10 %. Het aantal soorten harpacticoïden op dit tijdstip was zeer laag en bestond alleen uit detritus-eters, typisch voor zone A (*Halectinosoma herdmanni*, *Halectinosoma sarsi* en *Cannella perplexa*).

De gemiddelde samenstelling volgens voedingstype in 7 stalen met 79 soorten wees op een duidelijk overwicht van niet-selektieve deposit-eters 1B (63 %), gevolgd door epistratum-eters 2A (26 %), predatoren-omnivoren 2B (6 %) en een gering aantal selektieve deposit-eters (3 %).

Sabatieria maakte 71 % van de Chromadoriden en in totaal 24 % van alle Nematoden uit, gevolgd door *Richtersia inaequalis* (14 %) 1B en *Microlaimus* (13 %) 2A (Chromadoriden), terwijl *Theristus* spp. 1B (Monhysteriden) 12 % van het totaal aantal Nematoden uitmaken.

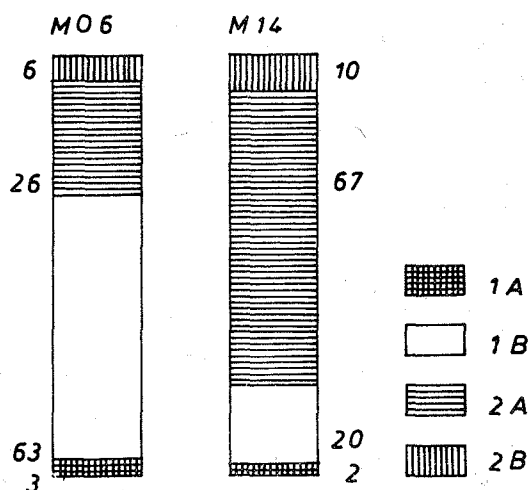


fig. 7.

Samenstelling van Nematodenpopulatie in zone B (M06) en zone C (M14) naar het voedingstype (naar Jensen, 1974).

De samenstelling volgens de voedingstypes ligt hier tussen deze van slibstalen (Z6, Z1, Z7) en van zandstalen (Z3, Z9 en M14) en vertoont de meeste overeenkomst met de faunasamenstelling van Z7 uit zone A (*Richtersia* 12 - 45 % ; *Theristus* 9 - 50 % ; *Micro-laimus* 0 - 1 % ; *Sabatieria* 5 - 14 %) en met habitat 2 van Ward (1973) bestaande uit zeer modderig zand (15 - 60 % klei-leem) (*Sabatieria* 42 - 65 % , *Micro-laimus* 10 - 11 % , *Richtersia* 10 - 13 %).

Alhoewel op de datum van de staalname het slibgehalte hoog was en de harpacticoïdenfauna sterk verarmd, is de aanwezigheid van een relatief hoog aantal epistratum-eters toch opvallend; de verklaring hiervoor moet misschien gezocht worden in de slechts tijdelijke aanwezigheid van modder in deze zone, tevens verbonden aan de ongelijke bodemstructuur zodat beide groepen (1B en 2A) hier wellicht met wisselende dominantie kunnen aangetroffen worden.

3.2.3.4.- Turbellaria

Uit zone B werden de lokaliteiten M22, M59, M1119, M1693 en M1993 bestudeerd. De Turbellaria werden gedetermineerd door Degadt (1973) als *Nemertoderma* sp. (+ Acoela indet.), *Microstomum* sp. (Macrostomida), *Monocelopsis otoplanoides*, *Archimonochelis* sp. (Monochelidae; Proseriata), *Androsimplex* sp. (Promesostomidae; Typhloplanoida); *Typhloplanoidarum* sp. (Typhloplanoida), *Dalyelloide* indet. (Dalyelloida), *Tylacorhynchus* sp., *Schizochilus choriurus*, *Neoschizorhynchus parvorostro*, *Pseudoschizorhynchoides ruber?* (Schizorhynchidae; Kalyptorhynchia).

De Otoplanidae (Proseriata; Seriata) bedragen 48 % van de fauna gevolgd door de Acoela (20 %), de andere families zijn slecht vertegenwoordigd en Solenopharyngidae (alleen in zone A gevonden), Diascorhynchidae (zone A en C), Psammorhynchidae, Polycystidae, Eukalyptorhynchidae en Coelogynoporidae (alleen in zone C gevonden) ontbreken.

De Turbellariafauna in zone B blijkt dus de laagste diversiteit te bezitten en wordt bevolkt door families die algemeen zijn voor de drie zones.

3.2.3.5.- Polychaeta

De meeste Polychaeten in deze zone aangetroffen (alleen bestudeerd in lokaliteit M16) behoren eveneens tot het mixobenthos en zijn o.a. juvenielen van *Eteone longa*, *Nephtys cirrosa*, *Spiophanus bombyx* en *Scolelepis bonnierii*. Echte meiobenthische vormen zijn zeldzaam, en alleen *Hesionura augeneri* en *Streptosyllis websteri* kunnen als echte interstitiële vormen worden beschouwd (Govaere, pers. med.) naar de omschrijving van Westheide (1971).

3.2.3.6.- Mollusca

Alleen mixobenthische jonge bivalven komen geregeld in de zone voor, o.a. *Venus*, *Tellina* en *Abra* sp. Geen interstitiële gastropoden werden aangetroffen.

3.2.3.7.- Andere groepen

Nemertina, Oligochaeta en Archiannelida werden regelmatig aangetroffen; Hydrozoa, Gastrotricha en Halacarida zijn zeer zeldzaam terwijl Kinorhyncha totaal ontbreken.

3.2.4.- Zone C of *Leptastacus laticaudatus*-*Psammotopa phyllosetosa*-gemeenschap

3.2.4.1.- Substraat (fig. 5)

Deze zone omvat het ganse gebied dieper dan 20 m en een relatief ondiep gebied dicht bij de kust vóór de monding van de Oosterschelde.

Het substraat bestaat uit zuiver zand (met uitzondering van grint en keien in M04 en M10). De klei-slib fraktie is zeer gering (99 - 99,9 % zand); het gehalte organisch materiaal is laag (0,15 - 0,20 %) en daar het gebied in dieper water ligt en niet meer de directe invloed van de estuaria ondergaat, vertonen turbiditeit en het gehalte aan suspensiemateriaal eveneens lage waarden (respektievelijk 0,5 mg/l en 1 - 5 mg/l). De mediane korrelgrootte van het zand is niet homogeen in dit gebied maar varieert volgens dalende snelheid van getijstromingen

- van grover dan 350 µm zuidelijk van 52 ° Noorderbreedte,
- tot grover dan 300 µm zuidelijk van 52 ° 12 ' Noorderbreedte,
- en grover dan 250 µm zuidelijk van 52 ° 25 ' Noorderbreedte

met de grofste zanden en grint corresponderend met het diepste water (Z.W.) [Gullentops (1973)].

Daar het slib-klei-gehalte laag is, is het gehalte aan zware metalen eveneens laag (met uitzondering van sommige lokaliteiten met hoge, d.i. > 30 ppm, waarden voor lood). Maximale waarden zijn 100 ppm Mn, 10 ppm Cu, 100 ppm Zn, ± 0,17 ppm Hg en 1,5 % Fe₂O₃, de concentraties zijn gewoonlijk echter veel lager.

3.2.4.2.- Harpacticoida

In zone C komen de grote gravende of epibenthische harpacticoiden, typisch voor de littorale zones, niet meer voor. De fauna vertoont een totaal andere samenstelling door een dominantie van smalle, slanke

soorten aangepast aan een echt interstitieel bestaan en van het epistratum-etende type.

Als typisch "glijdende" (*sliders*) of psammische vormen [Kunz (1951); Wieser (1959a); Por (1964a); Coull (1970) en Noodt (1971)], levend in de interstitiële holten tussen de zandkorrels, komen hier voor : *Leptastacus laticaudatus*, *Leptastacus macronyx*, *Evansula incerta*, *Evansula pygmaea*, *Cylindropsillus laevis*, *Paraleptastacus holsaticus*, *Paraleptastacus espinulatus*, *Stenocaris kliei*, *Stenocaris* sp., *Arenocaris bifida*, *Arenopontia subterranea*, *Arenopontia* sp., *Leptopontia curvicauda* (Cylindropsillidae), *Paramesochra similis*, *Paramesochra coelebs*, *Paramesochra* spp. (Paramesochridae), *Pararenosetella gracilis*, *Pararenosetella erythrops*, *Pararenosetella leptoderma*, *Arenosetella germanica*, *Arenosetella tenuissima*, *Arenosetella longicornis* (Ectinosomidae), *Psammotopa phyllosetosa* en enkele Ameiridae : *Ameira pusilla*, *Ameira speciosa*, *Pseudoameira crassicornis*, *Ameiropsis* cf. *ariana*, Ameiridae indet.

Als interstitiële gravers, dieren die de interstitiële ruimten bewonen wanneer mogelijk, en de structuur van het substratum veranderen door kleine korrels te verplaatsen om deze ruimten te vergroten [Hartzband en Hummon (1974)] kunnen beschouwd worden *Rhizothrix minuta*, *Robertguermeyia similis*, *Robertguermeyia ilievecencis*, *Haloschizopera junodi*, *Haloschizopera mathoi* en *Haloschizopera bulbifer*.

De echte gravers met torpedovormige cephalothorax zijn *Halectinosoma angulifrons*, *Halectinosoma propinquum* en *Ectinosoma compressum*. Zij zijn over het algemeen zeldzaam en komen vooral voor in stalen met veel detritus van planktonische oorsprong. Deze soorten vervangen wellicht de meer uitgesproken litorale soorten *Halectinosoma herdmanni* en *Halectinosoma sarsi* in dieper water.

De hoogste frequentie en dominantie hebben *Leptastacus laticaudatus* en *Psammotopa phyllosetosa*, evenals Paramesochridae (*Paramesochra similis*), *Arenosetella* en *Paraleptastacus*. Isogemeenschappen hiervan worden uit zuivere zanden vermeld over de ganse wereld [Kunz (1951);

Por (1964a); Coull (1970); Noodt (1971); Scheibel en Noodt (1975)] zowel uit de Noordzee, Middellandse Zee, Zwarte Zee als de Stille Zuidzee.

3.2.4.3.- Nematoda (fig. 7)

De samenstelling van de nematodenfauna van zone C volgens voedings-type werd bestudeerd voor lokaliteit M14 (12 stalen) (januari 1973) [Jensen (1974)]; de samenstelling van het substraat voor deze lokaliteit (Gullentops, pers. med.) is 99,5 % zand (mediaan 346 μ m), 0,50 % slib-klei en 0,16 % grint.

Van het totale aantal soorten (136) zijn de epistratum-eters (2A) duidelijk dominant (67 %) met als voornaamste genera *Chromadorita* (*c. tentaculata* 10 %), *Neochromadora* (16 %), *Hypodontolaimus* (8,5 %) en *Dichromadora* (6 %). Veel minder belangrijk (20 %) zijn de niet-selektieve deposit-eters (1B) met als dominante genera *Epsilonema* (4,8 %), *Xyala* (*X. striata* 3,53 %) en *Theristus* (3 %); bij de predatoren-omnivoren (10 %) noch bij de selektieve deposit-eters (2 %) kan men van een duidelijke dominantie spreken.

Ward (1975) merkt op dat *Xyala* spp. en andere familie's en genera met een zwaar gesculpteerde cuticula meestal geassocieerd zijn met grovere, slibvrije sedimenten. *Chromadorita tentaculata*, hier veruit de dominante soort, blijkt niet typisch te zijn voor zuiver zand, daar deze soort door Tietjen (1969) eveneens, alhoewel zeldzaam, voor sedimenten met een groter slibgehalte dan 5 % wordt vermeld (Pettaquamscutt East). Door Warwick (1971) wordt de soort uit grove littorale zanden van het Exe estuarium vernoemd.

Het genus *Neochromadora*, het tweede meest representatieve genus, wordt door Ward (1973) als dominant van modderig grove zanden te Liverpool Bay vermeld.

Alhoewel de dominante genera dus niet als typisch voor zandig substraat mogen worden beschouwd is de verdeling van de voedingstypes met de grote dominantie van epistratum-eters kenmerkend voor deze sedimenten.

3.2.4.4.- Turbellaria

In zone C werden van station M14, M61, M65, M72, M1348, M1352, M1358, M1699, M1778, M1930 en M2001 de Turbellaria-fauna bestudeerd [Degadt (1973), licentiaatsverhandeling]. Volgende groepen werden aangetroffen : *Nemertoderma* sp. (Acoela), *Acoela* gen. et sp. indet, *Haplopharynx rostratus*, *Microstomum* sp. (Macrostomida), *Minona* sp., *Duplominona* sp.A, *Duplominona* sp.B (Monocelididae, Proseriata), *Cirrifera dumosa*, *Coelogynopora axi*, *Carenscoilia bidentata* (Coelogynoporidae, Proseriata), Otoplanidae indet, *Androsimplex* sp. (Promestomidae, Thphloplanoida), *Typhloplanoidarum* sp.B (Solenopharyngidae, Typhloplanoida), *Pro-vorticidarum* sp. (Dallyelloida), *Schizochilus choriurus*, *Neoschizorhynchus parvorostro*, *Pseudoschizorhynchoides ruber?*, *Carcharodorhynchus flavidus*, C. sp.A, C. sp.B (Schizorhynchidae, Kalypatorhynchia), *Diascorhynchus rubrus* (Diascorhynchidae, Kalypatorhynchia), *Cheliplana* sp.A., C. sp.B, *C. stylifera* (Carcinorhynchidae, Kalypatorhynchia), *Eukalypatorhynchia* indet.

De Coelogynoporidae (Proseriata) maken ongeveer 45 % der fauna uit, gevolgd door de Schizorhynchidae (25 %) , de Acoela (10 %) en Macrostomida (7 %) . De eerstgenoemde familie wordt evenals de Eukalypatorhynchia alleen in deze zone aangetroffen. De twee meest voorkomende soorten van deze familie, *Cirrifera dumosa* en *Coelogynopora axi* werden beschreven uit gemiddeld tot grof zand, op het strand van Sylt [Schmidt (1968); Sopott (1972)]. In de Noordzee werden zij gevonden in gemiddeld zand met korrelgrootte 280 - 355 µm zonder organische koolstof.

De soorten-diversiteit is hoger dan in zone A of B en er bestaat een duidelijk verschil in samenstelling volgens de zones.

3.2.4.5.- Polychaeta

Een aantal "echte" interstitiële soorten [Westheide (1971)] werd gedetermineerd in lokaliteit M20 (zuiver zand; mediaan 299 µm).

Exogene naidina en *Hesionura augeneri* zijn de dominante soorten; evenals *Exogene hebes*, *Microphthalmus listensis*, *Sphaerosyllis hystrix*,

Streptosyllis websteri zijn het carnivore vormen, predaterend op Nematoden en Harpacticoiden; de enige interstitiële selektieve deposit-eter, aangetroffen in zone C, is *Auriopsis* sp. tevens de kleinste polychaet uit deze zone (Govaere, pers. med.).

3.2.4.6.- Mollusca

Een aantal typische interstitiële gastropoden werden aangetroffen in stalen die niet gefixeerd werden (M14) : *Caecum glabrum*, *Microhedyle* spp., *Pseudovermis papillifera* en *Philineglossa helgolandica* werden gedetermineerd. De bivalven zijn mixobenthisch en zijn juvenielen van soorten uit de macrobenthische *Venus gallina*-gemeenschap.

3.2.4.7.- Hydrozoa

In de meeste stalen van zone C wordt het genus *Halammohydra* aangetroffen. Deze interstitiële vorm, typisch voor zuivere grove en gemiddelde zanden, blijkt in de ganse kustzone te ontbreken.

3.2.4.8.- Gastrotricha

Deze groep, alhoewel soms numeriek belangrijk en overal in zone C voorkomend, werd niet taxonomisch bestudeerd, daar dit op levend materiaal moet gebeuren. In de levende stalen van M14 (zuiver zand, mediaan 346) vormden *Turbanella*, *Paraturbanella*, *Neodasys* en *Macrodasys* de grootste en meest opvallende vertegenwoordigers van deze groep.

3.2.4.9.- Archiannelida

Alhoewel in levend materiaal van M14 de genera *Mesonerilla* (*M. intermedia*), *Nerillidium* sp. (Nerillidae) en vooral *Diurodrilus* (*D. minimum*), *Trilobodrilus* (*T. axi*) en *Dinophilus* (*D. gyrociliatus*) (Dinophilidae) regelmatig werden aangetroffen, werd, wegens de onmogelijkheid om de meeste van deze vormen te herkennen in gefixeerde preparaten, voor tellingen alleen rekening gehouden met vertegenwoordigers van de Polygordiidae en Protodrilidae. Talrijkst in de stalen zijn *Polygordius* (o.a. *P. tentaculatus*) en *Saccocirrus*; minder opvallend zijn *Protodrilus* en *Protodriloides*, die echter zeer gemakkelijk breken na fixatie en moeilijk herkenbaar zijn.

3.2.4.10.- Tardigrada

Batillipes mirus werd eenmaal aangetroffen in een duikerstaal (4-1975) van lokaliteit M14 (diepte 35 - 40 m), 8 cm diep in het zand. Tot nu toe werd deze soort nooit uit de sublittorale zone vermeld [Renaud-Mornant en Pollock (1971)].

3.2.4.11.- Echinodermata

Op dezelfde lokaliteit M14 werd *Leptosynapta minuta* als enige interstitiële echinoderm éénmaal aangetroffen, alhoewel deze soort volgens Swedmark (1971) algemeen is in Europese wateren.

3.2.4.12.- Andere groepen

Eén soort Kinorhynch werd aangetroffen op drie lokaliteiten (5 exemplaren). Interstitiële Ostracoden zijn eveneens zeldzaam; Oligochaeten, Nemertinen en Halacariden zijn niet zeldzaam maar werden niet taxonomisch bestudeerd. Van Brachiopoden (*Gwynnia capsula*) werden alleen lege schelpen in kustlokaliteiten tegen de Franse kust gevonden, wellicht vandaar met de stroom meegevoerd.

4.- Vertikale distributie

4.1.- Vertikale distributie in zone A en B

De vertikale distributie van de meiofauna werd nagegaan door het verdelen van 20 cm lange karotten, met duikers genomen, in schijfjes van 2 cm. Dit gebeurde enkele uren na de staalname, volgens McIntyre (pers. med.) is dit voldoende voor het optreden van verticale migraties in de fauna; volgens Barnett (1968) is dit niet het geval, althans niet voor harpacticoïden.

Stalen uit zone A werden genomen op lokaliteit M1149 (winter 1974, sediment 15 cm slib met zwarte gereduceerde zandlaag) en M01 (zomer 1974 : sediment zand met mediaan 190 μ m, slibgehalte vermengd met zand 0,5 % ; organische koolstof 0,14 %).

Stalen uit zone B werden genomen op lokaliteiten MO6 (zomer 1974, sediment 6 cm slib boven grijs zand met mediaan 320 μ m slibgehalte met zand vermengd 2,22 % en organische C 1,38 %) en M11 (zomer 1974 : sediment 0,5 cm dikke sliblaag over niet-gereduceerd zand met mediaan 220 μ m ; slibgehalte met zand vermengd 2,21 % en organische koolstof 1,71 %). De sedimentanalyse werd uitgevoerd op de R.U.G. Daar zowel M11 als MO6 uit zone B een fauna hadden die totaal overeenkwam met de *Halec-tinosoma herdmanni-Microarthridion littorale* gemeenschap van zone A worden de twee zones hier tegelijkertijd behandeld.

In zone A werden alleen nematoden aangetroffen; in zone B bestond de fauna uit nematoden, harpacticoïden, Turbellaria en Polychaeta.

4.1.1.- Nematoden (fig. 8a,b; fig. 10)

De nematoden tonen in M1149 en MO6 een normale verticale distributie, m. a. w. het grootste procent bevindt zich in de bovenste cm [Wieser en Kanwisher (1961); Coull (1970); Boucher (1972); Arlt (1973); Bovee en Soyer (1974)] (tabel 6).

In MO1 en M11 vertonen de nematoden hun maximale densiteit veel dieper in het sediment (fig. 8); alhoewel deze verspreiding een artefakt kan zijn, te wijten aan het niet onmiddellijk deelbemonsteren van de stalen, merkt ook Boucher (1972) op dat het voedingstype 1B (dominant in deze zones) een verticale distributie heeft, verschillend in elk genomen staal en dat de "aggregaat-eters" (type B.B., ondertype van 1B) dieper voorkomen (type 2A bevolkt de bovenste 2cm).

Bovee en Soyer (1974) anderzijds vinden een homogenisatie van de nematodenfauna en maxima in diepere lagen na een periode van woelige zee; dit was eveneens het geval vóór en tijdens de periode van staalname in de zomer van 1974.

M06: SCUBA DIVER SAMPLES D.

VERTICAL DISTRIBUTION OF MEIOBENTHOS (n/m^2)

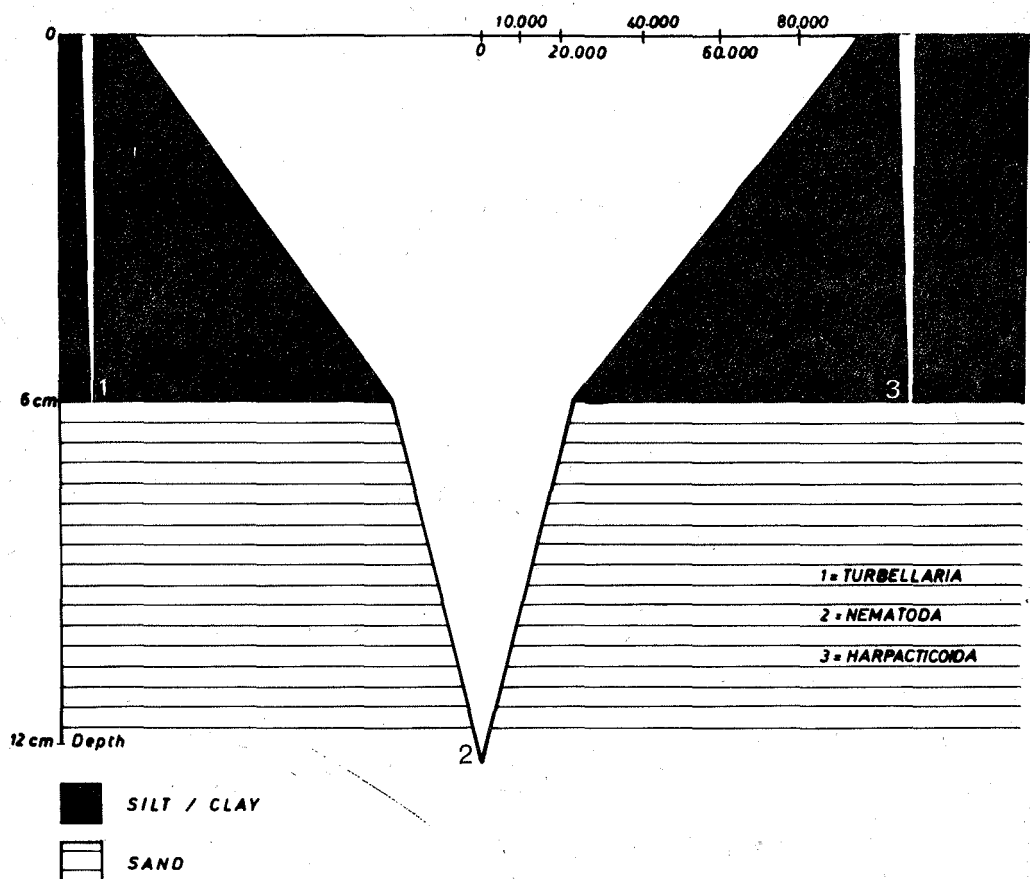


fig. 8a.

Vertikale distributie in zone A van meiobenthische taxa (M06)

4.1.2.- Harpacticoida (fig. 8c)

De verticale distributie van de Harpacticoida is in overeenstemming met de gegevens van andere auteurs [Barnett (1968); Soyer (1971); Bovee en Soyer (1974)] die een maximum diepte van 4 cm vermelden en maximale densiteiten in de bovenste 0,5 - 1 cm (tabel 7).

M11: SCUBA SAMPLES D. VERTICAL DISTRIBUTION OF MEIOBENTHOS (n/m²)

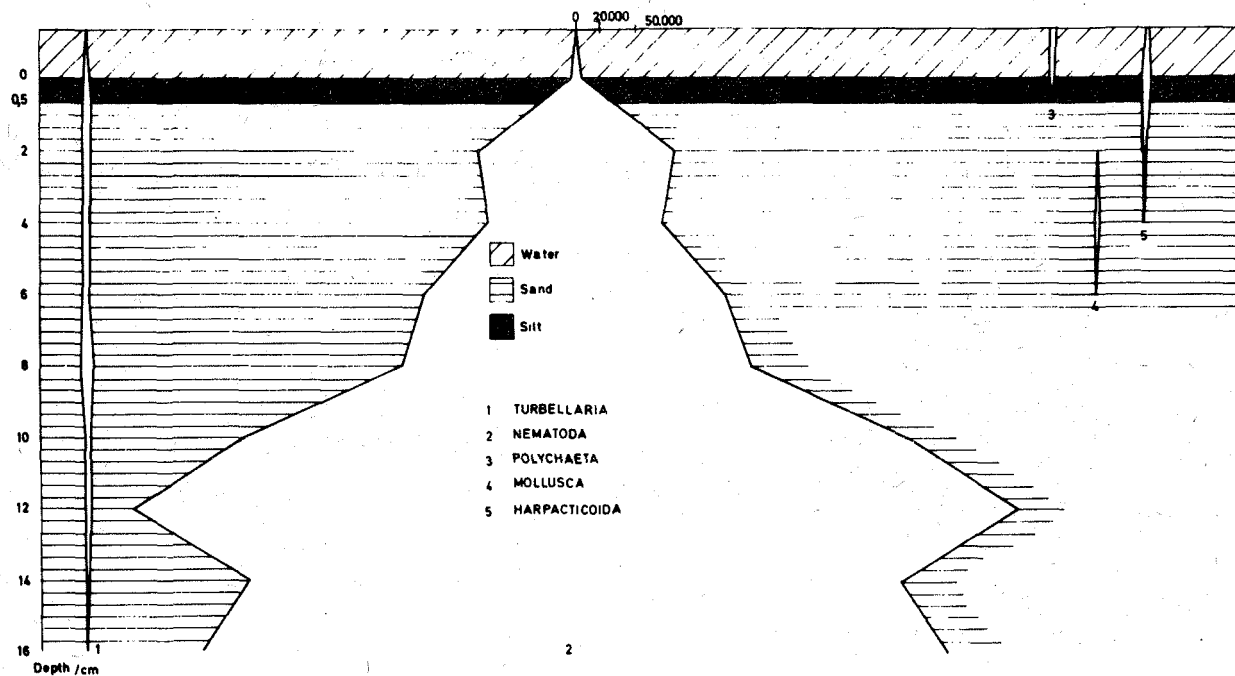


fig. 8b.

Vertikale distributie in zone B van meiobenthische taxa (M11)

Tabel 6

Vertikale distributie van Nematoden

Diepte (cm)	M01		M1149	
	N/cm ²	Cum. %	N/cm ²	Cum. %
0 - 2	28	11,05	1,14	33,6
2 - 4	16,4	17,52	0,41	45,69
4 - 6	28	28,57	0,31	55,10
6 - 8	36	42,78	0,72	76,5
8 - 10	78	73,56	0,31	85,9
10 - 12	50	93,29	0,10	88,8
12 - 14	17	100	0,10	91,7
14 - 16	-	-	0,20	97,6
16 - 18	-	-	0,10	100

M11: SCUBA SAMPLES D

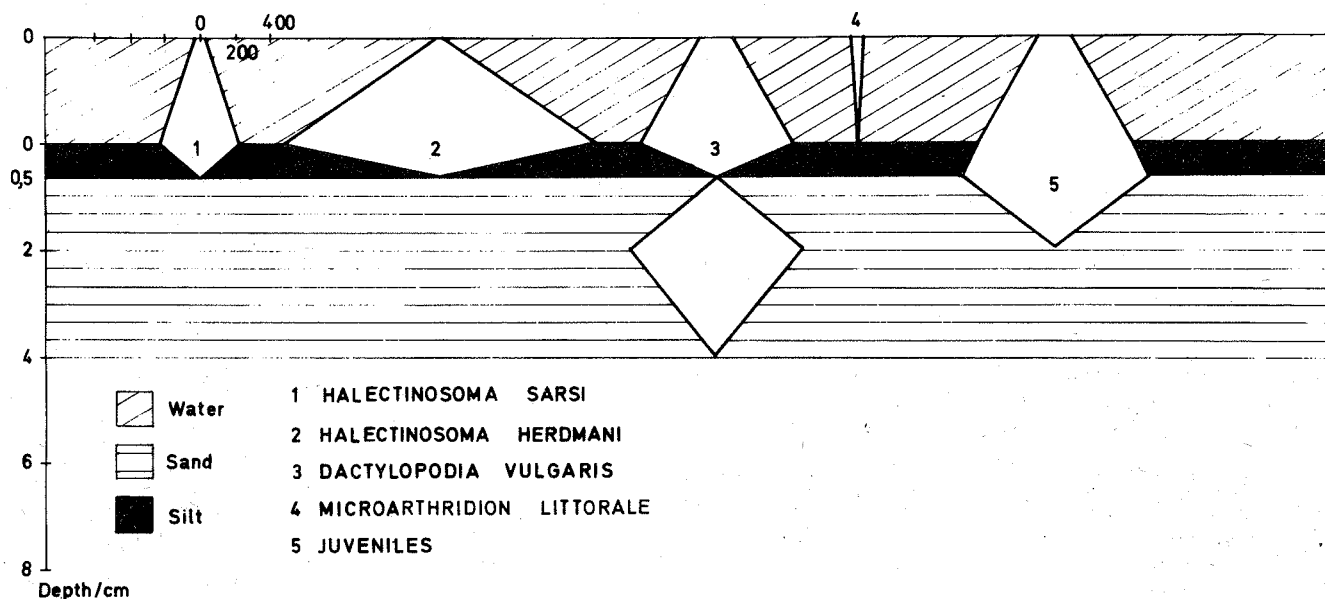


fig. 8c.

Vertikale distributie van Harpacticoiden (Copepoda) (M11)

Tabel 7

M 11 : Vertikale distributie van dieren

Diepte	Turbellaria			Nematoda			Mollusca			Harpacticoida		
	n/m ²	%	Cum.%	n/m ²	%	Cum.%	n/m ²	%	Cum.%	n/m ²	%	Cum.%
boven oppervlakte				60	0,0	0,0				500	7,6	7,6
0-0,5 cm	3120	7,7	7,7	7600	0,2	0,2				4000	60,8	68,4
0,5-2 cm	4160	10,3	18	68000	1,9	2,2				1040	15,8	84,2
2 - 4 cm	6240	15,4	33,3	164000	4,7	6,8				1040	15,8	100,0
4 - 6 cm	4160	10,3	43,6	148000	4,2	11,1	3120	100,0	100,0			
6 - 8 cm	5200	12,8	56,4	260000	7,4	18,5						
8 - 10 cm	8320	20,5	76,9	300000	8,6	27,1						
10 - 12 cm	3120	7,7	84,6	572000	16,3	43,4						
12 - 14 cm	3120	7,7	92,3	760000	21,7	65,1						
14 - 16 cm	2080	5,1	97,4	560000	16	81,1						
16 - 18 cm	1040	2,56	100,0	660000	18,9	100,0						

De verspreiding is niet dezelfde volgens de soorten. *Dactylopodia vulgaris*, de kleinste soort, schijnt in het fijne zand tot op een diepte van 4 cm door te dringen; de overige soorten blijven beperkt tot de bovenste modderlaag van 0,5 cm, terwijl *Microarthridion littorale* alleen in het water boven het sediment werd aangetroffen.

4.1.3.- Andere groepen (fig. 8a,b)

Turbellaria werden tot op de maximale diepte (16 cm) van de buis aangetroffen met een homogene verticale verspreiding; Polychaeta blijven beperkt tot de modderlaag en het supernatans: Bivalvia werden tussen 2 en 6 cm diepte aangetroffen.

Volgens Ward (1975) zou een gehalte van 7 % klei-slib voldoende zijn om de interstitiën van het zand op te vullen, terwijl Wieser (1960) een limiet van 200 µm diameter voor de korrelgrootte stelt waaronder geen interstitiële fauna meer voorkomt. Alhoewel noch in M11 noch in M06 het slib-klei gehalte groter is dan 2,5 % ontbreekt interstitieel leven, met uitzondering van nematoden en Turbellaria (die geen preferentie voor een bepaalde porositeit vertonen daar het dieren zijn die zich glijdend of door peristaltiek voortbewegen).

4.2.- Vertikale distributie in zone C (fig. 9, 10)

De verticale distributie werd onderzocht in station M1323 (± 9 m diep; zuiver zand van 290 µm; slib-klei gehalte 0,5 %; organische koolstof 0,06 % Walkley-Black methode). Dit station ligt in de kustwaartse extensie van zone C, vóór de monding van de Oosterschelde.

De verticale distributie van de taxa komt overeen met hetgeen uit de literatuur is bekend voor eulitorale zanden waar diepere lagen nog goed geoxygeneerd zijn (tabel 8).

In de zomer (juli) werd op deze lokaliteit 60 % van de meiofauna in de bovenste 4 cm verzameld en was het aantal dieren op de maximaal bemonsterde diepte (12 - 14 cm) nog slechts 5 %; dit stemt totaal overeen met de distributie, gevonden in sublitorale zanden te Firemore Bay gedurende de zomer [McIntyre en Murison (1973)]. Van de factoren die

M 1323 : SCUBA DIVER SAMPLES D.

VERTICAL DISTRIBUTION OF MEIOBENTHOS (n/m^2)

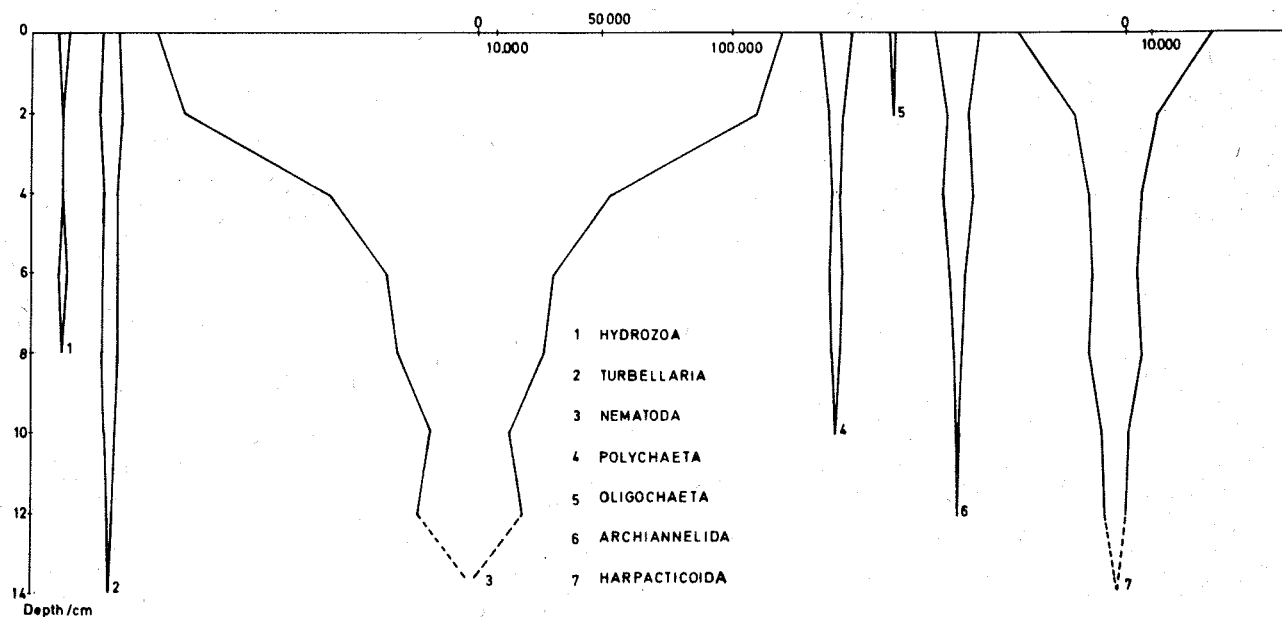


fig. 9a.

Vertikale distributie in zone C van meiobenthische taxa (M1323)

M 1323 : SCUBA DIVER SAMPLES D. VERTICAL DISTRIBUTION OF HARPACTICOID SPECIES (n/m^2)

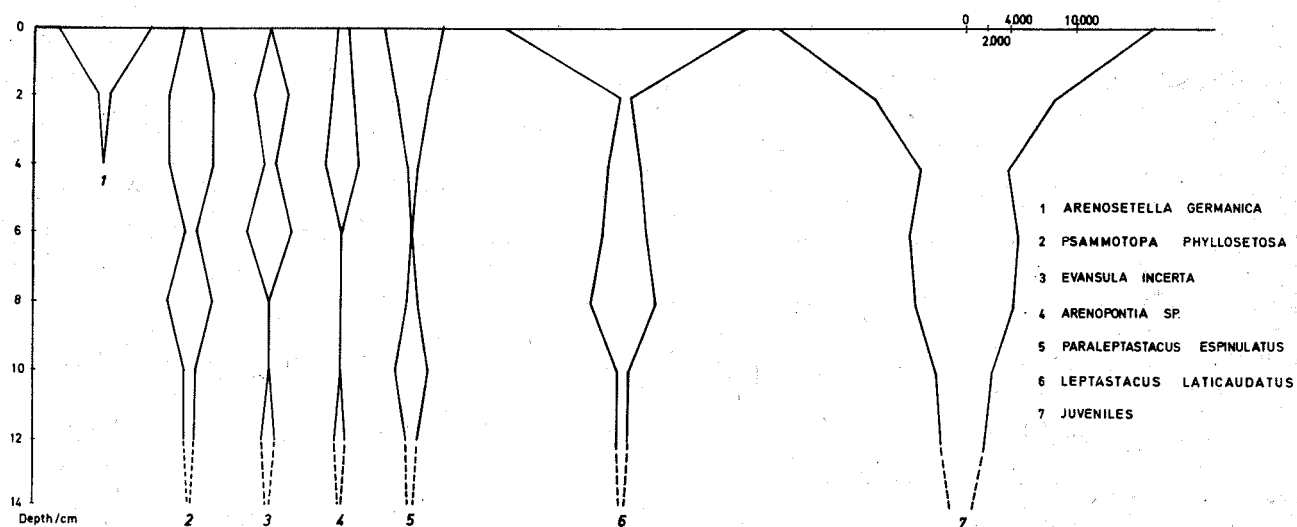


fig. 9b.

Vertikale distributie in zone C van diverse Harpacticoidensoorten (M1323)

Tabel 8

M 1323 : Vertikale distributie van dieren

	0-2 cm	2-4 cm	4-6 cm	6-8 cm	8-10 cm	10-12 cm	12-14 cm
Hydrozoa	2080			1040			
%	75			25			
Cum. %	75			100			
Turbellaria	7200	9360	5200	6230	6240	4160	1040
%	18,26	23,73	13,18	15,82	15,82	10,55	2,64
Cum. %	18,26	41,99	55,17	70,99	86,82	97,36	100
Nematoda	231040	234000	112200	63400	57100	31100	40500
%	31,80	29,62	14,22	8,03	7,24	3,95	5,14
Cum. %	31,80	61,42	75,64	83,67	90,92	94,86	100
Polychaeta	10400	7280	2080	4160	2080		
%	40,00	28,00	8,00	16,00	8,00		
Cum. %	40,00	68,00	76,00	92,00	100		
Oligochaeta	1020						
%	100						
Cum. %	100						
Archiannelida	18200	9340	4160	13520	6240	2080	1040
%	33,33	17,14	7,62	24,76	11,43	3,81	1,90
Cum. %	33,33	50,48	58,10	82,86	94,29	98,10	100
Harpacticoida	74000	30140	21820	17680	20800	10400	9360
%	40,17	16,36	11,85	9,60	11,29	5,65	5,08
Cum. %	40,17	56,54	68,38	77,98	89,27	94,92	100
Som	364560	190020	144520	106040	92340	47820	51980
%	33,25	26,45	13,27	9,49	8,44	4,36	4,74
Cum. %	33,25	59,70	72,97	82,46	90,90	95,26	100

Tietjen (1969) vermeldt als beperkend voor de verticale distributie (pH, zuurstof, interstitieel water, voedsel), is in dit sediment wellicht de laatste faktor bepalend voor de verticale spreiding, daar microalgen en

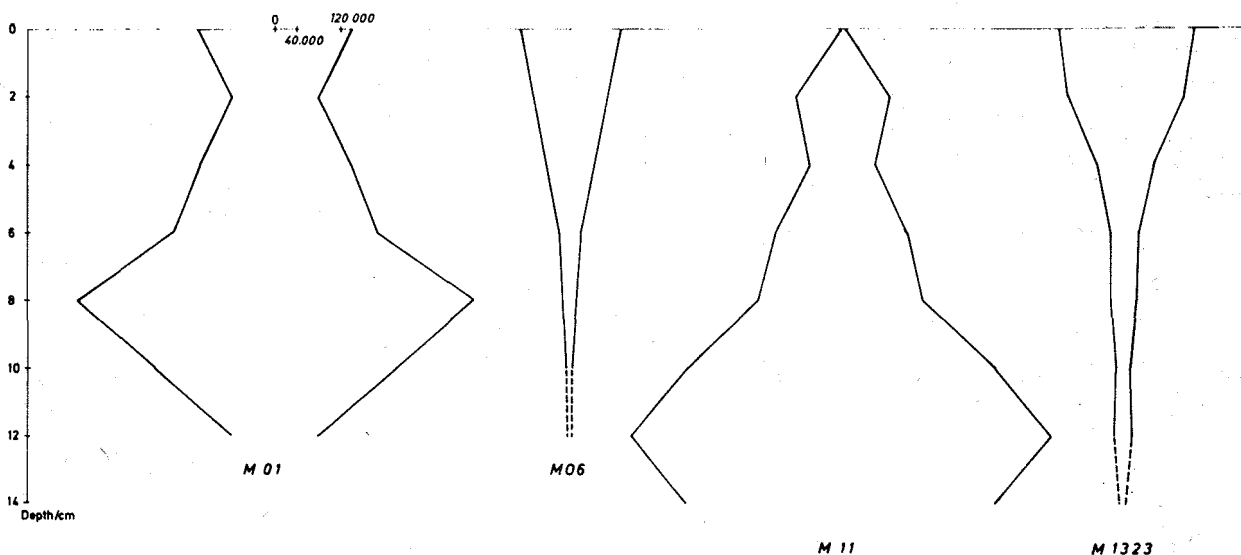


fig. 10.

Vertikale distributie van Nematoden in M01 (fijn zand), M11 (grof zand + slib), M06 (slib + fijn zand) en M1323 (zuiver, gemiddeld zand).

diatomeeën beperkt blijven tot de bovenste millimeters en de *refractoriness* van plantaardig materiaal groter is in diepere lagen (5 cm) [Tietjen (1969)].

Nematoden, Turbellaria en harpacticoïden komen tot de maximale diepte in kleinere aantallen voor. Hydrozoa blijven beperkt tot de bovenste 6 cm ; Polychaeta tot 10 cm ; Archinnelida tot 12 cm , terwijl Oligochaeta blijkbaar door hun voedingswijze beperkt zijn tot de bovenste 2 cm . De verdeling van de andere groepen is in overeenstemming met deze gevonden door McIntyre en Murison (1973) en Harris (1972a) voor zandstranden in de zomerperiode. De verticale distributie van harpacticoïdensoorten met *Arenosetella germanica* in de bovenste centimeters en de maximale densiteiten voor *Leptastacus laticaudatus* komen eveneens overeen met de bevindingen van Harris (1972b) terwijl dezelfde auteur ook een verschil in optimale densiteiten op verschillende niveau's opmerkt tussen verschillende Cylindropsyllidae (*Arenopontia*, *Evansula*, *Leptastacus*, *Paraleptastacus*) zodat er blijkbaar geen echte competitie is (fig. 9b).

5.- Trofische relaties in het meiobenthos

Een volledige literatuurstudie over de tot dan gekende trofische relaties tussen verschillende meiobenthische taxa werd door Coull (1973) verwezenlijkt. De door hem gegeven systematische voorstelling van voedselrelaties werd door ons overgenomen mits veranderingen volgens de zone en het weglaten van enkele groepen zoals Ostracoda, Gnathostomulida, Amphipoda, Rotifera en Tardigrada die niet belangrijk zijn in ons systeem, de Bivalvia werden aan het schema toegevoegd (fig. 11).

5.1.- Voeding

Volgens Fenchel (1970) en Hargrave (1970) zou niet de organische afval zelf maar wel de daarmee geassocieerde microbiota de voedselbron zijn in detritusrijke sedimenten; de zuiver-zand meiofauna zou als basisvoedsel de organische bedekking van zandkorrels gebruiken (bakteria, fungi, microalgen, diatomeeën). Ook Protozoa en flagellaten dienen als voedselbron voor een gedeelte van de meiobenthische fauna, vooral voor nematoden [Fenchel (1969)]. Uiteraard zijn er verder de predatoren die zich voeden met meiobenthische organismen zelf. Veel soorten hebben een voorkeur voor een bepaalde samenstelling van de microbiota, zijn selectief en daardoor aangetrokken tot zanden waar bepaalde bacteriën groeien [Gray (1968); Gray en Johnson (1970)].

Gastrotricha, Nematoda, Archiannelida, Oligochaeta en Harpacticoida voeden zich voornamelijk met de hierboven vermelde energiebronnen, evenals sommige Turbellaria, Halacarida en Polychaeta. Deze laatste drie groepen zijn echter overwegend carnivoor en gebruiken de meeste meiobenthische taxa als voedselbron. Carnivore nematoden voeden zich met andere nematoden, Oligochaeta e.a. *Halammohydra* voedt zich vooral met nematoden en harpacticoiden [Clausen (1971)]. Bivalvia, juveniele macrobenthische vormen, voeden zich gewoonlijk op dezelfde manier als volwassen dieren en zijn substraat-eters of nemen in het water gesuspendeerd materiaal op.

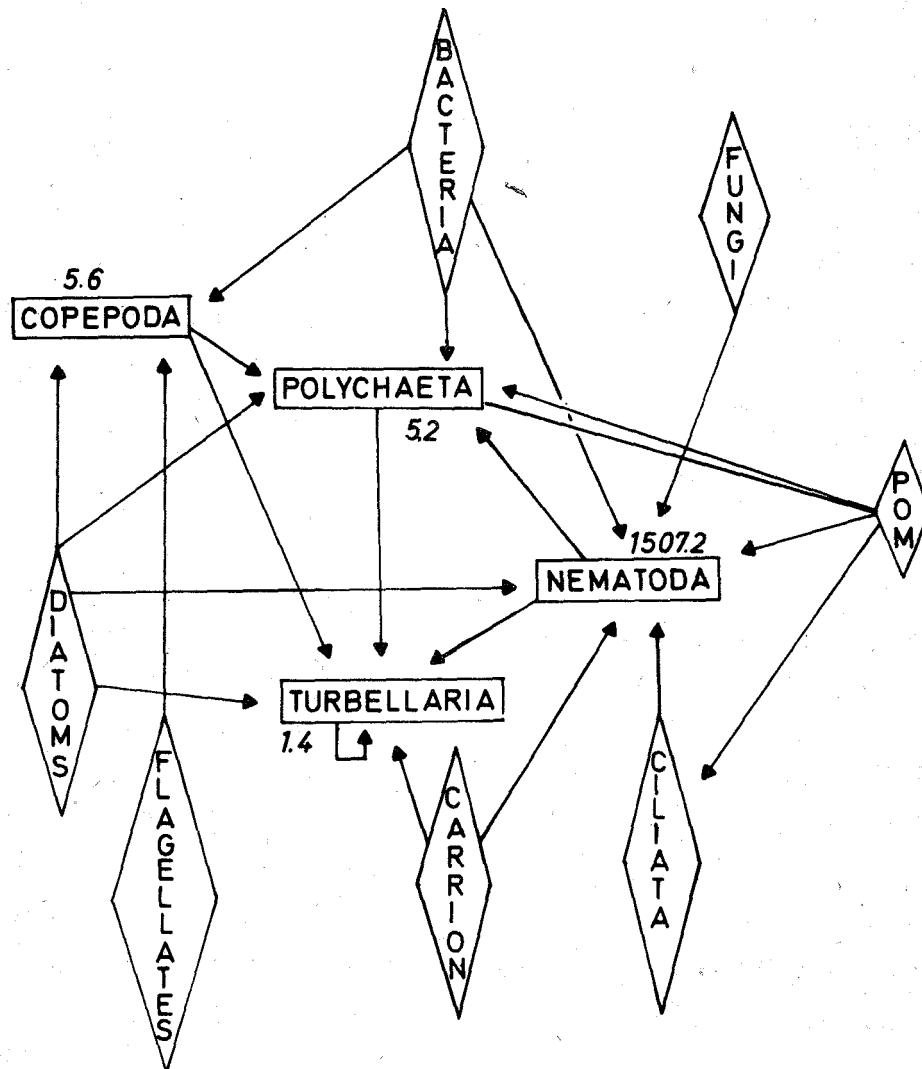


fig. 11a.

Trofische relaties tussen de diverse taxa
Zone A

◇ : Voedselbronnen van het meiobenthos ; □ : Consumenten van het meiobenthos

De cijfers geven de gemiddelde biomassa weer (mg/m² drooggewicht) over de vijf jaar van de diverse taxa; de groepen die een gemiddelde biomassa van 0,5 mg/m² niet overschrijden worden weggelaten.

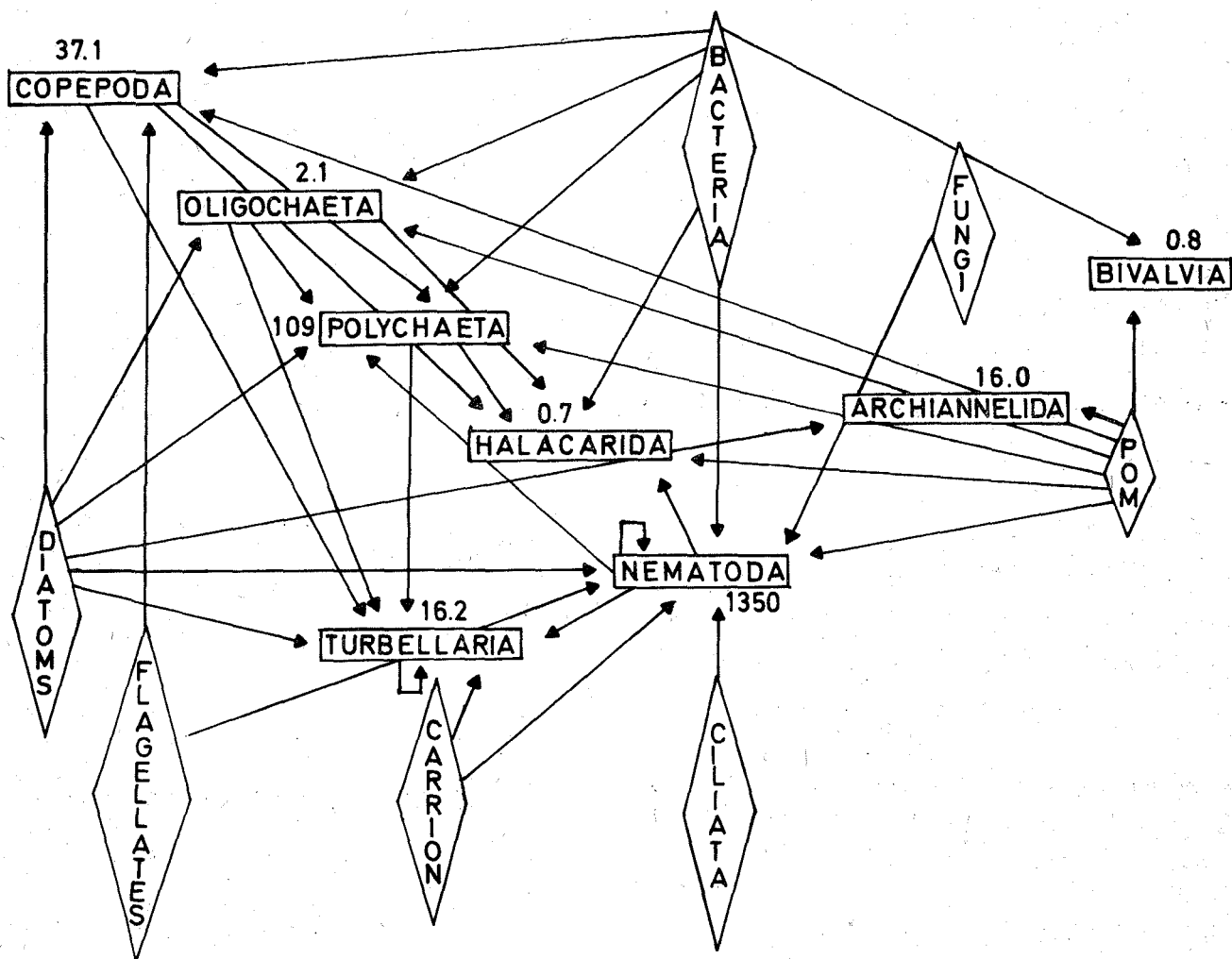


fig. 11b.

Trofische relaties tussen de diverse taxa
Zone B

5.2.- Predatoren van de meiofauna

Een gedeelte van het meiobenthos, dat niet door meiobenthische predatoren zelf wordt geconsumeerd of afsterft, wordt door de macrofauna als voedselbron gebruikt. Het is echter onmogelijk te schatten welk gedeelte van de totale produktie naar de macrofauna gaat.

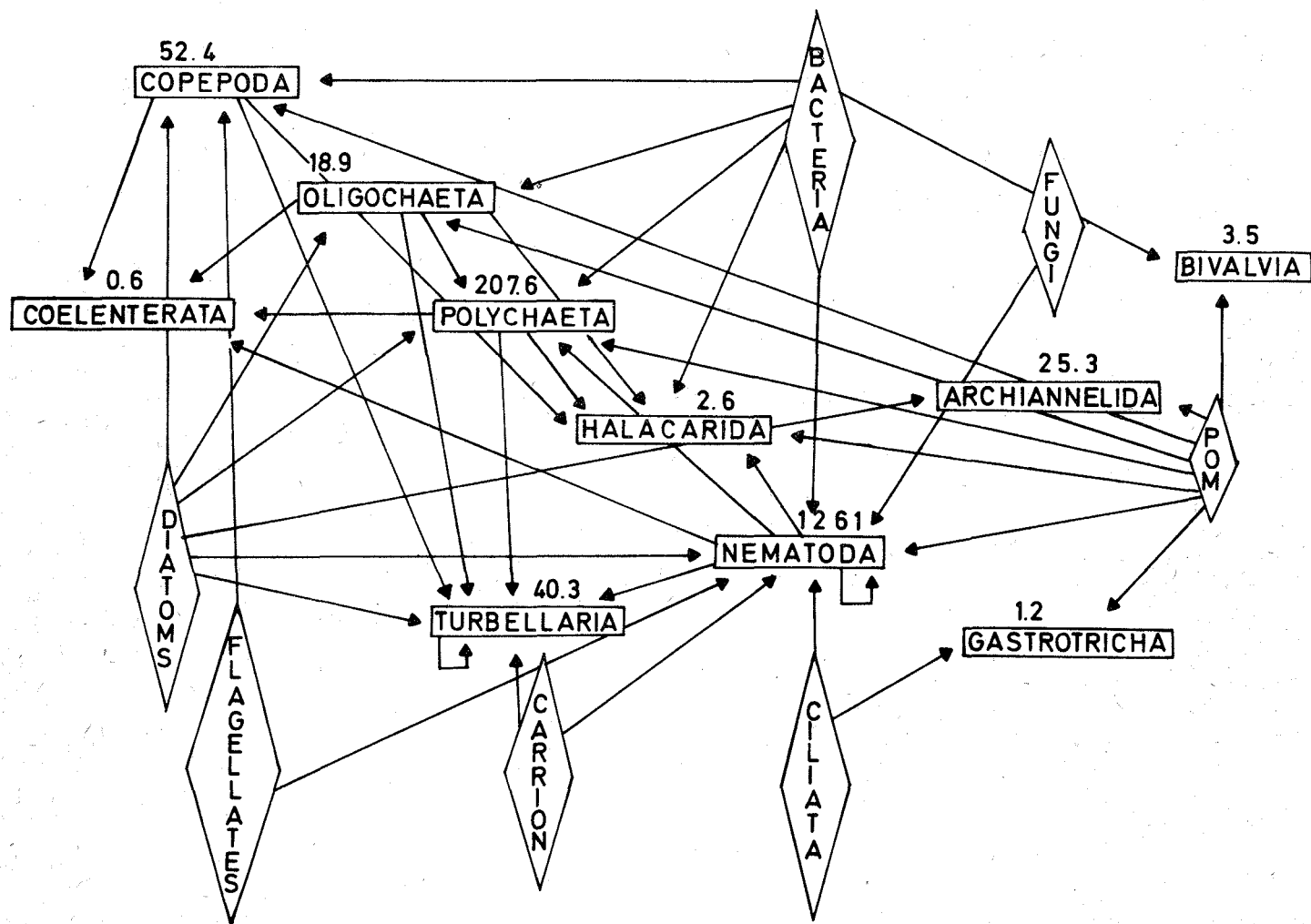


fig. 11c.

Trofische relaties tussen de diverse taxa
Zone C

De voornaamste predatoren zouden polychaeten en dan vooral nereïden zijn [Muus (1967); Tietjen (1969); Coull (1970)], *Crangon crangon*, *Carcinides maenas* en een aantal vissen, o.a. *Platichthys flesus* en andere platvissen, en *Pomatoschistus*-soorten [Bregnballe (1961); McIntyre en Murison (1973)].

In het door ons onderzochte gebied schijnt de voornaamste predator *Nephtys cirrosa* te zijn in zones B en C en het noordelijk gedeelte van zone A en *Nephtys hombergii* in zone A voor de belgische kust.

Meiofauna werd aangetroffen in de darmtractus van de Annelida *Hesionura augeneri* (harpacticoiden en nematoden), *Exogene hebes* (harpacticoiden), *Glycera capitata* (harpacticoiden, nematoden en interstitiële polychaeten), *Aricidea minuta* (nematoden), *Scololepis bonnieri* (harpacticoiden ?) en *Pectinaria koreni* (harpacticoiden) (Govaere, pers. med.).

De eenvoudige trofische keten in zone A (fig. 11a) wordt complexer met toenemende diepte en in zandig milieu. In de kustzone maken meiobenthische predatoren ook onder de nematoden zelf slechts een zeer gering gedeelte van de fauna uit. Hoofdzakelijk *Nephtys hombergii* en eventueel *Crangon crangon* moeten in deze zone als de belangrijkste predatoren op de meiofauna beschouwd worden. Volgens Bregnballe (1961) en McIntyre en Murison (1973) zouden nematoden niet in aanmerking komen als voedsel voor platvissen; volgens Coull (1973) evenwel worden nematoden door veel meer organismen gegeten dan algemeen wordt aangenomen.

Op zandige substraten (zones B en C) zijn Hydrozoa, Halacarida, predatorische Nematoda en vooral Turbellaria kwantitatief belangrijker, maar het procent meiobenthische predatoren blijft toch altijd tamelijk laag en er zijn geen grote schommelingen in de aantallen Hydrozoa zoals van brak water wordt vermeld. In deze zones schijnen de Harpacticoida een belangrijkere rol te spelen als voedsel voor Polychaeta dan de Nematoda, voortgaande op de waarnemingen aangaande de inhoud van de darmtractus (fig. 11b,c). Evenwel kan de gemakkelijker verteerbaarheid van de cuticula der Nematoden het waarnemingsbeeld vervalsen.

6.- Diversiteit, affiniteit en stabiliteit van de meiofauna

6.1.- Diversiteit

Alleen het gemiddeld aantal meiobenthische taxa per seizoen en per zone (tabel 9 en fig. 12a) werd berekend als maat voor de diversiteit (groepsdiversiteit). De soortendiversiteit, afhankelijk van het aantal soorten en de verdeling van de individuen over deze soorten, werd hier wegens de onvolledige taxonomische verwerking van de stalen nog niet berekend. Het is evenwel mogelijk ook hierover kwalitatieve uitspraken te doen wanneer zich extreme omstandigheden voordoen.

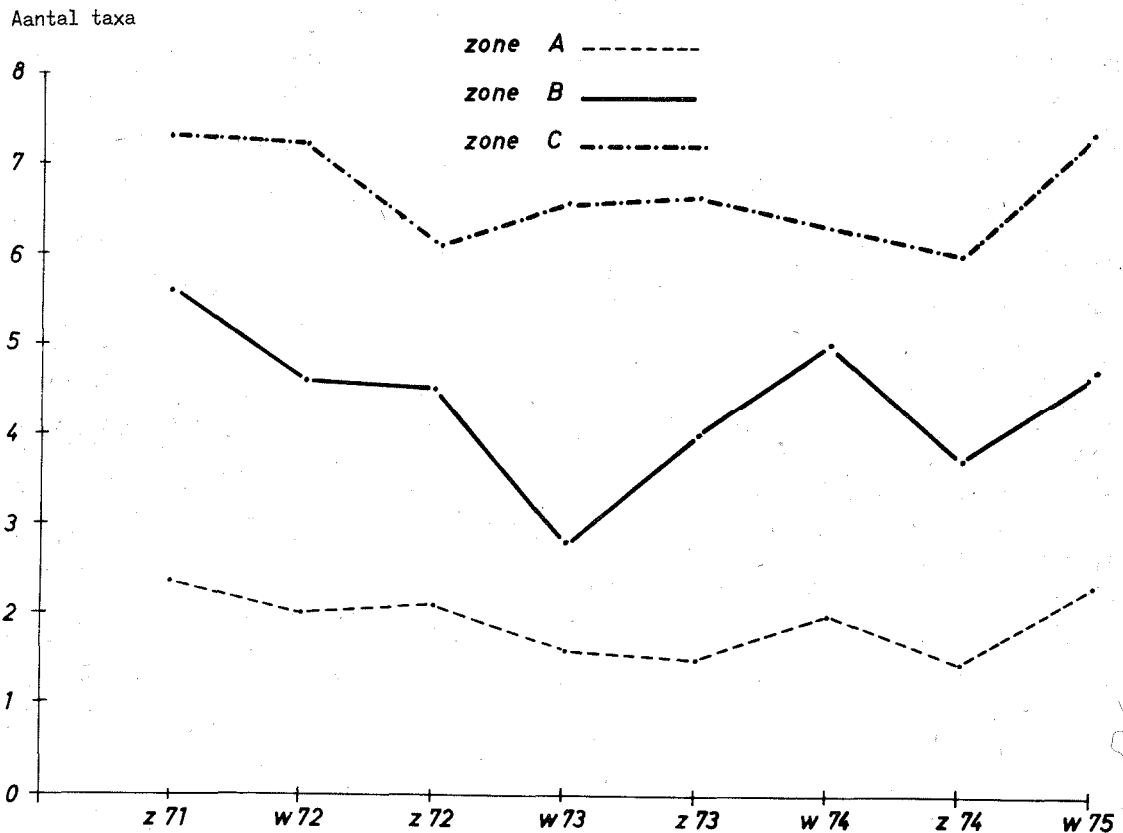


fig. 12a.

Jaarlijkse schommeling van het gemiddeld aantal meiobenthische taxa (groepsdiversiteit) in de drie zones vanaf zomer 1971 tot winter 1974-1975.

Tabel 9

Gemiddeld aantal meiobenthische taxa (groepsdiversiteit)

Diversiteit	Zone A	Zone B	Zone C
Zomer 1971	2,3	5,6	7,3
Winter 1972	2,0	4,6	7,2
Zomer 1972	2,1	4,5	6,1
Winter 1973	1,6	2,8	6,5
Zomer 1973	1,5	4,0	6,6
Winter 1974	2	5	?
Zomer 1974	1,5	3,8	6,0
Winter 1975	2,3	4,7	7,8

6.2.- Affiniteit (fig. 12b)

Bij het opsporen van de affiniteit wordt gebruikt gemaakt van een treillisdiagram, een methode die voor het eerst in het meiobenthosonderzoek werd toegepast door Wieser (1960). De graad van affiniteit tussen de harpacticoidenfauna van 33 stations werd berekend aan de hand van de similariteitsindex van Sørensen $S_s = \frac{2W \times 100}{n_{spI} + n_{spII}}$ waarbij W het aantal soorten gemeenschappelijk voor beide stations is, n_{spI} en n_{spII} het totaal aantal soorten op stations I en II respectievelijk. Het treillisdiagram wordt opgesteld door het bijeen plaatsen van de stations met onderling grootste affiniteit. Alhoewel deze methode goed bruikbaar is voor een klein aantal stalen stijgt de subjectiviteit ervan met het aantal stalen [Lie en Kelley (1970)].

6.3.- Stabiliteit

Sanders (1968) bespreekt twee contrasterende abstracte gemeenschappen, de fysisch gecontroleerde gemeenschap waar de aanpassingen van de organismen in de eerste plaats tegen fysische storingen zijn gericht en waar de populaties hoofdzakelijk door fysische factoren gecontroleerd

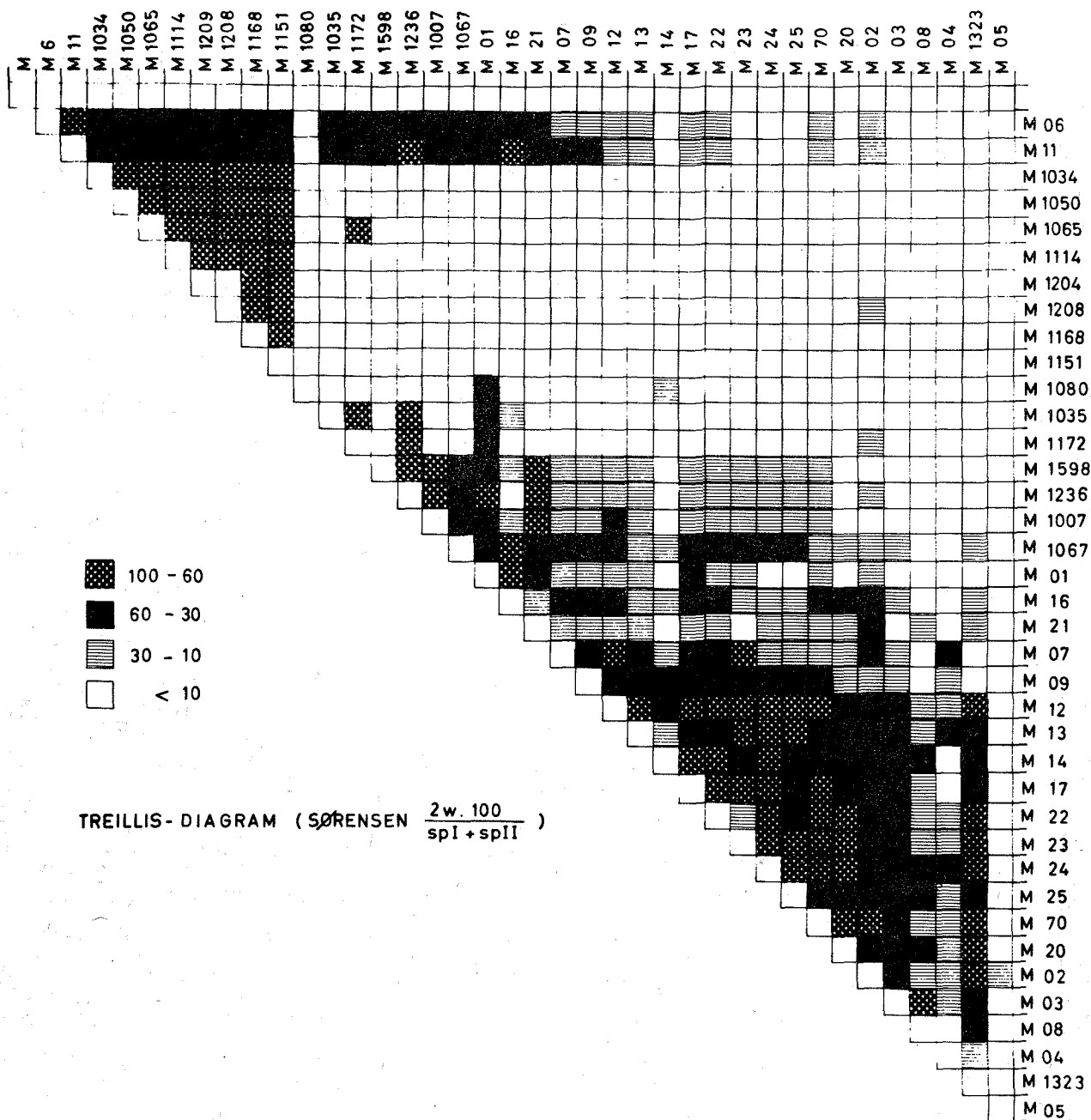


fig. 12b.

Treillisdiagram, de affiniteit van de Harpacticoïden-populaties in de zomer 1972 weergevend

worden; de mortaliteit in dergelijke populaties is hoofdzakelijk densiteits-onafhankelijk. Dergelijke gemeenschappen zijn gekenmerkt door een lage diversiteit en hoge mate van dominantie van één of enkele soorten.

De biologisch aangepaste gemeenschap als ander uiterste treedt op waar de omgevingsfactoren stabiel zijn en vooral biologische interacties de populaties reguleren. Deze gemeenschap heeft een hoge diversiteit en een lage graad van dominantie. Stabiliteit van deze gemeenschappen is het gevolg van hun lang bestaan in min of meer constante omgevingen.

6.4.- De gemeenschappen van de zuidelijke Noordzee

6.4.1.- Zone A (tabel 9)

De groepsdiversiteit in zone A is zeer laag en relatief constant, met een gemiddelde van ongeveer 2 taxa (Nematoda en Harpacticoida) over gans de periode. Op de meeste stations worden slechts één of twee soorten Harpacticoida aangetroffen (zie tabel 12) zodat de soortendiversiteit zeer laag is en de gemeenschap kan beschouwd worden als een uitgesproken fysisch gecontroleerde gemeenschap onderhevig aan stress vanwege de omgeving. Deze stress kan een gevolg zijn van pollutie maar dit is nog niet met zekerheid uit te maken. De affiniteit tussen de stations van deze zone is hoog en komt duidelijk tot uiting in het treillisdiagram (fig. 12). De harpacticoiden uit deze zone vertonen een grote homogeniteit in de gemeenschappen, dit in tegenstelling met de nematoden die blijkbaar veel gevoeliger zijn voor kleine verschillen in de omgeving.

Deze bevindingen zijn gelijkaardig met wat door McIntyre en Murison (1973) werd vastgesteld. Volgens deze auteurs zouden copepoden een homogener beeld geven omdat hun lichaam belangrijke modificaties moet ondergaan voor een interstitieel bestaan, wat belangrijke eisen stelt aan de inherente morfologische plasticiteit van de groep. Nematoden daarentegen zijn vrijwel altijd cilindrisch en dus morfologisch reeds aangepast aan een interstitieel bestaan, zodat zij gemakkelijker de kleine verschillen in hun omgeving kunnen exploiteren.

6.4.2.- Zone B

De groepsdiversiteit vertoont in deze zone de grootste schommelingen met een minimum van gemiddeld 2,8 taxa en een maximum van gemiddeld 5,6 taxa. Gemiddeld zijn hier aanwezig Nematoda, Harpacticoida, Turbellaria en Polychaeta. Ook de soortendiversiteit van de Harpacticoida schommelt sterk in tijd en ruimte met als gevolg dat de stations van zone B volgens het treillisdiagram onder elkaar geen grote affiniteit vertonen maar uit elkaar vallen in een groep die aanleunt bij zone A en een groep die aanleunt bij zone C.

Deze heterogeniteit wijst op het overgangskarakter van zone B waarvan de kenmerken schommelen in tijd en ruimte, zodat het uitzetten van deze stations over een aantal jaar telkens een andere affiniteit in het treillisdiagram oplevert. Daar deze zone onstabiel is en gewoonlijk een duidelijke dominantie van één harpacticoidensoort vertoont is ze te beschouwen als bewoond door een overwegend fysisch gecontroleerde gemeenschap.

6.4.3.- Zone C

De groepsdiversiteit in deze zone is tamelijk stabiel gedurende de onderzoeksperiode en schommelt tussen een minimum van gemiddeld 6,1 taxa en een maximum van gemiddeld 7,8 taxa. Dit zijn de reeds uit zone B beschreven groepen met daarbij de Archiannelida en de Gastrot-richa. Zowel de groepsdiversiteit als de soortendiversiteit van de harpacticoiden is het hoogst in deze zone met een aantal soorten van ongeveer gelijke dominantie. Ook de affiniteit tussen de verschillende stations van deze zone is hoog en wijst op een althans voor harpacticoiden homogeen milieu. Deze zone kan daarom beschouwd worden als bewoond door een biologisch aangepaste gemeenschap, zoals ook beschreven van o.a. Bermuda [Coull (1970)] en de Virgin Islands [Hartzband en Hummon (1974)].

7.- Densiteit en biomassa

7.1.- Densiteit (fig. 13a-m)

De densiteit van de verschillende taxonomische groepen per zone, berekend als gemiddelde over de zomerstalen (juli t.e.m. oktober) en de winterstalen (december t.e.m. april) afzonderlijk, wordt weergegeven in

Tabel 10

Densiteit van de verschillende meiobenthische taxonomische groepen

			HYDR	TURB	GASTR	NEM	POL	OLIG	ARCHI	BIV	HARP	HALAC
1971	Zomer	Zone A	-	-	-	928125	1061	-	-	849	3635	-
		Zone B	487	10681	1358	1654288	10814	45	3274	1835	55959	37
		Zone C	4239	27036	4626	1240232	45678	390	8384	773	308265	591
1972	Winter	Zone A	-	1299	-	1455902	338	-	-	20	1495	-
		Zone B	551	9166	2825	1543675	2565	85	5404	540	25388	1058
		Zone C	1723	38233	14593	1442814	25069	749	6991	4030	19775	2425
	Zomer	Zone A	-	3085	-	915046	876	-	100	689	4494	30
		Zone B	482	7193	2458	1080717	3764	76	1718	72	47330	100
		Zone C	1212	10370	1038	806557	7378	72	1498	489	115643	343
1973	Winter	Zone A	-	-	-	1515712	320	-	-	-	249	-
		Zone B	2856	1339	-	647389	812	-	545	158	449	-
		Zone C	196	9596	10588	662966	12940	2808	4994	3249	92919	796
	Zomer	Zone A	-	-	-	1001700	-	-	-	-	3961	-
		Zone B	106	8520	213	866115	2631	123	2074	213	13276	-
		Zone C	1241	14135	1328	703012	12728	745	2280	6801	156119	207
1974	Winter	Zone A	-	-	-	688000	-	-	-	-	8067	-
		Zone B	-	4340	-	541000	1202	2000	2000	-	31154	-
		Zone C	?	-	?	707000	?	?	?	-	?	?
	Zomer	Zone A	-	-	-	1481000	-	-	-	-	7158	-
		Zone B	-	1106	-	909000	4628	103	1153	-	24230	-
		Zone C	-	8180	-	372000	8797	1348	132	-	353484	-
1975	Winter	Zone A	-	-	-	1126000	1842	-	-	-	1445	-
		Zone B	-	2208	-	608000	230	432	815	-	10865	-
		Zone C	193	5303	2710	632800	4296	1044	928	4259	66692	193

Σ: 979.544
SD: 370.431
SF: 15.598

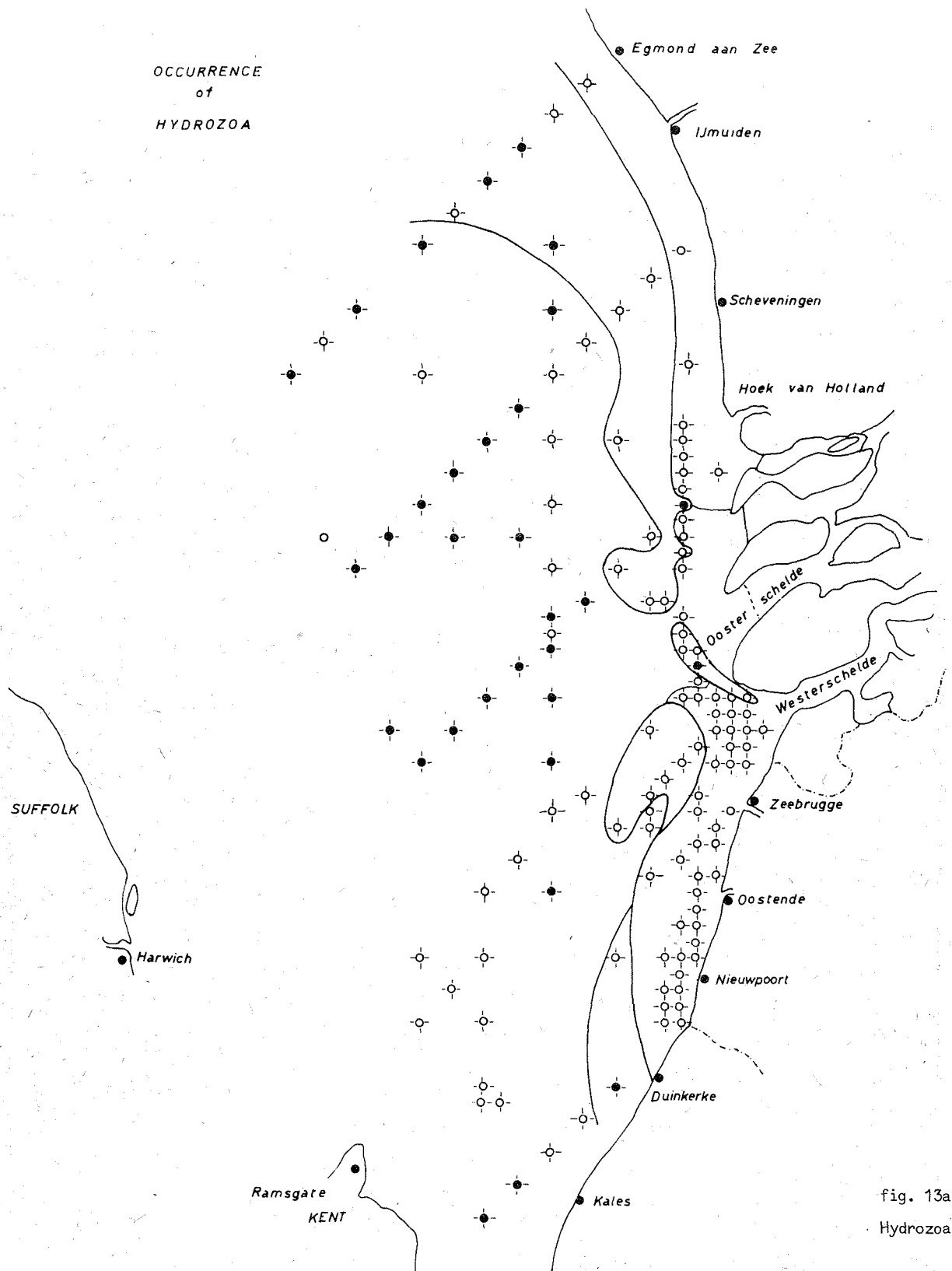


fig. 13a.
Hydrozoa

fig. 13.

Verspreiding van de meiobenthische taxa in de Zuidelijke Noordzee, met maximale densiteiten voor de meer frequente taxa waargenomen per lokaliteit.

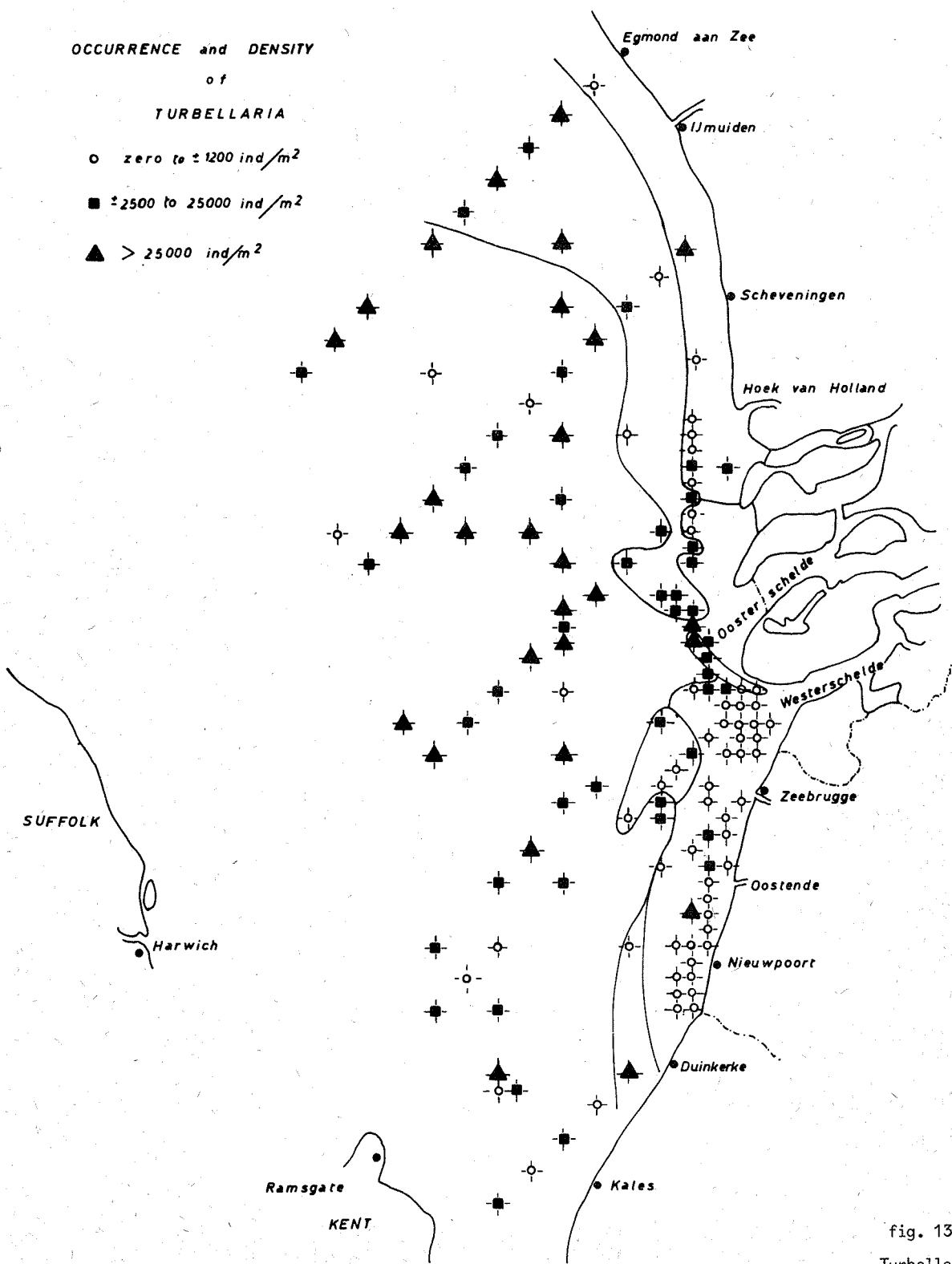


fig. 13b.
Turbellaria

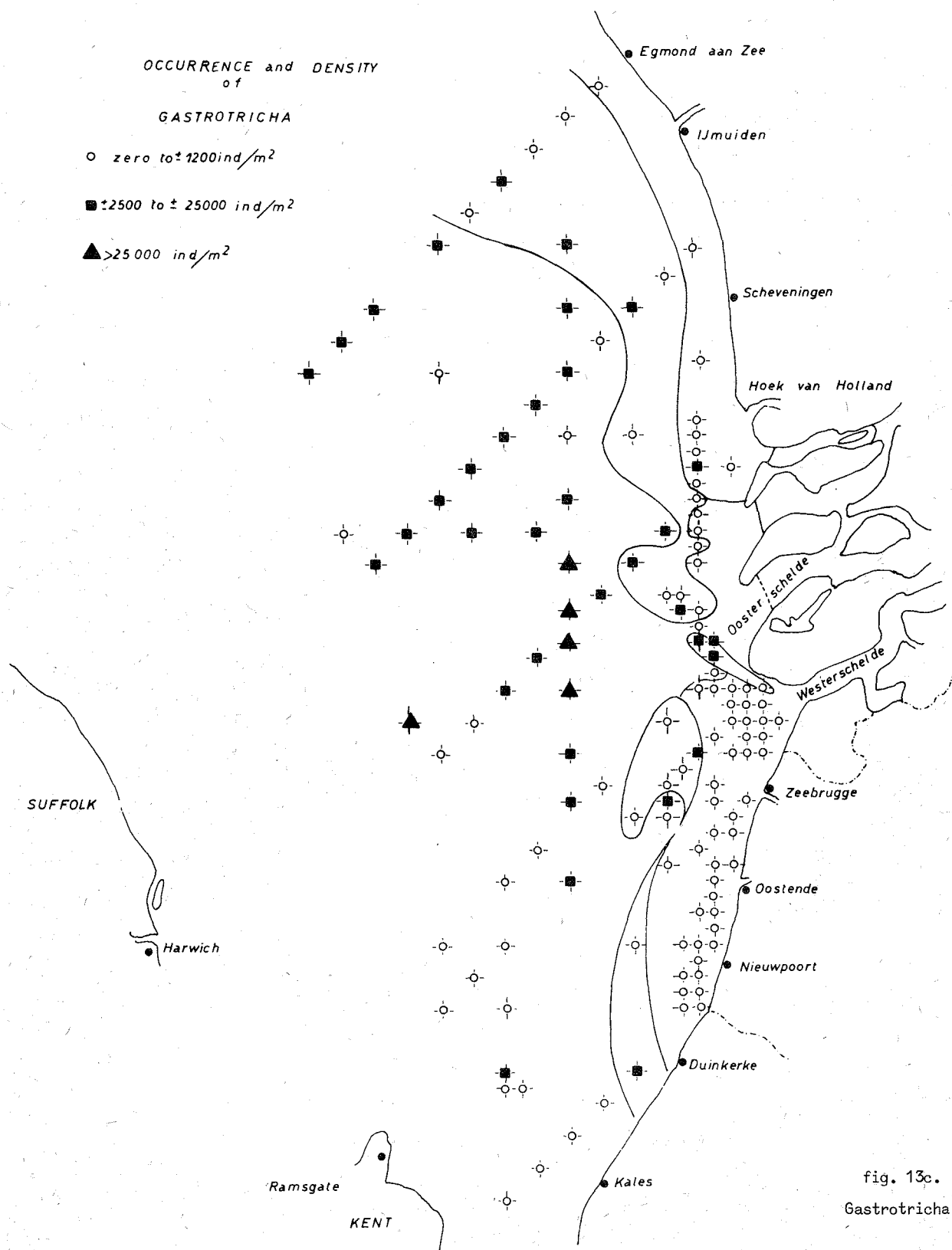


fig. 13c.
Gastrotricha

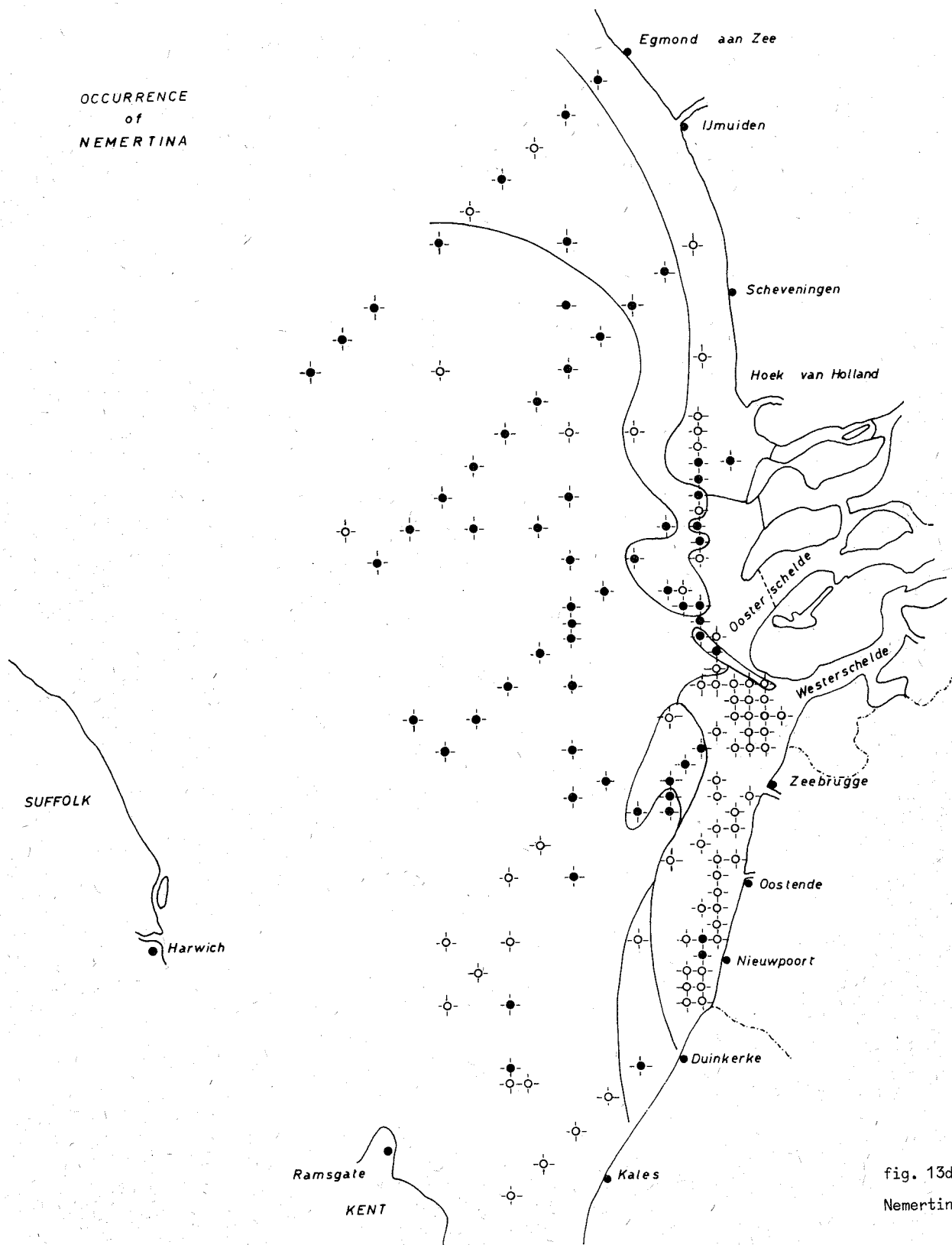


fig. 13d.
Nemertina

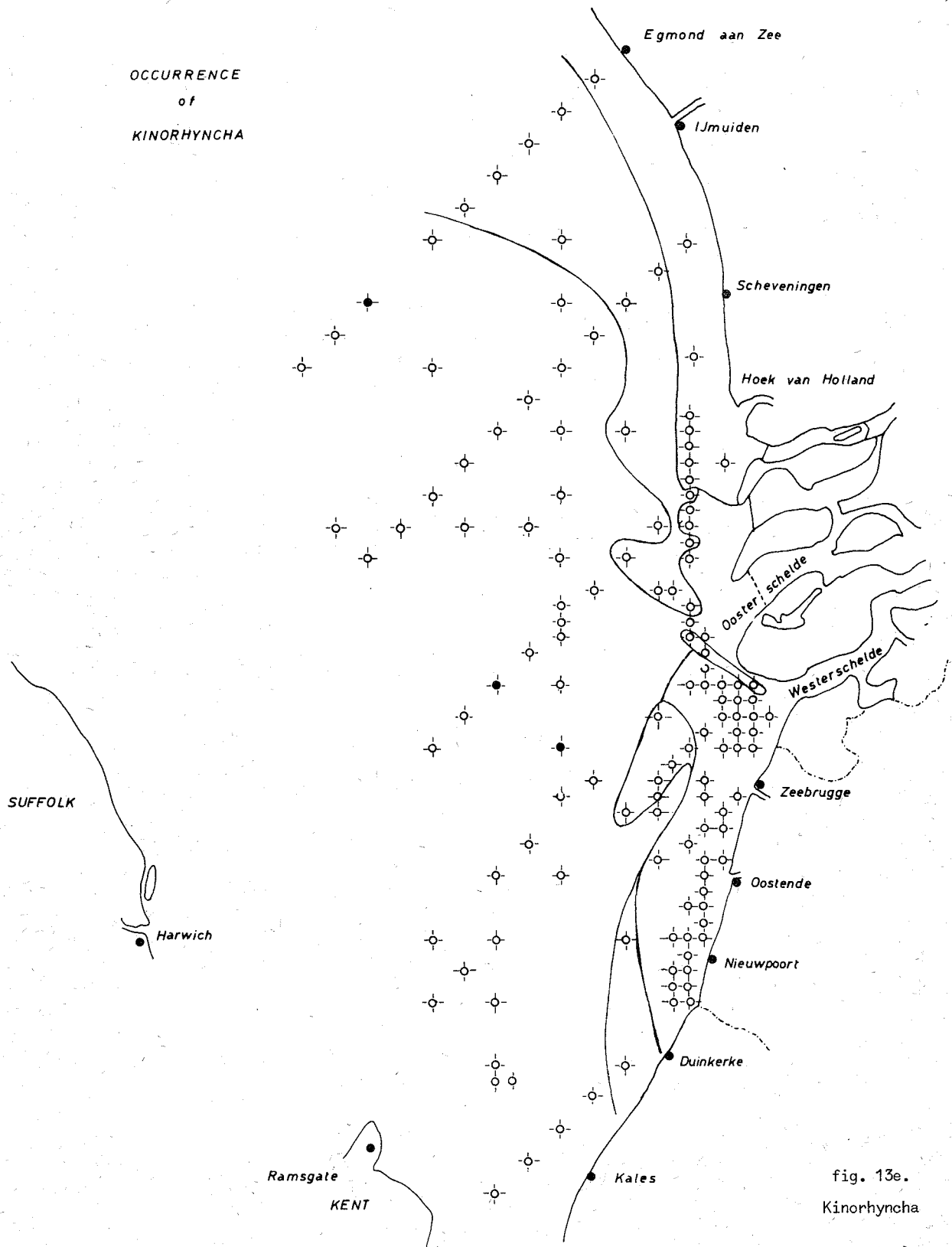


fig. 13e.
Kinorhyncha

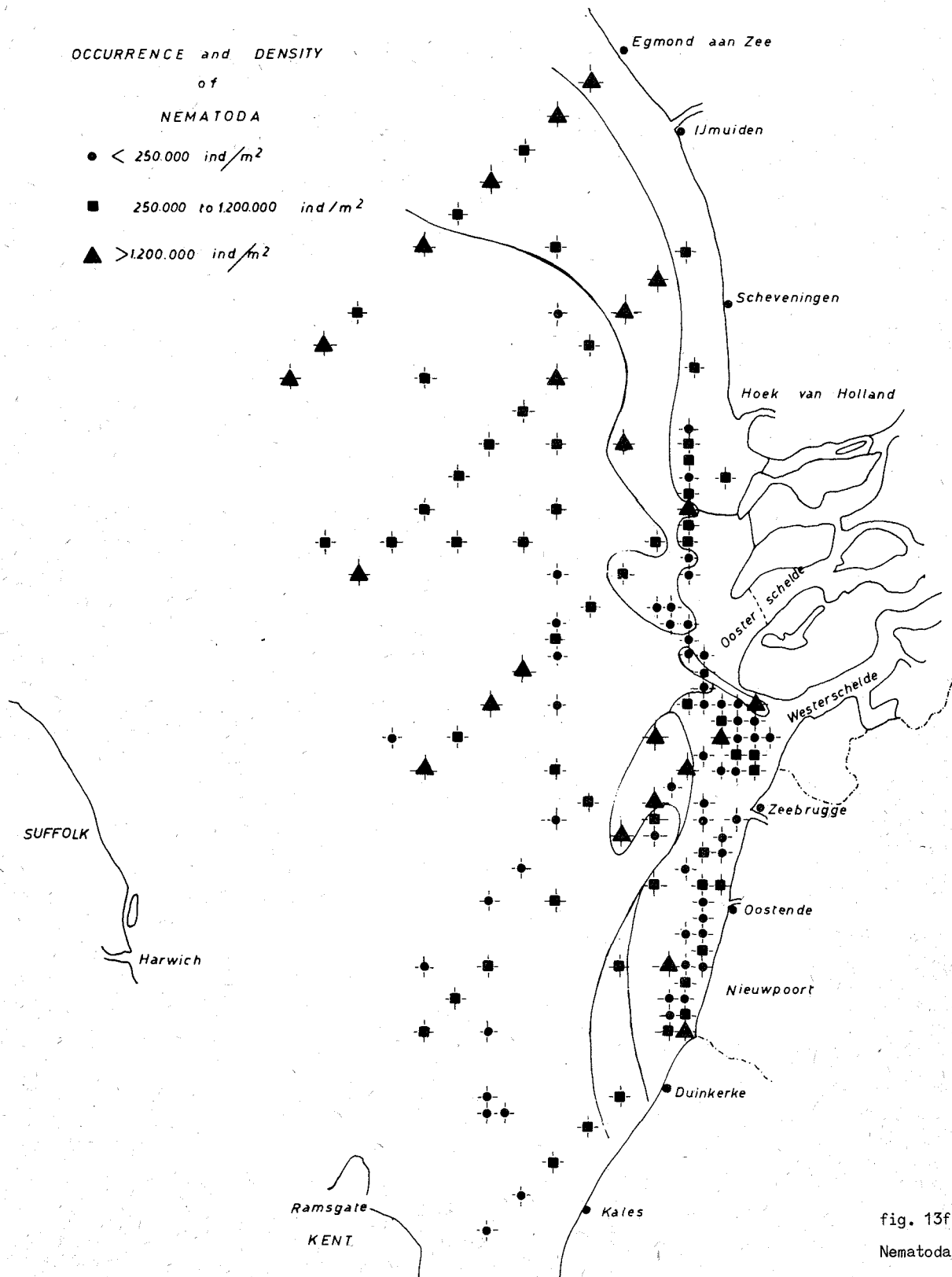


fig. 13f.
Nematoda

OCCURRENCE and DENSITY
of
MEIO- and MIXOBENTHIC POLYCHAETA

○ > 250

■ 250 to 12000 ind/m²

▲ ± 25000 - to 75000 ind/m²

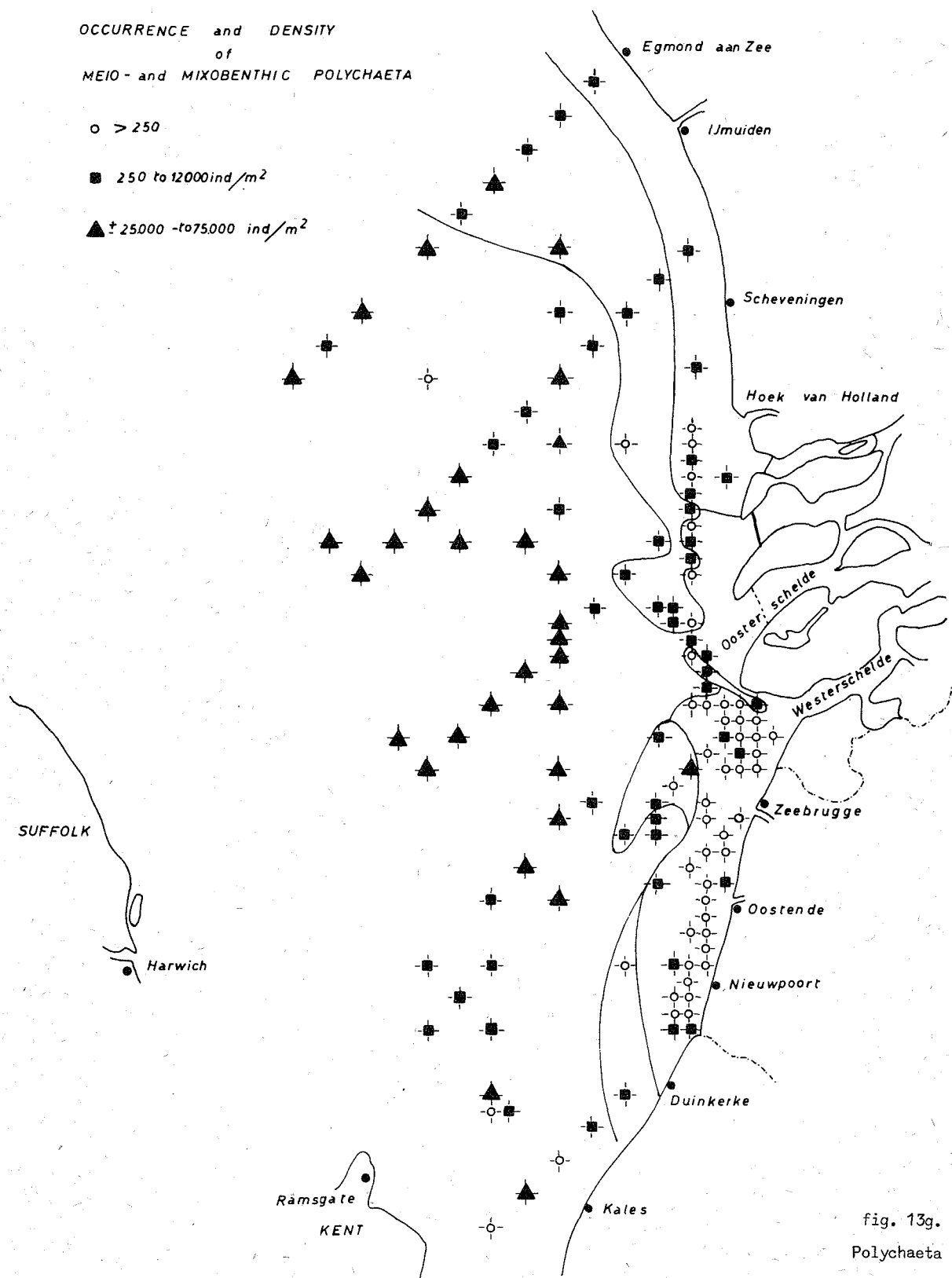


fig. 13g.
Polychaeta

OCCURRENCE
of
MEIO- and MIXOBENTHIC OLIGOCHAETA

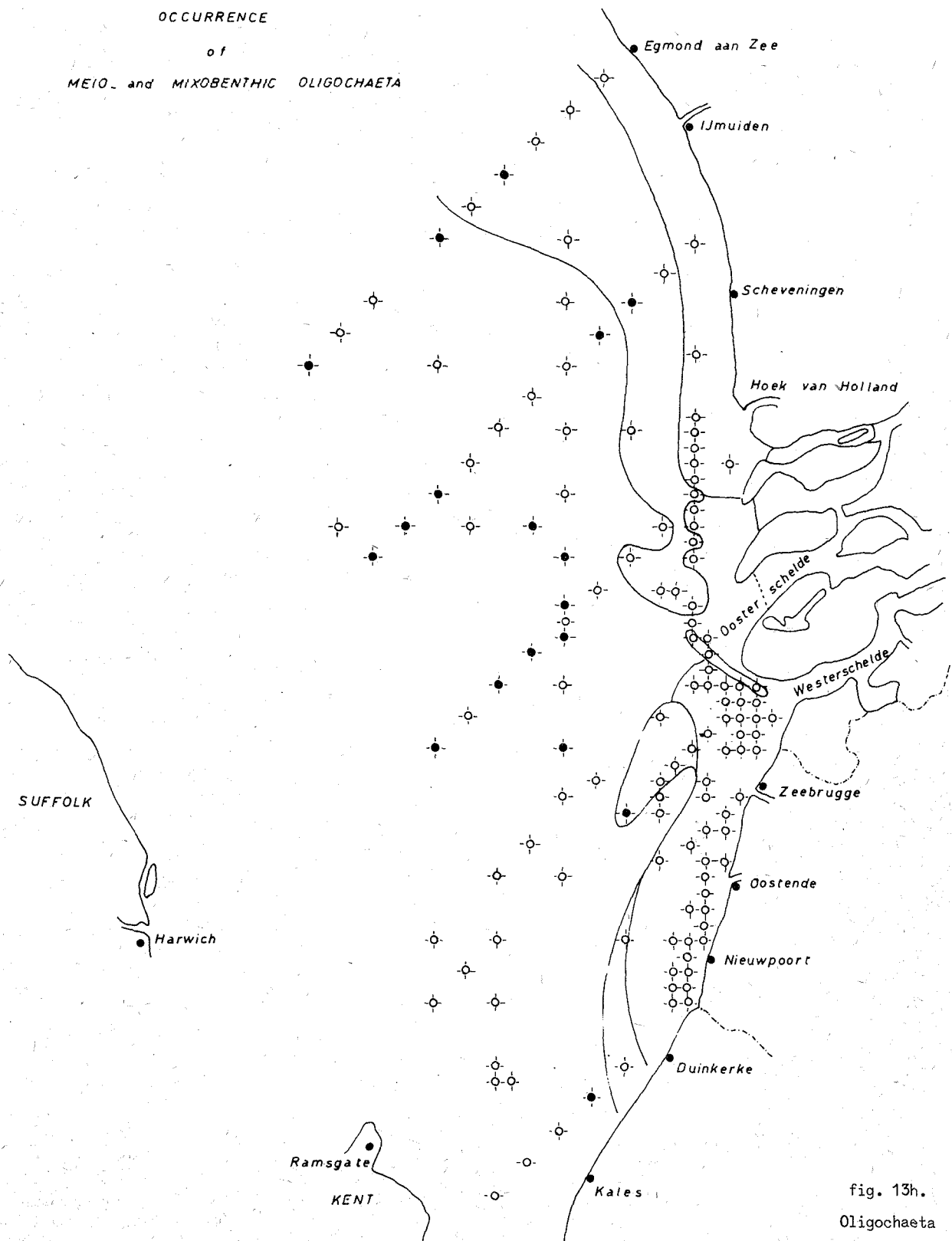


fig. 13h.
Oligochaeta

OCCURRENCE
of
ARCHIANNELIDA

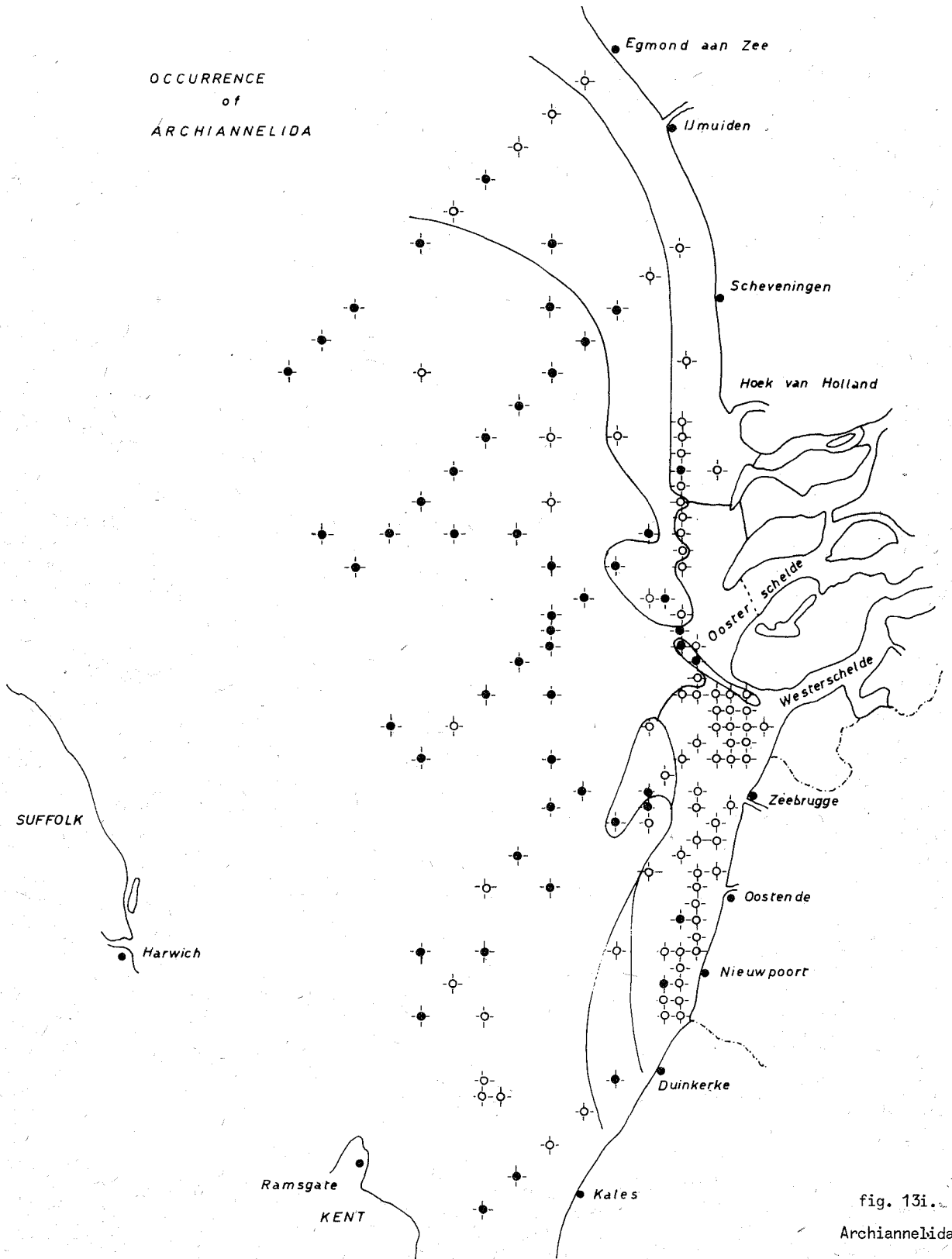


fig. 13i.
Archiannelida

OCCURRENCE
of
MIXOBENTHIC BIVALVIA

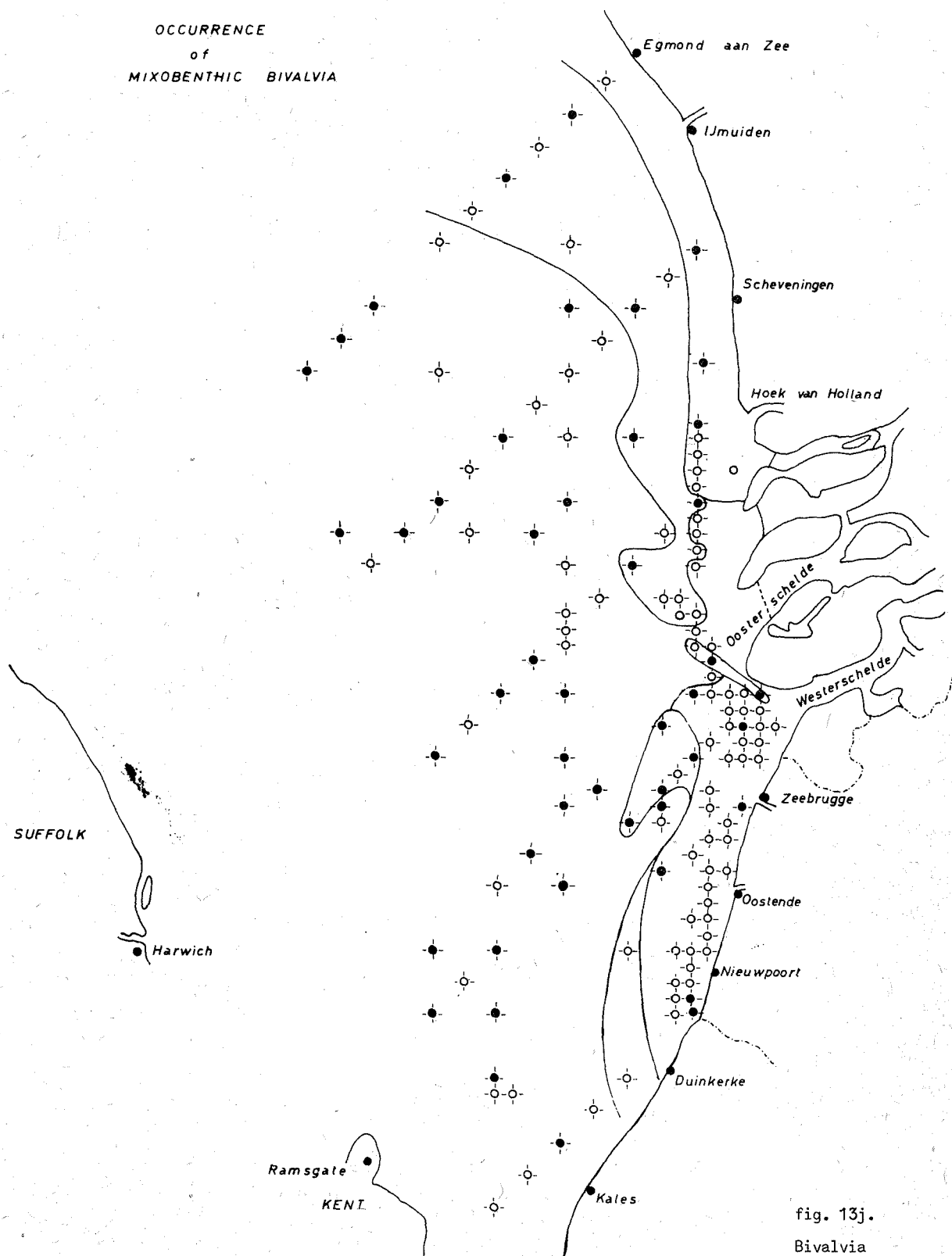


fig. 13j.
Bivalvia

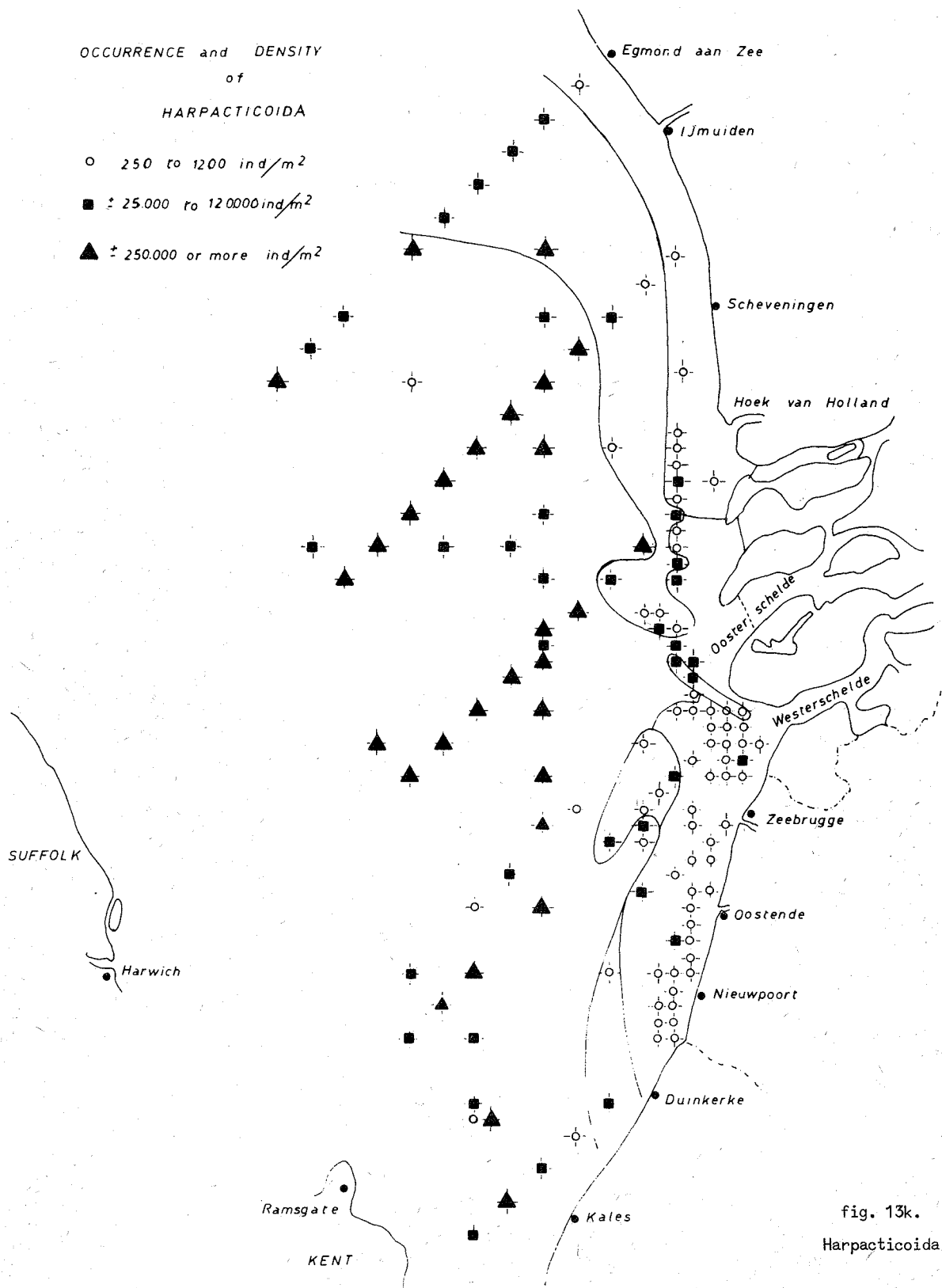


fig. 13k.
Harpacticoida

OCCURRENCE
of
OSTRACODA

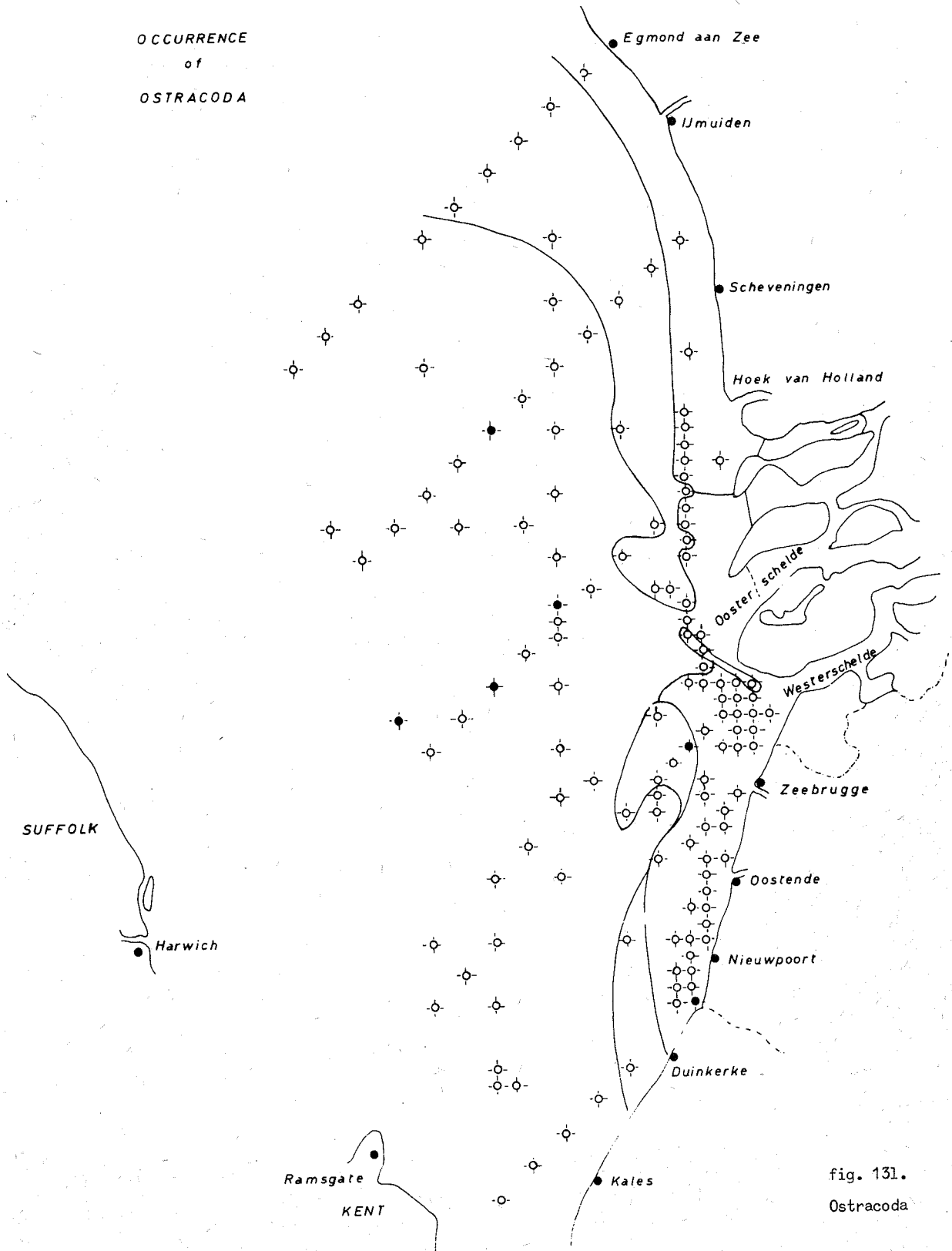


fig. 131.
Ostracoda

OCCURRENCE
of
HALACARIDA

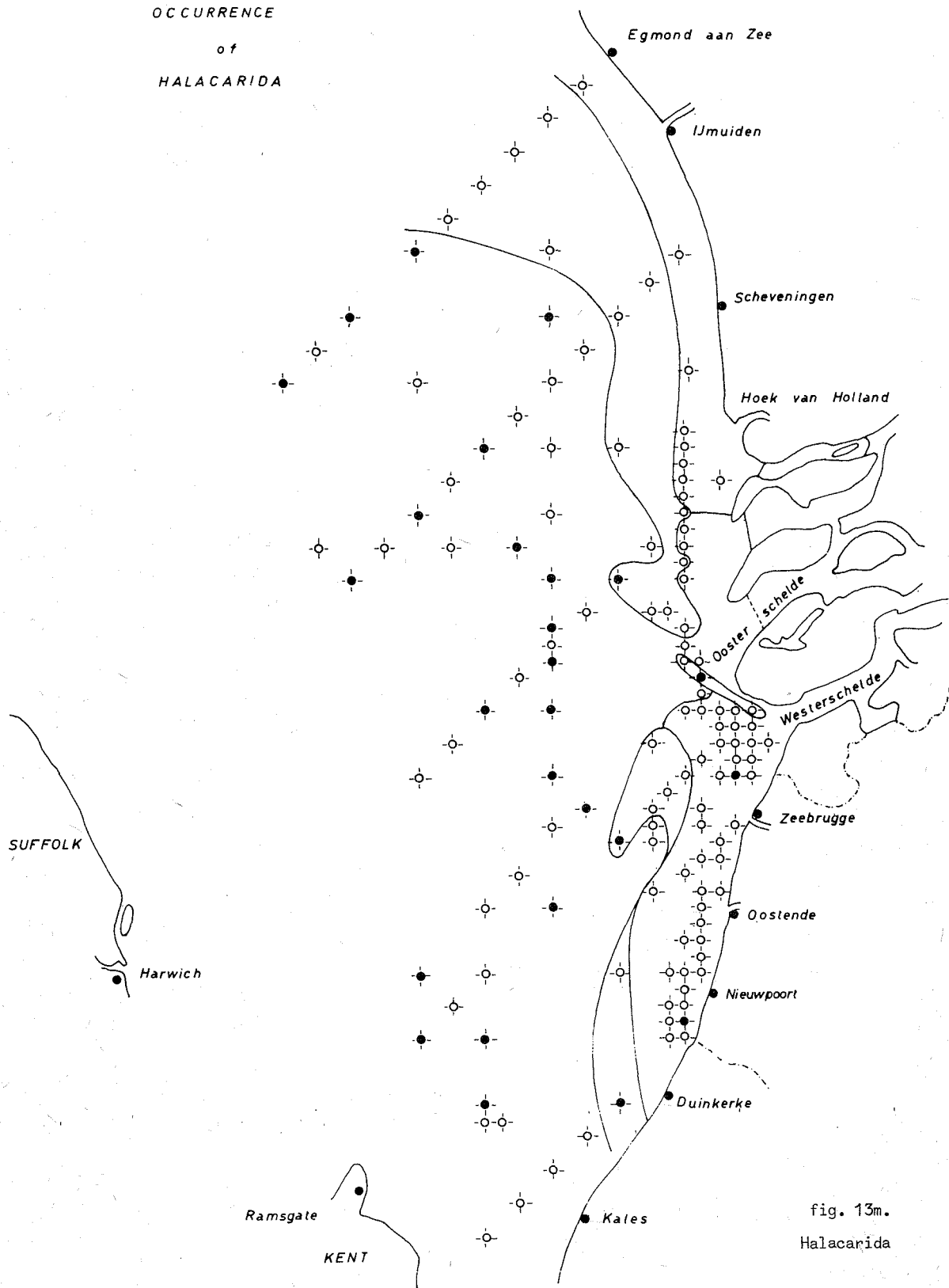


fig. 13m.
Halacarida

tabel 10. Schommelingen in de densiteit zullen samen met de schommelingen in de biomassa besproken worden.

Tabel 11

Gemiddelde densiteit van de meiobenthische taxa over alle stalen

	Zone A	Zone B	Zone C	Gem.
Hydrozoa	0	477	1138	938
Turbellaria	579	6889	20915	17149
Gastrotricha	0	1273	6500	5277
Nematoda	1198200	1071450	962950	1001030
Polychaeta	224	8713	10882	9025
Archiannelida	12	2461	4649	3889
Oligochaeta	2	136	1539	1221
Bivalvia	48	488	2566	2065
Harpacticoida	1808	105900	62850	59890
Halacarida	9	216	1072	863
TOTAAL	1198900	1198011	1075100	1101200

De gemiddelde densiteit over alle stalen bedraagt (ind./m²) in tabel 11. Uit deze tabel blijkt dat de totale densiteit zeer weinig verschilt van zone tot zone. De nematoden zijn uitgesproken dominant, gevolgd door de Harpacticoida en de Turbellaria.

Tabel 12

Totale densiteit van het meiobenthos per zone en per jaar

	Zone A	Zone B	Zone C	Gem.
1971 (Zomer)	933700	1738800	1640200	1566700
1972	1181600	2735200	1339500	1457800
1973	1261000	774100	852200	892600
1974	1092100	761000	765300*	803300
1975 (Winter)	1129300	622600	718400	757400

* indien nematoden 85 % van de fauna uitmaken.

De totale densiteit van de meiofauna per zone en per jaar wordt weergegeven in tabel 12 (ind./m²).

7.2.- Biomassa

7.2.1.- Bepaling van de biomassa

Om uit de densiteiten de biomassa af te leiden werd het gemiddeld drooggewicht per individu berekend. Dit gebeurde op een verschillende manier naargelang de systematische groep.

7.2.1.1.- Harpacticoida

De meest voorkomende soorten werden gewogen. Het aantal gewogen individuen varieert van 20 tot 300 naargelang de soort.

Halectinosoma herdmanni : 2,23 µg

Halectinosoma herdmanni : ♀ met eieren (gem. 12,3 eieren) : 5,20 µg

Halectinosoma sarsi : 8,40 µg

Canuella perplexa : 4,45 µg

Leptastacus laticaudatus : 0,23 µg

Ameira cf. *pusilla* : 0,21 µg

Arenopontia curvicauda : 0,23 µg

Arenosetella germanica : 0,63 µg

Psammotopa phyllosetosa : 1,32 µg .

Van andere soorten werd het gewicht geschat rekening houdend met de lengte en de vorm.

De biomassa's van elke soort voorkomend in één representatief station per zone in elk van de drie zones (M01 in zone A, M11 in zone B en M20 in zone C) werden bepaald aan de hand van de hierboven gegeven individuele biomassa's. De gemiddelde jaarlijkse densiteiten en biomassa's werden gesommeerd over het aantal soorten en het quotiënt van deze sommen geeft ons het individueel gemiddeld gewicht van een "typische" harpacticoid uit elk van de drie zones (zie tabellen 13, 14, 15) :

Tabel 13

Bepaling van het individueel gewicht van een gemiddelde harpacticofide uit zone A door bepaling van gemiddelde densiteit en gemiddelde biomassa van de gemeenschap

	1-74	3-74	4-74	5-74	6-74	9-74	10-74	12-74	1-75	2-75
<i>Pseudobrydya bedutina</i> (1,5 µg)										
N/m ²	178	444,4	889	173		580				
µg/m ² (dry weight)	267	666	1333,5	267		870				
<i>Halectinosoma herdmanni</i>										
N/m ² (2,23 µg)	178		3556	533	670	1451			1084	
µg/m ²	396,9		7929,8	1183	1494,1	3255,7			2417,3	
<i>Halectinosoma sarsi</i> (8,4 µg)										
N/m ²	178		1778		670	2321	290		1084	542
µg/m ²	1495,2		14935,2		5628	5175,8	2436		9105,6	4552,8
<i>Canuella perplexa</i> (4,45 µg)										
N/m ²						2031	290	542	542	
µg/m ²						9037,9	1290,5	2411,9	2411,9	
<i>Microarthridion littorale</i>										
N/m ² (2,0 µg)						290				
µg/m ²						580				
<i>Dietylopoitia vulgaris</i> (2,0 µg)										
N/m ²				355,5	1341					
µg/m ²				711	2682					
<i>Paraleptastacus espinulatus</i>										
N/m ² (0,25 µg)										
µg/m ²										
<i>Leptastacus laticaudatus</i>										
N/m ² (0,25 µg)			889							
µg/m ²			222,2							
<i>Enhydraosoma propinquum</i>										
N/m ² (1,2 µg)							2902	542		
µg/m ²							3482,4	650,4		
<i>Bulbamphiascus imus</i> (2,0 µg)										
N/m ²							290			
µg/m ²							580			
<i>Typhlamphiascus sp.</i> (2,0 µg)										
N/m ²										
µg/m ²										
<i>Juveniles</i> (1,2 µg)										
N/m ²			2667	178						
µg/m ²			3200,4	213,6						
Density (N/m ²)	534	444	9779	1244	2681	6673	3772	1084	2710	542
Biomass (µg/m ²)	2159,14	666	27621	2380,1	9804,1	18899,5	7788,9	3062,3	13934	4552,8

Mean density : 2946 N/m²

Mean Biomass : 7846 µg/m²

zone A : 3,08 µg

zone B : 1,04 µg

zone C : 0,35 µg .

Deze gemiddelden werden gebruikt bij alle verdere biomassaberekeningen uitgaande van totale densiteiten van harpacticoiden in de verschillende stations.

Tabel 14

Bepaling van het individueel gewicht van een gemiddelde harpacticoïde uit zone B
door bepaling van gemiddelde densiteit en gemiddelde biomassa van de gemeenschap

	4-73	6-73	9-73	4-74	5-74	6-74	1-75	2-75	4-75	6-75
<i>Ectinosoma dentatum</i> (2,2 µg)										
N/m ²					180					
µg/m ²					396					
<i>Halectinosoma sarsi</i> (8,4 µg)										
N/m ²		360	1060			2000	550			
µg/m ²		3024	8904			16800	4620			
<i>Halectinosoma herdmanni</i> (2,23 µg)										
N/m ²		1600	3300	180		670	1100	5500	1300	550
µg/m ²		3568	7359	401,4		1494,1	2453	12265	2899	1226
<i>Halectinosoma propinquum</i> (2,23 µg)										
N/m ²									550	
µg/m ²									1226,5	
<i>Arenosetella germanica</i> (0,63 µg)										
N/m ²				360			1100		3800	
µg/m ²				226,8			693		2394	
<i>Pararenosetella leptoderma</i> (0,63 µg)										
N/m ²								1100	3100	
µg/m ²								693	1953	
<i>Canuella perplexa</i> (4,45 µg)										
N/m ²		360	360							
µg/m ²		1602	1602							
<i>Microarthridion littorale</i> (2,0 µg)										
N/m ²		180				670			440	
µg/m ²		360				1340			880	
<i>Dactylopodia vulgaris</i> (2,0 µg)										
N/m ²					535	6000	550		440	1600
µg/m ²					1070	1200	1100		880	3200
<i>Leptastacus laticaudatus</i> (0,23 µg)										
N/m ²	890	180	180	2000	710		1600	550	2200	9300
µg/m ²	204,7	41,4	41,1	460	163,3		368	126,5	506	2139
<i>Paraleptastacus espinulatus</i> (0,25 µg)										
N/m ²	1780	2300	3000	3600	2000		1100	550		
µg/m ²	445	575	750	900	500		275	137,5		
<i>Arenocaris bifida</i> (0,6 µg)										
N/m ²	180		180	360	360			550	1100	
µg/m ²	108		108	216	216			330	660	
<i>Evansula incerta</i> (0,6 µg)										
N/m ²				180					550	
µg/m ²				108					330	
<i>Psammotopa phyllosetosa</i> (1,32 µg)										
N/m ²	180			180					1100	
µg/m ²	237,6			237,6					1452	
<i>Ameira</i> sp. A (0,23 µg)										
N/m ²										
µg/m ²										
<i>Ameira</i> sp. B (1,0 µg)										
N/m ²		1780								
µg/m ²		1780								
Juveniles (0,6 µg)										
N/m ²	535	3600	1600	3300	535	670	1600		9300	2200
µg/m ²	321	2160	960	1980	321	402	960		6000	2200
Density	3565	11070	9680	10160	4320	10010	7600	8250	23880	13650
Biomass	1316,5	13820,4	19724,4	4529,8	2666,3	21236,1	1046,9	13552	19288,5	8765,5

Mean density : 10703 N/m² (4-74 + 4-75)

Mean biomass : 10386 µg/m² (4-74 + 4-75)

Tabel 15

Bepaling van het individueel gewicht van een gemiddelde harpacticoïde uit zone C door bepaling van gemiddelde densiteit en gemiddelde biomassa van de gemeenschap

	5-74	7-74	9-74	11-74	12-74	1-75	2-75	4-75
<i>Halectinosoma propinquum</i> (2,23 µg) N/m ² µg/m ²	640 1427,2		580,3 1294					
<i>Arenosetella germanica</i> (0,63 µg) N/m ² µg/m ²								2167,3 1365,3
<i>Pararenosetella leptoderma</i> (0,63 µg) N/m ² µg/m ²	640 403,2	15700,4 9891,2	580,3 365,5	3362,2 2118,2	596,5 375,7	3091,1 1947,3	8172,4 5148,6	
<i>Ameira</i> sp. A (1,0 µg) N/m ² µg/m ²	1280 294,4	7326,8 1685,1	580,3 133,4	50976,1 11724,5	1193 274,3	3091,1 710,9	5802,6 1334,5	5938,4 1365,8
<i>Ameira</i> sp. B (1,0 µg) N/m ² µg/m ²	1280 294,4					1518,4 349,2	3470,7 798,2	
<i>Leptopontia curvicauda</i> (0,23 µg) N/m ² µg/m ²			580,3 133,4					
<i>Evansula pygmaea</i> (0,6 µg) N/m ² µg/m ²	1280 768	13607 8164,2	290,1 174	10195,2 6117,1		4663,7 2798,2	5802,6 3481,5	2687,4 1612,4
<i>Leptastacus laticaudatus</i> (0,23 µg) N/m ² µg/m ²	9546,6 2386,6	15700,4 3925,1	10156,7 2539,1	78145,3 19536,3	2982,6 745,2	21854,6 5463,6	12758,2 3199,5	4854,7 1213,6
<i>Paraleptastacus espinulatus</i> (0,25 µg) N/m ² µg/m ²	640 160	1046,6 261,6	870,5 217,6		596,5 149,1	4663,7 1165,9	6995,6 1748,9	1603,8 400,9
<i>Psammotopa phyllosetosa</i> (1,32 µg) N/m ² µg/m ²	640 844,8	11513,6 15197,9	2321,5 3064,3	20390 26915,3		1518,4 2004,2	11659,4 15390,4	3771,1 4977,8
<i>Haloschizopera junodi</i> (0,8 µg) N/m ² µg/m ²			580,3 464,2	3362,2 2689,8	596,5 477,2	7809,1 6247,2		
<i>Haloschizopera mathoi</i> (0,8 µg) N/m ² µg/m ²	3182,2 2545,7			3362,2 2689,8				
<i>Juveniles</i> (0,25 µg) N/m ² µg/m ²	7004,4 1751,1	35587,7 8896,9	11607,6 2901,9	84924 21231	2982,6 745,6	32809,1 8202,2	20986,9 5246,7	9211 2302,7
Density	26132	100479	119555	254716	8945	81016	75684	30231
Biomass	10875,4	48022	11287,5	93022	2767,5	28888,7	36348,3	13238,5

Mean density : 87094 N/m²

Mean biomass : 30556,2 µg/m²

7.2.1.2.- Nematoda

Een aantal nematoden werden per soort gewogen :

Sabatieria cupida adult : 3,03 µg

Sabatieria cupida juveniel : 0,49 µg

Richtersia inaequalis : 2,09 µg

Enoploides spec. : 1,10 µg

Chromadoride : 1,10 μg

Araeolaimide : 0,31 μg

Metachromadora spec. : 1,29 μg .

Deze specifiek gewichten werden evenwel niet in de biomassabepalingen van de gemeenschap gebruikt daar de enorme diversiteit van de nematoden accurate schattingen gebaseerd op deze gewichten onmogelijk maakt. In plaats daarvan werd de volgende procedure toegepast : uit 28 stalen afkomstig van de drie zones werden systematisch de eerste honderd nematoden genomen die in het telbakje werden aangetroffen. Het gemiddeld gewicht van deze 100 nematoden werd als representatief voor het staal aanzien. De gemiddelde gewichten van alle stalen per zone en per individu zijn :

zone A : $1,37 \pm 0,35 \mu\text{g}$ (n = 4) $\rightarrow 1,64 \text{ g/m}^2$
zone B : $1,24 \pm 0,18 \mu\text{g}$ (n = 13) $\rightarrow 1,33 \text{ g/m}^2$
zone C : $1,24 \pm 0,17 \mu\text{g}$ (n = 9) $\rightarrow 1,19 \text{ g/m}^2$.

Het geringe verschil tussen zone A en beide andere zones werd niet significant bevonden. Daarom werd voor alle stalen een gemiddeld gewicht van 1,26 μg drooggewicht per individu aangenomen

$1,26 \pm 0,11 \mu\text{g}$ (n = 26) $\rightarrow 1,26 \text{ g/m}^2$.

7.2.1.3.- Polychaeta

Bij de bepaling van het gemiddeld gewicht van meiobenthische polychaeten werd evenals bij de harpacticoiden rekening gehouden met de soortensamenstelling van de gemeenschap. De kleinste, dominante mixobenthische larven in zone A en zone B behoren tot *Anaitides mucosa* (1,6 mm = 6,0 μg ; 2,8 mm = 10,0 μg) , *Eumida sanguinea* (0,5 - 1 mm = 5,0 μg ; 1 - 1,5 mm = 18 μg) en *Lanice conchilega* (3,5 - 4 mm = 74 μg) . Dit geeft voor beide zones een gemiddeld gewicht van 23 μg drooggewicht per individu.

In zone C zijn de dominante interstitiële vormen *Exogone naidina* en *E. hebes* (1,3 mm = 14 μg) en *Hesionura augeneri* (4 mm = 11 μg) . Dit geeft een gemiddeld drooggewicht van 12,5 μg per individu in zone C.

7.2.1.4.- Archiannelida

Polygordius spec. : 5,0 μg

Saccocirrus spec. : 11,5 μg

Protodriloides spec. en juveniele *Protodrilus* : 3,0 μg .

7.2.1.5.- Andere taxa

Deze werden per groep gewogen :

Hydrozoa (*Halammohydra*) : 0,65 μg (?)

Gastrotricha (grote soorten) : 0,22 μg

Turbellaria : 2,35 μg

Oligochaeta : 15,5 μg

Bivalvia (ongeveer 1 mm) : 1,68 μg

Halacarida : 3,0 μg .

7.2.2.- De biomassa per zone en per groep

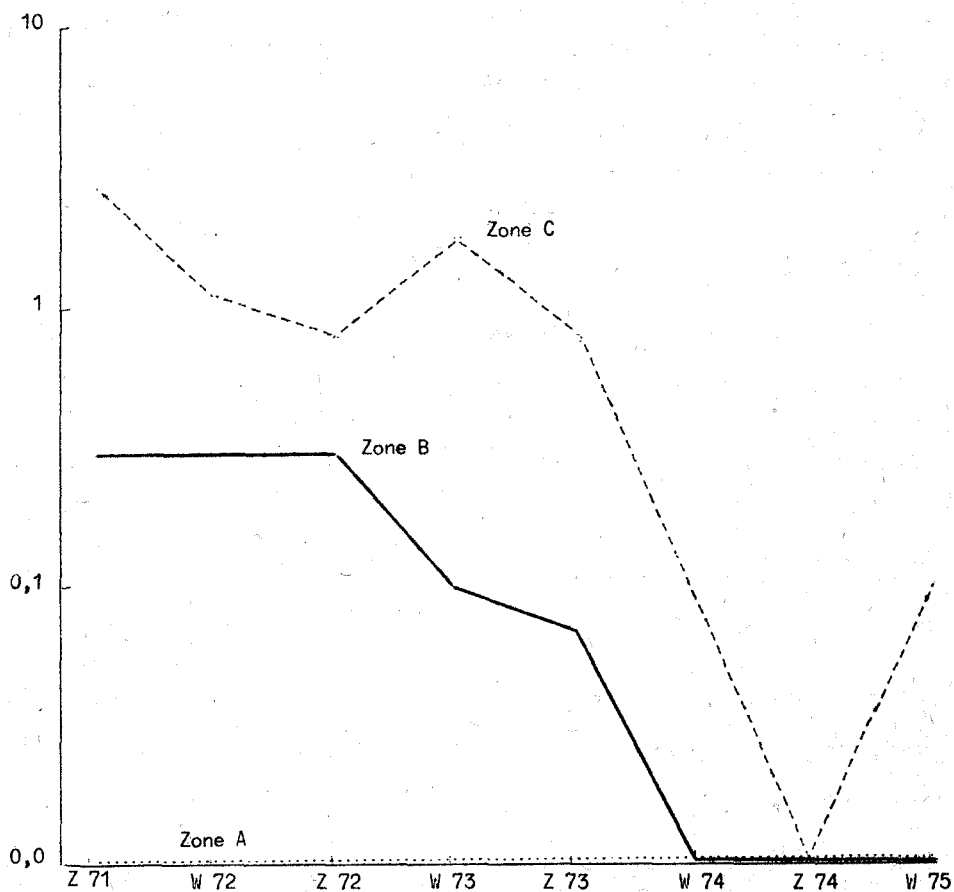


fig. 14a.

Schommelingen van biomassa (mg/m^2) van Hydrozoa per zone gedurende winter- en zomermaanden

Tabel 16

Biomassa van de voornaamste meiobenthische taxa in de verschillende zones

			HYDR	TURB	GASTR	NEM	POL	OLIG	ARCHI	BIV	HARP	HALAC
1971	Zomer	Zone A	-	-	-	1169,4		-	-	1,4	11,2	-
		Zone B	0,3	25,1	0,3	2084,4	248,7	0,7	21,3	3,1	58,2	0,1
		Zone C	0,3	63,5	1,0	1562,7	570,9	6,0	54,6	1,3	107,9	1,8
1972	Winter	Zone A	-	3,0	-	1809,2	7,8	-	-	0,03	4,6	-
		Zone B	0,3	21,5	0,6	1945,0	58,9	1,3	35,1	0,9	26,4	3,2
		Zone C	1,1	89,8	3,2	1817,9	313,4	11,6	45,4	6,8	69,2	7,3
	Zomer	Zone A	-	7,2	-	1152,9	20,1	-	0,6	1,1	13,8	0,09
		Zone B	0,8	16,9	0,5	1361,7	86,6	1,2	11,2	0,1	49,2	0,3
		Zone C	0,3	24,4	0,2	1016,3	92,2	1,1	9,2	0,8	40,5	1,09
	Winter	Zone A	-	-	-	1909,8	7,4	-	-	-	0,8	-
		Zone B	0,1	3,1	-	815,7	18,7	-	3,5	0,3	4,6	-
		Zone C	1,8	22,5	2,3	835,3	161,7	59,0	32,5	5,4	32,5	5,4
1973	Zomer	Zone A	-	-	-	1262,1	-	-	-	-	12,2	-
		Zone B	0,07	20,0	0,05	1091,3	60,5	1,9	13,5	0,3	13,8	-
		Zone C	0,8	33,2	0,3	885,8	159,1	115,5	14,8	11,4	54,6	0,6
	Winter	Zone A	-	-	-	859,3	-	-	-	-	24,8	-
		Zone B	-	10,2	-	681,7	27,6	31,0	13,0	-	32,4	-
		Zone C	?	?	?	890,8	?	?	?	?	?	?
	Zomer	Zone A	-	-	-	1866	-	-	-	-	22,0	-
		Zone B	-	2,6	-	1145,3	106,4	1,6	7,5	-	25,2	-
		Zone C	-	19,2	-	468,7	109,9	21,7	6,0	-	123,7	-
1974	Winter	Zone A	-	-	-	1418,8	4,1	-	-	-	4,4	-
		Zone B	-	5,2	-	766,1	42,4	6,7	5,3	-	11,3	-
		Zone C	0,1	12,5	0,6	796,3	53,7	16,2	6,0	7,1	23,3	0,6

De biomassa van de verschillende taxonomische groepen per zone, berekend als gemiddelde over de winter- en de zomerstalen afzonderlijk, wordt weergegeven in tabel 16 en figuren 14a tot 14j.

7.2.2.1.- Hydrozoa (fig. 14a)

Deze groep ontbreekt in zone A en in zone B vanaf de winter 1974. De biomassa is het grootst in zone C. In de zomer 1974 zijn er geen

Hydrozoa aanwezig op punt M20 dat het enige is uit zone C waarvan de stalen werden verwerkt.

7.2.2.2.- Turbellaria (fig. 14b)

De biomassa van deze groep is het grootst in zone C, kleiner in zone B en het kleinst in zone A. Alleen in 1972 komt de groep in zone A voor. De biomassa's zijn tamelijk stabiel doorheen de tijd.

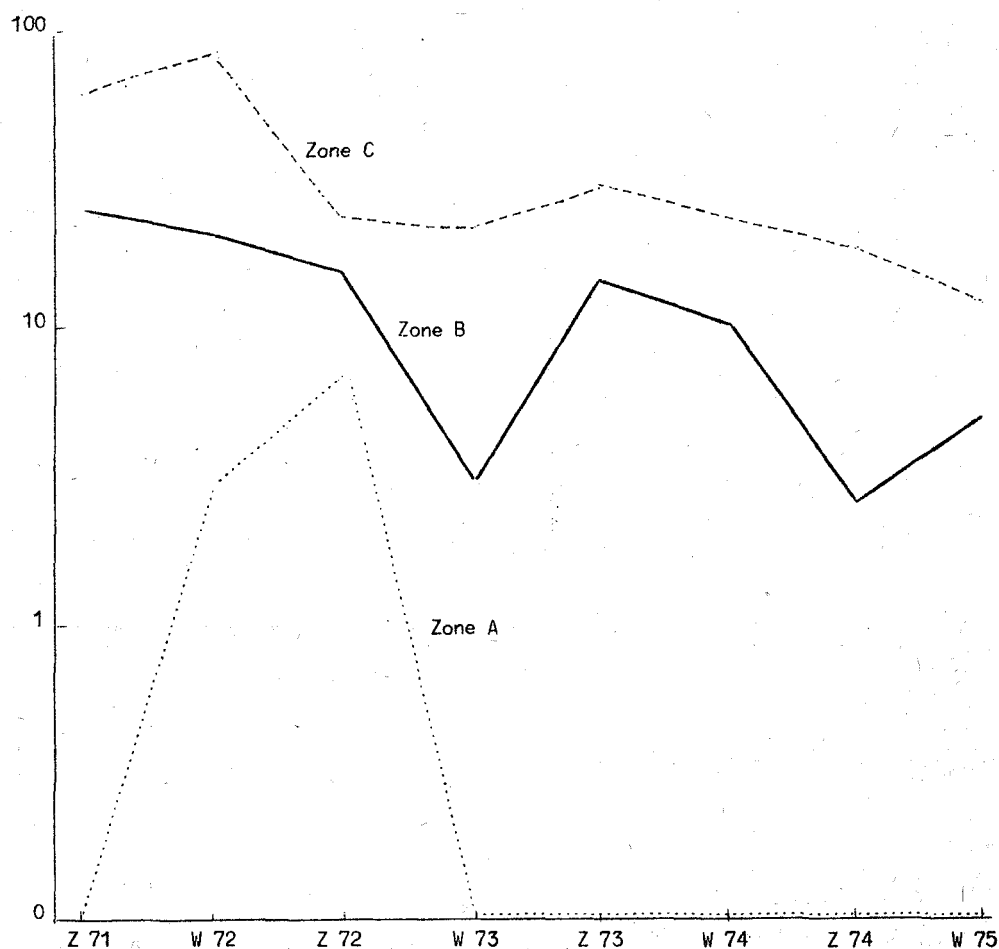


fig. 14b.

Schommelingen van biomassa (mg/m^2) van Turbellaria per zone gedurende winter- en zomermaanden

7.2.2.3.- Gastrotricha (fig. 14c)

De biomassa is het grootst in zone C, waar de groep ontbreekt op punt M20 in de zomer 1974. In zone B komt de groep voor tot en met de zomer 1972 en ontbreekt nadien.

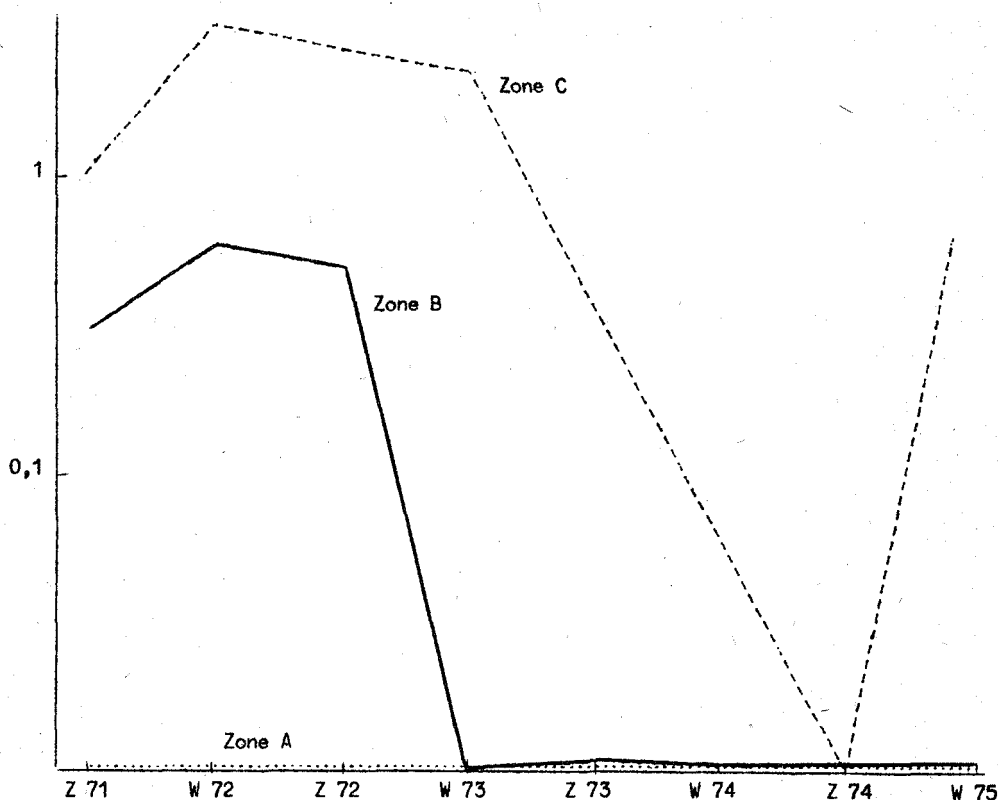


fig. 14c.

Schommelingen van biomassa (mg/m^2) van Gastrotricha per zone gedurende winter- en zomermaanden

7.2.2.4.- Nematoda (fig. 14d)

Dit is de enige groep waarvoor er geen duidelijk verschil bestaat tussen de biomassa's van de verschillende zones. In de laatste jaren blijkt zone A vrijwel steeds de grootste biomassa te vertonen. Schommelingen in de biomassa zijn niet erg uitgesproken. De winterwaarde is wel steeds lager dan de zomerwaarde ervoor.

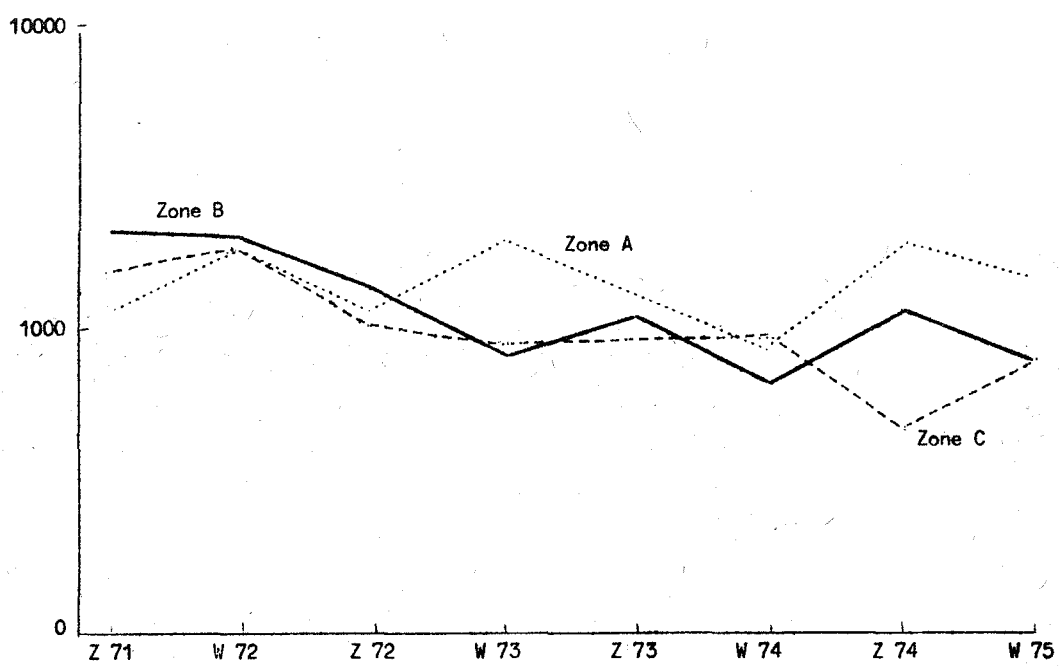


fig. 14d.

Schommelingen van biomassa (mg/m^2) van Nematoda per zone gedurende winter- en zomermaanden

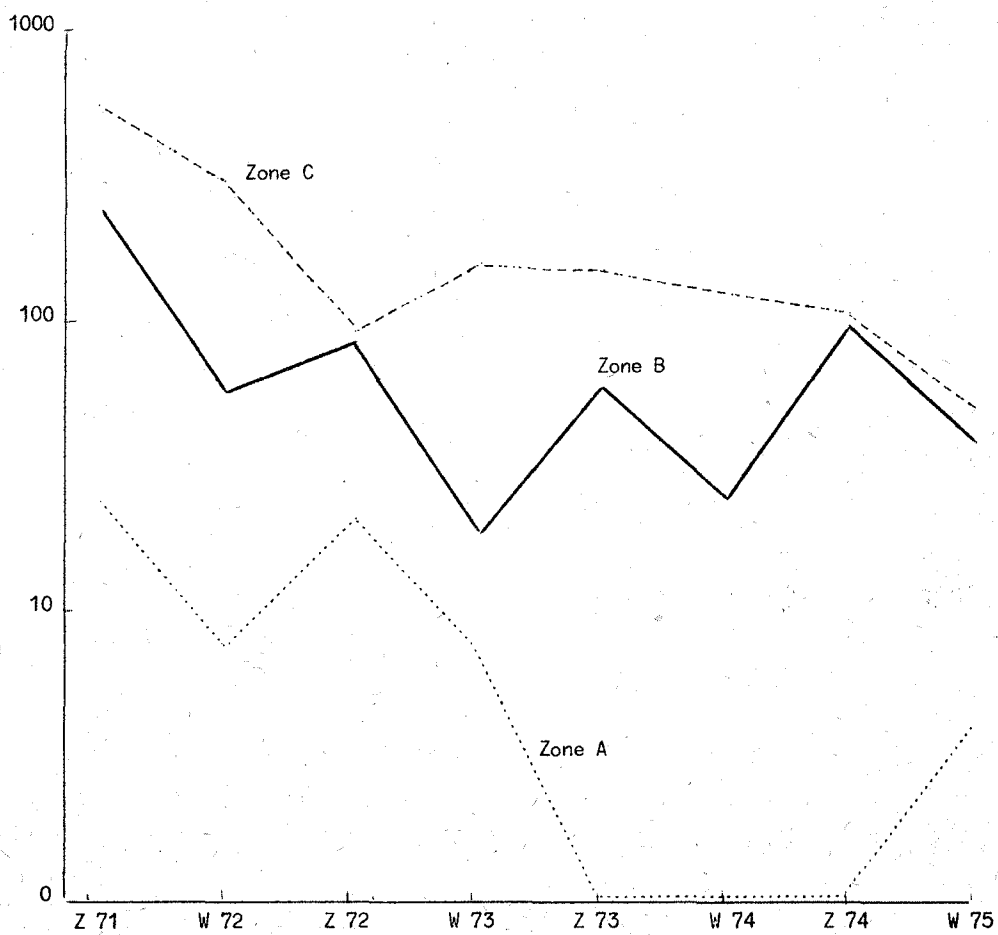


fig. 14e.

Schommelingen van biomassa (mg/m^2) van Polychaeta per zone gedurende winter- en zomermaanden

7.2.2.5.- Polychaeta (fig. 14e)

De biomassa is steeds het grootst in zone C, kleiner in zone B en het kleinst in zone A. De schommelingen zijn het minst uitgesproken in zone C. In zone B zijn de winterwaarden steeds lager dan de zomerwaarden ervoor.

7.2.2.6.- Archiannelida (fig. 14f)

Hier bestaat vrijwel geen verschil tussen de biomassa's van zones B en C. In zone A komt de groep alleen in de zomer 1972 voor, waarbij zich ook hier de vraag stelt of dit beeld geen gevolg is van de meer uitgebreide staalname gedurende dat jaar.

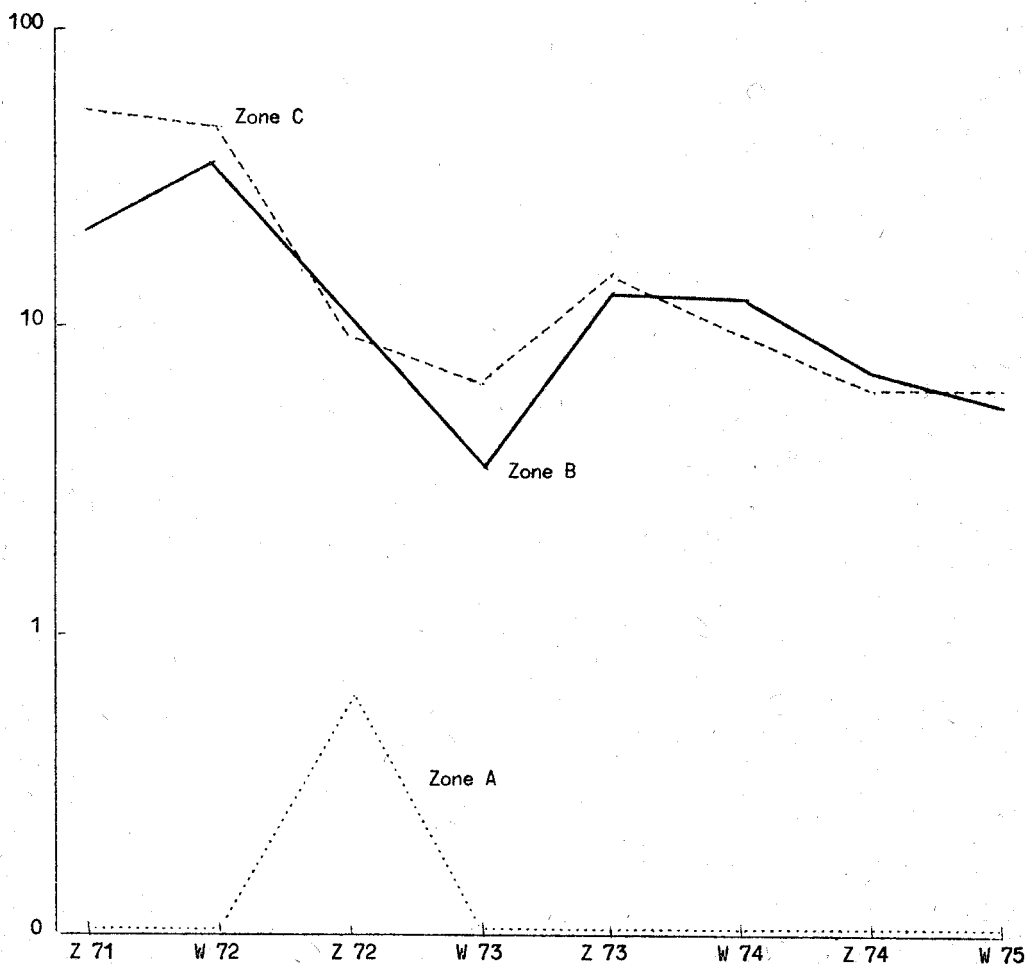


fig. 14f.

Schommelingen van biomassa (mg/m^2) van Oligochaeta per zone gedurende winter- en zomermaanden

7.2.2.7.- Oligochaeta (fig. 14g)

Ook hier is de biomassa het grootst in zone C. In zone A ontbreekt de groep vrijwel altijd. Er zijn zeer uitgesproken schommelingen in de biomassa, zonder duidelijk patroon.

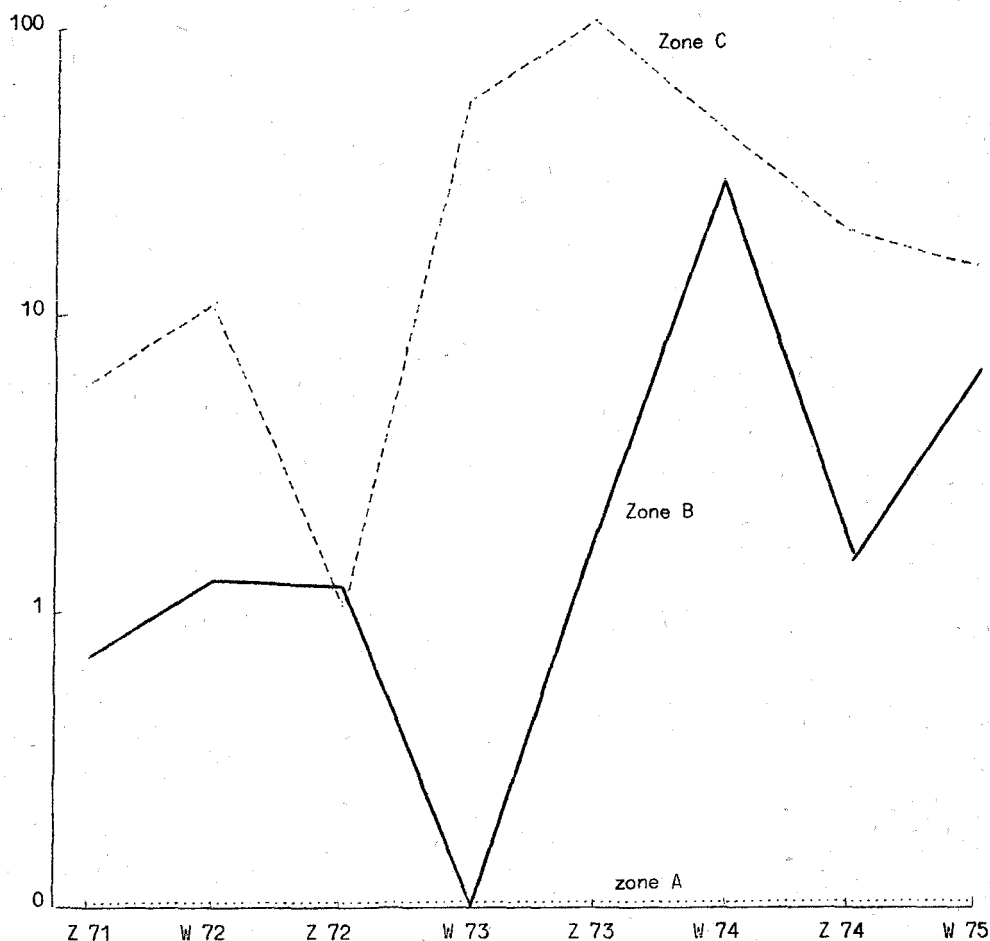


fig. 14g.

Schommelingen van biomassa (mg/m^2) van Archiannelida per zone gedurende winter- en zomermaanden

7.2.2.8.- Bivalvia (meiobenthische) (fig. 14h)

De biomassa is vrijwel steeds het grootst in zone C, kleiner in zone B en het kleinst in zone A. In zone A ontbreekt de groep vanaf de winter 1973, in zone B vanaf de winter 1974. In de zomer 1974 zijn geen Bivalvia aanwezig op punt M20 van zone C.

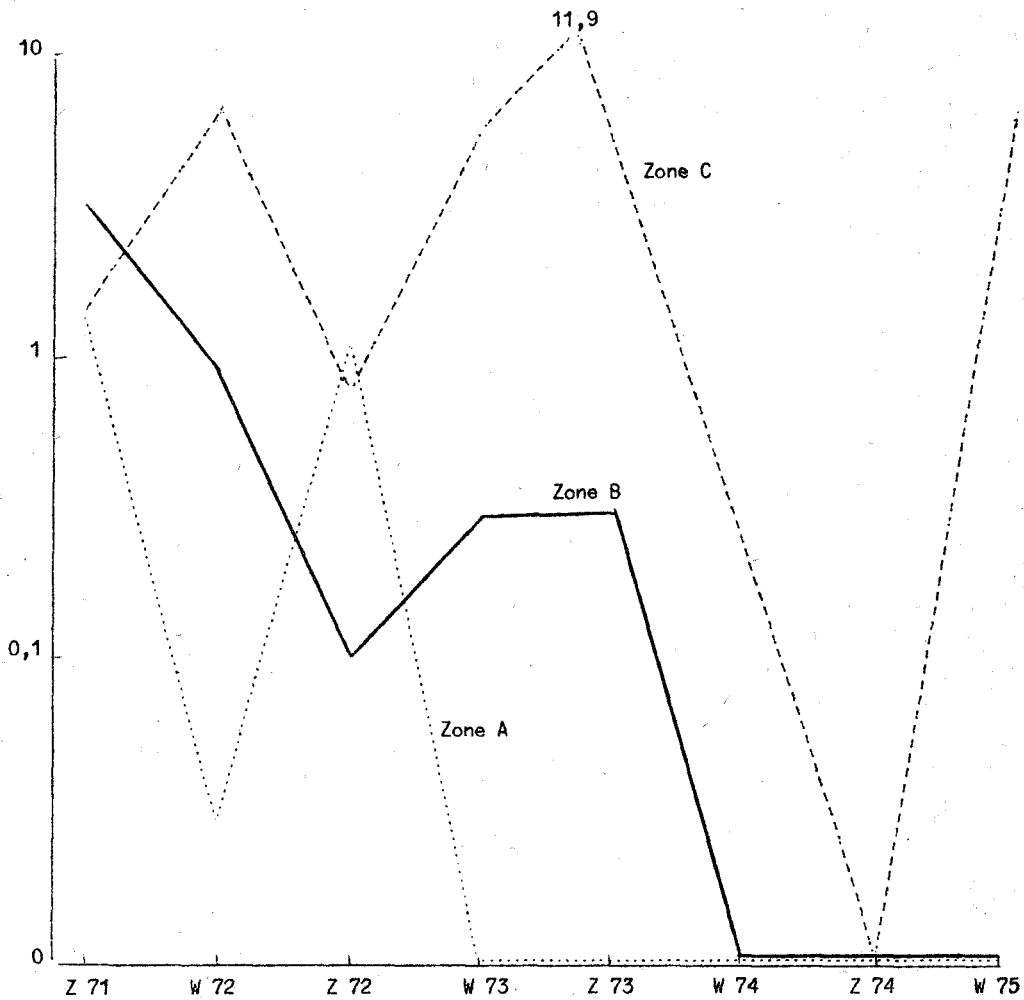


fig. 14h.

Schommelingen van biomassa (mg/m^2) van Bivalvia per zone gedurende winter- en zomermaanden.

7.2.2.9.- Harpacticoida (fig. 14i)

De biomassa is opnieuw het grootst in zone C, kleiner in zone B en het kleinst in zone A, dit ondanks het feit dat de zwaarste soorten in zone A voorkomen. In de zones A en B zijn de schommelingen doorheen de jaren identiek van vorm, in zone C blijkt de groep stabielere biomassa's te vertonen dan in beide andere zones.

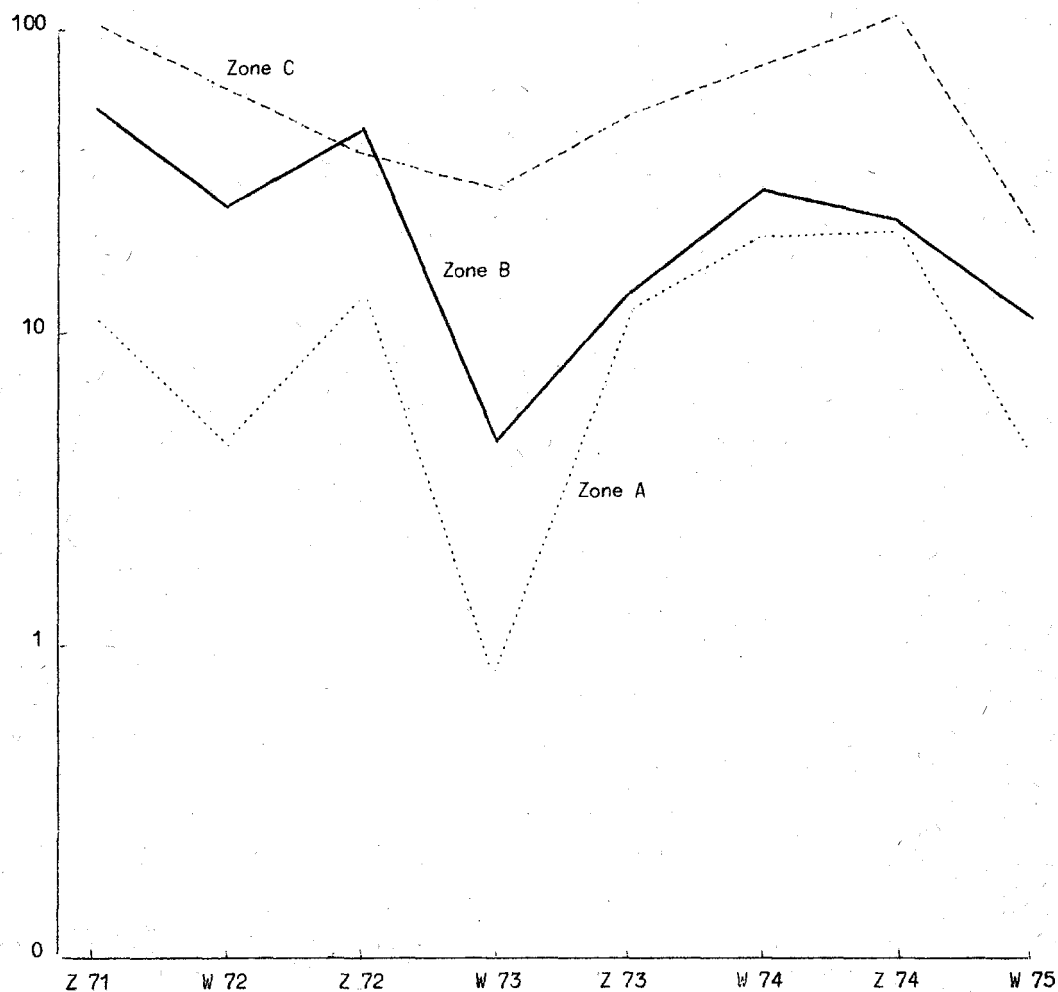


fig. 14i.

Schommelingen van biomassa (mg/m^2) van Harpacticoida per zone gedurende winter- en zomermaanden

7.2.2.10.- Halacarida (fig. 14j)

In deze groep is opnieuw de biomassa het grootst in zone C. In zone A komt de groep alleen voor in de zomer 1972, wat, zoals bij de Archiannelida, een gevolg van de meer uitgebreide staalname gedurende dat jaar kan zijn. In zone B verdwijnt de groep vanaf de zomer 1973.

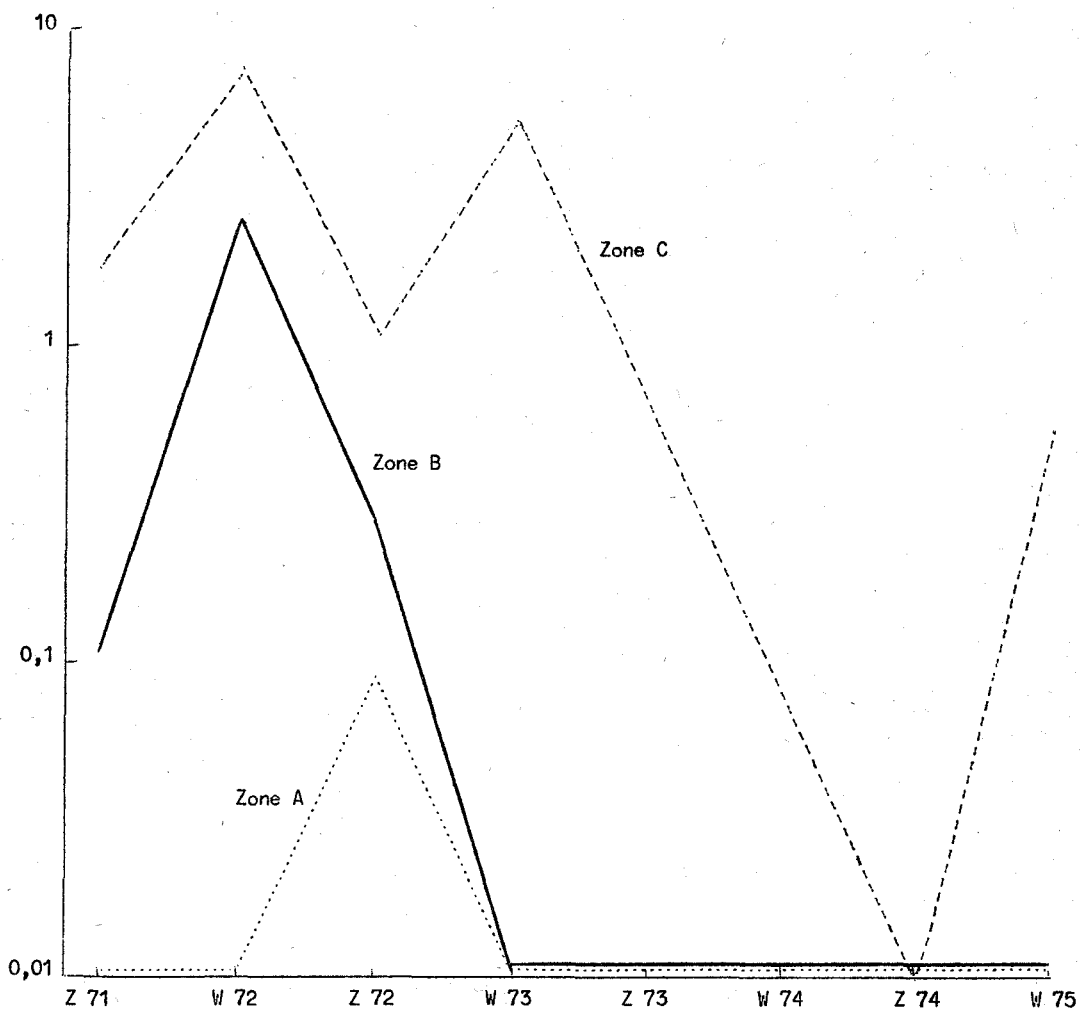


fig. 14j.

Schommelingen van biomassa (mg/m^2) van Halacarida per zone gedurende winter- en zomermaanden

7.2.3.- Totale biomassa van het meiobenthos

De totale biomassa van het meiobenthos per zone en per jaar wordt weergegeven in tabel 17 (mg/m^2). Door het grote overwicht van de nematoden vertoont de totale biomassa van het meiobenthos ongeveer hetzelfde beeld als dat van de nematoden afzonderlijk. Er is vrijwel geen verschil tussen zones B en C. In deze beide zones daalt de biomassa met de tijd, in de kustzone A daarentegen bestaat er een trend naar stijgende biomassa (fig. 15).

Tabel 17

	Zone A	Zone B	Zone C	Gem.
1971 (Zomer)	1206	2442	2370	2240
1972	1510	1811	1773	1746
1973	1596	1024	1217	1243
1974	1386	1042	964*	1022
1975 (Winter)	1427	837	916	969

* indien de nematoden 85 % van de biomassa uitmaken

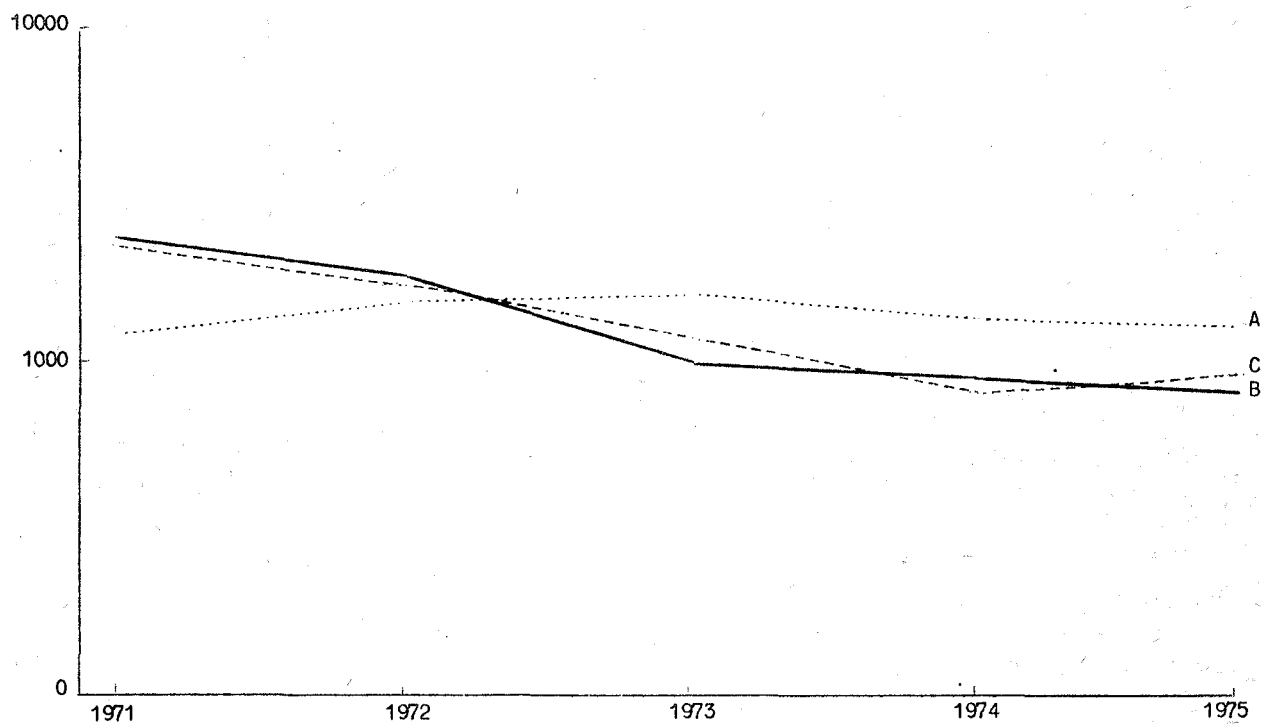


fig. 15.

Schommeling van totale meiobenthische biomassa (mg/m^2) in de drie zones vanaf de zomer 1971 tot de winter 1974-75

7.2.4.- Gemiddelde biomassa van meiobenthische groepen

De gemiddelde biomassa over alle stalen bedraagt (mg/m^2) in tabel 18.

Tabel 18

Gemiddelde biomassa van de meiobenthische taxa over alle stalen

	Zone A	Zone B	Zone C	Gem.
Hydrozoa	0	0,3	0,7	0,6
Turbellaria	1,4	16,2	49,2	40,3
Gastrotricha	0	0,3	1,4	1,2
Nematoda	1507,2 (99 %)	1350,0 (88 %)	1213,3 (74 %)	1261,3
Polychaeta	5,2	108,9	250,3	207,6
Archiannelida	0,1	16,0	30,2	25,3
Olygochaeta	0,03	2,1	23,9	18,9
Bivalvia	0,1	0,8	4,3	3,5
Harpacticoida	5,6	37,1	65,4	52,4
Halacarida	0,03	0,7	3,2	2,6
TOTAAL	1519,5	1532,4	1641,9	1613,6

7.3.- Bespreking van densiteit en biomassa

De gemiddelde densiteit van het meiobenthos zoals die tijdens dit onderzoek in de zuidelijke Noordzee werd aangetroffen vertoont waarden die vergelijkbaar zijn met deze gevonden door andere auteurs in analoge gebieden. Ook de algemene dominantie van de nematoden gevolgd door de harpacticoiden is een verschijnsel dat door vrijwel alle auteurs wordt vermeld.

Van de noordelijke Noordzee vermeldt McIntyre (1964) densiteiten van 1845000 nematoden per m^2 van de Fladen Grounds (- 146 m) en van 853000 nematoden per m^2 van Loch Ewe (- 110 m). Meer zuidelijk vond Stripp (1969) op vijf stations met diepten tussen 16 en 49 m nabij Helgoland tussen 100000 en 1600000 individuen per m^2 . De aantallen waren minimaal rond maart-april, maximaal rond september. De hoogste aantallen werden aangetroffen op twee stations met homogeen fijn zand (1000000 en 1313000 individuen per m^2 in de zomer, 585000 en 911000 individuen per m^2 in de winter). Voor de kust van Northumberland

(- 80 m) vonden Warwick en Buchanan (1970) tussen 184000 en 815000 nematoden per m^2 in zeer fijn zand met een hoog percentage slib.

Van de westkust van Schotland vermelden McIntyre en Murison (1973) tussen 2446000 en 4320000 individuen per m^2 in het sublittoraal op bodems van fijn zand tussen 0 en 7 m diepte. In deze gemeenschap wordt een aanzienlijk deel van de fauna uitgemaakt door interstitiële harpacticoiden, die in onze kustzone volledig ontbreken.

Van de Baltische zee zijn veel gegevens bekend. Zo vonden Scheibel en Noodt (1975) bij Kiel in grof zand 380000 individuen per m^2 , in gemiddeld tot fijn zand 560000 tot 623000 individuen per m^2 , in fijn zand 471000 tot 1478000 individuen per m^2 en in modderbodems 760000 individuen per m^2 . Muus (1967) vond densiteiten rond 1400000 nematoden per m^2 in mesohalien brak water en Arlt (1973) vond gemiddeld 150000 individuen per m^2 in de oligohaliene waters van de Greifswalder Bodden, met maximum in juli en een minimum in april. Meer noordelijk vermelden Nyholm en Olsson (1973) lage densiteiten van 150000 tot 453000 individuen per m^2 uit een estuarium met een substraat van klei of zandige klei van de Zweedse westkust. Elmgren (1975) vond 4000000 individuen per m^2 , waarvan 90 % nematoden, in de Baltische zee nabij de Zweedse kust. In de zuidelijk Finland vonden Elmgren en Ganning (1974) een gemiddelde densiteit van 2195000 individuen per m^2 , waarvan 1540000 nematoden.

Ook de Middellandse zee is de laatste jaren goed onderzocht. Op modderbodems vonden Guille en Soyer (1968) 252000 individuen per m^2 in kustgebieden nabij Banyuls, op diepten van 50 m liep de densiteit terug tot 64000 individuen per m^2 . Latere studies laten evenwel vermoeden dat deze densiteiten te lage schattingen zijn. Zo vond Soyer (1971) in de kustzone (0 - 10 m) een totale densiteit van 604000 individuen per m^2 in de *Canuella perplexa*-*Halectinosoma herdmani* gemeenschap, waaronder 58 % nematoden. Voor de kust van Marseille, in een gepollueerd gebied, vond Vitiello (1968) gemiddeld 256200 individuen per m^2 , waarvan 97 % nematoden. Boucher (1972) vermeldt eveneens

hogere waarden, tot 4480000 individuen per m^2 op 18 m diepte bij Banyuls, waarvan 82 % nematoden. Bovée en Soyer (1974) vonden een gemiddelde van 4949000 individuen per m^2 , waarvan 80 - 93 % nematoden, dit eveneens te Banyuls.

Andere gebieden zijn minder goed onderzocht. Langsheen de Amerikaanse oostkust is vooral het pionierswerk van Wieser (1960) en het onderzoek van Tietjen (1969) te vermelden. Wieser (1960) trof tot 1800000 nematoden per m^2 aan in Buzzard Bay. Tietjen (1969) vond in estuaria langsheen de kust van New England in detritusrijk zand en modder densiteiten tussen 1184000 en 5163000 individuen per m^2 , waarvan gemiddeld 83 % nematoden. In de Zwarte zee vonden Bacescu *et al.* (1965) 421000 nematoden per m^2 . In de Adriatische zee, in een gepolueerd gebied, vonden Marcotte en Coull (1974) tussen 25000 en 525000 individuen per m^2 in de zomer, tussen 215000 en 372000 individuen per m^2 in de winter. Op carbonaatrijke zanden van Bermuda vond Coull (1970) tussen 122000 en 1333000 individuen per m^2 .

Vermelden we tenslotte een aantal onderzoeken uit mesohalien-polyhalien brak water van België waar Heip (1973) maxima van 1263000 harpacticoiden per m^2 aantrof en Smol en Heip (in voorbereiding) een gemiddelde densiteit van 5000000 nematoden per m^2 met maxima rond 9000000 nematoden per m^2 vonden.

Uit al deze onderzoeken blijkt dat de waarden gevonden voor de zuidelijke Noordzee binnen de normaal te verwachten range vallen. Het is nochtans onze mening dat veel van de oudere onderzoeken te lage waarden geven, vooral voor de nematoden, door het gebruik van inefficiënte bemonsterings- en extractietechnieken. Het lijkt ons daarom niet uitgesloten dat karakteristieke densiteiten van het meiobenthos tussen 1×10^6 en 5×10^6 individuen per m^2 zullen blijken te liggen.

Om deze densiteiten om te zetten in biomassa's worden door verschillende auteurs verschillende methoden aangewend. Zo vindt men in de literatuur dan ook zeer uiteenlopende waarden voor gemiddelde gewichten van de taxonomische groepen. In onderstaande tabel worden enige hiervan weergegeven, waarbij zoveel mogelijk in drooggewicht werd omgezet wanneer de

Tabel 19

Individueel gewicht van meiobenthische taxa (μg drooggewicht)

Nematoda	Harpacticoida	Bivalvia	Polychaeta	Turbellaria	
1,5	3,3	6,3	7,5	19,3	Olsson (1975)
0,08	0,2	2,9	-	1,6	Elmgren (1975)
0,09 - 0,048	1,7 - 3,8	-	-	-	Guille & Soyer (1968)
1,2 - 7,5	-	5,1	5,5	-	Tietjen (1969)
2,12	1,23	5,7	6,2	2,0	Coull (1970)
0,2 - 0,4	1,8	5,0	7,0	-	McIntyre (1964)
0,3 - 1,1	1,7	-	-	-	Wieser (1960)
1,7 - 3,1	-	-	-	-	Mare (1942)
0,4	-	-	-	-	Warwick & Buchanan (1970)
0,1 - 1,1	1,33	1,5	0,8	-	Stripp (1969)
1,26	0,33 - 3,08	1,7	12,5 - 23,0	2,35	Deze studie

betreffende auteur dit niet doet. Als omzettingsfaktor wordt $\frac{1}{4}$ voor nematoden en bivalven en $\frac{1}{6}$ voor de andere groepen genomen. Door veel auteurs wordt bij omrekening van vers- naar drooggewicht de faktor $\frac{1}{4}$ die door Wieser (1960) voor de nematoden wordt aangegeven ook op alle andere groepen van het meiobenthos toegepast. Deze waarde is echter zeker te hoog voor de meeste groepen.

Voor Halacarida vermelden Guille en Soyer (1968) tussen 3 en 4 μg drooggewicht per individu, Coull (1970) vindt 1,4 μg per individu, Stripp (1969) geeft 1 μg drooggewicht en wij 3,0 μg drooggewicht per individu.

Uit bovenstaande tabel is het duidelijk dat er vaak enorme verschillen bestaan tussen de schattingen van de verschillende auteurs. Daar alleen de verschillen in de nematoden wezenlijk zullen doorwegen in de schattingen over de biomassa van het meiobenthos zullen wij alleen deze groep bespreken. Vrijwel alle auteurs gebruiken bij het bepalen van het individueel drooggewicht de procedure door Wieser (1960) uiteengezet, waarbij het volume wordt berekend en een gemiddelde densiteit van 1,13

wordt aangenomen. Omrekening naar het drooggewicht gebeurt door gebruik te maken van een faktor $\frac{1}{4}$. Wanneer we aannemen dat een "typische" nematode een breedte heeft gelijk aan $\frac{1}{40}$ van de lengte en we beschouwen het dier als een cylinder, dan is het volume ervan in nl benaderend

$$V = \frac{L^3}{2},$$

indien de lengte in mm wordt gegeven. Een nematode van 1 mm heeft benaderend een volume van 0,5 nl, een nematode van 2 mm benaderend een volume van 4,0 nl. Met een soortelijk gewicht van 1,13 komt dit overeen met een gewicht van benaderend 0,55 μ g versgewicht of 0,14 μ g drooggewicht voor een nematode van 1 mm lengte en een gewicht van 4,4 μ g versgewicht of 1,1 μ g drooggewicht voor een nematode van 2 mm lengte. Met een breedte gelijk aan $\frac{1}{20}$ van de lengte worden deze getallen respectievelijk $V(nl) = 2L^3$ (mm) wat voor een nematode van 1 mm lengte een drooggewicht van 0,55 μ g en voor een nematode van 2 mm lengte een drooggewicht van 4,4 μ g oplevert. Dit voorbeeld maakt duidelijk dat metingen van nematoden al zeer nauwkeurig moeten gebeuren om hieruit betrouwbare gewichten te berekenen.

Omgekeerd kan men berekenen dat met de gewichten van Elmgren (1975) een gemiddelde lengte van 0,34 à 0,54 mm overeenkomt, wat wel aan de lage kant lijkt. Met het gemiddeld gewicht gevonden door Warwick en Buchanan (1970) komt een lengte van 0,59 tot 0,93 mm overeen.

Wanneer men zich deze beperkingen realiseert blijkt de biomassa die door ons gemiddeld in de zuidelijke Noordzee gevonden wordt vergelijkbaar te zijn met deze gevonden door andere auteurs. Zo vonden McIntyre en Murison voor het sublittoraal aan de westkust van Schotland een biomassa van 1092 mg drooggewicht per m^2 voor het meiobenthos, een waarde die door Davies (1975) trouwens wordt overgenomen. De waarden van Stripp (1969) rond Helgoland liggen beduidend lager dan de onze en variëren tussen 19 en 527 mg drooggewicht. Het lijkt voor ons evenwel geen twijfel dat deze waarden beduidend te laag zijn. De nematodengemeenschap die door Warwick en Buchanan (1970) onderzocht werd vertoont eveneens een lagere biomassa, van gemiddeld 393 mg droogge-

wicht per m^2 , maar deze gemeenschap is niet volledig met de onze vergelijkbaar. Hetzelfde geldt voor de Baltische zee, waar andere taxonomische groepen bij het brakker worden van het water een belangrijke rol gaan vervullen. Elmgren en Ganning (1974) vonden een belangrijk overwicht van Chironomidae met biomassa's van het meiobenthos die gemiddeld 9,5 g versgewicht of benaderend 2,4 g drooggewicht per m^2 bedroegen. Chironomidae ontbreken echter in de Noordzee in de door ons onderzochte habitaten. Elmgren (1975) vond langsheen de Zweedse kust een biomassa van dezelfde grootteorde als deze door ons gevonden : benaderend 1,5 g drooggewicht per m^2 . In de Middellandse zee vond Soyer (1971) in de kustzone (*Canuella perplexa*-*Halectinosoma herdmanni* gemeenschap) een biomassa van 967 mg drooggewicht per m^2 . Boucher (1972) vindt hogere waarden, tot 3,76 g drooggewicht per m^2 .

Ook andere gegevens vallen in dezelfde grootteorde. Zo vond Wieser (1960) 379 mg drooggewicht per m^2 in Buzzard Bay, Coull (1970) op carbonaatrijke zanden 33 - 259 mg/ m^2 en op slib 1388 mg/ m^2 . We kunnen daarom besluiten dat de gemiddelde waarden in de Noordzee binnen de normale range vallen.

Wat de schommelingen in densiteit en biomassa betreft dienen wij voorzichtig te zijn in onze besluiten. Het is inderdaad zo dat de monsternamen vrij heterogeen gebeurd is. Toch zijn binnen het onderzoek volgende trends waargenomen :

- binnen vrijwel alle groepen is de biomassa het grootst in de zone C, lager in de tussenzone B en het kleinst in de kustzone A. Slechts bij de nematoden is dit niet het geval en blijkt zich de laatste jaren eerder het omgekeerde verschijnsel voor te doen, met de grootste biomassa in de kustzone. Dit is om twee redenen niet onverwacht : door het uitvallen van de meeste groepen vermindert de complexiteit van de trofische niveau's, waardoor het belang van competitie zal verminderen; door toenemende pollutie zal een hoger gehalte organisch materiaal in de bodem terechtkomen waardoor grotere *standing crops* kunnen in stand worden gehouden. Daar de nematoden het grootste deel van de biomassa uitmaken komt het grote kwalitatieve verschil tussen de verschillende zones niet naar voren in de

biomassagegevens. De zeer opvallende trend naar een grotere biomassa in de zone C wordt volledig gemaskeerd. Wij moeten er bovendien de aandacht op vestigen dat de waarden van zone A een gemiddelde waarde is; in deze zone A zijn bepaalde monsterpunten met een zeer lage densiteit waargenomen. Dit kan het gevolg van intoxicatieverschijnselen zijn, maar deze punten werden te infrekwent bemonsterd om meer dan anekdotische conclusie te kunnen leveren.

- Doorheen de jaren blijken bepaalde groepen te verdwijnen uit de zones A en B zonder opnieuw te verschijnen. Wij zijn ons bewust van de onzekerheid rond dit besluit tengevolge van de onvolledige bemonstering. Nochtans menen wij de aandacht op dit fenomeen te moeten vestigen. Turbellaria en Archiannelida zijn in zone A alleen in 1972 aangetroffen. Gastrotricha verdwijnen in zone B vanaf de winter 1973; Hydrozoa en Bivalvia vanaf de winter 1974. Jonge Bivalvia verdwijnen één jaar vroeger, vanaf de winter 1973 uit zone A, en worden nadien niet meer aangetroffen. Halacarida waren in zone B in 1971 aanwezig, maar verdwijnen daar vanaf de winter 1971.

- Doorheen de jaren is er een duidelijke trend naar vermindering van de biomassa in zones B en C. Hier geldt opnieuw dat de waarden van de verschillende jaren niet helemaal vergelijkbaar zijn en dat onze besluiten daarom niet rigoureus kunnen zijn. Toch verdient het verschijnsel aandacht, temeer dat daar waar dit onderzocht werd blijkt dat meiofaunagemeenschappen doorgaans relatief stabiel zijn in de tijd [Warwick en Buchanan (1971), McIntyre en Murison (1973)].

8.- Produktie (fig. 16)

Produktie wordt hier gedefinieerd als het gedeelte van het geassimileerde voedsel dat behouden wordt en geïncorporeerd in de biomassa van het organisme, met uitzondering van de geslachtsprodukten. Produktie komt dus *grosso modo* overeen met groei. De produktie van een populatie is de

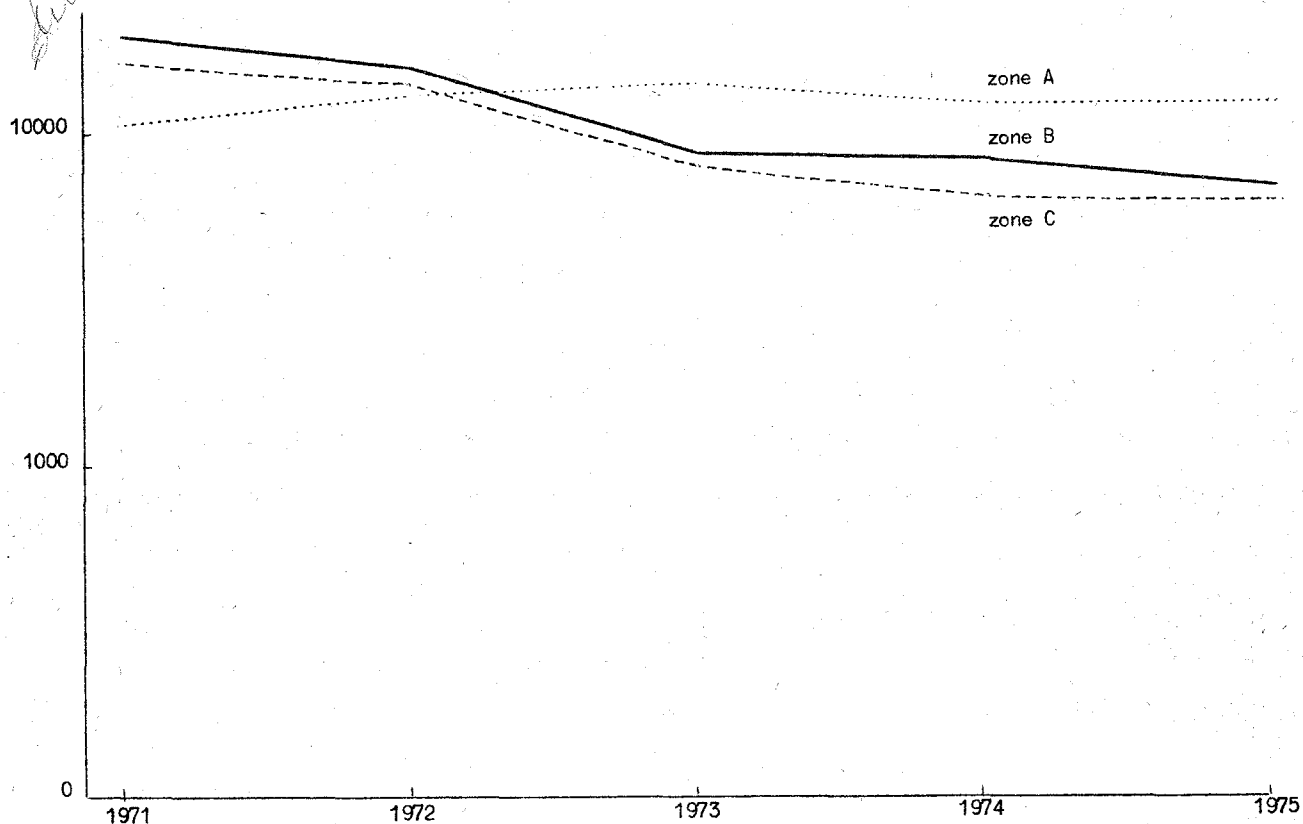


fig. 16.

Schommeling van de produktie in de drie zones vanaf de zomer 1971 tot de winter 1974-75

som van de produkties der individuen die ertoe behoren, hierbij inbegrepen deze die uit de populaties verdwenen gedurende het beschouwde tijdsinterval.

Over de produktie van het meiobenthos is vrijwel niets bekend. Gerlach (1971) vatte de bekende gegevens samen en stelde dat drie generaties jaarlijks en een *turnover* van drie per generatie de best mogelijke schatting van een *turnover* $\frac{P}{B} = 9$ per jaar voor het meiobenthos als geheel oplevert. Wij zullen in onze berekeningen deze faktor negen gebruiken in die gevallen waar niets bekend is over de levenscyclus van het betreffende organisme. Dit is het geval voor de Halacarida, Turbellaria,

Hydrozoa, Gastrotricha, Nematoda en de interstitiële Harpacticoida (zone C). De jonge Mollusca werden buiten beschouwing gelaten vanwege de lage biomassa. Voor de Archiannelida, Oligochaeta en Polychaeta werd een veel lagere faktor $\frac{P}{B} = 1,5$ gebruikt (Govaere, pers. med.). Voor de endobenthische Harpacticoida werd $\frac{P}{B} = 15$ genomen. Deze laatste is een gemiddelde waarde berekend voor de brakwatersoort *Tachidius discipes* door Heip (in voorbereiding).

Tabel 20

Productie van de voornaamste meiobenthische taxa per zone en per jaar

			HYDR	TURB	GASTR	NEM	POL	OLIG	ARCHI	BIV	HARP	HALAC
1971	Zomer	Zone A	-	-	-	10524,6	36,6	-	-	1,4	168	-
		Zone B	2,7	225,9	2,7	18759,6	373,05	1,05	31,9	3,1	698,4	0,9
		Zone C	2,7	571,5	9,0	14064,3	856,3	9	81,7	1,3	971,1	16,2
1972	Winter	Zone A	-	27	-	16282,8	11,7	-	-	0,03	69	-
		Zone B	2,7	193,5	5,4	17505	88,3	1,9	52,6	0,9	316,8	28,8
		Zone C	9,9	808,2	28,8	16361,1	470,1	17,4	68,1	0,8	622,8	65,7
	Zomer	Zone A	-	64,8	-	10376,1	30,1	-	-	1,1	207	0,81
		Zone B	2,7	152,1	4,5	12255,3	129,9	1,8	16,8	0,1	590,4	2,7
		Zone C	7,2	219,6	1,8	9146,7	138,3	1,6	14,5	0,8	364,5	9,8
1973	Winter	Zone A	-	-	-	17188,2	11,1	-	-	-	12	-
		Zone B	0,9	27,9	-	7341,3	28,05	-	5,25	0,3	55,2	-
		Zone C	16,2	202,5	20,7	7517,7	242,5	88,5	48,7	5,4	292,5	48,6
	Zomer	Zone A	-	-	-	11358,9	-	-	-	-	183	-
		Zone B	0,63	180	0,45	9819	90,75	2,85	20,25	0,3	165,6	-
		Zone C	7,2	298,8	2,7	7972,2	238,6	173,2	22,2	11,4	491,4	5,4
1974	Winter	Zone A	-	-	-	7733,7	-	-	-	-	372	-
		Zone B	-	91,8	-	6135,3	41,4	46,5	19,5	-	388,8	-
		Zone C	-	-	-	80172	-	-	-	-	-	-
	Zomer	Zone A	-	-	-	16794	-	-	-	-	330	-
		Zone B	-	23,4	-	10307,7	159,6	2,4	11,2	-	302,4	-
		Zone C	-	172,8	-	4218,3	164,8	32,5	9	-	1113,3	-
1975	Winter	Zone A	-	-	-	12769,2	6,15	-	-	-	66	-
		Zone B	-	46,8	-	6894,9	63,6	10,05	7,98	-	135,6	-
		Zone C	0,9	112,5	5,4	7166,7	80,5	80,5	9,0	7,1	209,7	0,4

Door gebruik te maken van een $\frac{P}{B}$ -verhouding is het mogelijk een schatting te bekomen van de produktie aan de hand van de gevonden bio-massawaarden. Deze schatting is uiteraard onderhevig aan dezelfde onnauwkeurigheden als de premissen waarop zij steunt en levert niet veel meer dan een grootteorde. Het is nochtans het verst dat wij kunnen gaan bij de huidige stand van de kennis van de levenscyclus van meiobenthische organismen.

In tabellen 20 en 21 wordt de produktie van de afzonderlijke groepen per zone en per jaar en de totale produktie per zone en per jaar van het

Tabel 21

Produktie van het totale meiobenthos per zone en per jaar

		1971 (Z)	1972	1973	1974	1975 (W)
Zone A	g/m ²	10,73	10,53	14,40	12,61	12,84
	g C/m ²	4,29	5,41	5,76	5,04	5,14
	g N/m ²	0,86	1,08	1,15	1,01	1,03
Zone B	g/m ²	20,01	15,67	10,01	8,77	7,16
	g C/m ²	8,00	6,27	4,00	3,51	2,86
	g N/m ²	1,60	1,25	0,80	0,70	0,57
Zone C	g/m ²	16,57	13,37	8,85	6,86	7,62
	g C/m ²	6,63	5,35	3,54	2,74	3,05
	g N/m ²	1,33	1,07	0,71	0,55	0,61

hele meiobenthos gegeven. Bij de berekening van de totale produktie werd benaderend 1 g versgewicht gelijkgesteld aan 0,1 g C [Steele (1974)]. Een gemiddelde $\frac{C}{N}$ verhouding, berekend voor een aantal planktonorganismen, bedraagt $\frac{C}{N} = 5$.

De gemiddelde jaarlijkse produktie van het meiobenthos per zone is zeer overeenstig, tabel 22. Voor het hele gebied bedraagt het gemiddelde, gewogen voor de oppervlakte, 11,08 g drooggewicht/m², d.i. 4,43 g C/m² of 0,88 g N/m².

Tabel 22

Gemiddelde jaarlijkse produktie per zone

	g drooggewicht/m ²	g C/m ²	g N/m ²
Zone A	12,83	5,13	1,02
Zone B	12,36	4,94	0,98
Zone C	10,65	4,26	0,85

Voor de harpacticoïde *Asellopsis intermedia* zijn nauwkeurige gegevens over de samenstelling bekend [Lasker *et al.* (1970)]. Bij deze soort bestaat het drooggewicht voor 33 % uit koolstof en voor 6,8 % uit stikstof. Indien deze cijfers voor het hele meiobenthos zouden gelden, dan zou de produktie 3,61 g C/m².jaar of 0,75 g N/m².jaar bedragen, gemiddeld voor het gehele gebied.

Het grootste aandeel in deze produktie is afkomstig van de nematoden en dit aandeel bedraagt vrijwel steeds meer dan 90 %. Uit enkele laboratoriumexperimenten [Gerlach en Schrage (1971), (1972); Tietjen en Lee (1972), (1973); Hopper *et al.* (1973); Heip *et al.* (in voorbereiding)] blijkt dat de generatietijd bij deze organismen kan variëren van enkele dagen tot een jaar; daar vrijwel niets bekend is over het aantal generaties en de reproductiesnelheid van deze organismen in hun natuurlijke omgeving, moeten we opnieuw benadrukken dat onze schattingen slechts een grootheid aangeven en niet als korrekte gegevens kunnen geïnterpreteerd worden. De studie van de dynamica van nematodenpopulaties en hun rol in het marien ecosysteem staat nog in het beginstadium. In de toekomst dient nog belangrijk werk te gebeuren om ons een juist inzicht te verschaffen over de zonder twijfel essentiële rol die de nematoden spelen, vooral in ondiep water als de Noordzee, in processen zoals nutriëntregeneratie waardoor de uiteindelijke produktiviteit van het hele mariene ecosysteem wordt bepaald.

Referenties

ARLT, G., (1973). Vertical and horizontal microdistribution of the meiofauna in the Greifswalder Bodden, *Oikos suppl.* 15, 105.

AX, P., (1951). Die Turbellarien des Eulitorals der Kieler Bucht, *Zool. Jb. (Syst.)*, 80, 277.

BACESCU, M., GOMOIU, M.T., BODEANU, N., PETRAN, A., MULLERS, G. en STANESCU, (1965). Recherches écologiques sur les fonds sablonneux de la mer Noire (côte roumaine), *Trav. Mus. Hist. nat. Gr. Antipa* 5, 33.

BARNETT, P.R.O., (1968). Distribution and ecology of Harpacticoid Copepods of an intertidal mudflat, *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 53, 177.

BOADEN, P.J.S., (1963). The interstitial fauna of some North Wales Beaches, *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 43, 76.

BOVEE, F. de, SOYER, J., (1974). Cycle annuel quantitatif du meiobenthos des vases terrigènes côtières, Distribution verticale, *Vie et Milieu*, 24, 141.

BOUCHER, G., (1972). Distribution quantitative et qualitative des Nématodes d'une station de vase terrigène côtière de Banyuls-sur-mer, *Cah. Biol. Mar.*, 13, 457.

BREGNBALLE, F., (1961). Plaice and flounder as consumers of the microscopic bottom fauna, *Meddr Danm. Fisk. -og Havunders*, 3, 133.

BRENNING, U., (1973). The distribution of littoral nematodes in the Wismarbuch, *Oikos suppl.*, 15, 98.

CLAUSEN, C., (1971). Interstitial Cnidaria : Present status of their systematics and ecology, in N.C. Hulings (1971), 1.

COULL, B.C., (1970). Shallow water meiobenthos of the Bermuda Platform, *Oecologia*, 4, 325.

COULL, B.C., (1973). Estuarine meiofauna : a review : Trophic relationships and microbial interactions, in L.H. Stevenson en R.R. Colwell (1973), 499.

COULL, B.C. en HERMAN, S.S., (1970). Zoogeography and parallel level-bottom communities of the meiobenthic Harpacticoida (Crustacea Copepoda) of Bermuda, *Oecologia*, 5, 392.

DECRAEMER, W., (1972). *Vergelijkende studie van Nematoden-faunas uit de Noordzee*, Licentiaatsverhandeling RUG.

DEGADT, D., (1973). *Bijdrage tot de faunistiek van de Turbellaria in de Noordzee*, Licentiaatsverhandeling RUG.

EHLERS, U., (1972). Systematisch-phylogenetische Untersuchungen an der Familie Solenopharyngidae (Turbellaria, Neorhabdocoela), *Mikro-fauna d. Meeresbodens*, 11, 3.

ELMGREN, R., (1973). Methods of sampling sublittoral soft bottom meio-fauna, *Oikos*, 15, 112.

ELMGREN, R., (1975). Benthic meiofauna as indicator of oxygen conditions in the northern Baltic proper, *Merentutkimuslait. Julk./Havsfor-ninginst. Skr.*, 239, 265.

ELMGREN, R. en GANNING, B., (1974). Ecological studies of two shallow brackish water ecosystems, *Contrib. from the Askø Lab.*, 6, 1.

ELSKENS, I., (1973). Some aspects of the dynamic behaviour of metallic and other pollutants in water column and the associated sectors, in *Math. Modelsea* (1973). Fisheries Improvement and Hydrography Committee, International Council for Exploration of the Sea, E19.

FENCHEL, T., (1969). The ecology of marine meiobenthos; IV. Structure and function of the benthic ecosystem, its chemical and physical factors and the microfauna communities with special reference to the ciliated protozoa, *Ophelia*, 6, 1.

FENCHEL, T., (1970). Studies on the decomposition of organic detritus derived from the turtle grass, *Thalassia testudinum*, *Limnol. Oceanogr.*, 15, 14.

GERLACH, S.A., (1971). On the importance of marine meiofauna for benthos communities, *Oecologia*, 6, 176.

GERLACH, S.A. en SCHRAGE, M., (1971). Life cycles in marine meiobenthos; Experiments at various temperatures with *Monhystera disjuncta* and *Theristus pertenuis* (Nematoda), *Mar. Biol.*, 9, 274.

GERLACH, S.A. en SCHRAGE, M., (1972). Life cycles at low temperatures in some free-living marine Nematodes, *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.*, 14, 5.

GOOSSENS, A., (1975). *Vergelijking van monsternamemethoden in het benthos van de Grevelingen*, Licentiaatsverhandeling RUG.

GRAY, J.S., (1968). An experimental approach to the ecology of the harpacticoid *Leptastacus constrictus* lang, *J. exp. mar. biol. Ecol.*, 2, 278.

GRAY, J.S., (1974). Animal-sediment relationships, *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 12, 223.

GRAY, J.S. en JOHNSON, R.M., (1970). The bacteria of a sandy beach as an ecological factor affecting the interstitial gastrotrich *Turbanella hyalina* Schultze, *J. exp. mar. biol. Ecol.*, 4, 119.

GUILLE, A. en SOYER, J., (1968). La faune benthique des substrats meubles de Banyuls-sur-mer; Premières données qualitatives et quantitatives, *Vie et Milieu*, XIX, 323.

GUILLE, A. en SOYER, J., (1974). Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française; 8. Macrofaune et meiofaune; Rapports quantitatifs et biocénotiques, *Vie et Milieu*, XXIV, 301.

GULLENTOPS, F., (1973). Detrital sedimentology in the Southern Bight of the North Sea, in *Math. Modelsea* (1973). Fisheries Improvement and Hydrography Committee, International Council for Exploration of the Sea, E19.

GULLENTOPS, F., MOENS, M., BASTIN, A., MEEUSSEN, M., (1972). Sedimentological investigation, in *Math. Modelsea*, (1972). Fisheries Improvement and Hydrography Committee, International Council for Exploration of the Sea, E9.

HARGRAVE, B.T., (1970). The utilization of benthic microflora by *Hyal-la azteca* (Amphipoda), *J. Anim. Ecol.*, 39, 427.

HARRIS, R.P., (1972a). The distribution and ecology of the interstitial meiofauna of a sandy beach at Whitsand Bay, East Cornwall, *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 52, 1.

HARRIS, R.P., (1972b). Horizontal and vertical distribution of the interstitial Harpacticoid Copepods of a sandy beach, *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 52, 375.

HARTZBAND, D.J. en HUMMON, W.D., (1974). Sub-community structure in subtidal Meiobenthic Harpacticoida, *Oecologia*, 14, 37.

HEIP, C., (1973). Een populatie-dynamische studie over de benthale Ostracoda en Copepoda van een brakwaterhabitat, Doctoraatsthesis RUG.

HEIP, C. en DECRAEMER, W., (1974). The diversity of nematode communities in the southern North Sea, *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 54, 251.

HEIP, C. en VAN DAMME, D., (1976). De Energieflux doorheen het meiobenthos, Vol. VIII van deze reeks verslagen.

HOPPER, B.E., FELL, J.W. en CEFALU, R.C., (1973). Effect of temperature on life cycles of nematodes associated with the Mangrove (*Rhizophora mangle*) detrital system, *Mar. Biol.*, **23**, 293.

HOPPER, B.E. en MEYERS, S.P., (1967). Follicolous marine nematodes on turtle grass, *Thalassia testudinum* König, in Biscayne Bay, Florida, *Bull. mar. Sci.*, **17**, 471.

HULINGS, N.C. (editor), (1971). Proceedings of the first international conference on meiofauna, *Smithson. Contr. Zool.*, **76**.

JENSEN, P., (1974). *Bijdrage tot de kennis van de nematodenfauna uit een slibrijke en zandrijke zeebodem in de zuidelijke Noordzee*, Licentiaatsverhandeling RUG.

KARLING, T.G., (1965). *Haplopharynx rostratus* Meixner (Turbellaria) mit den Nemertinen verglichen, *Z. Zool. Syst. & Evolutionsforsch.*, **3**, 1.

KUNZ, H., (1951). Marine Harpacticoiden aus dem Küstensand Südwestafrika, *Kieler Meeresforsch.*, **8**, 76.

KUNZ, H., (1971). Verzeichnis der marinen und Brackwasser bewohnenden Harpacticoiden (Crustacea Copepoda) der deutschen Meeresküste, *Kieler Meeresforsch.*, **27**, 73.

LASKER, R., WELLS, J.B.J. en McINTYRE, A.D., (1970). Growth, reproduction, respiration and carbon utilization of the sand-dwelling Harpacticoid Copepod, *Asellopsis intermedia*, *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **50**, 147.

LIE, U. en KELLEY, J.C., (1970). Benthic infauna communities of the coast of Washington and in Puget Sound : Identification and Distribution of the Communities, *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **27**, 621.

MARCOTTE, B.M. en COULL, B.C., (1974). Pollution, diversity and meiobenthic communities in the North Adriatic (Bay of Piran, Yugoslavia), *Vie et Milieu*, **24**, 281.

MARE, M., (1942). A study of a marine benthic community with special reference to the microorganisms, *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **25**, 517.

McCAVE, I.N., (1971). An outline budget for mud in the North Sea, *Nato Science Committee Conference, North Sea Science Working Papers*.

McINTYRE, A.D., (1964). Meiobenthos of sublittoral muds, *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **44**, 665.

McINTYRE, A.D., (1969). Ecology of marine meiobenthos, *Biol. Rev.*, **44**, 245.

McINTYRE, A.D. en MURISON, D.J., (1973). The meiofauna of a flatfish nursery ground, *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **53**, 93.

MEIXNER, J., (1938). Turbellaria (Strudelwürmer); I. (Allgemeiner Teil), *Tierwelt N.-u. Ostsee*, **33**, 1.

MILLS, E.L., (1969). The community concept in marine zoology, with comments on continua and instability in some marine communities : a review, *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **26**, 1415.

MOENS, M., (1973). Suspended matter - Bottom sediments, in Math. Model-sea, (1973). Fisheries Improvement and Hydrography Committee, Council for Exploration of the Sea, E19.

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, *Meddr. Danm. Fisk. og Havunders.*, **5**, 1.

NOODT, W., (1957). Zur Ökologie der Harpacticoidea (Crust. Cop.) des Eulitorals der deutschen Meeresküste und der angrenzenden brackgewässern, *Z. Morph. u. Ökol. Tiere*, **46**, 149.

NOODT, W., (1971). Ecology of the Copepoda, in N.C. Hulings (1971), 97.

NYHOLM, K.G. en OLSSON, I., (1973). Seasonal fluctuations of the meiobenthos in an estuary on the Swedish west coast, *Zoon*, **1**, 69.

OLSSON, I., (1975). On methods concerning marine benthic meiofauna, *Zoon*, **3**, 49.

PETERSEN, C.G.J., (1914). Valuation of the sea; II. The animal communities of the sea bottom and their importance for marine zoogeography, *Rep. Dan. Biol. Stå.*, **21**.

POR, F.D., (1964a). A study of the Levantine and Pontic Harpacticoida (Crustacea, Copepoda), *Zool. Verh.*, **64**, 1.

POR, F.D., (1964b). Deep-sea Cerviniidae (Copepoda : Harpacticoida) from the western Indian Ocean, collected with R/V Anton Bruun in 1964, *Smithson. Contr. Zool.*, **29**, 1.

POR, F.D., (1965a). Harpacticoida (Crustacea, Copepoda) from muddy bottoms near Bergen, *Sarsia*, **21**, 1.

POR, F.D., (1965b). Les Harpacticoides (Copepoda Crustacea) des fonds meubles du Skagerak, *Cah. Biol. Mar.*, **3**, 233.

REMANE, A., (1933). Verteilung und Organisation der benthonischen Mikrofauna der Kieler Bucht, *Wiss. Meeresunters. Kiel*, 21, 161.

RENAUD-MORNANT, J. en POLLOCK, L.W., (1971). A review of the systematics and ecology of marine Tardigrada, in N. C. Hulings (1971), 109.

SANDERS, H.L., (1968). Marine benthic diversity : a comparative study, *Am. Nat.*, 102, 243.

SCHEIBEL, W. en NOODT, W., (1975). Population densities and characteristics of meiobenthos in different substrates in the Kiel Bay, *Meren-tutkimuslait. Julk./Havsforskninginst. Skr.*, 239, 173.

SCHILKE, K., (1970). Kalyptorhynchia (Turbellaria) aus dem Eulitoral der deutschen Nordseeküste, *Helgoländer Wiss. Meeresunters.*, 21, 143.

SCHMIDT, P., (1968). Die Quantitative Verteilung und Populationsdynamike des Mesopsammons am Gezeitestrand der Nordseeinsel Sylt.; I. Faktorenggefüge und biologische Gliederung des Lebensraumes, *Int. Rev. fes. Hydrobiol.*, 53, 723.

SOPOTT, B., (1972). Systematik und Ökologie von Prosériaten (Turbellaria) der deutschen Nordseeküste, *Mikrofauna d. Meeresbodens*, 13, 169.

SOYER, J., (1970a). Contribution à l'étude des Copépodes Harpacticoides de Méditerranée Occidentale; 2. Tachidiidae Sars, Lang., *Vie et Milieu*, A, XXI, 261.

SOYER, J., (1970b). Contribution à l'étude des Copépodes Harpacticoides de Méditerranée Occidentale; 3. Découverte du genre Metahunte mannia Smirnov, *Vie et Milieu*, XXI, 279.

SOYER, J., (1970c). Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française; III. Les peuplements de Copépodes Harpacticoides (Crustacea), *Vie et Milieu*, B, XXI, 337.

SOYER, J., (1971). Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française; V. Densités et biomasses du méiobenthos, *Vie et Milieu*, B, XXII, 351.

STEELE, J.H., (1974). *The structure of marine ecosystems*, Harvard University Press, Cambridge, Mass.

STEVENSON, L.H. en COLWELL, R.R., (1973). *Estuarine microbial ecology*, University South Carolina Press.

- STRIPP, K., (1969). Jahrezzeitliche Fluktuationen von Makrofauna und Meiofauna in der Helgoländer Bucht, *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.*, 12, 65.
- SWEDMARK, B., (1971). A review of Gastropoda, Brachiopoda and Echinodermata in Marine Meiobenthos, *in* N.C. Hulings (1971), 41.
- THORSON, G., (1957). Bottom communities (sublittoral and shallow shelf), *Mem. geol. Soc. Am.*, 67, 461.
- TIETJEN, J.H., (1968). Chlorophyll and Pheo-pigments in estuarine sediments, *Limnol. Oceanogr.*, 13, 189.
- TIETJEN, J.H., (1969). The ecology of shallow water meiofauna in two New England estuaries, *Oecologia*, 2, 251.
- TIETJEN, J.H. en LEE, J.J., (1972). Life cycles of marine Nematodes; Influence of temperature and salinity on the development of Monhystera denticulata, *Oecologia*, 10, 167.
- TIETJEN, J.H. en LEE, J.J., (1973). Life history and feeding habits of the marine Nematode, Chromadora macrolaimoides Steiner, *Oecologia*, 12, 303.
- VERNBERG, W.B. en COULL, B.C., (1974). Respiration of an interstitial ciliate and benthic energy relationships, *Oecologia*, 16, 259.
- VITIELLO, P., (1968). Variations de la densité du microbenthos sur une aire restreinte, *Recl. Trav. Stn mar. Endoume*, 43, 261.
- WARD, A.R., (1973). Studies on sublittoral free-living Nematoda of Liverpool Bay; I. The structure and distribution of the Nematode populations, *Mar. Biol.*, 22, 53.
- WARD, A.R., (1975). Studies on the sublittoral free-living Nematodes of Liverpool Bay; II. Influence of sediment composition on the distribution of marine Nematodes, *Mar. Biol.*, 30, 217.
- WARWICK, R.M., (1971). Nematode associations in the Exe estuary, *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 51, 439.
- WARWICK, R.M. en BUCHANAN, J.B., (1970). The meiofauna off the coast of Northumberland; I. The structure of the Nematode population, *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 50, 129.
- WARWICK, R.M. en BUCHANAN, J.B., (1971). The meiofauna off the coast of Northumberland; II. Seasonal stability of the Nematode population, *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 51, 355.

WESTHEIDE, W., (1971). Interstitial Polychaeta (excluding Archianellida), in N.C. Hulings (1971), 57.

WIESER, W., (1953). Die Beziehung zwischen Mundhöhlengestalt, Ernährungsweise und Vorkommen bei freilebenden marinen Nematoden, *Ark. Zool.*, 2, 439.

WIESER, W., (1959a). The effect of grain size on the distribution of small invertebrates inhabiting the beaches of Puget Sound, *Limnol. Oceanogr.*, 4, 181.

WIESER, W., (1959b). *Free-living marine nematodes and other small invertebrates of Puget Sound beaches*, Univ. of Washington Press, Seattle.

WIESER, W., (1960a). Benthic studies in Buzzards Bay; II. The Meiofauna, *Limnol. Oceanogr.*, 5, 121.

WIESER, W., (1960b). Populationsdichte und Vertikalverteilung der Meiofauna mariner Böden, *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 45, 487.

WIESER, W. en KANWISHER, J., (1960). Growth and metabolism in a marine nematode *Enoplus communis* Bastian, *Z. vergl. Physiol.*, 43, 29.

WIESER, W. en KANWISHER, J., (1961). Ecological and physiological studies on marine nematodes from a small salt marsh near Woods Hole, Massachusetts, *Limnol. Oceanogr.*, 6, 262.

WINBERG, G.G., (1971). *Methods for the estimation of production of aquatic animals*, Academic Press, London, New York.

WOLLAST, R., (1972). L'estuaire de l'Escaut, in Math. Modelsea, (1972). Fisheries Improvement and Hydrography Committee, International Council for Exploration of the Sea, E9.

DANKWOORD

Een rapport als het voorliggende komt niet tot stand zonder de hulp van veel mensen. Wij bedanken in de eerste plaats de mensen van de Interministeriële Commissie voor Wetenschapsbeleid en van de Belgische Zeemacht voor hun voortdurende hulp en steun.

In de loop van de jaren hadden wij talrijke discussies met Prof. Dr. L. De Coninck, E. Corijn en J. Govaere, en later ook met N. Smol en K. Willems, die in belangrijke mate hebben bijgedragen tot de uiteindelijke oriëntering van deze studie.

De technische hulp die wij kregen was steeds belangrijk en van een hoog gehalte. Wij danken in de eerste plaats A. Van Bost, die gedurende al die tijd een buitengewoon goede hulp heeft geboden en zonder wie veel van het hier voorgestelde werk onmogelijk uit te voeren zou zijn geweest. Verder hebben ook R. De Boever, W. Hautekiet en S. Wellekens steeds wanneer het nodig was een helpende hand toegestoken. Bij de monsternamen werden wij geholpen door E. Corijn, W. De Zutter, J. Govaere en L. Thielemans.

Bij de verwerking werd gebruik gemaakt van het materiaal bewerkt in de licentiaatsverhandelingen van W. Decraemer, D. Degadt, A. Goossens en P. Jensen.

Voor de hulp bij de uiteindelijke verwerking van de gegevens en het uittypen van het manuscript danken wij vooral K. Lostrie die in de laatste maanden zeer veel werk heeft geleverd om onze opdracht tot een goed einde te helpen brengen. Bij het opmaken van het uiteindelijke manuscript hebben ook F. Mussche en R.M. Servaes een belangrijke rol gespeeld.

Vermelden we tenslotte dat de grondige kritiek van Prof. Dr. L. De Coninck de oorspronkelijke tekst aanzienlijk verbeterd heeft; belangrijker is evenwel dat zonder zijn doorzicht en zijn voortdurende steun deze hele studie zelfs nooit begonnen zou zijn.