

Ecomorfologie op de Plaat van Baarland

De invloed van substraatdynamiek, -samenstelling en hoogteligging op de vestiging en handhaving van het Nonnetje en de Kokkel op de Plaat van Baarland

Werkdocument: RIKZ/ OS-98.881x

september 1998

drs H. Bouma
Rijks Universiteit Groningen
Faculteit Wis- en Natuurwetenschappen
Vakgroep Mariene Biologie

drs J.M.C. Duiker
Universiteit Utrecht
Faculteit Ruimtelijke Wetenschappen
Vakgroep Fysische Geografie

ing P.P. de Vries en dr P.M.J. Herman
Nederlands Instituut voor Oecologisch Onderzoek
Centrum voor Estuariene en Mariene Ecologie
Afdeling Oecosysteem Studies

In opdracht van:

Rijkswaterstaat

Rijksinstituut voor Kust en Zee

Projecten: INGE*SEBES

DYNASTAR*ECOMOR

VOORWOORD

Onderhavig rapport is een gezamenlijk product van de Rijks Universiteit Groningen (RUG), het Nederlands Instituut voor Oecologisch Onderzoek-Centrum voor Estuariene Oecologie (NIOO-CEMO) en de Universiteit Utrecht (UU). Het is het resultaat van een interdisciplinaire samenwerking op het gebied van ecologie en morfologie van estuaria, uitgevoerd in opdracht van het Rijksinstituut voor Kust en Zee (RIKZ). Het onderzoek werd begeleid door Peter Herman (NIOO-CEMO), Wim Wolff (RUG), JanRik van den Berg (UU) en Aart Kroon (UU), die we bij deze hartelijk willen bedanken voor hun inzet en positieve bijdragen. Ook de deelnemers aan de workshops en andere betrokkenen willen we bedanken voor het inbrengen van hun kennis.

Dit rapport vormt een weergave van de resultaten van de analyses van de gegevens verzameld op de Plaat van Baarland zoals opgenomen in Duiker et al. (1997) en De Vries et al. (1998). Het is uitdrukkelijk geen eindrapport van het uitgevoerde onderzoek. De synthese waarbij de resultaten betrokken worden op de literatuur en inrichting- en beheervraagstukken moet nog plaatsvinden. Het rapport begint met een historische beschouwing van het Ecomor en SEBES-onderzoek (hoofdstuk 1). Vervolgens wordt in de hoofdstukken 2 en 3 ingegaan op de processen die een rol spelen bij de beïnvloeding van het voorkomen van bodemdieren door substraatdynamiek en het relatieve belang daarvan onder verschillende omstandigheden. In de hoofdstukken 4 t/m 8 wordt de statistische analyse van de bodemdierdata, de fysische data en de koppeling daartussen weergegeven. Elk hoofdstuk is opgebouwd uit een inleiding met te verwachten correlaties, de analyse van de data en de conclusie. Tot slot wordt in hoofdstuk 9 een eerste aanzet gegeven hoe het onderzoek naar de relatie tussen substraatdynamiek en het voorkomen van bodemdieren opgeschaald zou kunnen worden om uiteindelijk de informatie te verkrijgen die benodigd is om beter het effect van inrichting- en beheermaatregelen op het voorkomen van bodemdieren te kunnen voorspellen (Projectplan INGE, Smaal 1996).

SAMENVATTING

Uit de statistische analyse van de resultaten van het correlatieve veldonderzoek, uitgevoerd op de Plaat van Baarland in de Westerschelde in de periode februari 1997 - februari 1998, komen de volgende punten duidelijk naar voren:

- De primaire vestiging van Nonnetjes (< 1 mm) vertoont een oplopend patroon in dichtheden van het laagst naar het hoogst gelegen deel van de plaat. De primaire vestiging van Kokkels (< 1 mm) is homogener over de plaat verdeeld, maar is ook het hoogst in het hoger gelegen deel van de plaat. De ruimtelijke patronen van de vestiging van beide soorten zijn gekoppeld aan de stroomsnelheid, de maximale erosie en de korrelgrootteverdeling van het zand: de vestigingsdichtheden zijn het laagst bij de hoogste stroomsnelheden, de hoogste maximale erosie en de grootste zandkorrels.
- De handhaving van Nonnetjes vlak na de primaire vestiging (< 1 mm) is zeer gering in het laagst gelegen deel van de plaat. Het ruimtelijke patroon van de handhaving van de Nonnetjes vlak na de primaire vestiging is gekoppeld aan de stroomsnelheid, de maximale erosie en de korrelgrootteverdeling van het zand: de handhaving is het laagst bij de hoogste stroomsnelheden, de hoogste maximale erosie en de grootste zandkorrels. Op de hele plaat is een zeer geringe overleving van Kokkels vlak na de primaire vestiging (< 1 mm), die ruimtelijk gezien dan ook niet gekoppeld is aan de patronen van de fysische parameters.
- Het ruimtelijke patroon van Nonnetjes en Kokkels vlak na de vestiging (> 1 mm), dat voornamelijk bepaald wordt door het effect dat substraatdynamiek heeft op de handhaving van de pas gevestigde broedjes, komt zeer sterk overeen met het ruimtelijke patroon van dichtheden van Nonnetjes en Kokkels in het najaar.
- De handhaving van zowel Nonnetjes > 1 mm als Kokkels > 1 mm is beter in het lager gelegen deel van de plaat dan in het hoger gelegen deel. Dit patroon kan dan ook niet verklaard worden door de invloed van fysische factoren en predatie door vissen en benthos op de handhaving. De mogelijk voor dit patroon bepalende sterfte-/migratiefactoren zijn voedseltekort en vogelpredatie.
- Er is een belangrijke secundaire vestiging geweest van Nonnetjes > 1 mm en waarschijnlijk ook van Kokkels > 1 mm in het laagste deel van de plaat, die bijdraagt aan de betere handhaving (=groei + immigratie) in het laagste deel van de plaat.

Hieruit wordt geconcludeerd dat voor Nonnetjes en Kokkels op de Plaat van Baarland geldt dat:

- !! het veronderstelde proces dat de pas gevestigde broedjes zijn overgeleverd aan de beweging van het substraat waarschijnlijk van groot belang is.
- !! het door substraatdynamiek en wellicht hydrodynamiek bepaalde ruimtelijke patroon van de vestiging van groot belang is voor de dichtheden in het najaar.
- !! substraatdynamiek en wellicht hydrodynamiek vooral invloed hebben op de kleinste grootteklassen en dat op plaatsen waar de kleinste grootteklassen niet voor kunnen komen, grotere grootteklassen dit wel kunnen.
- !! tijdens de onderzoeksperiode de substraatdynamiek niet hoog genoeg geweest is om het ruimtelijke patroon van de handhaving van Nonnetjes en Kokkels > 1 mm te bepalen.

INHOUDSOPGAVE:

1.	HISTORISCHE BESCHOUWING SEBES-ONDERZOEK	1
2.	PROCESSEN SUBSTRAATDYNAMIEK-BENTHOS	5
3.	BELANG PROCESSEN SUBSTRAATDYNAMIEK-BENTHOS	9
3.1	Vestiging	9
3.2	Belang vestiging	11
3.3	Handhaving	11
4.	POPULATIE BODEMDIEREN PLAAT VAN BAARLAND	15
4.1	Analyse groei, sterfte en migratie	15
4.2	<i>Macoma balthica</i>	16
4.3	<i>Cerastoderma edule</i>	19
5.	RELATIES FYSISCH FACTOREN PLAAT VAN BAARLAND	25
5.1	Inleiding	25
5.2	Analyse	27
5.3	Conclusie	32
6.	INVLOED VAN FYSISCH FACTOREN OP DE EERSTE VESTIGING	33
6.1	Inleiding	33
6.2	Analyse	34
6.3	Conclusie	36
7.	HET BELANG VAN DE EERSTE VESTIGING VOOR DE NAJAARS- DICHTHEID	37
7.1	Inleiding	37
7.2	Analyse	38
7.3	Conclusie	40
8.	INVLOED VAN FYSISCH FACTOREN OP HANDHAVING	41
8.1	Inleiding	41
8.2	Analyse	43
8.3	Conclusie	50
9.	ONDERZOEK OP DE PLAAT VAN BAARLAND: ALGEMENE CONCLUSIES. . .	53
9.1	Vestiging en handhaving van het Nonnetje, <i>Macoma balthica</i> . . .	53
9.2	Vestiging en handhaving van de Kokkel, <i>Cerastoderma edule</i> . . .	57
9.3	Relevantie voor beleid en inrichting. . .	58
10.	AANBEVELINGEN VOOR VERVOLGONDERZOEK M.B.T TOEPASBAARHEID VOOR INRIHTING- EN BEHEERMAATREGELEN	59

11. CONCLUSIE	63
12. REFERENTIES	65
Bijlage: Voorbeeld veldonderzoek opschaling en validatie	73

1. HISTORISCHE BESCHOUWING SEBES-ONDERZOEK

Sinds augustus 1995 wordt er binnen DYNASTAR en INGE (voorheen INR*EST) gewerkt aan vraagstukken rond de invloed van substraatdynamiek, substraatsamenstelling en hoogteligging op macrobenthos. Dit gebeurt steeds met de behoefte om een beter inzicht te krijgen in de relatie tussen ecologie en morfologie zodat de effecten van inrichting en beheermaatregelen beter ingeschat en/ of geëvalueerd kunnen worden.

Het onderzoek is daarbij toegespitst op de factor substraatdynamiek. In de Westerschelde liggen gebieden die qua beweeglijkheid van het substraat zo dynamisch zijn (zgn. megaribbelvelden), dat er geen bodemdieren voor kunnen komen. Ook is bekend dat na een periode met een hoge hydrodynamiek (stroming, golven), bv. een storm, veel sterfte van bodemdieren optreedt, waarschijnlijk door uitspoeling, of begraving. In hoeverre substraatdynamiek in minder extreme vormen het voorkomen van bodemdieren bepaald, is onbekend. De kennisleemte rond deze factor wordt als belangrijk beschouwd, aangezien de traditioneel gebruikte fysische factoren, zoals hoogteligging en sedimentsamenstelling, slechts indirect en niet compleet de verspreiding van bodemdieren kunnen verklaren (Duiker, 1996a,b; Bos en Smaal, 1996; Smaal, 1996; Bouma et al., 1997).

Het onderzoek draait rond een drietal vragen (zie ook Duiker 1996a, p.53 hypothesen 1,2 en 7) die hieronder worden weergegeven. Met deze drie vragen is een groot deel van de hoofddoelstelling van beide projecten afgedekt, namelijk wat is de invloed van substraatdynamiek en -samenstelling op de ruimtelijke en temporele spreiding en het gedrag van bodemdieren in het intergetijdegebied (Duiker, 1996a,b; Bos en Smaal 1996; Smaal 1996; Bouma et al., 1997).

- Is substraatdynamiek een parameter die invloed heeft op het benthos?
- Is de invloed van substraatdynamiek zo groot in verhouding tot andere fysische omgevingsfactoren dat de invloed van substraatdynamiek op de ruimtelijke en temporele spreiding van het benthos in het veld kan worden aangetoond?
- Is substraatdynamiek een belangrijke en bruikbare parameter voor het bepalen van de invloed van inrichting- en beheermaatregelen op het benthos?

Na het beantwoorden van deze vragen kan het zinvol zijn de opgedane kennis te vertalen naar beleidsgerichte adviezen of een beslissingsondersteunend systeem/ model.

- Is substraatdynamiek een parameter die invloed heeft op het benthos?

Op deze vraag is binnen het kader van de bovengenoemde projecten ingegaan door Bos (1996) en Duiker (1996a). Op basis van een breed spectrum aan literatuur werd door hen geconcludeerd dat het benthos wordt beïnvloed door substraatdynamiek. Literatuur gevonden sinds het verschijnen van deze studies ondersteunen deze conclusie verder (Bouma et al., 1997; Duiker et al., 1997; Bouma en De Vries, 1998). Het meest belangrijke in dit kader passende werk is verschenen in 1997 in een special issue van het Journal of Experimental Marine Biology and Ecology (nr. 216). Door een groep wetenschappers is een veldonderzoek uitgevoerd op een zandplaat in

Nieuw Zeeland, met als doel om te onderzoeken hoe ruimtelijke patronen van fysische parameters biologische processen beïnvloeden en wat in dit kader de mogelijkheden voor opschaling zijn. Eén van de conclusies van dit onderzoek luidt, dat bodemtransport en depositie een significante invloed hebben op de verspreiding en kolonisatie van macrofauna en dat deze factoren mogelijk een belangrijke rol spelen bij het bepalen van de ruimtelijke patronen van bodemdierdichtheden op een zandplaat (de mate van invloed wel soort- en plaatsafhankelijk) (Turner et al., 1997). In de hoofdstukken 2 en 3 is meer literatuur en de daarop gebaseerde beeldvorming rond deze vraag opgenomen.

- Is de invloed van substraatdynamiek zo groot in verhouding tot andere fysische omgevingsfactoren dat de invloed van substraatdynamiek op de ruimtelijke en temporele spreiding van het benthos in het veld kan worden aangetoond?

Voor het beantwoorden van deze vraag (en daarmee het verder ondersteunen van de vorige vraag) is een veldonderzoek opgezet waaraan in 1996, 1997 en 1998 is gewerkt. Als onderzoekslokatie is de Plaat van Baarland gekozen, i.v.m. de aanwezigheid van de gradiënt in hoogteligging, verschillende sedimenttypes, voldoende hoge aantallen bodemdieren en steltlopers, en verder de goede bereikbaarheid en ongestoordheid. Gekozen is voor een correlatief onderzoek naar de verschillende fysische factoren en een aantal parameters ten aanzien van het benthos (Duiker & Bos, 1996; Duiker, 1996a en b; Bouma et al., 1997). Tijdens de workshop van februari 1997 is op grond van praktische haalbaarheid besloten om ten aanzien van de benthosverspreiding eerst de concentreren op een aantal modelsoorten. Daartoe is een set bodemdieren samengesteld bestaande uit vertegenwoordigers van verschillende diergroepen met verschillende foerageerstrategieën, nl: *Macoma balthica* (Nonnetje: tweekleppige, zowel deposit- als filterfeeder), *Cerastoderma edule* (Kokkel: tweekleppige, filterfeeder), *Corophium* sp. (Slijkarnaal: klein garnaltje, selectieve depositfeeder) en incidenteel, i.v.m. arbeidsintensieve bemonsteringsmethode, *Arenicola marina* (Wadpier: worm, depositfeeder). Tijdens de onderzoeksperiode waren op de Plaat van Baarland echter alleen Nonnetjes en Kokkels in voldoende hoge dichtheden aanwezig om verbanden met de fysische factoren aan te kunnen tonen.

In Duiker et al. (1997) en De Vries et al. (1998) zijn eerste kwalitatieve beschouwingen van de verwachtingen waarop het onderzoek gebaseerd is, gerapporteerd. Tijdens de workshop van februari 1998 is op basis van de eerste geanalyseerde resultaten getracht de verwachtingen te ondersteunen. In onderhavig rapport worden de verwachtingen ondersteund of verworpen op basis van nadien verder uitgewerkte statistische analyses.

- Is substraatdynamiek een belangrijke en bruikbare parameter voor het bepalen van de invloed van inrichting- en beheermaatregelen op het benthos?

Voor het beantwoorden van deze vraag is het nodig om meer inzicht te hebben in de uitwerking van de verschillende processen (hydrodynamiek -> substraatdynamiek -> benthos). Dit komt voor een deel aan bod in onderhavig rapport. Daarnaast is het echter nodig om te weten in hoeverre de op de Plaat van Baarland gevonden resultaten representatief zijn voor de Westerschelde, en hoe de gevonden resultaten kunnen worden opgeschaald naar estuarium

niveau. Hierbij speelt vooral ook de vraag hoe groot het relatieve belang van de op Baarland onderzochte fysische processen is ten opzichte van de andere op estuarium schaal spelende processen, met name het voedselaanbod. Ook is van belang welke aspecten van het benthos worden beschouwd bij inrichting- en beheermaatregelen. Hierbij, en bij het vertalen van de opgedane kennis naar beleidsgerichte adviezen of een beslissingsondersteunend systeem/ model, is het van groot belang om het schaalniveau en de mate van detail van de te mobiliseren kennis goed te laten aansluiten bij het gewenste schaal en detailniveau.

Tijdens het vervaardigen van dit rapport waren de op de monitoring stations van de Plaat van Baarland gemeten hydrodynamische gegevens nog niet in analyseerbare vorm aanwezig. Ook waren er geen, op basis van de werkelijk opgetreden omstandigheden gedurende het veldwerk, gemodelleerde hydrodynamische gegevens op het ruimtelijke meetnet aanwezig. Om deze redenen kon tot nog toe bij de analyses alleen de gemodelleerde maximale stroomsnelheid gedurende eb en vloed van een gemiddeld springtij (Schaap en Touwen, 1998) als parameter voor de hydrodynamiek worden meegenomen.

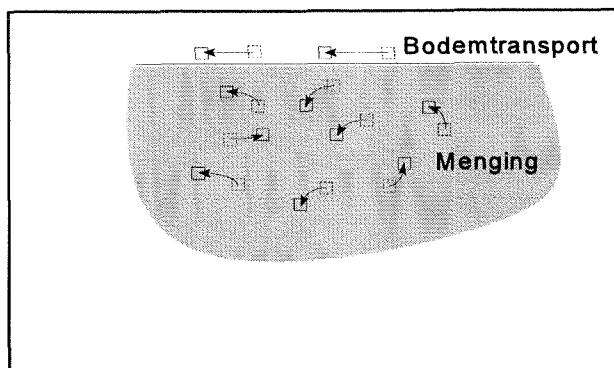
2. PROCESSEN SUBSTRAATDYNAMIEK-BENTHOS

Er zijn verschillende substraatdynamische processen die waarschijnlijk invloed hebben op het voorkomen van bodemdieren in intergetijdgebieden in een macrogetijde estuarium. Hieronder worden deze processen beschreven zonder diep in te gaan op het relatieve belang van de verschillende processen.

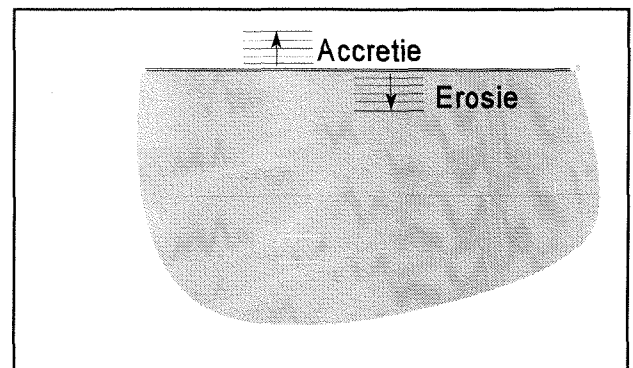
Voor het beschouwen van de invloed van substraatdynamiek op bodemdieren gaan we uit van de definitie van substraatdynamiek (Duiker, 1996a):

Substraatdynamiek wordt gedefinieerd als de combinatie van:

- 1: de mate van beweging van de samenhangende elementen (korrels, aggregaten) waaruit het substraat is opgebouwd en;
- 2: de mate van beweging (in op- en neergaande zin) van het oppervlak van het substraat.



Figuur 2.1a Beweging van de samenhangende elementen.



Figuur 2.1b Beweging van het oppervlak.

De substraatdynamische processen die vallen onder deel 1 van de definitie zijn (Duiker 1996):

- sedimenttransport langs de bodem (bodemtransport):

De invloed van sedimenttransport op bodemdieren is beschreven in een aantal publicaties (Meyers, 1977; Nowell et al., 1989; Levin et al., 1994; Turner et al., 1997), welke hieronder kort worden samengevat. In Duiker (1996a, p. 8) wordt hiervan een meer uitgebreid overzicht gegeven.

Invloed van bodemtransport op *voedselzoekmogelijkheden*: Uit kennis over de levenswijze van bodemdieren is af te leiden dat bodemtransport de voedselzoek mogelijkheden van bodemdieren kan beïnvloeden. Filtreerders voeden zich voornamelijk met het materiaal beschikbaar in de laag waarin bodemgebonden transport optreedt. Voor hen is de aanvoer van "vers" (ongefiltreerd) geschikt materiaal van belang. Surface deposit feeders zijn voor hun voedselzoekmogelijkheden waarschijnlijk minder afhankelijk van "vers" materiaal. Voor deze dieren is diatomeeëngroei waarschijnlijk belangrijker. Bovendien is het van belang dat niet al te

veel sediment afkomstig uit de bodemtransportlaag tijdens het filtreren meekomt omdat anders de filterbuizen te vaak schoongemaakt moeten worden (d.m.v. niezen). Dit is een belangrijke inperking voor de hoeveelheid voedsel die opgenomen kan worden. Te groot bodemtransport kan ook voor surface depositfeeders het voedselzoeken bemoeilijken. Waarschijnlijk is vooral de duur van de periode waarover groot bodemtransport optreed (gedurende welke de dieren zich niet kunnen voeden) van belang. De groeibeperking door bodemtransport bij tweekleppige filtreerders kan daarom wellicht met het volgende model worden beschreven:

$$G_{bt} = G * (1 - T_{bt}/T) \text{ met:}$$

G:	Groei niet beperkt door te groot bodemtransport
G_{bt} :	Groei wel beperkt door te groot bodemtransport
T:	Periode waarover geen te groot bodemtransport
T_{bt} :	Periode waarover wel te groot bodemtransport

De veranderingen in de dichtheden van broed (< 1 mm) kunnen wellicht beschreven worden met het volgende model, welke impliceert dat de ruimtelijke verspreiding van broed direct na vestiging wordt bepaald door het reststroomveld van $V > V_{crit}$:

$$d\text{Broed}/dT = (1 - T_{v>vcrit}/T) * \text{Recr}_v - (T_{v>vcrit}/T) * \text{Resp}_v$$

Met: $d\text{Broed}/dT$:	Verandering in dichtheid broed [N/t]
T:	immersietijd [t]
$T_{v>vcrit}$:	Periode waarover stroomsnelheid groter is dan een kritieke stroomsnelheid [t]
Recr_v :	Recruteringsnelheid broed vanuit de waterkolom [N/t]
Resp_v :	Resuspensiesnelheid broed naar de waterkolom [N/t]

- menging van de bodem door golfinvloeden:

Menging door golven kan op geëxponeerde locaties gedurende kortere periodes (vooral bij zeer grote relatieve golfhoogte) een proces zijn dat een hoge graad van menging tot gevolg heeft. Het sediment wordt hierbij veel 'losser' (fluidisatie) (Kraus en Horikawa; 1990) waardoor bodemdieren die in de bovenste laag leven moeite kunnen hebben een gunstige positie in het substraat te behouden. Hierdoor neemt de kans op uitspoeling¹, waarschijnlijk vooral voor het broed, toe. Ook kunnen vooral de filtreerders zich waarschijnlijk niet meer voeden (afname kwaliteit seston en tijdens graven kan niet worden gegeten).

- menging van de bodem door bioturbatie:

Verschillende auteurs hebben de invloed van mengingsprocessen door bioturbatie op bodemdieren beschreven (Myers, 1977; Flach, 1993; Flach en Beukema, 1994; Wilson, 1981; Brenchley, 1981; Reise, 1985). In Duiker (1996a, p. 9) wordt hiervan een kort overzicht gegeven. De processen die hierbij o.m. van belang zijn, zijn: fertilisatie en irrigatie van het substraat,

¹ Uitspoeling van bodemdieren wordt hier gedefinieerd als: het beschikbaar raken van bodemdieren voor transport door hydraulische krachten.

bouwen/instorten van gangen, veranderingen in stabiliteit van het sediment (zie processen onder deel 2 van de definitie), verandering van de kwaliteit van het seston voor filtreerders en verandering in de verticale gradatie van het sediment. De invloed van bioturbatie op het voorkomen bodemdieren is dus vooral indirect. Niet het feitelijke mengingsproces van de bodem oefent een belangrijke invloed uit, maar meer de wijze waarop processen aangrijpen op de gemengde bodem. Voor het broed van bodemdieren lijkt vooral het instabieler worden van het sediment belangrijk, aangezien naarmate het sediment instabieler is, de kans op uitspoeling groter wordt.

- menging van de bodem door ingevangen lucht en variabele poriënspanning:

De mengingsprocessen veroorzaakt door ingevangen lucht en variabele poriënspanningen (De Boer, 1979) zijn relatief van geringer belang door de veel lagere intensiteit van deze processen (Van den Berg, Kroon (UU), pers. comm.). Voor zover deze processen nog iets toevoegen aan de mate van substraatdynamiek door menging is het soort effect waarschijnlijk vergelijkbaar met het effect van menging door bioturbatie met gelijke intensiteit.

De invloed van de substraatdynamische processen die vallen onder deel 2 van de definitie zijn:

- bodemhoogteveranderingen:

De invloed van bodemhoogtevariëaties op het benthos kan beredeneerd worden op basis van de levenswijze van bodemdieren. Veel bodemdieren leven ingegraven op een bepaalde diepte. Indien er sprake is van erosie of sedimentatie moeten de bodemdieren zich in- of uitgraven. De hoeveelheid energie die de dieren hieraan kwijtraken is relatief gering. Belangrijker is waarschijnlijk dat een aantal bodemdiersoorten zich tijdens het graven niet kunnen voeden. Indien erosie of sedimentatie te snel en te groot is kunnen de bodemdieren deze bodemhoogtevariatie niet bijhouden en worden uitgespoeld of permanent begraven. Vooral broed dat nog beperkte graafcapaciteiten heeft (zie ook Roegner et al., 1995) lijkt zeer gevoelig voor uitspoeling. Bij lagere temperaturen (beneden ongeveer 4 °C) kan de Kokkel slechter graven waardoor Kokkels in de winter gevoeliger zijn voor uitspoeling.

3. BELANG PROCESSEN SUBSTRAATDYNAMIEK-BENTHOS

3.1 Vestiging

Veel bodemdieren, waaronder het Nonnetje en de Kokkel, laten in het voorjaar, geïnitieerd door de watertemperatuur, grote hoeveelheden larven vrij in het zeewater (o.m. De Wilde en Berghuis, 1976; Honkoop & Van der Meer, 1997). De planktonische larven van het Nonnetje en de Kokkel zijn na ongeveer 3 weken 0.3 mm groot en zijn reeds veranderd in kleine tweekleppigen. Dit is het moment waarop de tot dan toe vrij in het water zwevende broedjes overgaan tot vestiging in het substraat, de zogenaamde broedval. Ervan uitgaande dat de broedval voornamelijk een passief proces is, en de larven dus overgeleverd zijn aan de fysische omstandigheden, lijken fysische factoren voornamelijk te bepalen of, en hoeveel, broedjes zich op een bepaalde plaats vestigen.

Een belangrijke kritische factor voor de larven om de overgang van het water naar de bodem te kunnen maken, is de bodemschuifspanning die in de beschouwde situaties voornamelijk afhangt van de stroomsnelheid en golfwerking. Wanneer bij hogere stroomsnelheden de turbulentie te groot is in verhouding tot de valsnelheid van de larve, zullen de larven geen kans hebben om uit te zinken. Een bruikbaar criterium hiervoor wordt gevormd door de verhouding tussen de bodemschuifspanningssnelheid en de valsnelheid van het broedje. Indien deze verhouding kleiner is dan één zullen de broedjes kunnen uitzinken (op basis van Bagnold, 1966 en Heinze, 1977 in Van Rijn, 1993). De valsnelheid van de larven is bijzonder laag (1.7 mm.s^{-1}) in verhouding tot de valsnelheid van zand met dezelfde korrelgrootte (36 mm.s^{-1}) (Johnson et al., 1991; Van Rijn, 1993). Er zijn al veel studies uitgevoerd naar de invloed van stroomsnelheid op de vestiging van larven van tweekleppigen en wormen (o.m. Kreger, 1940; Butman, 1987; Armonies & Hellwig-Armonies, 1992; Pawlik & Butman, 1993).

De bodemschuifspanning die voornamelijk afhangt van stroomsnelheid en golfwerking is ook bepalend voor de kans op resuspensie van bodemdieren die zich niet hebben ingegraven. Door hun geringere valsnelheid hebben broedjes **op het substraatooppervlak** een hogere kans dan zandkorrels om geresuspendeerd te worden bij een zelfde schuifspanning. Aangenomen mag worden dat de kans op resuspensie van broedjes goed correleert met de kans op resuspensie van zand (=substraatdynamiek). Een complicerende factor hierbij is dat de broedjes waarschijnlijk zelf actief de kans op resuspensie kunnen beïnvloeden door zich vast te houden aan het substraat of in opwaartse richting te zwemmen (zie onder meer Roegner et al., 1995 en Jonsson et al., 1991).

Indien de broedjes zich wel ingegraven hebben in de bodem komen ze pas beschikbaar voor resuspensie na het optreden van substraatdynamiek (zie ook Roegner et al., 1995). Substraatdynamiek zelf kan verder nog aanleiding geven tot het begraven van broedjes. Onbekend is hoe belangrijk deze factor is.

Het is bekend dat larven van sommige tweekleppigen in zowel stilstaand als langzaam stromend water, in staat zijn zich selectief te vestigen in een **substraat** met een bepaalde **samenstelling** (Grassle & Butman, 1989; Butman & Grassle, 1992; Grassle et al., 1992a; Snelgrove et al., 1992). De actieve aspect van de vestiging lijkt echter in de werkelijkheid vrijwel altijd ondergeschikt aan het passieve aspect en lijkt slechts aan de orde te komen wanneer de hydrodynamische omstandigheden niet begrenzend zijn (o.m. Kreger, 1940; Cole, 1955; Butman, 1987; Butman et al., 1988; Jensen, 1992; Armonies & Hellwig-Armonies, 1992; Bachelet et al., 1992; Grassle et al., 1992b).

De op het moment van vestiging al aanwezige **adulte bodemdieren** in het substraat kunnen door graaf- en foerageergedrag (met name deposit feeding) omwoeling van de bodem (bioturbatie) veroorzaken. Via deze vorm van substraaddynamiek kan de dichtheid van adulte bodemdieren daarom van invloed zijn op het aantal broedjes dat zich vestigt (o.m. André & Rosenberg, 1991; Flach, 1992).

Het belang van elk van deze factoren zal in verschillende situaties anders zijn. Twee extreme situaties (A en B) kunnen worden beschouwd, met dominantie van fysische factoren aan de ene kant, en dominantie van biologische factoren aan de andere kant. In de praktijk zullen reële situaties steeds min of meer tussen deze extremen liggen.

A. Wanneer stroomsnelheid en golfwerking en de daarmee in verband staande substraaddynamiek in een gebied op plaatsen zo hoog zijn dat de netto vestiging (over een getijcyclus) zeer laag is, dan zullen biologische factoren van ondergeschikt belang zijn bij het bepalen van het ruimtelijk patroon van vestiging. In dit geval is het waarschijnlijk dat op hoger gelegen plaatsen meer vestiging plaatsvinden aangezien hier de verhouding tussen de onderschreidingsduur van de kritische stroomsnelheid voor depositie en de hoogte van de waterkolom gunstiger is (Duiker, ongepub. data) en de substraaddynamiek lager. We denken dat de Plaat van Baarland dicht tegen dit extremum aan zit.

B. Wanneer stroomsnelheid en golfwerking en de daarmee in verband staande substraaddynamiek in een gebied overal laag genoeg zijn dat de netto vestiging (over een getijcyclus) hoog is, dan zullen biologische factoren relatief belangrijker zijn dan in situatie A. Verder is het dan waarschijnlijk zo dat de verhouding tussen de onderschreidingsduur van de kritische stroomsnelheid voor depositie en de hoogte van de waterkolom gunstiger is op lager gelegen delen zodat hier de meeste vestiging zal plaatsvinden. We denken dat grote delen van het intergetijdegebied van vooral de oostelijke Waddenzee dicht tegen dit extremum aan zitten.

3.2 Belang vestiging

Hoeveel bodemdieren zich op een bepaald moment op een bepaalde plaats bevinden, wordt bepaald door de *vestigingsdichtheid* en de daarna opgetreden *sterfte* en *migratie*. Het belang van de vestigingsdichtheid voor de uiteindelijke dichtheid van adulte bodemdieren wordt daarom bepaald door de *in het eerste levensjaar* optredende sterfte en migratie, welke van plaats tot plaats verschillend zijn. In grote lijnen kunnen een drietal situaties onderscheiden worden:

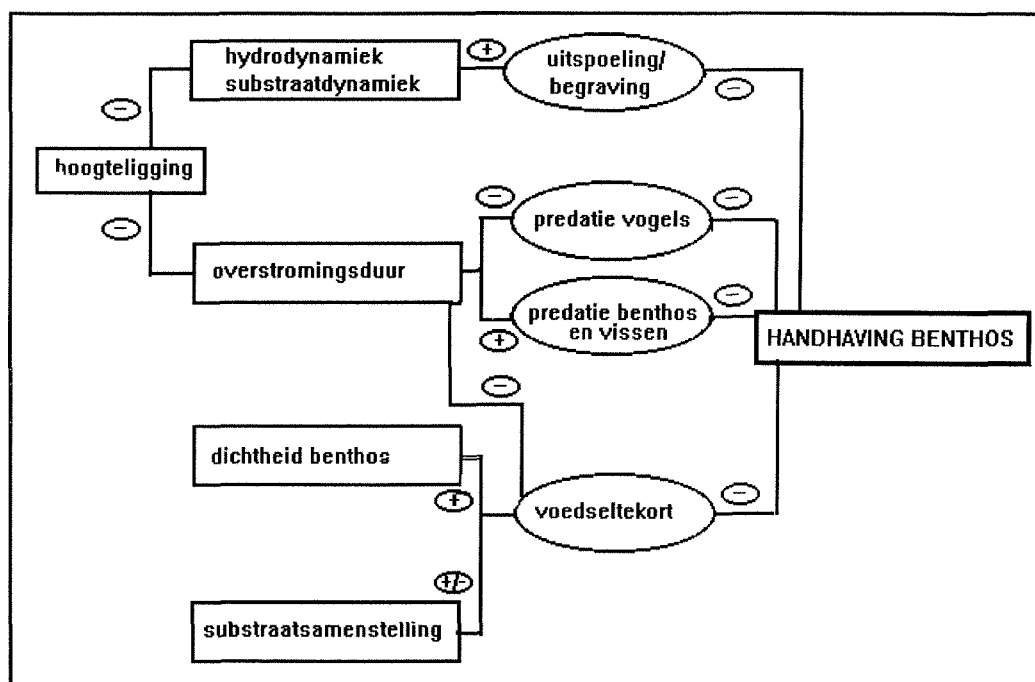
1. Lokaties waar de fysische omstandigheden zodanig zijn, dat de *vestiging van broedjes niet mogelijk* is. De vestiging van broedjes is in deze situatie dus niet van belang voor het aantal adulte bodemdieren, die eventueel wel op deze lokaties voor zouden kunnen komen door immigratie.
2. Lokaties waar de fysische omstandigheden zodanig zijn, dat de broedjes zich kunnen vestigen, maar het effect van sterftefactoren als fysische omstandigheden, predatie en voedseltekort ruimtelijk gezien zodanig sterk varieert, dat het *ruimtelijke patroon van de eerste vestiging niet gehandhaafd* blijft. In dit geval is dus *niet de eerste vestiging bepalend* voor de dichtheden van adulte bodemdieren, maar de overleving en/of eventuele migratie (secundaire vestiging).
3. Lokaties waar de fysische omstandigheden zodanig zijn, dat de broedjes zich kunnen vestigen en het effect van sterftefactoren als fysische omstandigheden, predatie en voedseltekort op de eerste vestiging gelijk is aan het effect op de grotere bodemdieren. Dit is het geval wanneer dezelfde factoren de eerste vestiging en de overleving bepalen en op gelijke schaal werken. In dit geval zijn de *ruimtelijke patronen gelijk, maar is de eerste vestiging niet bepalend*.
4. Lokaties waar de fysische omstandigheden zodanig zijn, dat de broedjes zich kunnen vestigen en het effect van sterftefactoren als fysische omstandigheden, predatie en voedseltekort ruimtelijk gezien zodanig weinig varieert, dat het ruimtelijke patroon van dichtheden vlak na de eerste vestiging gehandhaafd blijft. In deze situatie is het ruimtelijke patroon van *de eerste vestiging bepalend* voor het ruimtelijke patroon in aantallen adulte bodemdieren.

3.3 Handhaving

Van veel bodemdieren is bekend dat de eerste vestiging niet de definitieve hoeft te zijn en dat er vooral in het eerste levensjaar nog volop **migratie** plaatsvindt. Van Nonnetjes en Kokkels is bekend dat ze door het uit het substraat steken van een slijmdraad actief invloed uit kunnen oefenen op het moment waarop ze het substraat verlaten, waarna vervolgens passief transport met de getijstroom en bodemtransport plaatsvindt (o.m. Yankson, 1986; Beukema & de Vlas, 1989; Armonies, 1996; Turner et al., 1997). Ook kunnen de pas gevestigde broedjes passief in de waterkolom geresuspendeerd worden (hoofdstuk 2). De ruimteschaal waarop migratie van macrobenthos plaatsvindt varieert van centimeters tot kilometers. Nonnetjes en Kokkels zijn in

de waterkolom gevonden tot een grootte van 4 mm, maar andere bodemdieren, waaronder vooral wormen, tot zo'n 4 cm groot (Armonies, 1994).

Sterfte van bodemdieren wordt veroorzaakt door voedseltekort (o.m. Pielou, 1969; Hummel, 1985; Smaal, 1997), uitspoeling/begraving (o.m. Reineck, 1968; Wanink, 1982; Bijkerk, 1988; Roegner et al., 1995), predatie door vogels (o.m. Hulscher, 1976; Zwarts et al., 1992) en predatie door epibenthos en vissen (o.m. Sanchez-Salazar et al., 1987). Het belang van elk van deze sterftefactoren is sterk tijd- en plaatsafhankelijk (o.m. Olafsson et al., 1994), waarbij de eerste levensmaanden vaak als kritiek worden gezien, aangezien in deze periode de meeste sterfte optreedt (o.m. Desprez et al. 1987).



Figuur 3.1. Schematisch overzicht handhaving benthos. + = positief effect; - = negatief effect

In figuur 3.1 is een zeer beknopt schematisch overzicht weergegeven van enkele fysische en biologische factoren die de handhaving van bodemdieren beïnvloeden. Bij de sterfte door predatie moet in gedachten gehouden worden dat wanneer men spreekt over predatie door benthos en vissen, dit betrekking heeft op individuen < 2 mm en wanneer men spreekt over predatie door vogels, dit betrekking heeft op individuen > 2 mm (o.m. Sanchez-Salazar et al., 1987). Het belang van elk van de sterftefactoren uitspoeling/ begraving, predatie door vogels, predatie door epibenthos en vissen en voedseltekort is dus sterk gebiedsafhankelijk.

Aan de hand van dit schema is het echter mogelijk, voornamelijk door de relatie tussen bodemdierdichtheden en hoogteligging, per situatie in te schatten welke van de sterfte-/migratie factoren van bepalend belang is/ zijn voor de handhaving van bodemdieren en de resulterende

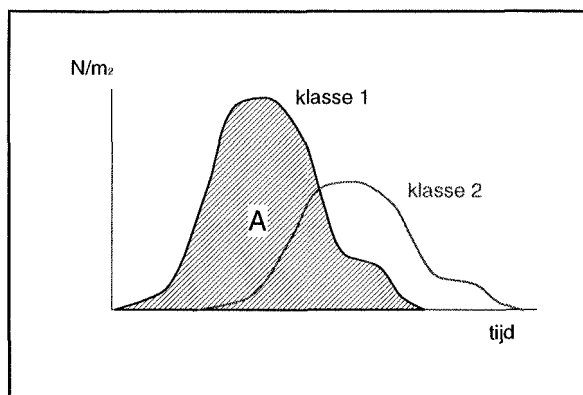
dichtheden. Aangezien de hoogteligging sterk gecorreleerd is met de hydro-en substraatdynamiek en met de overstromingsduur, zal de hoogteligging van invloed zijn op elk van de vier sterftefactoren. Wanneer de invloed van uitspoeling/ begraving of door predatie van benthos en vissen van doorslaggevend belang is, zal de handhaving van de bodemdieren positief gecorreleerd zijn met de hoogteligging: in hoger gelegen delen zal minder sterfte/emigratie optreden. Het effect van hoogteligging op predatie door vogels is niet direct te voorspellen, aangezien de predatiedruk door vogels ook door allerlei andere, zowel fysische als biologische factoren (substraat-samenstelling, competitie, interferentie, voedselaanbod etc.), bepaald wordt. Wel is het bekend dat vogels tijdens het foerageren vaak de waterlijn volgen. Ook het effect van hoogteligging op voedseltekort is niet direct te voorspellen. Bij het analyseren van het belang van voedseltekort voor de handhaving van bodemdieren zal naast hoogteligging ook de dichtheid van het benthos (competitie, interferentie) en voor het Nonnetje (zowel deposit-als filterfeeder) het voedselaanbod op het substraatoppervlak moeten worden meegenomen.

4. POPULATIE BODEMDIEREN PLAAT VAN BAARLAND

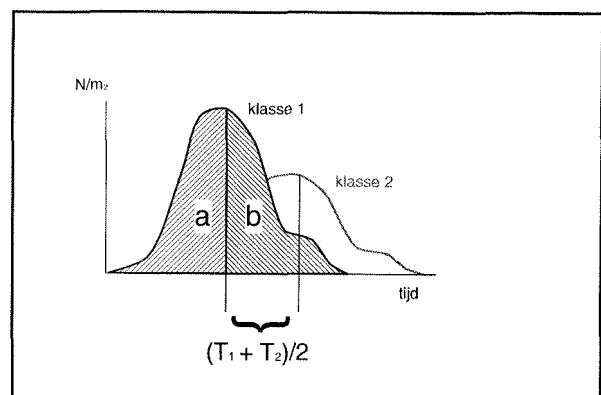
4.1 Analyse groei, sterfte en migratie

Om een inschatting te kunnen maken van de groei, sterfte en migratie is de populatiesamenstelling van *Macoma balthica* (Nonnetje) en *Cerastoderma edule* (Kokkel) in de monitoring stations en op het ruimtelijke meetnet genalyseerd. Vragen die bij het onderscheiden van groei, sterfte en migratie beantwoord dienen te worden zijn: Hoelang duurt het voordat een grootteklasse (opgesplitst in mm) doorlopen is? Hoeveel dieren verdwijnen er per grootteklasse? Hoeveel dieren komen er per grootteklasse binnen (aantal rekruten in een klasse)? Wanneer deze vragen beantwoord worden voor elk van de punten op het ruimtelijke meetnet, kan een goed ruimtelijk beeld verkregen worden van de hele populatie Nonnetjes en Kokkels op het westelijke deel van de Plaat van Baarland.

De antwoorden op de vragen kunnen volgens de volgende berekeningen worden verkregen (zie figuur 4.1 en 4.2). De aangegeven oppervlakte (A) in figuur 4.1 is het aantal dierdagen doorgebracht in grootteklasse i. Het aantal rekruten dat grootteklasse i binnenkomt is deze oppervlakte (A) gedeeld door de tijd gependend in grootteklasse i. Deze tijd kan berekend worden zoals aangegeven in figuur 4.2, wanneer aangenomen wordt dat het verdwijnen van dieren (mortaliteit of emigratie) op de momenten tussen de klassen gebeurt. Ieder dier spendeert dan de tijd T_i in grootteklasse i en de zwaartepunten van de curves schuiven op met $(T_{i-1} + T_i)/2$.



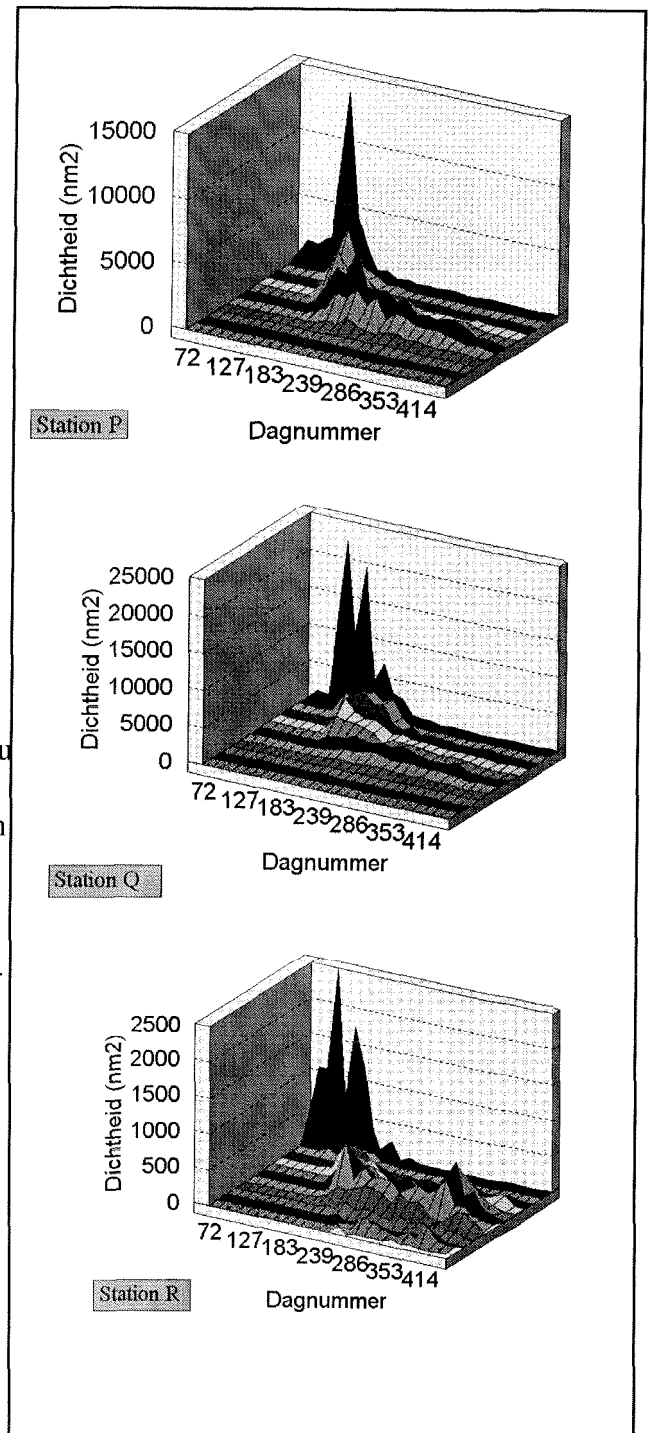
Figuur 4.1. Oppervlak (A) onder curve aantal dieren in grootteklasse/tijd = aantal dierdagen.



Figuur 4.2. Besteding tijdsduur per klasse en opschuiving zwaartepunten van de curves.

4.2 *Macoma balthica*

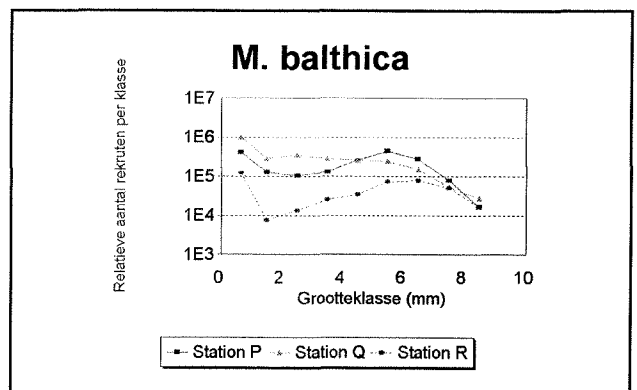
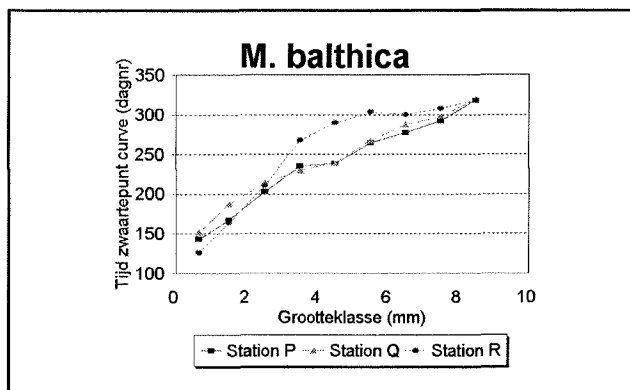
In figuur 4.3 zijn de curves van de verschillende grootteklassen Nonnetjes in de tijd in de monitoring stations P, Q en R weergegeven. De grootteklassen (0.3-1 mm, 1-2 mm, 2-3 mm, 3-4 mm, 4-5 mm, 5-6 mm, 6-7 mm, 7-8 mm, 8-9 mm, 9-10 mm en 10-15 mm) schuiven van achteren naar voren op van klein naar groot. Het verloop van de curves in monitoring station Q vertoont het verloop van aantallen in de verschillende grootteklassen zoals dat gebruikelijk is bij een gesloten populatie: de aantallen nemen af per grootteklasse (het sterkst in de kleinste grootteklassen) en het zwaartepunt van de curves verschuift gelijkmatig in de tijd. De populaties binnen de monitoring stations P en R lijken echter niet gesloten. In monitoring station P zijn de aantallen in de grootteklasse 5-6 mm hoger dan men op grond van een gesloten populatie zou verwachten, waarna de curves van de grotere grootteklassen echter wel weer het te verwachten verloop vertonen. In monitoring station R is een nog duidelijkere toename van Nonnetjes van 5-6 mm te zien en de aantallen in de grootteklassen 6-7 mm en 7-8 mm zijn ook hoger dan men voor een gesloten populatie zou verwachten.



Figuur 4.3. Grootteklasse/tijd curves van het Nonnetje in de monitoring stations P, Q en R.

Wanneer het moment waarop het zwaartepunt van de grootteklasse/tijd curve ligt, wordt uitgezet tegen de grootteklasse (figuur 4.4), vertoont dit een vrijwel lineair verloop. Op grond hiervan kan worden aangenomen dat de Nonnetjes een gelijke tijdsduur doorbrengen in elk van de verschillende grootteklassen. Het aantal rekruten per grootteklasse is dus evenredig met de oppervlakte (A) van figuur 4.1.

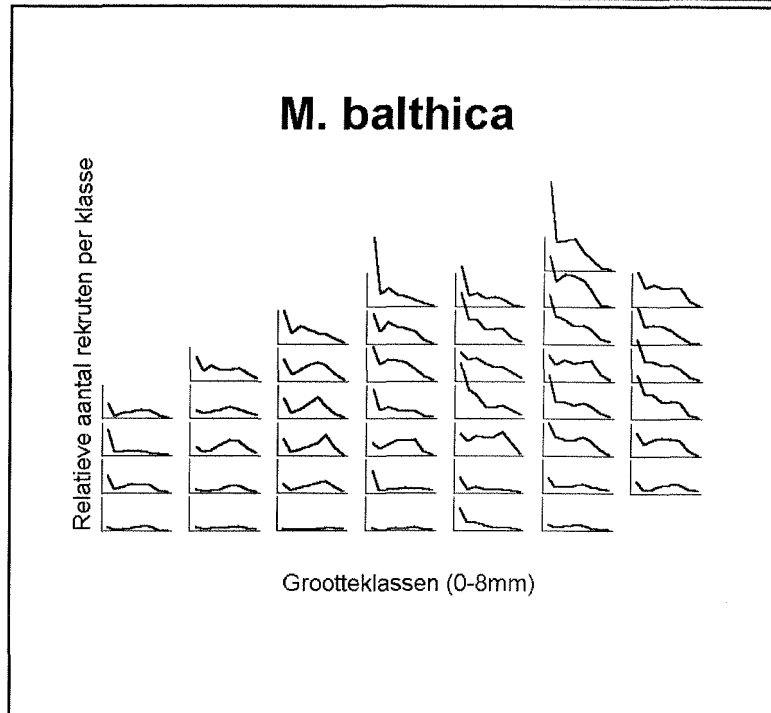
In figuur 4.5 is voor het Nonnetje het relatieve aantal rekruten (per grootteklasse) uitgezet tegen de grootteklassen. Monitoring station Q vertoont opnieuw het beeld van een gesloten populatie: het grootste aantal rekruten komt binnen in de kleinste grootteklasse (0.3-1 mm), in de klasse 1-2 mm is het aantal rekruten lager, maar het aantal rekruten neemt niet verder af tot de grootteklasse 5-6 mm. In de grotere grootteklassen komen steeds minder rekruten binnen. In monitoring station P en in nog grotere mate in monitoring station R is het aantal rekruten in de klasse 1-2 mm wel lager dan in de klasse 0.3-1 mm, maar vervolgens neemt het aantal rekruten toe tot de grootteklasse 5-6 mm. Het aantal rekruten neemt na de klasse 5-6 mm wel weer af. De toename van de rekruten is een duidelijk teken voor immigratie van Nonnetjes tussen de 2 en 6 mm in de monitoring stations P en R (secundaire vestiging).



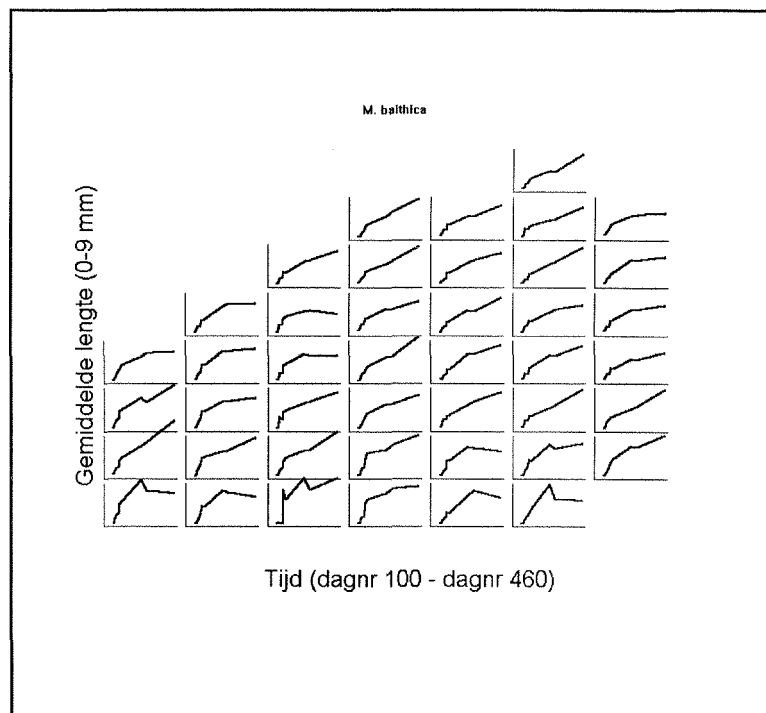
Figuur 4.4. Tijd van het zwaartepunt van de curves per grootteklasse van het Nonnetje in de monitoring stations P, Q en R.

Figuur 4.5. Relatieve aantal rekruten per grootteklasse van het Nonnetje in de monitoring stations P, Q en R.

Wanneer het aantal rekruten dat per grootteklasse binnenkomt, voor het Nonnetje uitgezet wordt op de punten van het ruimtelijke meetnet, wordt een duidelijk ruimtelijk patroon zichtbaar (figuur 4.6). Op de hiervoor beschreven manier kan dus een consistente schatting worden verkregen van het aantal rekruten dat een grootteklasse binnenkomt. In figuur 4.7 zijn de groeicurves van het Nonnetje op het ruimtelijke meetnet weergegeven. Duidelijk blijkt dat de groei in het noordoostelijke deel van het meetnet vrijwel lineair verlopen is, terwijl dit niet het geval is in het zuidwestelijke deel. In februari is de gemiddelde lengte van de Nonnetjes op vrijwel het hele meetnet gelijk.



Figuur 4.6. Relatieve aantal rekruten per grootteklasse van het Nonnetje op het ruimtelijke meetnet (periode april 1997- februari 1998).



Figuur 4.7. Gemiddelde lengte van de Nonnetjes op het ruimtelijke meetnet uitgezet tegen de tijd (periode april 1997- februari 1998).

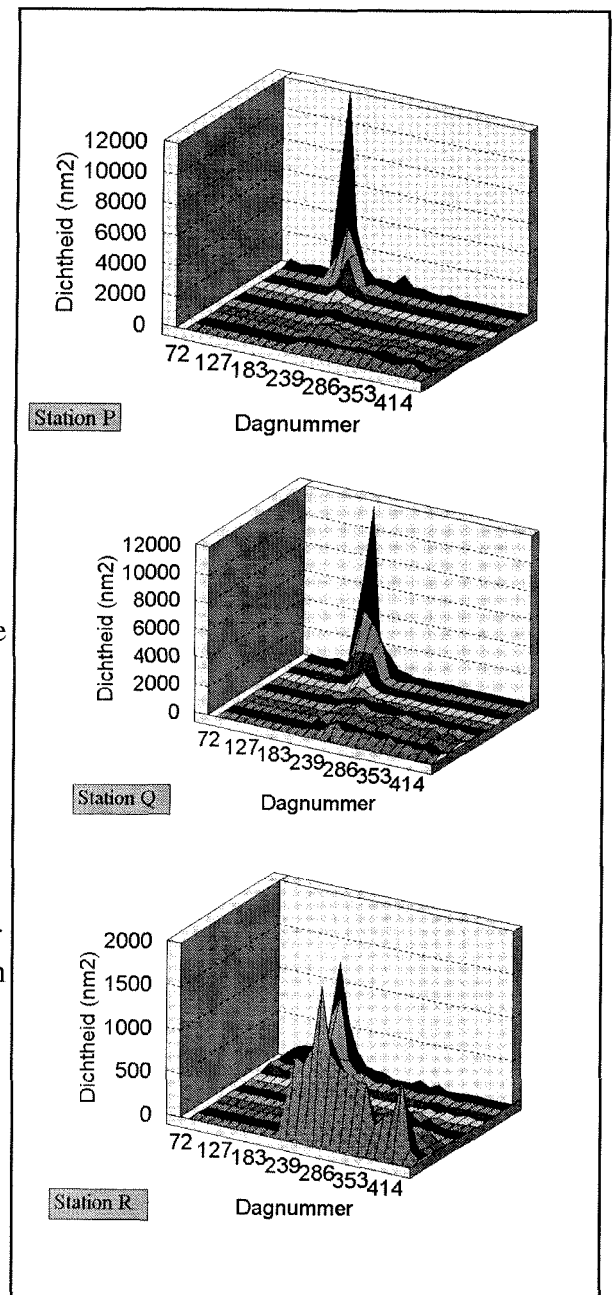
Uit bovenstaande figuren en berekeningen kan worden afgeleid, dat voor het Nonnetje geldt dat:

- de aantallen rekruten in de kleinste grootteklassen het hoogst zijn in het noordoostelijke deel van het meetnet.
- er een zeer geringe handhaving is van de rekruten in de kleinste grootteklassen in het zuidwestelijke deel van het meetnet.
- er een belangrijke secundaire rekruterings is geweest in het zuidwestelijke deel van het meetnet.
- er een betere handhaving is van de grotere grootteklassen in het zuidwestelijke deel dan in het noordoostelijke deel van het meetnet.
- er ruimtelijk gezien weinig verschillen lijken te zijn in de dichtheden en de handhaving van de grootste grootteklasse (7-8 mm).

4.3 *Cerastoderma edule*

In figuur 4.8 zijn de curves van de verschillende grootteklassen Kokkels in de tijd in de monitoring stations P, Q en R weergegeven op dezelfde manier als voor het Nonnetje in figuur 4.3. Het verloop van de curves in monitoring station Q vertoont net als bij het Nonnetje het verloop van aantallen in de verschillende grootteklassen zoals dat gebruikelijk is bij een gesloten populatie: de aantallen nemen af per grootteklasse (het sterkst in de kleinste grootteklassen) en het zwaartepunt van de curves verschuift gelijkmatig in de tijd. De populaties binnen de monitoring stations P en R lijken echter niet gesloten. In monitoring station P zijn de aantallen in de grootteklasse > 8 mm hoger dan men op grond van een gesloten populatie zou verwachten. In monitoring station R is helemaal een overduidelijke toename van Kokkels > 10 mm te zien.

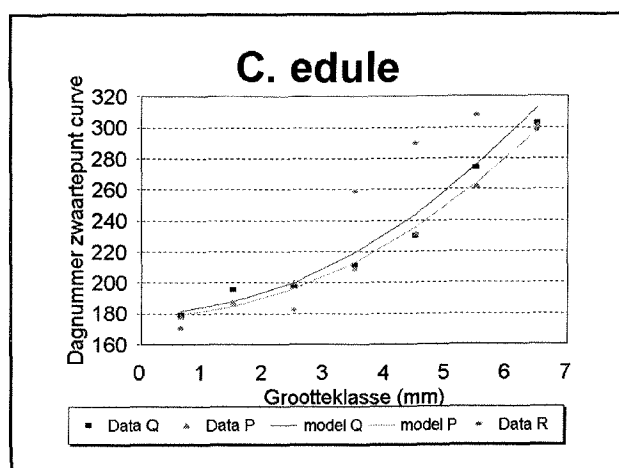
Wanneer het moment waarop het zwaartepunt van de grootteklasse/tijd curve ligt, wordt uitgezet tegen de grootteklasse (figuur 4.9), vertoont dit voor de Kokkel geen lineair maar een kwadratisch verloop. Op grond hiervan kan worden aangenomen dat de Kokkels een toenemende



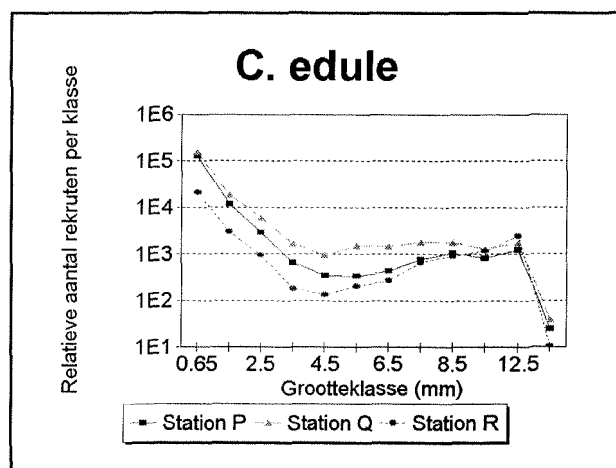
Figuur 4.8. Grootteklasse/tijd curves van de Kokkel in de monitoring stations P, Q en R.

tijdsduur doorbrengen in elk van de grootteklassen.

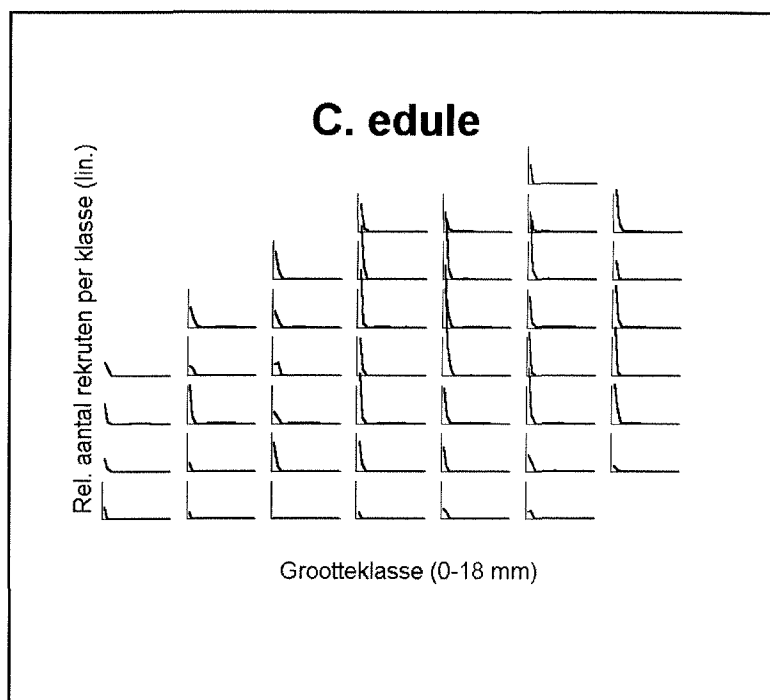
In figuur 4.10 is voor de Kokkel het aantal rekruten uitgezet tegen de grootteklassen. Monitoring station Q vertoont opnieuw het beeld van een gesloten populatie: het grootste aantal rekruten komt binnen in de kleinste grootteklasse (0.3-1 mm), tot de grootteklasse 4-5 mm neemt het aantal rekruten per klasse af, blijft dan constant tot 9-10 mm, maar neemt opnieuw af in de grootteklasse 10-15 mm. In monitoring station P en in nog grotere mate in monitoring station R neemt het aantal rekruten tot de klasse 4-5 mm wel af net als in monitoring station Q, maar vervolgens neemt het aantal rekruten toe tot de grootteklasse 9-10 mm, om daarna weer af te nemen. Dit is een teken voor immigratie van Kokkels tussen de 5 en 10 mm in de monitoring stations P en R (secundaire vestiging). Mogelijk is hier echter interferentie door de groeistop van Kokkels in de winter, waardoor een deel van de Kokkels langer in bepaalde grootteklassen verblijven.



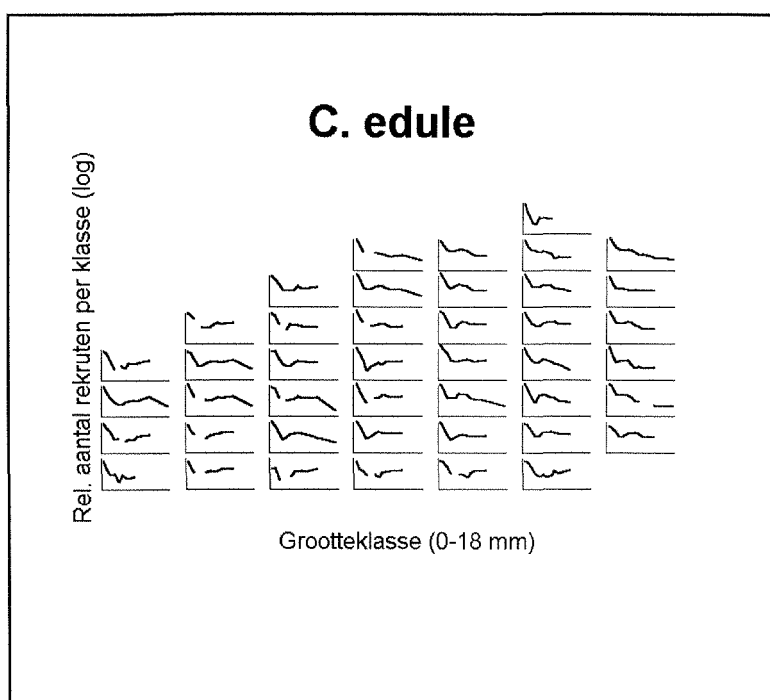
Figuur 4.9. Tijd van het zwaartepunt van de pieken per grootteklasse van de Kokkel in de monitoring stations P, Q en R.



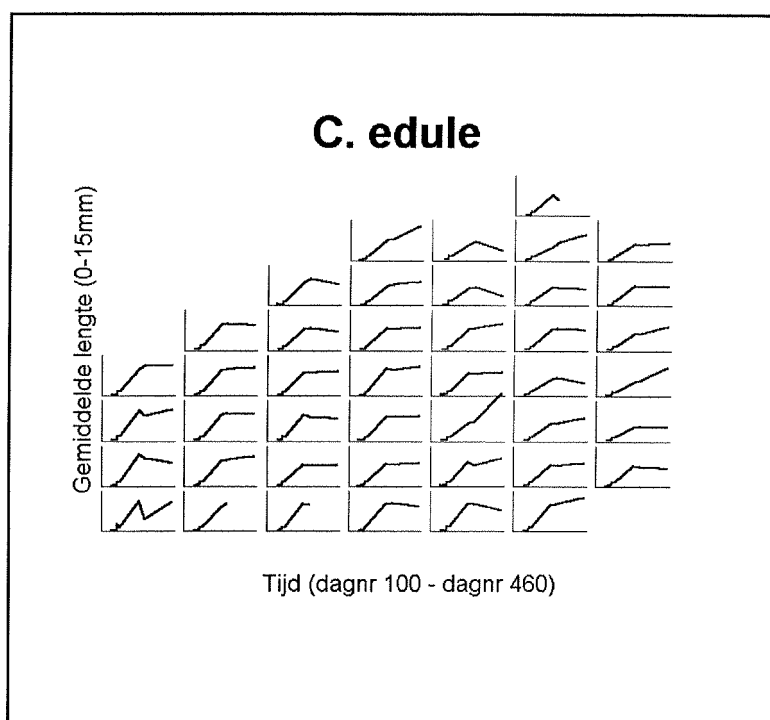
Figuur 4.10. Relatieve aantal rekruten per grootteklasse van de Kokkel in de monitoring stations P, Q en R.



Figuur 4.11. Relatieve aantal rekruten per grootteklasse van de Kokkel op het ruimtelijke meetnet (april 1997-februari 1998).



Figuur 4.12. Relatieve aantal rekruten per grootteklasse van de Kokkel op het ruimtelijke meetnet (log-schaal) (april 1997-februari 1998).



Figuur 4.13. Gemiddelde lengte van de Kokkels op het ruimtelijke meetnet uitgezet tegen de tijd.

In figuur 4.11 is het relatieve aantal rekruten dat per grootteklasse binnenkomt, voor de Kokkel uitgezet op de punten van het ruimtelijke meetnet (zie ook figuur 4.12, log-schaal). De groeicurves van de Kokkel op het ruimtelijke meetnet zijn weergegeven in figuur 4.13. Uit deze figuur blijkt duidelijk dat de groei van de Kokkels op vrijwel het hele meetnet in de winter is gestopt. In februari zijn de Kokkels groter in het zuidwestelijke dan in het noordoostelijke deel van het meetnet.

Uit bovenstaande berekeningen en figuren kan worden afgeleid dat voor de Kokkel geldt dat:

- de aantallen rekruten in de kleinste grootteklassen homogener over het meetnet verdeeld zijn dan die van het Nonnetje, maar het hoogst zijn in het centrale deel van het meetnet.
- er op het hele meetnet een zeer geringe overleving is van de rekruten in de kleinste grootteklassen.
- er waarschijnlijk een secundaire vestiging is geweest in het zuidwestelijke deel van het meetnet.
- de groeisnelheden misschien hoger zijn geweest in het zuidwestelijke deel van het meetnet.

Uit de vergelijking van figuren 9 en 14 blijkt duidelijk dat de relatieve overleving van jonge **broedjes** bij *Macoma balthica* veel hoger is dan bij *Cerastoderma edule*. Het is nog onduidelijk wat de reden voor dit opmerkelijke verschil precies is geweest. De piekdichtheden van *Macoma*

balthica waren hoger dan die van *Cerastoderma edule*, maar dat verschil zou (als gevolg van intraspecifieke hindering) eerder aanleiding moeten geven tot een hogere relatieve overleving bij de laatste.

Opgemerkt kan worden dat hoge kokkeldichtheden voor de hele Westerschelde relatief zeldzaam zijn, wat wellicht kan worden verklaard door de lage primaire productiviteit van het systeem (Kromkamp et al., 1995), in combinatie met de relatief hoge slibgehalten van het water. Verder onderzoek (literatuurstudie, experimentele studies) zal moeten uitwijzen of de larven van beide soorten een ander gedrag hebben (ingraving, actieve migratie) tegenover substraatdynamiek. Gezien verschillen in ingraafdiepte en voedingswijze van de adulten lijkt dit waarschijnlijk.

5. RELATIES FYSISCHE FACTOREN PLAAT VAN BAARLAND

5.1 Inleiding

Bij het onderzoek naar de invloed van hoogteligging, substraatdynamiek en -samenstelling op de ruimtelijke en temporele spreiding van het benthos is het van belang enig inzicht te hebben in de onderlinge samenhang tussen deze factoren.

In het algemeen is het zo dat in een rustig hydrodynamisch milieu (lage stroomsnelheden, kleine golfinvloeden) de bodemvormen en substraatdynamiek relatief klein, en de sedimenten relatief fijn zullen zijn. Het hydrodynamisch milieu varieert in tijd en ruimte. Op platen en slikken in de Westerschelde nemen met toenemende hoogte de stroomsnelheden en golfinvloeden af. Tijdens vloed zijn stroomsnelheden op de platen vaak hoger dan tijdens eb; op springtij zijn stroomsnelheden hoger dan op doottij. In het najaar is de golfinvloed meestal hoger dan tijdens de zomer (zie ook Kohsiek et al., 1988). Samenvattend verwachten we dus met toenemende hoogte dus een afnemende substraatdynamiek, ribbelhoogte en grofheid van het sediment. Op springtij en in het najaar verwachten we hogere ribbels en dynamiek en grover sediment dan op doottij en tijdens de zomer.

Dit algemene beeld wordt door verschillende factoren verstoord die hieronder kort worden besproken.

De hoeveelheid 'morfologische arbeid' die op een locatie verricht wordt is onder meer afhankelijk van de duur en de intensiteit van het proces (Brunsdon en Thornes, 1979), waarbij het nog van belang is dat de intensiteit van het proces een bepaalde drempelwaarde overschrijd (Coates en Vitek, 1980). Door de samenhang tussen stroomsnelheden, golfwerking en hoogteligging (overspoelingsduur) kan er op de platen in de Westerschelde een sterke samenhang tussen duur en intensiteit van het proces worden verwacht. Doordat bijvoorbeeld tussen dood- en springtij verschillen bestaan tussen de samenhang tussen duur en intensiteit is het van belang of duur dan wel intensiteit van het proces dominant is in de hoeveelheid morfologische arbeid die wordt verricht. Om hierin meer inzicht te krijgen kunnen we uitgaan van de stelling dat bij toenemende intensiteit van het proces de duur van het proces van relatief minder belang wordt. Dit impliceert dat onderzochte fysische parameters beter correleren met de stroomsnelheden tijdens vloed, dan met de stroomsnelheden tijdens eb. Verder zijn dan de correlaties van de fysische parameters gemeten op springtij met de stroomsnelheden beter op springtij dan op doottij; terwijl de correlaties van de fysische parameters met de hoogte op springtij juist slechter zijn dan op doottij.

In bovenstaande beschouwingen is de invloed van het sediment zelf op ribbelhoogte, substraatdynamiek en ook substraatsamenstelling niet opgenomen. Bij voldoende lang gelijkblijvende condities en de afwezigheid van biologische invloeden zullen sedimentsamenstelling en hydrodynamische omstandigheden met elkaar in evenwicht raken. In

een dynamisch systeem als de Westerschelde is er echter op alle relevante tijdschalen sprake van veranderende condities, terwijl ook biologische invloeden van groot belang kunnen zijn. In Duiker (1996a) is een kort overzicht opgenomen over biologische invloeden op de eigenschappen van het substraat.

Morfologische onregelmatigheden als geultjes en prieltjes, steilrandjes door dagzoomende harde lagen en kuilen kunnen lokaal het hydrodynamisch milieu sterk beïnvloeden. Met name geultjes en prieltjes zorgen lokaal voor een sterk verhoogde dynamiek en grover sediment (zie ook Kohsiek et al., 1988).

De omstandigheden op een locatie kunnen in een systeem als de Westerschelde niet los gezien worden van de directe omgeving, en zelfs de rest van het estuarium. De plaats in het grotere geheel van aan- en afvoer van sediment kan temporele variaties veroorzaken die relatief weinig te maken hebben met lokale condities (zie ook Storm, 1996; Vroon et al., 1997). Vooral menselijke ingrepen als baggeren en storten kunnen lokaal grote invloed hebben op de substraatdynamiek en -samenstelling. Verder is de ruimtelijke en temporele variatie in slibgehalte in de waterkolom bijzonder groot (o.a. Ten Brinke, 1993; Ten Brinke, 1992; eigen data). Tezamen met het nog slecht te voorspellen uitzakgedrag van slib in estuaria (o.a. Ten Brinke, 1993) geeft dit een wat onvoorspelbaar karakter aan de sedimentsamenstelling van de bodem.

Volgens Oost (1995) wordt de ribbelhoogte bepaald door de combinatie van korrelgrootte, stroomsnelheid en de duur van stroming. Uit zijn studie blijkt dat bij een bepaalde korrelgrootte een bepaalde maximale ribbelhoogte is die bereikt kan worden bij iedere stroomsnelheid die boven de kritieke grens van beweging ligt. De snelheid van stromen bepaalt slechts hoe lang het duurt voordat de maximale ribbelhoogte bereikt wordt.

Bovenstaande beschouwingen leiden tot de volgende verwachtingen:

1. Er is een positieve correlatie tussen stroomsnelheid en substraatdynamiek.
2. Er is een positieve correlatie tussen stroomsnelheid en ribbelhoogte.
3. Er is een negatieve correlatie tussen stroomsnelheid en slibgehalte.
4. Er is een positieve correlatie tussen stroomsnelheid en de grofheid van de zandfractie (D50; D90).
5. Er is een negatieve correlatie tussen stroomsnelheid en hoogteligging.
6. Er is een negatieve correlatie tussen hoogteligging en substraatdynamiek.
7. Er is een negatieve correlatie tussen hoogteligging en ribbelhoogte.
8. Er is een positieve correlatie tussen hoogteligging en slibgehalte.
9. Er is een negatieve correlatie tussen hoogteligging en grofheid van de zandfractie.
10. De grofheid van de zandfractie is positief, en het slibgehalte negatief, gecorreleerd met substraatdynamiek.
11. Op springtij zijn de ribbels hoger dan op het bijbehorende doodtij.
12. Op springtij is de substraatdynamiek hoger dan op het bijbehorende doodtij.

13. De correlaties van substraatdynamiek en ribbelhoogte zijn beter met de stroomsnelheden tijdens vloed dan de stroomsnelheden tijdens eb.
14. Omdat in droogvalduur zowel duur als intensiteit van het proces zijn vertegenwoordigd is er een betere correlatie tussen droogvalduur en ribbelhoogte dan tussen stroomsnelheid en ribbelhoogte.
15. Omdat in droogvalduur zowel duur als intensiteit van het proces zijn vertegenwoordigd is er een betere correlatie tussen droogvalduur en substraatdynamiek dan tussen stroomsnelheid en substraatdynamiek.
16. Op springtij correleren substraatdynamiek en ribbelhoogte beter met de stroomsnelheden en slechter met de hoogteligging dan op doortij.

5.2 Analyse

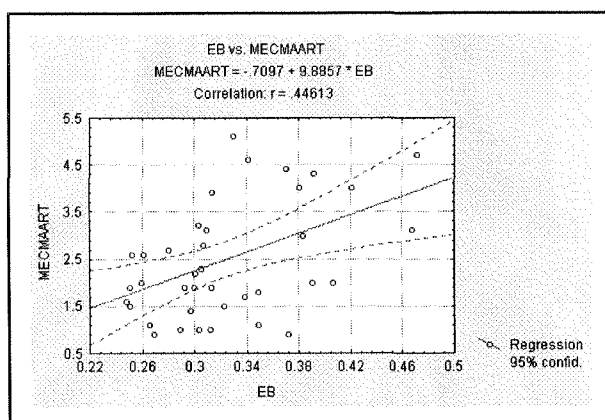
De werkelijk opgetreden stroomsnelheden op de meetplots zijn niet gemeten. Wel kunnen deze stroomsnelheden worden gemodelleerd met behulp van Waqua en de gemeten tijdseries op de monitoring stations. De resultaten van zulke modelleringen waren nog niet beschikbaar bij het vervaardigen van dit rapport. Wel beschikbaar waren de maximale stroomsnelheden bij eb en vloed op een gemiddeld springtij gemodelleerd met de Waqua applicatie Scalwest (Schaap en Touwen, 1998). Uit Stikvoort (1994), waarin een groot aantal stroomsnelheidsmetingen zijn geanalyseerd, blijkt dat vrijwel alle relevante parameters die betrekking hebben op stroomsnelheden of overschrijdingsduur op dood- of springtij, onderling significant gecorreleerd zijn. De bij onze analyse gebruikte parameters kunnen dus beschouwd worden als een redelijke karakterisering van de gemiddeld op de Plaat van Baarland optredende stroomsnelheidsomstandigheden. Correlaties tussen de gemeten fysische parameters en deze gemiddelde stroomsnelheden zullen echter waarschijnlijk wel slechter zijn dan correlaties tussen de gemeten fysische parameters en de werkelijk opgetreden stroomsnelheden. Vooral bij harde wind kunnen de werkelijk opgetreden omstandigheden kunnen sterk afwijken van de gemiddelde omstandigheden. Dit lijkt vooral het geval te zijn bij de dood- springtij cyclus van juli. Toen zijn op de Plaat van Baarland windsnelheden tot 7 Bft gemeten.

Door de wijze van verwerking van de monsters zijn er enkele onnauwkeurigheden in de kenmerkende parameters van de korrelgrootteverdelingen aanwezig. Zo bleek bij de analyse van de zandfractie met behulp van een LASER-diffractie deeltjesgroottemeter dat er nog een klein percentage delen kleiner dan 63 μm aanwezig was in de zeeffractie tussen 63 μm en 2000 μm . Verder was in een aantal gevallen de korrelgrootteverdeling van de zandfractie tweetoppig, met de tweede top rond de 800 μm . Waarschijnlijk gaat het hier om een bijmenging van verspoeld veen, die niet verwijderd is doordat geen voorbehandeling met waterstofperoxide en zoutzuur heeft plaatsgevonden. Deze problemen zijn gedeeltelijk ondervangen door naast de verdelingsparameters van de gehele korrelgrootteverdeling ook de verdelingsparameters van de korrelgrootteverdeling tussen 63 μm en 400 μm te bepalen. Daarnaast is ook de fractie groter dan 400 μm bepaald om inzicht te krijgen in de verspreiding van verspoeld veen.

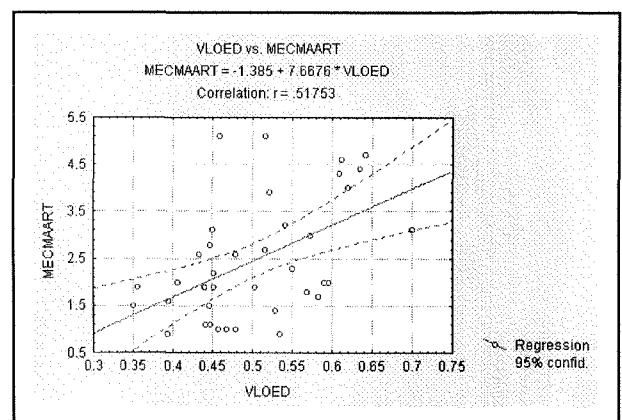
Behalve op één dag zijn zowel de maximale stroomsnelheid tijdens vloed als de maximale stroomsnelheid tijdens eb positief gecorreleerd met de meest betrouwbare dynamiekparameter MAXeros en de ribbelhoogte. Van de positieve correlaties van 9 MAXeros metingen met de eb en de vloed parameter zijn er 5 significant². De negatieve correlaties van 1 MAXerosmeting met de stroomsnelheidsparameters zijn niet significant. Van de beschouwde correlaties van 7 ribbelhoogtemetingen met de stroomsnelheidsparameters zijn er 11 significant, waaronder ook de twee negatieve correlaties (zie ook tabel 5.1).

Tabel 5.1. Correlaties tussen MAXeros en de stroomsnelheidsparameters.
*: significante correlatie.

	Maximale Ebstroom	Maximale Vloedstroom
MAXeros dag 77	.10	.21
MAXeros dag 85	.13	.19
MAXeros cyclus maart	.45*	.52*
MAXeros dag 150	.52*	.56*
MAXeros dag 157	.20	.38*
MAXeros cyclus juni	.07	.30
MAXeros dag 182	.10	.15
MAXeros dag 189	-.21	-.13
MAXeros cyclus juli	.07	.18
MAXeros gem. 7 dagmetingen	.01	0.27



Figuur 5.1. Correlatie MAXeros over de cyclus van maart met maximale stroomsnelheid tijdens eb.

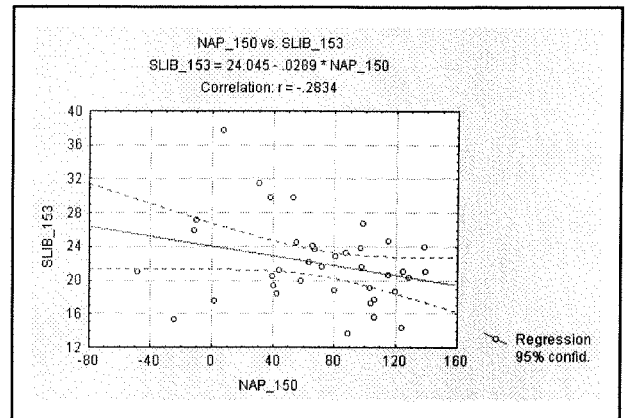


Figuur 5.2. Correlatie MAXeros over de cyclus van maart en de maximale stroomsnelheid tijdens vloed.

²

In dit rapport is $\alpha=0.05$ gebruikt als significantie niveau.

Het slibgehalte van alle dagen is positief gecorreleerd met zowel de maximale stroomsnelheid tijdens eb als de maximale stroomsnelheid tijdens vloed. In geen van de gevallen is de correlatie significant. D50 is negatief gecorreleerd met de maximale stroomsnelheid tijdens vloed en eb. De laatste correlatie is significant. D90 is positief gecorreleerd met de snelheid tijdens vloed en negatief met de snelheid tijdens eb. Deze uitkomsten zijn niet eenduidig (zie tabel 5.2). Dit komt waarschijnlijk doordat D90 vrij gevoelig is voor de staarten van de korrelgrootte verdeling. Indien D90 bepaald wordt van de fractie tussen 63 µm en 400 µm dan correleert D90 negatief met zowel de stroomsnelheden tijdens eb en de stroomsnelheden tijdens vloed.

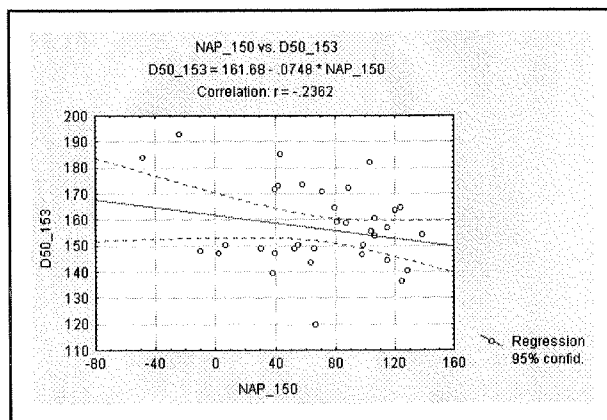


Figuur 5.3. Correlatie hoogteligging en slibgehalte. (begin juni)

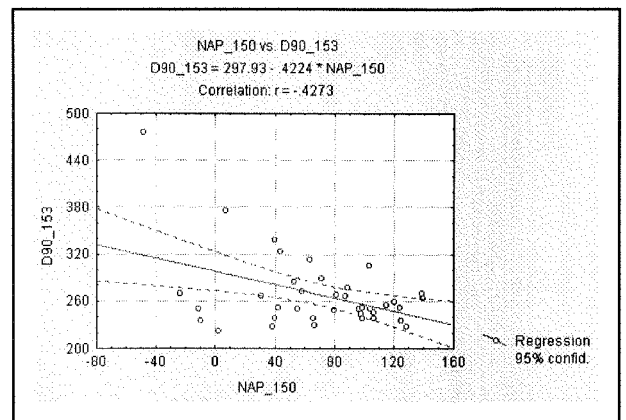
Tabel 5.2. Correlaties tussen substratsamenstelling en stroomsnelheidsparameters.

*: significante correlatie.

Samentelling begin juni:	Maximale ebstroom	Maximale vloedstroom
Slibgehalte	.20	.20
D50	-.42*	-.06
D90	-.15	.13



Figuur 5.4. Correlatie tussen hoogte en D50 van de hele verdeling van de zandfractie (begin juni).



Figuur 5.5. Correlatie tussen hoogte en D90 van de hele verdeling van de zandfractie (begin juni).

De negatieve correlatie van slibgehalte met stroomsnelheden kan wellicht verklaard worden door de hoogteligging. Er is namelijk steeds een negatieve correlatie tussen slibgehalte en hoogteligging, hetgeen wellicht veroorzaakt wordt doordat op de lager gelegen plots meer slib kan uitzakken tijdens kentering. Deze lager gelegen plots kennen de hogere stroomsnelheden (zie ook figuur 5.6 en 5.7).

De negatieve correlatie van D50 en D90 van de zandfractie met de stroomsnelheden is voorsnog niet verklaarbaar. Fijner materiaal (kleinere D50, D90) verwachten we in principe bij lagere stroomsnelheden. Verwachtingen 3 en 4 lijken op grond van de data niet te kloppen.

D50 en D90 zijn wel negatief gecorreleerd met de hoogte. Vijf van de negen relevante correlaties zijn significant.

Het slibgehalte is afwisselend positief en negatief gecorreleerd met MAXeros. Geen van de correlaties is significant. D50 en D90, van zowel de gehele verdeling als van de fractie 63 μm tot 400 μm correleren positief met MAXeros op doodtij, springtij en de dood-springtijcyclus (zie ook tabel 5.3). Vier van de 12 correlaties zijn significant. Verwachting 10 wordt dus niet ondersteund voor slibfractie, maar wel voor de zandfractie. Wellicht kan dit verklaard worden door het al eerder aangestipte uitzakgedrag van slib.

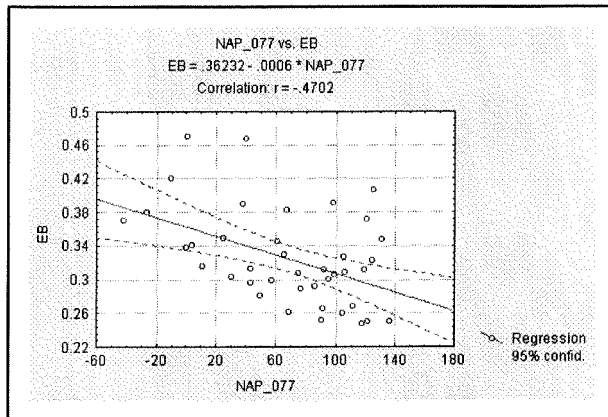
Tabel 5.3. Deel van de correlaties tussen MAXeros en substraatsamenstelling.

*: significante correlatie.

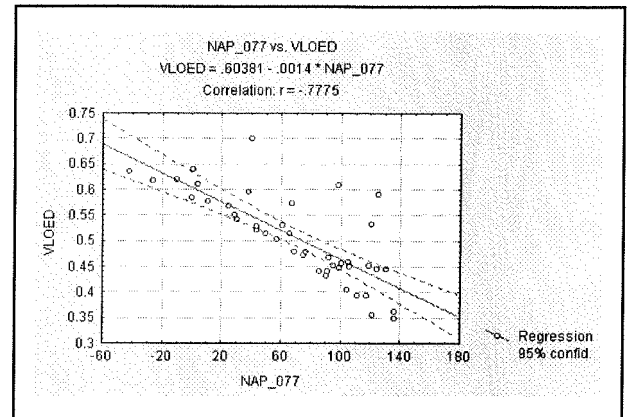
	MAXeros dag 150	MAXeros dag 157	MAXeros cyclus juni
Slibgehalte	-.13	.09	-.33
D50	.26	.16	.53*
D90	.09	.41*	.24

De maximum stroomsnelheid op een gemiddeld springtij is zowel voor eb als vloed significant negatief gecorreleerd met de hoogteligging en droogvalduur (figuur 5.6 en 5.7). De maximum stroomsnelheid tijdens vloed is beter gecorreleerd met hoogteligging ($r \sim -.80$) dan de maximum stroomsnelheid bij eb ($r \sim -.55$). De maximum stroomsnelheid tijdens eb en vloed zijn onderling sterk gecorreleerd ($r=0.85$).

De meest betrouwbare dynamiekparameter MAXeros is behalve op springtij in de juli-cyclus steeds negatief gecorreleerd met de hoogteligging. De correlaties zijn significant voor de dynamiek over de cyclus van maart; op doodtij, springtij en de gehele cyclus voor de cyclus van juni (voorbeeld figuur 5.8). De ribbelhoogte is steeds negatief gecorreleerd met de hoogte. Op springtij is deze correlatie steeds significant, evenals op doodtij van de juli-cyclus.

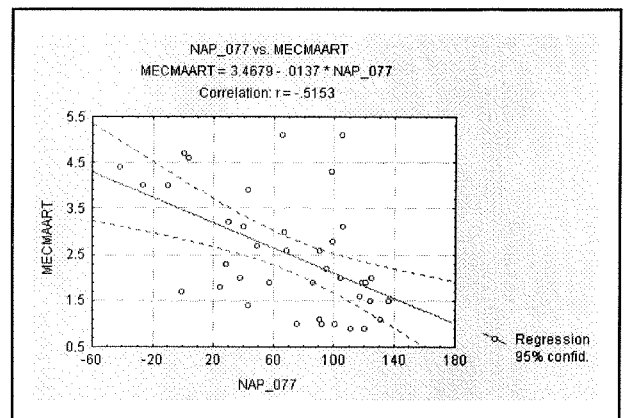


Figuur 5.6. Correlatie tussen hoogteligging en maximale stroomsnelheid tijdens eb.



Figuur 5.7. Correlatie tussen hoogteligging en maximale stroomsnelheid tijdens vloed.

Tijdens de gemeten cycli van maart en juni zijn MAXeros en ribbelhoogte op springtij, gemiddeld over het ruimtelijk meetnet, significant groter dan MAXeros en ribbelhoogte op het bijbehorende doodtij. De cyclus in juli vertoont een afwijkend beeld. MAXeros is op springtij wel iets groter dan op doodtij, maar het verschil is niet significant (zie ook De Vries et al., 1998 bijlage S11). Dit kan worden verklaard door de sterke waterstandsopzet op doodtij bij de cyclus in juli. Hierdoor was er nauwelijks verschil in getijamplitude op doodtij en op springtij. Uit de eerste analyse van de hydrodynamische data blijkt dat er een sterke samenhang is tussen getijamplitude en de op de Plaat van Baarland optredende stroomsnelheden (zie ook Duiker, 1998). Daarom lijken de verwachtingen 11 en 12 te kloppen, onder het voorbehoud dat de getijamplitude op springtij wel daadwerkelijk groter moet zijn dan de getijamplitude op doodtij.



Figuur 5.8. Correlatie tussen hoogteligging en MAXeros over de cyclus van maart.

De correlaties van ribbelhoogte en MAXeros met de maximale stroomsnelheid tijdens vloed is in 14 van de 17 gevallen duidelijk beter dan de maximale stroomsnelheid tijdens eb. Verwachting 13 wordt hiermee ondersteund.

De correlatie van droogvalduur met ribbelhoogte en MAXeros is niet altijd beter dan de correlatie tussen stroomsnelheden en ribbelhoogte of MAXeros (verwachting 14 en 15). Bij de ribbelhoogte is dit wel op doodtij het geval, maar slechts in de cyclus van juli ook op springtij. Dit in tegenstelling tot MAXeros waarbij bij dit het geval is op springtij van de cyclus van maart en juni en op doodtij van de cyclus in juli. Ribbelhoogte en MAXeros vertonen dus een

tegengesteld beeld (zie ook tabel 5.4). De verwachting 14 en 15 worden niet eenduidig ondersteund.

Tabel 5.4. Correlaties tussen ribbelhoogte en hydrodynamische parameters.

*: significante correlatie; golfberastering: springtij.

Ribbel hoogte	Droogval- duur	Maximale ebstroom	Maximale vloedstroom	MAXeros	Droogval- duur	Maximale ebstroom	Maximale vloedstroom
.. dag 77	.45*	-.40*	-.39*	.. dag 77	-.20	.10	.21
.. dag 85	-.33*	.62*	.41*	.. dag 85	-.26	.13	.19
.. dag 150	-.43*	.19	.39*	.. dag 150	-.48*	.52*	.56*
.. dag 157	-.17	.37*	.36*	.. dag 157	-.52*	.20	.38*
.. dag 182	-.44*	.31*	.37*	.. dag 182	-.20	.10	.15
.. dag 189	-.36*	.15	.27	.. dag 189	.08	-.21	-.13

Dit kan niet verklaard worden door de correlaties met de stroomsnelheden alleen. De ribbelhoogte is op springtij niet duidelijk beter gecorreleerd met de stroomsnelheden dan op doodtij; en MAXeros is op doodtij niet duidelijk beter gecorreleerd met de stroomsnelheden dan op springtij. Verwachting 16 wordt dus niet ondersteund.

De afwijkingen in het beeld gevormd door de correlaties (op springtij MAXeros beter en ribbelhoogte slechter gecorreleerd met droogvalduur dan met stroomsnelheden; op doodtij juist niet) kan wellicht worden verklaard door het afwijkende doodtij van de cyclus in juli.

5.3 Conclusie

Het algemene beeld van de samenhang tussen hydrodynamisch milieu en substraatsamenstelling en -dynamiek zoals gevat in de verwachtingen wordt slechts ten dele ondersteund. Ook is het niet mogelijk om uit verschillen in de mate van correlatie van dynamiek en ribbels met duur (droogvalduur) en intensiteit (stroomsnelheden) van het proces onder verschillende omstandigheden (eb-vloed, dood-springtij) een eenduidige uitkomst te krijgen omtrent het relatieve belang van duur en intensiteit. De mogelijke oorzaken hiervan werden al aangegeven in de inleiding. Welke van de genoemde factoren uiteindelijk doorslaggevend zijn is nu nog niet duidelijk. Met het beschikbaar komen van meer gedetailleerde hydrodynamische gegevens kan hierover waarschijnlijk meer uitsluitsel worden gegeven. Ook de substraatsamenstelling vertoont geen eenduidig beeld. Vooral het verschil tussen de slibfractie en de zandfractie is opvallend, maar wellicht te verklaren door de processen die zich afspelen in de waterkolom.

6. INVLOED VAN FYSISCH FACTOREN OP DE EERSTE VESTIGING

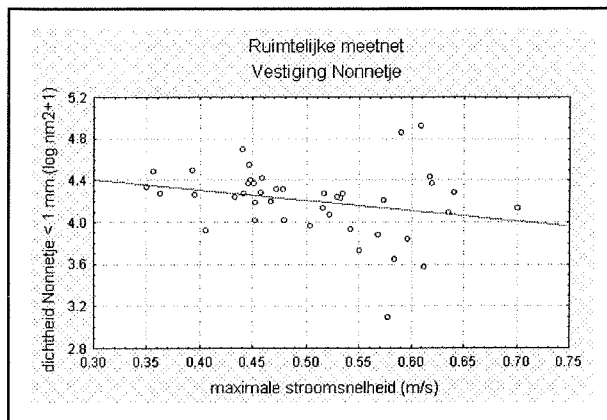
6.1 Inleiding

Op de Plaat van Baarland in de Westerschelde worden zodanige stroomsnelheden bereikt dat aangenomen mag worden dat hier sprake is van de in paragraaf 3.1 beschreven situatie A: er zijn plaatsen op de Plaat van Baarland waar vrijwel of geen broedjes de overgang van het water naar de bodem zullen kunnen maken. Daarom zullen de overstromingsduur, de dichtheid van de adulte bodemdieren en de substraatsamenstelling van ondergeschikt belang zijn bij het bepalen van het ruimtelijke patroon van vestiging Nonnetje en Kokkel broed. Op grond van dit beeld en uitgaande van de onderlinge correlaties tussen de fysische parameters (hoofdstuk 5) kunnen verwachtingen voor de vestiging van het Nonnetje en de Kokkel op de Plaat van Baarland worden opgesteld (die vanzelfsprekend alleen opgaan in de broedvalperiode):

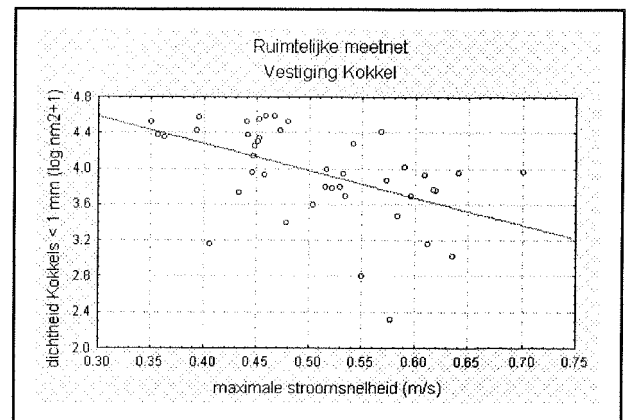
1. Op plaatsen waar gedurende de hele getijcyclus de kritische minimum stroomsnelheid voor het uitzinken van de larven niet wordt bereikt, zijn geen Nonnetjes en Kokkels < 1 mm aanwezig.
2. Er is een maximum substraatsamenstelling waarboven geen Nonnetjes en Kokkels < 1 mm voorkomen.
3. Er is een negatieve correlatie tussen de maximale stroomsnelheid en de dichtheid van Nonnetjes en Kokkels < 1 mm.
4. Er is een negatieve correlatie tussen de maximale erosie en de dichtheid van Nonnetjes en Kokkels < 1 mm.
5. Er is een negatieve correlatie tussen de D90 van de korrelgrootteverdeling van de zandfractie en de dichtheid van Nonnetjes en Kokkels < 1 mm.
6. Er is een positieve correlatie tussen hoogteligging en de dichtheid van Nonnetjes en Kokkels < 1 mm.
7. Er is een negatieve correlatie tussen de dichtheid van adulte bodemdieren en de dichtheid van Nonnetjes en Kokkels < 1 mm.
8. Er is op de Plaat van Baarland een range van slibgehalten (organisch stof gehalten) in de bovenste 5 cm van het substraat waarbinnen de dichtheid van Nonnetjes en Kokkels < 1 mm het hoogst is.

6.2 Analyse

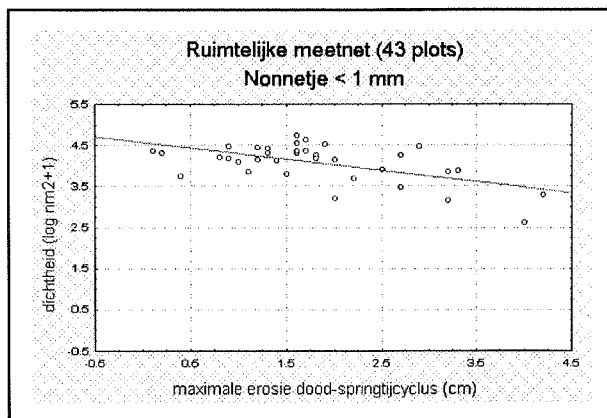
Tijdens alle bemonsteringen in de broedvalperiode was op het ruimtelijke meetnet de dichtheid van Nonnetjes < 1 mm significant negatief gecorreleerd met de gemiddelde maximale stroomsnelheid tijdens een gemiddeld springtij (m.a.w. hoe hoger de maximale stroomsnelheid, hoe minder vestiging: verwachting 3, figuur 6.1a), met de maximale erosie over de dood-springtijcyclus (m.a.w. hoe hoger de maximale erosie, hoe minder vestiging: verwachting 4,



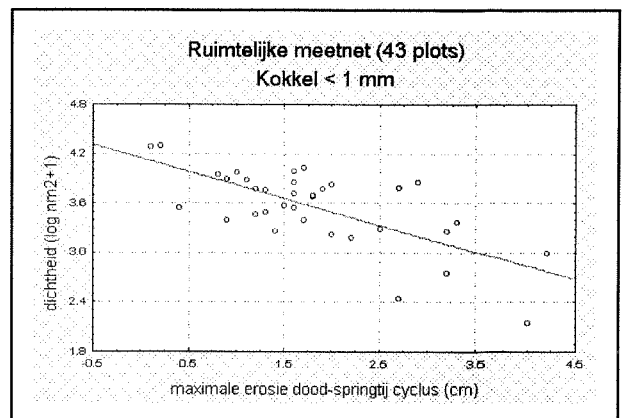
Figuur 6.1a. Correlatie dichtheid Nonnetjes < 1 mm en max. stroomsnelheid: 2 juni (n= 43; $p<0.05$; $r=-0.45$).



Figuur 6.1b. Correlatie dichtheid Kokkels < 1 mm en max. stroomsnelheid: 25 juni (n=43; $p<0.05$; $r=-0.51$).

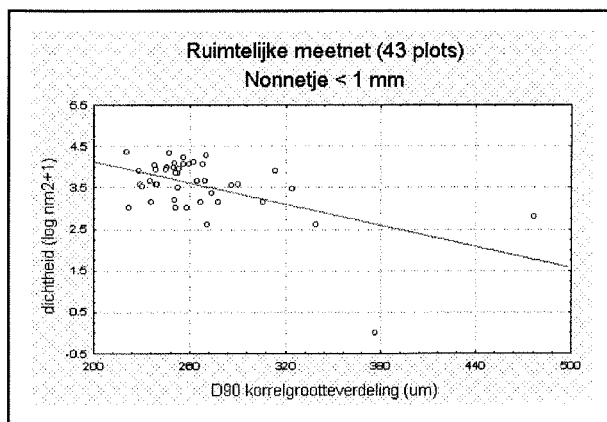


Figuur 6.2a. Correlatie dichtheid Nonnetjes < 1 mm en maximale erosie over dood-springtijcyclus: 26 mei (n=35; $p<0.05$; $r=-0.58$).

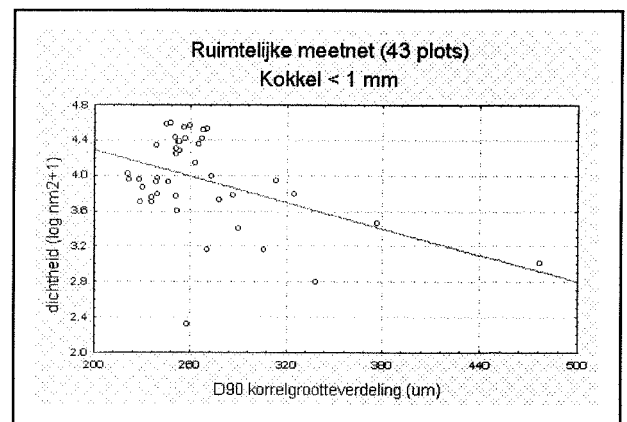


Figuur 6.2b. Correlatie dichtheid Kokkels < 1 mm en maximale erosie over dood-springtijcyclus: 9 juni (n=35; $p<0.05$; $r=-0.70$).

figuur 6.2a, NB. m.u.v. de bemonstering na dootij), met de D90 van de korrelgrootteverdeling (m.a.w. hoe groter de zandkorrels, hoe minder vestiging: verwachting 5, figuur 6.3a) en significant positief met de hoogteligging (m.a.w. hoe hoger gelegen, hoe meer vestiging: verwachting 6, figuur 7.1a.). Dezelfde significante correlaties gelden tijdens de laatste twee bemonsteringen voor de dichtheid van Kokkels < 1 mm, die alleen tijdens deze twee bemonsteringen in hoge dichtheden aanwezig waren (figuur 6.1b, 6.2b, 19b en 6.3b). Uit de resultaten van de multiple regressie met deze vier parameters blijkt dat deze samen ongeveer 60% van de variatie in de dichtheden van zowel de Nonnetjes als de Kokkels < 1 mm verklaren (partiele correlaties per variabele: tabel 6.1). Voor het Nonnetje levert de hoogteligging een significante onafhankelijke bijdrage, voor de Kokkel de maximale erosie over de dood-springijcyclus en de hoogteligging.



Figuur 6.3a. Correlatie dichtheid Nonnetjes < 1 mm en D90 korrelgrootteverdeling: 25 juni (n= 43; $p<0.05$; $r=-0.53$).



Figuur 6.3b. Correlatie dichtheid Kokkels < 1 mm en D90 korrelgrootteverdeling: 25 juni (n=43; $p<0.05$; $r=-0.43$).

Tabel 6.1. Partiele correlatiecoëfficiënten per variabele in de multiple regressie.

	dichtheid Nonnetjes < 1 mm	dichtheid Kokkels < 1 mm
max. stroomsnelheid	0.132	0.098
max. erosie cyclus juni	-0.245	-0.612
D90 zandkorrelverdeling	-0.234	-0.154
hoogteligging	0.400	0.374
R ² regressiemodel (4 var.)	0.46	0.63

Er zijn geen significante correlaties gevonden tussen de dichtheden van adulte Nonnetjes (adulte Kokkels waren niet aanwezig) en de dichtheden van Nonnetjes en Kokkels < 1 mm in de broedvalperiode (verwachting 7). De dichtheid van adulte bodemdieren was in 1997 op het moment van de broedvalperiode op de hele Plaat van Baarland zeer laag en dit alles duidt erop dat in 1997 de adulte bodemdieren geen bepalende rol kunnen hebben gespeeld bij het gevonden sterke ruimtelijke patroon van de vestiging. De verwachting kan in meer algemene zin echter pas worden verworpen wanneer de vestiging opnieuw wordt bestudeerd bij hoge dichtheden van adulte bodemdieren.

Er is tijdens alle bemonsteringen in de broedvalperiode geen verband gevonden tussen slibgehalten/ organisch stof gehalten en de dichtheden van Nonnetjes en Kokkels < 1 mm. Verwachting 8 lijkt dus niet te kloppen. De verwachtingen 1, 2 en 3 zullen verder bestudeerd worden wanneer de gemeten hydrodynamische parameters beschikbaar zijn.

6.3 Conclusie

Wanneer de uitkomsten van de analyse vergeleken worden met de verwachtingen, kan geconcludeerd worden dat het gevonden ruimtelijke patroon van vestiging van Nonnetje- en Kokkelbroed op de Plaat van Baarland voor een groot deel (ongeveer 60%) bepaald wordt door de maximale stroomsnelheid, de maximale erosie over de spring-doodtijcyclus, de korrelgrootteverdeling van de zandfractie en de hoogteligging. *De vestigingsdichtheden zijn het hoogst in het hoger gelegen deel van de plaat, waar de maximale stroomsnelheid en de maximale erosie het laagst is, en de zandkorrels het kleinst. Dit komt overeen met het beschreven beeld dat op de Plaat van Baarland meer vestiging zal plaatsvinden op de hoger gelegen plaatsen, door de invloed van hoogteligging op de hydro- en daardoor substraatdynamiek.* Op, vergeleken met de Plaat van Baarland minder dynamische plaatsen, zou volgens het beschreven beeld, de meeste vestiging plaatsvinden op lager gelegen delen door het directe verband tussen hoogteligging en overstromingsduur (langere uitzinktijd).

Verder kan geconcludeerd worden dat de dichtheid van adulte bodemdieren en het slibgehalte/ organisch stof gehalte niet van doorslaggevende betekenis geweest kunnen zijn voor het bepalen van het ruimtelijke patroon van vestiging van Nonnetje en Kokkel broed op de Plaat van Baarland.

7. HET BELANG VAN DE EERSTE VESTIGING VOOR DE NAJAARS-DICHTHEID

7.1 Inleiding

Zoals in hoofdstuk 4 en 6 is gebleken, zijn de hydro- en substraatdynamische omstandigheden op de Plaat van Baarland zodanig, dat zich vrijwel overal Nonnetjes en Kokkels kunnen vestigen. Hoe groot het belang van de eerste vestiging is voor het aantal adulte bodemdieren, is dus afhankelijk van de in het eerste levensjaar optredende sterfte en/of migratie. Wanneer het ruimtelijke patroon van dichtheden van pas gevestigde broedjes overeenkomt met het ruimtelijke patroon van dichtheden van adulte bodemdieren, kan de eerste vestiging van bepalend belang zijn voor de dichtheden van adulte bodemdieren (paragraaf 3.2, situatie 4). Wanneer deze ruimtelijke patronen niet met elkaar overeenkomen, is het duidelijk dat de sterfte en/of migratie factoren van doorslaggevend belang voor de dichtheden van adulte bodemdieren (paragraaf 3.2, situatie 2).

Als we er vanuit gaan dat op de Plaat van Baarland (i) de substraatdynamische omstandigheden zodanig zijn, dat deze sterk de overleving van de pas gevestigde broedjes bepalen, en (ii) het effect van sterfte-/migratie factoren als substraatdynamiek, predatie en voedseltekort ruimtelijk gezien sterk varieert, en (iii) het ruimtelijke effect van de sterfte-/migratiefactoren op de vestiging niet gelijk is aan het effect op de overleving van de grotere bodemdieren, valt de Plaat van Baarland onder situatie 2 en zal het ruimtelijke patroon van pas gevestigde Nonnetjes en Kokkels verschillen van het patroon van Nonnetjes en Kokkels in het najaar. Uitgaande van situatie 2 (*eerste vestiging niet bepalend*), kunnen de volgende verwachtingen worden opgesteld:

1. Er is op het ruimtelijke meetnet geen correlatie tussen de dichtheid van Nonnetjes en Kokkels < 1 mm in mei-juni (alleen aanwezig vlak na de broedval) en de dichtheid van Nonnetjes en Kokkels > 1 mm in november.
2. De dichtheid van Nonnetjes en Kokkels > 1 mm in november is sterker gecorreleerd met de maximale stroomsnelheid dan met de dichtheid van Nonnetjes en Kokkels < 1 mm in mei-juni.
3. De dichtheid van Nonnetjes en Kokkels > 1 mm in november is sterker gecorreleerd met de maximale erosie over 18 dagen in oktober dan met de dichtheid van Nonnetjes en Kokkels < 1 mm in mei-juni.
4. De dichtheid van Nonnetjes en Kokkels > 1 mm in november is sterker gecorreleerd met de hoogteligging in november dan met de dichtheid van Nonnetjes en Kokkels < 1 mm in mei-juni.
5. De dichtheid van Nonnetjes en Kokkels > 1 mm in november is sterker gecorreleerd met het slibgehalte in november dan met de dichtheid van Nonnetjes en Kokkels < 1 mm in mei-juni.

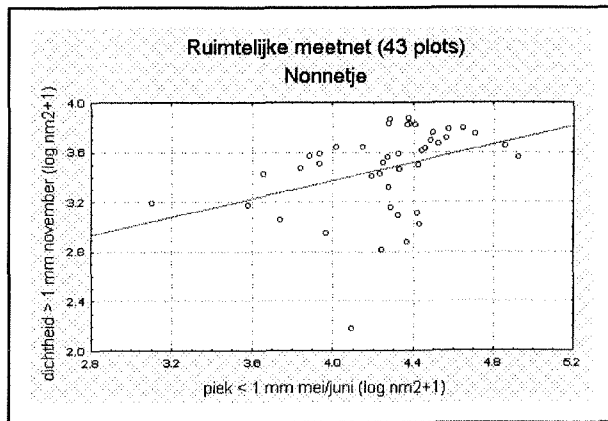
7.2 Analyse

Zowel voor het Nonnetje als de Kokkel geldt, dat er op het ruimtelijke meetnet een significante positieve correlatie was tussen de vestigingspiek (< 1 mm) in mei-juni en de dichtheid > 1 mm in november (verwachting 1, figuur 7.2a en 7.2b). Om te kunnen inschatten hoe groot het belang van de eerste vestiging in mei-juni voor de bepaling van dichtheden in november is geweest, is het nodig om ook de correlaties van de dichtheden vlak na de vestiging (i.v.m. de overleving van de pas gevestigde broedjes) en de correlaties met de fysische factoren te bestuderen. Voor het Nonnetje geldt dat de dichtheden in november tevens significant positief gecorreleerd zijn met de dichtheden vlak na de vestiging (> 1 mm), significant negatief met de maximale erosie over 18 dagen in oktober (verwachting 3, figuur 7.3), en significant positief met de hoogteligging in november (verwachting 4, figuur 7.4). De dichtheden van de Kokkels in november waren met de dichtheid vlak na de vestiging (> 1 mm) significant positief gecorreleerd, maar met geen van de fysische parameters. Uit de resultaten van de multiple regressie blijkt dat voor beide soorten geldt, dat de dichtheden vlak na de vestiging (> 1 mm) het sterkst bepalend zijn voor de dichtheden in november (figuur 7.4a en 7.4b). De vestigingspiek, de dichtheden vlak na de vestiging, de hoogteligging en de maximale erosie bepalen samen ongeveer 50% van de variatie in de dichtheden van het Nonnetje in november. Ongeveer 30% van de variatie in de dichtheden van Kokkels in november wordt bepaald door de vestigingspiek en de dichtheden vlak na de vestiging (partiele correlatiecoëfficiënten per variabele: tabel 7.1).

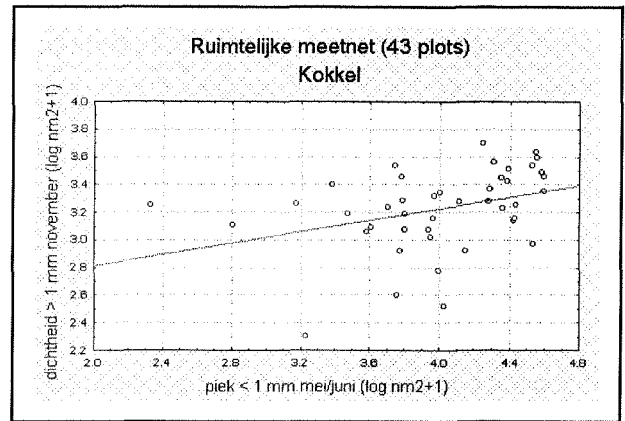
Er zijn geen correlaties gevonden tussen de dichtheden van Nonnetjes en Kokkels in november met het slibgehalte op het ruimtelijke meetnet in november (verwachting 5). De analyse van de data m.b.t. verwachting 2 zal uitgevoerd worden wanneer de hydrodynamische gegevens beschikbaar zijn.

Tabel 7.1. Partiele correlatiecoëfficiënten per variabele in de multiple regressie.

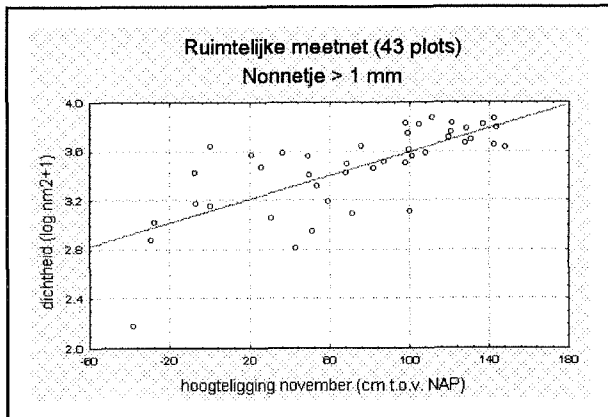
	dichtheid Nonnetjes november	dichtheid Kokkels november
vestigingspiek	-0.332	-0.181
dichtheid vlak na vestiging	0.532	0.471
max. erosie cyclus juni	-0.183	-0.086
hoogteligging	0.451	0.119
R ² regressiemodel (4 var.)	0.57	0.30



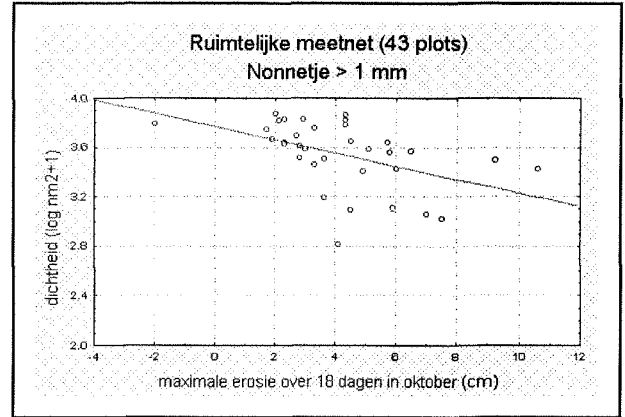
Figuur 7.1a. Nonnetjes: piek mei/juni - dichtheid november (n=43; p<0.05; r=0.36).



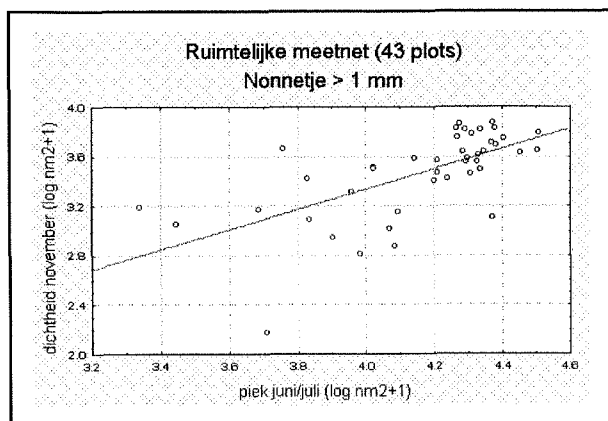
Figuur 7.1b. Kokkels: piek mei/juni - dichtheid november (n=43; p<0.05; r=0.35).



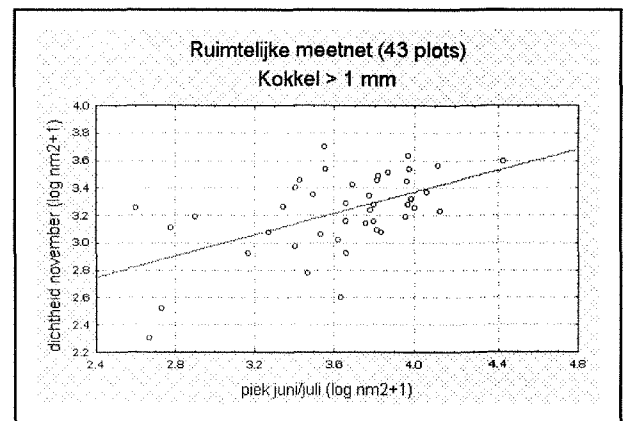
Figuur 7.2. Nonnetjes: hoogteligging november-dichtheid november (n=43; p<0.05; r=0.72).



Figuur 7.3. Nonnetjes: maximale erosie oktober-dichtheid november (n=34; p<0.05; r=-0.47).



Figuur 7.4a. Nonnetjes: dichtheid begin juli-dichtheid november (n=43; p<0.05; r=0.63).



Figuur 7.4b. Kokkels: dichtheid begin juli-dichtheid november (n=43; p<0.05; r=0.55).

7.3 Conclusie

Uit de resultaten van de analyses kan geconcludeerd worden dat op de Plaat van Baarland in 1997 het ruimtelijke patroon van dichtheden van Nonnetjes en Kokkels > 1 mm in november leek op het ruimtelijke patroon op het moment van de vestiging (0.3-1 mm). Het ruimtelijke patroon van dichtheden van Nonnetjes en Kokkels > 1 mm vlak na de vestiging, d.w.z. ongeveer twee weken later, kwam echter veel sterker overeen met het ruimtelijke patroon van dichtheden in november. Ook zijn deze dichtheden vlak na de vestiging bepalender voor het ruimtelijke patroon in november dan de fysische factoren. *Blijkbaar is de handhaving (sterfte en/of migratie) van de broedjes in de periode vlak na de vestiging, en niet de eerste vestiging zelf, van doorslaggevend belang voor de dichtheden in november* (zie voor overleving pas gevestigde broedjes: hoofdstuk 8).

8. INVLOED VAN FYSISCHЕ FACTOREN OP HANDHAVING

8.1 Inleiding

Uitgaande van een beperkt gebied als de Plaat van Baarland, waar omgevingsfactoren niet vermeld in figuur 3.1 in paragraaf 3.3 (zoals zoutgehalte etc.) constant zijn, kan volgens deze figuur beredeneerd en getoetst worden welke van de vier sterfte-/migratie factoren van doorslaggevend belang moet(en) zijn geweest voor de bepaling van de handhaving van Nonnetjes en Kokkels en de uiteindelijk geresulteerde dichtheden. Hierbij moet in gedachten gehouden worden dat waarschijnlijk alle sterfte-/migratie factoren een rol spelen (maar waarschijnlijk niet allemaal even sterk) en dat de rol verschilt/kan verschillen voor verschillende grootteklassen. Door het relatieve aantal dieren dat zich tussen de grootteklassen kan handhaven³ te correleren met de fysische parameters, kan een indruk verkregen worden in welke mate de fysische factoren een rol gespeeld hebben bij de handhaving van de Nonnetjes en Kokkels in de verschillende grootteklassen.

Deze berekeningen vervangen voorgaande berekeningen, waarover werd gerapporteerd tijdens de voortgangsbespreking van 23/4/98 (RIKZ/OS 98.824). Daar werden afnamesnelheden in de tijd van dieren uit een bepaalde grootteklasse berekend (op log-schaal), maar die berekeningen verwarden uittrede uit de klasse door mortaliteit met uittrede door groei. De hier voorgestelde maat voor afname maakt die verwarring niet, waardoor consistentere conclusies kunnen worden voorgesteld.

I. Wanneer we er vanuit gaan dat de handhaving van Nonnetjes en Kokkels op de Plaat van Baarland voornamelijk bepaald wordt door **fysische factoren**, dan zou dit betekenen dat de handhaving in het hoger gelegen deel van de plaat hoger is dan de handhaving in het lager gelegen deel van de plaat. Dit aangezien de gemodelleerde stroomsnelheden en de hierdoor beïnvloede substraatdynamiek in het lager gelegen deel hoger zijn (Van Doorn, 1997). Het effect van fysische factoren op de overleving van bodemdieren is waarschijnlijk het grootst vlak na de eerste vestiging (< 1 mm), aangezien de broedjes op dat moment nog zo klein zijn dat ze waarschijnlijk zijn overgeleverd aan de hydro- en substraatdynamiek. Hiervan uitgaande kunnen de volgende verwachtingen worden opgesteld en met de ingewonnen gegevens worden getoetst:

³ Handhaving wordt hier berekend uit de relatieve afname van het aantal recruten (zie hoofdstuk 4) in opeenvolgende grootteklassen als:
(aantal dieren in klasse 2 - aantal dieren in klasse 1) / aantal dieren in klasse 1

1. De handhaving van Nonnetjes en Kokkels < 1 mm is negatief gecorreleerd met de stroomsnelheid.
2. De handhaving van Nonnetjes en Kokkels < 1 mm is negatief gecorreleerd met de substraatdynamiek (totale depositie, maximale erosie, ribbelhoogte).
3. De handhaving van Nonnetjes en Kokkels < 1 mm is negatief gecorreleerd met de D90 van de korrelgrootteverdeling.
4. De handhaving van Nonnetjes en Kokkels < 1 mm is positief gecorreleerd met de hoogteligging.
5. De handhaving van Nonnetjes en Kokkels > 1 mm is negatief gecorreleerd met de stroomsnelheid.
6. De handhaving van Nonnetjes en Kokkels > 1 mm is negatief gecorreleerd met de substraatdynamiek (totale depositie, maximale erosie, ribbelhoogte).
7. De handhaving van Nonnetjes en Kokkels > 1 mm is negatief gecorreleerd met de D90 van de korrelgrootteverdeling.
8. De handhaving van Nonnetjes en Kokkels > 1 mm is positief gecorreleerd met de hoogteligging.

II. Wanneer we er vanuit gaan dat de handhaving van Nonnetjes en Kokkels op de Plaat van Baarland voornamelijk bepaald wordt door **predatie door bodemdieren en vissen**, dan zou dit betekenen dat (i) de handhaving van Nonnetjes en Kokkels tot 2 mm lager is dan de handhaving van grotere dieren en (ii) de handhaving hoger is in het hoger gelegen deel van de plaat dan in het lager gelegen deel van de plaat i.v.m. de overstromingsduur en de voor een groot deel daardoor bepaalde predatiedruk (o.m. Sanchez-Salazar, 1987). Hiervan uitgaande kunnen de volgende verwachtingen worden opgesteld:

9. De handhaving van Nonnetjes en Kokkels < 2 mm is lager dan de handhaving van Nonnetjes en Kokkels > 2 mm.
10. De handhaving van Nonnetjes en Kokkels < 2 mm is positief gecorreleerd met de hoogteligging.

III. Wanneer we er vanuit gaan dat de handhaving van Nonnetjes en Kokkels op de Plaat van Baarland voornamelijk bepaald wordt door **predatie door vogels**, dan zou dit betekenen de handhaving van Nonnetjes en Kokkels > 2 mm lager is dan de handhaving van kleinere dieren. De hoogteligging zal waarschijnlijk ook invloed hebben op de predatiedruk door vogels. Wanneer aangenomen wordt dat de foeragerende vogels op de Plaat van Baarland de waterlijn (die hier gelijkmatig oploopt) volgen, zal waarschijnlijk de predatiedruk in het hoger gelegen deel van de plaat hoger zijn (meer vogels op kleiner oppervlak). Bovendien ligt dit deel van de plaat het langst droog (langere predatieduur) en zijn hier de hoogste bodemdierdichtheden (voorkeur van vogels om hier te foerageren). Dit zou betekenen dat de handhaving van Nonnetjes

en Kokkels in het hoogst gelegen deel van de plaat het laagst is. De volgende verwachtingen voor de invloed van predatie door vogels zijn opgesteld:

11. De handhaving van Nonnetjes en Kokkels > 2 mm is lager dan de handhaving van Nonnetjes en Kokkels < 2 mm.
12. De handhaving van Nonnetjes en Kokkels < 2 mm is negatief gecorreleerd met de hoogteligging.

IV. Wanneer we er vanuit gaan dat de handhaving van Nonnetjes en Kokkels op de Plaat van Baarland voornamelijk bepaald wordt door **voedseltekort**, dan zou dit betekenen dat (i) de handhaving op plaatsen met hogere dichtheden lager is dan op plaatsen met lagere dichtheden i.v.m. competitie en interferentie en (ii) de handhaving van de Kokkel (filterfeerder) lager is in het hoger gelegen deel van de plaat dan in het lager gelegen deel i.v.m. de overstromingsduur en de daarmee in verband staande voedselbeschikbaarheid. De handhaving van het Nonnetje (zowel deposit- als filterfeerder) i.v.m. voedseltekort is minder goed te voorspellen aan de hand van de hoogteligging (voordeel hoog gelegen plaatsen: hogere primaire productie van bentische micro-algen). Aan de hand hiervan kunnen de volgende verwachtingen worden opgesteld:

13. De handhaving van Nonnetjes en Kokkels < 1 mm is negatief gecorreleerd met de dichtheid van Nonnetjes en Kokkels < 1 mm.
14. De handhaving van Nonnetjes en Kokkels > 1 mm is negatief gecorreleerd met de dichtheid van Nonnetjes en Kokkels > 1 mm.
15. De handhaving van Kokkels > 1 mm is negatief gecorreleerd met de hoogteligging.

8.2 Analyse

Nonnetje:

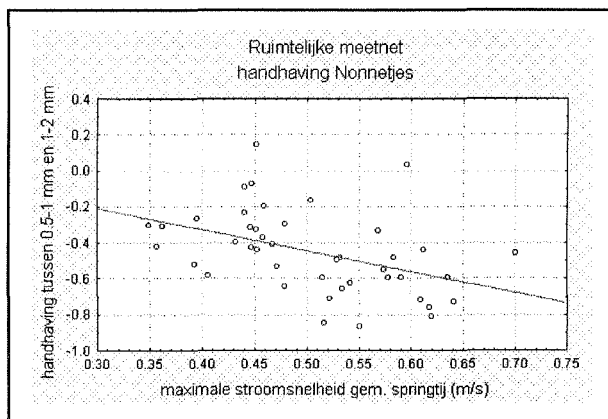
Uit de analyse van de populatie Nonnetjes en Kokkels op de Plaat van Baarland is gebleken dat voor het Nonnetje geldt dat:

- de aantallen rekruten in de kleinste grootteklassen het hoogst zijn in het noordoostelijke deel van het meetnet.
- er een zeer geringe handhaving is van de rekruten in de kleinste grootteklassen in het zuidwestelijke deel van het meetnet.
- er een belangrijke secundaire rekruterings is geweest in het zuidwestelijke deel van het meetnet.
- er een betere handhaving is van de grotere grootteklassen in het zuidwestelijke deel dan in het noordoostelijke deel van het meetnet.
- er ruimtelijk gezien weinig verschillen lijken in de aantallen en de handhaving van de grootste grootteklasse (7-8 mm).

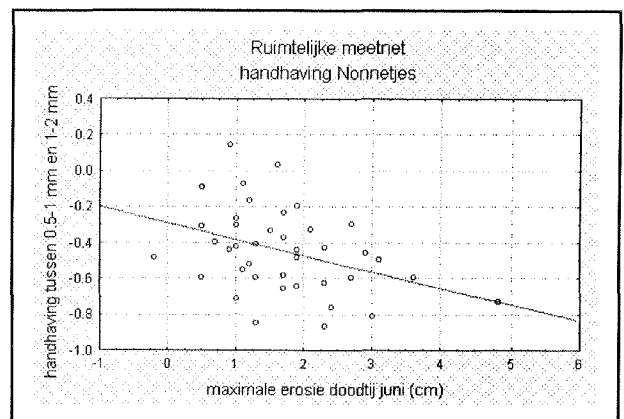
Handhaving Nonnetjes vlak na de eerste vestiging (< 1 mm):

Om de handhaving vlak na de vestiging te bestuderen, is geanalyseerd in hoeverre de handhaving tussen de kleinste grootteklassen (aantal Nonnetjes in de klasse 1-2 mm - het aantal Nonnetjes in de klasse 0.5-1 mm / aantal Nonnetjes in de klasse 0.5-1 mm) gekoppeld kan worden aan de fysische parameters. Aangezien het aantal aangetroffen Nonnetjes in de klasse 0.5-1 mm groter is dan het aantal aangetroffen Nonnetjes in de klasse 0.3-0.5 mm, kan de handhaving tussen deze klassen niet bepaald worden.

Het relatieve aantal Nonnetjes dat zich tussen de klassen 0.5-1 mm en 1-2 mm kan handhaven is significant negatief gecorreleerd met de gemodelleerde maximale stroomsnelheid tijdens een gemiddeld springtij (m.a.w. hoe hoger de max. stroomsnelheid, hoe slechter de handhaving: hypothese 1; figuur 8.1), de maximale erosie en de ribbelhoogte (m.a.w. hoe hoger de maximale erosie en de ribbels, hoe slechter de handhaving: hypothese 2; figuur 8.2 en 8.3) en significant positief met de hoogteligging (m.a.w. hoe hoger gelegen, hoe beter de handhaving: verwachting 4; figuur 8.4). Er zijn geen significante correlaties gevonden met de parameters van de korrelgrootteverdeling van de zandfractie (verwachting 3).



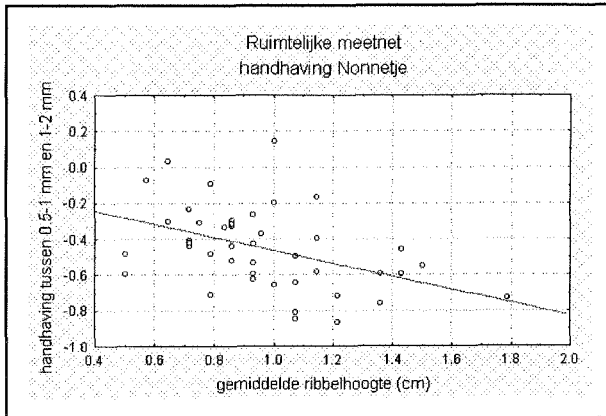
Figuur 8.1. Relatieve aantal Nonnetjes dat zich kan handhaven tussen 0.5-1 mm en 1-2 mm - maximale stroomsnelheid (n=43; $p < 0.05$; $r = -0.43$).



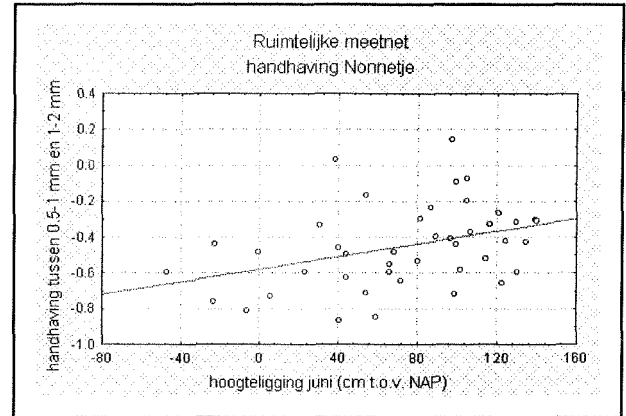
Figuur 8.2. Relatieve aantal Nonnetjes dat zich kan handhaven tussen 0.5-1 mm en 1-2 mm - max. erosie (n=43; $p < 0.05$; $r = -0.37$).

Handhaving Nonnetjes na groei > 1 mm

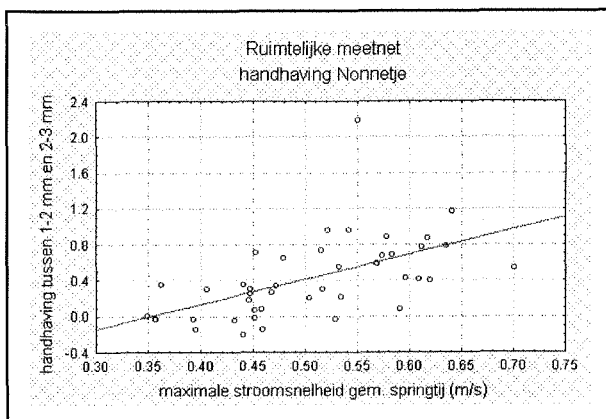
De handhaving (zoals eerder gedefinieerd) van Nonnetjes (beter in het laagst gelegen deel) tussen de grootteklassen 1-2 mm en 2-3 mm is significant positief gecorreleerd met de gemodelleerde maximale stroomsnelheid tijdens een gemiddeld springtij (m.a.w. hoe hoger de max. stroomsnelheid, hoe beter de handhaving: hypothese 5; figuur 8.5) en significant negatief met de hoogteligging (m.a.w. hoe hoger gelegen, hoe slechter de handhaving: verwachtingen 8, 10, 12 en 15; figuur 8.6). De handhaving van Nonnetjes t/m 5 mm is alleen nog significant negatief gecorreleerd met de hoogteligging, maar met geen van de andere fysische parameters.



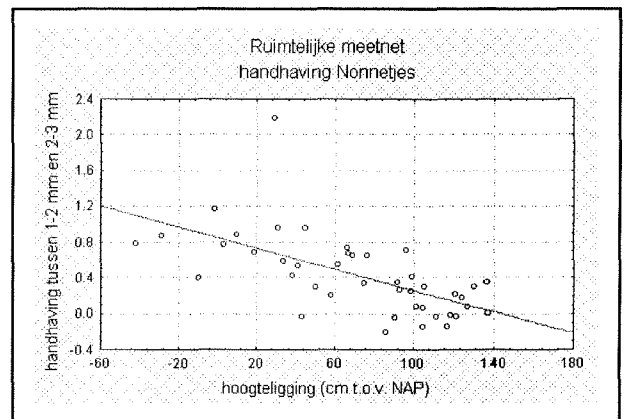
Figuur 8.3. Relatieve aantal Nonnetjes dat zich kan handhaven tussen 0.5-1 mm en 1-2 mm - ribbelhoogte (n=43; $p < 0.05$; $r = -0.44$).



Figuur 8.4. Relatieve aantal Nonnetjes dat zich kan handhaven tussen 0.5-1 mm en 1-2 mm - hoogteligging (n=43; $p < 0.05$; $r = 0.37$).

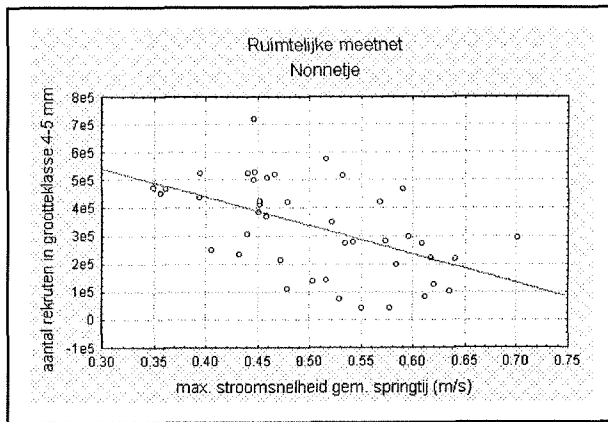


Figuur 8.5. Relatieve aantal Nonnetjes dat zich kan handhaven tussen 1-2 mm en 2-3 mm - maximale stroomsnelheid (n=43; $p < 0.05$; $r = 0.54$).

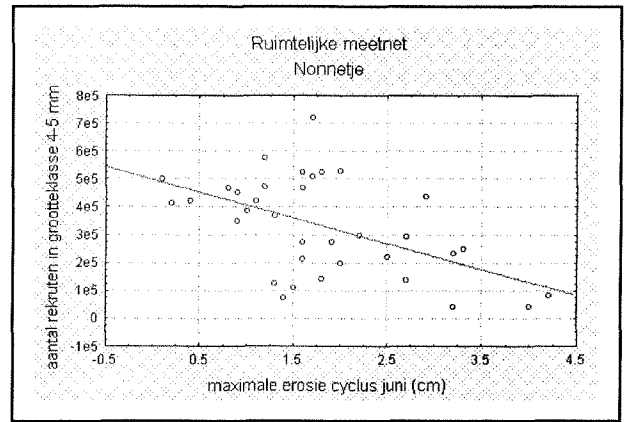


Figuur 8.6. Relatieve aantal Nonnetjes dat zich kan handhaven tussen 1-2 mm en 2-3 mm - hoogteligging (n=43; $p < 0.05$; $r = -0.58$).

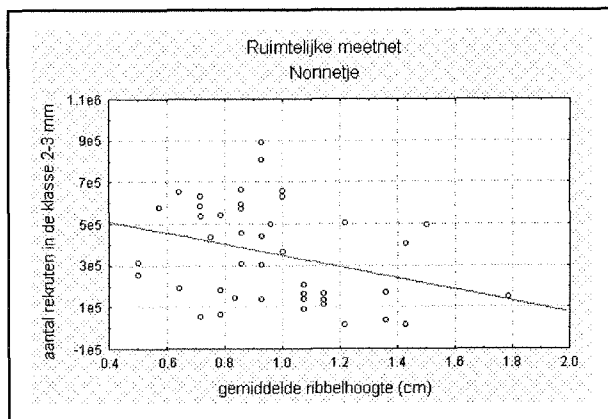
Hoe bepalend het aantal rekruten in de kleinste grootteklassen is voor het aantal rekruten in de grotere grootteklassen, blijkt opnieuw (zie ook hoofdstuk 7) als de correlaties van het aantal rekruten in de grotere grootteklassen (oppervlakte onder grootteklasse/tijd curves) met de fysische parameters bestudeerd worden. Zoals beschreven vertoont de handhaving van Nonnetjes > 1 mm tegenovergestelde (of geen) significante correlaties met de fysische parameters vergeleken met de aantallen en de handhaving van de Nonnetjes < 1 mm. Het aantal Nonnetjes in de grotere grootteklassen vertoont echter wel weer dezelfde significante correlaties als de aantallen en de handhaving van de Nonnetjes < 1 mm (negatief met de maximale stroomsnelheid: figuur 8.7, negatief met de maximale erosie: figuur 8.8, negatief met de ribbelhoogte: figuur 8.9 en positief met de hoogteligging: figuur 8.10).



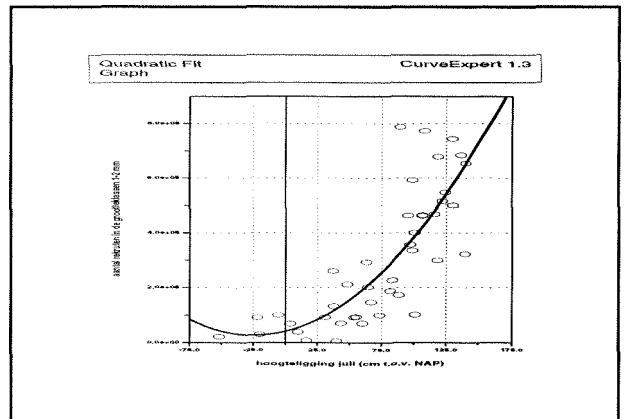
Figuur 8.7. Voorbeeld correlatie aantal rekruten Nonnetjes (4-5 mm) met max. stroomsnelheid (n=43; $p < 0.05$; $r = -0.52$).



Figuur 8.8. Voorbeeld correlatie aantal rekruten Nonnetjes (4-5 mm) met max. erosie van de cyclus in juni (n=35; $p < 0.05$; $r = -0.52$).



Figuur 8.9. Voorbeeld correlatie aantal rekruten Nonnetjes (2-3 mm) met ribbelhoogte (n=43; $p < 0.05$; $r = -0.32$).



Figuur 8.10. Voorbeeld correlatie aantal rekruten Nonnetjes (1-2 mm) met hoogteligging juli (n=43; $p < 0.05$; $r = 0.76$).

Kokkel:

Uit de analyse van de populatie Nonnetjes en Kokkels op de Plaat van Baarland is gebleken dat voor de Kokkel geldt dat:

- de aantallen rekruten in de kleinste grootteklassen homogener over het meetnet verdeeld zijn dan die van het Nonnetje, maar het hoogst zijn in het centrale deel van het meetnet.
- er op het hele meetnet een zeer geringe handhaving is van de rekruten in de kleinste grootteklassen.
- er waarschijnlijk een secundaire vestiging is geweest in het zuidwestelijke deel van het meetnet
- de groeisnelheden misschien hoger zijn geweest in het zuidwestelijke deel van het meetnet

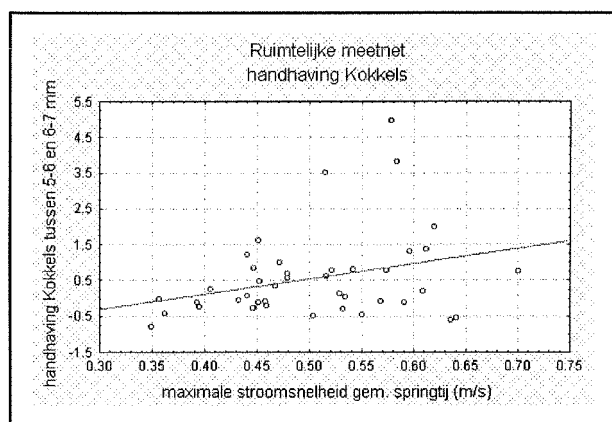
Handhaving Kokkels vlak na de eerste vestiging (< 1 mm):

Aangezien tijdens het moment van de zgn. broedbemonsteringen de broedval van Kokkels nog niet ten einde was, en daardoor het aantal aangetroffen Kokkels in de klasse 0.5-1 mm groter is dan het aantal in de klasse 0.3-0.5 mm, en het aantal Kokkels in de klasse 1-2 mm groter dan het aantal in de klasse 0.5-1 mm, kan de handhaving van Kokkels vlak na de vestiging niet bepaald worden.

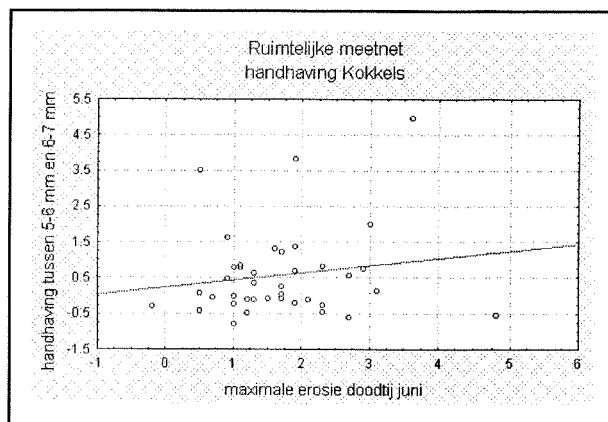
Handhaving Kokkels na groei > 1 mm:

De handhaving (zoals eerder gedefinieerd) van Kokkels tussen de grootteklassen > 1 mm vertoont voor alle grootteklassen hetzelfde beeld, dat echter het sterkst naar voren komt in de handhaving tussen de klassen 5-6 mm en 6-7 mm en tussen de klassen 9-10 mm en 10-15 mm.

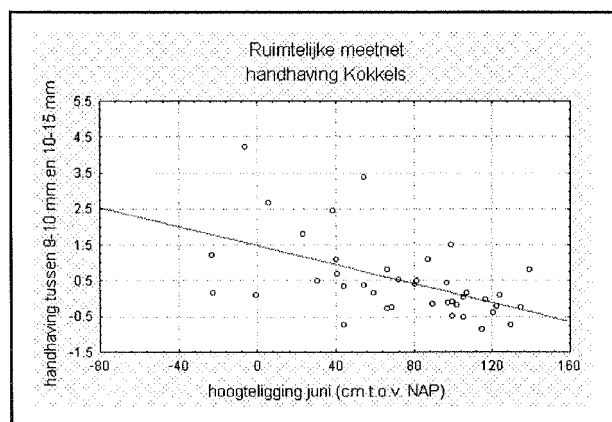
De handhaving van Kokkels > 1 mm is significant positief gecorreleerd met de maximale stroomsnelheid (m.a.w. hoe hoger de maximale stroomsnelheid, hoe beter de handhaving:



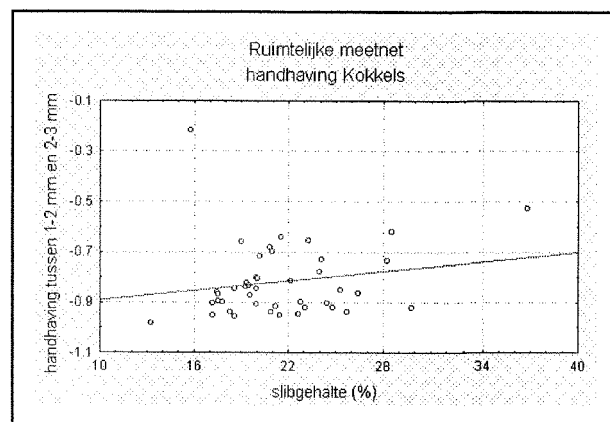
Figuur 8.11. Relatieve aantal Kokkels dat zich kan handhaven tussen 5-6 mm en 6-7 mm - maximale stroomsnelheid.



Figuur 8.12. Relatieve aantal Kokkels dat zich kan handhaven tussen 5-6 mm en 6-7 mm - maximale erosie.



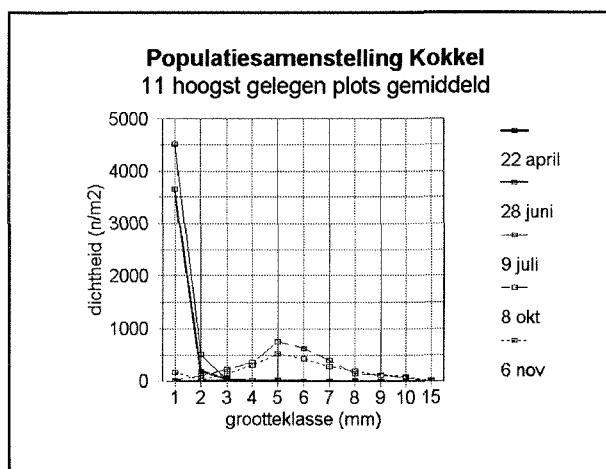
Figuur 8.13. Relatieve aantal Kokkels dat zich kan handhaven tussen 9-10 mm en 10-15 mm - hoogteligging.



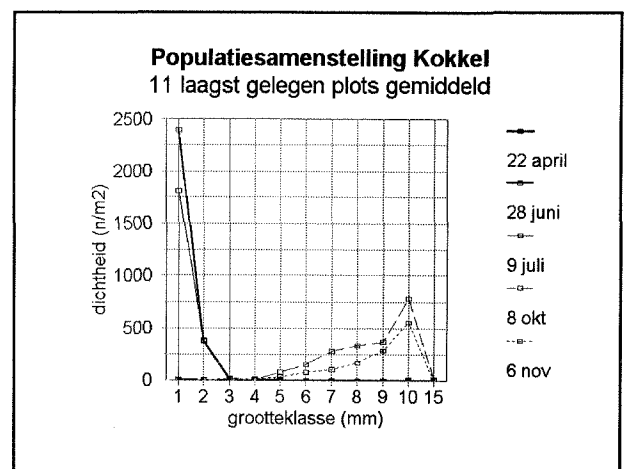
Figuur 8.14. Relatieve aantal Kokkels dat zich kan handhaven tussen 1-2 mm en 2-3 mm - slib-/organisch stofgehalte.

verwachting 5; figuur 8.11), met de maximale erosie (m.a.w. hoe hoger de maximale erosie, hoe beter de handhaving: verwachting 6; figuur 8.12) en negatief met de hoogteligging (m.a.w. hoe hoger gelegen, hoe slechter de handhaving: verwachting 8, 10, 12 en 15; figuur 8.13) en bovendien significant positief met het slib- en organisch stofgehalte; figuur 8.14).

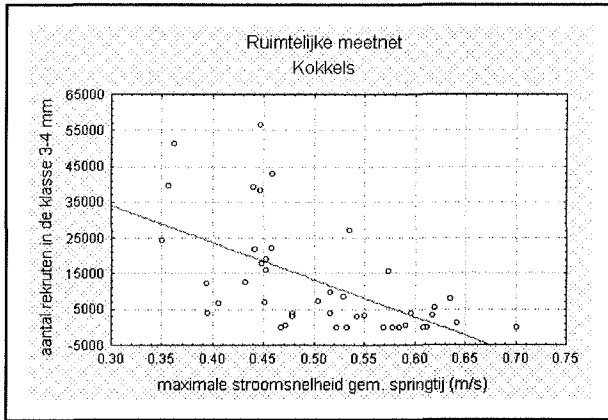
Voor de Kokkel is in hoofdstuk 7 gebleken dat het aantal rekruten in de kleinste grootteklassen (< 1 mm) sterk bepalend is voor de totale dichtheden > 1 mm in november. Wanneer de correlaties tussen het aantal rekruten in de verschillende grootteklassen (oppervlakte onder grootteklasse/tijd curves) en de fysische parameters bestudeerd worden, blijkt dat dit veroorzaakt wordt door het aantal rekruten in de grootteklassen tot 6 mm (zie verschil in populatiesamenstelling meetnet: figuur 8.15). Het aantal Kokkels in de grootteklassen < 6 mm vertoont dezelfde significante correlaties als de aantallen Kokkels < 1 mm (negatief met de maximale stroomsnelheid: figuur 8.16a, negatief met de maximale erosie: figuur 8.17a, en positief met de hoogteligging: figuur 8.18a). Het aantal Kokkels in de grootteklasse 10-15 mm vertoont dezelfde correlaties, maar dan omgekeerd: hoe hoger de maximale stroomsnelheid, hoe meer Kokkels van 10-15 mm (figuur 8.16b), hoe hoger de maximale erosie, hoe meer Kokkels van 10-15 mm (figuur 8.17b) en hoe hoger gelegen, hoe minder Kokkels van 10-15 mm (figuur 8.18b).



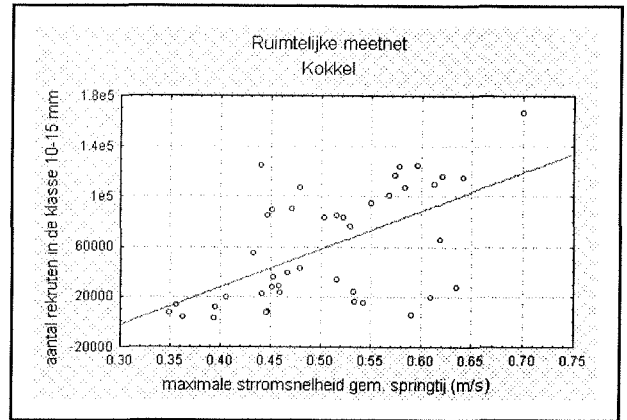
Figuur 8.15a. Populatiesamenstelling Kokkels in hoogst gelegen deel van het meetnet.



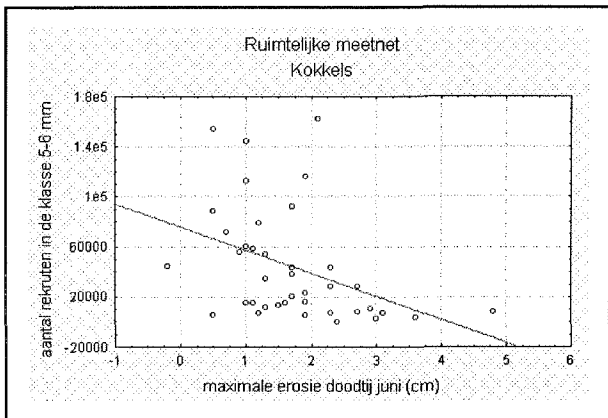
Figuur 8.15b. Populatiesamenstelling Kokkels in laagst gelegen deel van het meetnet.



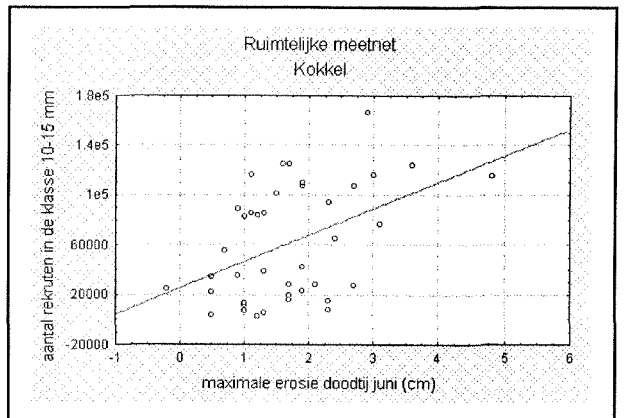
Figuur 8.16a. Correlatie aantal rekruten Kokkels 3-4 mm met maximale stroomsnelheid.



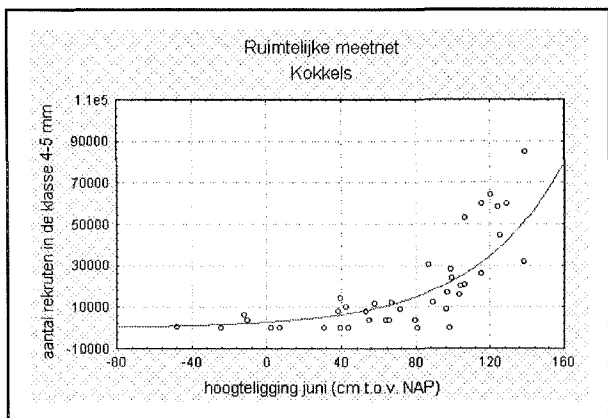
Figuur 8.16b. Correlatie aantal rekruten Kokkels 10-15 mm met maximale stroomsnelheid.



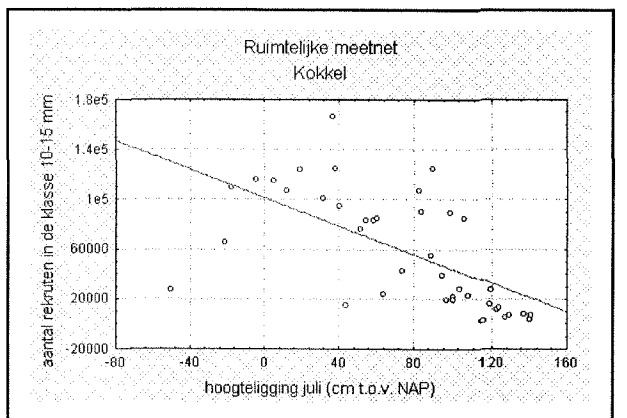
Figuur 8.17a. Correlatie aantal rekruten Kokkels 5-6 mm maximale erosie.



Figuur 8.17b. Correlatie aantal rekruten Kokkels 10-15 mm met maximale erosie.



Figuur 8.18a. Correlatie aantal rekruten Kokkels 4-5 mm met hoogteligging.



Figuur 8.18b. Correlatie aantal rekruten Kokkels 10-15 mm met hoogteligging.

8.3 Conclusie

Handhaving Nonnetjes vlak na de vestiging (< 1 mm):

Op dit levensstadium is predatie door vogels niet van toepassing. Het feit dat de vestigingsdichtheden het hoogst zijn in het noordoostelijke deel van de plaat, maar de handhaving hier ook het hoogst, betekent dat voedseltekort voor dit levensstadium geen doorslaggevende rol voor de handhaving kan hebben gespeeld. Dit aangezien het noordoostelijke deel van de plaat het hoogst gelegen is en dus het minst lang onder water staat, zodat de beschikbaarheid van het voedsel in de waterkolom hier het laagst is. Verder kan er vanuit gegaan worden dat de Nonnetjes < 1 mm nog niet in staat zijn tot depositfeeding, aangezien de siphon daar nog te kort voor is. Als mogelijke verklaringen voor de lagere overleving in het zuidwestelijke deel van de plaat blijven dan over: de predatie door macrobenthos en vissen en de invloed van fysische factoren op de handhaving.

De opgetreden sterfte door predatie door macrobenthos en vissen is met de ingewonnen gegevens niet precies te achterhalen. Het feit dat het zuidwestelijke deel van de plaat het langst onder water staat betekent wel dat de predatieduur door macrobenthos en vissen hier het langst is. Met behulp van literatuurgegevens kan waarschijnlijk wel een inschatting gemaakt worden van het belang van deze sterftefactor.

Aangezien de handhaving van de Nonnetjes < 1 mm negatief gecorreleerd is zowel met de gemodelleerde maximale stroomsnelheid op een gemiddeld springtij, de maximale erosie, en de D90 van de korrelgrootteverdeling, kan geconcludeerd worden dat deze fysische factoren een grote invloed hebben gehad op de handhaving van de Nonnetjes < 1 mm. Het veronderstelde proces dat de pas gevestigde *broedjes zijn overgeleverd aan de beweging van het substraat* lijkt van groot belang te zijn, aangezien ongeveer 40 % van de variatie in de handhaving van het Nonnetjes-broed < 1 mm door deze factoren verklaard kan worden. Het is niet duidelijk hoeveel sterfte er optreedt onder de geresuspendeerde broedjes en hoeveel broedjes zich toch nog kunnen hervestigen op minder dynamische plaatsen.

Handhaving Nonnetjes na groei > 1 mm:

Aangezien de handhaving van de Nonnetjes > 1 mm het hoogst is in het lager gelegen deel van de plaat, kan de sterfte die opgetreden is door predatie door vissen en benthos niet een doorslaggevende rol gespeeld hebben bij het bepalen van dit ruimtelijke patroon van de handhaving van de Nonnetjes i.v.m. de langere predatieduur in het lager gelegen deel van de plaat.

Wanneer aangenomen wordt dat de foeragerende vogels op de Plaat van Baarland de waterlijn (die hier gelijkmatig oploopt) volgen, zal waarschijnlijk de predatiedruk in het hoger gelegen deel van de plaat hoger zijn (meer vogels op kleiner oppervlak). Bovendien ligt dit deel van de plaat het langst droog (langere predatieduur) en zijn hier de hoogste bodemdierdichtheden (voorkeur van vogels om hier te foerageren). Predatie door vogels kan dus een rol gespeeld hebben bij het bepalen van het ruimtelijke patroon van de handhaving, die in het hoogst gelegen deel van de plaat het laagst is.

Aangezien de handhaving van de Nonnetjes > 1 mm het hoogst is in het lager gelegen deel

van de plaat en de dichtheden van de Nonnetjes > 1 mm het laagst zijn in het lager gelegen deel van de plaat, kan voedseltekort een rol gespeeld hebben bij het bepalen van dit patroon. Dit aangezien de overstromingsduur in het lager gelegen deel van de plaat langer is (voedselbeschikbaarheid) en in het lager gelegen deel minder competitie en interferentie op zal treden i.v.m. de lagere dichtheden. Dit zou betekenen dat het feit dat zich op het hoger gelegen deel meer voedsel op het substraat bevindt, van ondergeschikt belang is.

Het feit dat de handhaving van Nonnetjes > 1 mm hoger is in het lager gelegen deel van de plaat, is in tegenspraak met de theorie over de invloed van substraaddynamiek op de handhaving van Nonnetjes > 1 mm. Blijkbaar is op de Plaat van Baarland tijdens de periode april 1997 - november 1998 (macrobenthosbemonsteringen ruimtelijke meetnet) de *substraaddynamiek niet hoog genoeg geweest is om het ruimtelijk patroon van handhaving van Nonnetjes > 1 mm te bepalen*. Wel is het duidelijk dat, door de invloed van substraaddynamiek op het ruimtelijke patroon van vestiging van Nonnetjes < 1 mm, de dichtheden van de Nonnetjes > 1 mm in november nog steeds het hoogst zijn in het hoger gelegen deel van het meetnet. Dit geeft aan dat het, *door substraaddynamiek bepaalde, ruimtelijke patroon van de vestiging van groot belang is geweest voor de dichtheden in het najaar*.

Het feit dat er een belangrijke secundaire vestiging is geweest van Nonnetjes > 1 mm in het zuidwestelijke, laagst gelegen, deel van het meetnet, zou verklaard kunnen worden door de voedselbeschikbaarheid. Het is voor de Nonnetjes voordeliger om uit een gebied te vertrekken met hoge dichtheden i.v.m. competitie en interferentie tijdens het foerageren. Ook is het lager gelegen gebied voordeliger ten aanzien van de predatiedruk door vogels. *De secundaire vestiging bevestigt het beeld dat substraaddynamiek vooral invloed heeft op de kleinste grootteklassen en dat op plaatsen waar de kleinste grootteklassen niet voor kunnen komen, de grotere grootteklassen dit wel kunnen*. De secundaire vestiging zou invloed gehad kunnen hebben op de betere handhaving (= groei + immigratie) in het laagst gelegen deel van de plaat.

Handhaving Kokkels vlak na de vestiging (< 1 mm):

De aantallen Kokkels in de grootteklassen < 1 mm zijn homogener over het meetnet verdeeld dan de aantallen Nonnetjes < 1 mm. De dichtheden zijn het hoogst in het centrale deel, hoog gelegen deel van het meetnet. *Op het hele meetnet is er een zeer geringe handhaving van de Kokkels < 1 mm*. Het is niet duidelijk welke van de sterfte/migratiefactoren (substraaddynamiek, voedseltekort en predatie door benthos/vissen) het bepalendst is/zijn voor deze zeer geringe handhaving.

Handhaving Kokkels na groei > 1 mm:

Aangezien de handhaving van de Kokkels > 1 mm het hoogst is in het lager gelegen deel van de plaat, kan volgens de redenering beschreven bij de handhaving van Nonnetjes > 1 mm de sterfte die opgetreden is door predatie door vissen en benthos niet een doorslaggevende rol gespeeld hebben bij het bepalen van dit ruimtelijke patroon van de handhaving van de Kokkels, maar wel de sterfte door predatie door vogels en de sterfte/migratie door voedseltekort. Het feit dat de handhaving van Kokkels > 1 mm hoger is in het lager gelegen deel van de plaat, is in tegenspraak met de theorie over de invloed van substraaddynamiek op de handhaving van

Kokkels > 1 mm. Blijkbaar is op de Plaat van Baarland tijdens de periode april 1997 - november 1998 (macrobenthosbemonsteringen ruimtelijke meetnet) de *substraatdynamiek niet hoog genoeg geweest is om het ruimtelijk patroon van handhaving van Kokkels > 1 mm te bepalen*. Wel is het duidelijk dat door de invloed van substraatdynamiek op het ruimtelijke patroon van vestiging van Kokkels < 1 mm, de dichtheden van de Kokkels > 1 mm in november nog steeds het hoogst zijn in het hoger gelegen deel van het meetnet. Dit geeft aan dat het, *door substraatdynamiek bepaalde, ruimtelijke patroon van de vestiging van groot belang is geweest voor de dichtheden in het najaar*.

Een duidelijk verschil met de Nonnetjes > 1 mm is, dat het ruimtelijke patroon van de vestigingsdichtheden van Kokkels < 1 mm bepalend is voor het patroon in het najaar van Kokkels tot 6 mm, maar niet bepalend voor het patroon van Kokkels > 10 mm. In november bevinden de hoogste dichtheden van Kokkels tot 6 mm zich in het hoogste deel van de plaat, maar de hoogste dichtheden van Kokkels > 10 mm bevinden zich in het laagste deel van de plaat. Dit verschil in ruimtelijk patroon zou veroorzaakt kunnen worden door een snellere groei en/of immigratie (=secundaire vestiging) van Kokkels in het laagst gelegen deel. Uit de analyse van de Kokkelpopulatie blijkt dat de meest waarschijnlijke verklaring is, dat in het laagst gelegen deel van het meetnet secundaire vestiging heeft plaatsgevonden

Het feit dat er waarschijnlijk een secundaire vestiging is geweest van Kokkels > 1 mm in het zuidwestelijke, laagst gelegen, deel van het meetnet, zou verklaard kunnen worden door de voedselbeschikbaarheid. Het is voor de Kokkels voordeliger om uit een gebied te vertrekken met hoge dichtheden i.v.m. competitie om voedsel. Ook is het lager gelegen gebied voordeliger ten aanzien van de predatiedruk door vogels. *De secundaire vestiging bevestigt het beeld dat substraatdynamiek vooral invloed heeft op de kleinste grootteklassen en dat op plaatsen waar de kleinste grootteklassen niet voor kunnen komen, de grotere grootteklassen dit wel kunnen*. De secundaire vestiging zou invloed gehad kunnen hebben op de betere handhaving (= groei + immigratie) in het laagst gelegen deel van de plaat.

9. ONDERZOEK OP DE PLAAT VAN BAARLAND: ALGEMENE CONCLUSIES.

9.1 Vestiging en handhaving van het Nonnetje, *Macoma balthica*.

In verschillende gebieden zijn zeer verschillende ruimtelijke patronen beschreven voor de preferentiële vestiging van larven en post-larven van het Nonnetje. Beukema (1993) en Beukema en de Vlas (1989) vonden de hoogste primaire vestiging op de relatief beschermde en slibrijke hooggelegen delen van de getijdenzone in de Westelijke Waddenzee. Door migratie en secundaire vestiging verschoof het patroon van hogere dichtheden daarna naar lageregelegen delen, met relatief grover zand. Dit is een patroon dat in hoofdlijnen overeenkomt met wat op de Plaat van Baarland werd gevonden. In contrast daarmee, beschrijven Armonies & Hellwig-Armonies (1992), Armonies (1996) en Günther (1991, 1992) voor diverse plaatsen in de meer oostelijke Waddenzee, een primaire vestiging die vooral in de lager gelegen delen van de getijdenzone plaatsvindt. Hoewel Günther (1991) dit patroon tracht toe te schrijven aan actieve selectie van larven voor bepaalde sedimenttypes, wordt deze conclusie sterk tegengesproken door Armonies & Hellwig-Armonies (1992), die een transect bemonsterde waar, als gevolg van bouwkundige ingrepen, een onevenwicht bestond tussen sedimentsamenstelling en locale stromingspatronen. Langs dit transect was er een algemene afname in primaire vestiging van de lager gelegen naar de hoger gelegen monsterpunten, met één significante uitzondering, een station dat relatief laag gelegen was maar uitzonderlijk hoge locale stroomsnelheden kende, en dienovereenkomstig een lage primaire recruterende vertoonde.

Uit deze resultaten, waaraan de studie van de Plaat van Baarland kan worden toegevoegd, blijkt zeer duidelijk dat primaire recruterende (settlement) niet wordt bepaald door actieve selectie van een substraat door de larven, noch door hoogteligging per se, maar dat ze afhankelijk is van 'locale hydrodynamische factoren', waarbij de vestiging vooral moet worden gezien als een passief proces.

Van belang is natuurlijk wat die 'locale hydrodynamische factoren' zijn. Vanuit het instantane proces van vestiging geredeneerd, zijn er verschillende factoren die de kans op vestiging van broed op een bepaalde plaats bepalen. Het broed moet in staat zijn het sediment te bereiken, hetzij door uitzinking, hetzij door turbulente menging die de larve bij het sediment brengt. Eens daar aangekomen moet het in staat zijn zich in of aan het sediment te hechten danwel ingraven, en zijn plaats in het sediment te handhaven. Vooral dat laatste veronderstelt een relatief lage (locale) bodemschuifspanning, de kracht die partikels van het sediment losmaakt en in suspensie brengt. Over het algemeen verwacht men vestiging dus op plaatsen en ogenblikken waar de locale bodemschuifspanning (en dus ook het niveau van turbulente menging in het water) laag zijn. Uitzinking van de larven is dan het dominante proces van verticaal transport. Geïntegreerd over een ideale getijcyclus, waar steeds een stroomsnelheidskentering voorkomt, moet men de vestiging die tijdens deze periode van lage stroomsnelheid kan optreden, afzetten tegenover de resuspensie en erosie die kunnen voorkomen tijdens de periodes van hogere stroomsnelheid. Deze balans zal aanleiding geven tot zeer lage effectieve vestiging (over de cyclus) op plaatsen waar meer resuspensie dan vestiging optreedt. Geïntegreerd over een feitelijke getijcyclus,

tenslotte, is het zeer belangrijk rekening te houden met wind- en golfstress. Armonies (1996) geeft een duidelijke illustratie van het belang daarvan. Rond waterstandskentering, waar de verwachte stroomsnelheid in afwezigheid van wind nul is, hebben grote zones van de bestudeerde plaat een feitelijke verwachte stroomsnelheid van meerdere tientallen cm per seconde als gevolg van windinvloed. Uit de hydrodynamische data van de Plaat van Baarland blijkt dat dat ook hier het geval is. De stroomsnelheid op ca. 1 dm boven de bodem is steeds beduidend groter dan nul (Duiker, ongepub. data).

Advectie van watermassa's, en de dichtheid van de larven in die watermassa's, kan een belangrijk aspect zijn op platen waar de gemiddelde stroomsnelheid relatief laag is. Met name patronen waar de meeste vestiging plaats vindt in de lager gelegen delen van de getijdenzone, worden veelal verklaard door het feit dat de meeste larven hier uitzinken voor ze de hogergelegen zones kunnen bereiken. Dit mechanisme blijft evenwel hypothetisch, en er zijn weinig of geen rechtstreekse bewijzen voor aangedragen. Een modelstudie met realistische parameters voor de kansen op uitzinking en vestiging, en een correcte voorstelling van advectie en turbulentie, zou een interessant hulpmiddel kunnen zijn om de geldigheid van deze hypothese te onderzoeken voor de Plaat van Baarland. Een essentiële eerste stap voor de ontwikkeling van een dergelijk model, is een 1-dimensionaal verticaal model dat de processen van vestiging en resuspensie goed kan weergeven. Het feit dat op de Plaat van Baarland rechtstreekse metingen van de sedimentstabiliteit voorhanden zijn, en dat er een goed hydrodynamisch model voor de plaat is, levert daarbij een unieke mogelijkheid om het onderzoek in deze richting uit te breiden.

Na de eerste vestiging, wijzen de observaties op de Plaat van Baarland op twee belangrijke aspecten: de vroege handhaving van het pas gevestigde broed is beduidend beter op de hoger gelegen delen van de plaat, maar deze trend wordt omgekeerd voor de handhaving van het iets grotere broed. 'Handhaving' wordt hier dan gedefinieerd op basis van het aantal recruten in opeenvolgende grootteklassen. Het dient opgemerkt te worden dat dit aantal recruten wellicht niet alleen wordt bepaald door de overleving van de dieren uit de kleinere klassen, maar ook door het aantal secundaire recruten in de grotere klasse. Secundaire recrutering is op een groot gedeelte van de Plaat van Baarland ongetwijfeld een belangrijk proces, omdat het aantal recruten in opeenvolgende grootteklassen vaak gevoelig stijgt. Tenminste kwalitatief worden gelijkaardige tendensen beschreven in andere studies van recrutering van bivalven (Armonies, 1996; Armonies & Hellwig-Armonies, 1992; Günther, 1992; Beukema & de Vlas, 1989). Het algemene beeld is er een waar de scherpe gradiënten van dichtheid, geobserveerd vlak na de primaire recrutering, worden uitgevlakt in de loop van het daarop volgende groeiseizoen of vlak na de daaropvolgende winter. Zo beschrijft Armonies (1996) een transect bij Sylt waar de belangrijkste broedval laag in de getijdenzone plaatsvindt, en migratie achteraf leidt tot een relatief sterk verhoogde dichtheid hoger in de getijdenzone. Dit effect is zo sterk dat er zelfs een negatieve correlatie ontstaat tussen de vestigingsdichtheid en de dichtheid op het eind van het groeiseizoen. Een gelijkaardige migratie wordt beschreven voor Oddewatt (Armonies & Hellwig-Armonies, 1992). Op de Plaat van Baarland blijft primaire vestiging de belangrijkste factor die de dichtheid op het eind van het seizoen (november) bepaalt, maar de gradiënten zijn ook minder steil geworden, in dit geval door een netto migratie van hoog naar laag in de

getijdenzone. Gebaseerd op deze gegevens van Baarland alleen, is men geneigd te concluderen dat de groeimogelijkheden lager in de getijdenzone beter zijn (o.m. door langere overspoelingsduur) dan hoger in de getijdenzone, waar evenwel de uitspoeling van kleine post-larven geringer is. Vergelijking met de andere studies vraagt evenwel om nuancering van deze stelling. Uit de voedingswijze van *Macoma balthica* (surface deposit feeder) kan men ook argumenten halen om te stellen dat een hogere zone voordeliger is (meer licht en groeimogelijkheden voor microfytobenthos), en dat laatste wordt gesteld o.m. door Armonies (1996). Wellicht is geen van beide argumenten waar, of althans, voldoet geen van beide argumenteringen als verklaring voor alle observaties (zie verder).

Twee mogelijke verklaringmodellen kunnen naar voren worden gebracht: de passieve, niet-selectieve herverdeling van secundaire recruta's, en de actieve migratie naar gebieden met een betere groei.

De eerste hypothese is de eenvoudigste en gaat uit van het geringste aantal aannames. Men kan immers stellen dat het proces van migratie en hervestiging een grote random component bevat, omdat het voor de larven onmogelijk is te voorspellen waar ze heen zullen spoelen nadat ze m.b.v. een byssusdraad in het water gaan zweven. Een groot aantal toevallige stappen ('random walks') volgend op een distributie met steile gradiënten, zal onvermijdelijk leiden tot een ruimtelijke herverdeling en een vlakker worden van gradiënten. Hierbij dient men geen differentiële groei of mortaliteit te veronderstellen voor dieren die een grootte van 2 à 3 mm hebben overschreden, en kan men zeer goed de verschillende netto richtingen van migratie voorspellen (omhoog of omlaag in de getijdenzone) voor gebieden waar het patroon van primaire vestiging verschillend is.

De tweede hypothese gaat uit van een grote selectiviteit door de hervestigers voor de plaats waar ze zouden terechtkomen. Selectiviteit van de larven voor het type sediment (Armonies & Hellwig-Armonies, 1992) zou kunnen leiden tot een concentratie in meer optimale omstandigheden. Dit hoeft niet noodzakelijk een selectiviteit te zijn voor de korrelgrootte-verdeling van het sediment (over het algemeen observeert men hiermee slechts een secundaire correlatie - cf. ook de gegevens van de Plaat van Baarland), maar zou ook kunnen bestaan uit een selectiviteit voor chlorofylgehalte of andere kenmerken zoals overspoelingsduur. Verder experimenteel onderzoek zou moeten uitmaken of de remigrerende post-larven inderdaad een dergelijke hoge selectiviteit vertonen. Tegen de hypothese lijkt te pleiten dat een te lang uitstellen van hervestiging voor de post-larven een groot risico inhoudt van het volledig wegspoelen van de plaat. Het lijkt daarom logischer aan te nemen dat hervestiging relatief spoedig plaatsvindt, en dus meer in de richting van een random proces zou gaan. Een tussenvorm van deze en de vorige hypothese, zou erin kunnen bestaan dat de stappen tamelijk toevallig zijn, maar dat de 'beslissing' om het sediment te verlaten omgekeerd evenredig zou zijn met de kwaliteiten van dat sediment. Bij die kwaliteit zou ook de dichtheid aan larven een rol kunnen spelen, omdat met name Nonnetjes een grote actieradius hebben en elkaar op een redelijke afstand reeds kunnen hinderen. Hoe dan ook, het netto resultaat van een dergelijk mechanisme zou een concentratie van dieren in meer optimale habitaten kunnen zijn, omdat ze sub-optimale plaatsen sneller verlaten.

Een gedrag als actieve migratie na de eerste vestiging kan slechts blijven bestaan als, gemiddeld genomen, de fitness van individuen met dit gedrag minstens zo hoog is als de fitness van individuen die dit gedrag niet vertonen. Grof gesteld moet men dus verwachten dat de kansen op een succesvolle hervestiging en reproductie na verlaten van het sediment, even groot of groter zijn dan de kans op succesvolle reproductie wanneer men gewoon blijft op de plaats van primaire vestiging. Het lijkt onwaarschijnlijk dat een dergelijke winst in fitness zou bereikt worden wanneer, als regel, de soort zijn hoogste primaire vestiging zou bereiken op plaatsen waar de latere groei en reproductie optimaal zijn (m.b.t. abiotische omstandigheden) en tot op grote hoogte onafhankelijk van de dichtheid van de individuen. Slechts in het geval dat primaire vestiging plaatsgrijpt op gebieden die relatief ongunstig zijn voor verdere groei en reproductie, of dat groei en reproductie sterk dichtheidsafhankelijke processen zijn, lijken de voorwaarde voor de selectie van het remigratieproces vervuld.

Voor de dichtheidsafhankelijkheid van groei zijn vele argumenten voorhanden. Deze variëren van populatie-dynamische argumenten tot velerlei experimenten en veldobservaties. Op populatie-dynamische gronden argumenteren Honkoop en Van der Meer (1997) dat de afwezigheid van een sterke stock-recruitment relatie bij benthische bivalven impliceert dat de kans van een larve op overleving tot adult omgekeerd evenredig moet zijn met het totaal aantal geproduceerde larven, wat wijst op een dichtheidsafhankelijke overleving van larven of post-larven. In experimenteel onderzoek is herhaaldelijk dichtheidsafhankelijkheid van groei vastgesteld (o.m. Kamermans et al., 1992; Brey, 1991). Het effect lijkt sterker uitgesproken te zijn wanneer de dieren deposit-feeding toepassen dan wanneer ze zich voeden door filtratie uit het water (suspension feeding) (Skilleter & Peterson, 1994; Peterson & Skilleter, 1994). Ook in veldstudies is een dichtheidsafhankelijke groei geconstateerd aan de hand van groeiringsdata (Vincent et al., 1994).

Ook voor het argument van een omgekeerde relatie tussen abiotische omstandigheden die gunstig zijn voor vestiging, respectievelijk voor groei en overleving, zijn een aantal argumenten aangevoerd door Beukema & de Vlas (1989) en Beukema (1993). Het probleem bij veldstudies is echter dat de veelvuldige remigratie van juvenielen een studie van een gesloten populatie feitelijk onmogelijk maakt. Uit de bestaande gegevens kan men toch een profiel opmaken van de plaatsen die gunstig zijn voor primaire vestiging: het zijn systematisch de delen van de getijdenzone met een relatief lage dynamiek. Dit uit zich bv. in relatief lage maximale stroomsnelheden over de getijcyclus, of een relatief lage sedimentdynamiek. Beide factoren zijn in het veld sterk gecorreleerd, en het is wellicht niet mogelijk uit te maken welke van beide het belangrijkste is. Een profiel opmaken van de zones die best geschikt zijn voor groei en reproductie is echter moeilijker. Sommige studies laten een sterk verband zien met de hoogte in de getijdenzone (bv. Beukema, 1993; Vincent et al., 1994 en meerdere andere studies van deze auteurs). Dit veralgemenen lijkt echter bijzonder gevaarlijk te zijn, in analogie met de zeer verschillende patronen t.o.v. hoogteligging die men waarneemt bij de primaire vestiging. De geciteerde groeidata uit het veld zijn beperkt tot slechts enkele gebieden (Westelijke Waddenzee, Gulf of St. Lawrence), en de kans bestaat dat groeipatronen in andere gebieden zeer verschillend kunnen

zijn. Zo valt niet uit te sluiten dat hoogteligging ook voor groei een proxy is voor stroomsnelheid of sedimentmobiliteit.

9.2 Vestiging en handhaving van de Kokkel, *Cerastoderma edule*.

De processen van primaire vestiging en daarop volgende hervestiging zijn het best bestudeerd bij het Nonnetje. Voor de Kokkel worden minder uitgebreide studies in de literatuur gevonden. In sommige studies (o.m. Armonies & Hellwig-Armonies, 1992; Armonies, 1996) wordt de Kokkel meegenomen, maar de meeste discussie wordt aan het Nonnetje besteed.

In vergelijking met deze beschikbare studies zijn de patronen op de Plaat van Baarland zeer extreem. De zeer grote mortaliteit van de pas gevestigde kokkeltjes wordt over het algemeen niet gevonden in de studies in de Waddenzee. Kokkels zijn, gemiddeld genomen, abundanter in de Waddenzee dan in de Westerschelde. Wellicht is de Westerschelde een minder optimaal habitat voor de Kokkel.

In tegenstelling tot het Nonnetje, werd geen dichtheidsafhankelijke groei teruggevonden voor de Kokkel door Kamermans et al. (1992). Ook bleken er weinig interspecifieke effecten te zijn van kokkeldichtheid op de groei van het Nonnetje. Dichtheidsafhankelijke groei bij suspension feeders wordt slechts verwacht bij een combinatie van hoge dichtheid en lage turbulentie in het water, wanneer zogenaamde 'food depletion' optreedt in de onderste waterlagen. Men kan verwachten dat dit een bovenste limiet stelt aan de lokale dichtheid van suspensie-eters, maar dat de systeem-brede gemiddelde dichtheid wordt bepaald door de productiviteit van het systeem (Heip et al., 1995). Hoewel preciese berekeningen niet zijn uitgevoerd, is het onwaarschijnlijk dat 'food depletion' op de Plaat van Baarland op enigerlei wijze beperkend zou kunnen zijn voor de relatief lage dichtheden van Kokkels die daar worden teruggevonden. Het lijkt dan ook waarschijnlijk dat de dynamiek van het sediment te hoog is voor de overleving van het jonge broed van de Kokkel. De overleving in latere grootte-klassen lijkt daarentegen relatief goed te zijn. Het zou dus mogelijk zijn dat de biomassa van de (adulte) Kokkel op deze plaat lager is dan vanuit de draagkracht van het systeem mogelijk zou zijn, door een beperking in het stadium van de recrutering. Deze situatie is anders dan voor het Nonnetje. Een experimentele studie, met transplantatie van Kokkels vanaf de grootte van ongeveer 5 mm, zou uitsluitsel kunnen geven over de mogelijkheid van beperking door recrutering.

9.3 Relevantie voor beleid en inrichting.

Met betrekking tot beleid en inrichting van estuaria, durven we uit de gepresenteerde resultaten van deze studie de volgende voorzichtige conclusies trekken:

- Relatief beperkte oppervlakten met lage hydro- of sedimentdynamiek (we spreken ons nog niet uit over het relatieve belang van de twee) kunnen zeer belangrijk zijn voor de recrutering van bivalven als het nonnetje en de kokkel. Vanuit deze gebieden is een secundaire recrutering over een groter, dynamischer, gebied mogelijk (met waarschijnlijk een sterkere groei dan in de recrutingsgebieden). Het bestaan zelf van het remigratie-gedrag bij deze soorten is een sterke aanduiding dat over het algemeen recrutering en groei niet in dezelfde gebieden optimaal zullen zijn. Wanneer dit door inrichtingsmaatregelen te bevorderen is, pleiten we dan ook sterk voor een beleid dat gaat in de richting van een mozaïek van gebiedjes met lagere en hogere dynamiek. Daarbij moeten de patches niet te groot zijn (orde ha) en niet te ver uit elkaar liggen (honderden meter). Een dergelijke mozaïek moet zeker verkozen worden boven een stelsel van grote platen met elk een verschillend maar homogeen niveau van dynamiek.
- Bij het beheer van activiteiten die de bodem verstoren (bv. schelpdiervisserij) moet aandacht besteed worden aan het bewaren van de broedval-gebieden en de eventuele biogene structuren (zoals bv. mosselbanken) die deze kunnen beschermen.
- Een getijdenzone die in toenemende mate zou bestaan uit hoge platen met een steile plaatrand moet als ongunstig voor de recrutering van bivalven worden gekenmerkt.
- Verdere studie van de Kokkel zal moeten uitwijzen of er in de Westerschelde een beperking door recrutingsprocessen bestaat, dan wel of de primaire productie in het systeem van doorslaggevend belang is voor de populatiegrootte. Deze vraag zal onderwerp zijn van verdere statistische analyse van bestaande gegevens in een vervolgproject.

10. AANBEVELINGEN VOOR VERVOLGONDERZOEK M.B.T TOEPASBAARHEID VOOR INRICHTING- EN BEHEERMAATREGELEN

Zoals in hoofdstuk 1 aangegeven is het INGE*SEBES en DYNASTAR*ECOMOR onderzoek opgezet met de behoefte een beter inzicht te krijgen in de relatie tussen ecologie en morfologie zodat de effecten van inrichting- en beheermaatregelen beter ingeschat en/ of geëvalueerd kunnen worden. Uit het onderzoek op de Plaat van Baarland is gebleken dat een groot deel van het verspreidingspatroon en de populatieontwikkeling van de Nonnetjes en Kokkels verklaard kan worden met de dynamiek van het substraat en de hoogteligging. Met name de recruteringsfase en de eerste handhaving vlak daarna, die voor een groot deel het verspreidingspatroon van de populatie die de winter in gaat bepalen, blijken sterk beïnvloed te worden door substraatdynamiek. De verspreiding van de grotere dieren wordt nog beïnvloed door substraatdynamiek die samenhangt met "events". Tijdens het geanalyseerde onderzoek op de Plaat van Baarland in de periode februari 1997 - februari 1998 zijn echter te weinig events opgetreden om dit goed te kwantificeren. Hiermee zijn de eerste twee vragen waar het DYNASTAR*ECOMOR en INGE*SEBES onderzoek om draait voor een groot deel beantwoord (zie hoofdstuk 1).

Om de kennis omtrent substraatdynamiek opgedaan op de Plaat van Baarland te kunnen gebruiken bij inrichting- en beheervraagstukken is het nodig inzicht te verkrijgen over de verhouding van de invloed van substraatdynamiek en de invloed van de andere bepalende fysische en biotische processen op andere lokaties in de Westerschelde (Bos en Smaal, 1996). Op basis van dit inzicht kan bij het evalueren/ plannen van inrichting- en beheermaatregelen worden afgeschat op welke lokaties en bij welke ingrepen via de sturende fysische factoren (hoogteligging, substraatdynamiek en -samenstelling) significante effecten op de benthosgemeenschap optreden.

Zo zullen er sterk fysisch gedomineerde lokaties zijn waar de relatieve invloed van substraatdynamiek op het benthos waarschijnlijk groter is dan op de Plaat van Baarland (geëxponeerde delen van platen en slikken). Op deze lokaties kunnen relatief kleine veranderingen in de fysische factoren een relatief sterke verandering in de benthosgemeenschap veroorzaken. Daarnaast zijn er lokaties waar biologische processen meer dominant zijn en dus de relatieve invloed van substraatdynamiek kleiner dan op de Plaat van Baarland (beschutte delen van platen en slikken). In deze laatste situatie zullen relatief kleine veranderingen in de fysische factoren waarschijnlijk niet leiden tot grote veranderingen in de benthosgemeenschap.

De centrale vraagstelling in dit opschalingsvraagstuk, dat tevens een validatie kan vormen van de op de Plaat van Baarland gevonden resultaten, is:

Wat is het verband tussen substraatdynamiek en -samenstelling en hoogteligging en de ruimtelijke en temporele spreiding van het benthos bij verschillende maten van fysische dominantie in de Westerschelde?

Om deze vraag onderzoekbaar te maken dient deze verder ingevuld te worden. Dit kan door het begrip benthos nader te specificeren naar soort, grootte en levensfase; in aansluiting bij de behoefte binnen de inrichting- en beheervraagstukken. Eventueel kan met het oog op toekomstig draagkracht onderzoek (Smaal, 1996) nog aandacht gegeven worden aan beschikbaarheid van het benthos als prooi. Verder dient overwogen te worden welke van de op de Plaat van Baarland gevonden relaties getoetst dienen te worden als validatieslag. Hierbij is ook de aansluiting bij de inrichting- en beheerproblematiek relevant.

Uit het onderzoek op de Plaat van Baarland blijkt dat de invloed van substraatdynamiek vooral sterk is bij de rekrutering en handhaving van broed van het Nonnetje en de Kokkel. Verder blijkt dat het succes van rekrutering en handhaving van broed voor een belangrijk deel de dichtheden van het Nonnetje en de Kokkel in het najaar bepaald. Het is daarom van belang om vooral op de periode van rekrutering (Nonnetje: eind mei; Kokkel: eind juni) een sterke nadruk te leggen.

Voor het onderzoek op de Plaat van Baarland zijn als modelsoorten Nonnetje (*Macoma balthica*), Kokkel (*Cerastoderma edule*), Wadpier (*Arenicola marina*), Zandzager (*Nereis spec.*) en Slijkgarnaal (*Corophium spec.*) gekozen (Bouma et al., 1997). Door praktische overwegingen en te lage dichtheden bleven alleen het Nonnetje en de Kokkel over als te bestuderen soorten. Voor opschalingsonderzoek is het wellicht noodzakelijk om een aantal van deze soorten wel te bestuderen.

In het concept onderzoeksvoorstel voor een onderzoek naar beschikbaarheid van bodemdieren (Bouma en De Vries, 1998) wordt o.a. ingegaan op de praktische haalbaarheid van een onderzoek naar beschikbaarheid van de bodemdieren voor fourageerende steltlopers. Uit dit rapport blijkt dat meer inzicht in beschikbaarheid van het Nonnetje en de Kokkel kan worden verkregen door aantallen en grootte te meten. Verder is voor de beschikbaarheid van het Nonnetje nog de ingraafdiepte van belang. Deze kan relatief eenvoudig in het veld worden bepaald.

Uit het onderzoek op de Plaat van Baarland blijkt dat de relatie tussen fysische factoren en de ruimtelijke en temporele spreiding van benthos goed onderzocht kan worden op basis van ruimtelijke vergelijkingen van puntlokaties. Uit Ysebaert en Meire (1991) blijkt dat op grotere ruimteschalen slechts zeer slechte verbanden te vinden zijn tussen fysische omgevingsfactoren en de ruimtelijke spreiding van het benthos. Blijkbaar bepalen op verschillende lokaties de omgevingsfactoren in steeds wisselende verhoudingen de ruimtelijke spreiding van het benthos. Voor validatie en inzicht in die verhoudingen tussen de verschillende fysische factoren lijkt het daarom zinnig om het opschalingsvraagstuk te baseren op begrip van, liefst veel, maar relatief kleine gebieden. Het begrip van de grotere schaalniveaus is alleen mogelijk door dit op te bouwen op basis van gegevens op kleine ruimtelijke schaal. Afhankelijk van de heterogeniteit van de geselecteerde delen van platen en slikken lijkt een ruimtelijke resolutie van 200-400 meter optimaal.

Vanwege de sterke ruimtelijke en temporele heterogeniteit van zowel de benthosverspreiding als de sturende fysische processen kan de benodigde kennis voor de opschalingsvraagstukken het best verkregen worden door middel van veldonderzoek (zie ook Duiker, 1996b). Zo'n

veldonderzoek dient gebaseerd te worden op een aantal lokaties (bijvoorbeeld drie) om zo, samen met de kennis van de Plaat van Baarland, het grootste deel van de range in de wisselende verhoudingen in dominantie van fysische en biotische processen af te dekken. Als voorbeeld is een schematische opzet van zo'n veldwerk, met daarin kort de verkregen inzichten aangegeven, opgenomen.

Het is ook mogelijk om de benodigde kennis te verkrijgen door de fysische omstandigheden, met name substraatdynamiek, met modellen te berekenen en te koppelen aan al eerder verzamelde benthosgegevens. Zowel de modelresultaten als de benthosgegevens moeten daarbij beschikbaar zijn met een ruimtelijke resolutie van 200-400 meter, en over de juiste periodes (met name de recruteringsfase en het stormseizoen). Een model waarmee substraatdynamiek op de juiste ruimtelijke schaal kan worden voorspeld op basis van hydrodynamiek bestaat nog niet, maar kan worden gebouwd op basis van de op de Plaat van Baarland verzamelde gegevens. Zo'n model kan echter pas na controlemetingen op andere locaties in de Westerschelde worden opgeschaald tot estuarium niveau.

11. CONCLUSIE

Kennis omtrent de relatie tussen hydrodynamiek, morfologie en ecologie blijkt door het grote belang van met name substraatdynamiek en hoogteligging voor een belangrijk deel van het benthos relevant te zijn voor inrichting- en beheervraagstukken, omdat juist hoogteligging en substraatdynamiek worden beïnvloed door inrichting- en beheermaatregelen (Huijs, 1995; Vroon et al., 1997).

Om de opgedane kennis omtrent bovengenoemde relatie tussen morfologie en ecologie, zoals weergegeven in onder andere dit rapport, op een goede manier toepasbaar te maken voor inrichting- en beheervraagstukken, is een veldonderzoek in de Westerschelde nodig op andere plaatsen dan de Plaat van Baarland. Hiermee wordt de kennis toepasbaar op plaatsen met een andere verhouding tussen de invloeden van fysische en biotische processen.

Eventueel kan zo'n veldonderzoek worden vervangen door een modelstudie in combinatie met eerder verzamelde gegevens. Dit stelt echter hoge eisen aan modellen en de eerder verzamelde gegevens. Voorts moet er een klein veldonderzoek plaatsvinden om het "sleutelmodel", dat substraatdynamiek voorspelt uit hydrodynamiek, op Westerscheldeniveau bruikbaar te maken.

12. REFERENTIES

- André, C. and R. Rosenberg (1991). Adult-larval interactions in the suspensionfeeding bivalves *Cerastoderma edule* and *Mya arenaria*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 71: 227-234.
- Armonies, W. (1994). Drifting meio- and macrobenthic invertebrates on tidal flats in Konigshafen: a review. Helgolander Meeresunters. 48: 299-320.
- Armonies, W. (1996). Changes in distribution patterns of 0-group bivalves in the Wadden Sea: byssus-drifting releases juveniles from the constraints of hydrography. J. of Sea Res. 35(4):323-334.
- Armonies, W. and M. Hellwig-Armonies (1992). Passive settlement of *Macoma balthica* spat on tidal flats of the Wadden Sea and subsequent migration of juveniles. Neth. J. of Sea Res. 29(4):371-378.
- Bachelet, G., C.A. Butman, C.M. Webb, V.R. Starczak and P.V.R. Snelgrove (1992). Non-selective settlement of *Mercenaria mercenaria* (L.) Larvae in short-term, still-water, laboratory experiments. J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. 161(2):241-280.
- Beukema, J.J. (1993). Successive changes in distribution patterns as an adaptive strategy in the bivalve *Macoma balthica* (L.) In the Wadden Sea. Helgolander Meeresunters. 47: 287-304.
- Beukema, J.J. en J. de Vlas (1989). Tidal-current transport of thread-drifting postlarval juveniles of the bivalve *Macoma balthica* from the Wadden Sea to the North Sea. Mar. Ecol. Prog. Ser. 52:193-200.
- Bijkerk, R.(1988). Ontsnappen of begraven blijven. Literatuuronderzoek RDD Aquatic Ecosystems.
- Boer de, P. L. (1979), Convolute lamination in modern sands of the estuary of the Oosterschelde, the Netherlands, formed as the result of entrapped air. Sedimentology 26: 283-294.
- Bos, D. (1996). Effecten van morfologische ingrepen in estuaria op foerageermogelijkheden van vogels. Probleemschets, relevante processen en onderzoeksrichting. Werkdocument RIKZ /OS-96.801x.
- Bos, D. en A.C. Smaal (1996). Draagkracht van wadvogelhabitat bij veranderende morfologie; de rol van substraatdynamiek, -samenstelling en hoogteligging van intergetijdengebied. Projectbeschrijving en verslag pilotstudie. Werkdocument RIKZ/OS-96.831x.
- Bouma, H. en P.P. de Vries (1998). CONCEPT onderzoeksvoorstel voortgang SEBES-Westerschelde voor de periode mei-1998-april 1999. NIOO/CEMO.
- Bouma, H., J.M.C. Duiker, P.P. de Vries (1997). Rapportage ecomorfologisch onderzoek. Plaat van Baarland 1997. Werkdocument RIKZ/OS-07.813x.
- Brenchley, G.A. (1981). Disturbance and community structure: an experimental study of bioturbation in marine soft-bottom environments. J. of Mar. Res. 39(4):767-790.
- Brey, T. (1991). Interactions in soft bottom benthic communities: quantitative aspects of behaviour in the surface deposit feeders *Pygospio elegans* (Polychaeta) and *Macoma balthica* (Bivalvia). Helgoländer meeresunters. 45: 301-316.

- Brunsdon, D. & J.B. Thornes (1979). Landscape sensitivity and change. *Transactions of the Institute of British Geographers, N.S.*, 4:463-484.
- Butman, C.A. (1987). Larval settlement of soft-sediment invertebrates: the spatial scales of pattern explained by active habitat selection and the emerging role of hydrodynamical processes. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 25:113-165.
- Butman, C.A. and J.P. Grassle (1992). Active habitat selection by *Capitella* sp. I larvae. I. Two-choice experiments in still water and flume flows. *J. of Mar. Res.* 50: 669-715.
- Butman, C.A., J.P. Grassle and C.M. Webb (1988). Substrate choices made by marine larvae settling in still water and in a flume flow. *Nature* 333: 771-773.
- Coates, D.R. & J.D. Vitek (1980). Perspectives on geomorphic thresholds. In Coates & Vitek (eds.), 1980: *Thresholds in Geomorphology. The Binghampton Symposia in Geomorphology* 9. Boston, Allen & Unwin: 3-21.
- Cole, H.A. (1955). A preliminary study of growth-rate in cockles (*Cardium edule* L.) in relation to commercial exploitation. *J. Cons. Int. Explor. Mer.* 22: 77-90.
- Craeymeersch, J.A., B. Krebs, E.B.M. Brummelhuis, W. Dimmers, P. Schout, W. Sijm, R. Markuse (1994). Evaluatie van de verdieping van de Westerschelde. Inventarisatie macrofauna 1994. CONCEPT rapport NIOO/CEMO.
- Desprez, M., J.P. Ducrottoy and B. Elkaim (1987). Crise de la production des coques (*Cerastoderma edule*) en Baie de Somme. I. Synthèse de connaissances biologiques. *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.* 49: 215-230.
- De Vries, P.P., J.M.C. Duiker, H. Bouma (1998). Resultaten ecomorfologisch onderzoek Plaat van Baarland. Deel 2: juli 1997 - februari 1998. Intern rapport NIOO/CEMO Afdeling Oecosysteem studies, Rijks Universiteit Groningen Vakgroep Mariene Biologie, Universiteit Utrecht Vakgroep Fysische Geografie.
- Doorn, K. van (1997). De modellering van golven en stroming op de Plaat van Baarland in de Westerschelde. Werkdocument RIKZ/OS-97.832.
- Duiker, J.M.C. (1996a). Substraatdynamiek als schakel tussen morfologie en ecologie. Rapport vooronderzoek DYNASTAR*ECOMOR. IMAOU R 96.03.
- Duiker, J.M.C. (1996b). Meetprogramma substraatdynamiek als schakel tussen morfologie en ecologie. Rapport meetplan veldonderzoek DYNASTAR*ECOMOR voor de periode april 1996-maart 1997. IMAOU R 96.04.
- Duiker, J.M.C. (1998). Hydrodynamische omstandigheden gedurende het DYNASTAR*ECOMOR en INGE*SEBES onderzoek op basis van de data opgenomen in DONAR. IMAU R 98-04.
- Duiker, J.M.C. en D. Bos (1996). Substraat-benthos-vogels. Pilot studie Plaat van Baarland. Werkdocument RIKZ/OS-96.833x.
- Duiker, J.M.C., H. Bouma, P.P. de Vries (1998). Het DYNASTAR*ECOMOR en INGE*SEBES onderzoek. Historisch perspectief en beeldvorming. Memo.
- Flach, E.C. (1992). Disturbance of benthic infauna by sediment reworking activities of the lugworm *Arenicola marina*. *Neth. J. of Sea Res.* 30:81-89.

- Flach, E.C. (1993). The distribution of the amphipod *Corophium arenarium* in the Dutch Wadden Sea: relationships with sediment composition and the presence of cockles and lugworms. *Neth. J. of Sea Res.* 31(3):281-290.
- Flach, E.C. and J.J. Beukema (1994). Density-governing mechanisms in populations of the lugworm *Arenicola marina* on tidal flats. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 115:139-149.
- Grassle, J.P. and C.A. Butman (1989). Active habitat selection by larvae of the polychaetes, *Capitella* spp. I and II, in a laboratory flume. Reproduction, genetics and distribution of marine organisms. Eds: Ryland and Tyler. Pp: 107-114.
- Grassle, J.P., C.A. Butman and S.W. Mills (1992a). Active habitat selection by *Capitella* sp. I. larvae. II. Multiple choice experiments in still water and flume flows. *J. of Mar. Res.* 50: 717-743.
- Grassle, J.P., P.V.R. Snelgrove and C.A. Butman (1992b). Larval habitat choice in still water and flume flows by the opportunistic bivalve *Mulinia lateralis*. *Neth. J. of Sea Res.* 30:33-44.
- Günther, C.P. (1991). Settlement of *Macoma balthica* on an intertidal sandflat in the Wadden Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 76:73-79.
- Günther, C.P. (1992). Dispersal of intertidal invertebrates - a strategy to react to disturbances of different scales. *Neth. J. Sea Res.* 30: 45-56.
- Heip, C.H.R., N.K. Goosen, P.M.J. Herman, J. Kromkamp, J.J. Middelburg, K. Soetaert (1995). Production and consumption of biological particles in temperate tidal estuaries. In: A.D. Ansell, R.N. Gibson and M. Barnes (eds.), *Oceanography and Marine Biology - An Annual Review*, Vol. 33, UCL Press Ltd, Oceanography and Marine Biology 33: 1-149.
- Herman, P., M. de Vries, P. Thoolen, M. Vonk, A. Baart, J. Boon (1995). BEON habitat project: MICRO-MACRO; Een onderzoek naar de relatie tussen hydrodynamische factoren en kleinschalige verspreiding van macro-benthos. Concept WL-rapport VR1212.95.
- Honkoop, P.J.C. en J. Van der Meer (1997). Reproductive output of *Macoma balthica* populations in relation to winter temperature and intertidal-height mediated changes of body mass. *Mar. Ecol. Prog. Series* 149:155-162.
- Huijs, S.W.E. (1995). Geomorfologische ontwikkelingen van het intergetijdegebied in de Westerschelde 1935-1989. Institute for Marine and Atmospheric Research Utrecht Rapport 95-3, Universiteit Utrecht.
- Hulscher, J.B. (1976). Localisation of Cockles (*Cardium edule* L.) by the Oystercatcher (*Haematopus ostralegus*) in darkness and daylight. *Ardea* 64: 292-310.
- Hummel, H. (1985). An energy budget for a *Macoma balthica* (Mollusca) population living on a tidal flat in the Dutch Wadden Sea. *Neth. J. of Sea Res.* 19(1):84-92.
- Jensen, K.T. (1992). Dynamics and growth of the cockle, *Cerastoderma edule*, on an intertidal mudflat in the Danish Wadden Sea: effects of submersion time and density. *Neth. J. of Sea Res.* 28(4): 335-345.
- Jonsson, P.R., C. André, M. Lindegarth (1991). Swimming behaviour of marine bivalve larvae in a flume boundary-layer flow: evidence for near-bottom confinement. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 79: 67-76.

- Kamermans, P., Veer van de H. W., Karczmariski, L. and G. W. Doeglas (1992). Competition in deposit- and suspension-feeding bivalves: experiments in controlled outdoor environment. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 162 113-135.
- Kohsiek, L.H.M., H.J. Buist, P. Bloks, R. Misdorp, J.H. v.d. Berg, J. Visser (1988). Sedimentary processes on a sandy shoal in a mesotidal estuary (Oosterschelde, The Netherlands). In: De Boer, P.L. et al. (eds.), *Tide-influenced sedimentary environments and facies*. Reidel.
- Kraus, N.C. en K. Horikawa (1990). Nearshore sediment transport. pp. 775-813.
- Kreger, D. (1940). On the ecology of *Cardium edule*. *L. Archs. Neerl. Zool.* 4: 157-200.
- Kromkamp, J., J. Peene, P. van Rijswijk, A. Sandee & N. Goosen. 1995. Nutrients, light and primary production by phytoplankton and microphytobenthos in the eutrophic, turbid Westerschelde estuary (The Netherlands). *Hydrobiologia* 311: 9-19.
- Levin, L.A., E.L. Leithold, T.F. Gross, C.L. Huggett, C. DiBaccomm (1994), Contrasting effects of substrate mobility on infaunal assemblages inhabiting two-energy setting on Fieberling Guyot. *J. Mar. Res.* 52(3): 489-522.
- Myers, A.C. (1977). Sediment processing in a marine subtidal sandy bottom community: II Biological consequences. *J. of Mar. Res.* 35(3):633-647.
- Meyers, A.C. (1977), Sediment transport and morphodynamics of the beach and nearshore zone near Egmond. The Netherlands. Ph. D.-thesis Utrecht University.
- Nowell, A.R.M., P.A. Jumars, R.F.L. Self and J.B. Southard (1989). The effects of sediment transport and deposition on infauna: results obtained in a specially designed flume. In: Lopez, G., G. Taghon, J. Levington (eds.)(1989). *Ecology of Marine Deposit Feeders. Lecture Notes on Coastal and Estuarine Studies*. Springer, Berlin.
- Olafsson, E.B., C.H. Patterson and W.G. Ambrose (1994). Does recruitment limitation structure populations and communities of macro-invertebrates in marine soft-sediments: the relative significance of pre- and post-settlement processes. *Oceanography and Marine Biology* 32:65-109.
- Oost, A.P. (1995). Dynamics and sedimentary development of the Dutch Wadden Sea with emphasis on the Frisian Inlet. A study of barrier islands, ebb-deltas, inlets and drainage basins. *Geologica Ultraiectina* 126: 1-455.
- Pawlik, J.R. and C.A. Butman (1993). Settlement of a marine tube worm as a function of current velocity: Interacting effects of hydrodynamics and behavior. *Limnol. Oceanogr.* 38(8): 1730-1740.
- Pielou, E.C. (1969). *An introduction to mathematical ecology*. Wiley Interscience, New York. Pp. 1-286.
- Peterson, C.H. and G.A. Skilleter (1994). Control of foraging behavior of individuals within an ecosystem context: the clam *Macoma balthica*, flow environment, and siphon cropping fishes. *Oecologia*. 100: 256-267.
- Reineck, H.E., J. Dorjes, S. Gadow and G. Hertweck (1968). Sedimentologie, Faunenzonierung und Faziesabfolge vor der Ostküste der inneren Deutsche Bucht. *Senckenbergiana lethaea* 49 (4):261-309.
- Reise, K. (1985). Tidal flat ecology. An experimental approach to species interactions. Springer-Verlag. Pp 146-166.
- Roegner, C., C. Andre, M. Lindegarh, J.E. Eckman and J. Grant (1995). Transport of recently settled soft-shell clams (*Mya arenaria* L.) in laboratory flume flow. *J. of Exp. Mar. Biol. and Ecol.* 187:13-26.

- Ruitenbeek, M. (1995). Bodemhoogte ontwikkeling van het intergetijdengebied in de Westerschelde naar aanleiding van sedimentatie/ erosieplot metingen in de periode van 1989 to 1994. Stagerapport RIKZ, Middelburg.
- Sanchez-Salazar M.E., C.L. Griffiths and R. Seed (1987). The interactive roles of predation and tidal elevation in structuring populations of the edible cockle, *Cerastoderma edule*. Estuarine, Coastal and Shelf Science 25:245-260.
- Skilleter, G.A. and C.H. Peterson (1994). Control of foraging behavior of individuals within an ecosystem context: the clam *Macoma balthica* and interactions between competition and siphon cropping. Oecologia. 100:268-278.
- Schaap, M. en I.J. Touwen (1998). Ruimtelijke variatie van hydrodynamische parameters van belang voor de verspreiding van macrobenthos in de Westerschelde. RIKZ-werkdocument RIKZ/OS-98.831x. Middelburg.
- Smaal, A.C. (1996). Projectplan INrichting*GEneriek (INGE). RIKZ.
- Smaal, A.C. (1997). Food supply and demand of bivalve suspension feeders in a tidal system. Phd-thesis.
- Snelgrove, P.V.R., C.A. Butman and J.P. Grassle (1993). Hydrodynamic enhancement of larval settlement in the bivalve *Mulinia lateralis* (Say) and the polychaete *Capitella* sp. I in microdepositional environments. J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. 168(1):71-109.
- Stikvoort, E. (1994). Relaties hydrodynamische parameters campagne Oostwest najaar 1990. RIKZ/AB-94.891x, RIKZ-werkdocument, Middelburg.
- Storm, C. (1996). Residuele zandtransporten in de Westerschelde. RIKZ Werkdocument OS-96.837x. RIKZ, Middelburg.
- Ten Brinke, W.B.M. (1992). Slib in het estuarium van de schelde: Paden en lotgevallen, deel 1 en 2. IMAU rapport R92-9 en R92-10, Universiteit Utrecht.
- Ten Brinke, W.B.M. (1993). The impact of biological factors on the deposition of fine-grained sediment in the Oosterschelde (The Netherlands). Proefschrift, Universiteit Utrecht.
- Turner, S.J., J. Grant, R.D. Pridmore, J.E. Hewitt, M.R. Wilkinson, T.M. Hume and D.J. Morrissey (1997). Bedload and water-column transport and colonization processes by post-settlement benthic macrofauna: Does infaunal density matter? J. of Exp. Mar. Biol. and Ecol. 216: 51-75.
- Van Rijn, L.C. (1993). Principles of sediment transport in rivers, estuaries and coastal seas. Aqua Publications, Amsterdam.
- Vincent, B., Joly, D. and M. Harvey (1994). Spatial variation of the bivalve *Macoma balthica* (L.) on a tidal flat: effects of environmental factors and intraspecific competition. J. Exp. Mar. Biology and Ecology 181: 223-238.
- Vroon, J., C. Storm, J. Coosen (1997). Westerschelde, stram of struis? Eindrapport van het Project Oostwest, een studie naar de beïnvloeding van fysische en verwante biologische patronen in een estuarium. Rapport RIKZ-97.023. RIKZ, Middelburg.
- Wanink, J. (1982). Een aantal mogelijke causale factoren voor de seizoensfluctuaties in de diepteverspreiding van de platte slijkgaper (*Scrobicularia plana*) in de Waddenzee. Werkdocument Rijksdienst voor de IJsselmeerpolders 1982-96 Abw.

Wilde, P.A.W.J. de and E.M. Berghuis (...). Laboratory experiments on the spawning of *Macoma balthica*: its implication for production research. In: Physiology and behaviour of marine organisms. Proc. 12th Eur. Mar. Biol. Symp. D.S. McLusky & A.J. Berry (eds). Pergamon Press, Oxford. Pp: 373-384.

Wilson, W.H. (1981). Sediment-mediated interactions in a densely populated infaunal assemblage: the effects of the polychaete *Abarenicola pacifica*. J. of Mar. Res. 39(4):735-747.

Yankson, K. (1986). Observations on byssus systems in the spat of *Cerastoderma glaucum* and *C. edule*. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 66:277-292.

Ysebaert, T. en P. Meire (1991). Het macrobenthos van de Westerschelde en de Beneden Zeeschelde. Rapport W.W.E. 12; Rapport I.N. A92.085. Rijksuniversiteit Gent, Gent; Instituut voor Natuurbehoud, Hasselt.

Zwarts, L., A.M. Blomert and J.H. Wanink (1992). Annual and seasonal variation in the food supply harvestable by knot *Calidris canutus* staging in the Wadden Sea in late summer. Mar. Ecol. Prog. Ser. 83: 129-139.

Bijlage: Voorbeeld veldonderzoek opschaling en validatie

In dit voorstel voor een veldonderzoek tot opschaling en validatie wordt aangegeven hoe voor verschillende representatieve locaties in de Westerschelde de verhouding tussen de invloed van substraatdynamiek en de invloed van de andere bepalende processen wordt bepaald. Bij de opzet van het onderzoeksplan is rekening gehouden met toekomstig modellen werk. Hierbij moet het mogelijk worden substraatdynamiek te voorspellen uit de sturende hydrodynamische processen.

Strategie van het onderzoek.

De centrale vraagstelling in het opschalings en validatie vraagstuk is:

Wat is het verband tussen substraatdynamiek en -samenstelling en hoogteligging en de ruimtelijke en temporele spreiding van het benthos bij verschillende maten van fysische dominantie in de Westerschelde?

Uit het onderzoek op de Plaat van Baarland blijkt dat de relatie tussen fysische factoren en de ruimtelijke en temporele spreiding van benthos goed onderzocht kan worden op basis van ruimtelijke vergelijkingen van puntlocaties. Uit Ysebaert en Meire (1991) blijkt dat op grotere ruimteschalen slechts zeer slechte verbanden te vinden zijn tussen fysische omgevingsfactoren en de ruimtelijke spreiding van het benthos. Blijkbaar bepalen op verschillende locaties de omgevingsfactoren in steeds wisselende verhoudingen de ruimtelijke spreiding van het benthos. Voor validatie en inzicht in die verhoudingen tussen de verschillende fysische factoren lijkt het daarom zinnig om voor het opschalingsvraagstuk te werken met ruimtelijke vergelijkingen binnen, liefst veel, maar relatief kleine gebieden. Het is hierbij van belang om het aantal punten zo te kiezen dat bij een minimum aan inspanning zo groot mogelijke statistische kracht wordt verkregen. Voor dit type onderzoek wordt dit meestal bereikt door het aantal replica's van bodemdiermonsters te spreiden over zoveel mogelijk punten. Gezien de onnauwkeurigheid van de tracermetingen is het wellicht zinnig om meerdere dynamiekmetingen (bijvoorbeeld 3) per punt uit te voeren. Verder is het van belang om steeds een voldoende groot bereik in de substraatdynamiekmetingen te hebben. Het is daarom zinnig de punten relatief ver uit elkaar te nemen. Afhankelijk van de heterogeniteit van de geselecteerde delen van platen en slikken lijkt een afstand van 200-400 meter optimaal. Deze afstand sluit goed aan bij het MOVE/ EXP*BMN programma. In dit programma is er per locatie steeds sprake van slechts één raai van drie tot zes punten. Dit is veel te weinig voor ruimtelijk vergelijkend onderzoek.

Uit het onderzoek op de Plaat van Baarland blijkt dat de ruimtelijke spreiding van het Nonnetje en Kokkel niet gerelateerd is aan slibgehalte of organisch stofgehalte. Er blijkt wel een relatie te bestaan met de korrelgrootte verdeling van het zand (D50, D90, scheefheid). Daarom is het zinnig om naast slibgehalte ook de korrelgrootteverdeling van de zandfractie te bepalen.

Praktische uitvoering.

Op drie verschillende locaties met verwachte verschillen in mate van dominantie van fysische factoren in de Westerschelde wordt een ruimtelijk meetnet van 30 punten uitgezet. Hierbij wordt zoveel mogelijk aangesloten bij lopende onderzoeksprogramma's (MOVE/ EXP*BMN).

Afhankelijk van lokale omstandigheden worden deze punten in 3 tot 6 parallelle raaien uitgezet, met een afstand tussen de punten van 200-400 meter. Op deze punten worden gemeten:

- positie: x,y,z met behulp van dGPS nauwkeurigheid 5 cm.
- substraatdynamiek metingen m.b.v. tracers; meetduur 2 weken (dood-springtij)
- benthos broed en adulten. Soortselectie afhankelijk van locatie. Bepaling van aantallen en grootte. Voor een geselecteerd aantal punten ook ingraafdiepte Nonnetje.
- substraatsamenstelling: slibgehalte (< 63 µm) en korrelgrootteverdeling zandfractie

Het hieronder weergegeven bemonsteringsschema geeft de mogelijkheid om de belangrijkste op de Plaat van Baarland gevonden verbanden te toetsen op andere plaatsen in de Westerschelde. Tevens wordt op estuariumschaal inzicht verkregen in het relatieve belang van de verschillende fysische factoren in relatie tot elkaar en biotische factoren.

Bemonsteringsschema:

eind mei (i):

- doodtij: tracers zetten; 1 dag per locatie
- halverwege: monster substraatsamenstelling; positiebepaling;
T0 Macrobenthos (3 repl.); 1 dag per locatie (inzet meetdienst)
- springtij: tracers steken; monsters broed (3 repl.); 1 dag per locatie

eind juni (ii):

- doodtij: tracers zetten; 1 dag per locatie
- halverwege: monster substraatsamenstelling; positiebepaling;
1 dag per locatie (inzet meetdienst)
- springtij: tracers steken; monsters broed (3 repl.); 1 dag per locatie

eind september (x)

aansluiten bij MOVE en EXP*BMN. Substraatdynamiek wordt gemeten over een dood-springtijcyclus direct voorafgaand aan de MOVE/ EXP*BMN bemonstering.

Hoogteligging en substraatsamenstelling komen ook uit deze programma's. Er zal aanvullend worden bemonsterd voor substraatsamenstelling om eventueel verschillen in methodiek op te kunnen vangen.

eind november (iii):

- doodtij: tracers zetten; 1 dag per locatie
 halverwege: monster substraatsamenstelling; positiebepaling;
 1 dag per locatie (inzet meetdienst)
 springtij: tracers steken; monsters macrobenthos (3 repl.); 1 dag per locatie

- (i) Levert inzicht in de invloed van de fysische processen op de rekrutering van het Nonnetje en macrobenthos.
 (ii) Levert inzicht in de invloed van de fysische processen op de rekrutering van Kokkel. In combinatie met (i) wordt nog inzicht verkregen in de overleving van het Nonnetje in de eerste fase na settlement.
 (iii) Levert inzicht in de invloed van fysische processen tijdens relatief ruwe condities op macrobenthos. In combinatie met (i) en (ii) wordt nog inzicht verkregen in de overleving van benthos.
 (x) Levert inzicht in de invloed van fysische processen op macrobenthos op estuariumschaal. Verder kan op basis van de erosie/ sedimentatieplot gegevens die horen bij de MOVE/ EXP*BMN locaties vergelijkingen met lange termijn dynamiek worden gemaakt.

Lokatiekeuze.

Bij de lokatiekeuze is zoveel mogelijk aansluiting gezocht bij het MOVE/ EXP*BMN programma.

fysisch gedomineerd:

Noordkant Hoge Platen (MOVE/ EXP*BMN raai 922-923).

Hoge stroomsnelheden; goede golfdoordringing vanuit de Noordzee.

Hoogteligging: ca. +1..-2 m NAP.

Slibgehalte nabijgelegen raai Hoge Springer (901-905): 2-15% (Ruitenbeek, 1995).

Overzicht dichtheden macrobenthos najaar 1994 (Craeymeersch et al, 1994):

<i>Arenicola marina</i>	0-34
<i>Cerastoderma edule</i>	23-700
<i>Corophium spec.</i>	0
<i>Heteromastus filiformis</i>	380-1200
<i>Macoma balthica</i>	91-1430
<i>Nereis spec.</i>	0-80

Biologisch gedomineerd:

Slik van Waarde (MOVE/ EXP*BMN raai 404-406).

Lage stroomsnelheden, goed afgeschermd tegen windgolven door de Plaat van Walsoorden en de Platen van Valkenisse.

Hoogteligging: ca. -0.5..-1.5 m NAP.

Slibgehalte: 4-40% (Ruitenbeek, 1995).

Overzicht dichtheden macrobenthos najaar 1994 (Craeymeersch et al, 1994):

<i>Arenicola marina</i>	0
<i>Cerastoderma edule</i>	0
<i>Corophium spec.</i>	0
<i>Heteromastus filiformis</i>	460-3000
<i>Macoma balthica</i>	0-23
<i>Nereis spec.</i>	0-130

Intermediair:

Molenplaat (MOVE/ EXP*BMN raai 701-704).

Gemiddelde stroomsnelheden, kleine golfinvloeden.

Hoogteligging: ca. 0.5..-1 m NAP.

Slibgehalte: 2-15% (Ruitenbeek 1995).

Overzicht gemiddelde dichtheden macrobenthos gehele Molenplaat maart 1995 (Herman et al., 1995):

<i>Arenicola marina</i>	44
<i>Cerastoderma edule</i>	84
<i>Corophium spec.</i>	1
<i>Heteromastus filiformis</i>	2446
<i>Macoma balthica</i>	157
<i>Nereis spec.</i>	168