

Onderzoek, uitgevoerd in opdracht van Rijkswaterstaat, Directie Zeeland en Dienst Getijdewateren, naar het voorkomen van macrozoöbenthos in de Westerschelde en Beneden Zeeschelde. Bundeling van alle beschikbare benthosgegevens voor de periode 1965-1989.

Rapport W.W.E. 12
Rapport I.N. A92.085
oktober 1991

HET MACROZOOBENTHOS VAN
DE WESTERSCHELDE EN DE
BENEDEN ZEESCHELDE

Tom Ysebaert en Patrick Meire

Rijksuniversiteit Gent
Laboratorium voor Ecologie der Dieren
K.L. Ledeganckstraat, 35
B-9000 GENT

Instituut voor Natuurbehoud
Ministerie van de Vlaamse Gemeenschap
Kiewitdreef 3
B-3500 HASSELT

**Dit rapport is tot stand gekomen dankzij de bereidwillige
medewerking van de volgende instituten en instanties:**

- Delta Instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek, Yerseke**
- Rijksuniversiteit Gent, Instituut voor Dierkunde, Sektie Mariene
Biologie**
- Rijksuniversiteit Gent, Laboratorium voor Ecologie der Dieren**
- Rijkswaterstaat, Dienst Getijdewateren en Direktie Zeeland,
Middelburg**

Samenvatting

Algemeen

Dit rapport behandelt het voorkomen van het macrozoöbenthos in het Schelde-estuarium a.h.v. alle 'beschikbare' gegevens uit de periode 1965-1989. Aangezien voor de Boven Zeeschelde (Antwerpen - Gent) geen gegevens betreffende het macrozoöbenthos beschikbaar zijn, is in dit rapport het studiegebied beperkt tot het traject Vlissingen - Antwerpen (Westerschelde en Beneden Zeeschelde).

In een eerste deel wordt, naast een beschrijving van het studiegebied, het algemeen voorkomen van het macrozoöbenthos gesitueerd in relatie tot verschillende abiotische omgevingsfactoren en worden de waargenomen benthische levensgemeenschappen beschreven. In een tweede deel wordt voor de belangrijkste soorten een autekologische beschrijving gegeven en wordt a.h.v. verspreidingskaartjes en histogrammen de verspreiding in het studiegebied beschreven.

De gegevens betreffende het macrozoöbenthos werden beschikbaar gesteld door de Rijksuniversiteit Gent (Instituut voor Dierkunde, Sectie Mariene Biologie en Laboratorium voor Ecologie der Dieren), het Delta Instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek (DIHO, nu NIOO-CEMO), en de Dienst Getijdewateren van Rijkswaterstaat.

Situering van het studiegebied

De Westerschelde en Beneden Zeeschelde worden gekarakteriseerd door zeer duidelijke horizontale en verticale gradiënten van zowel natuurlijke als antropogene oorsprong. De horizontale gradiënten komen voornamelijk tot uiting in chloridegehalte, zuurstofgehalte, nutriëntengehalte, verontreinigingsgraad, enz. De verticale gradiënten komen voornamelijk tot uiting in getijamplitude, stroomsnelheid en sedimentkarakteristieken.

Het meest 'dynamische' gebied is de brakke zone. Hier zijn van nature reeds de schommelingen in abiotische omgevingsvariabelen het grootst en daar bovenop is de antropogene invloed in deze zone het grootst. Hier vinden we dan ook een zeer extreem milieu met sterk wisselende omstandigheden en een hoge belastingsgraad. Naarmate men meer naar de mariene zone toegaat krijgt men een relatief 'konstanter' en 'voorspelbaarder' milieu. Dit wil niet zeggen dat ook hier geen veranderingen optreden. Er bestaat een zeer grote lokale variatie.

Aantal soorten macrozoöbenthos

In de Westerschelde en Beneden Zeeschelde zijn in de periode 1965-1990 in totaal 76 soorten macrozoöbenthos waargenomen. De meeste soorten behoren tot de Annelida (44), en in mindere mate tot de Mollusca (16) en Arthropoda (13).

Echinodermata, Coelenterata, en Nemertinae hebben slechts één vertegenwoordiger. De helft van alle waargenomen soorten zijn deposit feeders, maar ook omnivores/predators en filter feeders komen vrij talrijk voor.

De meest frekwent waargenomen soorten in het gehele gebied zijn *Heteromastus filiformis*, *Nereis diversicolor*, *Macoma balthica*, *Bathyporeia spec.* en *Corophium spec.*

Het totaal aantal waargenomen soorten in de diepe (<-5 m NAP), ondiepe (-2/-5 m NAP) en littorale (>-2 m NAP) is niet verschillend en bedraagt $\pm$ 50-55 soorten. Het aantal waargenomen soorten per sample is echter significant hoger in de littorale zone.

Het aantal waargenomen soorten neemt af met dalend zoutgehalte, en dit zowel in de diepe, ondiepe, als littorale zone.

In relatie tot het sediment wordt een significante korrelatie vastgesteld tussen de mediane zandfractie en het gemiddeld aantal soorten, m.a.w. fijnere sedimenten hebben gemiddeld een hoger aantal soorten. Echter in zeer slibrijke sedimenten (> 25 % slib) neemt het gemiddeld aantal waargenomen soorten af. De meeste soorten komen in eenzelfde sedimenttype voor (zie deel 2).

Densiteit

De densiteit is onderhevig aan een zeer grote variatie. In de Westerschelde en Beneden Zeeschelde worden densiteiten waargenomen gaande van 0 ind/m² tot $\pm$ 100000 ind/m². De densiteit wordt voor meer dan de helft bepaald door Annelida, en meer bepaald door *Heteromastus filiformis*, *Pygospio elegans* en Oligochaeta. Deposit feeders zijn met meer dan 75 % veruit de belangrijkste trofische groep. Naast de hierboven vermelde Annelida is het vnl. *Corophium spec.* die hiertoe bijdraagt.

De densiteit is sterk diepte-afhankelijk. In de littorale zone worden significant hogere densiteiten aangetroffen dan in de diepe en ondiepe zone.

De densiteit is gemiddeld hoger in de mariene zone dan in de mariene overgangszone en de brakwaterzone. Dit is minder uitgesproken in de littorale zone.

Fijnere en slibrijke sedimenten hebben significant hogere densiteiten dan grove en slibarme sedimenten.

Biomassa

Net als de densiteit is de biomassa onderhevig aan een zeer grote variatie. In het studiegebied worden biomassa's waargenomen gaande van minimaal 0 g AFDW/m² tot maximaal 349.27 g AFDW/m²). In tegenstelling tot de densiteit, wordt de biomassa in hoofdzaak bepaald door Mollusca en filter feeders. Hiervoor is de kokkel *Cerastoderma edule* verantwoordelijk (70 % van de totale biomassa). Deze soort, met een hoge individuele biomassa, komt op bepaalde plaatsen in de mariene zone voor in zeer hoge dichtheden en biomassa's. Wordt *C. edule* buiten beschouwing gelaten, dan zijn het vnl. de deposit feeders *Heteromastus filliformis* en *Macoma balthica*, en de omnivoor *Nereis diversicolor* die de biomassa bepalen.

Net als de densiteit is de biomassa sterk diepte-afhankelijk met significant hogere biomassa's in de littorale zone dan in de diepe en ondiepe zone. Fijne sedimenten (lage waarde mediane zandfractie) hebben significant hogere biomassa's dan grove sedimenten. Ten aanzien van het slibgehalte in de bodem is er geen duidelijke relatie waarneembaar.

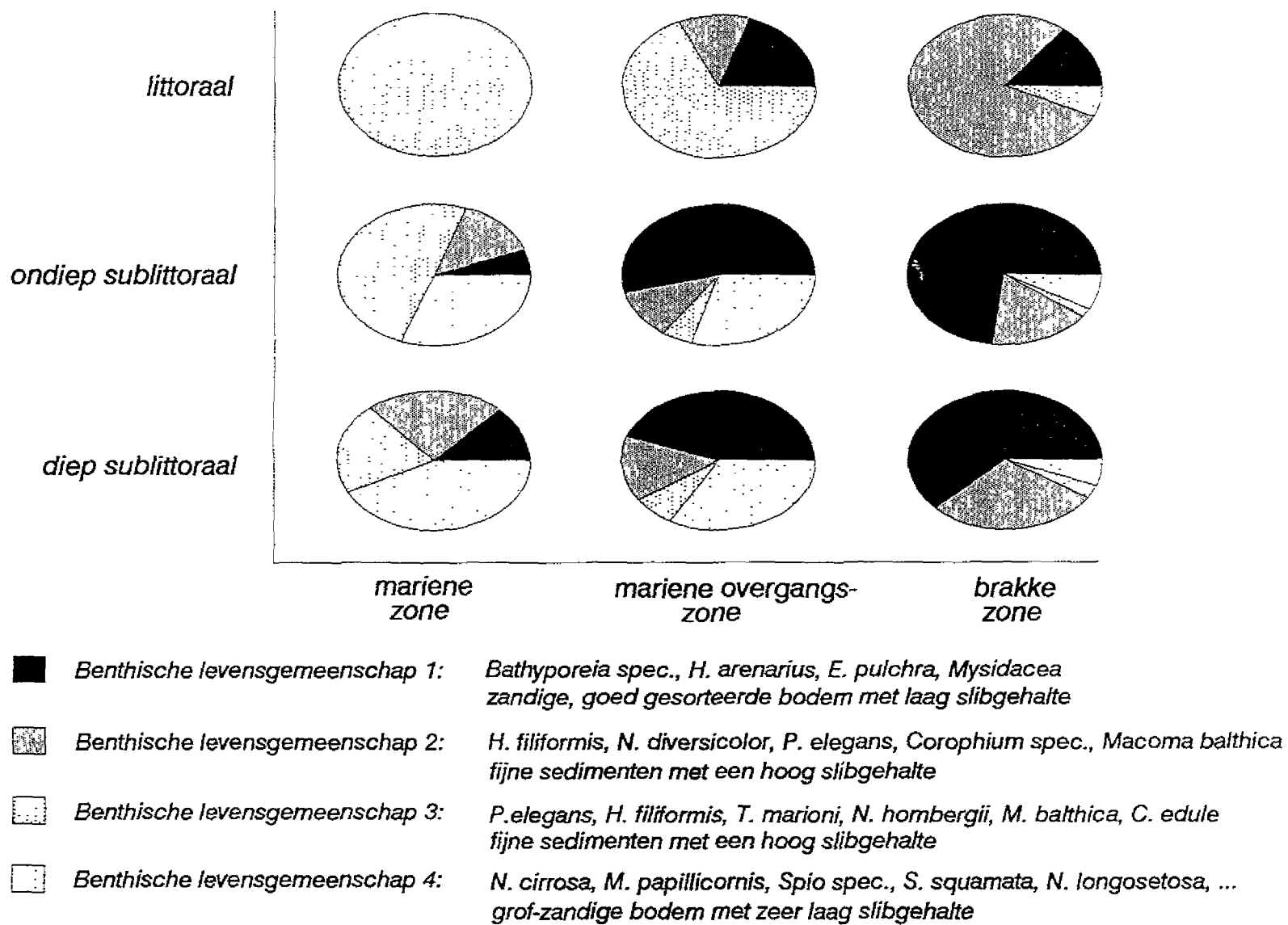
Benthische levensgemeenschappen

Op basis van multivariate analyse kunnen binnen de Westerschelde en Beneden Zeeschelde verschillende levensgemeenschappen getypeerd worden welke een grote variatie in soortensamenstelling, densiteit en biomassa vertonen. Tevens blijkt dat deze verschillen overeenkomen met een duidelijke variatie in abiotische omgevingsvariabelen. Toch kunnen de onderzochte omgevingsvariabelen slechts een relatief klein deel van de variatie binnen het macrozoöbenthos verklaren.

Het procentueel voorkomen van de levensgemeenschappen in relatie tot de horizontale en verticale gradiënt in het studiegebied is weergegeven in Figuur i.

Een eerste grote levensgemeenschap wordt gekenmerkt door mobiele Arthropoda met als meest karakteristieke soort *Bathyporeia spec.*. De meest 'arme' monsterpunten van deze levensgemeenschap bestaan enkel uit epibenthische soorten behorend tot de *Mysidacea*. Andere typische soorten voor deze levensgemeenschap zijn *Haustorius arenarius* en *Eurydice pulchra*. Annelida zijn zeldzaam en Mollusca zeer zeldzaam. Het is een zeer soortenarme levensgemeenschap en zowel de gemiddelde densiteit als de gemiddelde biomassa zijn zeer laag. Deze levensgemeenschap is de meest voorkomende in de sublittorale zone, terwijl ze in de littorale zone slechts in beperkte mate voorkomt. Ze komt verspreid over het gehele studiegebied voor, met een optimum in de brakke zone t.h.v. het Valkenisse-gebied. Deze levensgemeenschap is

Figuur 1. Voorkomen van de verschillende benthische levensgemeenschappen langsheen de verticale en horizontale gradiënt van de Westerschelde en Beneden Zeeschelde.



geassocieerd met een zandige, goed gesorteerde bodem met een laag slibgehalte.

Een tweede levensgemeenschap wordt gekenmerkt door een dominantie van sessiele Annelida en Arthropoda. De belangrijkste soorten zijn de Annelida *Heteromastus filiformis*, *Nereis diversicolor*, *Pygospio elegans*, en *Capitella capitata*, en de Arthropoda *Corophium spec.*. De enigste belangrijke Mollusca is *Macoma balthica*. Het is een relatief soortenrijke levensgemeenschap met een zeer hoge gemiddelde densiteit en relatief hoge biomassa. Deze levensgemeenschap situeert zich voornamelijk in de brakke zone en is het meest voorkomend in de littorale zone, hoewel ze ook vertegenwoordigt is in de sublittorale zone (twinspangroep 4). Deze levensgemeenschap is geassocieerd met een fijn, slibrijk en slecht gesorteerd sediment.

Een derde levensgemeenschap wordt gekenmerkt door een dominantie van sessiele Annelida en Mollusca. De belangrijkste soorten zijn de Annelida *Pygospio elegans*, *Heteromastus filiformis*, *Tharyx marioni*, *Nephtys hombergii*, *Eteone longa*, enz. en de Mollusca *Macoma balthica* en *Cerastoderma edule*. Het is een zeer soortenrijke levensgemeenschap met een zeer hoge gemiddelde densiteit en biomassa. Deze levensgemeenschap situeert zich voornamelijk in de mariene en mariene overgangszone en is het meest voorkomend in de littorale zone. In de sublittorale zone komt ze voor op ondiepe plaatsen grenzend aan platen (Hooge Platen) en slikken. Deze levensgemeenschap is geassocieerd met fijne sedimenten met een relatief hoog slibgehalte.

Een vierde levensgemeenschap wordt gekenmerkt door een dominantie van over het algemeen mobiele Annelida. De belangrijkste soorten zijn *Nephtys cirrosa*, *Magelona papillicornis*, *Spio spec.*, *Scolelepis squamata*, *Nephtys longosetosa*, enz. Arthropoda zijn minder algemeen (*Mysidacea*), en Mollusca komen nagenoeg niet voor. Het is een relatief soortenarme levensgemeenschap met een lage gemiddelde densiteit en biomassa. Deze levensgemeenschap situeert zich voornamelijk in de mariene en mariene overgangszone en is typisch voor de diepe sublittorale zone. Deze levensgemeenschap is geassocieerd met zeer zandige sedimenten met een zeer laag slibgehalte.

Men mag hierbij niet uit het oog verliezen dat een groot deel van de onderzochte monsterpunten (24 %) geen macrozoöbenthos bevat. Deze situeren zich vnl. in de brakke zone, en meer bepaald in de Beneden Zeeschelde. 95 % van de monsterpunten komen in de sublittorale zone voor, en meer bepaald in de diepe sublittorale zone (60 %). De monsterpunten zijn geassocieerd met zandige sedimenten met een zeer laag slibgehalte.

DEEL 1

**VOORKOMEN VAN MACROZOÖBENTHOS(-GEMEENSCHAPPEN)
IN RELATIE TOT ABIOTISCHE OMGEVINGSVARIABLEN IN DE
WESTERSCHELDE EN BENEDEN ZEESCHELDE**

INHOUDSOPGAVE

<i>Hoofdstuk 1 - Inleiding</i>	3
 <i>Hoofdstuk 2 - De Westerschelde: hydrodynamische gradient</i>	7
Inleiding	7
Abiotische kenmerken	9
Zoutgradiënt	9
Getijamplitude/stroomsnelheid	13
Algemene transportpatronen	16
Morfologie en ruimtelijke structuur	24
Algemeen	24
Geulen en ondiepwatergebieden	27
Slikken	27
Platen	28
Dynamiek	31
Baggeren	31
Kwaliteit van het sediment	32
Besluit	32
 <i>Hoofdstuk 3 - Materiaal en Methode</i>	33
Bemonstering van het onderzoeksgebied	33
Laboratoriumanalyse	42
Determinatie	44
Statistische verwerking	46

<i>Hoofdstuk 4 - Resultaten</i>	47
Inleiding	47
Temporele patronen	48
Ruimtelijke variatie	50
Inleiding	50
Algemeen voorkomen van het macrozoöbenthos	50
Relatie abiotische omgevingsvariabelen	57
Multivariate analyse	65
 <i>Hoofdstuk 5 - Konklusies</i>	 93
 <i>Dankwoord</i>	 98
 <i>Literatuur</i>	 99

HOOFDSTUK 1

Inleiding

Het Schelde-estuarium is het enige estuarium van het Nederlandse Deltagebied dat nog in volledig open verbinding staat met de Noordzee. Samen met het Eems-Dollard estuarium in het noorden van Nederland is het het laatste estuariene ecosysteem in Nederland. Het Schelde-estuarium wordt gekenmerkt door een volledige saliniteitsgradiënt waardoor een aaneensluitend systeem van zoutwater-, over brakwater-, naar zoetwatergetijdegebieden ontstaat. Deze volledige gradiënt komt in de meeste Europese estuaria niet meer voor.

Een estuarium zoals dat van de Schelde vervult verschillende functies: scheepvaart, industrie, natuur, visserij, recreatie. Deze verschillende functies komen echter de laatste tijd meer en meer in konflikt met elkaar. Het systeem is dan ook onderhevig aan zowel kwalitatieve als ruimtelijke bedreigingen, zoals verontreiniging van water en bodem en ingrepen in de ruimtelijke structuur (bagger- en stortactiviteiten t.b.v. het vaargeulonderhoud, havenuitbreidingen, enz.).

Niettegenstaande zijn uitzonderlijke waarde én zijn bedreigingen is het Schelde-estuarium tot nu toe slechts in beperkte mate onderwerp geweest van wetenschappelijke studies. Dit heeft verschillende redenen. De interesse voor de Zeeschelde (het op Belgisch grondgebied gelegen brakwater- en zoetwatergetijdegebied) is steeds minimaal geweest omwille van het sterk vervuilde karakter van dit deel van het estuarium. Ecosysteemkennis van de Zeeschelde is dan ook zo goed als onbestaande. De Westerschelde (het op Nederlands grondgebied gelegen zoutwater- en brakwatergetijdegebied) is tot voor enige jaren slechts in beperkte mate onderwerp geweest van uitgebreide, multidisciplinaire onderzoeksprojekten. De huidige ecosysteemkennis van de Westerschelde is dan ook relatief gering. Dit in tegenstelling tot de andere bekkens van het Nederlandse Deltagebied, waar de waterbouwkundige werken t.b.v. het Deltaplan er toe geleid hebben dat hier meerdere onderzoeksprojekten werden opgestart m.b.t. de veranderende abiotische en biotische componenten van de bekkens. Als laatste faze van dit Deltaplan werd in 1986 in de Oosterschelde de stormvloedkering operationeel. Sinds de voltooiing van dit Deltaplan, is vanuit Rijkswaterstaat de

interesse voor de Westerschelde sterk toegenomen en dit heeft in 1986 geleid tot het opstellen van een integraal beleids- en beheersplan voor de Westerschelde (Kerngroep Westerschelde, 1989). Men beoogt daarmee een integrale visie op het Westerscheldegebied tot stand te brengen. Deze visie moet leiden tot een effectief beleid waarin de verschillende functies kunnen verenigd worden. De hoofddoelstelling daarbij is: "Het met behoud en inachtneming van de scheepvaartfunctie van het gebied en de ontwikkelingsmogelijkheden daarvan (met de daaraan gekoppelde zeehaven en industriële activiteiten), creëren van een zodanige situatie dat natuurfuncties kunnen worden gehandhaafd en hersteld en voorts potentiële natuurwaarden kunnen worden ontwikkeld. Dat dient tevens te leiden tot een goede uitgangssituatie voor de ontwikkeling van visserij- en recreatiefuncties. Het belang van de waterkeringen dient daarbij te worden gewaarborgd" (Kerngroep Westerschelde, 1989). Als onderbouwing bij dit beleidsplan Westerschelde, is door de Werkgroep Waterbeheer Westerschelde een analyse gemaakt van de aanwezige konfliktsituaties of knelpunten tussen de verschillende functies. De resultaten werden uitgebracht in vier verschillende nota's: "Zuurstofhuishouding en Nutriëntenhuishouding", "Microverontreinigingen", "Slibhuishouding en Bodemkwaliteit", en "Morfologische Structuur en Dynamiek" (Werkgroep Waterbeheer Westerschelde, 1989a, 1989b, 1989c, 1989d).

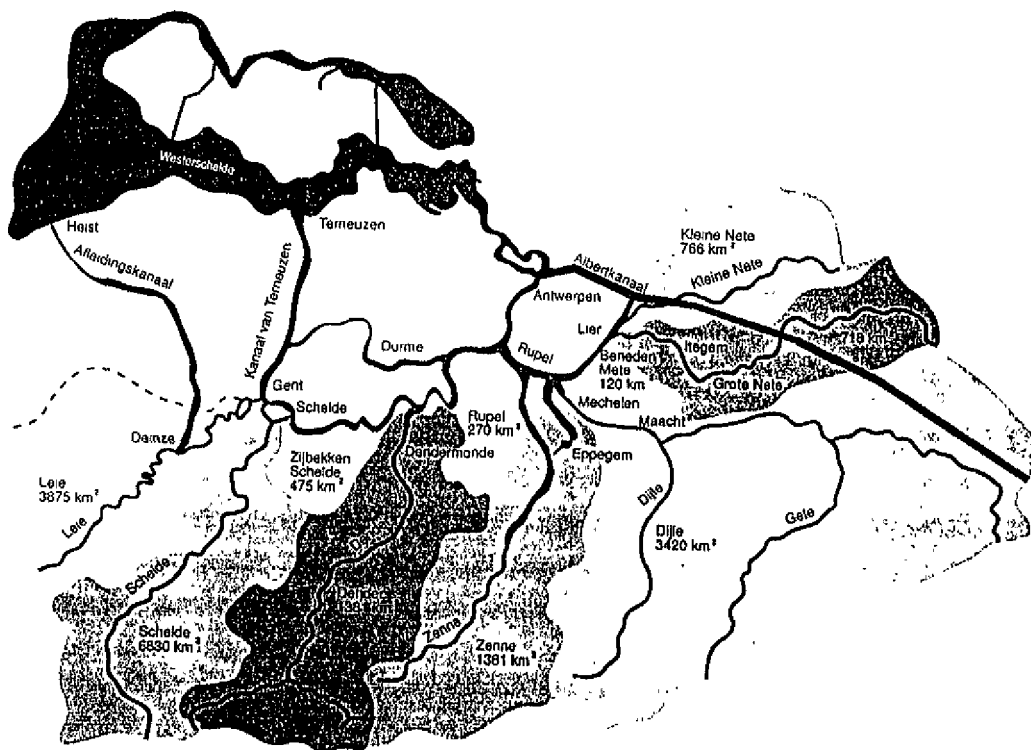
Een grondige systeemkennis is noodzakelijk voor het voeren van een efficiënt beleid. Het bundelen van bestaande gegevens is dan ook de eerste stap naar een algemene karakterisatie van het Schelde-estuarium.

Binnen het estuariene voedselweb nemen bodemdieren (macrozoöbenthos) een centrale plaats in. Enerzijds zijn het belangrijke consumenten van detritus (depositfeeders), algen (grazers), phyto- en zoöplankton (filterfeeders), en macroinvertebraten (predatoren/omnivoren), en anderzijds vormt het macrozoöbenthos een belangrijk aandeel in het voedsel van oa. vissen en vogels. Het macrozoöbenthos kan dus als waardemeter gehanteerd worden voor het functioneren van andere trofische niveau's of voor het estuarien ecosysteem in zijn geheel. Het macrozoöbenthos vormt dan ook een belangrijke basis waarmee het Schelde-estuarium kan gekarakteriseerd worden.

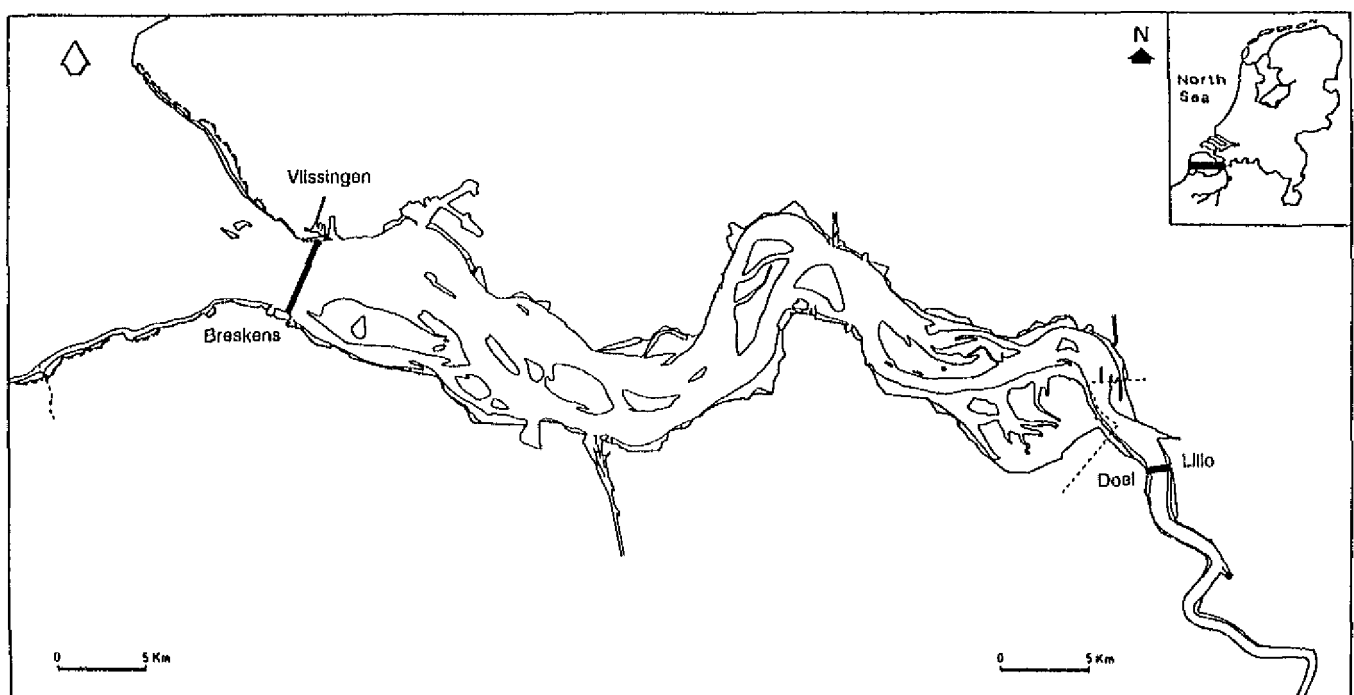
In dit rapport worden alle beschikbare gegevens betreffende het macrozoöbenthos van het Schelde-estuarium gebundeld. Daarvoor zijn enkel gegevens voorhanden van de Westerschelde en de Beneden Zeeschelde (het gedeelte tussen Antwerpen en Zandvliet). De aandacht in dit rapport zal dan ook uitsluitend gericht zijn op de Westerschelde en de Beneden Zeeschelde. Van het brakwatergetijdegebied en het volledige zoetwatergetijdegebied stroomopwaarts

van Antwerpen zijn er tot op heden geen gegevens beschikbaar betreffende het macrozoöbenthos. Tevens zal in dit rapport een uitgebreide situering van het Schelde-estuarium worden gegeven.

In eerste instantie wordt het voorkomen van het macrozoöbenthos in de Westerschelde en Beneden Zeeschelde beschreven en, in de mate van het mogelijke, wordt dit voorkomen gekoppeld aan abiotische (hydrodynamische en morfologische) variabelen. Op basis hiervan zal dan getracht worden die processen aan te tonen die het voorkomen van bodemdieren in de Westerschelde en Beneden Zeeschelde bepalen. De nadruk in dit rapport ligt op de ruimtelijke verspreiding van bodemdieren. Eventuele temporele patronen worden niet in detail behandeld. De schaarse gegevens die hiervan voorhanden zijn, zijn reeds behandeld in andere rapporten (Heip et al., 1986; Boel, 1988; Janssen et al., 1988).



Figuur 1. Afwateringsgebied van het Schelde-estuarium.



Figuur 2. Begrenzing van het studiegebied: in het westen de lijn Vlissingen-Breskens, in het oosten de lijn Lillo-Doel.

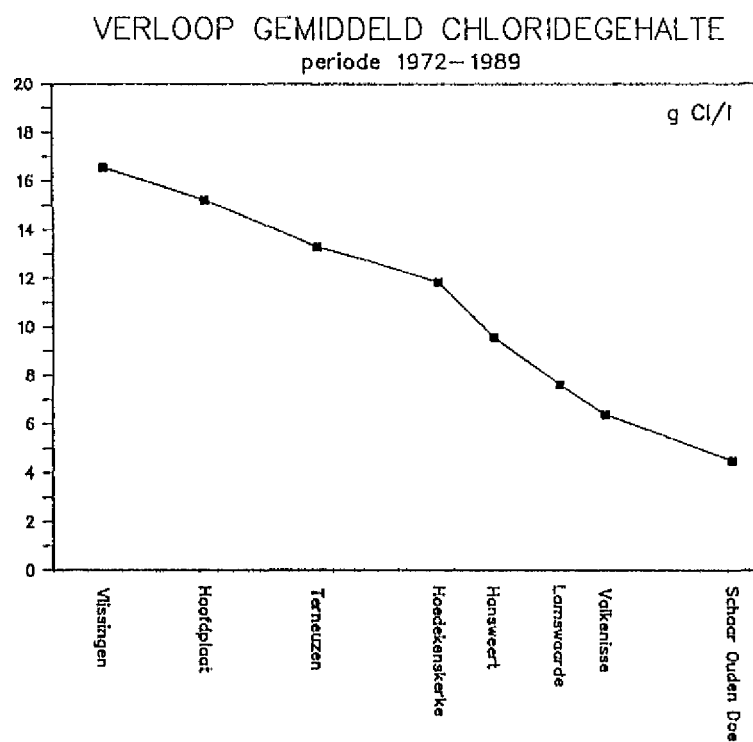
HOOFDSTUK 2

De Westerschelde: een hydrodynamische gradiënt**INLEIDING**

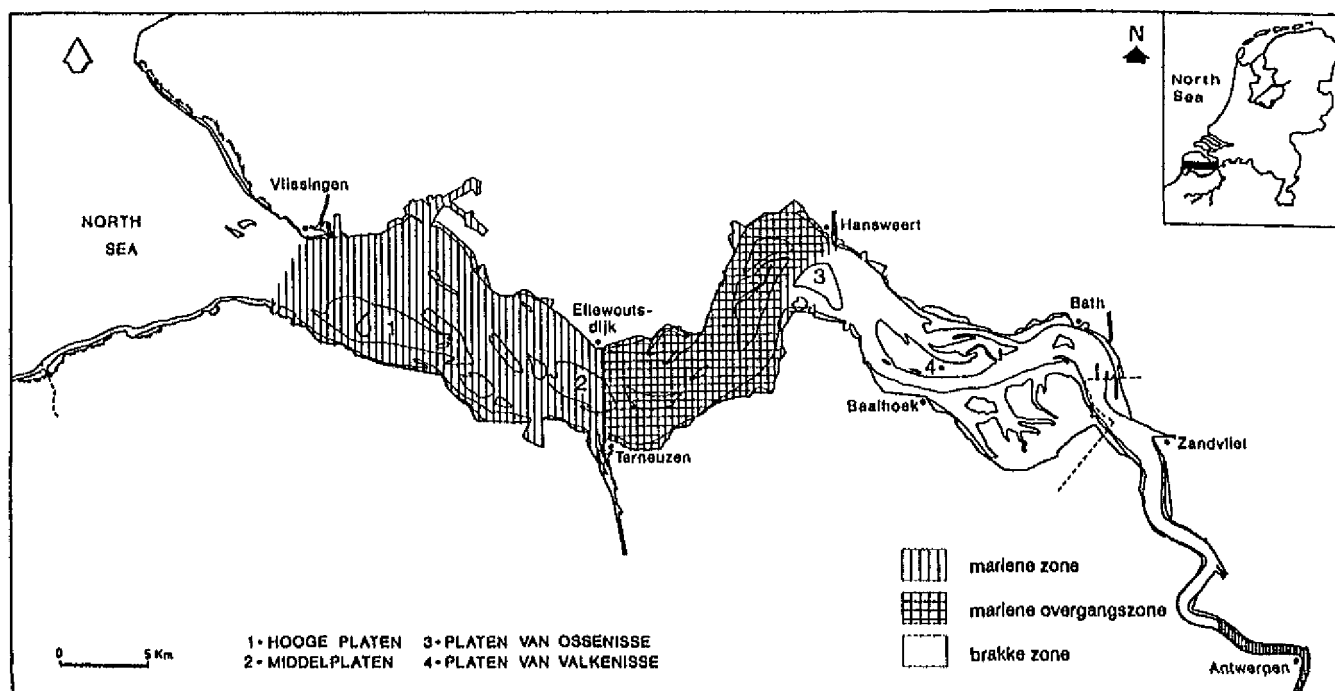
De Schelde ontspringt in Saint-Quentin (Frankrijk) en mondt na 350 km uit in de Noordzee nabij Vlissingen. Op grond van de herkomst van het afgevoerde water wordt de Schelde (en haar bijrivieren) tot de zgn. regenrivieren gerekend (Fig. 1). De oppervlakte van het afwateringsgebied bedraagt ongeveer 1.900.000 ha. Het getij beïnvloedt de rivier tot aan Gent waar een sluis het getij verhindert verder stroomopwaarts door te dringen. Het gedeelte van de bron tot aan Gent wordt de Bovenschelde genoemd, van Gent tot aan de Nederlands-Belgische grens de Zeeschelde, en het gedeelte op Nederlands grondgebied de Westerschelde. De Zeeschelde wordt vaak nog eens onderverdeeld in de Boven Zeeschelde voor het deel Gent - Antwerpen, en de Beneden Zeeschelde voor het deel Antwerpen - Zandvliet.

Gezien de beschikbare bodemdiergegevens beperkt zijn tot de Westerschelde en de Beneden Zeeschelde, zal in dit rapport enkel aandacht besteed worden aan dit deel van het Schelde-estuarium. De begrenzing van het studiegebied wordt in het westen gevormd door de lijn Vlissingen - Breskens, en in het oosten door de lijn Lillo - Doel (Fig. 2).

De Westerschelde en Beneden Zeeschelde vormen de huidige uitmonding van de rivier Schelde. Het is in dit deel dat de rivier overgaat van een min of meer enkelvoudige stroomgeul naar een brede bedding, bestaande uit intergetijde plaatgebieden doorsneden met diepere, meanderende geulen (Fig. 2). De vorm van het geul-platenstelsel bepaalt de omvang van diep- en ondiepwatergebieden, intergetijdegebieden, slikken en schorren. De geulen zijn het diepst (tot 30 à 40 m) in de scherpe bochten. Aan de buitenranden bevinden zich hogergelegen slikken en schorren. Op de hoogste platen treedt eveneens schorvorming op.



Figuur 3. Longitudinaal verloop van het jaargemiddeld (periode 1972-1990) chloridegehalte.



Figuur 4. Onderverdeling van het studiegebied in marlene zone, marlene overgangszone en brakke zone.

De lengte van de Westerschelde tussen de Belgisch-Nederlandse grens en Vlissingen is ongeveer 56 km. De lengte van de Beneden Zeeschelde tussen Antwerpen en Zandvliet bedraagt ongeveer 20 km. De breedte bij Antwerpen is ca. 500 m en bij Vlissingen ca. 4,5 km. De maximale breedte bedraagt 7.8 km.

ABIOTISCHE KENMERKEN

Een estuarium is volgens McLusky (1989): "A **dynamic ecosystem** having a free connection with the open sea through which sea water enters normally according to the twice-daily rhythm of the **tides**. The sea water that enters the estuary is then measurably **diluted** with fresh water flowing into the estuary from rivers."

Deze definitie omvat de twee meest karakteriserende variabelen van een estuarien ecosysteem zoals we dit aantreffen in het studiegebied: de **zoutgradiënt** en het **getij** en de hiermee gepaard gaande dynamiek en veranderlijkheid van de ruimtelijke structuur. De meeste andere abiotische variabelen worden hierdoor bepaald of beïnvloed. De hierna gebruikte gegevens zijn ontleend aan de kwartaalrapporten van het Rijksinstituut voor Zuivering van Afvalwater betreffende het kwaliteitsonderzoek in de rijkswateren.

Zoutgradiënt

Het zoutgehalte van het water kan uitgedrukt worden enerzijds als saliniteit, d.i. de totale hoeveelheid zouten in het water aanwezig, en anderzijds als chloriniteit, d.i. de hoeveelheid Cl^- in het water. In deze studie zal steeds gebruik gemaakt worden van de term chloriniteit.

De Westerschelde wordt gekenmerkt door een regelmatige chloriniteitsgradiënt (Fig. 3). De chloriniteit neemt af van $\pm 16.6 \text{ g Cl}^-/\text{l}$ bij Vlissingen tot $\pm 4.5 \text{ g Cl}^-/\text{l}$ bij de Belgisch/Nederlandse grens (Schaar van Ouden Doel), hetgeen overeenkomt met een saliniteit van resp. 27.2 en 7.4 g NaCl/l. Te Antwerpen is de gemiddelde chloriniteit $< 2 \text{ g Cl}^-/\text{l}$. Nogverder stroomopwaarts, t.h.v. de monding van de Rupel, wordt de Schelde zoet. De afname van de chloriniteit is het sterkst op het traject Kruiningen - Doel (Werkgroep Waterbeheer Westerschelde, 1989a).

De verticale gradiënt in de chloriniteit is, wegens het sterk mengend karakter o.i.v. het getij, over het algemeen minder dan 0.2 % (Stronkhorst, 1983).

Op basis van de chloriniteitsgradiënt kan het studiegebied onderverdeeld worden in drie grote zones (Fig. 4):

marlene zone (polyhalien): van Vlissingen tot Terneuzen, gekenmerkt door een gemiddelde chloriniteit tussen 16 g Cl⁻/l (Vlissingen) en 13 g Cl⁻/l (Terneuzen).

marlene overgangszone (polyhalien/mesohalien): van Terneuzen tot Hansweert, gekenmerkt door een gemiddelde chloriniteit tussen 13 g Cl⁻/l (Terneuzen) en 9.5 g Cl⁻/l (Hansweert).

brakke zone (mesohalien/oligohalien): van Hansweert tot Antwerpen, gekenmerkt door een gemiddelde chloriniteit tussen 9.5 g Cl⁻/l (Hansweert) en 2 g Cl⁻/l (Antwerpen).

Het verloop van het gemiddelde chloridegehalte voor een aantal lokaties in de periode 1972-1989 is weergegeven in Tabel 1. Verschillen tussen de jaren worden in hoofdzaak bepaald door een wisselende rivierafvoer. De jaargemiddelde rivierafvoer bedraagt, gemiddeld over de periode 1950 - 1989, t.h.v. de Schaar van Ouden Doel $\pm 120 \text{ m}^3/\text{s}$, maar toont een variatie tussen ± 60 en $\pm 230 \text{ m}^3/\text{s}$ (op basis van gegevens Antwerpse Zeediensten). Zo is 1987 een typisch 'nat' jaar, 1983 een 'normaal' jaar, en 1976 een 'droog' jaar (Fig. 5). De rivierafvoer veroorzaakt in de Westerschelde een resulterende stroom naar de zee. De verblijftijd is één tot enkele maanden.

Het verloop van de chloriniteit in de Westerschelde en Beneden Zeeschelde is tevens seizoensgebonden. Dit seizoenaal patroon ontstaat door de wisselende rivierafvoer (zomer: gem. $\pm 50 \text{ m}^3/\text{s}$; winter: gem. $\pm 180 \text{ m}^3/\text{s}$), die het gevolg is van de seizoensmatige variatie in de neerslaghoeveelheden en mate van verdamping (Werkgroep Waterbeheer Westerschelde, 1989a). De Schelde behoort immers tot de zgn. regenrivieren. In de winter worden de laagste chloridegehalten gemeten, terwijl in de zomer meestal de hoogste chloridegehalten worden gemeten. Dit effect is merkbaar tot in Vlissingen. De grootste variaties in chloriniteit, tot $> 8 \text{ g Cl}^-/\text{l}$ binnen één seizoen, doen zich echter voor in de brakke zone (bv. in 1985 tussen 0.33 en 8.03 g Cl⁻/l).

Tabel 1. Chloriniteit in de Westerschelde. Jaargemiddelde gehalten, in g Cl/l, in de periode 1972-1990.

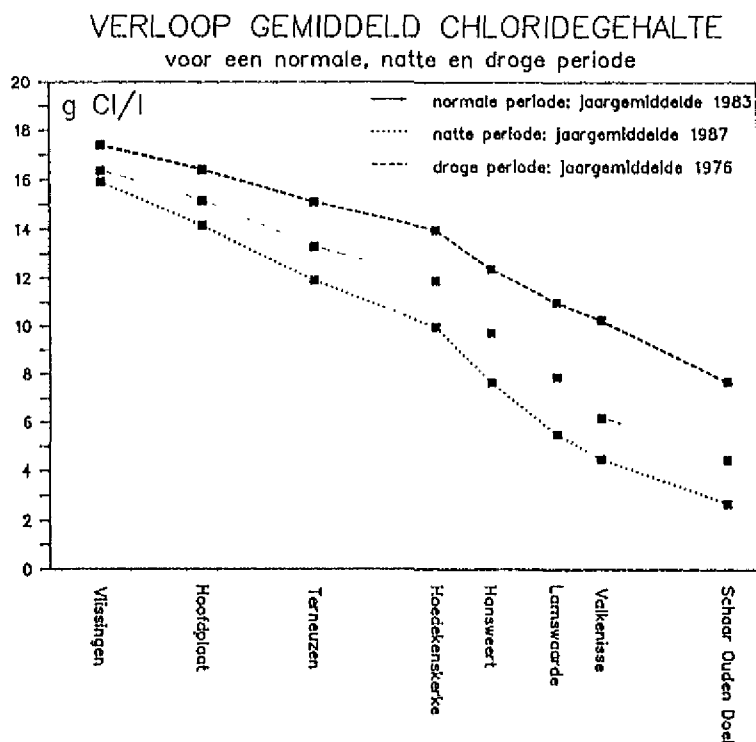
VLIS= Vlissingen - HOOF= Hoofdplaat - TERN= Terneuzen

HOED= Hoedekenskerke - HANS= Hansweert - LAMS= Lamswaarde

VALK= Valkenisse - DOEL= Schaar van Oude Doel

	Vlis	Hoof	Tern	Hoed	Hans	Lams	Valk	Doel
1972	17.66	16.45	14.95	13.70	11.42	9.38	9.00	5.23
1973	17.60	16.50	15.25	13.82	11.41	9.46	8.77	5.74
1974	16.53	15.25	13.28	11.60	9.10	7.29	6.50	5.23
1975	16.07	14.69	13.00	11.16	9.00	7.10	6.38	4.26
1976	17.38	16.40	15.09	13.95	12.37	10.99	10.25	7.66
1977	17.28	16.23	14.69	13.22	11.27	9.59	8.26	5.76
1978	17.06	15.72	14.10	12.88	10.55	8.98	7.40	5.09
1979	17.20	15.97	14.04	12.44	10.36	8.39	7.66	4.71
1980	16.57	15.14	12.67	11.48	9.11	7.03	5.54	3.49
1981	15.77	14.35	12.28	10.60	8.30	6.32	5.06	2.98
1982	16.20	14.77	13.27	11.67	9.59	7.52	5.93	4.13
1983	16.37	15.15	13.28	11.87	9.73	7.89	6.20	4.47
1984	16.55	15.05	13.19	11.57	9.49	7.45	6.02	3.84
1985	16.38	14.86	12.98	11.48	9.56	7.56	6.27	4.38
1986	16.63	15.62	13.65	12.55	10.14	8.40	7.45	4.23
1987	15.92	14.16	11.90	9.97	7.65	5.52	4.50	2.71
1988	15.84	14.24	11.72	10.14	7.87	5.77	4.30	2.51
1989	16.84	15.84	13.81	12.39	10.32	8.33	6.79	4.67
1990	17.90	16.83	15.01	13.64	11.51	10.06	-	6.01
Gem.	16.72	15.43	13.59	12.11	9.93	8.05	6.79	4.58

Tenslotte varieert de chloriniteit binnen één getijcyclus in functie van zowel de amplitude als de fase van de getijbeweging. In het algemeen neemt het chloridegehalte toe naarmate de vloed opkomt, en neemt af naarmate de eb vordert. Factoren zoals wind en ligging van de eb- en vloedscharen spelen een bijkomende rol.



Figuur 5. Verloop van het jaargemiddeld chloridegehalte voor een normale, natte en droge periode.

Onder invloed van deze verschillende variaties kunnen de bovenvermelde zones zowel stroomopwaarts als stroomafwaarts verschuiven en op eenzelfde lokatie kan de chloriniteit variëren met meer dan 10 g Cl⁻/l. De grootste variaties treden op in het brakke gedeelte.

In het Nederlandse Deltagebied is de Westerschelde het enige overgebleven estuarium met een dergelijke regelmatige chloriniteitsgradiënt. Alle andere bekkens hebben ofwel een vrij konstant en hoog zoutgehalte (Voordelta, Oosterschelde en Grevelingen), ofwel een relatief konstant, maar gelaagd zoutgehalte (Veerse Meer), ofwel een volledig zoet karakter (Haringvliet, Hollands Diep en Biesbosch) (Tabel 2). In Nederland heeft enkel het estuarium van de Eems-Dollard een gelijkaardige chloriniteitsgradiënt (Tabel 2).

Tabel 2. Gemiddelde chloriniteit (g Cl⁻/l) in de verschillende bekkens van het Deltagebied en in de Eems-Dollard.

Legende: WS = Westerschelde; VD = Voordelta; OS = Oosterschelde; GV = Grevelingen; VM = Veerse Meer; HV = Haringvliet; HD = Hollands Diep; BB = Biesbosch; ED = Eems-Dollard

	WS	VD	OS	GV	VM	HV	HD	BB	ED
Chloride (g Cl ⁻ /l)	<2-16.5	17.4-18.7	16-17.5	16-17	6-16	.1-.4	.1-.3	.04-.2	<2-17

Getijamplitude/stroomsnelheid

In het Schelde-estuarium is de invloed van de getijwerking tot ver in het binnenland voelbaar. Dit heeft te maken met de morfologie van het estuarium, de topografie van het hydrografisch bekken en de verhouding tussen het inkomende zoute water en het zoetwaterdebiet van de rivier. Te Gent wordt het getij gestopt door een sluis.

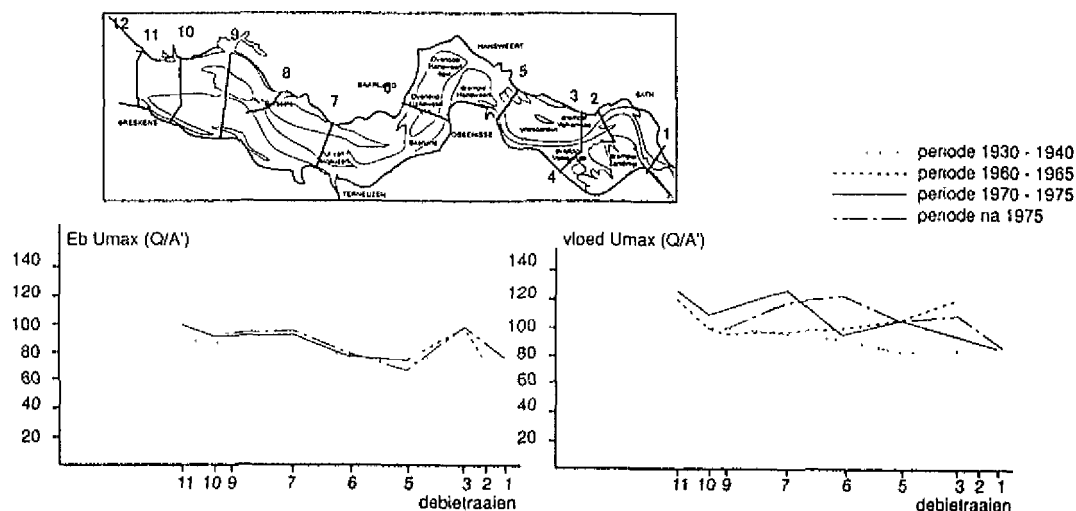
De getijbeweging in de Westerschelde wordt opgewekt door de getijbeweging op de Noordzee. Het getij is groot, dubbeldaags en heeft een geringe dagelijkse ongelijkheid (Allersma, 1990). Door opstuwing is er een duidelijke toename van het getijverschil van Vlissingen naar Antwerpen waarneembaar. Het gemiddelde verticale getijverschil bedraagt te Vlissingen 3.82 m, te Bath 4.52 m en te Antwerpen 4.9 m (Werkgroep Waterbeheer Westerschelde, 1989d).

De gemiddelde hoog- en laagwaterstanden variëren in de tijd. Deze variatie is niet enkel toe te schrijven aan natuurlijke schommelingen (cyclus van de maandeclinatie), maar ook aan verdiepingswerken t.b.v. de scheepvaart. Deze verdiepingswerken hebben geleid tot een toename van het getijverschil, vooral door een sterke verlaging van de laagwaters (ruim 1.5 dm over de periode 1970-1980 te Antwerpen en Bath; Werkgroep Waterbeheer Westerschelde, 1989d). Anderzijds is er een geleidelijke toename van de gemiddelde waterhoogte, veroorzaakt door de

relatieve stijging van het zeeniveau, die gemiddeld 22 cm per eeuw bedraagt (Werkgroep Waterbeheer Westerschelde, 1989d). De combinatie van zeespiegelrijzing en toename van het getijverschil heeft er toe geleid dat er gedurende de laatste jaren frekwenter stormvloedem optreden dan vroeger.

Door het getij ontstaat een verhang in de waterspiegel en daardoor stroming. Aangezien het Scheide-estuarium een relatief kort bekken is, wordt het horizontaal getij voornamelijk gekarakteriseerd door komberging (vulling bij vloed en lediging bij eb). Het Verdrongen Land van Saeftinghe is daarbij het enige laterale kombergingsgebied in het studiegebied.

De optredende stroomsnelheden zijn bepalend voor het zandtransport, de morfologische structuur van de bodem, en de ligging van het geulenstelsel in het estuarium. De maximale stroomsnelheid in deze geulen bedraagt ± 1.05 m/s (Fig. 6), waarbij in de meeste gevallen de maximale snelheid van de vloedstroom hoger is dan die van de ebstroom. In het gebied oostwaarts van de Pas van Terneuzen is de maximale snelheid van de vloedstroom sinds 1975 hoger dan in de jaren ervoor (Werkgroep Waterbeheer Westerschelde, 1989d). Tijdelijk (extreme getijden) en plaatselijk (drempels, banken) kunnen hogere (tot > 2 m/s) of kleinere snelheden optreden.



Figuur 6. Verloop van de maximale stroomsnelheden voor de eb- en vloedstroom langs een lengteprofiel van het studiegebied (naar Werkgroep Waterbeheer Westerschelde, 1989d).

MAXIMALE VLOEDSTROOM

MAXIMALE EBSTROOM

SOFTLICHTING

stroomdiepte 2 + 100 m

2 + 50 m

2 + 15 m

2 + 0 m

De stroomdiepten stroom met over de gehele meertalende afwijking de stroomdiepte tussen de rivier en de rivier

SCHAL

0 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 km

NEDERLAND

BELGIE

NEDERLAND

BELGIE

In het Nederlandse Deltagebied heeft de Westerschelde een veel groter getijamplitude dan de Oosterschelde en de Voordelta (Tabel 3). In de overige bekkens is er nauwelijks sprake van enig getij. Ook ten opzichte van de Eems-Dollard wordt de Westerschelde gekenmerkt door een veel grotere getijamplitude. Ook het vloedvolume is groter in de Westerschelde t.o.v. andere bekkens (Tabel 3).

Tabel 3. Gemiddeld (+ ev. range) getijamplitude (m) in de verschillende bekkens van het Deltagebied en in de Eems-Dollard. Voor de drie estuaria is eveneens het gemiddeld vloedvolume ($10^6 m^3$) vermeld.

Legende: zie Tabel 2

	WS	VD	OS	GV	VM	HV	HD	BB	ED
Getijampl	3.8-4.9	3.5	3.1	0	0.7°	0.2-0.35	0.2-0.35	0.2-0.35	3.1
Vloedvol	1100		850						780

Algemene transportpatronen

Hierboven is beschreven hoe het 'zout' en het 'water' zich gedragen in het estuarium, maar ook andere 'stoffen' voegen zich in deze transportpatronen. Deze stoffen kunnen zowel van natuurlijke als van antropogene oorsprong zijn. Een aantal relevante stoffen worden hier nader besproken. Voor meer details wordt ondermeer verwezen naar Werkgroep Waterbeheer Westerschelde 1989a,b,c,d.

Zwevend materiaal

De zwevende stof bestaat uit fijn-particulair materiaal van anorganische (klei, slib, zand) of organische (detritus, chlorofyl) oorsprong. De verspreiding van dit partikulair materiaal wordt in belangrijke mate bepaald door (1) processen ten gevolge van getijbeweging, wind en neerslag, (2) processen ten gevolge van biologische en chemische oorzaken, en (3) processen ten gevolge van kunstmatige ingrepen (lozingen, baggerwerken en scheepvaart). De herkomst kan zowel van mariene, fluviatile en/of lokale oorsprong zijn. Als gevolg van de menging van zoet en zout water treedt er flokkulatie op. Dit zog. turbiditeitsmaximum situeert zich in het traject Antwerpen-Zandvliet, maar kan zich verplaatsen tot in de brakke zone van de Westerschelde. Het longitudinale turbiditeitsprofiel kan dan ook sterk variëren. Het is in deze zone dat ook de grootste schommelingen optreden (zie verder).

De jaargemiddelde zwevend-stofgehalten in de Westerschelde zijn het hoogst te Schaar van Ouden Doel (54-77 mg/l bij filtratie over 0.45 μm). Op de overige meetpunten worden doorgaans lagere gehalten vastgesteld, echter zonder duidelijke gradiënt (Werkgroep Waterbeheer Westerschelde, 1989a). Het verloop van het zwevend-stofgehalte is echter niet eenduidig te interpreteren. De gehalten zijn in het algemeen 's winters hoger dan 's zomers. Vooral te Schaar van Oude Doel komen zeer grote schommelingen voor met pieken tot 150 à 250 mg/l.

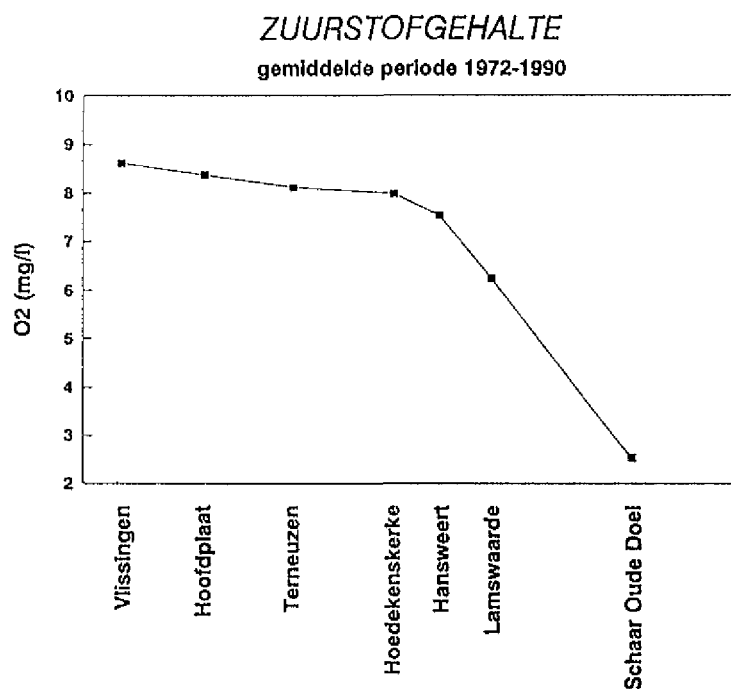
Het zwevend-stofgehalte is een belangrijke parameter. Het is ondermeer bepalend voor het lichtklimaat onder water. Een hoog zwevend-stofgehalte resulteert in een lage doorzichtigheid. Tevens bestaat er een sterke relatie tussen het zwevend-stofgehalte en de verspreiding van microverontreinigen, aangezien deze verontreinigen zich binden aan de fijne slibfractie (zie verder).

Temperatuur

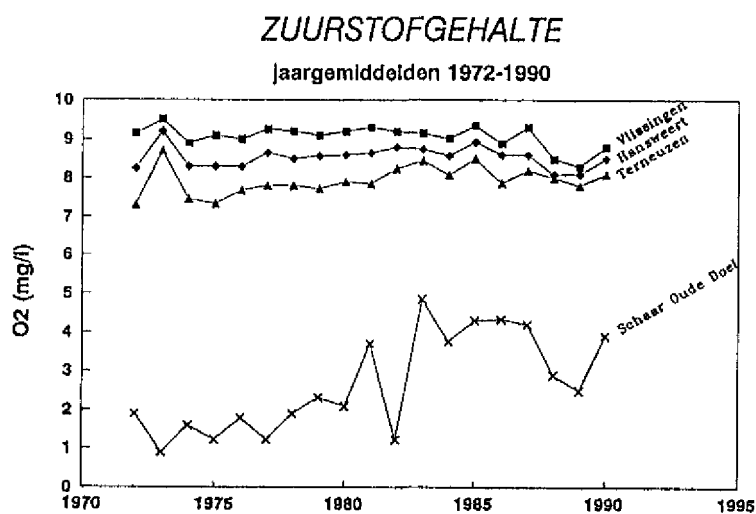
In het oostelijk deel van het studiegebied is de gemiddelde jaartemperatuur hoger dan in het westelijk deel en bedraagt resp. 12.5 en 10.5 °C. Oorzaak is het relatief koudere zeewater t.o.v. het rivierwater. In de winter schommelt de temperatuur tussen 0 en 5 °C, terwijl in de zomer temperatuurwaarden tussen 20 en 25 °C worden gemeten. De absolute norm van basiskwaliteit van 25 °C wordt in het studiegebied niet overschreden (Werkgroep Waterbeheer Westerschelde, 1989a). De watertemperatuur is van belang omdat veel processen temperatuursafhankelijk zijn.

Zuurstof

Door de grote belasting met ongezuiverd afvalwater is de zuurstofhuishouding van de Zeeschelde en de meeste zijrivieren (Rupel, Durme, Leie,...) zeer slecht. Het rivierwater dat via de Zeeschelde in de Westerschelde stroomt heeft dan ook een zeer laag zuurstofgehalte. Door de menging met zuurstofrijker zeewater stijgt het zuurstofgehalte zeer snel in het traject Schaar van Oude Doel - Lamswaarde (Fig. 8). T.h.v. Schaar van Oude Doel bedraagt het zuurstofgehalte gemiddeld 2.6 mg O₂/l, toenemend tot $\pm$ 6 mg O₂/l te Lamswaarde en $\pm$ 7.6 mg O₂/l te Hansweert. Westelijk van Hansweert (traject Hoedekenskerke - Vlissingen) bedraagt het zuurstofgehalte > 8 mg O₂/l. Binnen één jaar treden er duidelijke seizoensfluctuaties op o.i.v. variatie in watertemperatuur en Schelde-afvoer. Hierdoor kan bv. t.h.v. Schaar van Ouden Doel het zuurstofgehalte binnen één jaar variëren tussen 0.5 en 8 mg O₂/l. M.a.w.,



Figuur 8. Longitudinaal verloop van het jaargemiddeld zuurstofgehalte (periode 1972-1990).



Figuur 9. Jaargemiddelde zuurstofgehalten in de periode 1972-1990 op vier meetlocaties in het studiegebied.

op deze lokatie komt in bepaalde periodes bijna zuurstofloosheid voor. Dit is op de andere lokaties niet het geval.

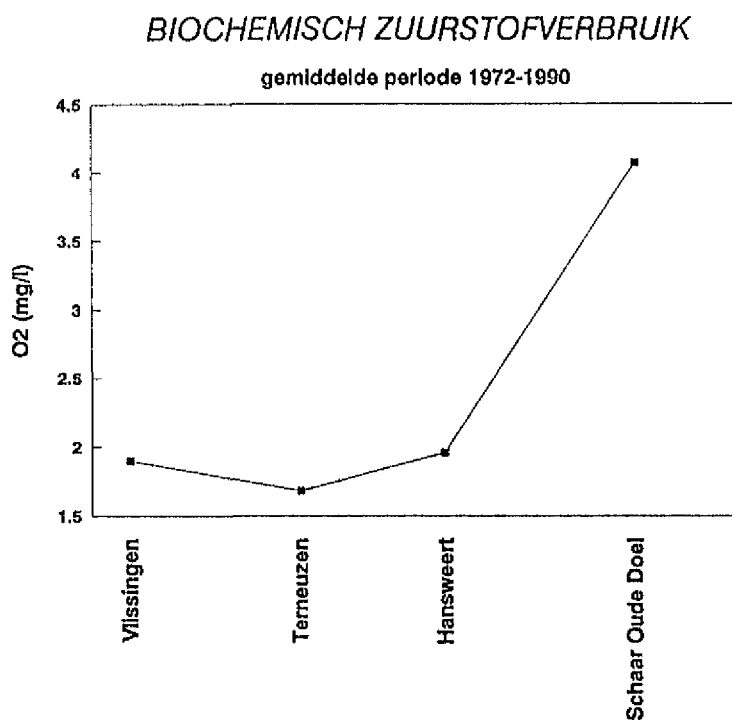
Een vergelijking van de jaargemiddelde zuurstofgehalten op vier stations voor de periode 1972-1990 toont aan dat voor de stations gelegen in de mariene (Vlissingen) en mariene overgangszone (Terneuzen en Hansweert), het zuurstofgehalte relatief konstant blijft over de gehele periode (Fig. 9). Enkel Hansweert kent een zeer lichte toename. Sinds 1987 is er een lichte afname in alle drie stations. In de brakke zone (Schaar van Oude Doel) is het verloop minder konstant (Fig. 9). Globaal gezien wordt er een significante toename in het zuurstofgehalte waargenomen. Op het eind van de jaren tachtig (sinds 1987) is er echter terug een afname merkbaar. Toch voldoet het zuurstofgehalte in dit deel van het studiegebied nog niet aan de waterkwaliteitsdoelstellingen van $> 5.5 \text{ mg O}_2/\text{l}$, zoals ze gesteld worden in het beleidsplan van de Westerschelde (Werkgroep Waterbeheer Westerschelde, 1989a).

Biochemisch zuurstofverbruik (BZV₅ of BOD₅)

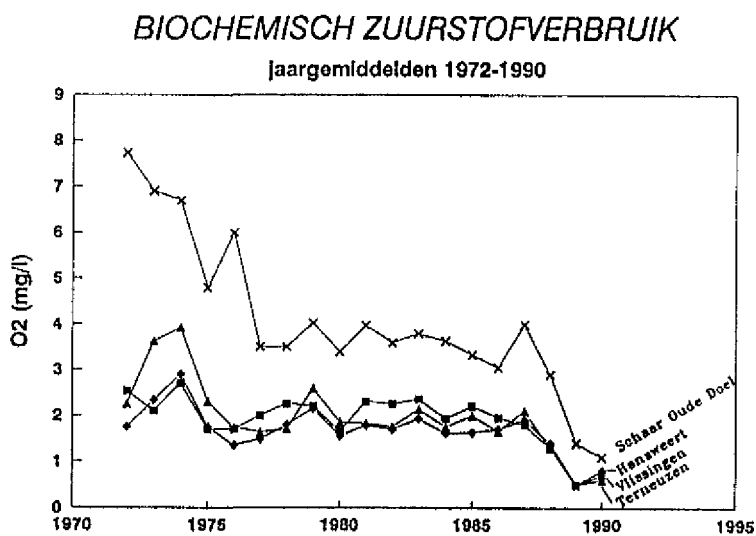
Het biochemisch zuurstofverbruik is een maat voor het gehalte aan zuurstofbindende stoffen in het water. Hoe hoger de concentratie aan zuurstofbindende stoffen, hoe hoger de BOD₅. Zuurstofbindende stoffen die in de Westerschelde van belang zijn, zijn organische verbindingen zoals eiwitten, aminozuren en suikers en diverse gereduceerde, anorganische stoffen zoals ammonium, ijzer(II)zouten en zwavelwaterstof (Werkgroep Waterbeheer Westerschelde, 1989a). Het overgrote deel van deze verbindingen is afkomstig van lozingen van ongezuiverd afvalwater in het Schelde-estuarium.

Het BOD₅-gehalte bedraagt ongeveer $1.7\text{-}1.9 \text{ mg O}_2/\text{l}$ in de mariene (Vlissingen) en mariene overgangszone (Terneuzen en Hansweert), en stijgt in de brakke zone (Schaar van Oude Doel) tot $\pm 4 \text{ mg O}_2/\text{l}$ (Fig. 10).

In de periode 1972-1990 wordt globaal een afname vastgesteld in de vier beschouwde meetstations (Fig. 11). Vooral t.h.v. de Schaar van Oude Doel is de afname opvallend. Deze afname situeert zich voornamelijk in het begin van de jaren zeventig en op het einde van de jaren tachtig.



Figuur 10. Longitudinaal verloop van het jaargemiddeld BOD-gehalte (periode 1972-1990).

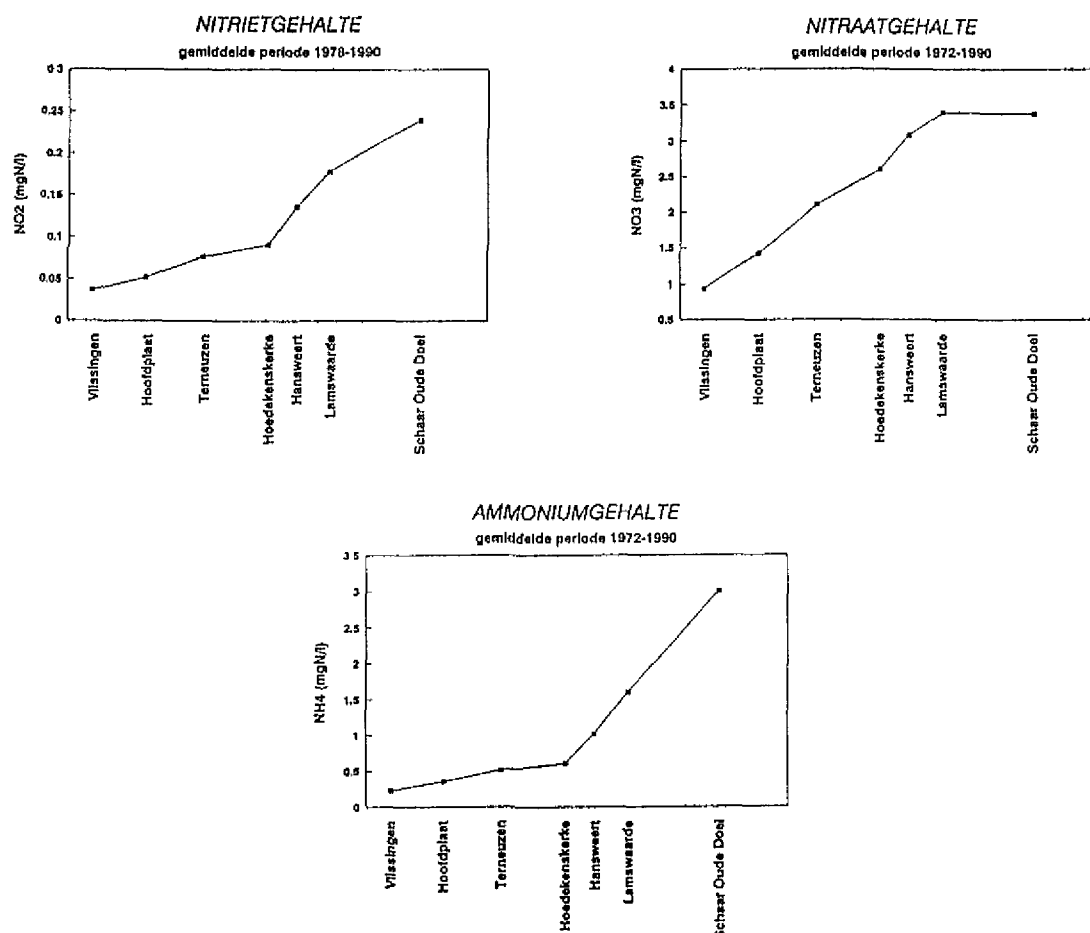


Figuur 11. Jaargemiddelde BOD-gehalten in de periode 1972-1990 op vier meetlokaties in het studiegebied.

Stikstof

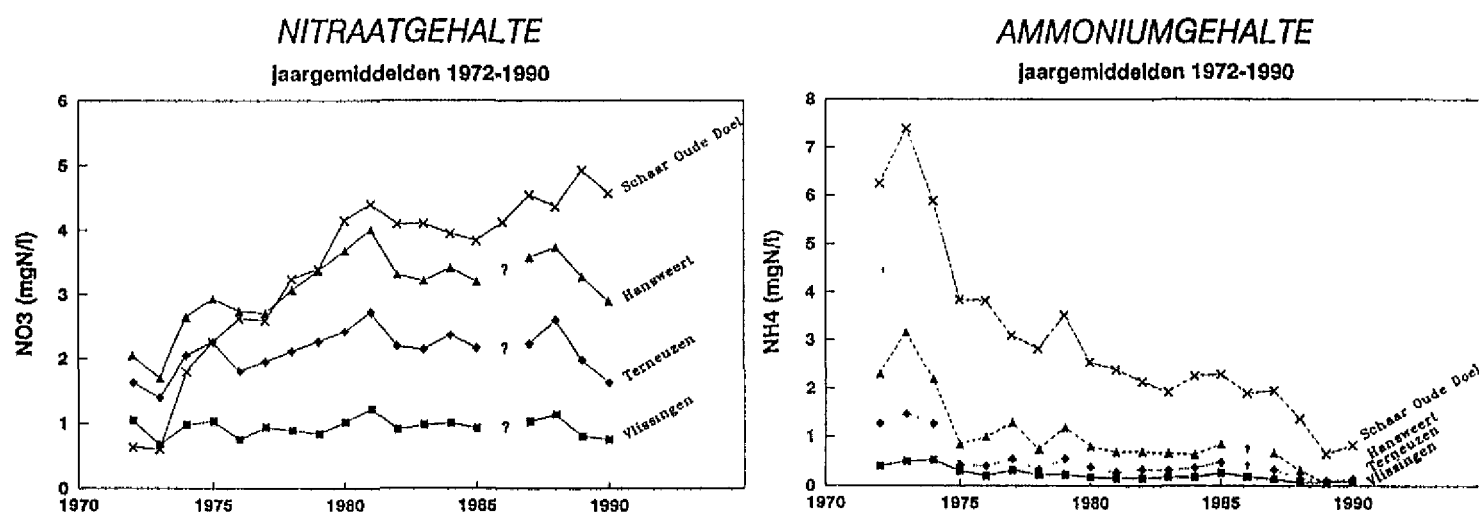
Stikstof is een mobiel element en komt voor in verschillende verbindingen: ammonium (NH_4), nitriet (NO_2) en nitraat (NO_3), opgeloste organische stikstof en partikulair stikstof. Nitraat en ammonium zijn het meest belangrijk. Het gedrag van stikstof (het nitrifikatie-proces: oxidatie van ammonium, via nitriet, in nitraat) is voor het stroomgebied van de Schelde reeds uitvoerig bestudeerd (Billen et al., 1985, 1986; Wollast, 1982; Zwolsman, 1986). Belangrijk om weten is dat de concentraties van deze verbindingen relatief hoog zijn in wateren die belast worden met ongezuiverd afvalwater en dat het nitrifikatieproces de belangrijkste bijdrage levert aan het biochemisch zuurstofverbruik.

Het nitriet- en nitraatgehalte neemt $\pm$ rechtlijnig toe van Vlissingen naar Schaar van Oude Doel (Fig. 12a en 12b). Het ammoniumgehalte daarentegen neemt slechts een weinig toe tussen Vlissingen en Hoedekenskerke, om daarna sterk toe te nemen in de brakke zone (Fig. 12c).



Figuur 12. Longitudinaal verloop van het jaargemiddeld nitrietgehalte (a), nitraatgehalte (b) en ammoniumgehalte (c) (periode 1972-1990).

In de periode 1972-1990 wordt globaal een afname in het ammoniumgehalte en een toename in het nitraatgehalte vastgesteld (Fig. 13). Deze af- en toename is het meest opvallend in de brakke zone (Schaar van Oude Doel) en is minder uitgesproken naarmate men meer naar de mariene zone toegaat. Deze trends stemmen overeen met de toename in zuurstofgehalte en de afname in het BOD₅-gehalte. Toch wordt t.h.v. Schaar van Oude Doel nog niet aan de waterkwaliteitsdoelstellingen voldaan.



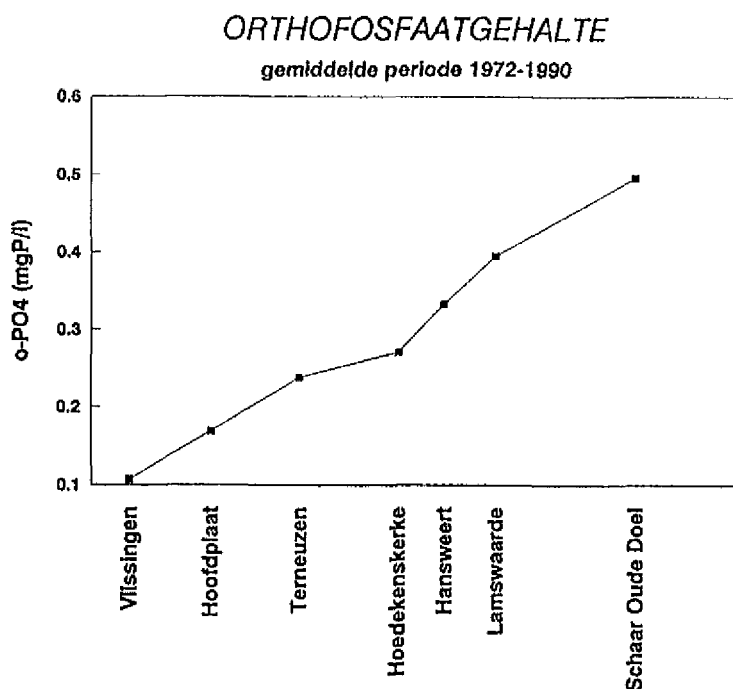
Figuur 13. Jaargemiddelde nitraat- en ammoniumgehalten in de periode 1972-1990 op vier meetlokaties in het studiegebied.

Fosfor

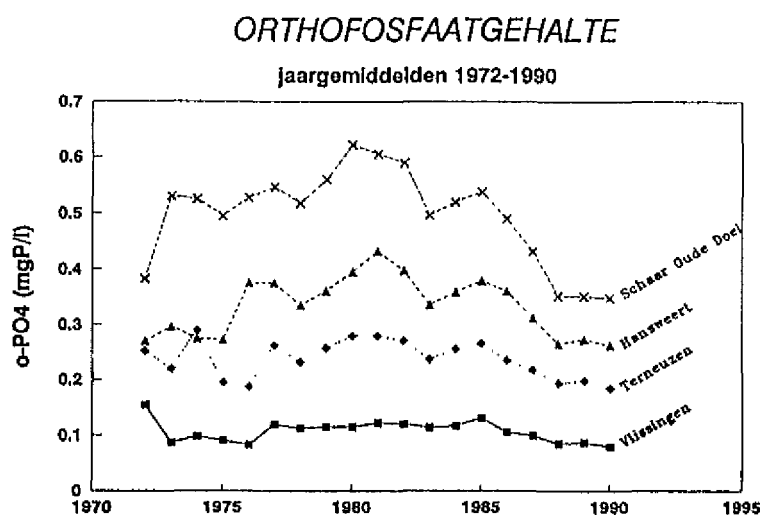
Net als stikstof komt fosfor in verschillende verbindingen voor. De belangrijkste opgeloste verbinding is orthofosfaat (o-PO_4).

Het orthofosfaatgehalte neemt $\pm$ rechtlijnig toe van Vlissingen naar Schaar van Oude Doel (Fig. 14).

In de periode 1972-1990 wordt tot 1980 globaal een toename van het orthofosfaatgehalte waargenomen, waarna een geleidelijke daling wordt vastgesteld (Fig. 15). Dit is meer uitgesproken in de brakke zone dan in de mariene zone. Toch wordt t.h.v. Schaar van Oude Doel nog niet aan de waterkwaliteitsdoelstellingen voldaan.



Figuur 14. Longitudinaal verloop van het jaargemiddeld orthofosfaat-gehalte (periode 1972-1990).



Figuur 15. Jaargemiddelde orthofosfaat-gehalten in de periode 1972-1990 op vier meetlocaties in het studiegebied.

Microverontreinigingen

Zware metalen (Ag, Cd, Co, Cr, Fe, Hg, Mn, Ni, Pb, Zn, ...) vertonen niet allemaal hetzelfde gedrag en zijn niet allemaal even toxisch. Ze komen zowel in opgeloste vorm voor, als gebonden aan zwevend materiaal. De opgeloste fractie is zeer belangrijk omdat dit de biologisch beschikbare fractie is. Het gedrag van zware metalen is reeds uitvoerig bestudeerd in het estuarium (Salomons, 1981; Bayens et al., 1982; Valenta, 1986; Zwolsman, 1991). De gehalten (opgelost en partikulair gebonden) zijn veruit het hoogst te Schaar van Ouden Doel, en nemen voor de meeste metalen af in westelijke richting. In de Westerschelde treedt cadmium (Cd) het meest op de voorgrond. Het gemiddelde Cd-gehalte is t.h.v. Schaar van Oude Doel in de periode 1975-1985 gedaald van 2.6 naar 1.5 µg/l (Werkgroep Waterbeheer Westerschelde, 1989b). Bij Vlissingen echter wordt van tijd tot tijd sterk verhoogde waarden aangetroffen. Ondanks deze daling voldoet het huidige Cd-gehalte nog steeds niet aan de gestelde waterkwaliteitsdoelstellingen.

De belangrijkste **organische microverontreinigingen** in de Westerschelde en Beneden Zeeschelde zijn polychloorbifenylen (PCB's), polycyclische, aromatische koolwaterstoffen (PAK's) en organotinverbindingen. Deze stoffen zijn vaak persistent en carcinogeen. De gehalten PCB's in het water zijn normaal gezien relatief laag en vaak niet dedecteerbaar. Er is een afname in gemiddeld PAK-gehalte van oost naar west, maar binnen een jaar bestaan zeer grote fluktuaties. Te Schaar van Oude Doel wordt een significante toename vastgesteld in de periode 1975-1979 (van 60 naar 380 ng/l), waarna in de periode 1980-1985 een significante daling optreedt (van 370 naar 210 ng/l) (Werkgroep Waterbeheer Westerschelde, 1989b). Het gedrag van een aantal organische microverontreinigingen is onderzocht door van Zoest (1989).

MORFOLOGIE EN RUIMTELIJKE STRUKTUUR

Algemeen

In een 'natuurlijk' estuarium ontwikkelt het ecosysteem zich op basis van het aanwezig abiotisch milieu. Dit abiotisch milieu heeft als belangrijkste komponent de waterhuishouding die in belangrijke mate de transportpatronen en erosie- en sedimentatieprocessen zal reguleren.

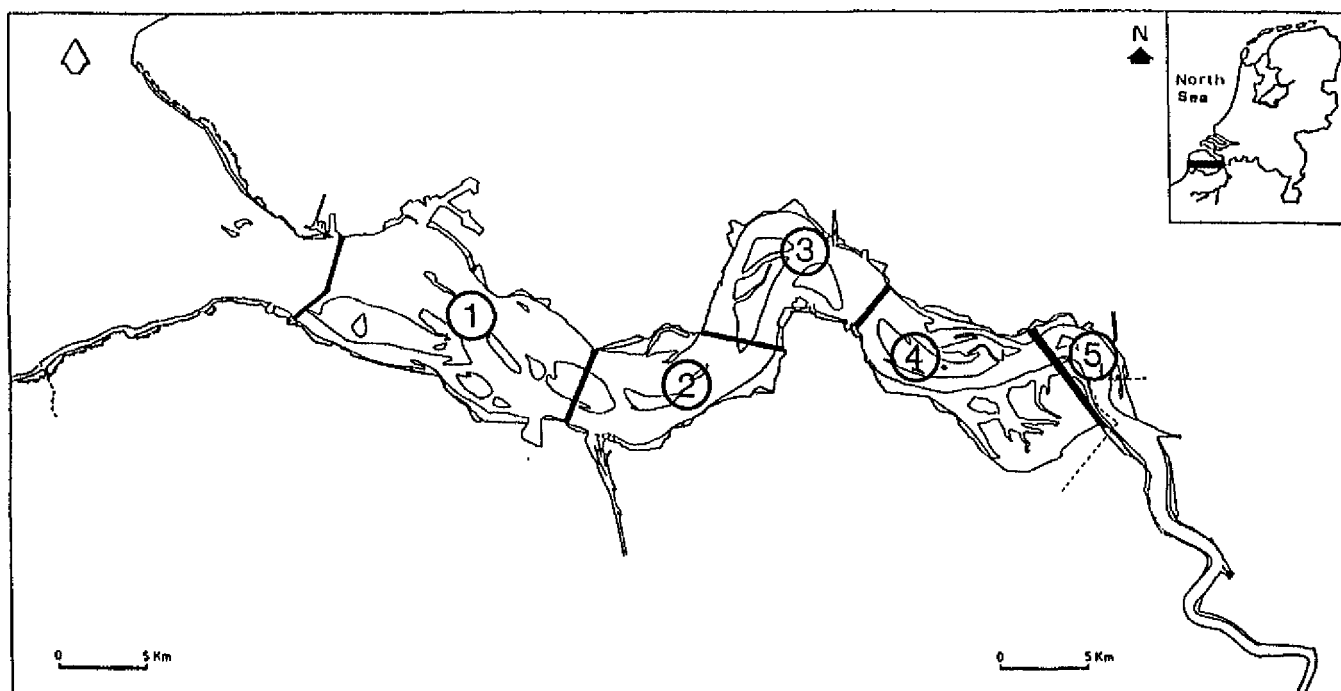
De Westerschelde en Beneden Zeeschelde hebben, ondanks de vele menselijke ingrepen (inpolderingen en baggerwerkzaamheden), nog een grote heterogeniteit aan morfologische structuren bewaard. De ruimtelijke complexiteit van slikken, schorren, platen, eb- en vloedgeulen, drempels, enz. vertaalt zich in een ecosysteem met grote gradiënten.

Eén van de morfologische kenmerken die een belangrijke bijdrage levert tot het voorkomen van deze ekologische gradiënten is de aard van het sediment (slibgehalte, mediaan van de zandfractie, enz.), welke nauw gerelateerd is aan de heersende hydrodynamische omstandigheden.

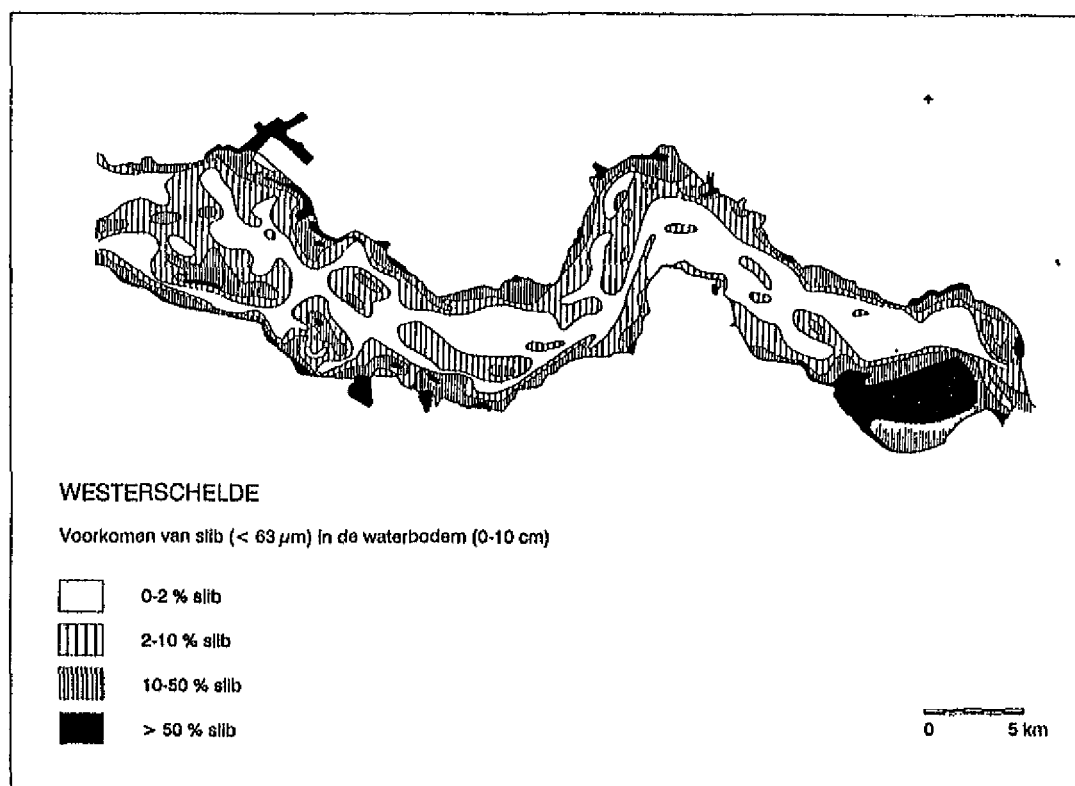
Globaal gezien is het gemiddelde slibpercentage in de meeste kompartimenten (Fig. 16) van het studiegebied zeer gelijkaardig (Tabel 4). Enkel het kompartiment t.h.v. de Platen van Valkenisse (zonder Saeftinghe) vertoont een veel lager slibgehalte. Opvallend is echter de grote spreiding. M.a.w., binnen elk kompartiment komen grote verschillen in slibgehaltenes voor. Dit is eveneens weergegeven in Figuur 17. Hieruit blijken duidelijk de grote verschillen tussen geulen en slikken en platen. Hierna volgt een situering van deze verschillende morfologische structuren. Voor meer details wordt verwezen naar De Looft (1978, 1980), Manni (1986), Reynders (1986), Van Maldegem (1987), Werkgroep Waterbeheer Westerschelde (1989d) ea..

Tabel 4. Slibpercentage (< 50 µm) in de onderwaterbodem van de Westerschelde (naar Van Maldegem, 1987).

Kompartiment	Aantal monsters	Slibfractie (< 53 µm)	Standaard- afwijking
1	310	8.33	9.74
2	197	6.24	7.93
3	169	8.23	10.29
4	163	1.69	2.44
5	71	7.31	8.23
Totaal	910	6.59	8.02



Figuur 16. Opdeling van de Westerschelde in verschillende kompartimenten (naar Van Maldegem, 1987).



Figuur 17. Voorkomen van silt in de onderwaterbodem van de Westerschelde.

Geulen en ondiepwatergebieden

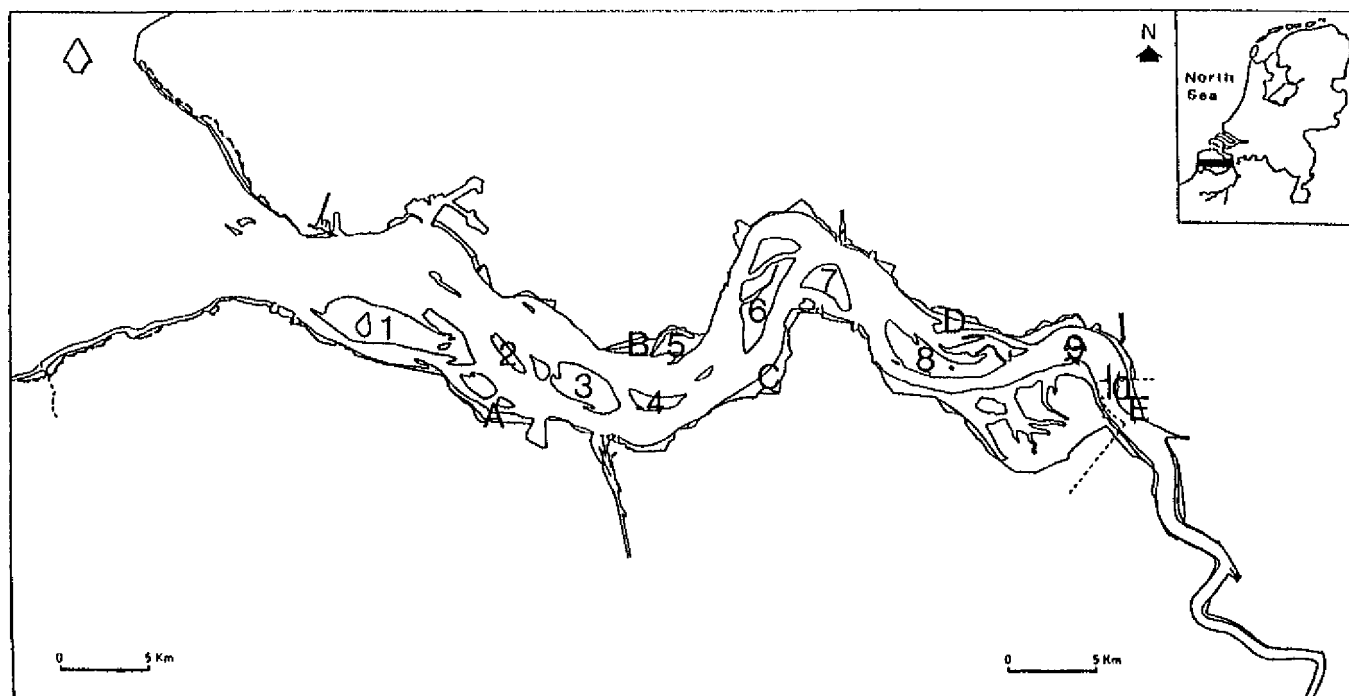
De geulen en ondiepwatergebieden vormen het grootste deel van het studiegebied. Het grootste deel van de water- en sedimentbewegingen speelt zich hier af. Binnen de begrenzingen bevindt zich in het estuarium een min of meer duidelijke hoofdgeul, met één of meerdere nevengeulen, die heen en weer slingert tussen de buitenbochten van het estuarium. In de binnenbochten van de meanders bevinden zich typische eb- en vloedgeulen die aansluiten op de diepe geulen in de bochten en die aan de beneden- en bovenstroomse einden worden afgesloten door hoefijzervormige banken waarvan de 'staarten' aansluiten op platen of op elkaar (Allersma, 1990). De geulen zijn het diepst (30 tot 50 m) in de scherpe bochten. De rechte stukken blijken relatief ondiep te zijn. Daar vindt men ook veelal de drempels. De ondiepwatergebieden situeren zich meestal aan de randen van de platen.

Als gevolg van intensieve waterbewegingen vertonen de sedimenten in de geulen en op de morfologisch dynamische ondiepten een grote uniforme samenstelling met doorgaans een relatief grof sediment en een zeer laag slibgehalte. Enkel in de mariene zone komen gebieden voor met een relatief hoger slibgehalte (Fig. 17). De ondiepwatergebieden zijn doorgaans wel minder dynamisch dan de geulen zelf.

Slikken

De slikken vormen doorgaans slechts een relatief smalle strook langs de oevers van het studiegebied. Slechts op een aantal plaatsen komen grote slikgebieden voor (Fig. 18): Slik van Paulinaschor, Slik van Ellewoutsdijk, Platen van Hulst, Slik van Emanuelpolder, Zimmermanpolder en Waarde, Appelzak en Groot Buitenschoor.

Slikken fungeren als sedimentatiegebieden waar afzettingen van fijne materialen (slib) plaatsvinden. De meeste slikgebieden hebben dan ook een relatief hoog slibgehalte ($> 10\%$), plaatselijk oplopend tot $> 50\%$ (Fig. 17). Vooral in het oostelijk deel komen vaak niet gekompakteerde, lage-densiteits sliblagen ('fluid mud layer') voor (bv. Groot Buitenschoor en Appelzak). In de laatste decennia is de oppervlakte aan slikken afgenomen o.i.v. erosie en inpolderingen. De opgetreden erosie is indirect een gevolg van de toename van de stroomsnelheden in de buitenbochten van de verdiepte vaargeulen (zie ook baggeren en storten).



OVERZICHT PLATENGEBIEDEN

- 1 Hooge Platen, Hooge en Lage Springer
- 2 Sulkerplaat
- 3 Middelplaten
- 4 Everingen
- 5 Plaat van Baarland
- 6 Rug van Baarland, Brouwersplaat, Molenplaat, Platen van Ossenisse West
- 7 Platen van Ossenisse Oost
- 8 Platen van Walsoorden en Valkenisse
- 9 Plaat van Saeflinghe
- 10 Ballastplaat

OVERZICHT SLIKKENGEBIEDEN

- A Slik van Paulinaschor
- B Slik van Eilowoutsdijk
- C Platen van Hulst
- D Slik van Emanuelpolder, Zimmermanpolder en Waarde
- E Groot Buitenschoor

Figuur 18. Overzicht van de voornaamste slik- en plaatgebieden in het studiegebied.

Platen

Opvallend in de Westerschelde en in mindere mate in de Beneden Zeeschelde is het voorkomen van uitgestrekte plaatgebieden. Figuur 18 geeft een overzicht van de belangrijkste plaatgebieden in het studiegebied.

Hooge Platen, Hooge en Lage Springer

Dit gebied vormt veruit het grootste platencomplex in het westelijk deel van de Westerschelde (± 2100 ha). Meer dan de helft van het gebied situeert zich tussen NAP +1.0m en NAP -2.5m, meer dan 1/4 tussen NAP +1.0m en NAP 2.0m, en slechts een zeer klein gebied boven NAP +2.0m (Werkgroep Waterbeheer Westerschelde, 1989d). Het omliggende ondiepwatergebied (NAP -2.5m/-5.0m) is relatief klein.

De ontwikkeling van dit platencomplex gebeurt nog op een min of meer natuurlijke wijze.

Dit platencomplex wordt gekarakteriseerd door een heterogene sedimentsamenstelling. Het bevat de meest slibrijke gebieden van alle platen in het studiegebied (Fig. 17).

Suikerplaat, Middelplaten en Everingen

De Suikerplaat is een kleine (± 350 ha), zeer laag gelegen plaat met slechts een zeer klein gebied boven NAP; ongeveer de helft van het gebied situeert zich tussen NAP en NAP -2.5m, de andere helft tussen NAP -2.5m en NAP -5.0m. De Middelplaten vormen een middelgrote plaat (± 800 ha) met een gelijkaardige opbouw als het Hooge Platen-complex. Het is gemiddeld wel iets lager gelegen. Everingen is een kleine plaat (± 130 h) met een gelijkaardige hoogte-opbouw als Middelplaat west.

De ontwikkeling van dit gebied gebeurt nog op een min of meer natuurlijke wijze. Enkel Everingen is sterk in omvang afgenomen, voornamelijk in het gebied beneden NAP -2.5m. Deze afname is te wijten aan de voortgaande ontwikkeling van een geultje (Werkgroep Waterbeheer Westerschelde, 1989d).

De bodemsamenstelling is relatief homogeen met een slibgehalte tussen 2 en 10 %. Enkel Everingen wordt gekenmerkt door grofzandige, slibarme sedimenten.

Rug van Baarland, Brouwerplaat, Molenplaat, en Platen van Ossenisse west

Dit min of meer aaneengesloten complex heeft een oppervlakte van ± 650 ha. Meer dan de helft van het gebied situeert zich tussen NAP en NAP -2.5m. Slechts een klein gedeelte bevindt zich boven NAP +1.0m.

Dit gebied vertoont een nog relatief natuurlijke ontwikkeling met een lichte toename van het gebied boven NAP en een lichte afname van het gebied tussen NAP -5.0m en -2.5m.

De bodem is doorgaans slibrijker dan op de Middelplaten, met plaatselijk

relatief hoge slibgehalten ($> 10\%$).

Platen van Ossenissee oost

Dit platengebied sluit aan op de Platen van Ossenissee west en heeft een oppervlakte van ongeveer ± 600 ha. Deze platen zijn iets hoger gelegen dan het Rug van Baarland-Platen van Ossenissee west complex.

Dit gebied vertoont een opvallende toename in het gebied gelegen boven NAP.

Dit platengebied wordt gekenmerkt door grofzandige en slibarme sedimenten. Karakteristiek zijn de grote megaribbels, die wijzen op een sterke hydrodynamiek.

Platen van Walsoorden - Valkenisse

Dit gebied vormt veruit het grootste platencomplex in het oostelijk deel van de Westerschelde (± 1500 ha). Meer dan $1/3$ van het totale gebied situeert zich tussen NAP en -2.5m ; ongeveer $1/3$ bevindt zich boven NAP.

Van een natuurlijke plaatontwikkeling is hier al enige tijd geen sprake meer. Dit komt met name door de sterk in omvang toegenomen specieverplaatsingen (stortingen) door baggerwerk-zaamheden.

De bodemsamenstelling is relatief homogeen, hoewel nergens zeer slibrijke sedimenten worden aangetroffen. Sommige delen worden gekenmerkt door megaribbels, op andere delen (oostelijk plaatje) komen dan weer relatief slibrijke sedimenten voor. Het is een zeer dynamisch platencomplex dat voortdurend aan veranderingen onderhevig is.

Ballastplaat

De Ballastplaat is een relatief klein platengebied in de Beneden Zeeschelde en grenst aan het slikkengebied Groot Buitenschoor en Appelzak. Door de aanleg van een leidam op de Ballastplaat (1968-1971) is deze plaat in eerste instantie sterk in omvang toegenomen maar nu is ze ongeveer volledig vastgelegd (Werkgroep Waterbeheer Westerschelde, 1989d).

De Ballastplaat is een zeer dynamisch platengebied met megaribbels, die echter behoorlijk kleihoudend zijn.

Dynamiek

Naar dynamiek en ontwikkeling kunnen deze verschillende morfologische structuren (geulen, platen, slikken, ...) als volgt ingedeeld worden:

- Een hoog-dynamisch, relatief grofzandig geulen- en platengebied. Deze gebieden worden gekenmerkt door een 'macro-dynamiek' van zich geleidelijk en vaak cyclisch verplaatsende geulen en platen. Deze gebieden situeren zich voornamelijk in het midden van het dwarsprofiel van een estuarium.
- Een laag-dynamisch, meer afgeschermd schorren-, slikken- en platengebied met resulterende sedimentatie van fijn zand en slib, gekenmerkt door een geleidelijke 'rijping' en de daarbij horende successie van organismen en levensgemeenschappen. Deze gebieden worden gekenmerkt door een 'micro-dynamiek'.

De dynamiek is van nature uit hoger in het oostelijk deel van het studiegebied dan in het westelijk deel (grotere getijamplitude, hogere stroomsnelheden, smallere dwarssectie). O.i.v. het baggeren is de dynamiek in deze zone nog verhoogd (zie verder).

Baggeren

De onderhouds- en verdiepingsbaggerwerken vormen een belangrijke kunstmatige ingreep in het functioneren van de Westerschelde (Belmans, 1988). Na de verdieping met 3 à 4 m in de periode 1970-1975, is het onderhoudsbaggerwerk met een faktor 3 toegenomen en bedraagt momenteel 12 à 14 miljoen m³ per jaar. Hiervan wordt ongeveer 10 miljoen m³ gebaggerd in het oostelijk deel van de Westerschelde. Het grootste deel van de specie wordt teruggestort in het estuarium (t.h.v. stortlokaties). Van een natuurlijke, morfologische ontwikkeling van geul- en plaatgebieden is in het oostelijk deel van de Westerschelde sinds de vijftiger jaren dan ook geen sprake meer.

Het baggeren heeft verschillende hydraulische en morfologische effecten en gevolgen (Storm, 1990):

- * toename van de getijverschillen o.i.v. de verdiepingen
- * herverdeling van de debieten
- * verhoging van het zwevend stof gehalte door resuspensie
- * versterkte oevererosie door toegenomen stroomsnelheden
- * ophoging van de platen (oa. Valkenisse) door fixatie van de hoofdgeul en

een grote toevoer van sediment door stortingen

* versteiling van de plaat-geul helling door verhoging van de platen en geleidelijke verdieping van de geulen

Kwaliteit van het sediment

De bodemkwaliteit wordt sterk beïnvloed door transportprocessen die aangrijpen op de fijne fraktie van het sediment. Microverontreinigingen hechten zich immers vooral vast aan deze fijne fraktie, die vaak gesuspendeerd wordt en uiteindelijk terecht komt in de sedimentatiegebieden. Dit betekent dat de bodemkwaliteit ook beïnvloed zal worden door de verspreiding van baggerspecie (Werkgroep Waterbeheer Westerschelde, 1989c).

Het sediment van de Zeeschelde vertoont de hoogste verontreinigingsgraad, afnemend naar het westelijke deel. Er bestaan echter zeer grote lokale variaties. Zo worden bv. op het slik van Groot Buitenschoor op een afstand van een paar honderd meter zeer grote verschillen in concentraties zware metalen gemeten, te wijten aan verschillen in fysicochemische kondities (Panutrakul & Bayens, 1991).

BESLUIT

De Westerschelde en Beneden Zeeschelde worden gekarakteriseerd door zeer duidelijke horizontale en verticale gradiënten van zowel natuurlijke als antropogene oorsprong. De horizontale gradiënten komen voornamelijk tot uiting in chloridegehalte, zuurstofgehalte, nutriëntengehalte, enz. De verticale gradiënten komen voornamelijk tot uiting in getijamplitude, stroomsnelheid en sedimentkarakteristieken.

Het meest 'dynamische' gebied is de brakke zone. Hier zijn van nature reeds de schommelingen in abiotische omgevingsvariabelen het grootst en daar bovenop is de antropogene invloed in deze zone het grootst. Hier vinden we dan ook een zeer extreem milieu met sterk wisselende omstandigheden en een hoge belastingsgraad. Naarmate men meer naar de mariene zone toegaat krijgt men een relatief 'konstanter' en 'voorspelbaarder' milieu. Dit wil niet zeggen dat ook hier geen veranderingen optreden. Er bestaat immers een zeer grote lokale variatie.

HOOFDSTUK 3

Materiaal en methode**BEMONSTERING VAN HET ONDERZOEKSGBIED**

Gegevens over het macrozoöbenthos van de Westerschelde en Beneden Zeeschelde zijn beschikbaar voor de periode 1965-1990. Deze gegevens werden verzameld en geanalyseerd door verschillende instellingen. Tabel 5 geeft een overzicht van de belangrijkste bemonsteringen die werden uitgevoerd. Periode (jaar), methode, aantal monsterlokaties, zone, en deelgebied worden vermeld. In totaal zijn 988 samples genomen op 901 monsterlokaties. 84 % van alle samples werd bemonsterd m.b.v. een Van Veen-grijper. De meeste lokaties (77 %) bevinden zich dan ook in de sublittorale zone.

Globaal kan gesteld worden dat alle voorkomende habitats in het studiegebied vertegenwoordigd zijn in de dataset. Er is dus wel een oververtegenwoordiging van sublittorale bemonsteringslokaties.

Op 15 lokaties is meerdere jaren bemonsterd. Veruit de meeste samples werden in het najaar verzameld: 921 samples in het najaar tegenover 67 in het voorjaar.

Bemonstering DIHO (Dr. W. Wolff): periode 1965-1973

In 1965 (najaar), 1968 (najaar) en de periode 1970 - 1973 (najaar) werden door dr. W. Wolff van het Delta Instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek (DIHO) bodemonsters met een Van Veen-Happer verzameld in het gehele studiegebied (Tabel 6).

In 1965 werden verspreid over het gehele studiegebied monsters verzameld. De exacte positie van de monsterpunten is niet gekend. In 1968 werden slechts 16 monsters verzameld in het mariene overgangsgebied en het brakke gebied.

Tabel 5. Overzicht van de verschillende macrozoöbenthos bemonsteringen in de Westerschelde en Zeeschelde.

Methode: VV = Van Veen-grijper / ST = steekbuis

Zone : SUBLIT = sublittoraal / LIT = littoraal

Gebied : 1 = marien / 2 = overgang / 3 = brak

Instelling	Jaar	Methode	Aantal lokaties	Zone	Gebied
DIHO	1965	VV	88	SUBLIT	1-2-3
DIHO	1968	VV	16	SUBLIT	2-3
DIHO	1970	VV	150	SUBLIT	2-3
DIHO	1971	VV	150	SUBLIT	2-3
DIHO	1971	VV	125	LIT	3
DIHO	1972	VV	75	SUBLIT	2-3
DIHO	1973	VV	73	SUBLIT	2-3
RUG'	1978	VV/ST	17	SUBLIT/LIT	1-2-3
RUG'	1978-1980	ST	1	LIT	1
RUG'	1978-1988	ST	2	LIT	2-3
RWS/RUG°	1987	ST	28	LIT	1-2-3
RUG°	1987	ST	11	LIT	3
RUG°	1987-1988	ST	3	LIT	3
RUG°	1988	ST	14	LIT	1-2-3
RWS/RUG°	1988	VV	82	SUBLIT	1
RWS/RUG°	1989	VV	57	SUBLIT	3
RWS/RUG°	1987-1990	ST	9	LIT	3

DIHO = Delta Instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek, Yerseke

RUG' = Rijksuniversiteit Gent, Instituut voor Dierkunde, Sectie Mariene Biologie

RUG° = Rijksuniversiteit Gent, Laboratorium voor Ecologie der Dieren

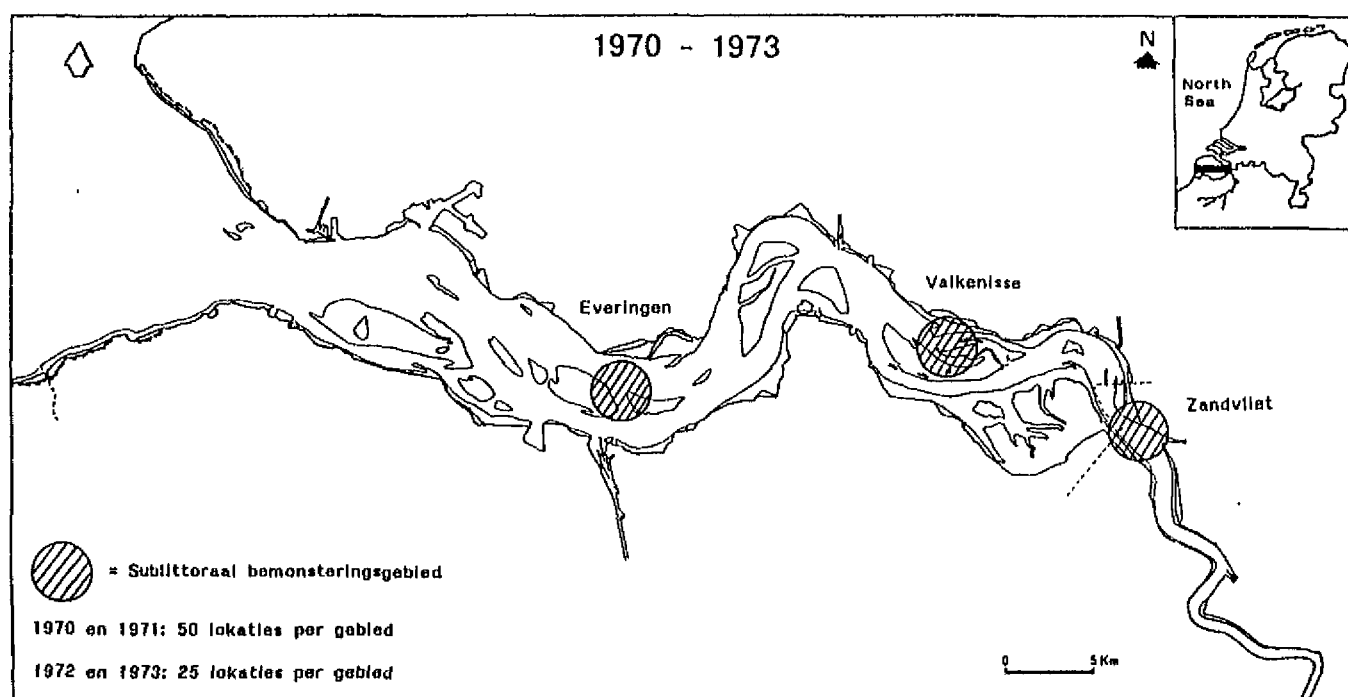
RWS = Rijkswaterstaat, Dienst Getijdewateren en Directie Zeeland, Middelburg

In de periode 1970-1973 werd in 3 deelgebieden bemonsterd: Zandvliet en Valkenisse in de brakke zone en Everingen in de mariene overgangszone (Fig. 19). Alle lokaties situeerden zich in de sublittorale zone. Per lokatie werd steeds één

Tabel 6. Overzicht van het aantal bemonsterde lokaties in de Westerschelde door dr. W. Wolff (DIHO).

	1965	1968	1970	1971	1971	1972	1973
Westerschelde	88	16					
Zandvliet			50	50		25	25
Valkenisse			50	50	°36	25	25
Everingen			50	50		25	25
Saeftinghe					°89		

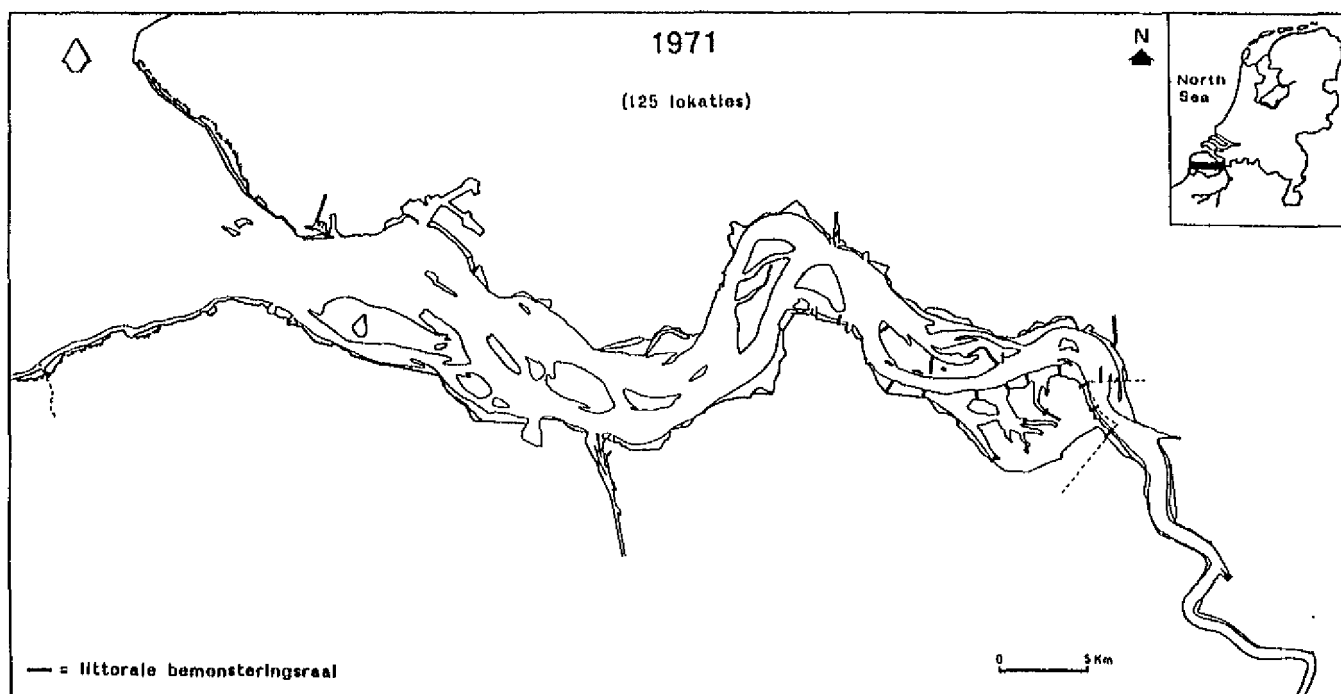
°littoraal



Figuur 19. Situering bemonsteringslokaties (sublittoraal) periode 1970-1973.

bodemmonster voor het macrozoöbenthos genomen. In de meeste gevallen werd ook een bodemmonster voor sedimentanalyse verzameld (zie verder). Van elk monster is de waterdiepte bepaald. De positie van de verschillende lokaties werd niet exact (coördinaten) bepaald, maar wel t.o.v. vaste herkenningpunten (boelen, platen, enz.). Tevens werd bemonsterd stroomopwaarts de lijn Breskens-Vlissingen (de gebieden Oostgat en Deurlo), maar deze gebieden vallen buiten deze studie.

In 1971 werd tevens een bemonstering met een Van Veen-grijper uitgevoerd ter hoogte van het Verdrongen Land van Saeftinghe en aangrenzende slikken en op de Platen van Valkenisse. In totaal werd 125 lokaties op 15 raaien bemonsterd (Fig. 20). De meeste raaien situeerden zich op de slikken, grenzend aan de vaargeul; drie raaien situeerden zich in de geulen zelf van het Verdrongen Land van Saeftinghe. Per lokatie werd steeds één bodemmonster voor het macrozoöbenthos verzameld. In 4 raaien (49 monsterlokaties) werden ook bodemonsters voor sedimentanalyse verzameld. De ligging van de raaien werd opgetekend op een kaart.

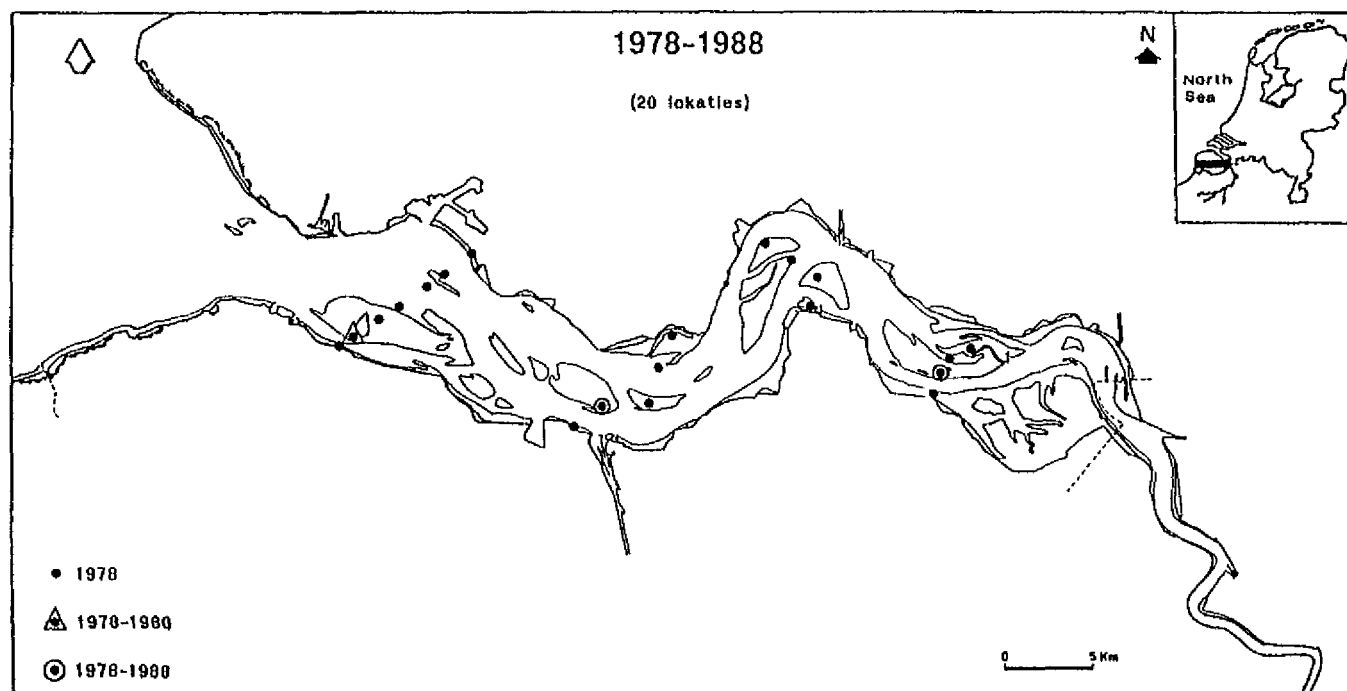


Figuur 20. Situering van de bemonsteringsraaien in het Verdrongen Land van Saeftinghe (1971).

Bemonstering RUG (Sektie Mariene Biologie): periode 1978-1988

In het najaar 1978 werd door de Sektie Mariene Biologie van de Rijksuniversiteit Gent gestart met de seizoenale bemonstering van meio- en macrozoöbenthos in de Westerschelde. Oorspronkelijk ging het om een uitgebreid bemonsteringsnet van 20 lokaties op 4 raaien (Fig. 21): 13 in de sublittorale zone, 7 in de littorale zone. De sublittorale lokaties werden met een Van Veen-grijper (0.1 m²) bemonsterd. De littoraal gelegen lokaties werden bij laag water met behulp van een plastic core met een oppervlakte van 77.8 cm² bemonsterd tot een diepte van $\pm$ 20 cm. Per station werden drie sets van 5 cores verzameld. Van elke lokatie werd de diepte bepaald en werd een bodemonster voor sedimentanalyse verzameld. Voor meer bijzonderheden wordt verwezen naar Vermeulen (1980) en Vermeulen & Govaere (1983).

Na 1978 werden aanvankelijk (tot 1980) drie littorale monsterlokaties weerhouden: 1 op de Hooge Platen, 1 op de Middelpaten, en 1 op de Platen Valkenisse (Fig. 21). Deze lokaties werden zowel in het voorjaar als in het najaar bemonsterd. Na 1980 werden nog slechts 2 lokaties weerhouden: 1 op de

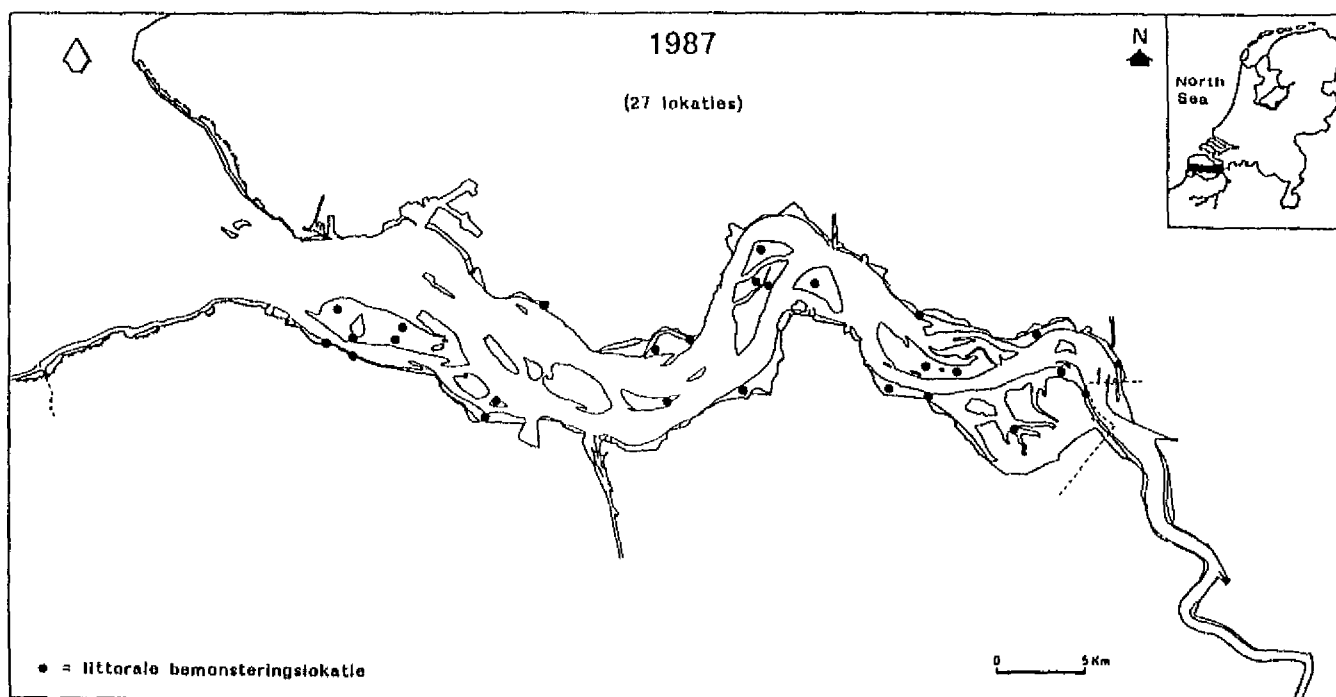


Figuur 21. Situering van de bemonsteringslokaties periode 1978-1988.

Middelplaten en 1 op de Platen van Valkenisse (Fig. 21). Deze werden t/m het voorjaar 1988 bemonsterd (behalve in 1981). Deze bemonsteringen gebeurden op een gelijkaardige manier als tijdens het bemonsteringsjaar 1978. Niet in alle jaren werden bodemonsters voor sedimentanalyse verzameld. Voor meer bijzonderheden wordt verwezen naar Heip et al. (1986), Boel (1988), en Janssen et al. (1988). Monsters van andere lokaties zijn beschikbaar, maar zijn nog niet geanalyseerd.

Bemonstering RWS/RUG (Lab. Ecologie der Dieren): periode 1987-1988

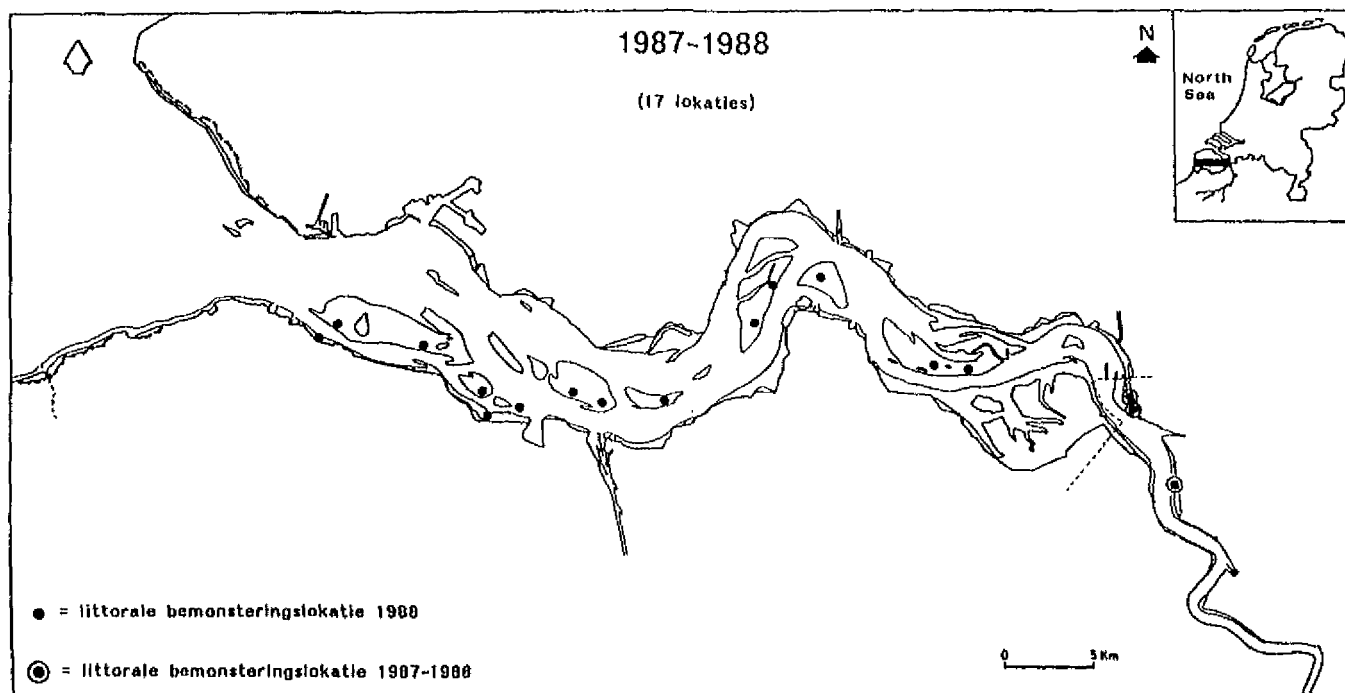
In het najaar 1987 werd in opdracht van Rijkswaterstaat, Dienst Getijdewateren, en in het kader van het projekt SAWES, door het Laboratorium voor Ecologie der Dieren van de Rijksuniversiteit Gent een uitgebreide bemonstering uitgevoerd van het intergetijdegebied (slikken en platen) van de Westerschelde (Melre en Develter, 1988). In totaal werden 28 lokaties bemonsterd (Fig. 22). Per lokatie werden maximaal 4 aselekte punten uitgekozen. Een punt is



Figuur 22. Situering van de bemonsteringslokaties periode 1987.

10 bij 10 m. Per punt werden 10 monsters genomen met een kleine steekbuis met diameter 4.5 cm tot een diepte van ± 30 cm, en 3 monsters met een grote steekbuis met diameter 15 cm tot een diepte van ± 40 cm. Alle lokaties situeerden zich op NAP-niveau. Per lokatie werd een bodemonster voor sedimentanalyse verzameld. Voor meer bijzonderheden wordt verwezen naar Meire en Develter (1988).

In het najaar 1988 werd door het Laboratorium voor Ecologie der Dieren van de Rijksuniversiteit Gent, een deel van de bemonsteringscampagne 1987 herhaald en werd nog op een aantal andere platen en slikken bemonsterd. In totaal werden 17 lokaties bemonsterd (Fig. 23). Per lokatie werden 15 monsters genomen met een kleine steekbuis met diameter 4.5 cm tot een diepte van ± 30 cm, en 5 monsters met een grote steekbuis met diameter van 15 cm tot een diepte van ± 40 cm. De verdere behandeling van de monsters is dezelfde als in het bemonsteringsjaar 1987. Per lokatie werd een bodemonster voor sedimentanalyse verzameld. Voor meer bijzonderheden wordt verwezen naar Vanhooren (1989).



Figuur 23. Situering van de bemonsteringslokaties periode 1987-1988.

Bemonstering RUG (Lab. Ecologie der Dieren): periode 1987-1988

In het voorjaar 1987 werd in het kader van een milieueffektrapportage t.b.v. de aanleg van een containerkaai t.h.v. het Galgenschoor, door het Laboratorium voor Ecologie der Dieren van de Rijksuniversiteit Gent een aantal monsters verzameld op het Galgenschoor en het Groot Buitenschoor. Per lokatie werden 5 à 10 steekbuismonsters verzameld met een steekbuis met diameter 4.5 cm. Er werd geen bodemonster voor sedimentanalyse verzameld. Voor meer bijzonderheden wordt verwezen naar Develter en Kuijken (1987).

In het najaar 1987 en 1988 werd dit bodemdieronderzoek voortgezet op 1 lokatie in het Galgenschoor en 2 in het Groot Buitenschoor (Fig. 23). Per lokatie werden 15 monsters genomen met een steekbuis met diameter 4.5 cm tot een diepte van ± 30 cm. In 1988 werd per lokatie een bodemonster voor sedimentanalyse verzameld. Voor meer bijzonderheden wordt verwezen naar Vanhooren (1989).

Bemonstering RWS/RUG (Lab. Ecologie der Dieren): periode 1988

In september 1988 werden door de Dienst Getijdenwateren van Rijkswaterstaat, in het kader van het projekt SAWES, een sublittorale bemonstering met een Van Veen-grijper (0.12 m^2) uitgevoerd in het westelijke deel van de Westerschelde (van Vlissingen tot Hoek van Baarland). In totaal werd 82 monsterlokaties op 15 raaien bemonsterd (Fig. 24). Van elke lokatie werd de diepte en exacte positie bepaald. Er werden geen bodemonsters voor sedimentanalyse verzameld. Deze bemonstering werd geanalyseerd door het Laboratorium voor Ecologie Der Dieren van de Rijksuniversiteit Gent. Voor meer bijzonderheden wordt verwezen naar Ysebaert en Meire (1990).

Bemonstering RWS/RUG (Lab. Ecologie Der Dieren): periode 1989

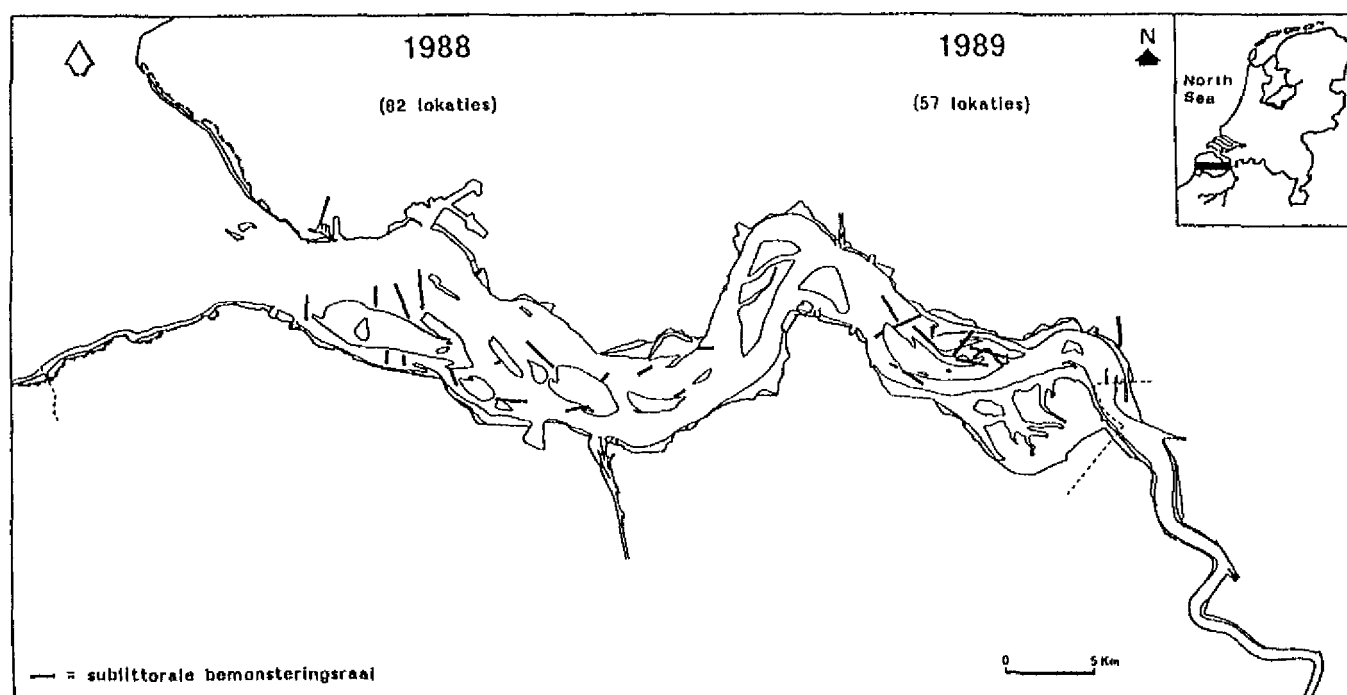
In oktober 1989 werden, in opdracht van Rijkswaterstaat, Dienst Getijdewateren en Direktie Zeeland, en in het kader van het projekt OOSTWEST, door het Laboratorium voor Ekologie der Dieren van de Rijksuniversiteit Gent, op verschillende lokaties in het oostelijk deel van de Westerschelde, meer bepaald het Valkenissegebied, bodemonsters genomen met een Van Veen-happer (0.1 m^2). In totaal werden 57 bodemonsters verzameld (Fig. 24). Per lokatie werd de

diepte en exacte positie bepaald. Bodemonsters voor sedimentanalyse werden verzameld. Voor meer bijzonderheden wordt verwezen naar Ysebaert et al. (1990).

Bemonstering RWS/RUG (Lab. Ecologie der Dieren): periode 1987-1990

In 1987 werd, naar aanleiding van het storten van baggerspecie, afkomstig van de verbeteringswerken van het Kanaal door Zuid-Beveland, een effectstudie gestart naar de gevolgen van de berging van specie op de slikken en schorren van Waarde. Teneinde de eventuele gevolgen van de te verwachten sedimentatie op het macrozoöbenthos na te gaan, werd in de periode 1987-1990 regelmatig (juni en december 1987, april en oktober 1988, april 1989, januari en april 1990) het macrozoöbenthos bemonsterd op 9 monsterlokaties, verdeeld over 3 raaien. Per lokatie werden 10 monsters verzameld met een steekbuis met diameter 8 cm (behalve najaar 1987: diameter 10.5 cm en voorjaar 1990: diameter 4.5 cm). Elk monster werd opgedeeld in twee deelmonsters: de bovenste 10 (0-10) cm en de onderste 20 (10-30) cm. Voor meer bijzonderheden wordt verwezen naar Meire en Develter (1988, ongepubliceerd), en Bollebakker et al. (1989).

In dit rapport zal slechts kort ingegaan worden op de problematiek van de effecten van het storten van baggerspecie op het voorkomen van bodemdieren.



Figuur 24. Situering van de sublttorale bemonsteringslokaties in 1988 en 1989.

Andere bemonsteringen

Naast deze bemonsteringen zijn er nog een aantal kleinere en vaak kwalitatieve bemonsteringen in de Westerschelde uitgevoerd. Deze zijn niet opgenomen in de verdere analyses maar zijn wel opgenomen in de tekst.

LABORATORIUMANALYSE

Alle monsters, ongeacht of ze direct in het veld of later in het laboratorium behandeld werden, werden gezeefd op een zeef met een ronde opening van 1 mm en gefixeerd in een geneutraliseerde formaline-oplossing. De meeste monsters werden daarna gekleurd met Bengaals rose.

Alle aanwezige macrozoöbenthossoorten werden gedetermineerd en geteld. Wormen waren vaak sterk gefragmenteerd, zodat voor de densiteitsbepaling enkel de koppen geteld werden.

Densiteitsgegevens werden verzameld voor alle genomen monsters. De biomassa daarentegen werd slechts van een beperkt aantal monsters bepaald. In de volledige dataset van het DIHO (dr. W. Wolff) werden geen biomassa's bepaald. Ook van de voorjaarsbemonstering 1987 van het Groot Buitenschoor en Galgeschoor zijn geen biomassagegevens voorhanden, evenals van de slikken van Waarde. De biomassa werd steeds bepaald a.h.v. het asvrijdrooggewicht (AFDW). Hiervoor werden de organismen eerst gedroogd bij een temperatuur van 110 °C en daarna verast bij een temperatuur van 550 °C. Steeds werd per soort verast, behalve bij de dataset 1979-1985 (Sektie Mariene Biologie, Gent) waar per taxonomische groep verast werd.

Sedimentanalyses werden niet voor alle bemonsteringen uitgevoerd. Tabel 7 geeft een overzicht van de verrichtte bepalingen per bemonsteringskampagne. De meeste analyses gebeurden met de zeefmethode. De slibfractie in de DIHO-monsters werd bepaald als de fractie < 75 µm, terwijl in de overige steeds de fractie < 53 µm als slibfractie beschouwd werd.

Tabel 7. Overzicht van de verrichtte sedimentanalyses per bemonsteringskampagne.

Jaar	# lokaties	Mediaan v.d. zandfractie	Sortering	Slibfractie
1965	88	-	-	+
1968	16	-	-	-
1970	150	+	-	-
1971a	150	+	+	+
1971b	125	±	±	±
1972	75	+	+	+
1973	73	-	-	-
1978	17	+	+	+
1978-1980	1	+	+	+
1978-1988	2	+	+	+
1987	28	+	-	+
1987	11	-	-	-
1987-1988	3	+	+	+
1988	14	+	+	+
1988	82	-	-	-
1989	57	+	+	+
1987-1990	9	-	-	-

De mediane zandfractie en de sorteringscoëfficiënt worden uitgedrukt in phi-eenheden, waarbij $\phi = -\log_2$ van de korreldiameter in mm:

Mediane zandfractie:

μm	ϕ	benaming
500 - 1000	0 - 1	grof zand
250 - 500	1 - 2	gemiddeld zand
125 - 250	2 - 3	fijn zand
75 - 125	3 - 3.75	zeer fijn zand
< 75	> 3.75	slib

Sorteringscoëfficiënt:

ϕ	benaming
< 0.35	zeer goed gesorteerd
0.35 - 0.50	goed gesorteerd
0.50 - 2.00	minder goed gesorteerd
> 2.00	slecht gesorteerd

DETERMINATIE

De data van het macrozoöbenthos waren afkomstig van verschillende onderzoeksinstellingen, waardoor de exactheid en het niveau tot waarop gedetermineerd werd vaak verschilden. Het was dan ook noodzakelijk om de verschillende datasets aan mekaar aan te passen.

In de eerste plaats moesten die soorten, die niet in alle datasets tot het macrozoöbenthos gerekend worden, weggelaten worden: *Balanus spec.*, *Sacculina carcini*, en verschillende soorten behorende tot de Cumacea. Soorten die enkel verwezen naar een orde of een familie zijn eveneens weggelaten: *Gastropoda spec.*, *Amphipoda spec.*, *Coelenterata spec.*, *Mollusca spec.*.

Synoniemen werden op elkaar afgestemd: *Angulus tenuis* en *Tellina tenuis* werd *Angulus tenuis*; *Antinoella sarsi* en *Harmothoe sarsi* werd *Harmothoe sarsi*; *Nerine cirratulus* en *Scolecopsis squamata* werd *Scolecopsis squamata*; *Cardium edule* en *Cerastoderma edule* werd *Cerastoderma edule*.

In sommige datasets waren bepaalde genera niet tot op soortniveau gedetermineerd. In de totale dataset werden deze soorten dan ook samengenomen en behandeld als genus of familie:

<i>Bathyporeia pilosa</i>	
<i>Bathyporeia sarsi</i>	
<i>Bathyporeia elegans</i>	<i>Bathyporeia spec.</i>
<i>Bathyporeia pelagica</i>	
<i>Bathyporeia spec.</i>	
<i>Corophium arenarium</i>	
<i>Corophium volutator</i>	<i>Corophium spec.</i>
<i>Corophium spec.</i>	
<i>Gastrosaccus spinifer</i>	
<i>Mesopodopsis slabberi</i>	
<i>Mysidacea</i>	
<i>Neomysis integer</i>	<i>Mysidacea</i>
<i>Neomysis spec.</i>	
<i>Schistomysis kervillei</i>	
<i>Schistomysis spiritus</i>	

Soorten, die bij determinatie mogelijks konden verward worden met andere soorten van hetzelfde genus, werden in de dataset behandeld als genus:

<i>Spio martinensis</i>	
<i>Spio filicornis</i>	<i>Spio spec.</i>
<i>Spio goniocephala</i>	
<i>Polydora ligni</i>	
<i>Polydora ciliata</i>	<i>Polydora spec.</i>
<i>Polydora spec.</i>	
<i>Gammarus salinus</i>	
<i>Gammarus locusta</i>	<i>Gammarus spec.</i>
<i>Gammarus spec.</i>	

Twee soorten werden omwille van de moeilijkheid van determineren ondergebracht in één complex: *Scolecopsis squamata* en *Scolecopsis bonnieri* (met als code SCOLSQUA).

Exemplaren behorende tot het genus *Anaitides* werden in de meeste datasets gedetermineerd als *Anaitides maculata*. Er kan echter met zekerheid gesteld worden dat het in alle gevallen ging om *Anaitides mucosa*. In de totale dataset werden ze dan ook ondergebracht onder *Anaitides mucosa*.

In de dataset van dr. W. Wolff werden *Oligochaeta* niet mee gedetermineerd. Hiermee moet rekening gehouden bij het analyseren van de verschillende datasets.

STATISTISCHE VERWERKING

De densiteits- en biomassagegevens en alle beschikbare omgevingsvariabelen werden opgeslagen en verwerkt op de Siemens mainframe-computer van het Centraal Digitaal Rekencentrum van de Rijksuniversiteit Gent.

De meeste abiotische omgevingsvariabelen waren afkomstig van veldgegevens (diepte) of laboratoriumanalyses (sediment). Lokaties waarvan de diepte niet gekend was zijn bepaald a.h.v. vaklodingen, terwijl het chloridegehalte bepaald is a.h.v. de kwartaalrapporten van het Rijksinstituut voor Zuivering van Afvalwater betreffende het kwaliteitsonderzoek in de rijkswateren. Alle abiotische variabelen werden eveneens opgeslagen en daarna gekoppeld aan de biotische variabelen.

De statistische verwerking gebeurde met het SPSS^X-programma (SPSS Inc., 1986). Gemiddelden worden weergegeven met standaardfout.

Een klassifikatie van de monsterpunten en soorten werd uitgevoerd met een Two Way Indicator Species Analysis (TWINSpan) (Hill, 1979a). De klassifikatie werd enkel op basis van niet getransformeerde densiteitswaarden uitgevoerd gebruik makend van volgende cut levels: 0 16 32 64 128 256 1024 4096 99999. De overige opties werden standaard (default) ingevoerd. De onderscheiden twinspangroepen (clusters) zijn daarna bekeken op verschillen in abiotische omgevingsvariabelen.

Ordinatie werd uitgevoerd met behulp van een 'DEtrended CORrespondance ANALysis (DECORANA: Hill, 1979b).

Met behulp van een Multipale Discriminant Analyse (MDA) is daarna gekeken naar de geobserveerde variaties (in abiotische omgevingsvariabelen) tussen de verschillende twinspangroepen.

HOOFDSTUK 4

Resultaten

INLEIDING

Het voorkomen van estuarien macrozoöbenthos vertoont een enorme variatie zowel in de ruimte als in de tijd. Ruimtelijke patronen ontstaan onder invloed van saliniteit, stroming, sediment, waterdiepte, enz. Temporele patronen kunnen zich op korte of lange termijn voordoen, al dan niet regelmatig fluktuierend. Regelmatig fluktuerende variaties kunnen bv. optreden o.i.v. het seizoen. Trends op langere termijn kunnen ontstaan o.i.v. veranderende abiotische en biotische factoren, maar zijn ook afhankelijk van de ontwikkelingsfase en opbouw van de gemeenschap.

Bij de beschrijving van het voorkomen van het macrozoöbenthos in de Westerschelde en Beneden-Zeeschelde dient dan ook rekening gehouden te worden met twee patronen: een temporeel en een ruimtelijk patroon. Beide patronen maken de interpretatie van waargenomen verschillen zeer moeilijk. Hierbij moet uitgegaan worden van het principe dat het voorkomen van een welbepaald individu eerder funktie is van 'toevallige' gebeurtenissen, zoals het optreden van koude winters, het optreden van extreme chloriniteitsschommelingen, het optreden van hoge stroomsnelheden, het optreden van versnelde erosie- en/of sedimentatieprocessen, predatie, enz.. Abiotische omgevingsvariabelen zoals sedimentkarakteristieken, voedselaanbod, zuurstofgehalte, enz. zijn dan de randvoorwaarden die uitmaken in hoeverre een individu zich optimaal zal kunnen ontwikkelen.

De beschikbare dataset van het macrozoöbenthos van de Westerschelde en Beneden Zeeschelde laat een scheiding tussen temporele en ruimtelijke patronen niet toe, aangezien er bijna geen lange tijdsreeksen voorhanden zijn van een welbepaalde lokatie. In hoeverre het macrozoöbenthos in de Westerschelde en Beneden Zeeschelde gedurende de periode 1965-1990 veranderingen (trends of fluktuaties) heeft ondergaan is dan ook moeilijk te achterhalen. Toch zal een idee

gegeven worden van mogelijke seizoenale en meerjarige patronen.

Het groot aantal monsterlokaties, met een grote range aan abiotische factoren, laat wel toe de ruimtelijke variatie van het macrozoöbenthos in detail te bestuderen. Beperking hierbij is dat niet van alle monsterlokaties abiotische factoren voorhanden zijn. Deze ruimtelijke variatie wordt enkel a.h.v. de najaarsgegevens beschreven.

TEMPORELE PATRONEN IN HET VOORKOMEN VAN HET MACROZOÖBENTHOS

Seizoenaal patroon

Voor het bestuderen van seizoenale fluktuaties komen slechts twee monsterlokaties (bemonsterd in de periode 1978-1988) in aanmerking: één gelegen in de brakke zone op de Platen van Valkenisse en één op de grens mariene/mariene overgangszone op de Middelplaten (zie materiaal en methode). In deze periode zijn de twee monsterlokaties in het voorjaar (april) en het najaar (september) bemonsterd. Deze twee monsterlokaties zijn echter onvoldoende om een idee te krijgen van de temporele patronen die zich voordoen in het volledige studiegebied.

De resultaten van dit onderzoek zijn reeds uitgebreid behandeld in Heip et al. (1986), Boel (1988), en Janssen et al. (1988). Op beide lokaties worden duidelijke seizoenale fluktuaties vastgesteld. Zowel het aantal soorten, densiteit en biomassa zijn lager in het voorjaar dan in het najaar. Vooral na strenge winters komt haast geen benthos meer voor. Enkel na een milde winter zijn de waarden ook hoog in het voorjaar. Seizoenale fluktuaties, met hoge aantallen in het najaar t.o.v. het voorjaar, konden aangetoond worden voor *Eteone longa*, *Pygospio elegans*, *Cerastoderma edule*, *Corophium arenarium* en *Corophium volutator* op beide lokaties. Voor *Heteromastus filiformis* en *Macoma balthica* kon deze trend enkel op de Platen van Valkenisse worden vastgesteld. *Bathyporeia spec.* is dan weer het meest abundant in het voorjaar. De grootste schommelingen doen zich voor op de lokatie in de brakke zone.

Lange-termijn fluktuaties

Ondanks het feit dat over een periode van 25 jaar bemonsterd is geworden, is het niet mogelijk om met de beschikbare dataset trendanalyses uit te voeren naar eventuele wijzigingen in het voorkomen van het macrozoöbenthos in het studiegebied.

De enige twee lokaties die gedurende een langere periode (10 jaar) bemonsterd zijn, zijn de reeds hierboven beschreven lokaties op de Middelplaten en de Platen van Valkenisse (periode 1978-1988). Heip et al. (1986) en Janssen et al. (1988) stellen dat er in het algemeen geen evidente verschillen zijn van jaar tot jaar die tot een trend kunnen worden herleid. Men krijgt een beeld van een gemeenschap die bestaat uit een beperkt aantal soorten waarvan de densiteit en de onderlinge dominantieverhoudingen van jaar tot jaar door toevallige factoren worden bepaald. Toch blijkt dat de lokatie op de Middelplaten relatief stabiel is dan de lokatie in de brakke zone op de Platen van Valkenisse. Grotere schommelingen in het zoutgehalte t.h.v. de Platen van Valkenisse liggen vermoedelijk hieraan ten grondslag.

Aangezien haast geen tijdsreeksen van een welbepaalde lokatie voorhanden zijn, zou men kunnen opteren om in een aantal deelgebieden te gaan kijken in hoeverre in de loop der jaren veranderingen zijn opgetreden. Dit is gedaan voor het sublittorale gebied rond de Platen van Valkenisse (Ysebaert et al., 1990). Voor dit gebied zijn gegevens beschikbaar uit de periode 1970-1973 en uit 1989. In vergelijking met de periode 1970-1973 is de bodemfauna in de sublittorale zone van de Platen van Valkenisse in 1989 niet sterk gewijzigd. Soortensamenstelling, densiteit en biomassa zijn sterk gelijkend.

Besluit

Op basis van de beschikbare dataset kunnen geen besluiten getrokken worden naar mogelijke trends of verschuivingen in het macrozoöbenthos van de Westerschelde en Beneden Zeeschelde over de periode 1965-1990. Op de enigste twee bemonsterings-lokaties die over een decennium gevolgd zijn, vertoont het macrozoöbenthos geen duidelijke trend maar wordt zowel een grote seizoensvariatie als een grote variatie van jaar tot jaar vastgesteld.

RUIMTELIJKE VARIATIE IN HET VOORKOMEN VAN HET MACROZOÖBENTHOS

Inleiding

Bij de analyse van de ruimtelijke verspreiding van het macrozoöbenthos in de Westerschelde en Beneden Zeeschelde zijn enkel de najaarsgegevens gebruikt, zodat seizoenale invloeden uitgesloten worden.

Het **algemeen voorkomen** schetst een globaal beeld van het aanwezige macrozoöbenthos in het gehele studiegebied op basis van de beschikbare dataset. Hierbij dient rekening gehouden te worden met het feit dat de meeste bemonsteringslokaties uit de sublitorale zone komen. Het is echter belangrijk om dit voorkomen te relateren aan **abiotische omgevingsvariabelen** (chloridegehalte, diepte en de sedimentkarakteristieken mediane zandfractie, sortering en slibfractie). De beperkende faktor hierbij is echter dat slechts van een beperkt aantal monsterlokaties de sedimentkarakteristieken gekend zijn. Een **gemeenschapsanalyse**, uitgevoerd a.h.v. multivariate analysetechnieken kan een inzicht geven in de structuur van het macrozoöbenthos en de bijdrage van de verschillende abiotische omgevingsvariabelen tot de waargenomen variatie in het macrozoöbenthos. Ook hier is het gering aantal monsterlokaties waarvan sedimentkarakteristieken gekend zijn een beperkende faktor. Hiermee dient rekening te worden gehouden bij de interpretatie van de resultaten.

In deelrapport 2 wordt voor de meest voorkomende macrozoöbenthossoorten een **auto-ekologische beschrijving** gegeven.

Algemeen voorkomen van het macrozoöbenthos

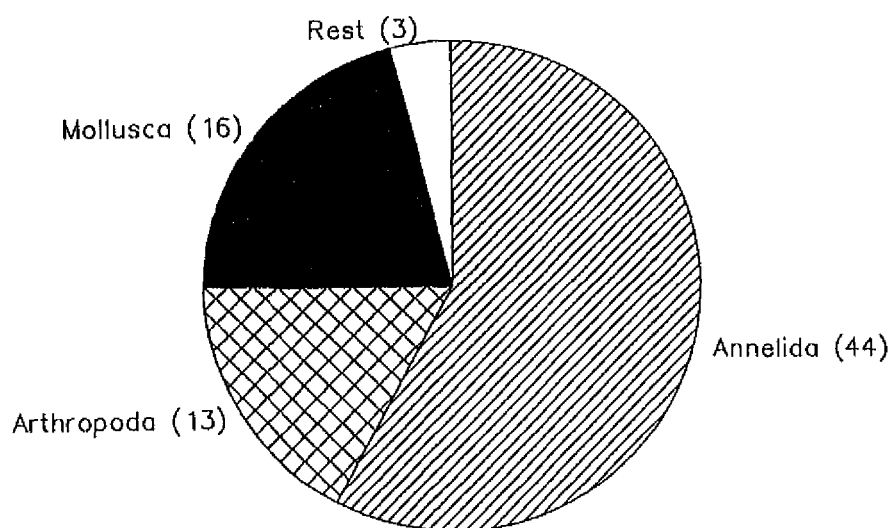
Waargenomen soorten

Tabel 8 geeft een alfabetisch overzicht van alle waargenomen macrozoöbenthossoorten over de gehele onderzoeksperiode (najaarsgegevens 1965-1990). Gemiddeld worden 3.32 ± 0.13 soorten per sample waargenomen (min: 0 soorten; max: 24 soorten).

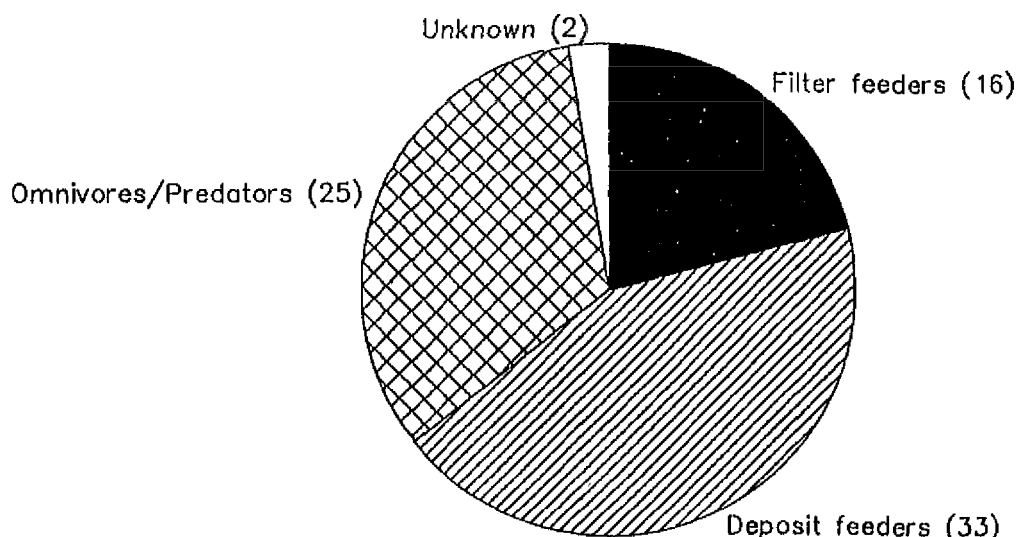
In de Westerschelde en Beneden Zeeschelde zijn 76 soorten van het macrozoöbenthos waargenomen (Fig. 25): de meeste soorten behoren tot de Annelida (44), Mollusca (16) en Arthropoda (13). Deposit feeding is de meest

voorkomende voedselopnametechniek, maar ook omnivores/predators en filter feeders komen vrij talrijk voor (Fig. 26).

De vier meest voorkomende soorten in de 921 monsters van de Westerschelde en Beneden Zee-Schelde zijn alle deposit feeders (Fig. 27): de arthropod *Bathyporeia spec.* (in 32 % van alle monsters), de annelid *Heteromastus filiformis* (28 %), de mollusk *Macoma balthica* (25 %) en de arthropod *Corophium spec.* (19 %). *Oligochaeta* komen in minstens 17 % van de monsters voor. Dit is slechts een minimum aangezien *Oligochaeta* niet mee opgenomen waren in de dataset van dr. W. Wolff. De meest voorkomende omnivoor/predator is de annelid *Nereis diversicolor* (16 %) en de meest voorkomende filter feeder is de mollusk *Cerastoderma edule* (7.5 %).



Figuur 25. Aantal waargenomen soorten per phylum in het studiegebied.



Figuur 26. Aantal waargenomen soorten per voedingstype in het studiegebied.

Tabel 8. Overzicht van alle waargenomen macrozoöbenthos-soorten in de periode 1965-1990.

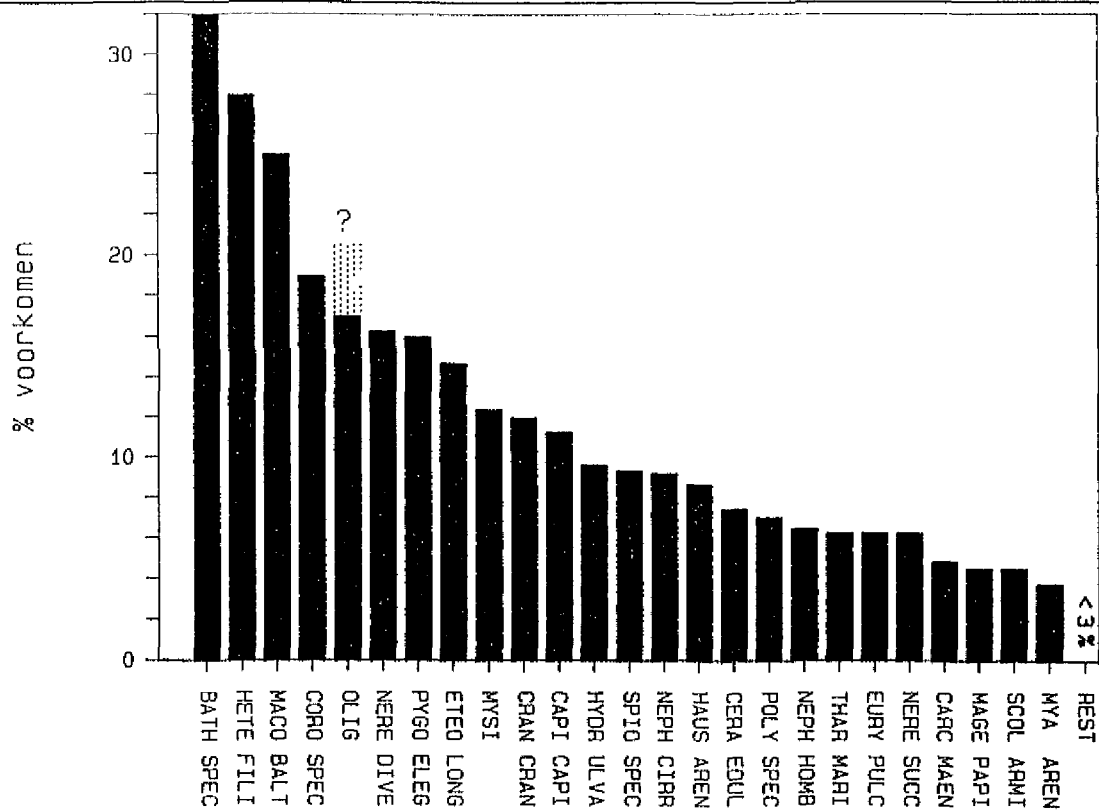
Mol = Mollusca / Ann = Annelida / Art = Arthropoda / Ech = Echinodermata /

Coe = Coelenterata

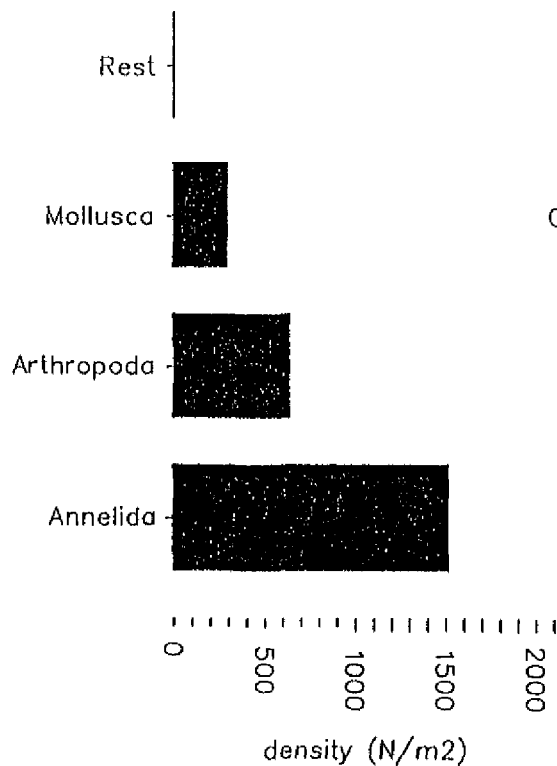
FF = filter feeder / DF = deposit feeder / P = predator / O = omnivoor

CODE	Latijnse naam	Phylum	Voedingswijze
ABRAALBA	<i>Abra alba</i>	Mol	FF
ALKMROMI	<i>Alkmaria romijni</i>	Ann	DF
AMPHJOHN	<i>Amphitrite johnstoni</i>	Ann	DF
ANAIMUCO	<i>Anaitides mucosa</i>	Ann	P
ANGUTENU	<i>Angulus tenuis</i>	Mol	DF
ARENMARI	<i>Arenicola marina</i>	Ann	DF
ASTERUBE	<i>Asterias rubens</i>	Ech	P
ATYLSWAM	<i>Atylus swammerdami</i>	Art	P
AUTOPROL	<i>Autolytus prolifer</i>	Art	P
BATHSPEC	<i>Bathyporeia spec.</i>	Art	DF
BOCCREDE	<i>Boccardia redeki</i>	Ann	FF
CAPICAPI	<i>Capitella capitata</i>	Ann	DF
CARCMAEN	<i>Carcinus maenas</i>	Art	O
CERAEDUL	<i>Cerastoderma edule</i>	Mol	FF
CORDCASP	<i>Cordylophora caspia</i>	Coe	FF
COROSPEC	<i>Corophium spec.</i>	Art	DF
CRANCRAN	<i>Crangon crangon</i>	Art	P
DULIMONA	<i>Dulichia monacanta</i>	Art	-
ENSISPEC	<i>Ensis spec.</i>	Mol	FF
ETEOLONG	<i>Eteone longa</i>	Ann	P
EUMISANG	<i>Eumida sanguinea</i>	Ann	P
EURYPULC	<i>Eurydice pulchra</i>	Art	P
GAMMSPEC	<i>Gammarus spec.</i>	Art	O
GATTCIRR	<i>Gattyana cirrosa</i>	Ann	P
HARMIMBR	<i>Harmothoe imbricata</i>	Ann	P
HARMSARS	<i>Harmothoe sarsi</i>	Ann	DF
HAUSAREN	<i>Haustorius arenarius</i>	Art	FF
HETEFILI	<i>Heteromastus filiformis</i>	Ann	DF
HYDRULVA	<i>Hydrobia ulvae</i>	Mol	DF
LANICONC	<i>Lanice conchilega</i>	Ann	DF
LEPISQUA	<i>Lepidonotus squamatus</i>	Ann	P
LITTLITT	<i>Littorina littorea</i>	Mol	DF
MACOBALT	<i>Macoma balthica</i>	Mol	DF/FF
MAGEPAPI	<i>Magelona papillicornis</i>	Ann	DF

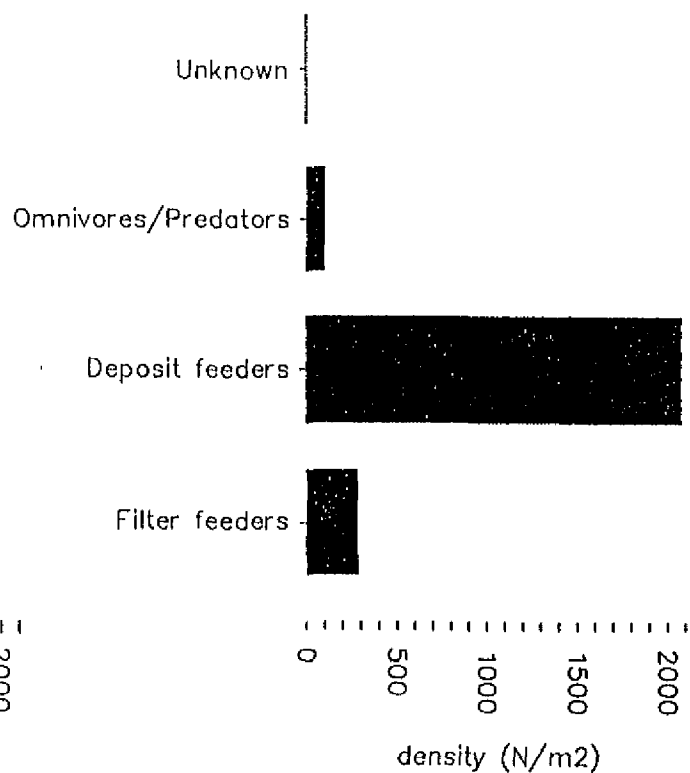
MANAAEST	Manayunkia aestuarina	Ann	FF
MICRABER	Microphthalmus aberrans	Ann	DF
MICRSIMI	Microphthalmus similis	Ann	DF
MICRSPEC	Microphthalmus spec.	Ann	DF
MONTFERR	Montacuta ferruginosa	Mol	FF
MYA AREN	Mya arenaria	Mol	FF
MYSEBIDE	Mysella bidentata	Mol	FF
MYSI	Mysidacea	Art	O
MYTIEDUL	Mytilus edulis	Mol	FF
NEME	Nemertini	Nem	P
NEPHCAEC	Nephtys caeca	Ann	P
NEPHCIRR	Nephtys cirrosa	Ann	P
NEPHHOMB	Nephtys hombergii	Ann	P
NEPHLONG	Nephtys longosetosa	Ann	P
NEPHSPEC	Nephtys spec.	Ann	P
NEREDIVE	Nereis diversicolor	Ann	O
NEREPELA	Nereis pelagica	Ann	O/DF
NERESPEC	Nereis spec.	Ann	O
NERESUCC	Nereis succinea	Ann	DF
NEREVIRE	Nereis virens	Ann	O
OLIG	Oligochaeta	Ann	DF
OPHELIMA	Ophelia limacina	Ann	DF
OPHERATK	Ophelia rathkei	Ann	DF
PARAFULG	Paraonis fulgens	Ann	DF
PECTKORE	Pectinaria koreni	Ann	DF
PETRPHOL	Petricola pholadiformis	Mol	FF
POLYSPEC	Polydora spec.	Ann	SF
PYGOELEG	Pygospio elegans	Ann	DF
RETUOBTU	Retusa obtusa	Mol	P
SCOLARMI	Scoloplos armiger	Ann	DF
SCOLFOLI	Scolecopsis foliosa	Ann	P/DF
SCOLSQUA	Scolecopsis squamata	Ann	FF/DF
SCROPLAN	Scrobicularia plana	Mol	DF/FF
SPIOBOMB	Spiophanes bombyx	Ann	DF
SPIOSPEC	Spio spec.	Ann	DF
SPISSPEC	Spisula spec.	Mol	FF
STENSPEC	Stenothoe spec.	Art	-
STRESHRU	Streblospio shrubsolii	Ann	DF
TELLSPEC	Tellina spec.	Mol	DF
THARMARI	Tharyx marioni	Ann	DF
UROTOPOSE	Urothoe poseidonis	Art	DF
UROTSPEC	Urothoe spec.	Art	DF



Figuur 27. Procentueel voorkomen van de belangrijkste soorten (op een totaal van 921 monsters).



Figuur 28. Verdeling van de gemiddelde totale dichtheid per phylum.



Figuur 29. Verdeling van de gemiddelde totale dichtheid per voedingstype.

Totale densiteit

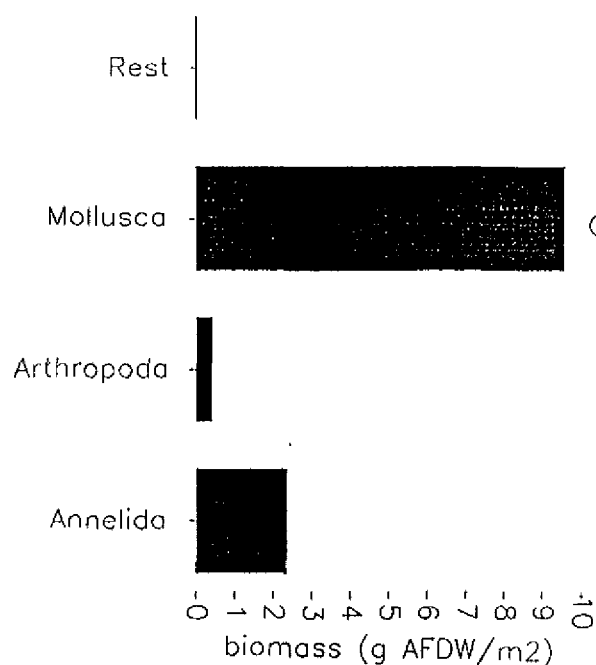
De gemiddelde totale densiteit van het macrozoöbenthos bedraagt 2469 ± 297 individuen/m² (min: 0 ind/m²; max: 92430 ind/m²).

De verdeling van de densiteit per phylum en per voedingswijze wordt gegeven in Figuren 28 en 29. De densiteit wordt voornamelijk bepaald door de deposit feeders *Heteromastus filiformis* (19 % van de totale gemiddelde densiteit), *Pygospio elegans* (16 %) en *Corophium spec.* (23 %). Deze drie soorten maken 58 % van de totale gemiddelde densiteit weer. De belangrijkste mollusk is de deposit feeder *Macoma balthica* (5 %). De belangrijkste filter feeder is *Cerastoderma edule* (3 %), de belangrijkste omnivoor/predator *Nereis diversicolor* (3 %).

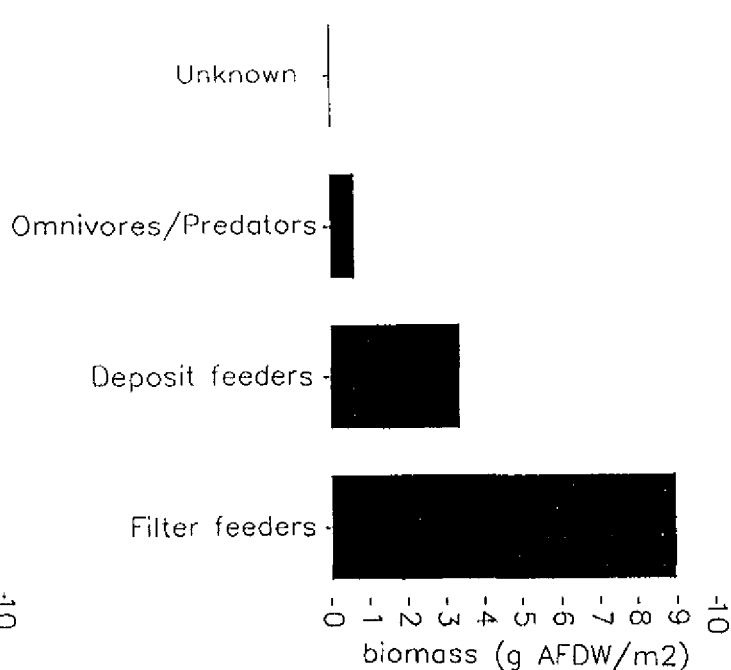
Totale biomassa

De totale biomassa van het macrozoöbenthos in de Westerschelde en Beneden Zee-Schelde bedraagt gemiddeld 12.92 ± 2.89 g AFDW/m² (min: 0 g AFDW/m²; max: 349.27 g AFDW/m²).

De verdeling van de biomassa per phylum en per voedingswijze wordt gegeven in Figuren 30 en 31. In tegenstelling tot de densiteit, wordt de gemiddelde biomassa in hoofdzaak bepaald door Mollusca (77 % van de totale gemiddelde



Figuur 30. Verdeling van de gemiddelde totale biomassa per phylum.



Figuur 31. Verdeling van de gemiddelde totale biomassa per voedingstype.

biomassa), en in mindere mate door Annelida (19 %) en Arthropoda (4 %). Naar de voedingswijze wordt de gemiddelde totale biomassa grotendeels bepaald door filter feeders (69 %). Deposit feeders vormen de tweede belangrijkste groep (26 %), terwijl omnivoren/predatoren slechts 5 % van de totale biomassa uitmaken.

De belangrijkste soort is ongetwijfeld de mollusk en filter feeder *Cerastoderma edule* die ± 70 % van de totale gemiddelde biomassa uitmaakt. Dit is zowel te verklaren door de relatief zeer hoge individuele biomassa als door het zeer abundant voorkomen van deze soort op bepaalde lokaties (zie auto-ekologie). De belangrijkste annelid en deposit feeder is *Heteromastus filiformis* met 11 % van de totale gemiddelde biomassa. Andere belangrijke soorten zijn de mollusk en deposit feeder *Macoma balthica* (6 %), de annelid en omnivoor/predator *Nereis diversicolor* (3 %), en de arthropod en deposit feeder *Corophium spec.* (2 %). Deze vijf soorten maken samen ± 92 % van de totale gemiddelde totale biomassa uit.

Tabel 9. Statistische gegevens van enkele abiotische omgevingsvariabelen.

	Mediane korrel	Sortering	Slib- fractie	Diepte	Chloride
n	545	348	454	763	912
minimum	1.34	0.03	0.00	-44.55	2.51
maximum	4.15	2.10	66.28	+1.50	16.55
mean	2.36	0.42	4.09	-7.13	9.02
S.D.	0.45	0.19	8.46	5.53	3.84
S.E. mean	0.02	0.01	0.40	0.20	0.13
skewness	0.05	3.68	3.80	-1.32	0.39
kurtosis	3.54	22.76	17.05	4.33	-1.28

*Voorkomen van het macrozoöbenthos in relatie tot abiotische omgevingsvariabelen***Abiotische omgevingsvariabelen**

De ruimtelijke spreiding van het macrozoöbenthos wordt bepaald a.h.v. de diepte (vertikale spreiding) en het chloridegehalte (horizontale verspreiding) van de monsterlokatie. Het sediment waarin het macrozoöbenthos is waargenomen wordt gekarakteriseerd door de variabelen mediane zandfractie, sortering en slibfractie. Enkele algemene statistische gegevens van deze abiotische variabelen staan in Tabel 9.

De samenhang tussen deze variabelen is gegeven in de korrelatiematrix van Tabel 10. Alle sedimentvariabelen zijn significant met elkaar gekorreleerd. Dit is te verwachten aangezien fijnere sedimenten (hoge phi-waarde) doorgaans meer slib bevatten dan meer grove sedimenten.

De mediane korrelgrootte is significant gekorreleerd met de diepte. M.a.w., in de diepere delen van het estuarium komen meer grove sedimenten voor. Dit stemt overeen met de beschikbare gegevens over de sedimenten van de Westerschelde (zie Morfologie en Ruimtelijk structuur).

Tabel 10. Kendall Tau-b korrelatie tussen de abiotische omgevingsvariabelen (voor N: zie tabel 9).

	Mediane korrel	Sortering	Slib- fractie	Diepte
Mediane korrel	\	-.10**	.45***	.20***
Sortering		\	.23***	-.04
Slibfractie			\	.05
Diepte				\

Tabel 11. Korrelatietabel (Kendall Tau-b) van biotische variabelen met abiotische omgevingsvariabelen.

signifikantniveau: * = $p < 0.005$ ** = $p < 0.001$ *** = $p < 0.0001$

NS = niet significant

	Gem. # soorten	Gem. densiteit	Gem. biomassa
Mediaan	.16 *** (545)	.19 *** (545)	.31 *** (122)
Sortering	.11 * (348)	.09 * (348)	.20 * (96)
Slibfractie	.25 *** (454)	.29 *** (454)	.07 NS (225)
Diepte	.42 *** (687)	.41 *** (687)	.42 *** (219)
Chloride	.36 *** (687)	.27 *** (687)	.12 * (225)

Tabel 12. Indeling van de verschillende abiotische omgevingsvariabelen in klassen.

Ruimtelijke spreiding	
Vertikale spreiding (diepte)	Horizontale spreiding (chloriniteit)
1: diep (< -5 m NAP)	1: marien (13-16 g Cl ⁻ /l)
2: ondiep (-2 - -5 m NAP)	2: overgang (9.5-13 g Cl ⁻ /l)
3: littoraal (> -2 m NAP)	3: brak (< 9.5 g Cl ⁻ /l)
Sedimentkarakteristieken	
Mediane zandfractie	Slibfractie
1: < 1.5 phi	1: 0-2 %
2: 1.5-2 "	2: 2-5 %
3: 2-2.5 "	3: 5-10 %
4: 2.5-3 "	4: 10-25 %
5: > 3 "	5: > 25 %

Relatie biota - abiotische omgevingsvariabelen

De biotische variabelen zijn sterk gekorreleerd met de meeste abiotische omgevingsvariabelen (Tabel 11). De diepte vertoont de meest sterke correlatie met de verschillende biotische variabelen. Daarnaast vertoont het chloridegehalte een sterke correlatie met het gemiddeld aantal soorten, terwijl slibfractie enerzijds en mediane zandfractie anderzijds sterk gekorreleerd zijn met resp. gemiddelde densiteit en gemiddelde biomassa. Sortering vertoont slechts een relatief zwakke correlatie met de biota.

De gevonden correlaties wijzen op een zeker verband tussen de biotische en abiotische variabelen. Het groeperen van de abiotische omgevingsvariabelen in een aantal klassen (Tabel 12) laat toe deze verbanden duidelijker aan te tonen.

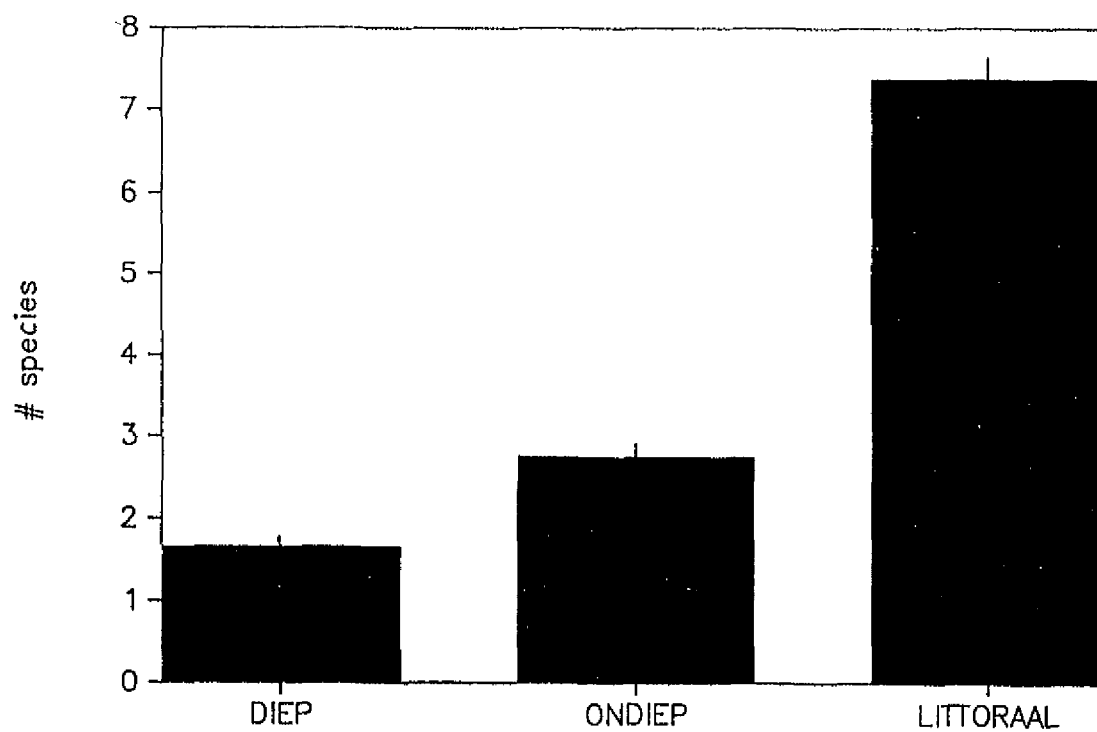
Vertikale spreiding (diepte) en horizontale spreiding (chloridegehalte) en het voorkomen van macrozoöbenthos

Figuur 32 geeft het gemiddeld aantal soorten dat per sample waargenomen werd in de diepe, ondiepe, en littorale zone. Ondanks het feit dat het totaal aantal waargenomen soorten in de drie zones nagenoeg niet verschilt (resp. 56, 52, 52 soorten) wordt gemiddeld een significant groter aantal soorten per sample waargenomen in de littorale zone t.o.v. de diepe en ondiepe zone (Tabel 13).

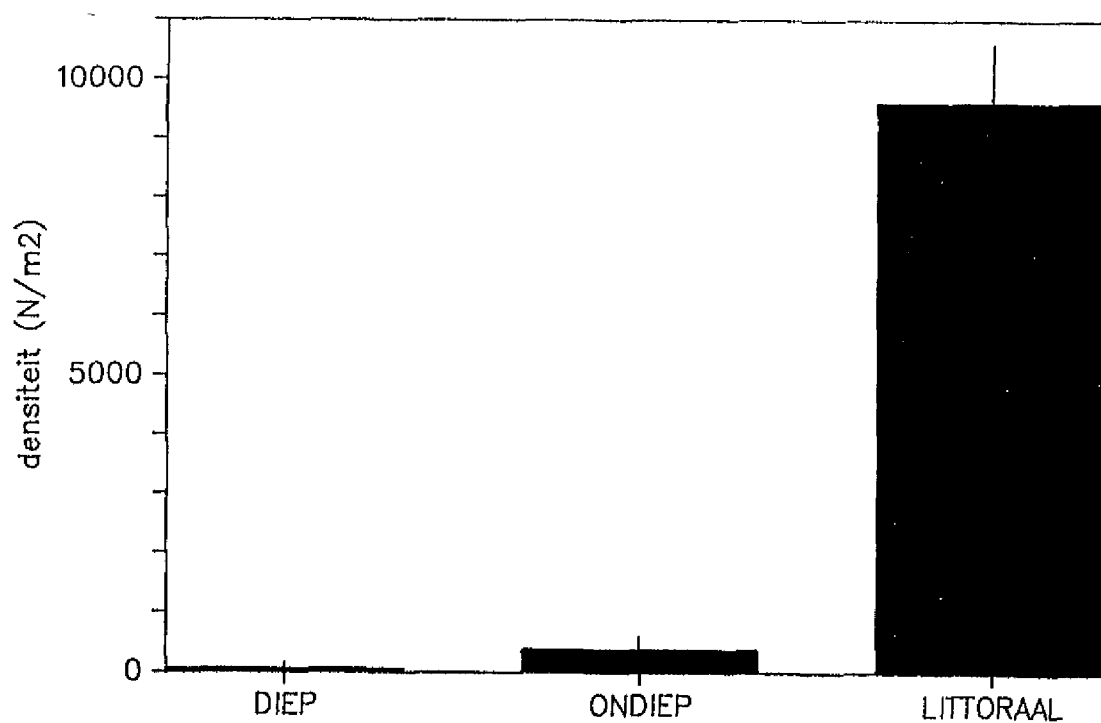
Eenzelfde tendens, met significant hogere waarden in de littorale zone t.o.v. de diepe en ondiepe zone (Tabel 13), wordt waargenomen voor de densiteit (Fig. 33) en de biomassa (Fig. 34). Van de nul-samples (monsterpunten waar geen macrozoöbenthos werd aangetroffen) bevindt veruit het grootste deel (60 %) zich in de diepe zone; 33 % komt in de ondiepe zone voor.

Tabel 13. *Kruskal-Wallis test voor diepte.*

	N	Chi ²	p-waarde
Gemiddeld # soorten	921	269	p < .000
Gemiddelde densiteit	921	315	p < .000
Gemiddelde biomassa	225	106	p < .000



Figuur 32. Gemiddeld aantal soorten per sample voor de diepe, ondiepe en littorale zone.



Figuur 33. Gemiddelde densiteit waargenomen in de diepe, ondiepe en littorale zone.

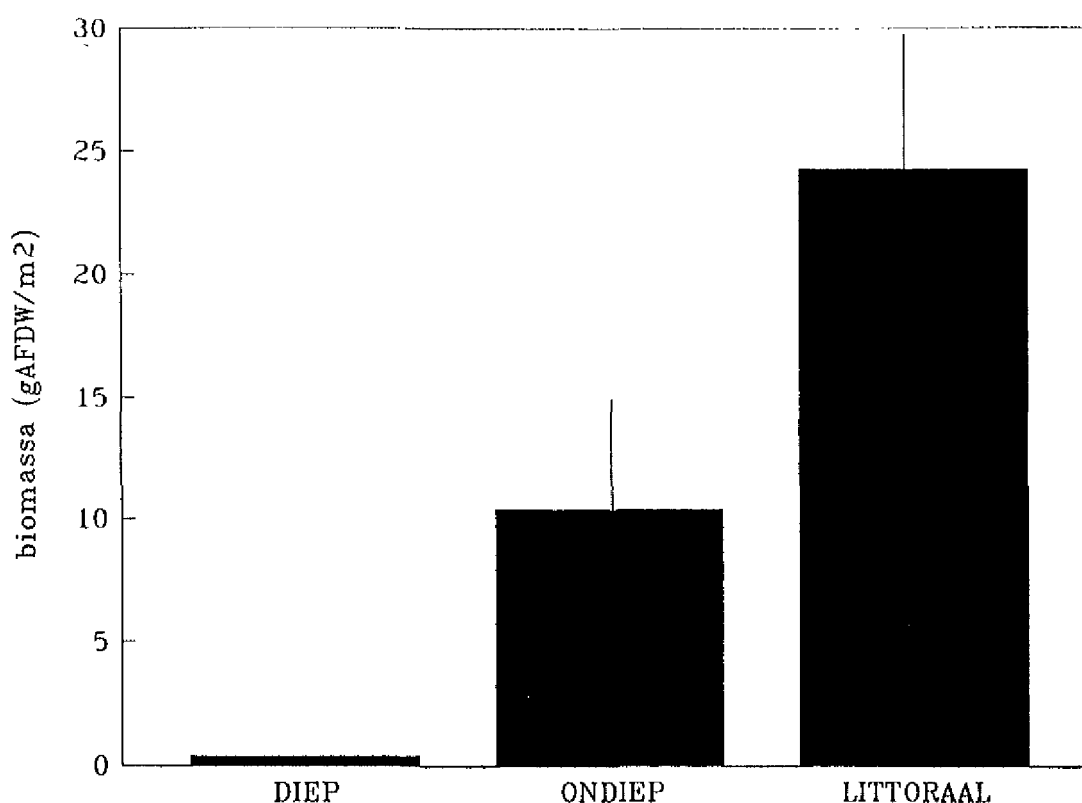
Wanneer de lokaties die zich in het Verdrongen Land van Saeftinghe bevinden, buiten beschouwing worden gelaten, dan is de afname van de densiteit van west naar oost minder uitgesproken, met in de brakke zone een densiteit van $\pm 11000 \text{ ind/m}^2$.

Van de nul-samples bevindt het grootste deel zich in het brakke gedeelte (60 %).

Tabel 14. Gemiddeld aantal soorten, gemiddelde densiteit en gemiddelde biomassa in het mariene, mariene overgangs-, en brakke gedeelte per diepe, ondiepe en littorale zone.

* = $p < 0.05$ ** = $p < 0.01$ *** = $p < 0.001$

	Marien	Mariene overgang	Brak	K-W Chi ²
Gem. # soorten				
Diep	3.8 ± 0.3	1.8 ± 0.1	1.1 ± 0.1	85***
Ondiep	6.5 ± 0.7	2.6 ± 0.4	1.8 ± 0.2	54***
Littoraal	15.1 ± 0.9	12.4 ± 1.0	5.8 ± 0.3	72***
Gem. densiteit				
Diep	95 ± 16	69 ± 24	55 ± 8	49***
Ondiep	1612 ± 560	168 ± 112	144 ± 53	36***
Littoraal	21915 ± 3974	15280 ± 2723	7362 ± 1168	42***
Gem. biomassa				
Diep	0.6 ± 0.2	0.2 ± 0.1	0.1 ± 0.1	17***
Ondiep	13 ± 7	24 ± 23	0.2 ± 0.1	9*
Littoraal	62 ± 20	24 ± 10	8.2 ± 1.4	10**



Figuur 34. Gemiddelde biomassa waargenomen in de diepe, ondiepe en littorale zone.

Bij het relateren van het voorkomen van het macrozoöbenthos aan een horizontale spreiding (chloriniteit) dient rekening gehouden te worden met de ongelijke spreiding van de monsterpunten over de diepe, ondiepe en littorale zone. Tabel 14 geeft dan ook het gemiddeld aantal soorten en de gemiddelde densiteit en biomassa voor het mariene, mariene overgangs- en brakke gedeelte per diepe, ondiepe en littorale zone. Er wordt een duidelijk significante trend vastgesteld, waarbij het mariene gedeelte van het studiegebied gekenmerkt wordt door het hoogst gemiddeld aantal soorten en de hoogste gemiddelde densiteit en biomassa terwijl in de brakke zone de laagste waarden aangetroffen worden. Deze trend is zowel in de diepe, ondiepe, als littorale zone waarneembaar, met uitzondering van de gemiddelde biomassa in de ondiepe zone. Hier wordt immers een hogere biomassa in het mariene overgangsgedeelte vastgesteld dan in het mariene gedeelte. Dit is echter te wijten aan de zeer hoge biomassa op één monsterlokatie. Zonder deze lokatie bedraagt de gemiddelde biomassa in het mariene overgangsgedeelte slechts ± 1 g AFDW/m².

Sedimentkarakteristieken en het voorkomen van macrozoöbenthos

Tabel 15 geeft het gemiddeld aantal soorten en de gemiddelde densiteit en biomassa in relatie tot de aanwezige mediane zandfractie en slibfractie in het sediment. Ondanks het feit dat de waargenomen verschillen per klasse significant zijn (Tabel 16), blijkt het effect van beide omgevingsvariabelen toch niet hetzelfde. Bij de mediane zandfractie is er een toename van zowel het gemiddeld aantal soorten als van de gemiddelde densiteit en biomassa bij het fijner worden van het sediment (hogere phi-waarden). De variatie neemt echter ook toe bij hogere phi-waarden: d.w.z. dat, ondanks de hoge gemiddelde waarde, toch ook lage waarden kunnen voorkomen. Bij de slibfractie dienen de verschillende biotische variabelen apart beschouwd te worden. Het gemiddeld aantal soorten neemt niet toe bij een toename van het slibgehalte, maar kent eerder een optimum bij 10-25 %. De variatie is echter zeer groot. Enkel bij zeer lage slibgehaltenes (0-2 %) is het gemiddeld aantal soorten laag. De gemiddelde densiteit kent, net zoals bij de

Tabel 15. Gemiddeld aantal soorten en gemiddelde densiteit en biomassa (tussen haakjes gemiddelde biomassa zonder Cerastoderma edule) in relatie tot de mediane zandfractie en de slibfractie.

	Gem. # soorten	Gem. densiteit	Gem. biomassa	
Med. zandfractie				
< 1.5 phi	0.6 ± 0.3	10 ± 4	?	
1.5 - 2 phi	1.9 ± 0.3	242 ± 134	1.9 ± 0.9	(2)
2 - 2.5 phi	2.0 ± 0.2	609 ± 235	2.1 ± 0.8	(2)
2.5 - 3 phi	3.9 ± 0.4	3307 ± 808	26.9 ± 9.6	(7)
> 3 phi	8.6 ± 0.8	17028 ± 3498	47.8 ± 20.8	(18)
Slibfractie				
0-2 %	2.3 ± 0.2	520 ± 155	13.6 ± 2.9	(2)
2-5 %	5.9 ± 0.8	5450 ± 1556	37.0 ± 14.6	(9)
5-10 %	4.5 ± 0.6	5492 ± 2176	4.5 ± 1.5	(3)
10-25 %	7.9 ± 0.8	8028 ± 2307	8.9 ± 2.5	(9)
> 25 %	6.6 ± 1.1	14569 ± 5212	48.6 ± 26.7	(22)

mediane zandfractie, een toename bij toename van het slibgehalte. Bij de gemiddelde biomassa kan geen duidelijke relatie met de slibfractie vastgesteld worden. Zowel bij lage als bij zeer hoge slibgehaltenes komen hoge biomassa's voor. Zonder de kokkel *Cerastoderma edule* is de gemiddelde biomassa bij lagere slibgehaltenes wel opmerkelijk lager.

Van de nul-samples wordt veruit het grootste deel aangetroffen in de zeer slibarme bodems.

Tabel 16. Kruskal-Wallis test voor mediane zandfractie en slibfractie.

Mediane zandfractie			
	N	Chi ²	p-waarde
Gemiddeld # soorten	545	63	p < .000
Gemiddelde densiteit	545	79	p < .000
Gemiddelde biomassa	122	35	p < .000
Slibfractie			
	N	Chi ²	p-waarde
Gemiddeld # soorten	454	88	p < .000
Gemiddelde densiteit	454	114	p < .000
Gemiddelde biomassa	125	27	p < .000

Besluit

Zowel op basis van de korrelatiematrix als op basis van de opdeling van de abiotische omgevingsvariabelen in verschillende klassen, kunnen bepaalde (signifikante) verbanden en trends aangetoond worden tussen de abiotische omgevingsvariabelen en de biotische variabelen.

Deze waarnemingen kunnen echter niet zonder meer vertaald worden naar termen zoals "hoe fijner het sediment, hoe meer soorten en hoe hoger de densiteit en de biomassa" of "hoe hoger het chloridegehalte, hoe hoger de densiteit", enz. Daarvoor zijn de variaties binnen een bepaalde klasse te groot. M.a.w., voor de

meeste abiotische omgevingsvariabelen geldt dat binnen een bepaalde range de biotische variabelen ook nog sterk kunnen schommelen.

De waargenomen grote variatie is het gevolg van het feit dat één abiotische omgevingsvariabele nooit op zich het voorkomen van macrozoöbenthos zal bepalen, maar enkel in combinatie met andere omgevingsvariabelen. In het volgende hoofdstuk wordt dan ook nader ingegaan op de vraag welke omgevingsvariabelen de opdeling in verschillende levensgemeenschappen kunnen verklaren en in welke mate deze omgevingsvariabelen bijdragen tot de waargenomen variatie. Hierbij moet men wel goed voor ogen houden dat de in deze studie gebruikte omgevingsvariabelen slechts een relatief beperkt aandeel vormen van de mogelijks beïnvloedende abiotische omgevingsvariabelen. Zo ontbreken hydrodynamische variabelen (stroomsnelheid, stabiliteit van de bodem, enz.) volledig.

Multivariate analyse: Beschrijving van de levensgemeenschappen

TWINSpan-analyse

Algemeen

De dichotome klassifikatietechniek TWINSpan vormt op basis van soortensamenstelling en -abundantie groepen (wingroepen, clusters) van op elkaar gelijkende monsterpunten ('faunal similarity'), meestal getypeerd door indicatorsoorten. Deze groepen geven een aanduiding van de verschillende voorkomende levensgemeenschappen in het studiegebied.

Omwille van methodologische redenen werd TWINSpan uitgevoerd op enerzijds de sublittorale monsterpunten, bemonsterd met de Van Veen-grijper, en anderzijds op de littorale monsterpunten, bemonsterd met de steekbuis. *Uitzondering hierop vormen de monsterpunten die in 1971 bemonsterd werden in het Verdrongen Land van Saeftinghe en omliggende slik- en plaatgebieden.* Alhoewel deze lokaties bemonsterd werden met een Van Veen-grijper zijn ze omwille van hun littorale ligging toch bij de littorale monsterpunten gerekend. De bekomen clusters uit de sublittorale en littorale monsterpunten worden wel samen besproken. Het is belangrijk te onderlijnen dat temporele patronen niet van belang zijn bij het bepalen van de verschillende onderscheiden clusters. M.a.w. wordt de dataset niet gesplitst op basis van tijdslijnen. Dit geeft eveneens aanduiding dat voor de gehele bemonsteringsperiode geen duidelijke trends kunnen aangetoond worden (zie ook temporele patronen in het voorkomen van het macrozoöbenthos).

Tabel 17. De TWINSpan-opsplitsingen met bijhorende indicatorsoorten voor de sublittorale en littorale zone.

TWINSpanANALYSE SUBLITTORALE
MONSTERPUNTENNiveau 1Division *
eigenvalue 0.67cluster 1-3
(n= 231)
*0BATH SPEC 1
MYSI 1
HAUS AREN 1cluster 4-7
(n= 238)
*1HETE FILI 1
MACO BALT 1
NEPH CIRR 1
CAPI CAPI 1Niveau 2Division *0
eigenvalue 0.60cluster 1
(n= 73)
*00MYSI 1
NEPH CIRR 1cluster 2-3
(n= 158)
*01BATH SPEC 1
HAUS AREN 1
HYDR ULVA 1Division *1
eigenvalue 0.65cluster 4-5
(n= 137)
*10HETE FILI 1
MACO BALT 1
CAPI CAPI 1
BATH SPEC 1cluster 6-7
(n= 101)
*11

NEPH CIRR 1

Niveau 3Division *01
eigenvalue 0.30cluster 2
(n= 71)
*010BATH SPEC 6
HAUS AREN 1
EURY PULC 1
MYSI 1
CRAN CRAN 1cluster 3
(n= 87)
*011

HYDR ULVA 1

Division *10
eigenvalue 0.45cluster 4
(n= 91)
*100HETE FILI 1
CAPI CAPI 1cluster 5
(n= 46)
*101MACO BALT 1
CERA EDUL 1
SPIO SPEC 1
NEPH HOMB 1Division *11
eigenvalue 0.61cluster 6
(n= 65)
*110NEPH CIRR 1
MYSI 1cluster 7
(n= 36)
*111SPIO SPEC 1
MAGE PAPI 1
NEPH LONG 1
SCOL SQUA 1

TWINSpanANALYSE LITTORALE MONSTERPUNTEN

Niveau 1Division *
eigenvalue= 0.32cluster 8-11
(n= 184)
*0CORO SPEC 3
MACO BALT 2
NERE DIVE 1cluster 12
(n= 30)
*1

BATH SPEC 1

Niveau 2Division *0
eigenvalue 0.21cluster 8-10
(n= 135)
*00cluster 11
(n= 49)
*01PYGO ELEG 5
ETEO LONG 2
CERA EDUL 1
CAPI CAPI 1
THAR MARI 1Niveau 3Division *00
eigenvalue 0.18cluster 8
(n= 59)
*000

BATH SPEC 1

cluster 9-10
(n= 76)
*001CORO SPEC 6
MACO BALT 4
NERE DIVE 3
OLIG 3
POLY SPEC 1Niveau 4Division *001
eigenvalue 0.17cluster 9
(n= 41)
*100cluster 10
(n= 35)
*101HETE FILI 7
MACO BALT 6
PYGO ELEG 4
OLIG 4
MYA AREN 2

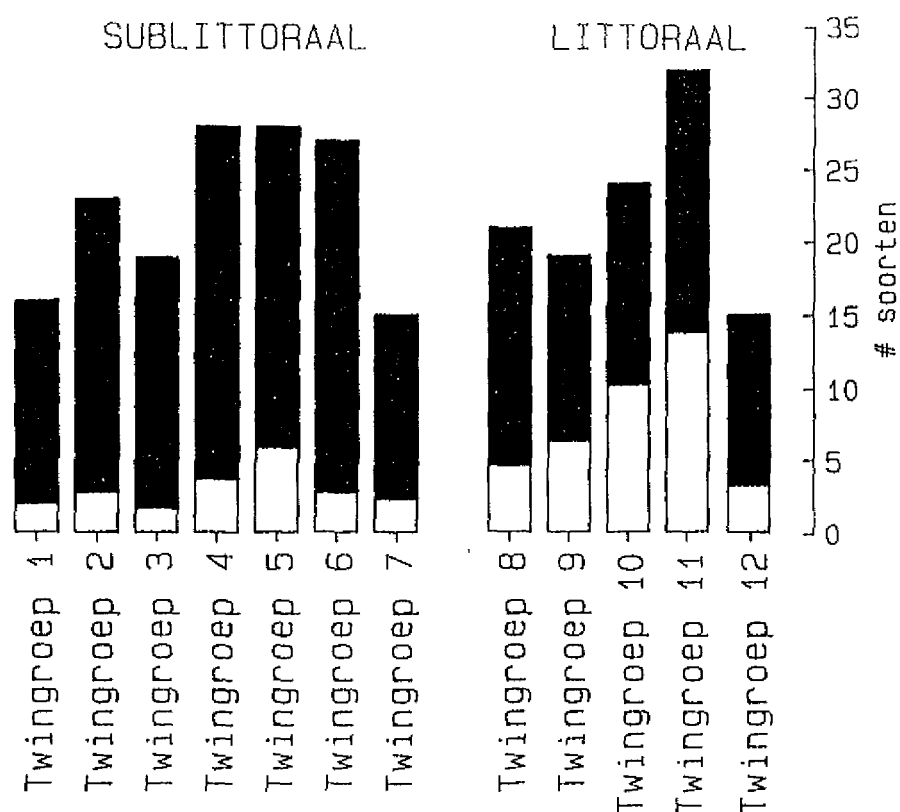
Tabel 18. Vergelijking van de onderscheiden twinspangroepen naar biotische en abiotische karakteristieken (Kruskal-Wallis H-test; χ^2 -waarde + significantieniveau: * = $p < 0.05$; *** = $p < 0.001$)

	Kruskal Wallis H-test		
	Twingroep 1-7	Twingroep 8-12	Twingroep 1-12
<i>Biota</i>			
# soorten	77***	133 ***	315 ***
Densiteit	64***	134 ***	352 ***
Biomassa	59***	23 ***	143 ***
<i>Abiota</i>			
Slibgehalte (%)	45***	46 ***	143 ***
Mediane korrelgrootte	67***	42 ***	183 ***
Sortering	22***	8 *	52 ***
Chloriniteit	157***	82 ***	301 ***
Diepte (m tov NAP)	31***	-	-

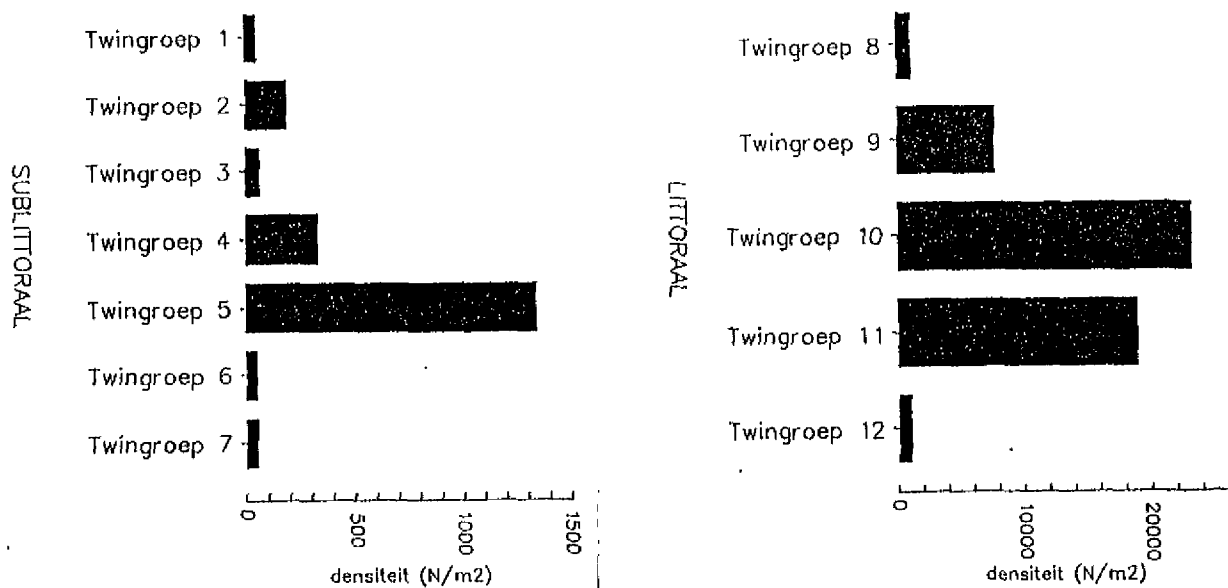
Karakterisatie van de verschillende clusters (twinspangroepen)

Tabel 18 geeft een vergelijking van de onderscheiden twinspangroepen naar biotische en abiotische karakteristieken (Kruskal-Wallis H-test). Voor de meeste karakteristieken geldt een sterk significant verschil, zowel tussen de sublitorale twinspangroepen (1-7), als tussen de litorale twinspangroepen (8-12) en alle twinspangroepen samen (1-12).

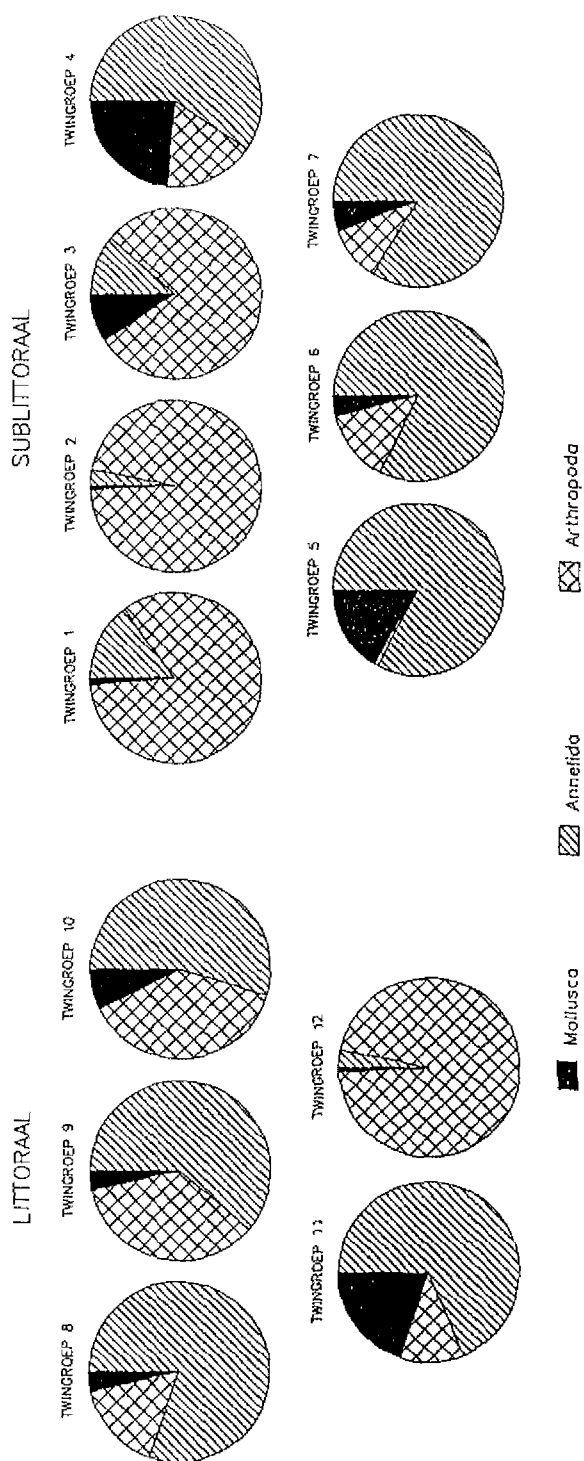
In Figuur 37 worden de verschillende twinspangroepen vergeleken naar hun gemiddeld aantal aangetroffen soorten en totaal soortenaantal. Het gemiddeld aantal aangetroffen soorten is in het algemeen lager in de sublitorale



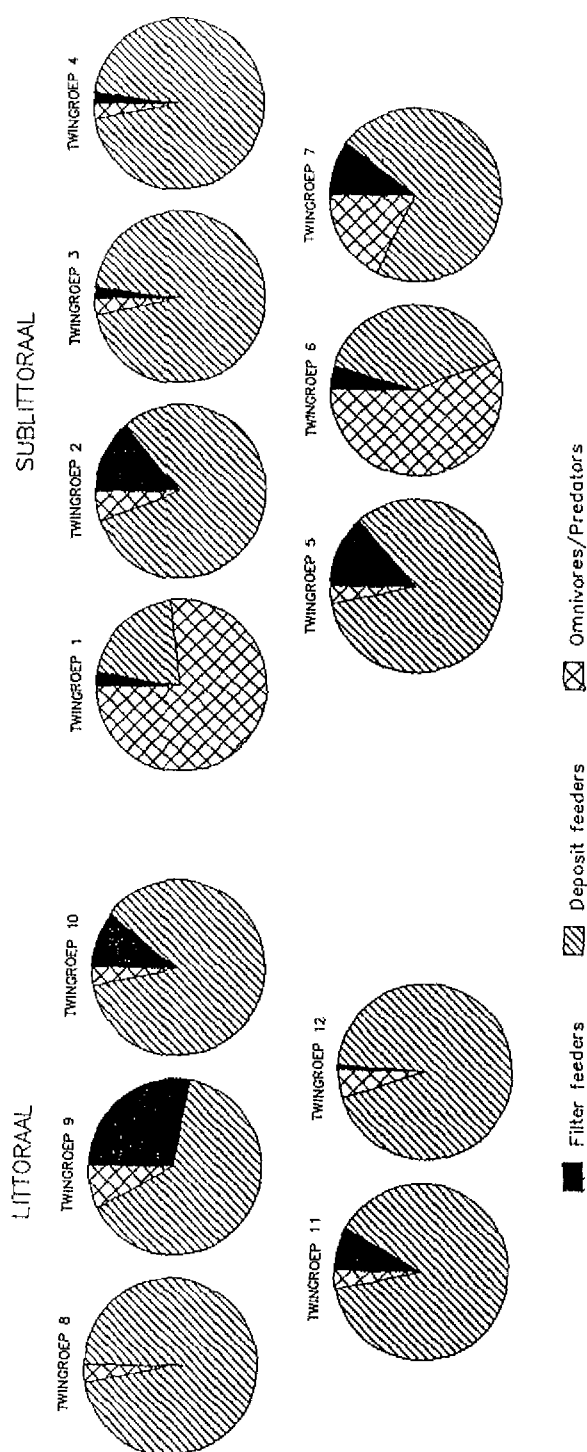
Figuur 37. Gemiddeld aantal aangetroffen soorten (wit blokje) en totaal soortenaantal per twinspangroep (sublittoraal en littoraal).



Figuur 38. Gemiddelde densiteit per twinspangroep (sublittoraal en littoraal).



Figuur 39. Verdeling (op basis van densiteit) van de verschillende taxonomische groepen over de verschillende twinspangroepen (sublit. en lit.).

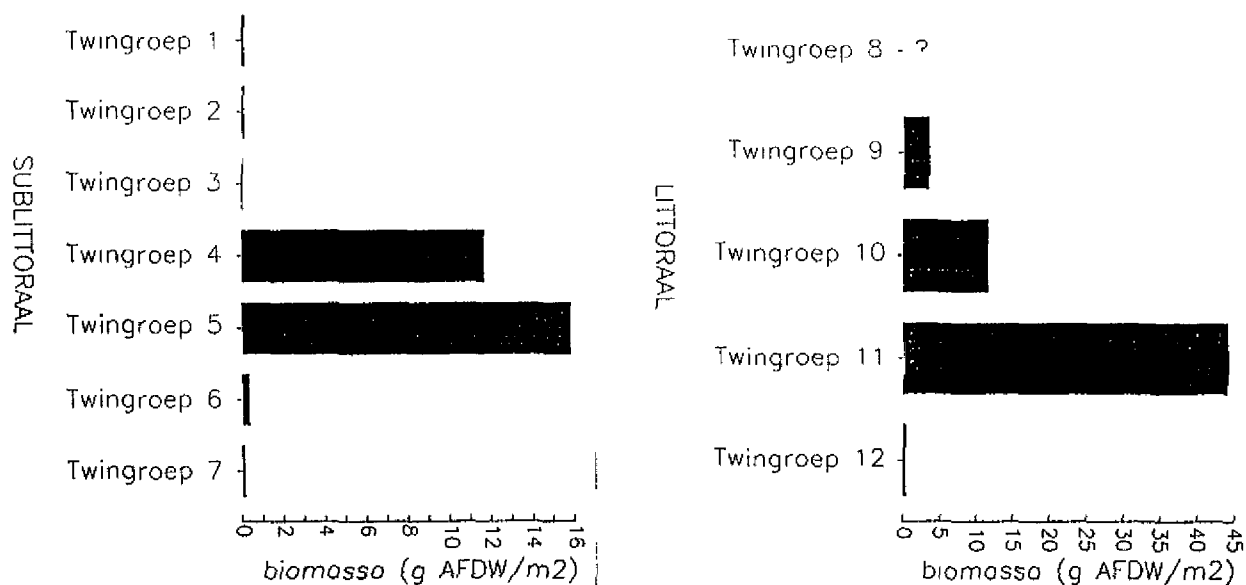


Figuur 40. Verdeling (op basis van densiteit) van de verschillende voedingsstypes over de verschillende twinspangroepen (sublit. en lit.).

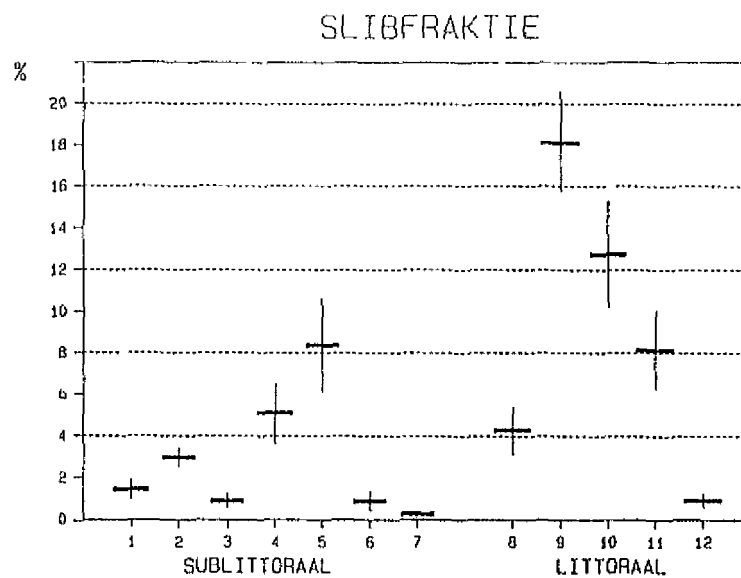
twinspangroepen dan in de littorale. Dit geldt niet voor het totaal soortenaantal. Zowel sublittoraal als littoraal komen soortenrijke twinspangroepen voor. De verdeling over de verschillende taxonomische groepen is gelijkaardig met het algemene beeld voor het gehele studiegebied: een dominantie van Annelida, gevolgd door Arthropoda en Mollusca.

In Figuur 38 worden de verschillende twinspangroepen vergeleken naar hun gemiddelde totale densiteit. De gemiddelde totale densiteit is veel lager in de sublittorale zone dan in de littorale zone. De (densiteit)verdeling over de verschillende taxonomische groepen is significant verschillend tussen de onderscheiden twinspangroepen (Fig. 39). Een onderscheid in verschillende voedingstypes is minder uitgesproken (Fig. 40). In de meeste twinspangroepen zijn deposit feeders dominant. Voor deze dominantie zijn echter verschillende soorten verantwoordelijk (zie verder).

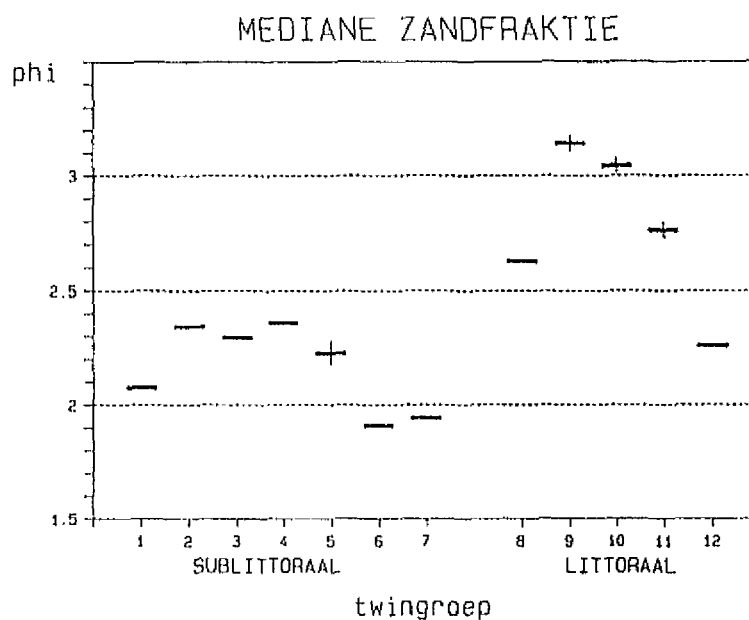
In Figuur 41 worden de verschillende twinspangroepen vergeleken naar hun gemiddelde totale biomassa. De gemiddelde totale biomassa is lager in de sublittorale zone dan in de littorale zone, hoewel er toch een duidelijke overlap bestaat tussen beide zones. Opmerking: de resultaten over de biomassa zijn gebaseerd op een veel kleiner aantal monsterpunten dan de resultaten betreffende de densiteit (zie Materiaal en Methode).



Figuur 41. Gemiddelde biomassa per twinspangroep (sublittoraal en littoraal).



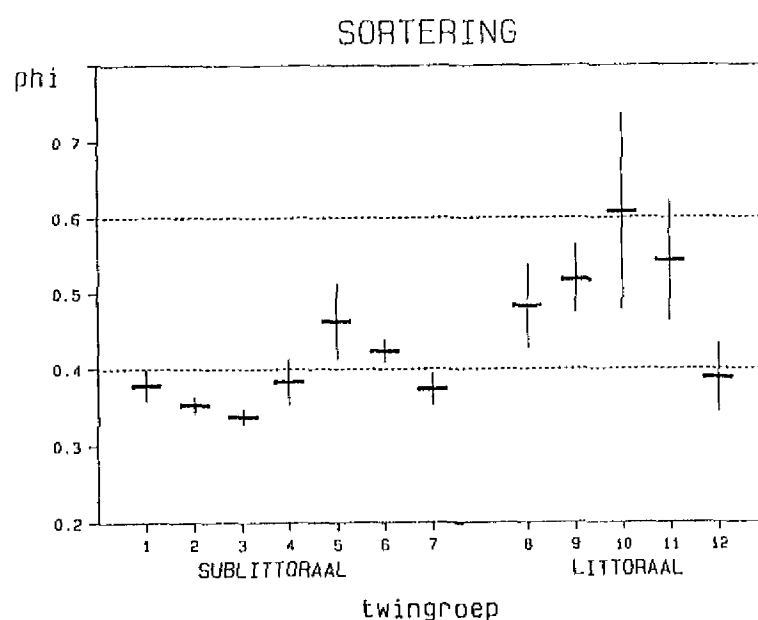
Figuur 42. Gemiddelde slibfractie ($\pm$ SE) per twinspangroep (sublittoraal en littoraal).



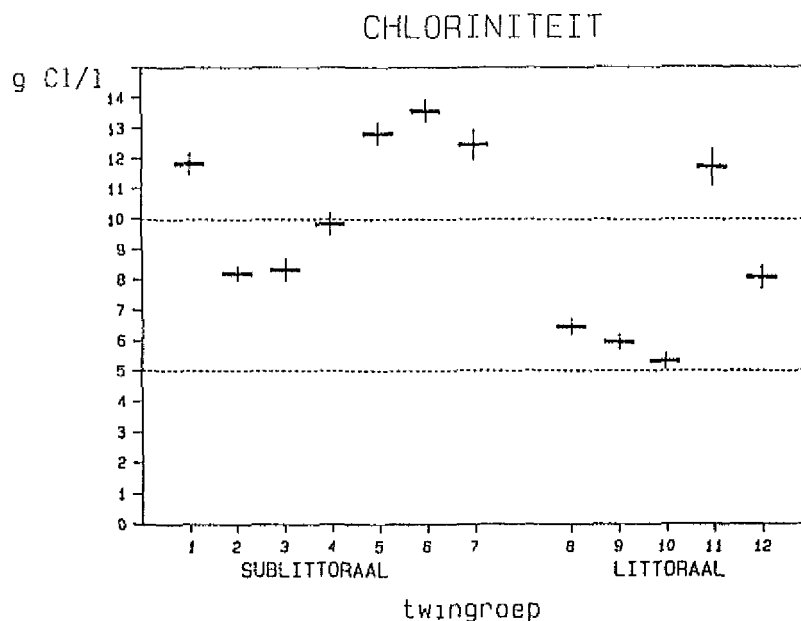
Figuur 43. Mediane zandfractie ($\pm$ SE) per twinspangroep (sublittoraal en littoraal).

De verschillende onderzochte sedimentkarakteristieken (slibgehalte, mediane korrelgrootte, en sortering) vertonen sterk significante verschillen tussen de onderscheiden twinspangroepen. Figuren 42, 43 en 44 geven de onderlinge verschillen weer. Uit deze figuren blijkt een duidelijk verschil tussen enerzijds de sublittorale twinspangroepen en anderzijds de littorale twinspangroepen. In het algemeen kan gesteld worden dat de littorale twinspangroepen een relatief slibrijker, fijner en minder goed gesorteerd sediment hebben. In Figuur 45 worden de verschillende twinspangroepen vergeleken naar hun chloridegehalte. Duidelijke verschillen bestaan er zowel binnen als tussen de sublittorale en littorale twinspangroepen.

Deze verschillen in chloridegehalte tussen de verschillende twinspangroepen komen tot uiting in de geografische verspreiding van de twinspangroepen. Figuur 46 geeft het aandeel (voorkomen) van elke twinspangroep in de mariene, mariene overgangs-, en brakke zone weer. De 7 onderscheiden sublittorale twinspangroepen komen in alle drie de zones voor maar de onderlinge verhouding is duidelijk verschillend tussen de drie zones. Opvallend bij de 5 onderscheiden littorale twinspangroepen is het voorkomen van slechts één twinspangroep (11) in de mariene zone. In de mariene overgangszone behoren de bemonsteringslokaties

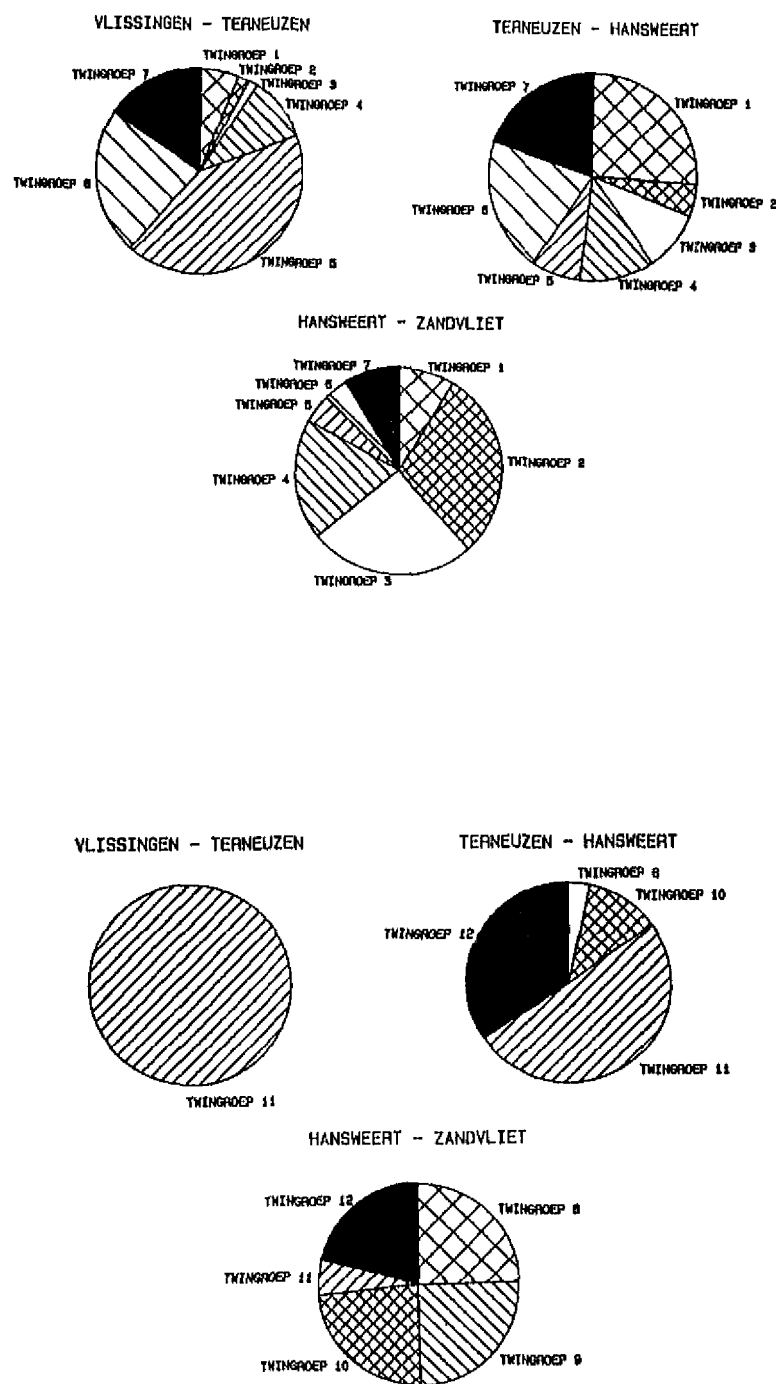


Figuur 44. Gemiddelde sortering ($\pm$ SE) per twinspangroep (sublittoraal en littoraal).



Figuur 45. Gemiddelde chloridegehalte ($\pm$ SE) per twinspangroep (sublittoraal en littoraal).

voornamelijk tot twee twinspangroepen (11 en 12), terwijl in de brakke zone een gelijkaardig aandeel wordt ingenomen door vier twinspangroepen. Twinspangroep 11 speelt hier slechts een zeer bescheiden rol. De variatie in het voorkomen van het macrozoöbenthos blijkt dus groter te zijn in de brakke zone t.o.v. de mariene zone. Dit is mogelijks te wijten aan grotere verschillen in omgevingsfactoren in de brakke zone t.o.v. de mariene zone.



Figuur 46. Aandeel van de verschillende twinspangroepen (A/ sublittorale twinspangroepen; B/ littorale twinspangroepen) in de marlene, marlene overgangs- en brakke zone.

Hierna volgt een beschrijving per twinspangroep.

SUBLITTORAAL

Groep 1 omvat 73 monsterpunten met als TWINSPAN-indicatorsoorten *Mysidacea* en *Nephtys cirrosa*. Deze groep vormt een typische, soortenarme levensgemeenschap met een dominantie van hyperbenthische en zeer mobiele Arthropoda behorende tot de *Mysidacea*. *Mysidacea* worden dan ook in 90 % van de monsterpunten waargenomen. Andere, minder frekwent voorkomende, maar eveneens zeer mobiele, Arthropoda zijn *Bathyporeia spec.* (32 %) en *Eurydice pulchra* (20 %). Annelida komen minder frekwent voor. De belangrijkste zijn *Nephtys cirrosa* (15 %), *Spio spec.* (15 %) en *Magelona papillicornis* (8 %). Mollusca komen nagenoeg niet voor.

De gemiddelde densiteit is zeer laag ($< 55 \text{ ind/m}^2$) en wordt voor 85 % bepaald door Arthropoda, waarvan *Mysidacea* 66 % voor hun rekening nemen. De gemiddelde biomassa is laag ($< 1 \text{ g AFDW/m}^2$). Deze levensgemeenschap wordt gekenmerkt door omnivoren.

Deze levensgemeenschap treffen we aan verspreid over het gehele studiegebied. Het zoutgehalte in deze twinspangroep kent dan ook een zeer grote spreiding. De verspreiding van deze twinspangroep situeert zich voornamelijk in de diepe sublittorale zone: 75 % van de monsterpunten komt dieper dan 5 m NAP voor. Het sediment waarin deze levensgemeenschap wordt aangetroffen bestaat uit middelmatig fijne, goed gesorteerde zanden met een laag slibgehalte ($< 2 \%$).

Groep 2 omvat 71 monsterpunten met als belangrijkste TWINSPAN-indicatorsoorten *Bathyporeia spec.* en *Haustorius arenarius*. Deze groep vormt, net als twinspangroep 1, een typische levensgemeenschap van mobiele Arthropoda/Amphipoda, maar de soortensamenstelling is verschillend. *Bathyporeia spec.* en *Haustorius arenarius* komen in resp. 100 % en 72 % van de monsterpunten voor. Andere, minder frekwent voorkomende maar eveneens zeer mobiele Arthropoda zijn *Mysidacea* (27 %) en *Eurydice pulchra* (21 %). Zowel Annelida als Mollusca komen nauwelijks voor. Deze twinspangroep is soortenrijker dan twinspangroep 1.

De gemiddelde densiteit is laag ($\pm 190 \text{ ind/m}^2$) maar beduidend hoger dan in twinspangroep 1 en wordt voor 96 % bepaald door Arthropoda, waarvan *Bathyporeia spec.* 78 % voor zijn rekening neemt. De gemiddelde biomassa van deze levensgemeenschap is zeer laag ($< 0.1 \text{ g AFDW/m}^2$). Deze levensgemeenschap wordt, in tegenstelling tot twinspangroep 1, gekenmerkt door deposit feeders.

Deze levensgemeenschap is zeer kenmerkend voor het Valkenisse-gebied in de brakke zone. In de mariene zone komt deze levensgemeenschap minder frekwent voor. In de Beneden Zeeschelde is ze zo goed als ontbrekend. Het gemiddelde chloridegehalte van deze levensgemeenschap situeert zich dan ook rond de 8 g Cl⁻/l. De verticale verspreiding van deze levensgemeenschap beslaat zowel de diepe als de ondiepe sublittorale zone. Het sediment waarin deze levensgemeenschap wordt aangetroffen bestaat uit middelmatig fijne tot fijne, zeer goed gesorteerde zanden met een relatief laag slibgehalte (< 4 %). Toch is in vergelijking met twinspangroep 1 het sediment fijner en slibrijker.

Groep 3 omvat 87 monsterpunten zonder uitgesproken TWINSPAN-indicatorsoorten. Deze groep vormt, net als twinspangroepen 1 en 2, een typische levensgemeenschap van mobiele Arthropoda/Amphipoda. Deze groep is het meest gelijkend op twinspangroep 2 (uitgesproken dominantie van *Bathyporeia spec.*), met als opvallendste verschil het nagenoeg ontbreken van *Haustorius arenarius* en het daarentegen relatief frekwent voorkomen van *Hydrobia ulvae* (Mollusca) in twinspangroep 3. Deze twinspangroep is eveneens soortenarmer dan twinspangroep 2 en het gemiddeld aantal soorten per monsterpunt is zeer laag. De enigste frekwent voorkomende soort is *Bathyporeia spec.* (in 93 % van de monsterpunten). *Hydrobia ulvae* komt in 26 % van de monsterpunten voor. De overige soorten worden in < 10 % van de monsterpunten waargenomen.

De gemiddelde densiteit is zeer laag (68 ind/m²) en wordt voor 80 % bepaald door Arthropoda, en waarvan *Bathyporeia spec.* 77 % voor zijn rekening neemt. De gemiddelde biomassa is zeer laag (± 0.01 g AFDW/m²). Deze levensgemeenschap wordt, net als twinspangroep 2, gekenmerkt door deposit feeders.

Deze levensgemeenschap is net als twinspangroep 2 kenmerkend voor het Valkenisse-gebied in de brakke zone, hoewel ze ook in de andere deelgebieden van het studiegebied voorkomt. Het gemiddelde chloridegehalte van deze levensgemeenschap situeert zich net als twinspangroep 2 rond de 8 g Cl⁻/l. De verticale verspreiding van deze levensgemeenschap situeert zich zowel in de diepe als in de ondiepe sublittorale zone. Het sediment waarin deze levensgemeenschap wordt aangetroffen bestaat uit middelmatig fijne tot fijne, zeer goed gesorteerde zanden met een zeer laag slibgehalte (< 1 %). Dit zeer laag slibgehalte kan de oorzaak zijn van de relatief 'armere' levensgemeenschap t.o.v. de gelijkende twinspangroep 2.

Groep 4 omvat 91 monsterpunten met als TWINSPAN-indicatorsoorten *Heteromastus filiformis* en *Capitella capitata*. Deze groep vormt, in tegenstelling tot de eerste drie twinspangroepen, een relatief 'rijkere' levensgemeenschap met een dominantie van sessiele Annelida. De twee meest voorkomende soorten zijn de tot de zelfde familie behorende *Heteromastus filiformis* en *Capitella capitata*. Beide soorten komen in resp. 79 % en 39 % van de monsterpunten voor. Van de andere taxonomische groepen zijn *Macoma balthica* (Mollusca) en *Bathyporeia spec.* (Arthropoda) en *Corophium spec.* (Arthropoda) de meest voorkomende met resp. 20, 30 en 18 %.

De gemiddelde densiteit is relatief hoog voor de sublittorale zone met 333 ind/m². Hiervan hebben Annelida het grootste aandeel, maar ook Arthropoda (*Bathyporeia spec.*) en Mollusca (*Hydrobia ulvae* en *Macoma balthica*) vormen een relatief belangrijk aandeel. De gemiddelde biomassa is relatief gezien zeer hoog: 11.66 g AFDW/m². Dit is echter te wijten aan een éénmalige hoge biomassa van *Cerastoderma edule* (276 g AFDW/m²), een soort die niet kenmerkend is voor deze levensgemeenschap aangezien ze slechts in 4 % van de monsterpunten is waargenomen en slechts 1 % van de gemiddelde totale densiteit uitmaakt. Zonder dit monsterpunt bedraagt de gemiddelde biomassa slechts 0.6 g AFDW/m² waarvan *Heteromastus filiformis* en *Macoma balthica* het grootste deel uitmaken. Er kan dan ook gesteld worden dat zowel wat betreft het voorkomen, als wat betreft de densiteit en de biomassa, deze levensgemeenschap gekenmerkt wordt door deposit feeders.

Deze levensgemeenschap wordt verspreid over het volledige studiegebied waargenomen, van de monding tot in de Beneden Zeeschelde. Het gemiddelde chloridegehalte van deze levensgemeenschap situeert zich intermediair t.o.v. de andere twinspangroepen en bedraagt ± 10 g Cl⁻/l. De verticale verspreiding van deze levensgemeenschap situeert zich voornamelijk in de diepe sublittorale zone: 70 % van de monsterpunten komt dieper dan 5 m NAP voor en 47 % zelfs dieper dan 10 m NAP. Het sediment waarin deze levensgemeenschap wordt aangetroffen bestaat uit fijne, goed gesorteerde zanden met een relatief hoog slibgehalte (± 5 %).

Deze gemeenschap vormt samen met de levensgemeenschap van twinspangroep 1 de enigste levensgemeenschappen die verspreid over het volledige studiegebied voorkomen. Beide levensgemeenschappen zijn kenmerkend voor de diepere zone en verschillen tussen beide zijn het gevolg van een fijner en slibrijker sediment in twinspangroep 4 t.o.v. een meer grof en slibarm sediment in twinspangroep 1.

Groep 5 omvat 46 monsterpunten met als TWINSPAN-indicatorsoorten *Macoma balthica*, *Cerastoderma edule*, *Nephtys hombergii*, en *Spio spec.*. Deze groep vormt de meest soortenrijke (zowel wat betreft het totaal aantal waargenomen soorten als het gemiddeld aantal soorten per monsterpunt) levensgemeenschap in de sublittorale zone van het studiegebied. Deze levensgemeenschap wordt gekenmerkt door een dominantie van Annelida, maar ook Mollusca zijn relatief goed vertegenwoordigd. Arthropoda komen minder frekwent voor. De meest voorkomende soort is *Macoma balthica* (Mollusca) die in 85 % van de monsterpunten is waargenomen. Een andere belangrijke Mollusca is *Cerastoderma edule* die in 30 % van de monsterpunten wordt waargenomen. De belangrijkste Annelida zijn *Nephtys hombergii* (50 %), *Heteromastus filiformis* (46 %), *Spio spec.* (37 %), en *Tharyx marioni* (35 %). De belangrijkste Arthropoda is *Bathyporeia spec.* (22 %). De gemiddelde densiteit is veruit het hoogst binnen de sublittorale zone met 1340 ind/m². Hiervan nemen de Annelida *Tharyx marioni* en *Heteromastus filiformis* 54 % voor hun rekening. De Mollusca *Cerastoderma edule* en *Macoma balthica* hebben resp. een aandeel van 13 % en 5 %. De densiteit wordt dus overwegend bepaald door deposit feeders. De gemiddelde biomassa is eveneens relatief hoog met 15.78 g AFDW/m², waarvan 88 % afkomstig is van *Cerastoderma edule*. Het is dan ook de enigste sublittorale levensgemeenschap waar de biomassa bepaald wordt door filter feeders (zie ook opmerking groep 4).

Deze levensgemeenschap is kenmerkend voor de mariene en mariene overgangszone, hoewel ze ook sporadisch meer stroomopwaarts voorkomt. 85 % van de monsterlokaties situeren zich ten westen van Hansweert. 60 % van de monsterlokaties komen voor ten westen van Terneuzen. Het gemiddelde chloridegehalte van deze levensgemeenschap is dan ook relatief hoog (± 13 g Cl⁻/l). De verticale verspreiding van deze levensgemeenschap situeert zich voornamelijk in de ondiepe sublittorale zone met een voorkeur voor de zone -2 m NAP. Het sediment waarin deze levensgemeenschap wordt aangetroffen bestaat uit fijne, relatief goed gesorteerde zanden met een hoog slibgehalte (± 8 %). Deze gemeenschap is dan ook kenmerkend voor de meest fijne en slibrijke sedimenten in de sublittorale zone.

Groep 6 omvat 65 monsterpunten met als TWINSPAN-indicatorsoorten *Nephtys cirrosa* en *Mysidacea*. Deze groep wordt gekenmerkt door een relatief soortenrijke levensgemeenschap (gedomineerd door Annelida), maar slechts enkele soorten zijn veel voorkomend. Veruit de meest voorkomende soort is *Nephtys cirrosa* die in 86 % van de monsterpunten voorkomt. *Spio spec.* komt in

14 % van de monsterpunten voor. De meest voorkomende Arthropoda zijn *Mysidacea* (26 %). Alle overige soorten komen in < 10 % van de monsterpunten voor. De gemiddelde densiteit is zeer laag met 49 ind/m². Hiervan neemt *Nephtys cirrosa* 40 % voor zijn rekening. De gemiddelde biomassa is laag met 0.34 g AFDW/m². Zowel het voorkomen, als de densiteit en de biomassa, wordt binnen deze levensgemeenschap in hoofdzaak gekenmerkt door omnivoren/predatoren (*Nephtys cirrosa* en *Mysidacea*).

Deze levensgemeenschap is kenmerkend voor de mariene en mariene overgangszone, hoewel ze ook sporadisch meer stroomopwaarts voorkomt. Het gemiddelde chloridegehalte van deze levensgemeenschap is dan ook hoog (± 13.5 g Cl⁻/l). De verticale verspreiding van deze levensgemeenschap situeert zich voornamelijk in de diepe sublittorale zone: 72 % van de monsterpunten komt dieper dan 5 m NAP voor. Het sediment waarin deze levensgemeenschap wordt aangetroffen bestaat uit middelmatig fijne, relatief goed gesorteerde zanden met een zeer laag slibgehalte (< 1 %). Deze gemeenschap is samen met de levensgemeenschap van twinspangroep 7 kenmerkend voor de relatief meest groffe en slibarme sedimenten in de sublittorale zone.

Groep 7 omvat 36 monsterpunten met als TWINSPAN-indicatorsoorten *Spio spec.* en *Magelona papillicornis*, *Scolelepis squamata* en *Nephtys longosetosa*. Deze groep vormt een zeer soortenarme levensgemeenschap met slechts enkele frekwent voorkomende soorten. De belangrijkste voorkomende soorten zijn *Spio spec.* en *Magelona papillicornis* die in resp. 67 % en 47 % van de monsterpunten voorkomen. Minder frekwent voorkomend zijn *Nephtys longosetosa* (22 %), *Nephtys cirrosa* (22 %) en *Scolelepis squamata* (17 %). Alle andere soorten komen in < 10 % van de monsterpunten voor. Zowel Arthropoda als Mollusca komen nauwelijks voor. De gemiddelde densiteit is zeer laag: 53 ind/m². Hiervan nemen *Magelona papillicornis* en *Spio spec.* 62 % voor hun rekening. De gemiddelde biomassa is zeer laag met 0.11 g AFDW/m². Zowel het voorkomen, als de densiteit en de biomassa, wordt binnen deze levensgemeenschap in hoofdzaak gekenmerkt door deposit feeders (*Magelona papillicornis* en *Spio spec.*).

Deze levensgemeenschap is kenmerkend voor de mariene en mariene overgangszone, hoewel ze ook tot in de brakke zone voorkomt. Het gemiddelde chloridegehalte van deze levensgemeenschap is dan ook relatief hoog (± 12.5 g Cl⁻/l). De verticale verspreiding van deze levensgemeenschap situeert zich zowel in de diepe als de ondiepe sublittorale zone. Het sediment waarin deze levensgemeenschap wordt aangetroffen bestaat uit middelmatig fijne, relatief goed

gesorteerde zanden met een zeer laag slibgehalte ($< 0.5\%$). Deze gemeenschap is samen met de levensgemeenschap van twinspangroep 6 kenmerkend voor de relatief meest groffe en slibarme sedimenten in de sublittorale zone.

LITTORAAL

Groep 8 omvat 59 monsterpunten zonder uitgesproken TWINSPAN-indicatorsoort. Het is een relatief diverse levensgemeenschap zonder uitgesproken indicatorsoorten. De meest voorkomende soorten zijn *Heteromastus filiformis* (64 %), *Corophium spec.* (56 %), *Macoma balthica* (53 %), *Nereis diversicolor* (53 %) en *Pygospio elegans* (42 %). De gemiddelde densiteit is relatief laag voor de littorale zone: 1172 ind/m^2 . *Heteromastus filiformis* neemt hiervan 65 % voor zijn rekening. Er zijn te weinig data beschikbaar om een idee te hebben van de gemiddelde biomassa. Deze levensgemeenschap wordt gekenmerkt door een dominantie van deposit feeders.

Deze levensgemeenschap is kenmerkend voor de brakke zone, en met name voor Saeftinghe en het Valkenisse-gebied. Het gemiddelde chloridegehalte van deze levensgemeenschap is dan ook laag ($\pm 6.5 \text{ g Cl}^-/\text{l}$). Het sediment waarin deze levensgemeenschap wordt aangetroffen bestaat uit fijne, relatief goed gesorteerde zanden met een laag slibgehalte ($\pm 4\%$).

Deze levensgemeenschap kan beschouwd worden als een 'verarmde' versie van de levensgemeenschap die in twinspangroep 10 wordt aangetroffen. De soortensamenstelling en dominantie zijn in beide twinspangroepen gelijkaardig maar zowel het voorkomen als de densiteit en biomassa zijn vele malen lager in twinspangroep 8. De oorzaak ligt hoogstwaarschijnlijk in het feit dat het sediment in twinspangroep 8 relatief groffer en veel slibarmer is (zie verder).

Groep 9 omvat 41 monsterpunten met als TWINSPAN-indicatorsoorten *Corophium spec.* en *Nereis diversicolor*. Andere belangrijke soorten zijn *Macoma balthica* en *Heteromastus filiformis*. Deze groep vormt een relatief soortenarme levensgemeenschap (codominantie Annelida/Arthropoda) met een klein aantal zeer abundant voorkomende soorten: *Corophium spec.* (95 %), *Nereis diversicolor* (90 %), *Macoma balthica* (85 %) en *Heteromastus filiformis* (61 %). De gemiddelde densiteit is relatief hoog met 7734 ind/m^2 . *Corophium spec.* en *Oligochaeta* nemen hiervan resp. 35 % en 22 % voor hun rekening. Twee andere soorten, *Manayunkia aestuarina* en *Boccardia redeki*, hebben eveneens een belangrijk

aandeel tot de gemiddelde densiteit met resp. 12% en 15 %. Deze beide soorten komen echter sporadisch voor, maar wel in zeer grote aantallen (tot 50000 ind/m²). De gemiddelde biomassa bedraagt 3.6 g AFDW/m². De belangrijkste soorten die bijdragen tot deze biomassa zijn *Corophium spec.* (38 %), *Nereis diversicolor* (27 %) en *Oligochaeta* (22 %). Deze levensgemeenschap wordt gekenmerkt door een dominantie van deposit feeders.

Deze levensgemeenschap is kenmerkend voor de brakke zone, en met name voor Saeftinghe, het Valkenisse-gebied en de Beneden Zeeschelde. Het gemiddelde chloridegehalte van deze levensgemeenschap is dan ook laag (± 6 g Cl⁻/l). Het sediment waarin deze levensgemeenschap voorkomt wordt gekenmerkt door een slecht gesorteerd sediment met een zeer fijne mediane zandfractie waardoor het sediment, net als twinspangroep 10, gekatalogeerd kan worden als slib. Deze levensgemeenschap is dan ook typisch voor de meest fijne en slibrijke sedimenten.

Deze levensgemeenschap kan, net als twinspangroep 8, beschouwd worden als een 'verarmde' versie van de levensgemeenschap die in twinspangroep 10 wordt aangetroffen. De soortensamenstelling en dominantie zijn in beide twinspangroepen gelijkaardig maar zowel het voorkomen als de densiteit en biomassa zijn vele malen lager in twinspangroep 9. Daar waar de oorzaak voor deze verarmde levensgemeenschap in twinspangroep 8 vermoedelijk te wijten is aan het relatief groffe en slibarme sediment, is dit in twinspangroep 9 vermoedelijk te wijten aan een te slibrijk sediment. Hierdoor kunnen een aantal soorten niet optimaal voorkomen (zie verder).

Groep 10 omvat 35 monsterpunten met als TWINSPAN-indicatorsoorten *Heteromastus filliformis*, *Macoma balthica*, *Pygospio elegans* en *Oligochaeta*. Andere belangrijke soorten zijn *Corophium spec.* en *Nereis diversicolor*. Deze groep vormt een relatief soortenrijke levensgemeenschap (codominantie Anneldia/Arthropoda) met een gemiddeld groot aantal soorten per monsterpunt. Een aantal soorten komt zeer abundant voor: *Macoma balthica* (97 %), *Pygospio elegans* (97 %), *Corophium spec.* (97 %), *Oligochaeta* (91 %), *Heteromastus filliformis* (89 %) en *Nereis diversicolor* (89 %).

De gemiddelde densiteit is zeer hoog met 23106 ind/m². De belangrijkste bijdrage tot de gemiddelde densiteit wordt gevormd door *Corophium spec.* (38 %), *Heteromastus filliformis* (22 %), en *Pygospio elegans* (17 %). De gemiddelde biomassa is opmerkelijk hoger dan in twinspangroep 8 en 9: 11.74 g AFDW/m². De belangrijkste soorten die bijdragen tot deze biomassa zijn *Heteromastus*

filiformis (37 %), *Corophium spec.* (27 %), *Nereis diversicolor* (18 %) en *Macoma balthica* (14 %). Deze levensgemeenschap wordt gekenmerkt door een dominantie van deposit feeders.

Deze levensgemeenschap is kenmerkend voor de brakke zone van het studiegebied, met inbegrip van de Beneden Zeeschelde. Dit komt tot uiting in het zeer lage chloridegehalte dat deze levensgemeenschap kenmerkt (5.5 g Cl⁻/l). Het sediment waarin deze levensgemeenschap voorkomt wordt gekenmerkt door een zeer fijne mediane zandfractie waardoor het sediment, net als twinspangroep 9, gekatalogeerd kan worden als slib. Het is een slecht gesorteerd sediment. Deze levensgemeenschap is dan ook typisch voor zeer fijne en slibrijke sedimenten. Deze levensgemeenschap is de meest gediversifiëerde die in de brakke zone van het studiegebied voorkomt.

Groep 11 omvat 49 monsterpunten met als TWINSPAN-indicatorsoorten *Pygospio elegans*, *Eteone longa*, *Cerastoderma edule*, *Capitella capitata* en *Tharyx marioni*. Andere belangrijke soorten zijn *Macoma balthica*, *Heteromastus filiformis*, en *Oligochaeta*. Deze groep vormt een zeer soortenrijke levensgemeenschap met een gemiddeld groot aantal soorten per monsterpunt. Een groot aantal soorten komt zeer abundant voor met als belangrijkste: *Macoma balthica* (98 %), *Eteone longa* (94 %), *Pygospio elegans* (92 %), *Heteromastus filiformis* (88 %), *Cerastoderma edule* (78 %), *Nereis diversicolor* (78 %), *Corophium spec.* (76 %), *Oligochaeta* (74 %), enz. De gemiddelde densiteit is zeer hoog met 18900 ind/m². De belangrijkste bijdrage tot de gemiddelde densiteit wordt gevormd door *Pygospio elegans* (22 %), *Heteromastus filiformis* (19 %), *Oligochaeta* (16 %) en *Corophium spec.* (10 %). *Macoma balthica* en *Cerastoderma edule* maken beide 6 % van de gemiddelde densiteit uit. De gemiddelde biomassa, kenmerkend voor deze levensgemeenschap, is veruit de hoogste die in het studiegebied voorkomt: 44.18 g AFDW/m². Veruit het grootste aandeel in deze hoge biomassa heeft de filter feeder *Cerastoderma edule* (67 %). Andere belangrijke soorten zijn *Heteromastus filiformis* (14 %) en *Macoma balthica* (8 %). Het is dan ook de enige littorale levensgemeenschap waar de biomassa bepaald wordt door filter feeders (*Cerastoderma edule*).

Deze levensgemeenschap is de enige onderscheiden littorale levensgemeenschap die kenmerkend is voor de mariene en mariene overgangszone, hoewel ze ook in de brakke zone sporadisch voorkomt: 78 % van de monsterpunten komt ten westen van Hansweert voor en 65 % ten westen van Terneuzen. Dit komt tot uiting in een gemiddeld veel hoger chloridegehalte (± 11.5

g Cl^-/l) dan in de andere twinspangroepen. De monsterpunten situeren zich meer bepaald op sommige delen van de Hooge Platen, de Middelplaten en de Rug van Baarland, en op de slikken van Paulinaschor, t.h.v. Hoofdplaat en Nummer Een, enz. Het sediment waarin deze levensgemeenschap wordt aangetroffen bestaat uit fijne, slecht gesorteerde zanden met een relatief hoog slibgehalte ($\pm 8\%$).

Deze levensgemeenschap is de meest gediversifiëerde die in de mariene en mariene overgangszone van het studiegebied voorkomt. Zowel wat betreft soortenaantal, als wat betreft biomassa, is deze gemeenschap beduidend meer ontwikkeld dan de 'rijkste' gemeenschap in de brakke zone (twinspangroep 10).

Groep 12 omvat 30 monsterpunten met als TWINSPAN-indicatorsoort *Bathyporeia spec.*. Deze groep vormt een zeer soortenarme levensgemeenschap die gekenmerkt wordt door mobiele Arthropoda. De enige veel voorkomende soort is de amphipood *Bathyporeia spec.* die in 97 % van de monsterpunten voorkomt. De gemiddelde densiteit is dan ook zeer laag voor de littorale zone: 1068 ind/m². Hiervan neemt *Bathyporeia spec.* 90 % voor zijn rekening. De gemiddelde biomassa is zeer laag met 0.33 g AFDW/m². Hiervan neemt *Bathyporeia spec.* 47 % voor zijn rekening.

Deze levensgemeenschap wordt verspreid over het volledige studiegebied waargenomen. De meeste monsterlokaties situeren zich op de Platen van Valkenisse en in Saeftinghe. De monsterlokaties gelegen op de Platen van Ossenissee Oost en de Plaat van Everingen zijn ook in deze twinspangroep ingedeeld. Het gemiddelde chloridegehalte van deze levensgemeenschap situeert zich intermediair t.o.v. de andere twinspangroepen en bedraagt ± 8.5 g Cl^-/l . Deze levensgemeenschap is kenmerkend voor relatief minder fijne, goed gesorteerde sedimenten met een zeer laag slibgehalte ($\pm 1\%$).

Besluit

De resultaten van een TWINSPAN-analyse tonen duidelijk aan dat verschillende levensgemeenschappen in het studiegebied kunnen onderscheiden worden welke een grote variatie in soortensamenstelling, densiteit, en biomassa vertonen. Tevens blijkt dat deze verschillen overeenkomen met een duidelijke variatie in abiotische omgevingsvariabelen. Zowel de verschillende sedimentkarakteristieken (mediane zandfractie, slibgehalte en sortering) als het chloridegehalte lijken in belangrijke mate de waargenomen verschillen te bepalen. Welke van deze omgevingsvariabelen nu de grootste impact hebben op de

waargenomen verschillen is aan de hand van de twinspan-analyse niet nader te bepalen.

In het algemeen zijn de sublittorale twinspangroepen veel armer dan de littorale. Toch kan moeilijk gesteld worden dat het hier gaat om allemaal verschillende levensgemeenschappen. De 7 onderscheiden sublittorale en de 5 onderscheiden littorale twinspangroepen kunnen ondergebracht worden in 4 verschillende types levensgemeenschappen. Drie ervan komen zowel sublittoraal als littoraal voor, één ervan is typisch voor de sublittorale zone.

Een eerste levensgemeenschap wordt gekenmerkt door mobiele Arthropoda met als meest karakteristieke soort *Bathyporeia spec.*. De meest 'arme' monsterpunten van deze levensgemeenschap bestaan enkel uit epibentische soorten behorend tot de *Mysidacea*. Andere typische soorten voor deze levensgemeenschap zijn *Haustorius arenarius* en *Eurydice pulchra*. Annelida zijn zeldzaam en Mollusca zeer zeldzaam. Het is een zeer soortenarme levensgemeenschap en zowel de gemiddelde densiteit als de gemiddelde biomassa zijn zeer laag. Deze levensgemeenschap is de meest voorkomende in de sublittorale zone (twinspangroepen 1, 2 en 3), terwijl ze in de littorale zone (twinspangroep 12) in beperktere mate voorkomt. Ze komt verspreid over het gehele studiegebied voor, met een optimum in de brakke zone t.h.v. het Valkenisse-gebied. Deze levensgemeenschap is geassocieerd met een relatief zandige, goed gesorteerde bodem met een laag slibgehalte.

Een tweede levensgemeenschap wordt gekenmerkt door een dominantie van sessiele Annelida en Arthropoda. De belangrijkste soorten zijn de Annelida *Heteromastus filiformis*, *Nereis diversicolor*, *Pygospio elegans*, en *Capitella capitata*, en de Arthropoda *Corophium spec.*. De enigste belangrijke Mollusca is *Macoma balthica*. Het is een relatief soortenrijke levensgemeenschap met een zeer hoge gemiddelde densiteit en relatief hoge biomassa. Deze levensgemeenschap situeert zich voornamelijk in de brakke zone en is het meest voorkomend in de littorale zone (twinspangroepen 8, 9 en 10), hoewel ze ook vertegenwoordigd is in de sublittorale zone (twinspangroep 4). Deze levensgemeenschap is geassocieerd met een slibrijk en slecht gesorteerd sediment. Deze levensgemeenschap komt optimaal voor bij fijne zanden met een hoog slibgehalte, terwijl zowel meer slibarme als zeer slibrijke sedimenten minder goede levensomstandigheden zijn voor de meeste van deze soorten.

Een derde levensgemeenschap wordt gekenmerkt door een dominantie van sessiele Annelida en Mollusca. De belangrijkste soorten zijn de Annelida *Pygospio elegans*, *Heteromastus filiformis*, *Tharyx marioni*, *Nephtys hombergii*, *Eteone longa*,

enz. en de Mollusca *Macoma balthica* en *Cerastoderma edule*. Het is een zeer soortenrijke levensgemeenschap met een zeer hoge gemiddelde densiteit en biomassa. Deze levensgemeenschap situeert zich voornamelijk in de mariene en mariene overgangszone en is het meest voorkomend in de littorale zone (twinspangroep 11). In de sublittorale zone (twinspangroep 5) komt ze voor op ondiepe plaatsen grenzend aan platen (Hooge Platen) en slikken. Deze levensgemeenschap is geassocieerd met fijne sedimenten met een relatief hoog slibgehalte.

Een vierde levensgemeenschap wordt gekenmerkt door een dominantie van over het algemeen mobiele Annelida. De belangrijkste soorten zijn *Nephtys cirrosa*, *Magelona papillicornis*, *Spio spec.*, *Scolelepis squamata*, *Nephtys longosetosa*, enz. Arthropoda zijn minder algemeen (*Mysidacea*), en Mollusca komen nagenoeg niet voor. Het is een relatief soortenarme levensgemeenschap met een lage gemiddelde densiteit en biomassa. Deze levensgemeenschap situeert zich voornamelijk in de mariene en mariene overgangszone en is typisch voor de diepe sublittorale zone (twinspangroepen 6 en 7). Deze levensgemeenschap is geassocieerd met zeer zandige sedimenten met een zeer laag slibgehalte.

Men mag hierbij niet uit het oog verliezen dat een groot deel van de monsterpunten (24 %) geen macrozoöbenthos bevat. Deze monsterpunten kunnen als een bijkomende "gemeenschap" beschouwd worden. Deze "gemeenschap" situeert zich voornamelijk in de brakke zone, en meer bepaald in de Beneden Zeeschelde. Het gemiddelde chloridegehalte is dan ook zeer laag: 6.5 ± 0.2 g Cl⁻ /l. 95 % van de monsterpunten komen in de sublittorale zone voor, en meer bepaald in de diepe sublittorale zone (60 %). Deze "gemeenschap" is geassocieerd met relatief zandige sedimenten met een zeer laag slibgehalte (gemiddeld 0.8 ± 0.1 %).

Ordinatie

Een ordinatie is uitgevoerd gebruik makend van een 'Detrended Correspondence analysis' (DCA). DCA is een modifikatie van 'Reciprocal Averaging ordination'. Enkel de eerste twee assen worden verder beschouwd (Tabel 19).

De monsterpunten, voorgesteld in een ordinatieruimte op basis van de eerste twee assen, vertonen een grote ruimtelijke spreiding op beide assen. De verschillende TWINSPAN groepen vertonen echter geen duidelijk gescheiden groepen in de ordinatie. Er is daarentegen een grote overlap.

Tabel 19. Eigenwaarden van de DCA-assen voor de sublittorale en littorale monsterpunten.

SUBLITTORAAL				
	1	2	3	4
	0.873	0.658	0.528	0.44
LITTORAAL				
	1	2	3	4
	0.696	0.48	0.272	0.216

Hoewel de ordinatieassen niet noodzakelijk een weerspiegeling van een bepaalde omgevingsvariabele dienen te zijn, kunnen de assen toch gekorreleerd worden met de verschillende abiotische omgevingsvariabelen. Kendall Tau-b korrelaties zijn berekend tussen de scores van de monsterpunten op de twee ordinatieassen en de bij eenzelfde monsterpunt horende omgevingsvariabelen (Tabel 20).

Tabel 20. Kendall Tau-b korrelatie-koëfficiënten tussen abiotische omgevingsvariabelen en de scores van de monsterpunten op de eerste twee DCA assen. (signifikantieniveau ° = $p < 0.05$ °° = $p < 0.01$ °°° = $p < 0.001$)

	AS 1	AS 2
SUBLITTORAAL		
Diepte	0.06 °	-0.02
Mediane korrel	0.03	-0.38 °°°
Sortering	-0.13 °°	0.16 °°
Slibfraktie	-0.09 °	-0.17 °°°
Chloridegehalte	-0.13 °°°	0.41 °°°
LITTORAAL		
Mediane korrel	-0.40 °°°	-0.21 °°°
Sortering	-0.28 °°°	0.02
Slibfraktie	0.38 °°°	-0.18 °°
Chloridegehalte	0.11 °°	0.27 °°°

Ondanks de dikwijls lage korrelatiecoëfficiënten zijn de meeste abiotische omgevingsvariabelen significant gekorreleerd met beide assen.

In de sublittorale zone worden hoog-signifikante korrelaties met as 1 waargenomen wat betreft chloridegehalte, terwijl as 2 sterke korrelaties vertoont met zowel de mediane korrelgrootte als met het zoutgehalte.

In de littorale zone worden sterke significante korrelaties met as 1 waargenomen wat betreft de verschillende sedimentkarakteristieken (mediane korrelgrootte, slibfractie en sortering), terwijl as 2 een sterke significante korrelatie heeft met het chloridegehalte.

Diskriminant analyse (MDA)

Algemeen

Een Multiple Discriminant Analyse werd uitgevoerd om te bepalen in hoeverre abiotische omgevingsvariabelen (diepte, chloride, en sedimentkarakteristieken) de opdeling in de verschillende twinspangroepen kunnen verklaren en in welke mate de verschillende abiotische omgevingsvariabelen bijdragen tot deze opdeling. MDA werd uitgevoerd afzonderlijk voor de sublittorale en littorale twinspangroepen. Voor de MDA van de sublittorale twinspangroepen werd gebruik gemaakt van de variabelen diepte (loglog getransformeerd), chloridegehalte, slibfractie en mediane zandfractie. Hierbij dient wel opgemerkt te worden dat enkel de mediane zandfractie een min of meer normale verdeling vertoont. De overige variabelen zijn, zelfs na transformatie, niet normaal verdeeld. Voor de MDA van de littorale twinspangroepen werd gebruik gemaakt van de variabelen chloridegehalte (log getransformeerd), slibfractie (log getransformeerd), en mediane zandfractie. Alle variabelen benaderen de normaalverdeling. Nogmaals dient opgemerkt te worden dat niet voor alle monsterlokaties alle abiota aanwezig waren waardoor slechts met een beperkte dataset kon gewerkt worden. Deze analyse kan dan ook slechts als richtingaangevend beschouwd worden.

MDA sublittorale twinspangroepen

De resultaten van de MDA uitgevoerd op de sublittorale twinspangroepen staan weergegeven in Tabel 21. De discriminant functies I en II dragen resp. voor 87.8 % en 11.2 % (samen nagenoeg 100 %) bij tot de opsplitsing tussen de verschillende groepen. De χ^2 -test is enkel voor de eerste functie hoog significant (Tabel 21). De 'standardized discriminant function coefficients' (SDFC) duiden de

relatieve bijdrage van de verschillende abiotische variabelen in het berekenen van de discriminant scores van elke functie aan. Deze coëfficiënten geven een maat voor de relatieve belangrijkheid van de verschillende abiotische variabelen bij het discrimineren tussen de verschillende groepen. Op discriminant functie I heeft het chloridegehalte veruit de hoogste SDFC. Op discriminant functie II is het de slibfractie die de hoogste SDFC's heeft. M.a.w., volgens de MDA is het in eerste instantie het chloridegehalte dat de opsplitsing in de verschillende sublittorale twinspangroepen verklaart, maar ook de slibfractie speelt een rol. De bijdrage van de andere abiotische omgevingsvariabelen is kleiner.

Tabel 21. Multiple Discriminant Analyse van enkele abiotische omgevingsvariabelen tussen de sublittorale twinspangroepen.

Discriminant function	I	II
Percent of separation	87.8	11.2
Cumulative % of separation	87.8	99.0
Test of significance (* = $p < 0.001$)		
Chi ² -value	131.2*	20.4
Degrees of Freedom	25	15
Standardized discriminant function coefficients		
	I	II
Chloridegehalte	<u>1.049</u>	0.379
Slibfractie	-0.289	<u>0.912</u>
Mediane zandfractie	0.226	0.175
Diepte (log log)	0.262	0.016

Tabel 22 geeft een beeld van de voorspellingen op basis van de MDA, uitgezet tegen de twinspangroep waartoe het monster in werkelijkheid behoort. In 41 % van de gevallen bleek de voorspelling juist te zijn. M.a.w., slechts een relatief klein deel van de variatie is bepaald op basis van de beschikbare abiotische factoren.

Tabel 22. De voorspellingen op basis van MDA, uitgezet tegen de (sublittorale) twinspangroep, waartoe het monster in werkelijkheid behoort. De goede voorspellingen staan op de diagonaal (vet gedrukt).

Twinspangroep	1	2	3	4	5	6	7	Totaal
1	5	9	6	0	0	11	0	31
2	3	27	16	0	0	2	0	48
3	8	5	24	0	0	3	0	40
4	2	7	16	0	1	0	0	26
5	2	3	0	0	1	1	0	7
6	0	1	0	0	0	19	0	20
7	9	0	0	0	0	5	0	14

MDA littorale twinspangroepen

De resultaten van de MDA uitgevoerd op de littorale twinspangroepen staan weergegeven in Tabel 23. De discriminant funkties I en II dragen resp. voor 74.4 % en 25.4 % (samen nagenoeg 100 %) bij tot de opsplitsing tussen de verschillende groepen. De χ^2 -test is voor deze beide funkties dan ook hoog significant (Tabel 23). De 'standardized discriminant function coefficients' (SDFC) duiden de relatieve bijdrage van de verschillende abiotische variabelen in het berekenen van de discriminant scores van elke funktie aan. Deze coëfficiënten worden algemeen gebruikt als een maat voor de relatieve belangrijkheid van de verschillende abiotische variabelen bij het discrimineren tussen de verschillende groepen. Op discriminant funktie I heeft het chloridegehalte veruit de hoogste SDFC. Op discriminant funktie II is het de slibfractie die de hoogste SDFC's heeft. M.a.w.,

volgens de MDA is het in eerste instantie het chloridegehalte dat de opsplitsing in de verschillende littorale twinspangroepen verklaart, maar ook de slibfractie speelt een significante rol. De bijdrage van de mediane zandfractie is eerder klein.

Tabel 23. Multiple Discriminant Analyse van enkele abiotische omgevingsvariabelen tussen de littorale twinspangroepen.

Discriminant function	I	II	III
Percent of separation	74.4	25.4	1.86
Cumulative % of separation	74.4	99.8	100
Test of significance (* = $p < 0.001$)			
Chi ² -value	134.5*	42.4*	0.4
Degrees of Freedom	12	6	2

Standardized discriminant function coefficients			
	I	II	III
Chloridegehalte (log)	<u>0.835</u>	0.555	-0.012
Slibfractie (log)	-0.386	<u>0.682</u>	1.121
Mediane zandfractie	-0.254	0.238	-0.872

Tabel 24 geeft een beeld van de voorspellingen op basis van de MDA, uitgezet tegen de twinspangroep waartoe het monster in werkelijkheid behoort. In 68 % van de gevallen bleek de voorspelling juist te zijn. Dit is relatief hoog in vergelijking tot de sublittorale twinspangroepen. De voorspelling is met name zeer goed voor de twinspangroepen 8, 9 en 11 en minder nauwkeurig voor de twinspangroepen 10 en 12.

Tabel 24. De voorspellingen op basis van MDA, uitgezet tegen de (littorale) twinspangroep, waartoe het monster in werkelijkheid behoort. De goede voorspellingen staan op de diagonaal (vet gedrukt).

Twinspangroep	8	9	10	11	12	Totaal
8	15	3	0	3	2	23
9	4	19	1	0	1	24
10	1	8	3	0	0	12
11	4	0	0	28	0	34
12	3	0	0	2	5	10

Besluit

De resultaten van de Multiple Discriminant Analyse laten toe de opdeling van de verschillende twinspangroepen nader te analyseren. De verschillen tussen de littorale twinspangroepen kunnen relatief goed verklaard worden door verschillen in abiotische omgevingsvariabelen. Het chloridegehalte, en in mindere mate de slibfractie, hebben een significante bijdrage tot de waargenomen opdeling. De verschillen tussen de sublittorale twinspangroepen zijn minder goed te verklaren a.h.v. de beschikbare abiotische omgevingsvariabelen. Enkel het chloridegehalte levert een significante bijdrage tot de opdeling in sublittorale twinspangroepen. Het chloridegehalte blijkt dus zowel in de sublittorale als in de littorale zone dé determinerende faktor te zijn die het voorkomen van het macrozoöbenthos bepaalt. In de sublittorale zone blijken sedimentkarakteristieken van minder belang bij het bepalen van het voorkomen van macrozoöbenthos. Dit is vermoedelijk het gevolg van de relatief geringe variatie binnen deze variabelen. Deze variatie is veel groter in de littorale zone. Dit verklaart het belang van de slibfractie, en in mindere mate van de mediane zandfractie, in de littorale zone. De diepte is vermoedelijk van weinig belang in de sublittorale zone. De diepte is echter wel bepalend voor het verschil tussen sublittorale en littorale zone (zie relatie biota-abiota). Deze resultaten komen overeen met de twinspananalyse. Aangezien niet alle variatie kan verklaard worden, moeten er nog andere factoren zijn die het voorkomen van het macrozoöbenthos bepalen. Met name in de sublittorale zone moeten andere factoren (hydrodynamische ?) een meer bepalende rol spelen.

HOOFDSTUK 5

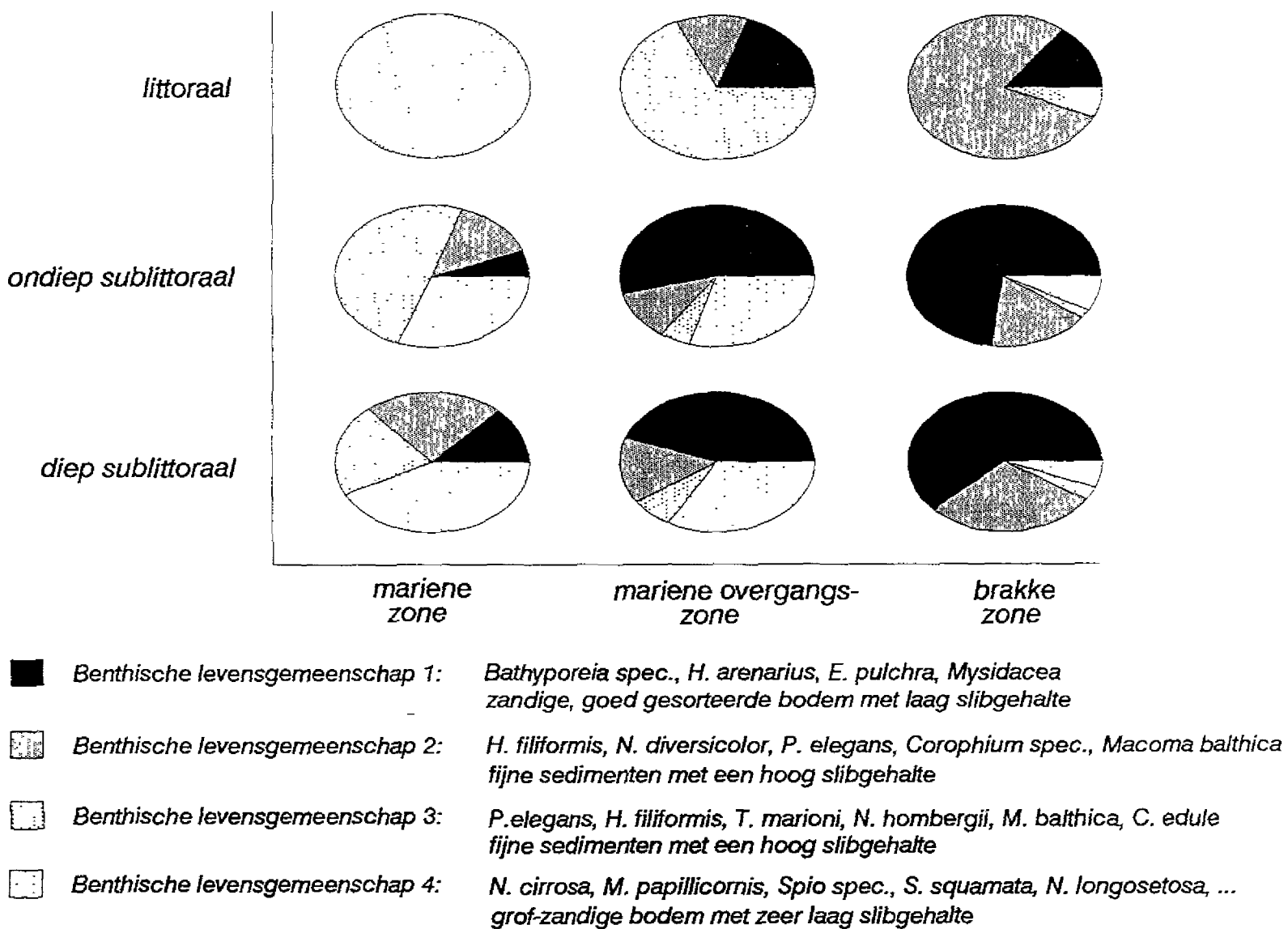
Konklusies

Het is zonder meer duidelijk dat de verwerking en interpretatie van een heterogene dataset zoals deze van het macrozoöbenthos van de Westerschelde en Beneden Zeeschelde een aantal beperkingen inhouden.

Zo is het onderzoeken van temporele patronen en trends zeer moeilijk met de beschikbare dataset. De beschikbare gegevens tonen echter geen duidelijke trends. Een vergelijking tussen de periode 1970-1973 en 1989 voor de sublittorale zone van het Valkenisse-gebied toont geen markante wijzigingen (zie Ysebaert et al., 1990). In de jaren vijftig werd in de brakke zone nabij de Belgisch-Nederlandse grens eveneens in de sublittorale zone een zeer arme bodemfauna waargenomen (Leloup & Konietzko, 1956).

Op de enige twee lokaties die gedurende een langere periode (10 jaar) bemonsterd zijn (periode 1978-1988), worden geen evidente verschillen van jaar tot jaar vastgesteld die tot een trend kunnen worden herleid (Heip et al., 1986; Janssen et al., 1988). Men krijgt een beeld van een gemeenschap die bestaat uit een beperkt aantal soorten waarvan de densiteit en de onderlinge dominantieverhoudingen van jaar tot jaar door toevallige factoren worden bepaald. Wel worden duidelijke seizoenale patronen vastgesteld. De meeste lange termijn-onderzoeken (oa. Beukema, 1989; Dörjes et al., 1986; Ibanez & Dauvin, 1988; Pearson et al., 1986; Reise et al., 1989; Rosenberg & Loo, 1988) tonen eveneens aan dat het macrozoöbenthos van nature zowel een grote seizoensvariatie als een grote variatie van jaar tot jaar vertoont.

De relatie tussen macrozoöbenthos en omgevingsvariabelen kan op verschillende manieren bestudeerd worden. De verschillende hier gebruikte methodes geven duidelijk het belang aan van het chloridegehalte enerzijds en de sedimentkarakteristieken, meer bepaald het slibgehalte, anderzijds. Ook de diepte (sublittoraal versus littoraal) speelt een belangrijke rol.



Het chloridegehalte is verantwoordelijk voor een variatie van het macrozoöbenthos over de longitudinale gradiënt van het estuarium. Duidelijke verschillen, zowel in aantal soorten, densiteit, en biomassa als in de structuur van de benthische levensgemeenschappen, worden vastgesteld tussen de mariene, mariene overgangs-, en brakke zone. Globaal wordt de mariene zone gekarakteriseerd door een veel rijkere bodemfauna t.o.v. de brakke zone. De soortenrijkdom in de Westerschelde en Beneden Zeeschelde neemt af met afnemend zoutgehalte. Dit is in overeenstemming met de curve van Remane en gelijkaardige patronen worden ook in andere estuaria vastgesteld (Wolff, 1973; Dittmer, 1983; Michaelis, 1983; Robineau, 1987).

Binnen elke zone met min of meer gelijk zoutgehalte kunnen een aantal duidelijk verschillende benthische levensgemeenschappen worden waargenomen. Het voorkomen ervan is duidelijk gerelateerd aan de diepte enerzijds en sedimentsamenstelling anderzijds. In Figuur 47 is het relatief aandeel van de verschillende levensgemeenschappen langsheen een verticale (littoraal, ondiep sublittoraal en diep sublittoraal) en een horizontale gradiënt (mariene zone, mariene overgangszone en brakwaterzone) weergegeven. De verhouding tussen de verschillende gemeenschappen is duidelijk verschillend in elke zone.

Elk type gemeenschap komt voor onder de vorm van een aantal varianten waarbij de soortensamenstelling wel min of meer gelijkaardig is, maar niet de dominantieverhoudingen (zie TWINSpan-analyse). In de brakke zone is het voorkomen van deze varianten meer uitgesproken dan in de mariene zone. Dit is vermoedelijk te wijten aan het optreden van grotere schommelingen (vaak op zeer korte termijn, zoals schommelingen in zoutgehalte of hydrodynamiek) en een grotere variatie in abiotische omgevingsfactoren in de brakke zone. De brakke zone kan dan ook als minder stabiel en minder voorspelbaar worden beschouwd. Dit wordt nog versterkt door de sterk aanwezige menselijke invloed (baggerwerken, verontreiniging). O.i.v. veranderende abiotische omgevingsvariabelen kan de dominantie binnen een bepaalde benthische levensgemeenschap zich wijzigen. Er ontstaat een andere variant van het reeds aanwezige type gemeenschap (Buchanan et al., 1978). Enkel bij zeer grote of zeer plotse veranderingen zal een andere levensgemeenschap ontstaan.

Elke levensgemeenschap komt voor bij een bepaalde sediment-samenstelling. De range waarbinnen een gemeenschap wordt waargenomen is echter zeer groot en er bestaat ook een duidelijke overlap tussen de verschillende gemeenschappen. Bij een vergelijking van het voorkomen van de belangrijkste soorten blijkt eveneens dat de meeste soorten een grote overlap vertonen qua

habitatpreferentie (zie Deel 2). Slechts enkele soorten vertonen een duidelijk afwijkende habitatpreferentie.

Uit de analyses blijkt dat de gebruikte abiotische omgevingsfactoren een duidelijke invloed hebben op de benthische levensgemeenschappen. Toch kan het voorkomen van een bepaalde levensgemeenschap niet louter en alleen verklaard worden a.h.v. de gebruikte abiotische omgevingsfactoren. De koppeling tussen enerzijds het macrozoöbenthos en anderzijds de omgevingsvariabelen is immers niet altijd even sterk en de onderzochte omgevingsvariabelen kunnen slechts een relatief klein deel van de variatie binnen het macrozoöbenthos verklaren. Andere factoren moeten dus ook een belangrijke rol spelen: oa. het effect van oa. strenge winters (Beukema, 1979, 1989) en predatie (zowel 'epibenthic predators' als 'infauna predators' (Reise, 1985; Baird et al., 1985; Ambrose, 1991)).

Een andere bepalende faktor die in het Schelde-estuarium een belangrijke rol zal spelen is de hydrodynamiek. Hieronder wordt verstaan de complexe samenhang van optredende stroomsnelheden, getijwerking, sedimenttransport, sedimentatie-/erosie-processen, golfbewegingen, enz. Deze dynamiek zal zowel een invloed hebben op de samenstelling van de bodem als op de stabiliteit van de bodem. Toch is er slechts zeer weinig geweten over de interactie dynamiek/bodem in relatie tot het voorkomen van bodemdieren (Warwick & Uncles, 1980; Grant, 1981; Allen & Moore, 1987). Enkel het effect van golfbewegingen, vnl. op zandstranden, op (het transport van) bodemdieren is uitgebreid bestudeerd (Whithers, 1976; Eleftheriou & Nicholson, 1975; McLachan et al., 1981; Tamaki, 1987; Allen & Moore, 1987). De relatie tussen het sedimenttype en bodemdiergemeenschappen is meestal bestudeerd op basis van de 'statische' sedimentgranulometrie, en niet uitgaande van het dynamisch, fysisch milieu waarin bodemdieren leven. Aangezien het Schelde-estuarium gekenmerkt wordt door een van nature hoge hydrodynamiek, die tevens versterkt wordt door een sterk aanwezige menselijke impact (baggeractiviteiten), vooral in het oostelijk deel van de Westerschelde, kan verwacht worden dat de hydrodynamiek een belangrijke faktor is die het voorkomen van macrozoöbenthos zal bepalen. Het is reeds aangetoond dat sommige soorten macrozoöbenthos afsterven o.i.v. verhoogde sedimentatie als gevolg van baggerwerkzaamheden (Bijkerk, 1988). De relatie hydrodynamiek-bodemdieren is op het moment onderwerp van een lopende studie en kennis hierover zal een belangrijk hulpmiddel zijn om geplande ingrepen (verdiepingswerken, bepalen van stortlokaties, enz.) te kunnen evalueren. Voor meer details wordt verwezen naar Ysebaert et al. (1990).

Een andere faktor die het voorkomen van bodemdieren kan limiteren of

verstoren is verontreiniging. Uit de beschrijving van het studiegebied bleek reeds dat het Schelde-estuarium sterk belast is met nutriënten en anorganische en organische microverontreinigingen. Vooral het oostelijk deel van de Westerschelde en de Zeeschelde zijn sterk vervuild en stroomafwaarts tot de Belgisch/Nederlandse grens kan zuurstofloosheid van het water optreden. Vooral in de Beneden Zeeschelde kunnen dan ook mogelijke effecten van verontreiniging op het voorkomen van bodemdieren verwacht worden. Ook dit is momenteel onderwerp van een nadere studie. Voor meer details wordt verwezen naar Ysebaert et al. (1990).

Het maken van een bodemfaunakaart voor het studiegebied is met de beschikbare dataset niet relevant. Hiervoor is de verspreiding van de bemonsteringslokaties te grofmazig en is de bemonsteringsmethode niet geschikt. Tevens is de hydromorfologische variatie in het studiegebied zeer groot waardoor op zeer korte afstanden vaak grote verschillen in bodemfaunasamenstelling kunnen waargenomen worden. Het veralgemenen van de resultaten van slechts enkele bemonsteringslokaties naar een volledig gebied (bv. een bepaalde plaat of slik) kan voor vele gebieden dan ook een verkeerd beeld geven. Reynders (1985) heeft op basis van zeer ruwe kwantitatieve observaties (grote wormen, schelpdieren en wadkreeftjes) in het veld een bodemfaunakaart samengesteld voor het intergetijdengebied van de Westerschelde. Deze kaart is ook opgenomen in deelrapport 4 van het Beleidsplan voor de Westerschelde (Werkgroep Waterbeheer Westerschelde, 1989). Op de kaart wordt een onderscheid gemaakt tussen (1) geen of weinig bodemdieren, (2) gemiddeld aantal bodemdieren en (3) veel bodemdieren. Deze kaart is naar onze mening echter veel te veralgemenend en de gebruikte onderverdelingen veel te ruw, en kan volgens ons niet als beleidsinstrument gehanteerd worden. Er worden immers uitspraken gedaan over totale densiteiten van de bodemfauna, terwijl slechts enkele soorten (in het veld) bekeken zijn. Belangrijke soorten, zoals *Pygospio elegans*, *Oligochaeta*, *Tharyx marioni*, enz. zijn niet opgenomen.

Het toekomstige macrozoöbenthosonderzoek in het Schelde-estuarium heeft een duidelijke nood aan een gestandaardiseerde aanpak van de bemonsteringstechnieken (zowel voor het bemonsteren van het macrozoöbenthos zelf als voor het bemonsteren van de abiotische variabelen). Tevens moet er gestreefd worden naar een zo groot mogelijke interdisciplinaire aanpak waarbij de relatie met abiotische omgevingsvariabelen centraal moet staan.

Dankwoord

De universiteiten en instellingen voor het beschikbaar stellen van de gegevens:

- Rijksuniversiteit Gent, Instituut voor Dierkunde, Sektie Mariene Biologie (dr. Magda Vinckx)
- Delta Instituut voor Hydrobiologisch Onderzoek te Yerseke (dr. W. Wolff)
- Rijkswaterstaat, Dienst Getijdewateren (drs. Jon Coosen)

Wij zijn Magda Vinckx, Jon Coosen, Wouter Iedema, Wim Wolff, Jan Seys en Eckhart Kuijken zeer erkentelijk voor het begeleiden van dit rapport en het kritisch nalezen van het manuscript.

Literatuur

- Allen, P.L. en J.J. Moore. 1987. Invertebrate Macrofauna as Potential Indicators of Sandy Beach Instability. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 24: 109-125.
- Ambrose Jr, .W.G. 1991. Are infaunal predators important in structuring marine soft-bottom communities? *Amer. Zool.* 31: 849-860.
- Baird, D., P.R. Evans, H. Milne & M.W. Pienkowski. 1985. Utilization by shorebirds of benthic invertebrate production in intertidal areas. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 23: 573-597.
- Bayens, W. et al. 1982. The river Scheldt as a transport route for heavy metals in the sea. In: Disteché, A. & I. Elskens (eds.) *Distribution, transport and fate of Bi, Cu, Cd, Hg, Pb, Sn and Zn in the Belgian Coastal Marine Environment*. Chapter 4: 87-107. Brussel.
- Belmans, H. 1988. Verdiepings- en onderhoudsbaggerwerken in Westeren Zeeschelde. *Water* 43: 184-194.
- Beukema, J.J. 1979. Biomass and species richness of the macrobenthic animals living on a tidal flat area in the Dutch Wadden Sea: effects of a severe winter. *Neth. J. Sea Res.* 13: 203-223.
- Beukema, J.J. 1989. Long-term changes in macrozoobenthic abundance on the tidal flats of the western part of the Dutch Wadden Sea. *Helgoländer Meeresunters.* 43: 405-415.
- Bijkerk, R. 1988. Ontsnappen of begraven blijven. R.D.D. Aquatic Ecosystems, Groningen
- Billen, G., M. Somville, E. de Becker & P. Servais. 1985. A nitrogen budget of the Scheldt hydrographical basin. *Neth. J. Sea Res.* 19: 223-230.
- Billen, G. et al. 1986. The terrestrial-marine interface: modelling nitrogen transformations during its transfer through the Scheldt river system and its estuarine zone. In: J.C.J. Nihoul (ed.) *Marine Interface Ecohydrodynamics*. Elsevier, Amsterdam, pp. 429-452.
- Boel, E. 1988. Seizoenale fluktuatie van het macrobenthos van de Westerschelde. Licentiaatsverhandeling Rijksuniversiteit Gent. 179 pp.
- Bollebakker, P., D. de Jong, B. Mijwaard, en J. Vroon. 1989. Evaluatie effecten lozing specie Kanaal Zuid-Beveland. Rijkswaterstaat, Dienst Getijdewateren. Notitie GWWS-89.508.

- Buchanan, J.B., M. Shearer & P.F. Kingston. 1978. Sources of variability in the benthic macrofauna of the south Northumberland Coast, 1971-1976. *J. Mar. Ass. U.K.* 58: 191-209.
- De Looft, D. 1978. Kaartering van de bodemsamenstelling van het oostelijk gedeelte van de Westerschelde. Adviesdienst Vlissingen. Nota WWKZ-78.V013.
- De Looft, D. 1980. Kaartering van de bodemsamenstelling van het westelijk gedeelte van de Westerschelde. Adviesdienst Vlissingen. Nota WWKZ-80.V009.
- Develter, D. en E. Kuijken. 1987. De inplanting van een containerkaai op de slikken van het natuurgebied "Galgenschoor" te Antwerpen. Studie in opdracht van het Ministerie van Openbare Werken, Bestuur der Waterwegen, Dienst Ontwikkeling Linker Scheldeoever. Instituut voor Natuurbehoud, Hasselt.
- Dittmer, J.-D. 1983. The distribution of subtidal macrobenthos in the estuaries of the rivers Ems and Weser. In: W.J. Wolff (ed.) 'Ecology of the Wadden Sea, Volume I'. A.A. Balkema, Rotterdam, pp. 188-206.
- Dörjes, J., H. Michaelis & B. Rhode. 1986. Long-term studies of macrozoobenthos in intertidal and shallow subtidal habitats near the island of Norderney (East Frisian coast, Germany). *Hydrobiologia* 142: 217-232.
- Eleftheriou, A. en M.D. Nicholson. 1975. The effects of exposure on beach fauna. *Cahiers de Biologie Marine (suppl.)* 16: 695-710.
- Grant, J. 1981. Sediment transport and disturbance on an intertidal sandflat: Infaunal distribution and recolonization. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 6: 249-255.
- Heip, C., R. Herman, en J. Craymeersch. 1986. Diversiteit, densiteit en biomassa van het macrobenthos in de Westerschelde: 1978-1985. Rijksuniversiteit Gent, Instituut voor Dierkunde, Sectie Mariene Biologie. Rapport in opdracht van RWS, Dienst Getijdenwateren, Middelburg.
- Helsloot, I.C.M. en C. Storm. 1988. Ruimtelijke en temporele variabiliteit van slijbtransporten in de Westerschelde. Rijksuniversiteit Utrecht. Westerschelde Studies, Rapport no. 16.

- Hill, M.O. 1979a. TWINSpan: A Fortran program for Arranging Multivariate Data in an Ordered Two Way Table by Classification of the Individuals and Attributes. Section of Ecology and Systematics, Cornell University Ithaca, N.Y.
- Hill, M.O. 1979b. DECORANA - A Fortran program for Detrended Correspondence Analysis and Reciprocal Averaging. Section of Ecology and Systematics, Cornell University Ithaca, N.Y.
- Ibanez, F. & J-C. Dauvin. 1988. Long-term changes (1977 to 1987) in a muddy fine sand *Abra alba* - *Melinna palmata* community from the Western English Channel: multivariate time-series analysis. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 49: 65-81.
- Iedema, A. 1990. Voorkomen en verspreiding van het nonnetje *Macoma balthica* en de strandgaper *Mya arenaria* in het oostelijk deel van de Westerschelde in 1989. Studentenverslag, Rijksuniversiteit Groningen.
- Janssen, C.R., E. Boel, R. Herman, en M. Vincx. 1988. Diversiteit, densiteit en biomassa van het macrobenthos in de Westerschelde: 1986-1988. Rijksuniversiteit Gent, Instituut voor Dierkunde, Sektie Mariene Biologie. Rapport in opdracht van RWS, Dienst Getijdenwateren, Middelburg.
- Kerngroep Westerschelde. 1989. Beleidsplan Westerschelde. Rijkswaterstaat, Dienst Getijdenwateren - Direktie Zeeland, Middelburg.
- Leloup, E. en B. Konietzko. 1956. Recherches biologiques sur les Eaux Saumâtres du Bas-Escaut. Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen, Brussel. Verhandeling n° 132.
- Manni, R.J. 1986. Slibtransporten en slibbalans in de Westerschelde. Rijkswaterstaat, Vlissingen. Westerschelde Studies, Studierapport no. 4.
- McLachlan, A., T. Wooldridge, en A.H. Dye. 1981. The ecology of sandy beaches in southern Africa. *South African Journal of Zoology* 16: 219-231.
- McLusky, D.S. 1989. The Estuarine Ecosystem. Blackie and Son, Glasgow and London, Chapman and Hall, New York.

- Meire, P. en D. Develter. 1988. Macrozoöbenthos van de Westerschelde: Eerste overzicht van de resultaten van de macrozoöbenthos bemonstering najaar 1987 in het kader van het projekt SAWES. In opdracht van Rijkswaterstaat, Directie Zeeland en Dienst Getijdewateren, Middelburg. Rijksuniversiteit Gent, Laboratorium voor Ekologie der Dieren. Rapport W.W.E. n° 9.
- Meire, P. en D. Develter. 1988. Veranderingen in het macrozoöbenthos na het storten van baggerspecie op het slik van Waarde. Studie in opdracht van Rijkswaterstaat, Directie Zeeland en Dienst Getijdewateren, Middelburg. Rijksuniversiteit Gent, Laboratorium voor Ecologie der Dieren. ongepubliceerd.
- Michaelis, H. 1983. Intertidal benthic animal communities of the estuaries of the rivers Ems and Weser. In: W.J. Wolff (ed.) 'Ecology of the Wadden Sea, Volume I'. A.A. Balkema, Rotterdam, pp. 158-188.
- Panutrakul, S. & W. Bayens. Behaviour of Heavy Metals in a Mud Flat of the Scheldt Estuary, Belgium. *Marine Pollution Bulletin* 22: 128-134.
- Pearson, T.H., G. Duncan & J. Nuttall. 1986. Long-term changes in the benthic communities of Loch Linnhe and Loch Eil (Scotland). *Hydrobiologia* 142: 113-119.
- Reise, K. 1985. Tidal Flat Ecology: an experimental approach to species interactions. Springer-Verlag, Berlin.
- Reise, K., E. Herre & M. Sturm. 1989. Historical changes in the benthos of the Wadden Sea around the island of Sylt in the North Sea. *Helgoländer Meeresunters.* 43: 417-433.
- Reynders, J.J. 1985. Het bodemkundig milieu van het intergetijdegebied van de Westerschelde. Rijksuniversiteit Utrecht, Instituut voor Aardwetenschappen/Rijkswaterstaat, Deltadienst. Westerschelde Studies, Studierapport no. 1.
- Robineau, R. 1987. Caracterisation des peuplements macrozoobenthiques de l'estuaire de la Loire. *Vie et Milieu* 37: 67-76.
- Rosenberg, R. & L-O. Loo. 1988. Marine eutrophication induced oxygen deficiency: effects on soft bottom fauna, Western Sweden. *Ophelia* 29: 213-225.
- Salomons, W. 1981. Inventarisatie en geochemisch gedrag van zware metalen in de Schelde en Westerschelde. Rapport M1640/M1736. WL, Haren.

- Storm, C. en J.H.M. de Ruig. 1990. Problematiek van het baggeren en storten in het oostelijk deel van de Westerschelde. Rijkswaterstaat, Dienst Getijdenwateren. OW90.050
- Stronkhorst, J. 1983. Een milieukundige probleemschets van de Westerschelde. RWS-Nota DDMI-82.08.
- Tamaki, A. 1987. Comparison of resistivity to transport by wave action in several polychaete species on an intertidal sand flat. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 37: 181-189.
- Technische Scheldecommissie. 1984. Verdieping Westerschelde, Programma 48'/43'. Studierapport. Technische Scheldecommissie, Subcommissie Westerschelde, Antwerpen, Middelburg.
- Valenta, P. et al. 1986. Distribution of Cd, Pb and Cu between the dissolved and particulate phase in the Eastern Scheldt and Western Scheldt estuary. *Sci. Total Environ.* 53: 41-75.
- Vanhooren, H. 1989. Verspreiding van macrozoöbenthos in de Westerschelde: Invloed van abiotische factoren en pollutie. Licentiaatsverhandeling Rijksuniversiteit Gent. 173 pp.
- Van Maldegem, D.C. 1987. 1e Benadering Slibbalans Westerschelde. Rijkswaterstaat, Dienst Getijdewateren. Nota GWAO-87.101.
- Vermeulen, Y. 1980. Studie van het macrobenthos van het Westerschelde-estuarium. Licentiaatsverhandeling Rijksuniversiteit Gent. 83 pp.
- Vermeulen, Y.M. & J.C.R. Govaere. 1983. Distribution of benthic macrofauna in the Western Scheldt Estuary (the Netherlands). *Cah. Biol. mar.* 24: 297-308.
- Warwick, R.M. en R.J. Uncles. 1980. The distribution of benthic macrofauna associations in the Bristol Channel in relation to tidal stress. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 3:97-103.
- Werkgroep Waterbeheer Westerschelde. 1989a. Beleidsplan Westerschelde: De ekologische ontwikkeling van de Westerschelde. Deelrapport 1: Zuurstofhuishouding en Nutriëntenhuishouding. Rijkswaterstaat, Dienst Getijdenwateren - Directie Zeeland, Middelburg.
- Werkgroep Waterbeheer Westerschelde. 1989b. Beleidsplan Westerschelde: De ekologische ontwikkeling van de Westerschelde. Deelrapport 2: Microverontreinigingen. Rijkswaterstaat, Dienst Getijdenwateren - Directie Zeeland, Middelburg.

- Werkgroep Waterbeheer Westerschelde. 1989c. Beleidsplan Westerschelde: De ekologische ontwikkeling van de Westerschelde. Deelrapport 3: Slibhuishouding en bodemkwaliteit. Rijkswaterstaat, Dienst Getijdenwateren - Directie Zeeland, Middelburg.
- Werkgroep Waterbeheer Westerschelde. 1989d. Beleidsplan Westerschelde: De ekologische ontwikkeling van de Westerschelde. Deelrapport 4: Morfologische structuur en dynamiek. Rijkswaterstaat, Dienst Getijdenwateren - Directie Zeeland, Middelburg.
- Withers, R.G. 1976. Soft shore macrobenthos along the South Coast of Wales. *Estuarine and Coastal Marine Science* 5:467-484.
- Wolff, W.J. 1973. The estuary as a habitat. *Zoologische Verhandelingen* 126: 1-242. Rijksmuseum voor Natuurlijke Historie, Leiden.
- Wolff, W.J. 1983. The Ecology of the Wadden Sea. Vol 1. Geomorphology, Hydrography, Flora, Vegetation, and Invertebrates. A.A. Balkema, Rotterdam.
- Wollast, R. 1982. Behaviour of organic carbon, nitrogen and phosphorus in the Scheldt estuary. *Thalassia Jugosl.* 18: 11-34.
- Ysebaert, T. en P. Meire. 1990. Het macrozoöbenthos in het sublittoraal van het mariene deel van de Westerschelde (opname najaar 1988). Rapport WWE n° 10. Rijksuniversiteit Gent, Laboratorium voor Ecologie der Dieren. In opdracht van RWS, DGW, Middelburg.
- Ysebaert, T., P. Meire, K. Devos en J. Seys. 1990. Het macrozoöbenthos in het oostelijk deel van de Westerschelde t.h.v. de Platen van Valkenisse. Rijksuniversiteit Gent, Laboratorium voor Ecologie der Dieren. Rapport WWE n° 11, in opdracht van RWS, Dienst Getijdenwateren - Directie Zeeland, Middelburg.
- Zwolsman, J.J.G. 1986. Nutrient biogeochemistry in estuaries with emphasis on the Scheldt estuary. Rapport Rijksuniversiteit Utrecht, Instituut voor Aardwetenschappen en Dienst Getijdewateren, Middelburg.
- Zwolsman, J.J.G. 1991. Geochemistry of trace metals in the Scheldt estuary. SAWES-nota 91.09. Rijksuniversiteit Utrecht, Instituut voor Aardwetenschappen, Vakgroep Geochemie.
- Zoest, R. van. 1989. Gehalten, gedrag en modellering van organische microverontreinigingen in water en bodem van het Schelde-estuarium. Nota GWAO-89.023. SAWES-Nota 90.01 + Appendix. RWS, Dienst Getijdewateren, Den Haag.

DEEL 2

**AUTEKOLOGIE EN VOORKOMEN VAN DE DOMINANTE
MACROZOÖBENTHOS-SOORTEN IN DE WESTERSCHELDE
EN BENEDEN ZEESCHELDE**

INHOUDSOPGAVE

Inleiding	3
Indeling in deelgebieden	3
Presentatie van de resultaten	5
Totale densiteit en biomassa per deelgebied	7
Soortbeschrijving	
Annelida	
<i>Anaitides mucosa</i>	9
<i>Arenicola marina</i>	11
<i>Capitella capitata</i>	13
<i>Eteone longa</i>	15
<i>Heteromastus filiformis</i>	17
<i>Magelona papillicornis</i>	21
<i>Manayunkia aestuarina</i>	23
<i>Nephtys cirrosa</i>	25
<i>Nephtys hombergii</i>	27
<i>Nereis diversicolor</i>	29
<i>Nereis succinea</i>	33
<i>Polydora spec.</i>	35
<i>Pygospio elegans</i>	37
<i>Scolelepis squamata</i>	39
<i>Scoloplos armiger</i>	41
<i>Spio spec.</i>	43
<i>Tharyx marioni</i>	45
Mollusca	
<i>Cerastoderma edule</i>	47
<i>Hydrobia ulvae</i>	51
<i>Macoma balthica</i>	53
<i>Mya arenaria</i>	57
<i>Scrobicularia plana</i>	59
Arthropoda	
<i>Bathyporeia spec.</i>	61
<i>Corophium spec.</i>	63
<i>Eurydice pulchra</i>	67
<i>Haustorius arenarius</i>	69
Literatuur	71

INLEIDING

In het eerste deel van dit rapport is uitvoerig ingegaan op de karakterisatie van het studiegebied, materiaal en methode en het voorkomen van het macrozoobenthos, en meer bepaald van de verschillende levensgemeenschappen, in relatie tot de abiotische omgevingsvariabelen.

In dit deel wordt het voorkomen in het studiegebied per soort behandeld. Verschillende aspecten komen aan bod:

- 1/ per soort een korte autekologische schets a.h.v. de beschikbare literatuur. Hierbij wordt vooral aandacht besteed aan het voorkomen van de soort in relatie tot abiotische omgevingsvariabelen.
- 2/ een beschrijving van het voorkomen van de soort in termen van frekwentie van voorkomen, gemiddelde, mediane en maximale densiteit en biomassa. Hierbij is het studiegebied onderverdeeld in zes deelgebieden en elk deelgebied in vier zones (zie verder).
- 3/ de frekwentie van voorkomen in relatie tot diepte, chloridegehalte en sedimentkarakteristieken (slibgehalte en mediane korrelgrootte).

INDELING IN DEELGEBIEDEN

A.h.v. de saliniteitsgradiënt en de aanwezige morfologische structuur is de Westerschelde en Beneden Zeeschelde opgedeeld in een aantal deelgebieden waarbinnen het voorkomen en de verspreiding van het macrozoobenthos zal beschreven worden. In totaal worden zes deelgebieden onderscheiden. Binnen elk deelgebied worden 4 zones onderscheiden:

- * diep sublittoraal: > -5 m NAP
- * ondiep sublittoraal: -2 t/m -5 m NAP
- * platen
- * slikken

Het onderscheid in de littorale zone tussen platen en slikken is gemaakt omwille van verschillen in sedimentsamenstelling tussen beide. De slikgebieden zijn doorgaans slibrijker dan de plaatgebieden.

Tabel 1 geeft het aantal monsterlokaties per deelgebied en per zone. De indeling in de zes deelgebieden en de gebruikte symbolen voor het weergeven van de vier zones zijn weergegeven op de transparant. Deze transparant kan bij elke soort gebruikt worden als leidraad.

Tabel 1. Aantal monsterlokaties per deelgebied en per zone.

	Sublittoraal		Littoraal	
	Diep	Ondiep	Platen	Slikken
1	41	27	13	7
2	136	71	13	1
3	18	3	9	3
4	124	115	31	32
5	144	18	-	14
6	-	-	-	91

Deelgebied 1 grenst aan de monding van de Westerschelde en bevindt zich volledig in de mariene zone. De belangrijkste morfologische structuureenheid wordt gevormd door het Hooge Platen-komplex (Hooge Platen, Hoge Springer en Lage Springer).

Het aantal monsterlokaties is representatief voor elke zone. De data zijn afkomstig uit de gehele onderzoeksperiode.

Deelgebied 2 situeert zich op de overgang tussen de mariene zone en de mariene overgangszone (tussen Paulinaschor en Hoedekenskerke). De belangrijkste structuureenheid wordt gevormd door het Middelplaten-komplex (Suikerplaat, Middelplaten en Everingen). Het aantal monsterlokaties is zowel voor de diepe als voor de ondiepe zone en de platengebieden representatief. Enkel voor de slikgebieden beschikken we slechts over één monsterlokatie en dit kan dan ook niet als representatief worden beschouwd. Op de verspreidingskaartjes staat dan ook een vraagteken voor de slikgebieden in deelgebied 2.

Deelgebied 3 vormt het meest stroomopwaartse deel van de mariene overgangszone (tussen Hoedekenskerke en Hansweert). De belangrijkste structuureenheid wordt gevormd door het platen-komplex Rug van Baarland, Platen van Ossensisse, Brouwerplaat en Molenplaat. Van dit deelgebied zijn de minste gegevens beschikbaar. Enkel voor de diepe zone en de plaatgebieden zijn voldoende gegevens beschikbaar. Voor de slikgebieden zijn drie monsterlokaties, verspreid over het deelgebied, beschikbaar en zijn daarmee relatief representatief. Voor de ondiepe zone zijn te weinig gegevens beschikbaar om echt representatief te zijn. Op de verspreidingskaartjes staat dan ook een vraagteken voor de ondiepe zone in deelgebied 3.

Deelgebied 4 situeert zich in het begin van de brakke zone (tussen Hansweert en de bocht van Bath). De belangrijkste morfologische structuureenheid wordt gevormd door de Platen van Walsoorden-Valkenisse. Van dit deelgebied zijn de meeste gegevens beschikbaar. Het aantal monsterlokaties is representatief voor elke zone. De data zijn afkomstig uit de gehele onderzoeksperiode.

Deelgebied 5 situeert zich op de Nederlands-Belgische grens, op de

overgang van de Westerschelde naar de Beneden Zeeschelde. Het bevindt zich in de brakke zone. In dit deelgebied is het estuarium reeds opmerkelijk smaller. Er komen dan ook geen uitgestrekte plaatgebieden voor. Het enige platengebied van betekenis is de Ballastplaat, grenzend aan het Groot Buitenschoor. Dit platengebied is echter niet bemonsterd in de onderzoeksperiode. Het aantal monsterlokaties voor de diepe en ondiepe zone en de slikgebieden is wel representatief voor dit deelgebied. De gegevens voor de diepe en ondiepe zone zijn uitsluitend afkomstig van de periode 1970-1973.

Het Verdrongen Land van Saeftinghe wordt beschouwd als een apart deelgebied (**deelgebied 6**). Het staat in verbinding met zowel deelgebied 4 als deelgebied 5. De monsterlokaties situeren zich voornamelijk aan de rand van het Verdrongen Land van Saeftinghe en slechts enkele monsterlokaties bevinden zich in het gebied zelf.

Zie ook Deel 1 voor dit rapport voor een meer gedetailleerde beschrijving van de morfologische structuren in het studiegebied.

PRESENTATIE VAN DE RESULTATEN

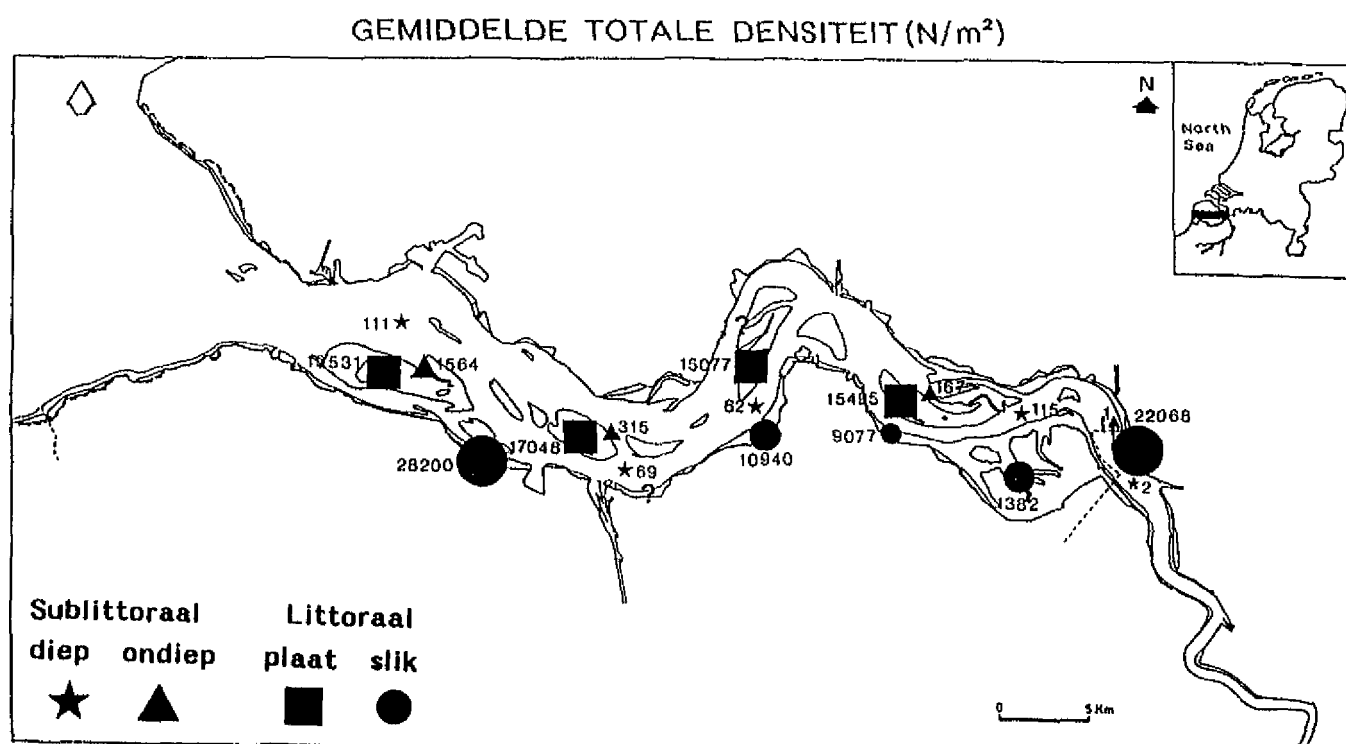
De presentatie van de resultaten is voor elke soort gelijkaardig. Voor het interpreteren van het verspreidingskaartje, de tabel en de histogram kan gebruik gemaakt worden van de transparant. Het verspreidingskaartje geeft een idee van de gemiddelde densiteit per deelgebied en per zone. De tabel geeft een idee van 1/ het procentueel voorkomen van een bepaalde soort in een deelgebied; 2/ de mediane densiteit, mediane biomassa en het minimum en maximum voor beide van een welbepaalde soort in een deelgebied. Elk deelgebied is opgesplitst in een littorale en een sublittorale zone. De mediane waarde geeft een goede aanvulling aan de gemiddelde densiteit die in de verspreidingskaartjes wordt weergegeven. De histogram geeft het voorkomen van een welbepaalde soort weer in relatie tot verschillende abiotische omgevingsvariabelen. Deze zijn opgesplitst in een aantal klassen:

Diepte:

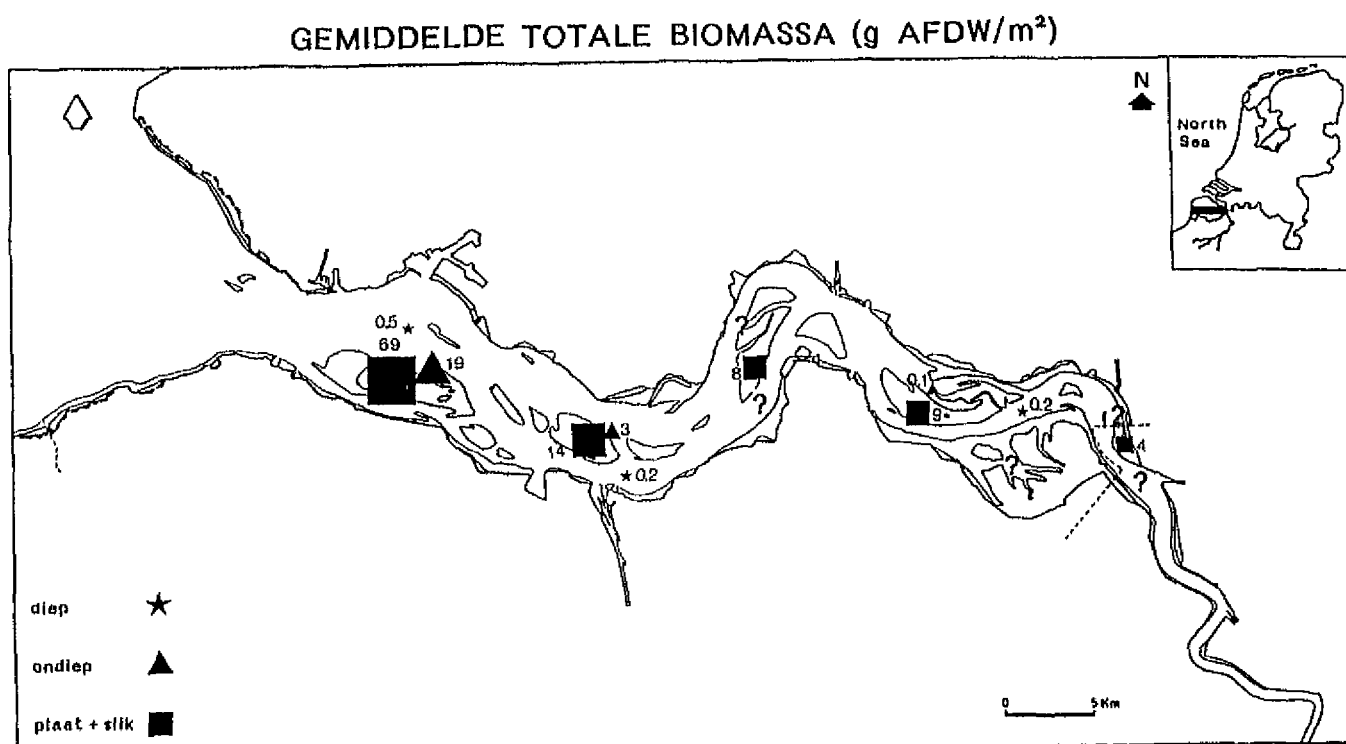
- Klasse: 1: diep (< -5 m NAP)
2: ondiep (-2 - -5 m NAP)
3: littoraal (> -2 m NAP)

Chloride-gehalte:

- Klasse: 1: marien
2: mariene overgang
3: brak



Figuur 1. Gemiddelde totale densiteit (N/m^2) van het macrozoöbenthos per deelgebied en per zone.



Figuur 2. Gemiddelde totale biomassa (g AFDW/ m^2) van het macrozoöbenthos per deelgebied en per zone.

Mediane korrelgrootte:

Klasse: 1: < 1.5 phi

2: 1.5-2

3: 2-2.5

4: 2.5-3

5: > 3

Slibgehalte:

Klasse: 1: 0-2 %

2: 2-5

3: 5-10

4: 10-25

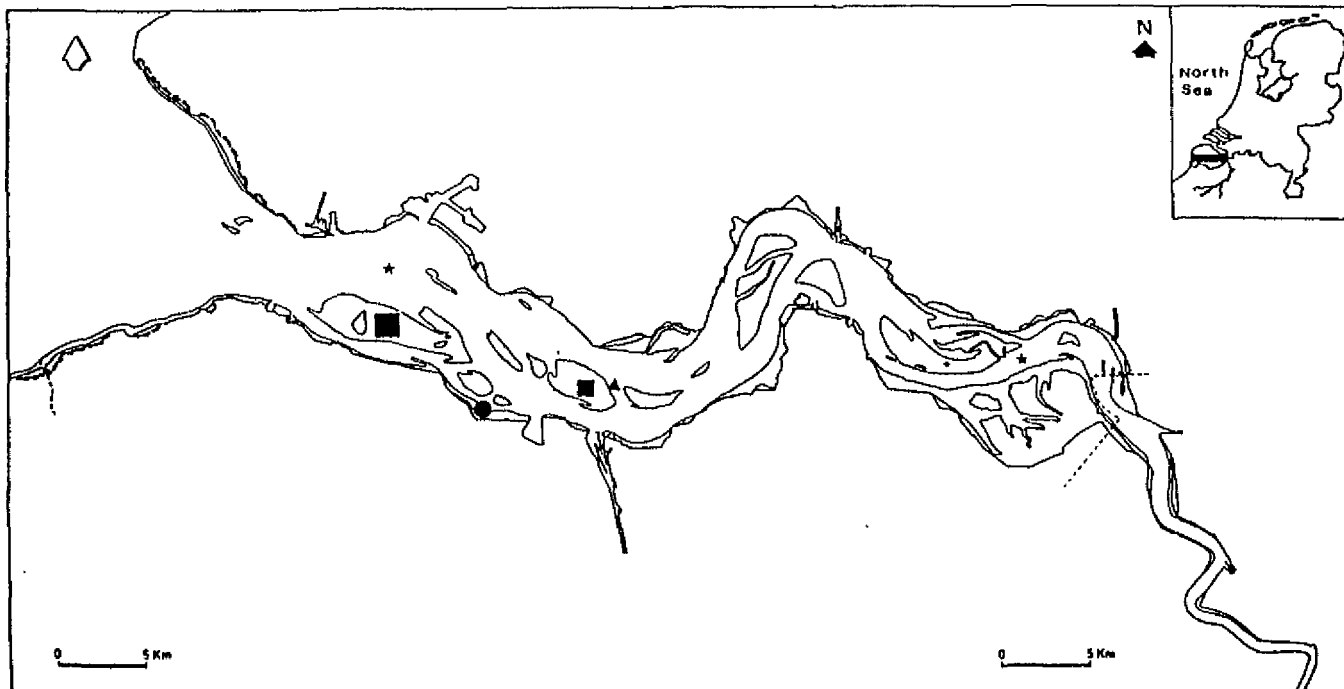
5: > 25

Per klasse wordt het procentueel aantal keer dat een bepaalde soort in een klasse aanwezig was weergegeven.

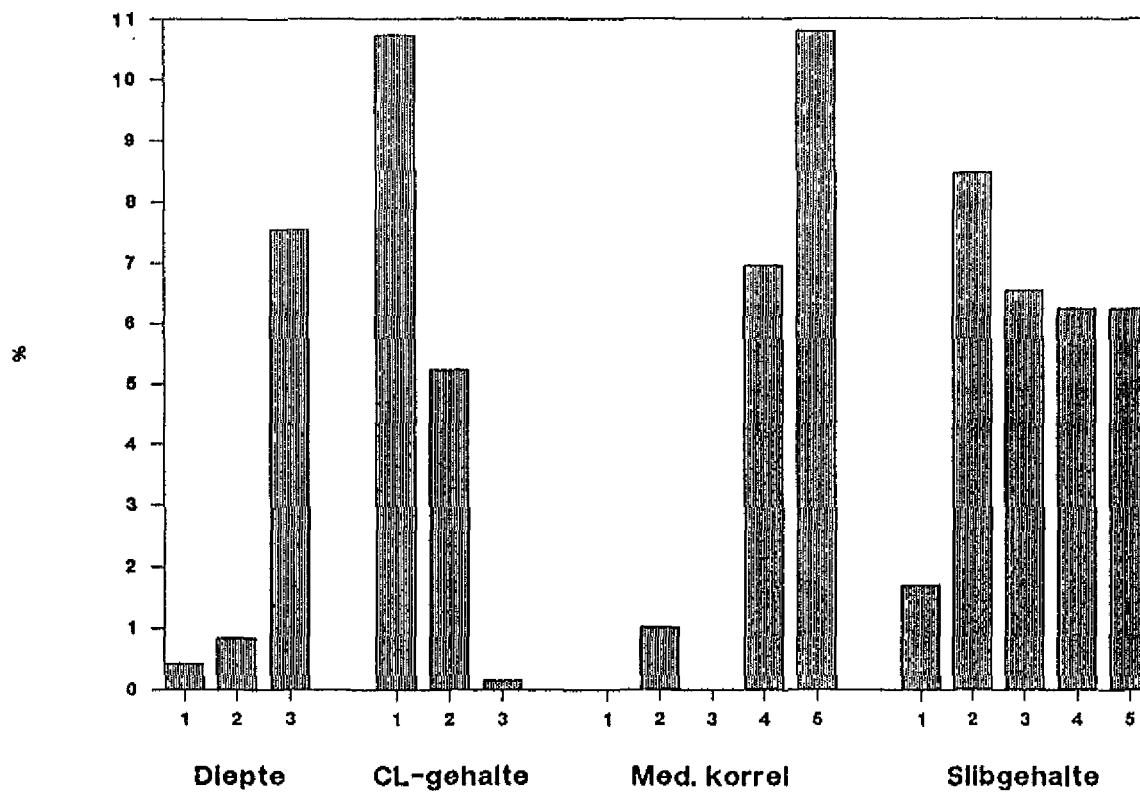
TOTALE DENSITEIT EN TOTALE BIOMASSA PER DEELGEBIED

Figuur 1 geeft de gemiddelde totale densiteit per deelgebied en per zone weer. De densiteit is in elk deelgebied het hoogst op de platen en slikken (littorale zone), en het laagst in de diepe sublittorale zone. Van west naar oost wordt een afname van de densiteit vastgesteld op de plaatgebieden en in de ondiepe sublittorale zone. Op de slikken en in de diepe sublittorale zone is er geen duidelijke trend aanwezig.

Figuur 2 geeft de gemiddelde totale biomassa per deelgebied en per zone weer. De biomassa is in elk deelgebied het hoogst in de littorale zone, en neemt af van de ondiepe naar de diepe sublittorale zone. In alle zones is er een duidelijke afname van west naar oost.

Anaitides mucosa (N/m²)

Deelgebied	1	2	3	4	5	6
Voorkomen: Litt.	45 %	57 %	-	-	-	-
Sublitt.	1 %	1 %	-	0.5 %	-	-
Densiteit: Litt.	0 (0-1730)	0 (0-308)	-	-	-	-
Sublitt.	0 (0-8)	0 (0-240)	-	0 (0-11)	-	-
Biomassa: Litt.	0 (0-1.94)	0 (0-0.06)	-	-	-	-
Sublitt.	0 (0-0.01)	0 (0-0.05)	-	7	-	-



SOORT(GROEP) *ANAITIDES MUCOSA*
(Annelida: Polychaeta)

SOORTEN *Anaitides mucosa*, *Anaitides maculata*?

AUTEKOLOGIE

Beide soorten zijn gedetermineerd in het Deltagebied, maar recentelijk wordt aangenomen dat het slechts om één soort zou gaan, nl. *A. mucosa*. Wolff (1973) noemt van beide soorten alleen *A. maculata* en beschouwt deze als de 'inshore-complement' van *A. groenlandica*, welke soort vooral in de Voordelta wordt aangetroffen. Hij verwijst naar Spooner & Moore (1940) die *A. maculata* als een typische soort beschrijven voor de delen van estuaria met hoge zoutgehaltes. Wolff (1973) stelt dan ook als ondergrens voor het voorkomen van adulten en larven de isohalien van 13 g Cl⁻/l bij gemiddelde rivierafvoer.

Anaitides spec. is een typische predator en aaseter ('scavenger', Hartmann-Schröder, 1971). *Anaitides spec.* wordt in het Deltagebied aangetroffen in fijn en minder goed gesorteerd zand, met slibmenging (Wolff, 1973) en in het Waddengebied in gemengde sedimenten (Dankers & Beukema, 1983). Reise (1985) nam *A. mucosa* waar in een proefvlak met veel zeegras.

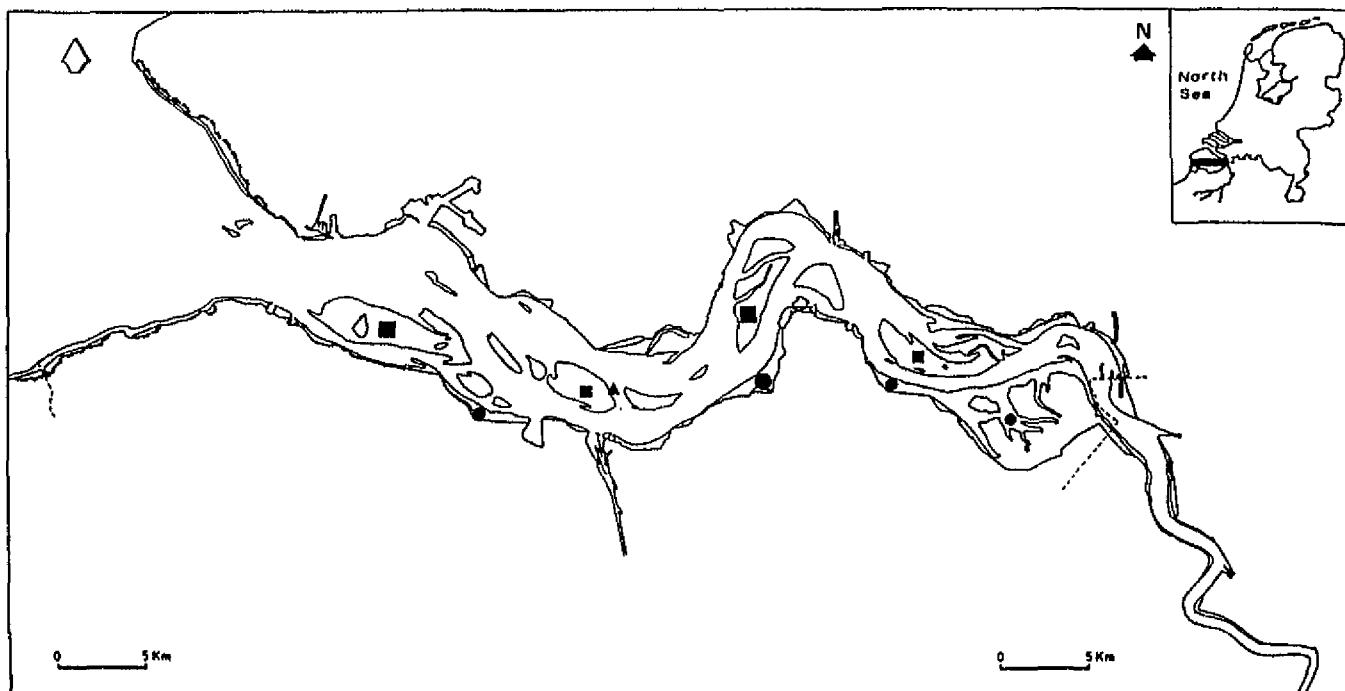
De voortplanting vindt plaats d.m.v. eieren die in groene gelatineuze kokons op het slikoppervlak en mogelijk ook op de bodem van geulen worden gedeponeerd. Zij worden in het Delta-gebied gevonden van begin maart tot begin juni. In oktober-november vindt een tweede broedgolf plaats. Na twee dagen tot drie weken worden de larven vrij-zwemmend, waarna ze enkele weken een pelagisch bestaan kennen (Hartmann-Schröder, 1971; Wolff, 1973).

VERSPREIDING

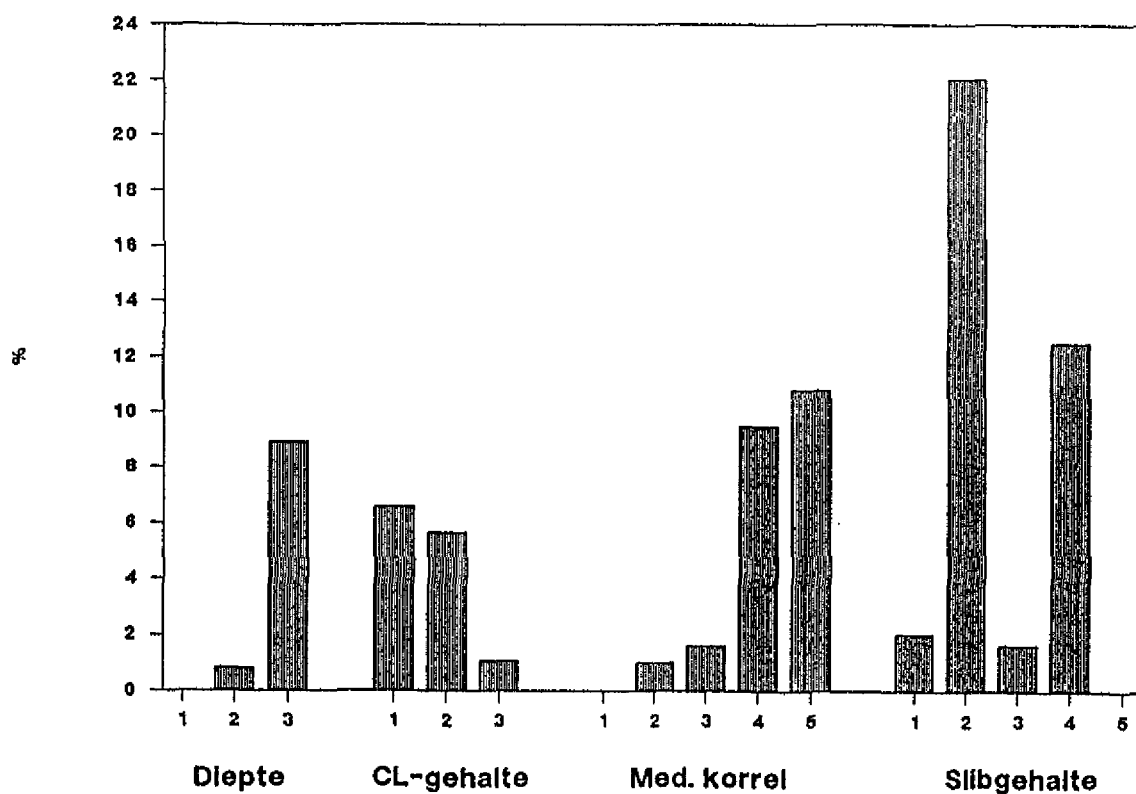
A. mucosa is een typische littorale soort die in de sublittorale zone nagenoeg ontbreekt. *A. mucosa* is een relatief zeldzame soort in het studiegebied. Het is een mariene soort die tot in de mariene overgangszone doordringt. In de brakke zone is de soort nagenoeg afwezig (slechts enkele malen sublittoraal in het Valkenisse-gebied waargenomen). De hoogste densiteiten worden waargenomen op de platen en slikken van het Hooge Platen-gebied (resp. gemiddeld 192 en 71 ind/m²). De maximaal waargenomen densiteit bedraagt hier 1730 ind/m². Op de platen van het Middelpalten-gebied bedraagt de gemiddelde densiteit 48 ind/m². De gemiddelde biomassa is zeer laag en de bijdrage tot de gemiddelde totale biomassa is dan ook zeer gering. Wel worden op de Hooge Platen maximale biomassa's aangetroffen van ± 2 g AFDW/m².

HABITATVOORKEUR

A. mucosa is een soort die voorkomt in fijne sedimenten (mediane zandfractie > 2.5 ϕ), waarbij het slibgehalte van minder belang is. Enkel in zeer slibarme sedimenten komt de soort bijna niet voor.

Arenicola marina (N/m²)

Deelgebied	1	2	3	4	5	6
Voorkomen: Litt.	35 %	50 %	58 %	8 %	—	1 %
Sublitt.	—	0.5 %	5 %	—	—	—
Densiteit: Litt.	0 (0-47)	11 (0-31)	16 (0-79)	0 (0-76)	—	0 (0-11)
Sublitt.	—	0 (0-3)	0 (0-7)	—	—	—
Biomassa: Litt.	0 (0-7.62)	0.13 (0-7.02)	0.28 (0-13.17)	0 (0-0.44)	—	?
Sublitt.	—	0 (0-0.01)	?	—	—	—



SOORT(GROEP) ARENICOLA MARINA
(Annelida: Polychaeta)

SOORTEN

AUTEKOLOGIE

A. marina verdraagt euhaliene tot mesohaliene zoutconcentraties van 12 g Cl⁻/l. In de Westerschelde komt de soort voor tot de isohalien van 5 g Cl⁻/l (Wolff, 1973). Ook op andere plaatsen wordt een benedenlimiet van ± 5 g Cl⁻/l vastgesteld (Brenning, 1965; Kosler, 1969). De verticale verspreiding van *A. marina* reikt van hoog in het eulittoraal tot op circa 20 m diepte. De meeste observaties worden echter in de littorale zone gedaan (Wolff, 1973).

A. marina leeft in 20 tot 40 cm diepe, J-vormige gangen (de Wilde & Farke, 1983). Het dier zit voornamelijk in het horizontale onderste deel van de gang en zuigt water en sediment op waardoor ter hoogte van het kopeinde de typische trechtervormige holtes ontstaan aan het oppervlak. Het zand blijft kleven aan de kleverige proboscis (de Wilde & Farke, 1983). Daaruit worden dan de benthische microalgen en het detritus verteerd (de Wilde & Farke, 1983). *A. marina* is dan ook een niet selectieve deposit feeder. *A. marina* selecteert bij het voeden de kleine partikels < 300-400 μ m. De grotere partikels blijven achter en akkumulieren zich tot de zogen. "Hydrobia-layer" (Van Straaten, 1956 en Schäfer, 1962, in Cadée, 1976). *A. marina* is dan ook één van de belangrijkste sedimentbewerkers (Cadée, 1976; Baumfalk, 1979). *A. marina* komt zowel op gemengde als op zandige sedimenten voor (Dankers & Beukema, 1983), hoewel Wolff (1973) in het Deltagebied een voorkeur aantoonde voor fijn en slibhoudend sediment.

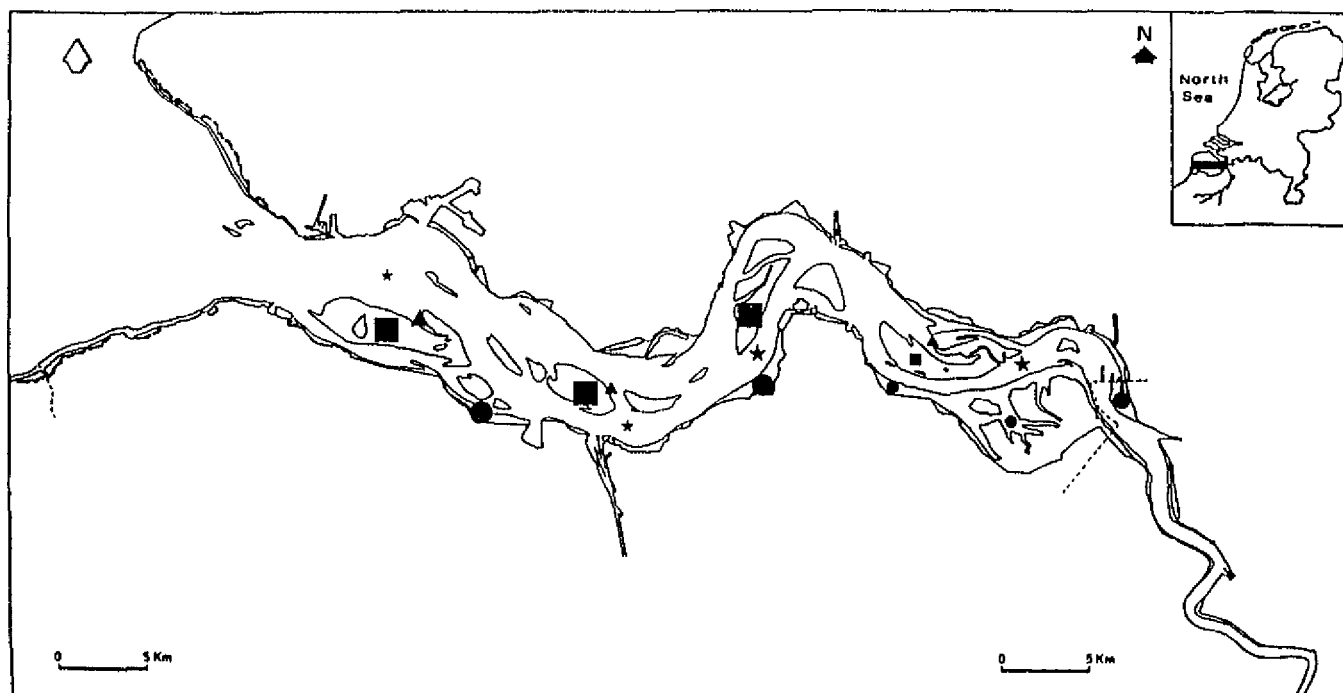
Het tijdstip van spawning verschilt van gebied tot gebied, meestal echter in het najaar (Wolff, 1973; De Wilde & Berghuis, 1979). De adulte vrouwtjes leggen de eieren in het horizontale deel van de woonbuis. Deze worden bevrucht door de uit de waterkolom in de buis opgezogen spermatozoïden (Farke & Berghuis, 1979a). Na ongeveer een maand verlaten de larven de buis en migreren naar de lagere delen van het slik, soms zelfs naar de sublittorale zone (Farke & Berghuis, 1979b). Tegen de volgende zomer migreren ze dan middels passief transport terug naar de hogere delen van het slik (Farke et al., 1979).

VERSPREIDING

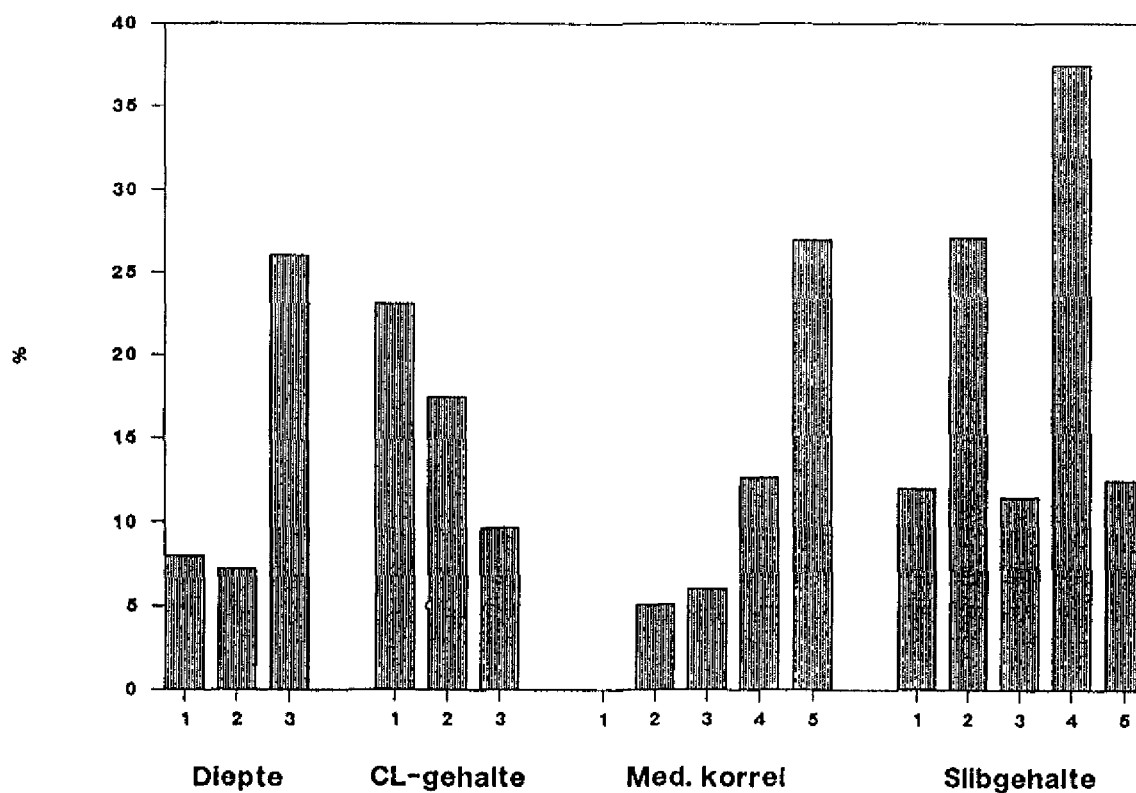
A. marina is een typische littorale soort, die in de sublittorale zone, en met name in de diepere geulen, lijkt te ontbreken. *A. marina* is algemener op de platen dan op de slikken. *A. marina* is geen algemene soort in het studiegebied. Het is een typische soort van de mariene en mariene overgangszone, maar dringt toch door tot in de brakke zone. In de Beneden Zeeschelde ontbreekt de soort. De gemiddelde densiteiten zijn in het gehele verspreidingsgebied laag (< 30 ind/m²) en de maximale densiteiten bedragen nergens > 100 ind/m². De hoogste densiteiten komen voor op de platen van het Hooge Platen-gebied en de slikken en platen van het Rug van Baarland- Ossenisse-gebied. Op sommige lokaties in de mariene en mariene overgangszone (Hooge Platen, Middelplaten, Platen van Hulst) werden relatief grote exemplaren van *A. marina* aangetroffen met maximale biomassa's variërend tussen 7 en 13 g AFDW/m².

HABITATVOORKEUR

A. marina komt voor in meer fijne sedimenten (mediane zandfractie > 2.5 phi) met een relatief laag (2-5 %) slibgehalte. Nochtans komt de soort ook regelmatig voor in sedimenten met een slibgehalte van 10-25 %. In zeer slibrijke sedimenten enerzijds, en in zeer grove sedimenten anderzijds, ontbreekt de soort.

Capitella capitata (N/m²)

Deelgebied	1	2	3	4	5	6
Voorkomen: Litt.	65 %	71 %	75 %	18 %	14 %	3 %
Sublitt.	15 %	5 %	42 %	5 %	-	-
Densiteit: Litt.	68 (0-1493)	73 (0-1568)	46 (0-911)	0 (0-146)	0 (0-35)	0 (0-31)
Sublitt.	0 (0-210)	0 (0-183)	0 (0-81)	0 (0-592)	-	-
Biomassa: Litt.	0.004 (0-0.21)	0.001 (0-0.02)	0.009 (0-0.23)	0 (0-0.04)	0 (0-0.002)	?
Sublitt.	0 (0-0.03)	0 (0-0.02)	?	0 (0-0.02)	?	-



SOORT(GROEP) *CAPITELLA CAPITATA*
(Annelida: Polychaeta)

SOORTEN -

AUTEKOLOGIE

C. capitata is een zeer opportunistische polychaet, typisch voor estuaria. *C. capitata* komt echter zelden voorbij de isohallen van 10 g Cl⁻/l voor (Wolff, 1973). Leloup & Konietzko (1956) vonden de soort in de Westerschelde t.h.v. de isohallen van 4 g Cl⁻/l, maar volgens Wolff (1973) kan hier verwarring met *Heteromastus filiformis* opgetreden zijn. Ook Muus (1967) vindt de soort in de Balthische Zee zelden onder 10 g Cl⁻/l.

C. capitata vormt min of meer loodrechte, niet-permanente gangen, al of niet afgeboord met mucus (Hartmann-Schröder, 1971). De max. diepte is 24 cm, maar de meeste dieren bevinden zich op een diepte van 12-18 cm (Warren, 1976, 1977). Volgens Hartmann-Schröder (1971) kan *C. capitata* op sterk uiteenlopende substraten worden aangetroffen. De soort wordt echter het meest waargenomen in fijn tot middelmatig zandige substraten (slibrijk) die goed gesorteerd zijn (Wolff, 1973; Warren, 1977). Wood (1987) vermeldt de soort naast nereiden en spioniden in minder vaste slijkgebieden. Een van de meest belangrijke, controllerende factoren voor deze soort schijnt echter de instabiliteit van het sediment te zijn: de hoogste densiteiten worden in instabiele sedimenten waargenomen (Grassle & Grassle, 1974; James & Gibson, 1980). *C. capitata* is een niet-selektieve deposit feeder die zich voornamelijk voedt met mikro-organismen (Warren, 1977) die zich op ontbindend materiaal bevinden (Tenore, 1977; Tenore & Hanson, 1980).

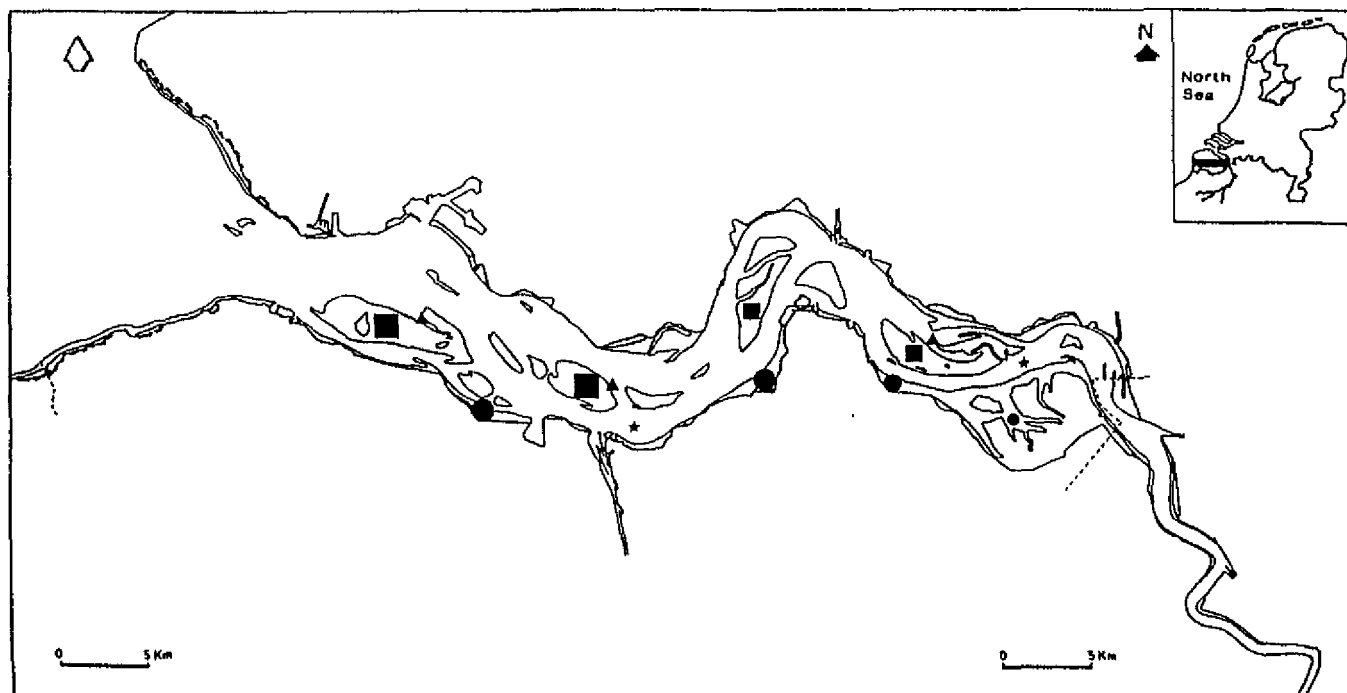
C. capitata is monotellisch en één van de weinige Polychaeta met sexueel dimorfisme. Geslachtsrijpe vrouwtjes bouwen met zand en detritus een broedkoker waarin de bevruchte discusvormige eieren worden afgezet. Na 4 tot 5 dagen komen de trochophora larven uit. Het vrouwtje vertoont broedzorg (Hartmann-Schröder, 1971; Tsutsumi & Kikuchi, 1984). Na een tiental dagen verlaten de metatrochophora larven de koker en verblijven vervolgens een week in het plankton waarna ze zich settlen. Het settlen wordt gestimuleerd door zwavelhoudende verbindingen, produkten van anaërobe afbraakprocessen (Cuomo, 1985).

VERSPREIDING

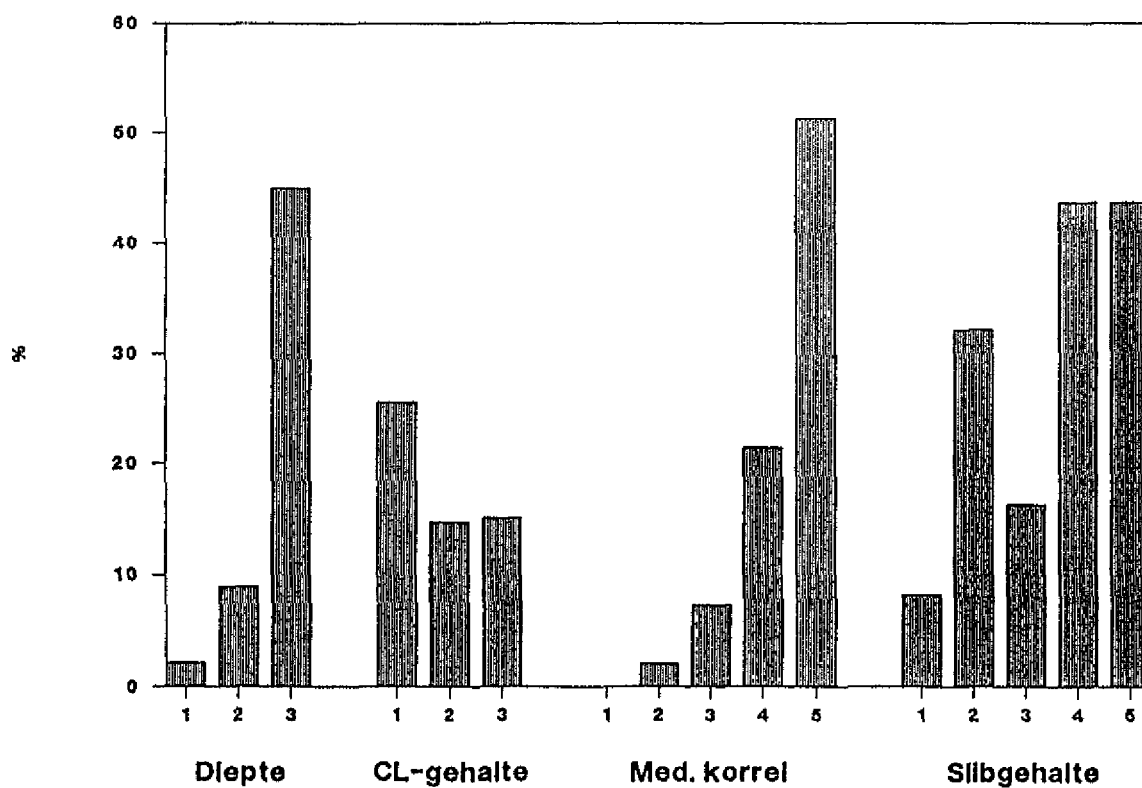
C. capitata komt over de volledige verticale gradiënt voor, met een duidelijke voorkeur voor de littorale zone. *C. capitata* komt verspreid over het gehele studiegebied voor, met inbegrip van de Beneden Zeeschelde. De soort is wel algemener in de mariene en mariene overgangszone en komt stroomopwaarts steeds minder voor. De hoogste densiteiten worden waargenomen in de mariene en mariene overgangszone met een gemiddelde densiteit van 300 ind/m² op de slikken en 200 à 400 ind/m² op de platen. Maximaal waargenomen densiteiten bedragen ± 1550 ind/m². In de brakke zone is de gemiddelde densiteit < 25 ind/m². Sublittoraal zijn de gemiddelde densiteiten in alle deelgebieden < 20 ind/m². De waargenomen biomassa's zijn alle zeer laag en bedragen nergens > 0.25 g AFDW/m².

HABITATVOORKEUR

C. capitata komt het meest voor in de fijne sedimenten (mediane zandfractie > 2.5 phi). Het voorkomen wordt niet bepaald door het slibgehalte, aangezien de soort zowel in slibarme als slibrijke sedimenten voorkomt.

Eteone longa (N/m²)

Deelgebied	1	2	3	4	5	6
Voorkomen: Litt.	90 %	86 %	66 %	61 %	-	19 %
Sublitt.	9 %	5 %	10 %	5 %	-	-
Densiteit: Litt.	194 (0-849)	104 (0-917)	54 (0-283)	20 (0-251)	-	0 (0-97)
Sublitt.	0 (0-34)	0 (0-120)	0 (0-23)	0 (0-11)	-	-
Biomassa: Litt.	0.18 (0-0.53)	0.04 (0-0.28)	0.04 (0-0.26)	0.03 (0-0.17)	-	?
Sublitt.	0 (0-0.01)	0 (0-0.04)	?	0 (0-0.01)	?	-



SOORT(GROEP) *ETEONE LONGA*
(Annelida: Polychaeta)

SOORTEN -

AUTEKOLOGIE

E. longa is een Noord-Atlantische soort die tot de isohallen van 10 g Cl⁻/l de estuaria binnendringt (Wolff, 1973). De verticale verspreiding gaat van boven eulittoraal tot 1700 m diepte.

E. longa is een algemene doch weinig dense predator. *E. longa* kruipt rond (Rasmussen, 1973), op of net onder het substraatoppervlak, op zoek naar prooien. *E. longa* is een predator van verschillende Annelida soorten. Gekende prooidieren zijn *Spio filicornis* en *Scolelepis squamata* (Behrends & Michaëlis, 1977). Volgens de meeste auteurs komt *E. longa* voor in alle soorten substraten (Schmidt, 1951; Muus, 1967; Reineck et al., 1968; ...). In het Delta-gebied heeft *E. longa* een voorkeur voor minder goed gesorteerd sediment, vnl. dan voor fijn en eerder slibrijk sediment (Wolff, 1973). De soort is er minder algemeen op gemiddeld zand.

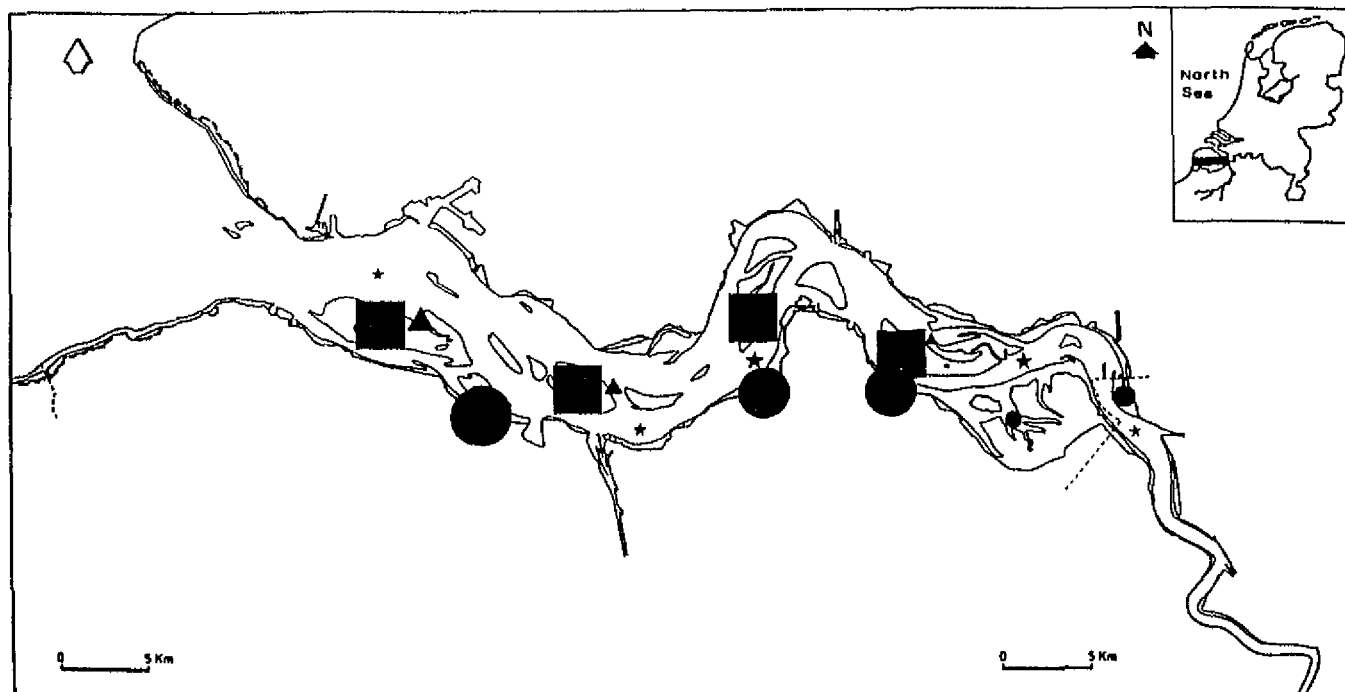
Kort voor de spawning vertoont *E. longa* 's nachts en bij hoogwater zwemgedrag (Hamond, 1966). De pelagische spawning gebeurt van maart tot mei (Hartmann-Schröder, 1971) en wordt geïnduceerd door plotse temperatuurstijgingen (Rasmussen, 1956). De pelagische, larvale fase is zeer kort (Thorson, 1946).

VERSPREIDING

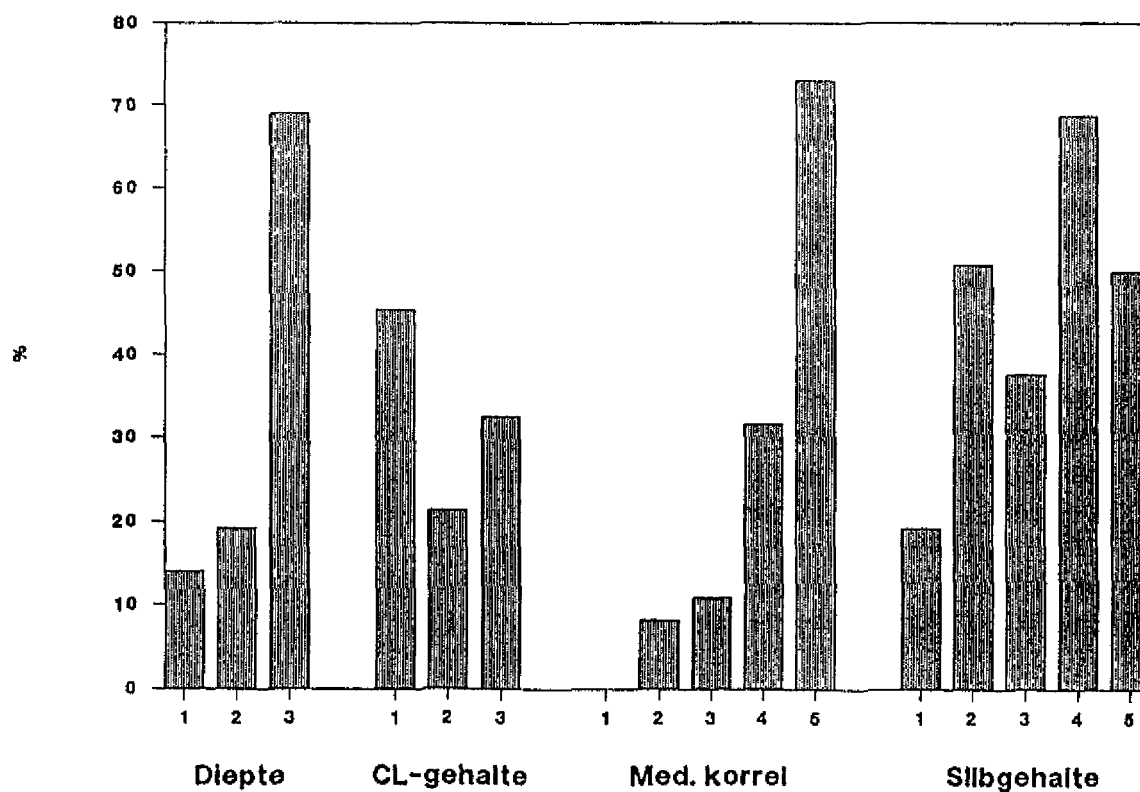
E. longa is een typische littorale soort, die in de sublittorale zone, en met name in de diepere geulen, nagenoeg ontbreekt. *E. longa* is een vrij algemene soort, die verspreid over het gehele studiegebied, met uitzondering van de Beneden Zeeschelde, voorkomt. *E. longa* is wel het meest algemeen in de mariene zone (Hooge Platen- en Middelpalten-gebied). De hoogste gemiddelde densiteiten worden waargenomen in het Hooge Platen-gebied: resp. 306 en 243 ind/m² op de slikken en de platen. De maximale densiteiten zijn op de Hooge Platen en Middelpalten nagenoeg dezelfde. De densiteit neemt stroomopwaarts verder af. De densiteiten in de sublittorale zone zijn zeer laag. Zowel gemiddelde als maximale biomassa zijn het hoogst in het Hooge Platen-gebied en nemen af stroomopwaarts. Het aandeel van deze soort tot de gemiddelde biomassa is gering.

HABITATVOORKEUR

E. longa is een typische soort van fijne sedimenten met een hoog slibgehalte. *E. longa* toont een voorkeur voor sedimenten met een mediane zandfractie > 3 phi. Deze soort komt zelfs in de meest slibrijke sedimenten frekwent voor. Dit voorkomen heeft misschien eerder te maken met het voorkomen van prooidieren (de meeste prooidieren van *E. longa* komen immers in deze sedimenttypes voor) dan wel met het sedimenttype zelf. In de meest grove sedimenten komt *E. longa* niet voor.

Heteromastus filiformis (N/m²)

Deelgebied	1	2	3	4	5	6
Voorkomen: Litt.	90 %	79 %	83 %	84 %	57 %	41 %
Sublitt.	31 %	14 %	57 %	21 %	1 %	
Densiteit: Litt.	715 (0-21668)	203 (0-18144)	1104 (0-14660)	693 (0-17312)	42 (0-2767)	0 (0-1290)
Sublitt.	0 (0-6619)	0 (0-1533)	11 (0-81)	0 (0-812)	0 (0-6)	
Biomassa: Litt.	2.54 (0-43.28)	0.1 (0-5.57)	1.12 (0-7.99)	1.93 (0-16.75)	0.02 (0-1.22)	?
Sublitt.	0 (0-10.83)	0 (0-4.22)	?	0 (0-2.45)	?	



SOORT(GROEP) *HETEROMASTUS FILIFORMIS*
(Annelida: Polychaeta)

SOORTEN -

AUTEKOLOGIE

H. filiformis wordt beschreven als een kosmopoliet en een opportunist die vaak dominant is in mariene benthische gemeenschappen (Rosenberg, 1972; Boesh et al., 1976; Shaffer, 1983). Het is een polyhalieen soort die voorkomt tot een chloriniteit van 3 g Cl⁻/l (Wolff, 1973). De soort komt voor van het littoraal tot 1000 m diep (Hartman & Fauchald, 1971), echter met een duidelijke voorkeur voor het littoraal. In de tachtiger jaren vertoonde *H. filiformis* een duidelijke toename in de Nederlandse en Duitse Waddenzee, wat door verschillende onderzoekers gerelateerd werd aan eutrofikatie (Dörjes et al, 1986; Beukema, 1989).

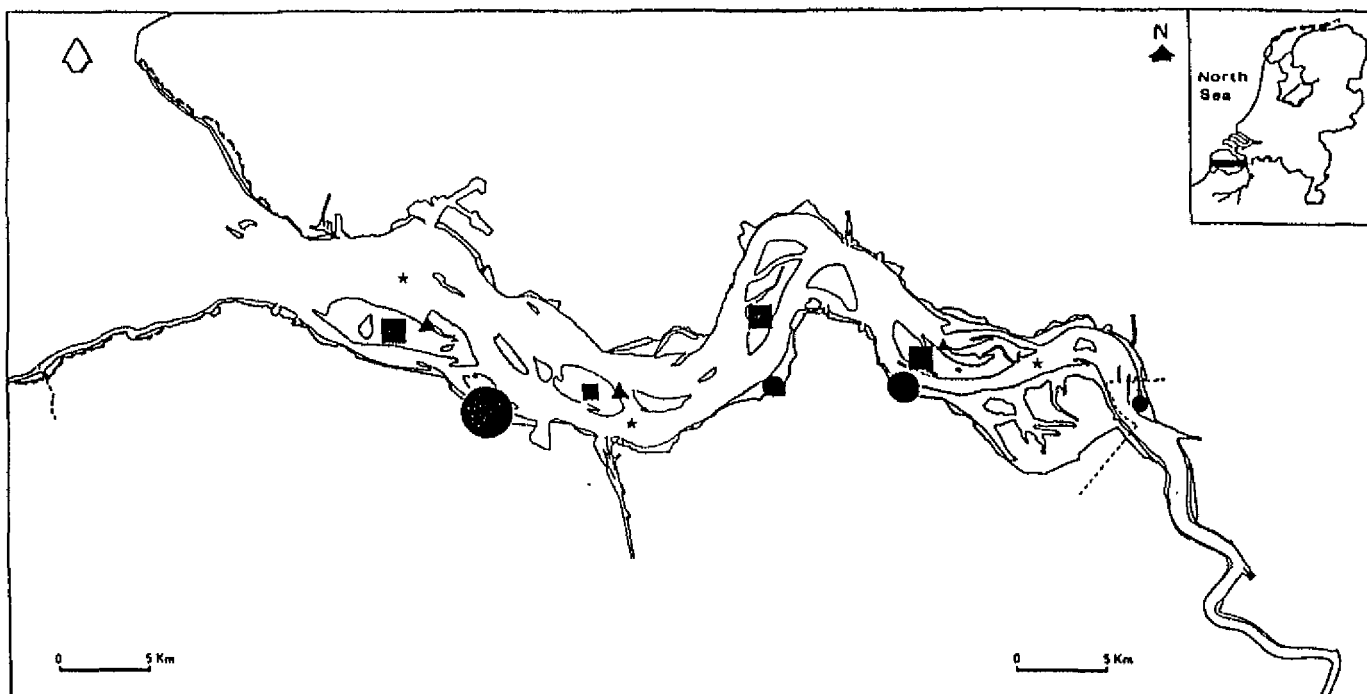
H. filiformis vormt een min of meer verticale, semi-permanente gang waarin de soort zijn faeces afzet (Schäfer, 1972). Deze gang vertakt zich in verschillende voedingsgangen. *H. filiformis* prefereert een minder goed gesorteerde, slibrijke bodem maar komt ook voor in fijn en gemiddeld zand (Wolff, 1973; Cadée, 1979). *H. filiformis* is een niet selectieve deposit feeder (Muus, 1967). Rhoads (1974) omschrijft *H. filiformis* als een 'conveyer-belt feeder'. Conveyer-belt feeders functioneren als verticale transportbuizen: ze voeden zich op een zekere diepte en de faeces wordt aan het sedimentoppervlak afgegeven (zie ook Cadée, 1979). *H. filiformis* haalt zijn voedsel uit de anaërobe laag op 10 tot 30 cm onder de oppervlakte. De faeces zijn ovaal en typisch zwart gekleurd. *H. filiformis* is een welbekende prooi van *Nephtys hombergii* (Beukema, 1987).

Spawning vindt plaats in het voorjaar. De larven zijn pelagisch. Van de juvenielen die in het voorjaar tevoorschijn komen, zijn er slechts de helft die in de eropvolgende winter sexueel rijp zijn en zich in hun eerste levensjaar voortplanten (Shaffer, 1983). De andere helft reproduceert pas in het voorjaar van hun tweede levensjaar. *H. filiformis* reproduceert 1 maal en sterft meestal kort na de spawning (Buchanan & Warwick, 1974).

VERSPREIDING

H. filiformis is een zeer dominante soort in de littorale zone, hoewel de soort ook in de ondiepe en diepe zone waargenomen wordt. *H. filiformis* is een zeer algemene soort en komt verspreid over het gehele studiegebied voor, tot in de Beneden Zeeschelde. In de Beneden Zeeschelde en in Saetfinghe is de soort echter minder algemeen dan in de andere deelgebieden. De hoogste densiteiten worden zonder meer op de platen en slikken waargenomen. Op de platen varieert de gemiddelde densiteit tussen 1260 ind/m² (Valkenisse), 1760 ind/m² (Middelplaten), 2310 ind/m² (Hooge Platen) en 3910 ind/m² (Rug van Baarland-Ossenis-se). Veruit de hoogste gemiddelde densiteit (10850 ind/m²) wordt waargenomen op de slikken in het meest westelijke deelgebied (Hooge Platen). Op de slikken neemt de gemiddelde densiteit af naarmate men meer naar het oosten gaat. In de Beneden Zeeschelde bedraagt de gemiddelde densiteit 402 ind/m². Maximaal waargenomen densiteiten variëren niet noemenswaardig tussen de verschillende deelgebieden, behalve in de Beneden Zeeschelde en in Saetfinghe waar ze veel lager zijn. *H. filiformis* heeft een relatief grote bijdrage tot de biomassa (het is de belangrijkste Annelida). Met name in het Valkenisse-gebied en het Rug van Baarland-Ossenis-se-gebied maakt de soort resp. 40 en 30 % van de totale gemiddelde biomassa uit. In het Hooge Platen-gebied is het veruit de belangrijkste

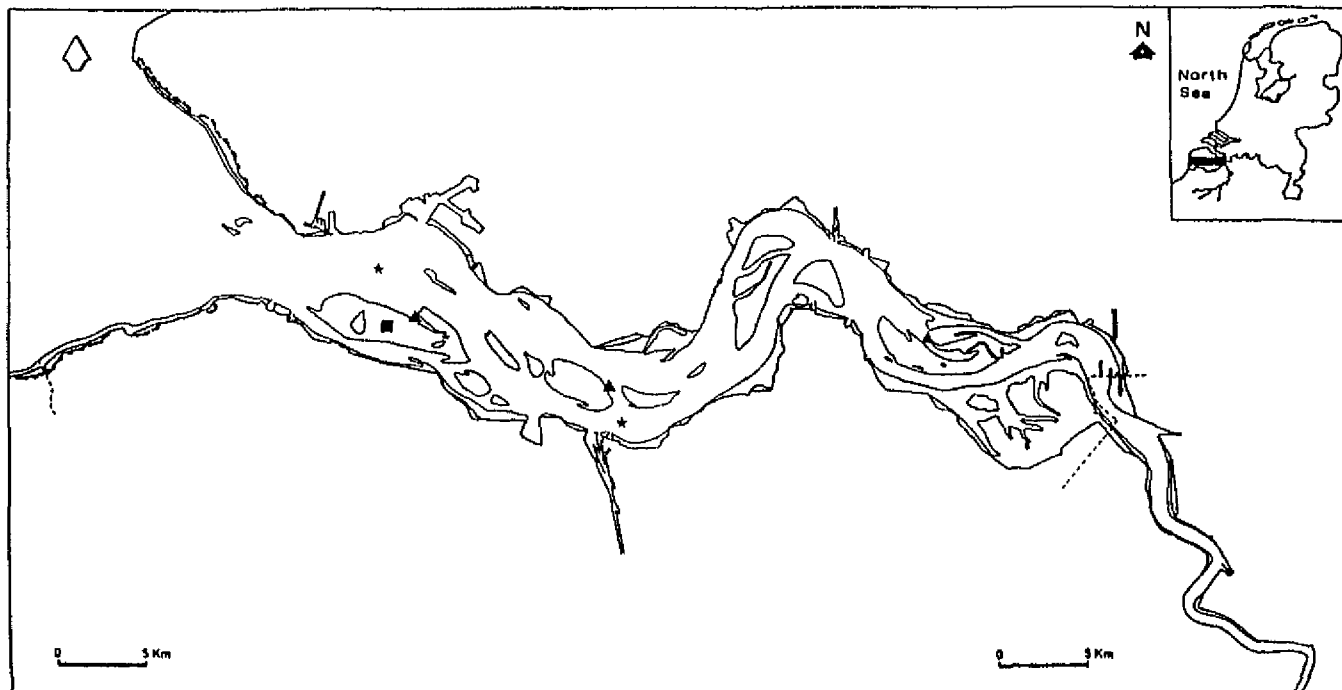
Heteromastus filiformis (g AFDW/m²)



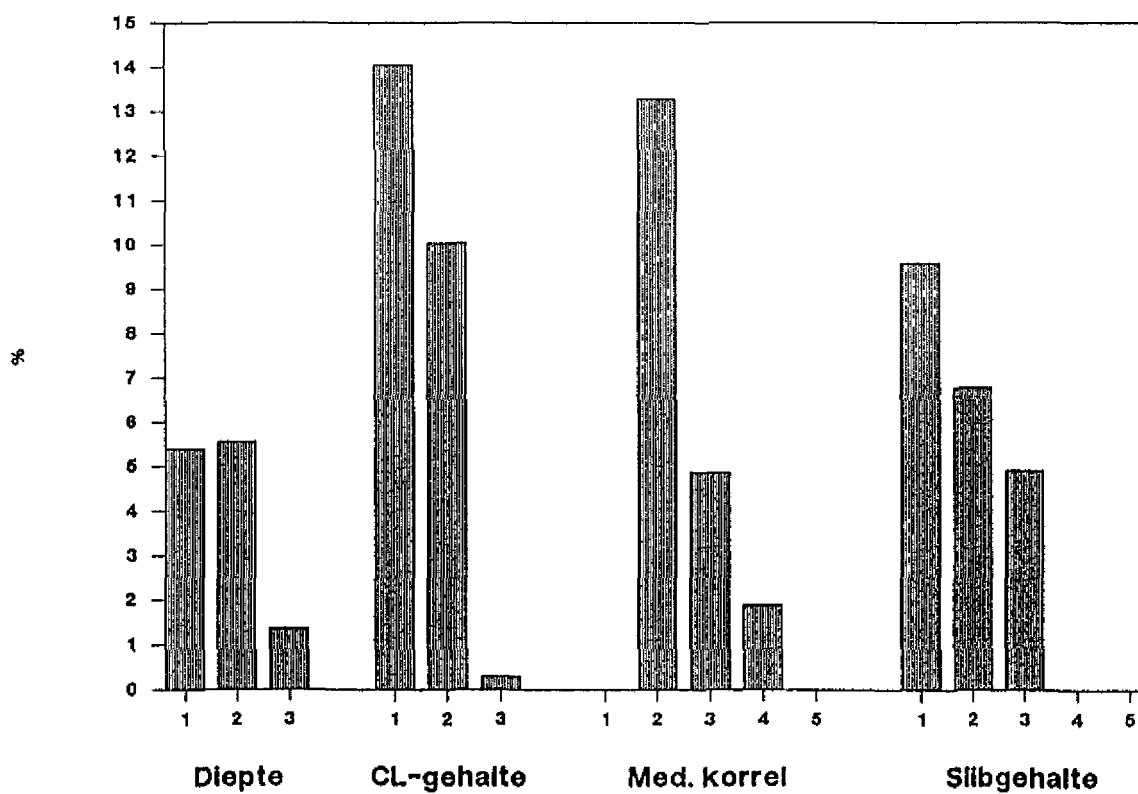
Annelida met 15 % van de totale gemiddelde biomassa. In het Middelpalten-gebied heeft de soort een eerder geringe biomassa, evenals in de Beneden Zeeschelde. Voor Saeftinghe zijn te weinig gegevens beschikbaar. Maximaal waargenomen biomassa's variëren tussen 1.22 (Beneden Zeeschelde) en 43.28 g AFDW/m² (Hooge Platen). In de sublittorale zone komen in 't algemeen de hoogste densiteiten en biomassa's voor op de ondiep gelegen monsterpunten.

HABITATVOORKEUR

H. filiformis toont een significante voorkeur voor meer fijne sedimenten (mediane korrelgrootte > 3 phi). Het slibgehalte kan hierbij variëren, maar met een optimum bij 10-25 %. In zeer grove en zeer slibarme sedimenten komt *H. filiformis* niet voor.

Magelona papillicornis (N/m²)

Deelgebied	1	2	3	4	5	6
Voorkomen: Litt.	20 %	-	-	-	-	-
Sublitt.	16 %	14 %	-	1 %	-	-
Densiteit: Litt.	0 (0-20)	-	-	-	-	-
Sublitt.	0 (0-247)	0 (0-129)	-	0 (0-75)	-	-
Biomassa: Litt.	0 (0-0.03)	-	-	-	-	-
Sublitt.	0 (0-0.03)	?	-	?	-	-



SOORT(GROEP) *MAGELONA PAPILLICORNIS*
(Annelida: Polychaeta)

SOORTEN -

AUTEKOLOGIE

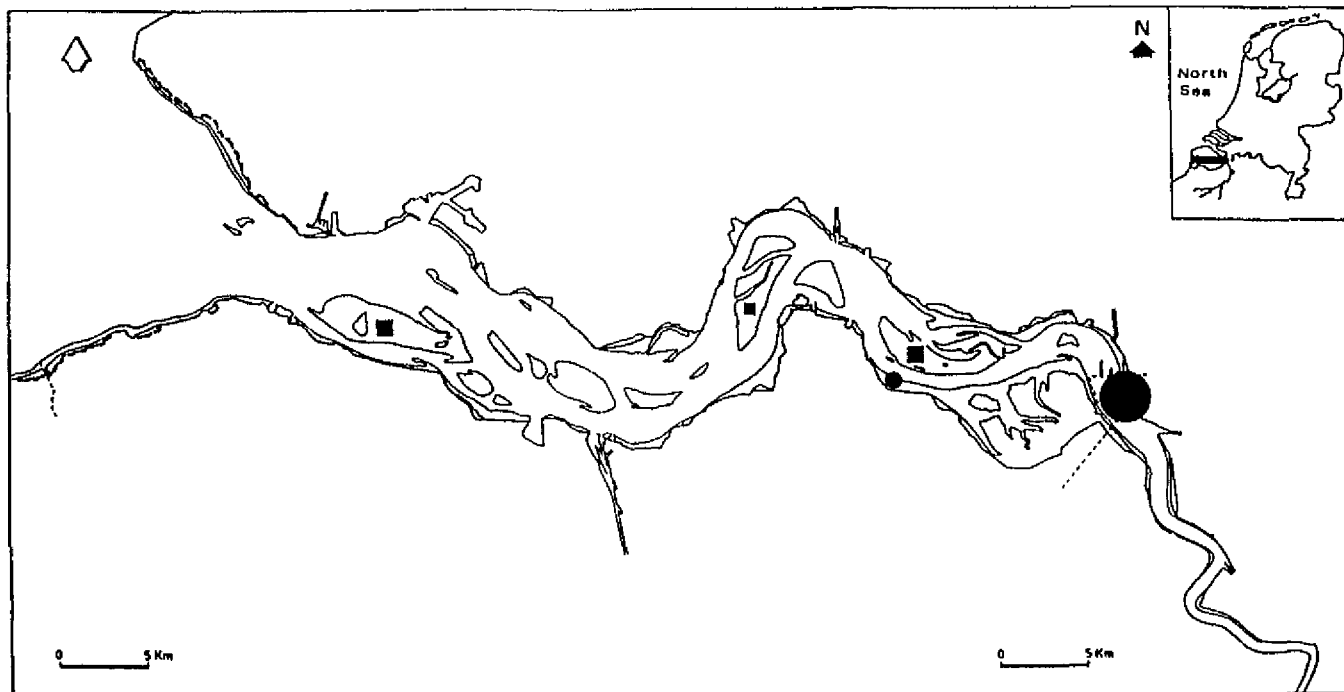
M. papillicornis komt verspreid over het Oost-Atlantische gebied voor. In de Voordelta prefereert *M. papillicornis* zandige sedimenten met een laag slibgehalte (Craeymeersch et al., 1990). In het Eems-Dollard estuarium wordt de soort in de buitenste helft van het estuarium waargenomen, voornamelijk in de geulen (sublittoraal) (Van Arkel & Mulder, 1979). Ook hier prefereert de soort grof-zandige sedimenten. De soort is zowel deposit- als suspensionfeeder.

VERSPREIDING

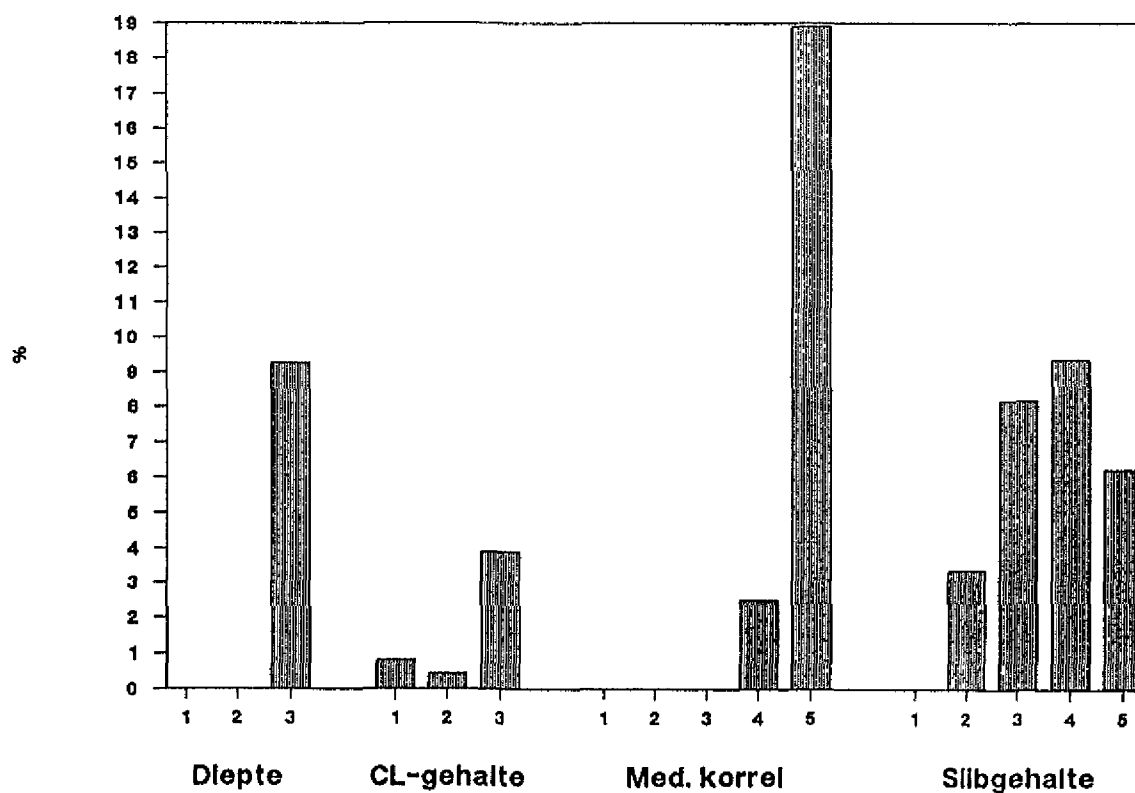
M. papillicornis is een typische sublittorale (diepe en ondiepe) soort. Littoraal wordt de soort enkel op de Hooge Platen waargenomen. *M. papillicornis* is een zeldzame soort in het studiegebied. Het is een mariene soort die tot in de mariene overgangszone doordringt. In de brakke zone is de soort nagenoeg afwezig (slechts enkele malen sublittoraal in het Valkenisse-gebied waargenomen). De gemiddelde densiteiten zijn in het gehele verspreidingsgebied zeer laag (< 10 ind/m²). De maximaal waargenomen densiteit (sublittoraal Hooge Platen-gebied) bedraagt 247 ind/m². De gemiddelde biomassa is zeer laag.

HABITATVOORKEUR

M. papillicornis heeft een voorkeur voor de middelmatig fijne sedimenten (mediane zandfractie 1.5-2 phi) met een laag slibgehalte. In fijne sedimenten met een slibgehalte $> 10\%$ komt *M. papillicornis* niet voor.

Manayunkia aestuarina (N/m²)

Deelgebied	1	2	3	4	5	6
Voorkomen: Litt.	5 %	-	8 %	13 %	43 %	-
Sublitt.	-	-	-	-	-	-
Densiteit: Litt.	0 (0-674)	-	0 (0-49)	0 (0-2200)	0 (0-38879)	-
Sublitt.	-	-	-	-	-	-
Biomassa: Litt.	0 (0-0.01)	-	0 (0-0.001)	0 (0-0.02)	0 (0-0.40)	-
Sublitt.	-	-	-	-	-	-



SOORT(GROEP) *MANAYUNKIA AESTUARINA*
(Annelida: Polychaeta)

SOORTEN

AUTEKOLOGIE

M. aestuarina is een typische kosmopolitische brakwater soort, die echter ook bij saliniteiten van 35 ‰ kan overleven (Bell, 1982; Bishop, 1984).

M. aestuarina is een koker-bouwende, zeer kleine worm (fam. Sabellidae). In de meeste studies staat *M. aestuarina* bekend als een bewoner van onbegroeide slibvlakten (Tegwyn, 1970). In Noord-Amerika werd door Bell (1982) en Bishop (1984) *M. aestuarina* ook op begroeide delen van het intergetijdegebied waargenomen. Ook Wolff (1973) vermoedt dat *M. aestuarina* algemeen voorkomt in de schorren van het Deltagebied. *M. aestuarina* is zowel filter feeder als deposit feeder en voedt zich met detritus, bacteriële, flagellaten, cillaten, cyanophyten en vooral met diatomeeën (Schütz op cit. in Wolff, 1973). Met behulp van de tentakelkroon wordt voedsel naar de mond gebracht (Taghon, 1982).

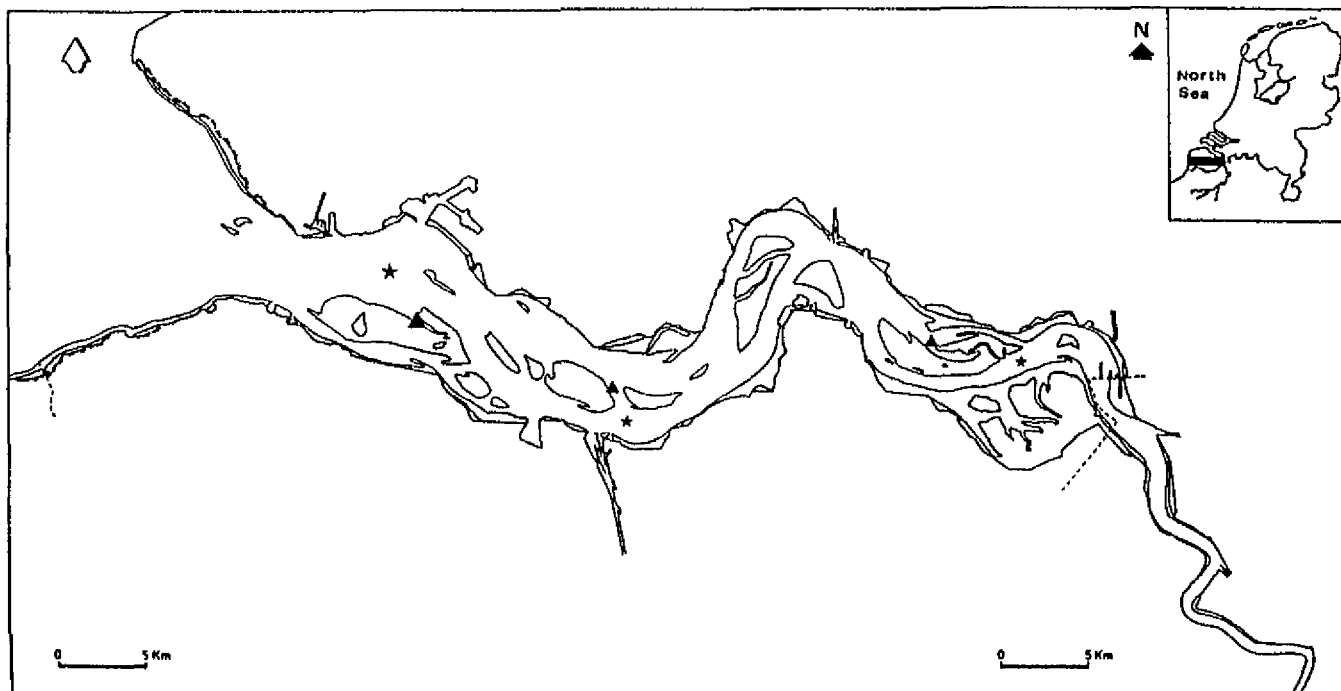
De duur van de reproductie varieert van plaats tot plaats (Bell, 1982; Bishop, 1984). Er zijn 4-5 x zoveel vrouwtjes dan mannetjes (Forsman, 1956). *M. aestuarina* zet de eieren af in de ouderlijke koker, waarin ze worden uitgebroed (Forsman, 1956; Kozhov, 1963). De larven ontwikkelen in 13-14 dagen. Na de broedtijd sterven de adulten af.

VERSPREIDING

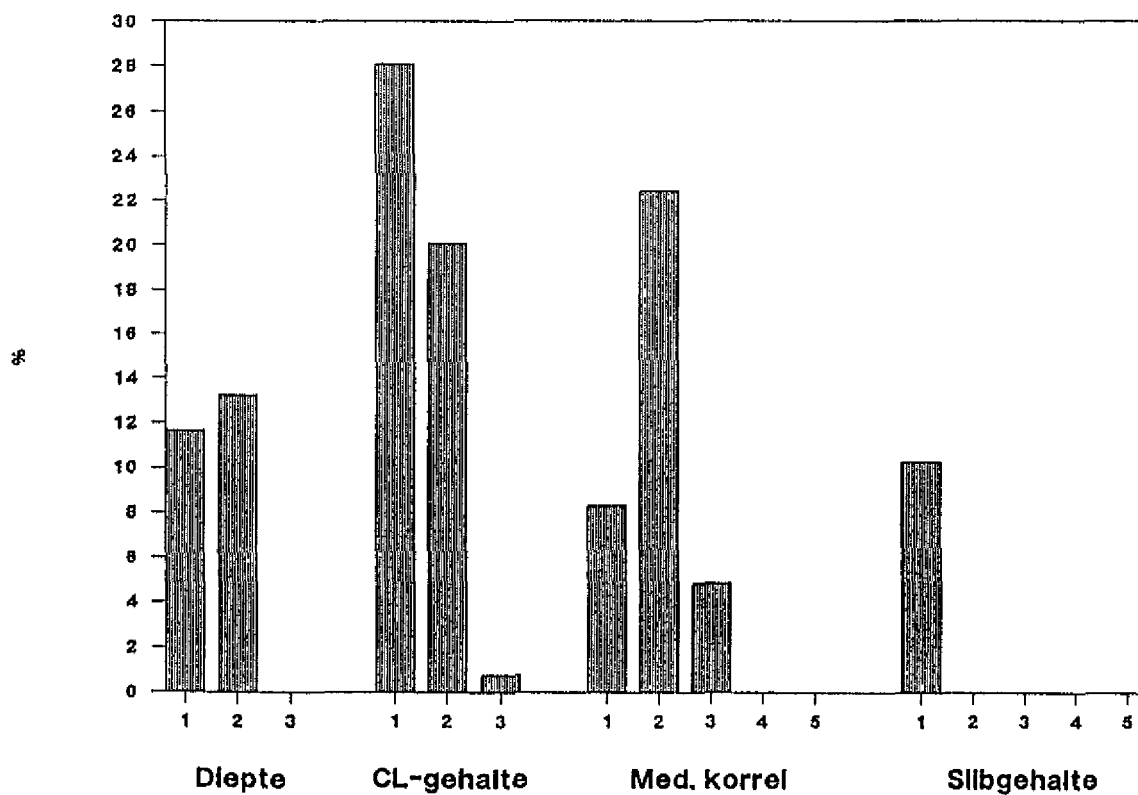
M. aestuarina is een typische littorale soort, die in de sublittorale zone ontbreekt. *M. aestuarina* is een relatief zeldzame soort, maar komt verspreid over het gehele studiegebied voor, met een duidelijke voorkeur voor de brakke zone, en met name de Beneden Zeeschelde waar het een relatief algemene soort is. Veruit de hoogste gemiddelde densiteit wordt waargenomen op de slikken van de Beneden Zeeschelde: gemiddeld 3565 ind/m². De maximaal waargenomen densiteit bedraagt hier 38879 ind/m². Elders bedraagt de gemiddelde densiteit < 100 ind/m². De biomassa is overal zeer laag en de bijdrage tot de gemiddelde totale biomassa is dan ook miniem.

HABITATVOORKEUR

M. aestuarina vertoont een uitgesproken voorkeur voor zeer fijne sedimenten (mediane zandfractie > 3 phi) met een hoog tot zeer hoog slibgehalte. In grove en middelmatig fijne sedimenten komt de soort niet voor.

Nephtys cirrosa (N/m²)

Deelgebied	1	2	3	4	5	6
Voorkomen: Litt.	-	-	-	-	-	-
Sublitt.	44 %	24 %	-	2 %	-	-
Densiteit: Litt.	-	-	-	-	-	-
Sublitt.	0 (0-76)	0 (0-54)	-	0 (0-32)	-	-
Biomassa: Litt.	-	-	-	-	-	-
Sublitt.	0 (0-0.54)	0 (0-0.11)	-	?	-	-



SOORT(GROEP) *NEPHTYS CIRROSA*
(Annelida: Polychaeta)

SOORTEN -

AUTEKOLOGIE

N. cirrosa is, in tegenstelling tot *N. hombergii*, een zuidelijke soort met noordelijke limieten in Schotland (McIntyre & Eleftheriou, 1968). Bij zeer koude winters in het Delta-gebied sterft dan ook de populatie en het duurt 3-4 jaren voor de soort terug aanwezig is (Wolff, 1971). *N. cirrosa* dringt de estuaria tot de isohallen van 10-15 g Cl⁻/l binnen (Wolff, 1971). *N. cirrosa* is, in tegenstelling tot *N. hombergii*, een sublittorale soort met een duidelijke voorkeur voor de meer zandige sedimenten (Clark & Haderlie, 1960; Wolff, 1971).

N. cirrosa leeft in niet-permanente gangen (Hartmann-Schröder, 1971) en is een carnivoor (Clark, 1962) die zich voedt met allerlei polychaeten zoals *Scoloplos armiger*, *Heteromastus filiformis*, enz. (Commito & Ambrose, 1985).

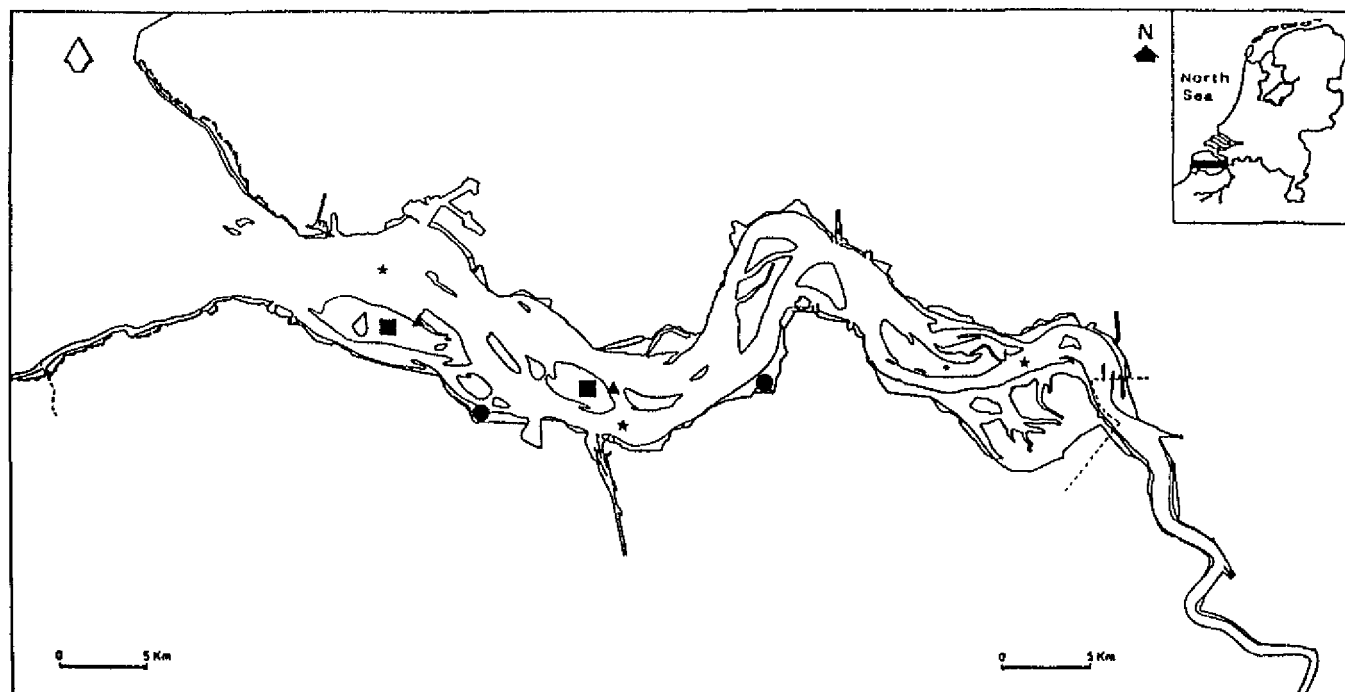
N. cirrosa is een polytelische soort. De spawning gebeurt vrij in het water tijdens het zwemmen van de ouderdieren. De larven zijn planktonisch.

VERSPREIDING

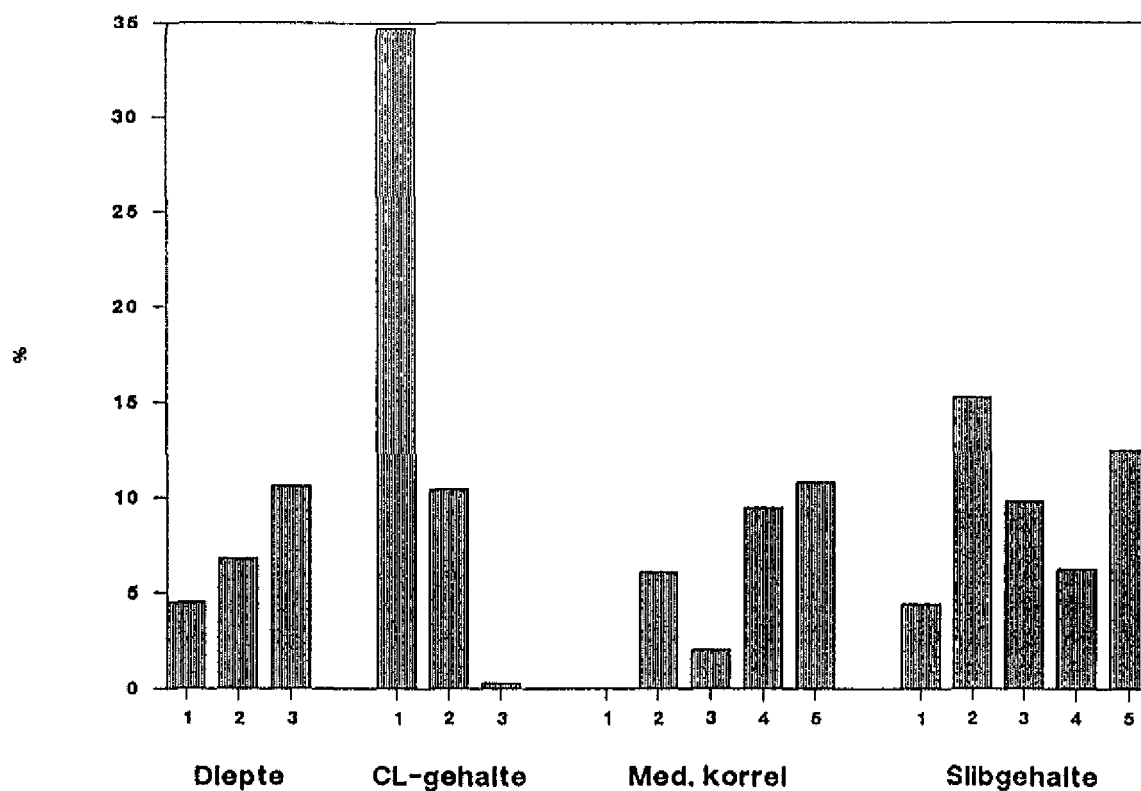
N. cirrosa is een typische soort van de sublittorale (diep en ondiep) zone. In tegenstelling tot *N. hombergii* ontbreekt *N. cirrosa* in de littorale zone. *N. cirrosa* is een relatief algemene soort in het studiegebied. Het is een typische mariene soort die tot in de mariene overgangszone doordringt. In de brakke zone is de soort nagenoeg afwezig (slechts enkele malen sublittoraal in het Valkenisse-gebied waargenomen). De gemiddelde densiteiten zijn in het gehele verspreidingsgebied laag (< 20 ind/m²). De hoogste densiteiten worden waargenomen in de ondiepe en diepe zone van het Hooge Platen-gebied (gemiddeld 10 ind/m² en maximaal 76 ind/m²). De gemiddelde biomassa is zeer laag. In de diepe zone van het Hooge Platen- en Middelplaten-gebied maakt *N. cirrosa* zo'n 10 % van de gemiddelde totale biomassa uit.

HABITATVOORKEUR

N. cirrosa toont, in tegenstelling tot *N. hombergii*, een significante voorkeur voor middelmatig fijne tot grove sedimenten (optimum bij een mediane zandfractie 1.5-2 phi) met een zeer laag slibgehalte (< 2 %). Het is de enige, algemeen waargenomen soort die een zo uitgesproken voorkeur voor grove en slibarme sedimenten heeft.

Nephtys hombergii (N/m²)

Deelgebied	1	2	3	4	5	6
Voorkomen: Litt.	60 %	71 %	8 %	-	-	-
Sublitt.	32 %	6 %	-	1 %	-	-
Densiteit: Litt.	16 (0-173)	18 (0-86)	0 (0-31)	-	-	-
Sublitt.	0 (0-75)	0 (0-70)	-	0 (0-11)	-	-
Biomassa: Litt.	0.06 (0-1.83)	0.04 (0-1.27)	0 (0-0.30)	-	-	-
Sublitt.	0 (0-1.42)	0 (0-0.73)	-	?	-	-



SOORT(GROEP) *NEPHTYS HOMBERGII*
(Annelida: Polychaeta)**SOORTEN****AUTEKOLOGIE**

N. hombergii is een kosmopolitische soort, zeer algemeen langs de Atlantische kusten. *N. hombergii* dringt de estuaria binnen tot een zoutgehalte van 10-15 g Cl⁻/l. *N. hombergii* komt zowel littoraal als (ondiep) sublittoraal voor, maar is het algemeenst in de littorale zone (Wolff, 1971). *Nephtys cirrosa* daarentegen is meer algemeen in de sublittorale zone (Wolff, 1971). *N. hombergii* is zeer wintergevoelig met zeer hoge sterftes in strenge winters (Beukema, 1979; Beukema & Essink, 1986). Deze soort komt voor in alle sedimenten, doch heeft een voorkeur voor minder goed gesorteerde, min of meer slibrijke sedimenten (Clark & Haderlie, 1960; Kirkegaard, 1969; Wolff, 1973; Govaere, 1978; Alheit, 1978). *Nephtys cirrosa* daarentegen prefereert meer zandige sedimenten (Wolff, 1971). In tegenstelling tot *N. diversicolor* leeft *N. hombergii* in niet permanente en dus niet verstevigde gangen tot 20 cm diep (Hartmann-Schröder, 1971). De sterk gespierde uitstulpbare farynx zou eerder een adaptatie zijn aan het vlug ingraven, dan aan zijn voedingswijze. *N. hombergii* wordt doorgaans geklasseerd als carnivoor (Clark, 1962) die zich voedt met polychaeten zoals *Scoloplos armiger*, *Heteromastus filiformis*, juveniele *Nereis diversicolor* en nematoden; maar ook diatomeeën en detritus behoren tot het dieet (Davey & George, 1986; Shubert & Reise, 1986). Olive et al. (1981) klasseren *N. hombergii* als een niet selektieve carnivoor terwijl Warwick et al. (1979) deze soort beschouwen als een omnivoor waarbij ééncellige algen een groot deel van het dieet vormen. Shubert & Reise (1986) en Beukema (1987) hebben onderzocht wat het effect is van de predatie door *N. hombergii* op de faunasamenstelling in de Waddenzee. Beide studies konkluderen dat de densiteiten van *H. filiformis* en *S. armiger* negatief gekorreleerd zijn met de *Nephtys* densiteit. Vermoedelijk konsumeert *N. hombergii* jaarlijks 20-25 % van hun biomassa.

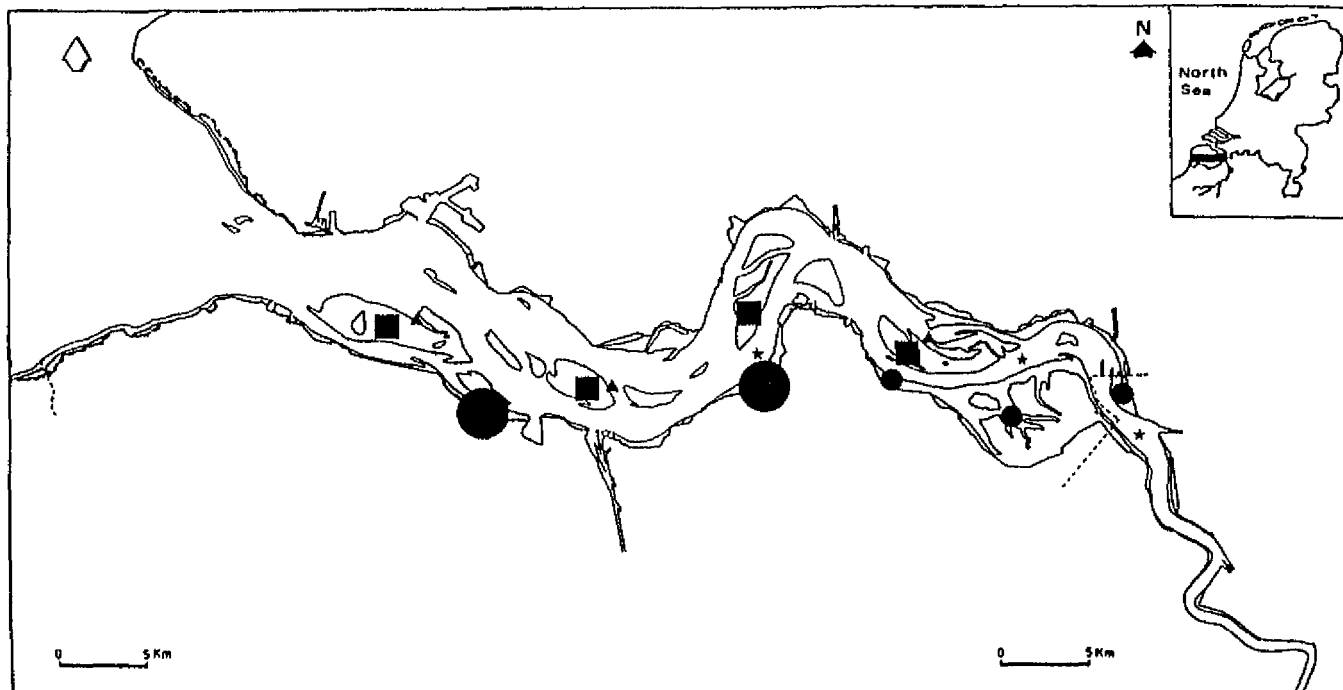
N. hombergii is een polytelische soort die zich vanaf het tweede levensjaar voortplant (Olive, 1978). De spawning gebeurt vrij in het water tijdens het zwemmen van de ouderdieren. De hieruit ontstane planktonische larven settlen zich sublittoraal en migreren dan binnen de drie maanden naar de adulte populatie in het eulittoraal (Olive, 1977; Warwick en Price, 1975).

VERSPREIDING

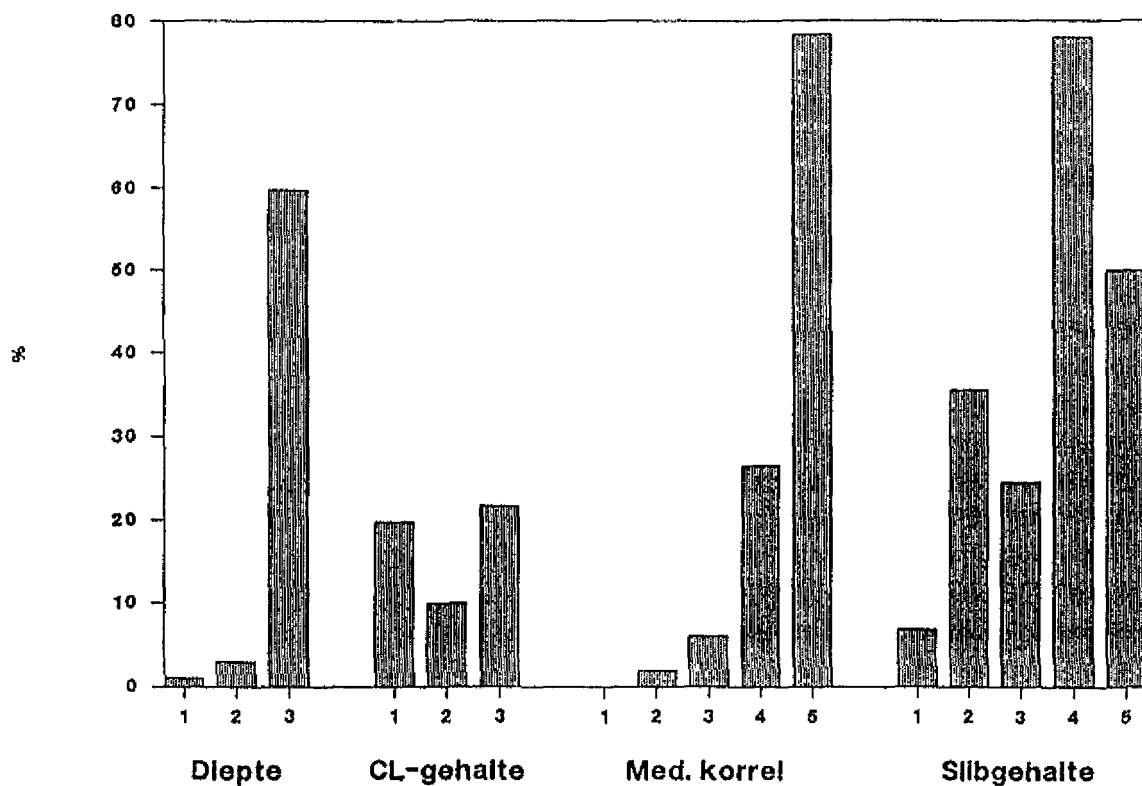
N. hombergii komt over de volledige verticale gradiënt voor, met een toename naar de littorale zone toe. *N. hombergii* is een relatief algemene soort in het studiegebied. Het is een mariene soort die tot in de mariene overgangszone doordringt. In de brakke zone is de soort nagenoeg afwezig (slechts enkele malen sublittoraal in het Valkenisse-gebied waargenomen). De gemiddelde densiteiten zijn in het gehele verspreidingsgebied relatief laag (< 50 ind/m²). De hoogste densiteiten worden waargenomen op de platen van het Hooge Platen-gebied (gemiddeld 47 ind/m² en maximaal 173 ind/m²) en het Middelplaten-gebied (gemiddeld 30 ind/m² en maximaal 86 ind/m²). Sublittoraal zijn de gemiddelde densiteiten zeer laag (< 10 ind/m²). De waargenomen biomassa's zijn doorgaans laag; op sommige plaatsen, zowel littoraal als sublittoraal, werden toch biomassawaarden aangetroffen van > 1 g AFDW/m². Het aandeel tot de gemiddelde totale biomassa is echter gering.

HABITATVOORKEUR

N. hombergii stelt blijkbaar weinig eisen aan het sedimenttype en komt dan ook voor in een wijde range aan sedimenttypes met een variërend slibgehalte. Enkel in grove sedimenten met een zeer laag slibgehalte komt de soort niet voor.

Nereis diversicolor (N/m²)

Deelgebied	1	2	3	4	5	6
Voorkomen: Litt.	95 %	64 %	41 %	60 %	57 %	57 %
Sublitt.	4 %	0.5 %	15 %	2 %	1 %	
Densiteit: Litt.	162 (0-2528)	21 (0-1164)	0 (0-3928)	20 (0-3803)	31 (0-1090)	11 (0-1933)
Sublitt.	0 (0-59)	0 (0-10)	0 (0-73)	0 (0-20)	0 (0-11)	
Biomassa: Litt.	0.5 (0-13.69)	0.02 (0-0.79)	0 (0-6.78)	0.34 (0-3.05)	0.05 (0-3.85)	?
Sublitt.	0 (0-0.08)	0 (0-0.03)	?	0 (0-0.02)	?	



SOORT(GROEP) NEREIS DIVERSICOLOR
(Annelida: Polychaeta)**SOORTEN** -**AUTEKOLOGIE**

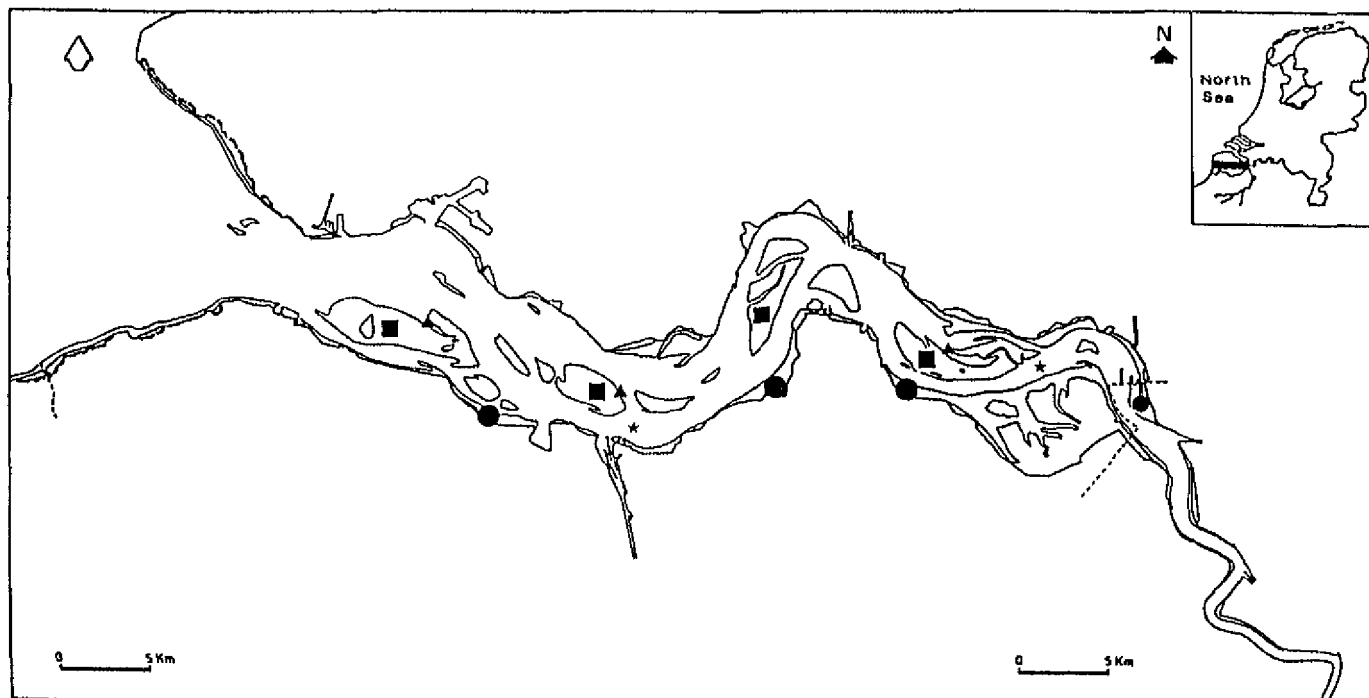
N. diversicolor is één van de meest karakteristieke soorten van estuariene getijdegebieden. Door zijn zeer hoge tolerantie voor allerlei abiotische factoren (temperatuur, salinitet, verontreiniging) is zijn verspreiding zeer groot, van de koude brakke Baltische Zee tot de hypersallene lagunen van de Zwarte Zee (Mettam, 1979). *N. diversicolor* heeft een voorkeur voor ondiep mesohalien water (Muus, 1967; Wolff, 1973). *N. diversicolor* bezit een grote tolerantie t.o.v. saliniteitsverschillen (Dales, 1951b; Hartmann-Schröder, 1983).

N. diversicolor graaft in het sediment een vertakt gangensysteem (Hartmann-Schröder, 1983). Gewoonlijk komt *N. diversicolor* op een diepte van 5-20 cm voor, maar bij vriesweer kruipt het dier tot 40 cm diep (Muus, 1967). *N. diversicolor* geeft de voorkeur aan zeer fijne, slibrijke sedimenten (Wolff, 1973). In zwart slib komen ze niet voor. Algemeen wordt aangenomen dat *N. diversicolor* een omnivoor is, die echter gebruik kan maken van verschillende voedingsmethoden. Goerke (1966) beschrijft *N. diversicolor* zowel als depositfeeder, karnivoor, aaseter, planteneter en filterfeeder. Volgens Muus (1967) voedt *N. diversicolor* zich bij het opnemen van detritus voornamelijk met de erop levende meiofauna zoals nematoden, ostracoden, en nauplii van harpacticoide copepoden. Muus (1967) stelde tevens predatie op *Corophium volutator* en larven van chironomiden vast. Hartmann-Schröder (1971) beschrijft dat *N. diversicolor* plantaardig materiaal opneemt in de vorm van detritus. Reise (1979) toonde experimenteel aan dat vooral plathelminthes en nematoden belangrijke prooien zijn terwijl ostracoden en copepoden relatief minder belangrijk waren. Volgens Comito (1982) voedt *N. diversicolor* zich met Nematoda, Turbellaria en kokkelbroed. *N. diversicolor* is gonochoristisch. De sexratio is steeds in het voordeel van de vrouwtjes (Mettam, 1981). *N. diversicolor* is atook en ovipaar (Wolff, 1973). Er treedt pseudocopulatie op. Kort na de spawning sterven de adulten. Het tijdstip en de duur van de spawningsperiode is sterk variabel (Dales, 1950; Muus, 1967; Chambers & Milne, 1975; Heip & Herman, 1979; ...). De larven komen na ongeveer een week vrij ofwel in het gangensysteem van het ouderdier, op de bodem of in de bovenste lagen van het sediment. Slechts uiterst zelden worden ze in de waterfase aangetroffen.

VERSPREIDING

N. diversicolor is een typische littorale soort. In de sublittorale zone komt *N. diversicolor* nauwelijks voor. *N. diversicolor* is een zeer algemene soort, die verspreid over het gehele studiegebied voorkomt, tot in de Beneden Zeeschelde. De hoogste densiteiten worden waargenomen op de slikken: gemiddeld 1300 ind/m² in het Hooge Platen- en Rug van Baarland-Ossensisse-gebied. In de brakke zone is de densiteit lager. In Saefthinghe is *N. diversicolor* een belangrijke soort met een gemiddelde densiteit van 260 ind/m². Op de platen varieert de gemiddelde densiteit tussen 150 en 385 ind/m². Maximaal waargenomen densiteiten variëren tussen 1100 en 4000 ind/m². In de sublittorale zone komen geen densiteiten > 100 ind/m² voor. *N. diversicolor* kan relatief hoge biomassawaarden bereiken, en dit met name op de slikken van de verschillende deelgebieden. Zowel de gemiddelde als de maximale biomassa op de slikken neemt af van west naar oost: gemiddeld 4.35 g AFDW/m² (13.7 max) in het Hooge Platen-gebied, 2 g AFDW/m² (6.78 max) in het Rug van Baarland-Ossensisse-gebied, 1.5 g AFDW/m² (3.05 max) in het Valkenisse-gebied, en 0.77 g AFDW/m² (3.85 max) in de Beneden

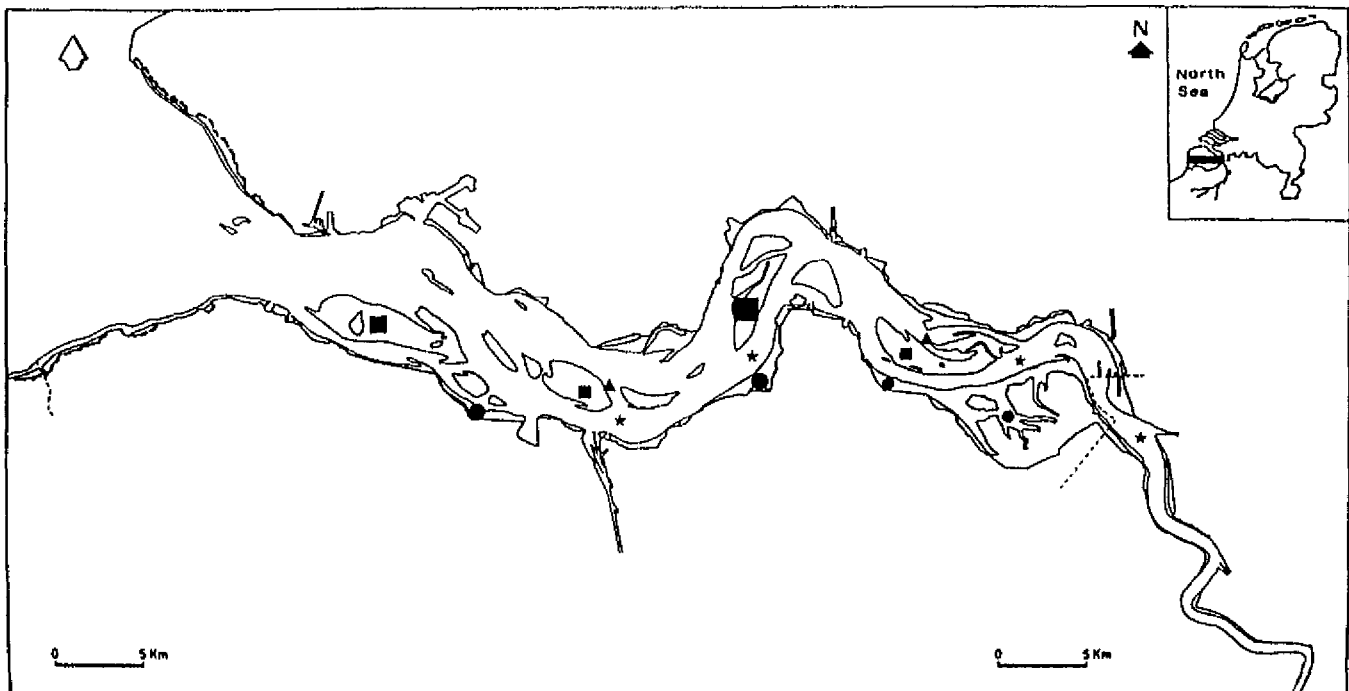
Nereis diversicolor (g AFDW/m²)



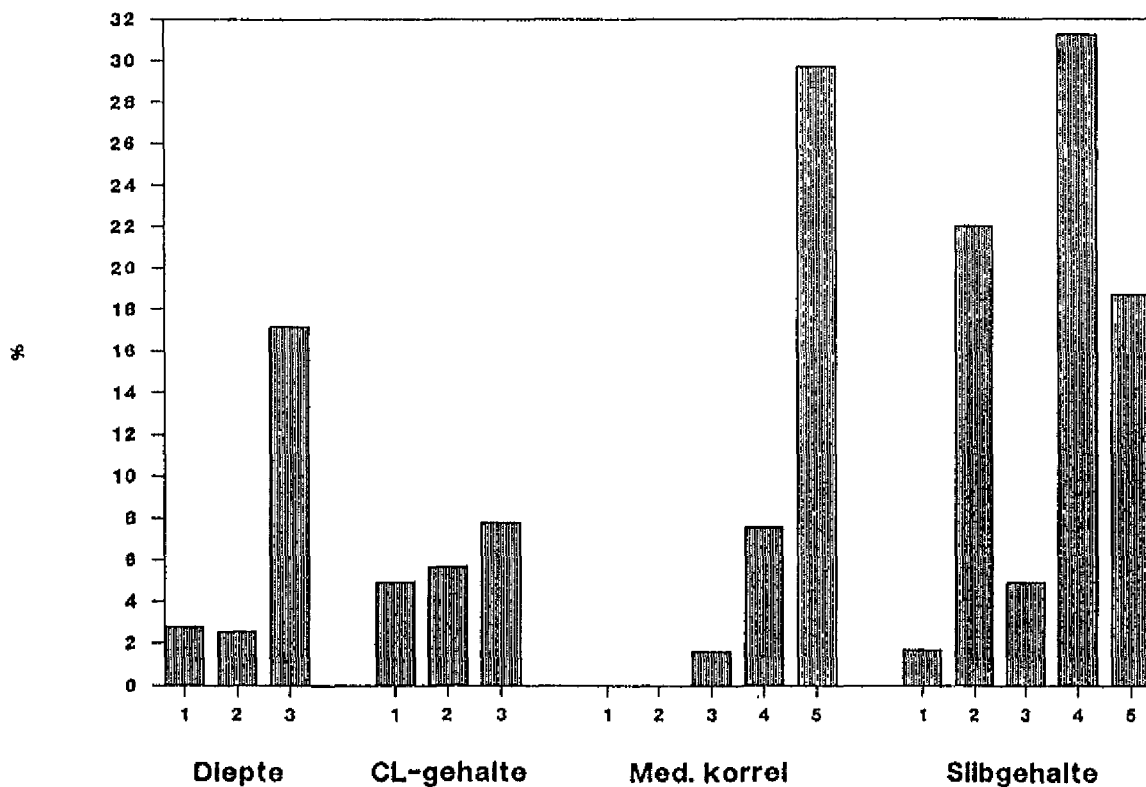
Zeeschelde. Op de plaatgebieden bedraagt de gemiddelde biomassa nergens > 1 g AFDW/m². *N. diversicolor* maakt in de littorale zone van het Valkenisse-gebied, het Rug van Baarland-Ossenisse-gebied en de Beneden Zeeschelde resp. 10, 11 en 13 % van de totale gemiddelde biomassa uit. In de andere deelgebieden is het aandeel verwaarloosbaar. In de sublittorale zone is de waargenomen biomassa zeer laag.

HABITATVOORKEUR

N. diversicolor vertoont een uitgesproken voorkeur voor fijne sedimenten (mediane zandfractie $> 3 \phi$) met een hoog slibgehalte (optimum bij 10-25 %). Deze soort is zelfs aanwezig in de meest slibrijke sedimenten. In zeer grove en slibarme sedimenten komt *N. diversicolor* niet voor.

Nereis succinea (N/m²)

Deelgebied	1	2	3	4	5	6
Voorkomen: Litt.	25 %	2 %	41 %	25 %	-	8 %
Sublitt.	-	1 %	19 %	4 %	3 %	-
Densiteit: Litt.	0 (0-597)	0 (0-45)	0 (0-3425)	0 (0-129)	-	0 (0-22)
Sublitt.	-	0 (0-32)	0 (0-22)	0 (0-92)	0 (0-27)	-
Biomassa: Litt.	0 (0-0.90)	0 (0-0.86)	0 (0-2.34)	0 (0-0.35)	-	?
Sublitt.	-	?	?	0 (0-0.05)	?	-



SOORT(GROEP) *NEREIS SUCCINEA*
(Annelida: Polychaeta)

SOORTEN -

AUTEKOLOGIE

N. succinea is een euryhaline soort die tot in de brakke zones van estuaria voorkomt, maar verdraagt minder goed extreme saliniteiten dan *N. diversicolor*. In de Westerschelde komt *N. succinea* voor tot 3 g Cl⁻/l (Wolff, 1973). Robineau (1987) omschrijft *N. succinea* als een typische brakwatersoort van de Loire.

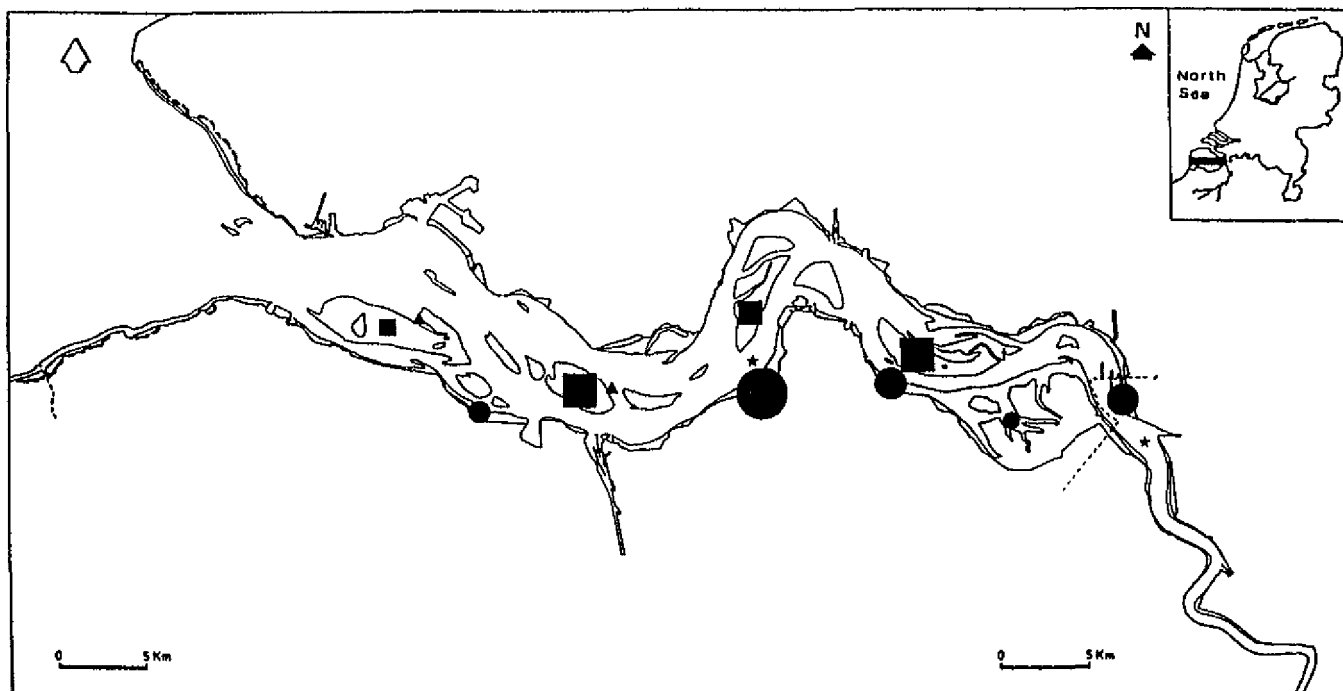
N. succinea vormt U-vormige gangen, langs beide zijden open. *N. succinea* is een snelle graver. *N. succinea* komt op tal van substraten voor, zowel op zand, slib, tussen schelpen, mosselbanken, op palen en op havenkonstrukties (Wolff, 1973). *N. succinea* is een niet selektieve deposit feeder (Goerke, 1971; Hartmann-Schröder, 1971).

VERSPREIDING

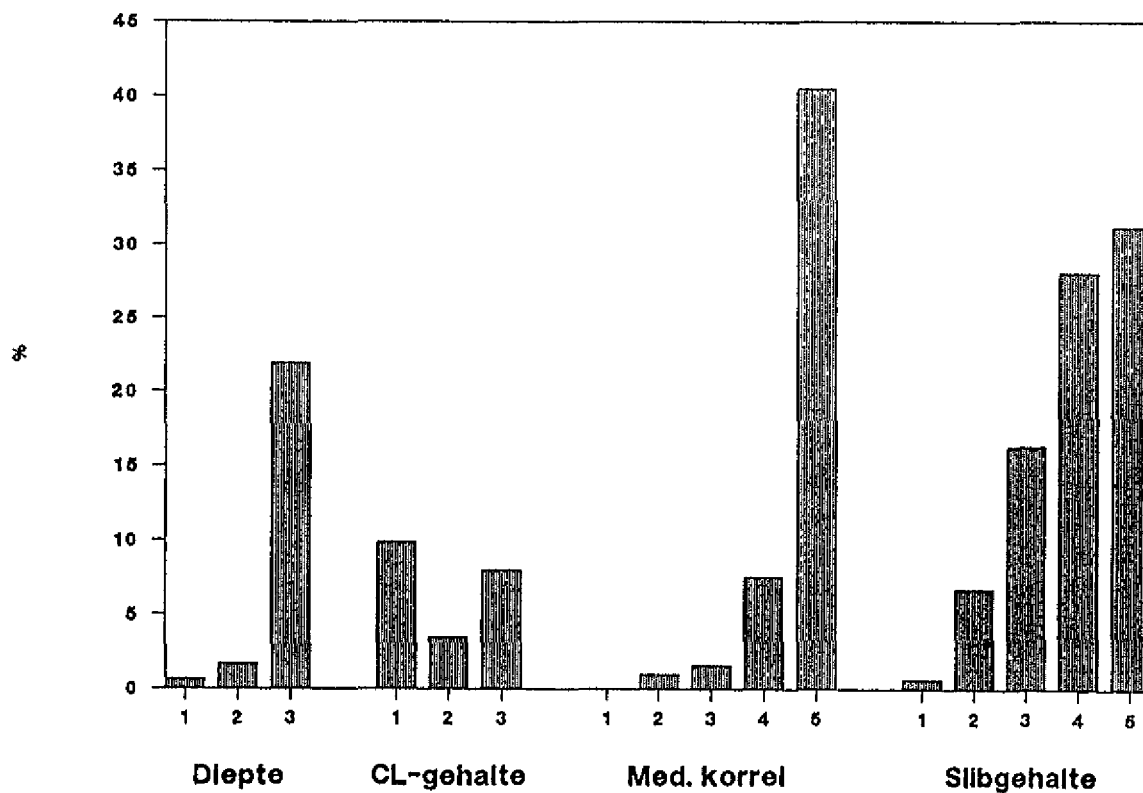
N. succinea is een typische littorale soort, die slechts sporadisch in de sublittorale zone aangetroffen wordt. *N. succinea* is een minder algemene soort, maar komt verspreid over het gehele studiegebied voor. De hoogste densiteiten worden waargenomen op de platen van het Rug van Baarland-Ossensisse-gebied: gemiddeld 405 ind/m² (maximaal 3425 ind/m²). In het Hooge Platen-gebied varieert littoraal de gemiddelde densiteit tussen 50-80 ind/m² (maximaal 600 ind/m²). Elders bedraagt de gemiddelde densiteit < 10 ind/m² (maximaal < 150 ind/m²). De gemiddelde biomassa is laag en slechts op enkele plaatsen wordt een biomassa > 1 g AFDW/m² aangetroffen (Rug van Baarland-Ossensisse-gebied).

HABITATVOORKEUR

N. succinea vertoont een significante voorkeur voor fijne sedimenten (mediane zandfractie > 3 phi) met in de meeste gevallen een hoog slibgehalte (10-25 %).

Polydora spec. (N/m²)

Deelgebied	1	2	3	4	5	6
Voorkomen: Litt.	45 %	29 %	25 %	31 %	57 %	17 %
Sublitt.	3 %	1 %	5 %	-	2 %	-
Densiteit: Litt.	0 (0-1247)	0 (0-5859)	0 (0-7731)	0 (0-17190)	70 (0-388)	0 (0-1037)
Sublitt.	0 (0-42)	0 (0-25)	0 (0-32)	-	0 (0-22)	-
Biomassa: Litt.	0 (0-0.12)	?	0 (0-0.81)	0 (0-1.50)	0.004 (0-0.05)	?
Sublitt.	0 (0-0.02)	0 (0-0.01)	?	-	?	-



SOORT(GROEP) *POLYDORA SPEC.*
(Annelida: Polychaeta)

SOORTEN *Polydora ligni*, *Polydora ciliata*

AUTEKOLOGIE

P. ligni is een euryhaline soort en verdraagt een grote range aan saliniteiten, met een voorkeur voor de brakke zone. In het Deltagebied komt *P. ligni* voor van $\pm 1-3$ g Cl^-/l tot een chloriniteit van 16.5 g Cl^-/l (Wolff, 1973). *P. ciliata* daarentegen dringt de estuaria binnen tot 10-12 g Cl^-/l (Wolff, 1973). *Polydora spec.* komt zowel littoraal als sublittoraal voor.

Polydora spec. vormt U-vormige, met mucus afgelijnde kokers. *Polydora spec.* wordt in tal van substraten aangetroffen, maar daar waar *P. ligni* een voorkeur heeft voor zeer fijne, slibrijke bodems (Wolff, 1973), is *P. ciliata* een soort die leeft (boort) in harde substraten zoals schelpen (Korringa, 1951), zandsteen (Gudmundsson, 1985), kalksteen, rottend hout, enz. (Dorsett, 1961). Zelden wordt *P. ciliata* waargenomen in losse sedimenten. We kunnen er dan ook van uit gaan dat de meeste exemplaren die aangetroffen werden behoren tot *P. ligni*. Zowel *P. ligni* als *P. ciliata* zijn filter feeders en selectieve deposit feeders die m.b.v. de twee gegroefde palpen hun voedsel verzamelen (Korringa, 1951; Blake, 1971; Dauer et al., 1981).

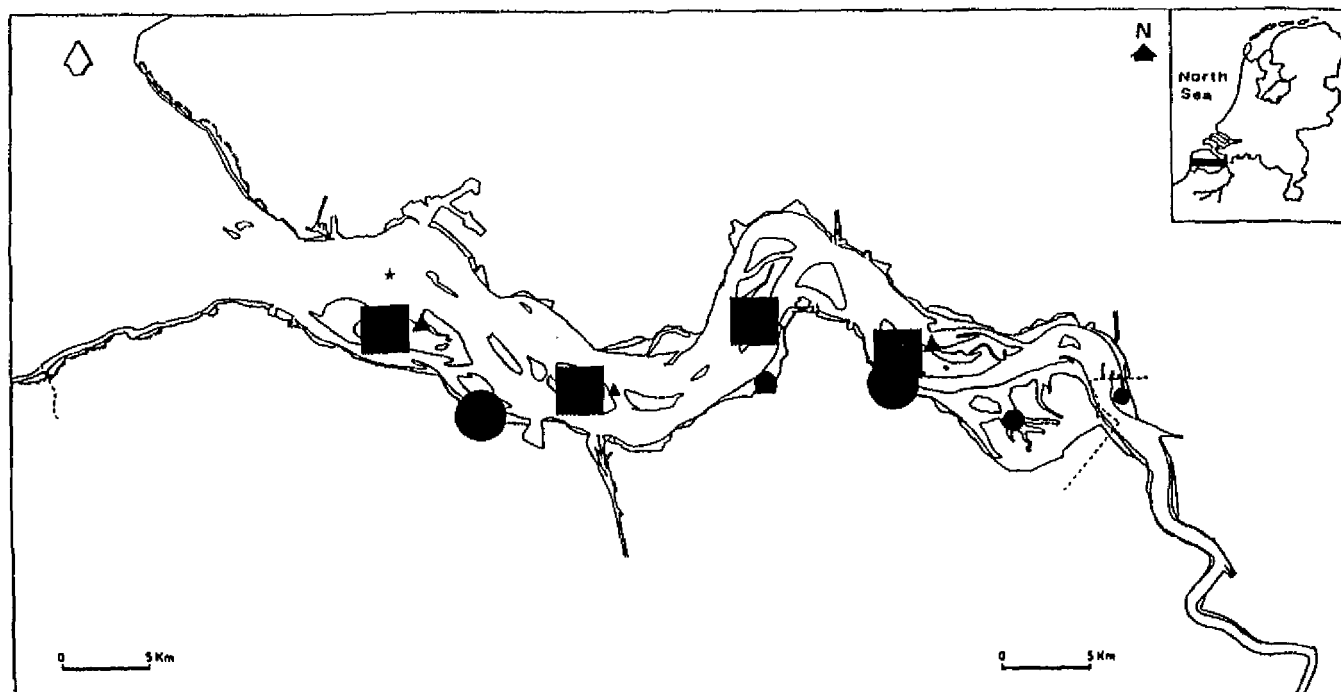
Polydora spec. heeft gescheiden sexen. De eieren worden afgezet in transparante eikapsels in de koker van het wijfje (Gudmundsson, 1985; Zajac, 1986). De larven ontwikkelen zich in de koker tot een grootte van drie segmenten, waarna ze losgelaten worden in de waterkolom. Als adelphophagie ('nurse egg feeding', Blake & Kudenov, 1981) voorkomt, ontwikkelen de larven zich tot een lengte van 4 tot 15 segmenten vooraleer ze worden vrijgelaten (Zajac, 1986). De larven settlen zich als ze 15-20 segmenten hebben (Gudmundsson, 1985; Zajac, 1986). Zajac (1986) toonde aan dat een dalend voedselaanbod en/of een stijgende intraspecifieke densiteit negatieve effecten heeft op de groei en de reproductie van *P. ligni*.

VERSPREIDING

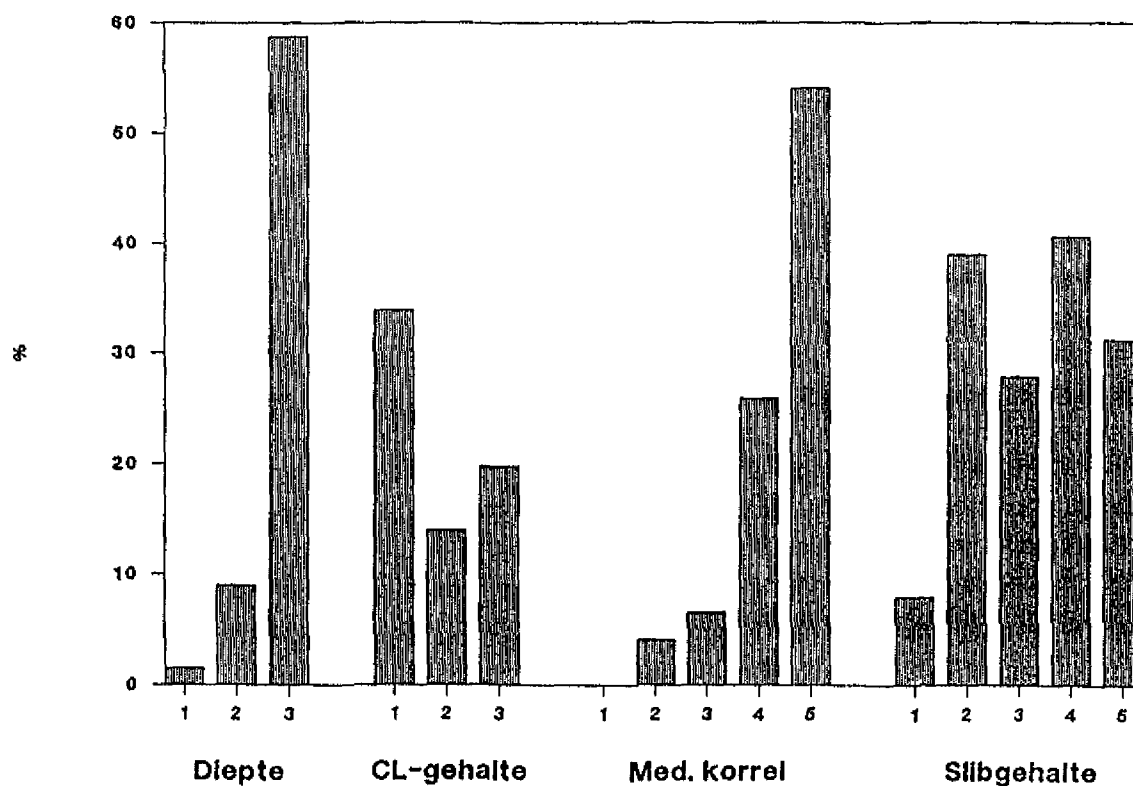
Polydora spec. is een typische littorale soort die in de sublittorale zone nauwelijks voorkomt. *Polydora spec.* is een relatief algemene soort die verspreid over het gehele studiegebied voorkomt, inclusief de Beneden Zeeschelde. Densiteiten zijn het hoogst op de slikken en variëren tussen 330 ind/m² (Hooge Platen-gebied) en 2580 ind/m² (Rug van Baarland-Ossenis-gebied). *Polydora spec.* is een relatief belangrijke soort op de slikken in de Beneden Zeeschelde (gemiddeld 135 ind/m²). In het Saeftinghe-gebied zijn de gemiddelde densiteiten laag. Op de platen varieert de gemiddelde densiteit tussen 72 ind/m² (Hooge Platen-gebied) en 813 ind/m² (Middelplaten-gebied). Maximale densiteiten van > 10000 ind/m² worden enkel in het Valkenisse-gebied aangetroffen. De biomassa is over het algemeen zeer laag (*Polydora spec.* is een kleine worm) en de bijdrage van deze soort tot de totale gemiddelde biomassa is dan ook gering. Maximale biomassa-waarden van 1.5 g AFDW/m² worden in het Valkenisse-gebied aangetroffen.

HABITATVOORKEUR

Polydora spec. vertoont een uitgesproken voorkeur voor fijne sedimenten (mediane zandfractie > 3 phi) met een hoog tot zeer hoog slibgehalte. Het is, samen met *Tharyx marioni*, de enige soort die relatief gezien de hoogste slibklasse (> 25 %) prefereert. Andere *Spionidae* prefereren minder slibrijk (*Pygospio elegans*) of zelfs relatief grof sediment (*Spio spec.*) In zeer grove en slibarme sedimenten is de soort afwezig.

Pygospio elegans (N/m²)

Deelgebied	1	2	3	4	5	6
Voorkomen: Litt.	90 %	93 %	75 %	65 %	14 %	29 %
Sublitt.	21 %	3 %	15 %	2 %	-	-
Densiteit: Litt.	2524 (0-12633)	4973 (0-14142)	102 (0-23664)	86 (0-32730)	0 (0-168)	0 (0-11439)
Sublitt.	0 (0-186)	0 (0-170)	0 (0-1133)	0 (0-2290)	-	-
Biomassa: Litt.	0.22 (0-0.67)	0.18 (0-0.77)	0.01 (0-1.16)	0.36 (0-1.51)	0 (0-0.03)	?
Sublitt.	0 (0-0.02)	0 (0-0.01)	?	0 (0-0.16)	-	-



SOORT(GROEP) PYGOSPIO ELEGANS
(Annelida: Polychaeta)**SOORTEN****AUTEKOLOGIE**

P. elegans is een euryhaliene soort die tot in de brakke zones binnendringt en zeer algemeen is in de intergetijdengebieden van de Delta, van de hoogwaterlijn tot 25 m diepte (Wolff, 1973).

P. elegans leeft in met slijm verstevigde gangen (kokers) en heeft volgens Wolff (1973) een voorkeur voor fijn, slibhoudend zand. Volgens Muus (1967) komt *P. elegans* in zandige en gemengde bodems voor, terwijl Hartmann-Schröder (1971) geen bepaalde preferentie opgeeft. Volgens Linke (1939) is deze polychaet niet aan een bepaald sedimenttype gebonden, wel is de aanwezigheid van diatomeeën van belang. Desprez et al. (1986) namen een toename van *P. elegans* waar in gebieden met een verhoogd slibgehalte. Hieruit blijkt dat *P. elegans* in een relatief grote range aan sedimenttypes kan voorkomen. *P. elegans* is een selectieve deposit feeder die, net zoals andere spioniden, zijn voedsel bijeenschraapt met behulp van zijn tentakels (Taghon, 1982). Het voedsel bestaat uit diatomeeën en kleinere groenwieren. *P. elegans* bezit tevens de mogelijkheid tot filter feeding d.m.v. een net van slijmdraden (Fauchald & Jumars, 1979).

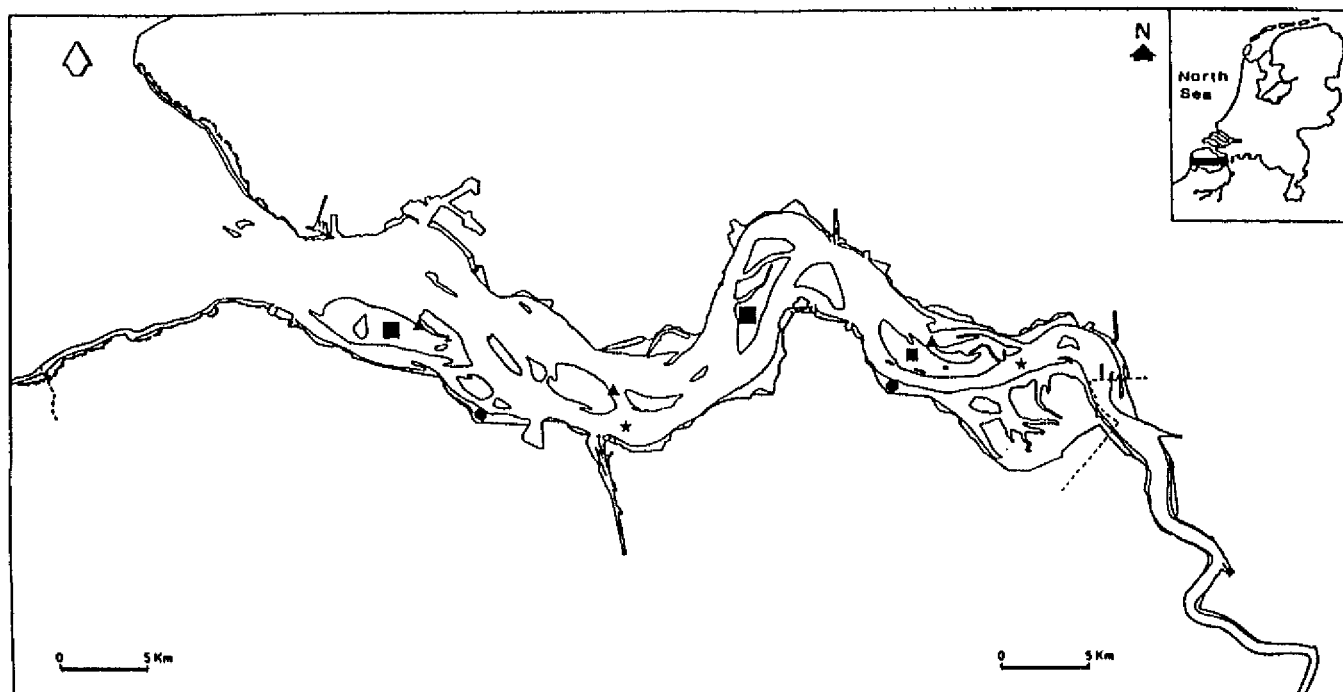
De voortplanting vindt plaats van februari tot eind september, met een maximum in juni-augustus. Per jaar zijn er gemiddeld twee generaties (Wolff, 1973). Het vrouwtje produceert eikapsels die als een ketting met elkaar verbonden zijn en met een korte steel aan de leefbuis van de adult is vastgehecht (Schmidt, 1951; Rasmussen, 1956; Gudmundsson, 1985). Slechts enkele larven per eikapsel komen tot ontwikkeling; de rest van de eieren doet dienst als voedsel voor de larven (Gudmundsson, 1985). De larvale ontwikkeling varieert en zowel pelagische als demersale larven komen voor (Rasmussen, 1973; Gudmundsson, 1985).

VERSPREIDING

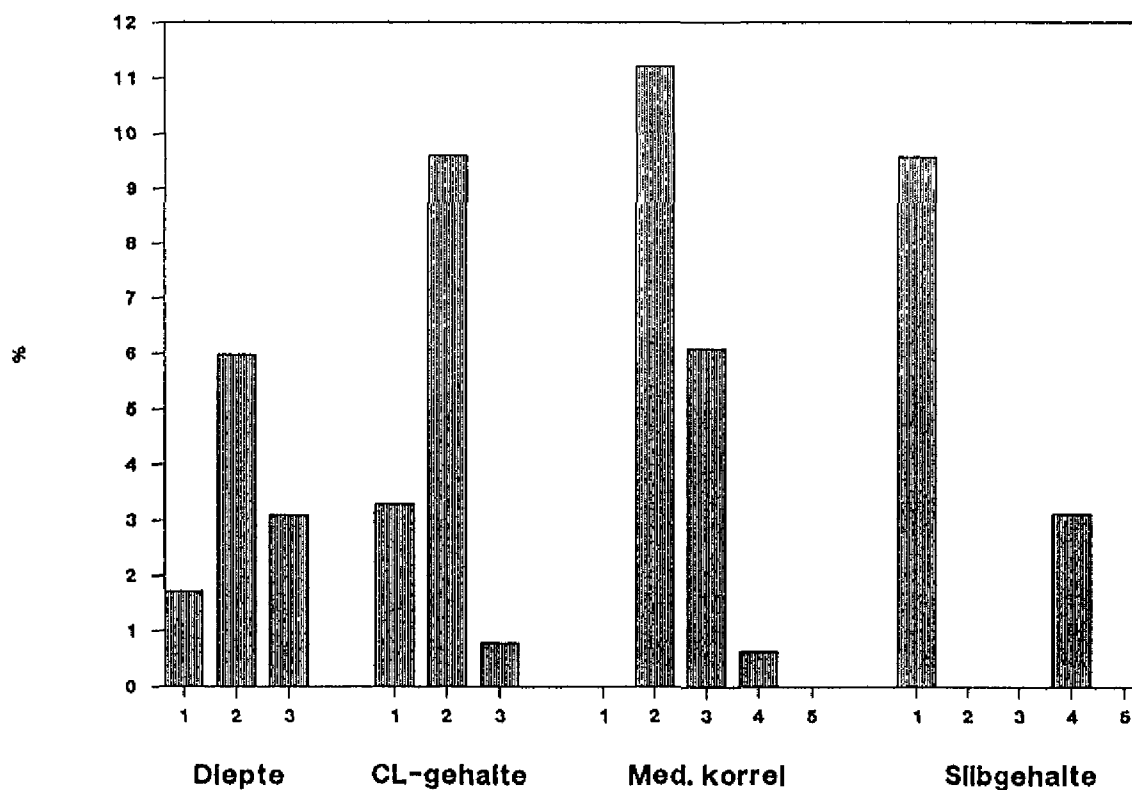
P. elegans is een typische littorale soort, die in de sublittorale zone, en met name in de diepere geulen, nagenoeg afwezig is. *P. elegans* is een algemene soort op de meeste platen en slikken van het volledige studiegebied. *P. elegans* is wel algemener in de mariene zone dan in de brakke zone. Enkel in het Beneden Zeeschelde gebied is het een niet algemene soort. De gemiddelde densiteiten op de plaatgebieden in de verschillende deelgebieden liggen in eenzelfde grootteorde variërend tussen 2730 ind/m² (Valkenisse-gebied) en 5280 ind/m² (Middelplaten-gebied). Op de slikken is de gemiddelde densiteit lager (variërend tussen 365 ind/m² (Rug van Baarland-Ossenis-gebied) en 1720 ind/m² (Valkenisse-gebied)). In Saeftinghe en op de slikken van de Beneden ZeeSchelde bedraagt de gemiddelde densiteit resp. 160 ind/m² en 22 ind/m². Maximaal waargenomen densiteiten situeren zich in de brakke zone (Valkenisse-gebied). De biomassa is in de meeste deelgebieden zeer laag en de bijdrage tot de gemiddelde totale biomassa is dan ook zeer laag. In de littorale zone van het Valkenisse-gebied bedraagt die 4 %. Maximaal waargenomen biomassa's bedragen hier 1.5 g AFDW/m².

HABITATVOORKEUR

P. elegans toont een duidelijke voorkeur voor de meer fijne sedimenten (mediane korrelgrootte > 3 phi), maar is in mindere mate gebonden aan een hoog slibgehalte dan bv. *Polydora spec.*, *Corophium spec.* en *Nereis diversicolor*. Enkel in grove en slibarme sedimenten komt *P. elegans* niet voor.

Scolelepis squamata (N/m²)

Deelgebied	1	2	3	4	5	6
Voorkomen: Litt.	15 %	-	24 %	5 %	-	-
Sublitt.	1 %	9 %	4 %	1 %	-	-
Densiteit: Litt.	0 (0-487)	-	0 (0-47)	0 (0-11)	-	-
Sublitt.	0 (0-20)	0 (0-43)	0 (0-3)	0 (0-11)	-	-
Biomassa: Litt.	0 (0-2.25)	-	0 (0-0.35)	?	-	-
Sublitt.	0 (0-0.19)	0 (0-0.13)	?	?	-	-



SOORT(GROEP) *SCOLELEPIS SQUAMATA*
(Annelida: Polychaeta)

SOORTEN *Scolelepis squamata*, *Scolelepis bonnieri*

AUTEKOLOGIE

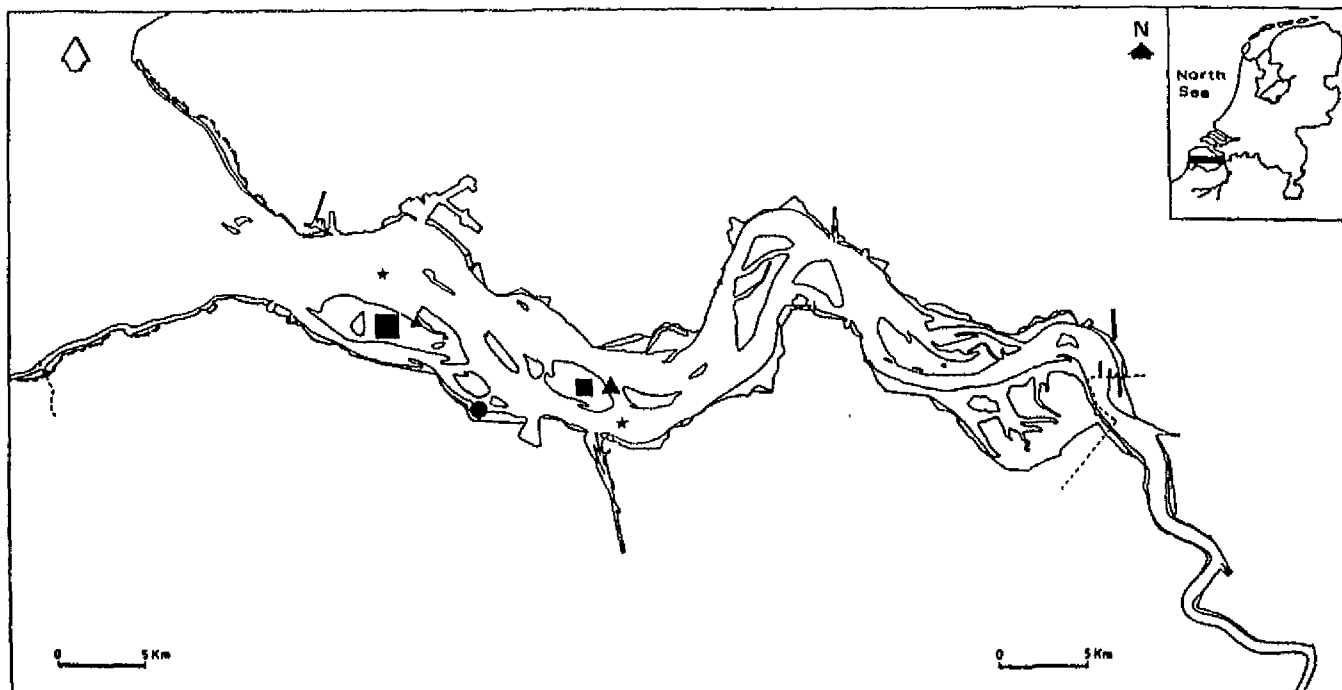
S. squamata is een mariene soort die in de littorale zone van de kusten van de Noordzee en de mariene zones van de estuaria algemeen is (Wolff, 1973). De soort dringt de estuaria binnen tot de isohallen van 15 g Cl-/l bij gemiddelde rivierafvoer (Wolff, 1973). In de sublittorale zone is de verspreiding echter volledig verschillend. *S. squamata* is een typische soort van stranden (dynamische milieus) en is algemeen juist voor de kusten langs de Noordzee en in die delen van de estuaria waar gedurende één getijcyclus de chloriniteit varieert tussen 10 en 15 g Cl-/l (Wolff, 1973). *S. squamata* bewoont zandige sedimenten met een voorkeur voor gemiddelde en goed gesorteerde zanden (Wolff, 1973). *S. squamata* is zowel een filter feeder als een selectieve deposit feeder (Jepsen, 1965).

VERSPREIDING

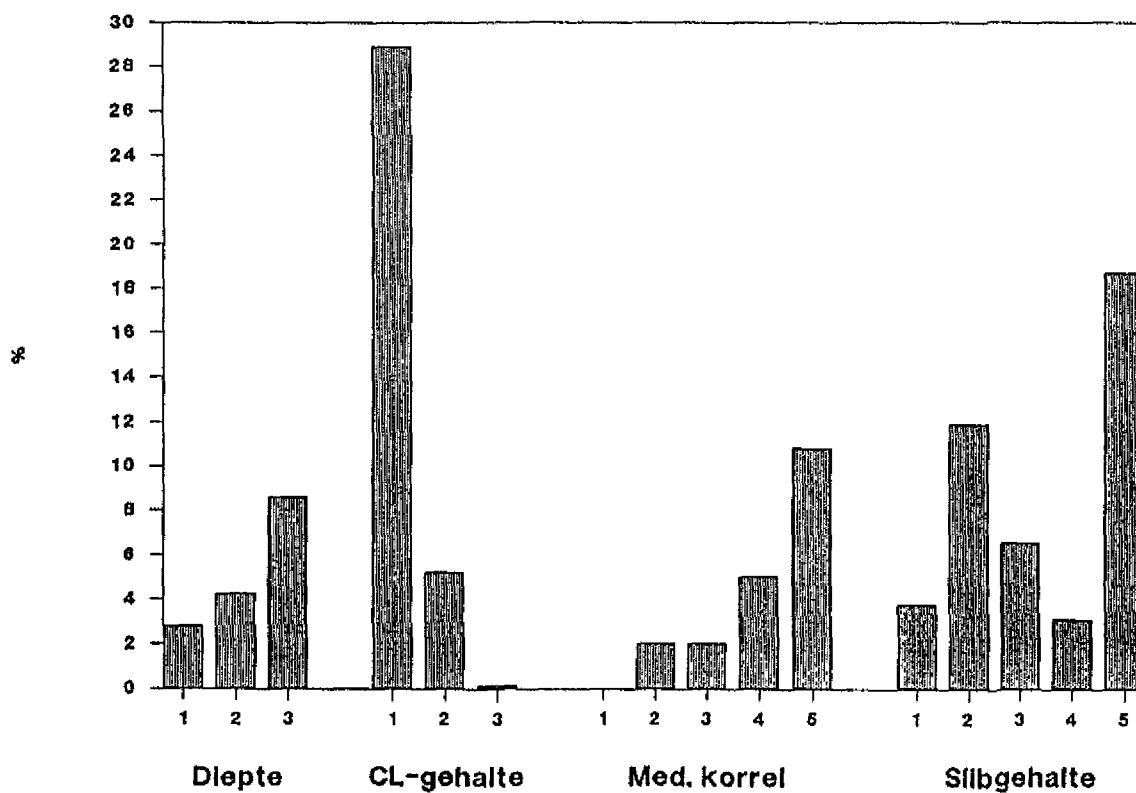
S. squamata komt over de volledige verticale gradiënt voor, met een voorkeur voor de ondiepe en littorale zone. *S. squamata* is eerder een zeldzame soort in het gehele studiegebied. In de Beneden Zeeschelde en Saefthinghe - ontbreekt de soort. De hoogste densiteiten worden waargenomen op de platen van het Hooge Platen-gebied (gemiddeld 54 ind/m²). De maximaal waargenomen densiteit bedraagt hier 487 ind/m². Sublittoraal is de densiteit zeer laag (< 5 ind/m²). De gemiddelde biomassa is zeer laag en de bijdrage tot de gemiddelde totale biomassa dan ook zeer gering. Op de Hooge Platen komen wel maximale biomassawaarden van 2.25 g AFDW/m² voor.

HABITATVOORKEUR

S. squamata heeft een voorkeur voor de middelmatig fijne sedimenten (mediane zandfractie 1.5-2 phi) met in de meeste gevallen een zeer laag slibgehalte (< 2 %).

Scoloplos armiger (N/m²)

Deelgebied	1	2	3	4	5	6
Voorkomen: Litt.	60 %	43 %	-	1 %	-	-
Sublitt.	21 %	4 %	4 %	-	-	-
Densiteit: Litt.	45 (0-2750)	0 (0-180)	-	0 (0-99)	-	-
Sublitt.	0 (0-119)	0 (0-2377)	0 (0-13)	-	-	-
Biomassa: Litt.	0.01 (0-1.33)	0 (0-1.54)	-	?	-	-
Sublitt.	0 (0-0.65)	0 (0-1.64)	?	-	-	-



SOORT(GROEP) SCOLOPLOS ARMIGER
(Annelida: Polychaeta)**SOORTEN****AUTEKOLOGIE**

S. armiger is een typisch mariene soort in het Delta-gebied die slechts zelden doordringt tot in de brakke gedeelten van de estuaria (Wolff, 1973). In het algemeen komt de soort niet voor onder de isohallen van 10 g Cl⁻/l (Wolff, 1973). De verticale verspreiding gaat van de bovenste zones van het eulittoraal tot 2000 m diepte. *S. armiger* is niet gevoelig aan streng winterweer (Beukema, 1989). *S. armiger* is een kosmopoliet en leeft in de bovenste 10 tot 15 cm van het substraat in een niet permanent gangenstelsel. Max. worden ze 12 cm lang (Hartmann-Schröder, 1971) en ongeveer 4 jaar oud (Gibbs, 1968). Volgens Hartmann-Schröder (1971) vertoont *S. armiger* geen bepaalde voorkeur voor een sedimenttype. Algemeen wordt toch een preferentie gevonden voor fijn en slibrijk zand (Gibbs, 1968; Wolff, 1973). *S. armiger* is een niet selektieve deposit feeder (Wolff, 1973), terwijl Reise (1985) deze soort als bakterie-eter beschrijft. Volgens Rice et al. (1986) zorgen opgenomen bakterieën voor de nodige organische N en zorgt opgenomen detritus voor de noodzakelijke organische C. *S. armiger* is een belangrijke prooi van *Nephtys hombergii* (Beukema, 1987; Schubert & Reise, 1986).

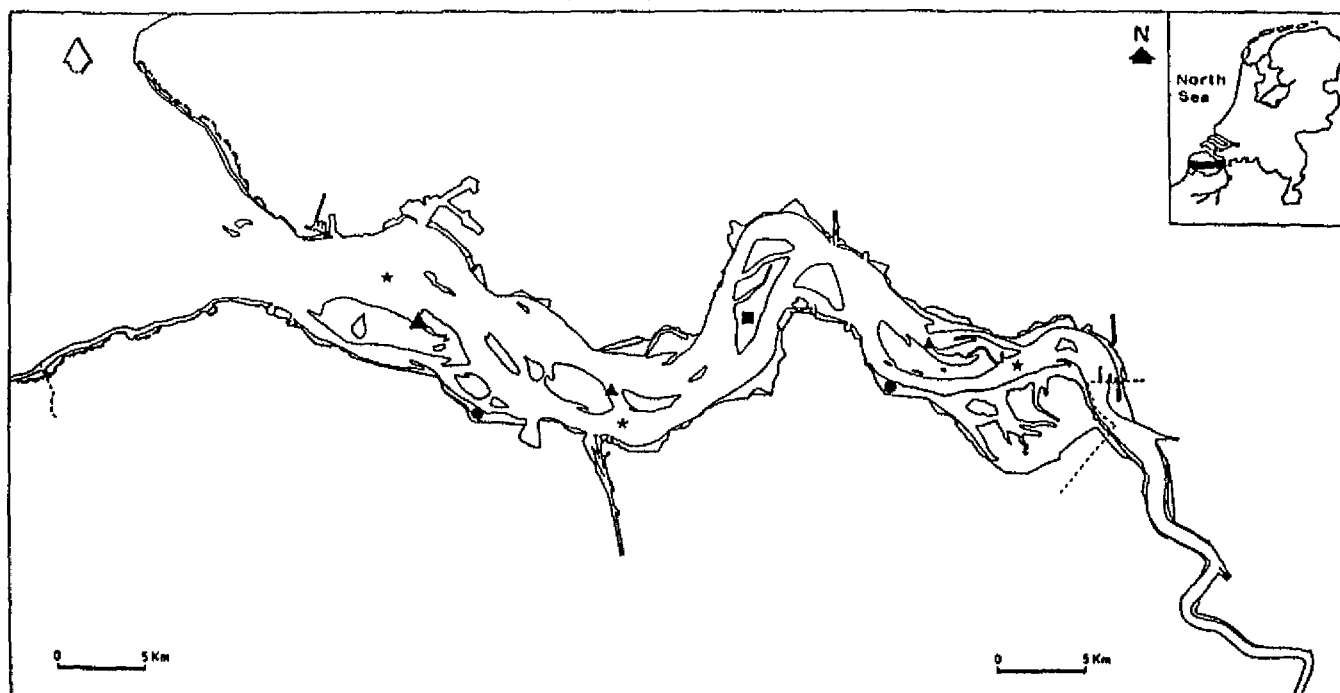
Voortplanting gebeurt slechts vanaf het tweede levensjaar. *S. armiger* zet bolronde, gelatineuze elkokons af, vastgeankerd in het sediment, in de vroege lente. De larven blijven in de kokon tot 3 weken na de fertilisatie, daarna kruipen ze over de bodem rond. Ze zijn dus niet planktonisch (Gibbs, 1968).

VERSPREIDING

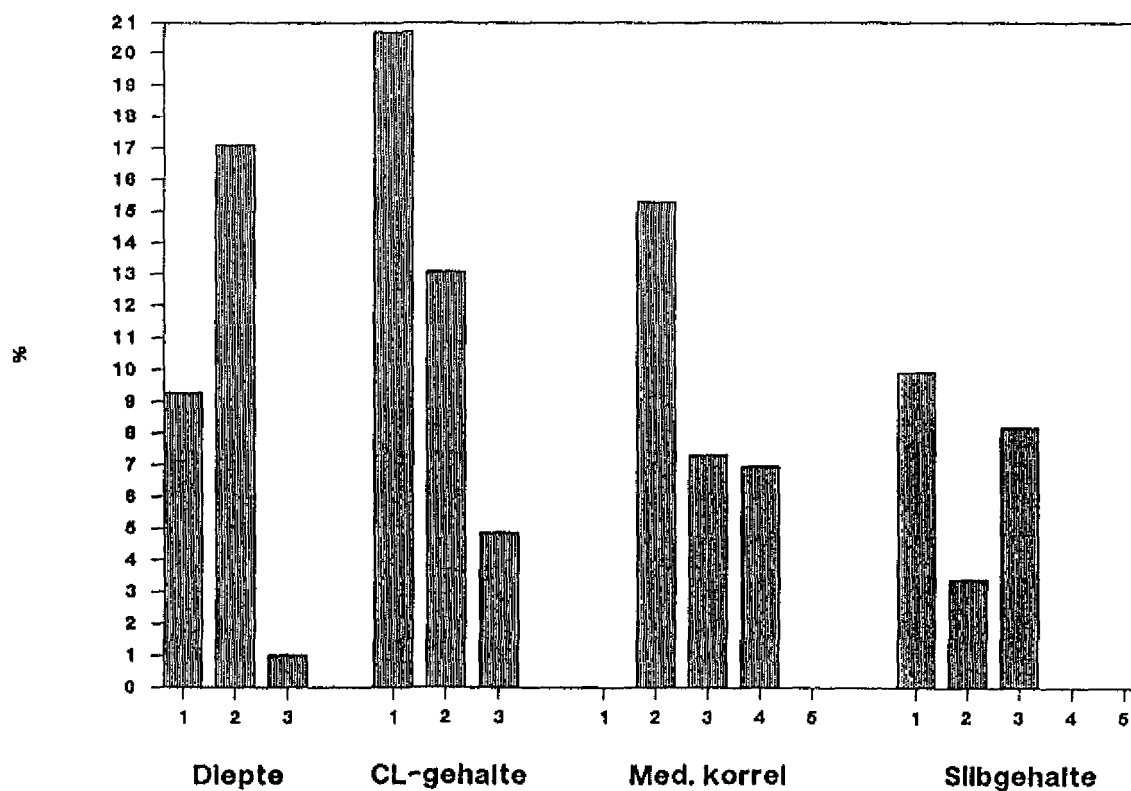
S. armiger komt over de gehele verticale gradiënt voor, met een duidelijke voorkeur voor de littorale zone. *S. armiger* is een uitgesproken mariene soort die voorbij Terneuzen zelden wordt waargenomen. In de mariene, littorale zone is het een relatief algemene soort. De hoogste densiteiten worden waargenomen op de plaatgebieden van het Hooge Platen-gebied (gemiddeld 370 ind/m² en maximaal 2750 ind/m²). Elders is de gemiddelde densiteit < 50 ind/m². De gemiddelde waargenomen biomassa is laag en de bijdrage tot de gemiddelde totale biomassa gering. Toch komen zowel in de littorale als sublittorale zone van het Hooge Platen- en Middelplatengebied biomassa's voor van > 1 g AFDW/m².

HABITATVOORKEUR

S. armiger toont een voorkeur voor relatief fijne sedimenten met een variërend slibgehalte. De soort komt zowel voor in slibarme als zeer slibrijke sedimenten.

Spio spec. (N/m²)

Deelgebied	1	2	3	4	5	6
Voorkomen: Litt.	5 %	-	8 %	1 %	-	-
Sublitt.	28 %	16 %	-	13 %	-	-
Densiteit: Litt.	0 (0-21)	-	0 (0-16)	0 (0-22)	-	-
Sublitt.	0 (0-559)	0 (0-254)	-	0 (0-100)	-	-
Biomassa: Litt.	0 (0-0.01)	-	0 (0-0.01)	?	-	-
Sublitt.	0 (0-0.04)	0 (0-0.03)	?	0 (0-0.03)	-	-



SOORT(GROEP) *SPIO SPEC.*
(Annelida: Polychaeta)

SOORTEN *Spio filicornis*, *Spio martinensis*, *Spio goniocephala*

AUTEKOLOGIE

Het onderscheid tussen de verschillende soorten van het genus *Spio* is zeer moeilijk. De meeste exemplaren zijn gedetermineerd als *Spio filicornis*. *Spio* is een opportunistische soort. Volgens Wolff (1973) heeft *Spio* een voorkeur voor middelmatig tot fijn, goed gesorteerd zand. Voor *Spio setosa*, een Amerikaanse soort, werden maximale densiteiten waargenomen in gebieden met grof zand in de Delaware Bay (Dauer et al., 1981). De soort is goed aangepast aan instabiele sedimenten.

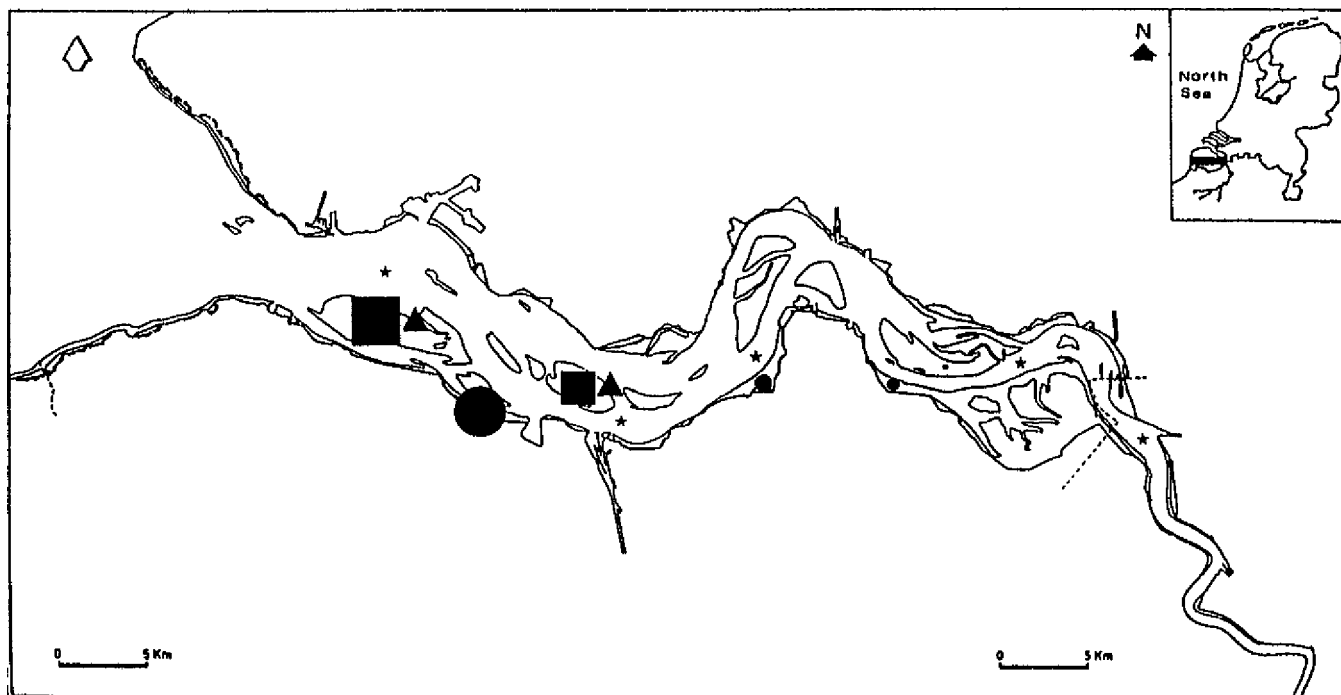
Als opportunistische soort heeft *Spio* een lage reproductieleeftijd (2 tot 8 maanden), een korte levensduur (1 jaar), en een hoge produktiviteit (2 tot 4 maal per jaar met ± 2000 eieren per wijfje per legperiode) (Gudmundsson, 1985).

VERSPREIDING

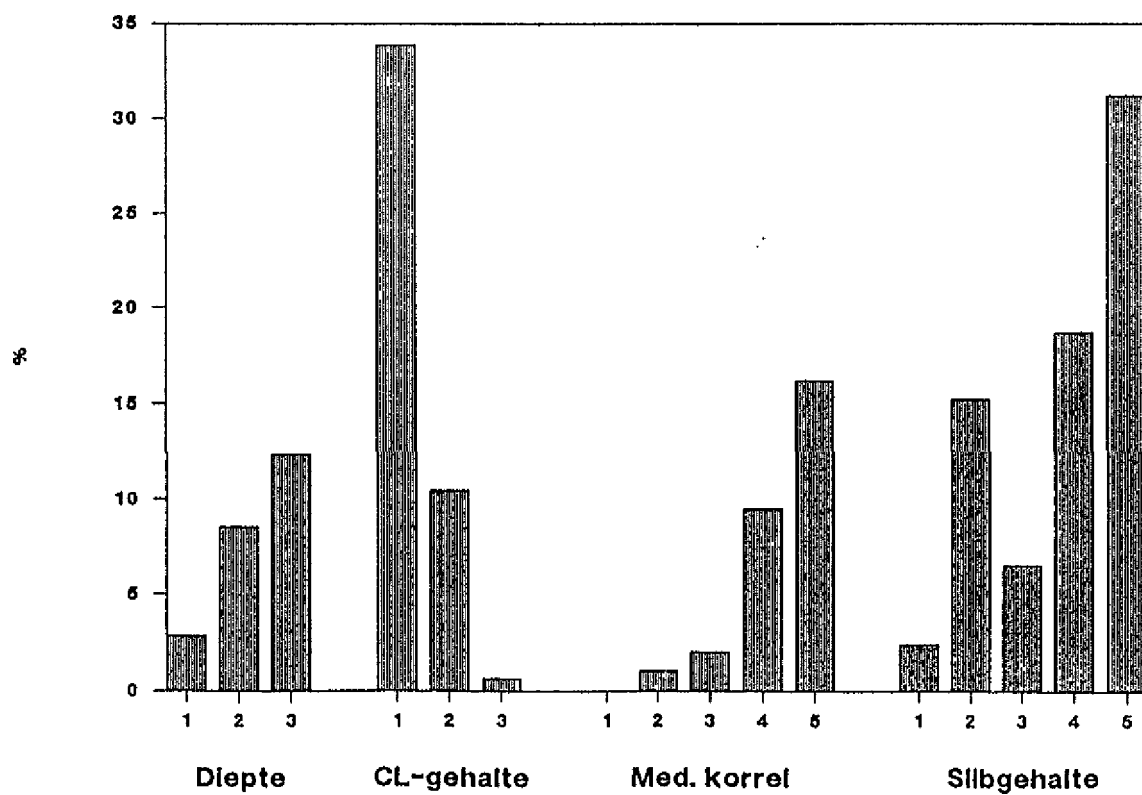
Spio spec. is een typische sublittorale soort, en met name in de ondiepe zone komt *Spio spec.* regelmatig voor. De soort komt ook littoraal voor, maar echter nooit zeer talrijk. *Spio spec.* is een minder algemene soort, maar komt verspreid over het gehele studiegebied, met uitzondering van de Beneden Zeeschelde, voor. Wel is er een duidelijke afname in voorkomen van de mariene zone naar de brakke zone. De gemiddelde densiteiten zijn in het gehele verspreidingsgebied laag (< 50 ind/m²). De hoogste densiteiten worden waargenomen in de ondiepe zone van het Hooge Platen-gebied (gemiddeld 36 ind/m² en maximaal 560 ind/m²). Elders bedraagt de gemiddelde densiteit < 10 ind/m². De gemiddelde biomassa is overal zeer laag en de bijdrage tot de gemiddelde totale biomassa is dan ook zeer gering.

HABITATVOORKEUR

Spio spec. is een typische soort van middelmatig fijne sedimenten (mediane zandfractie 1.5-2 phi) met een laag tot zeer laag slibgehalte. In slibrijke sedimenten ($> 10\%$) komt *Spio spec.* niet voor. Dit in tegenstelling tot andere *Spionidae* (*Pygospio elegans*, *Polydora spec.*).

Tharyx marioni (N/m²)

Deelgebied	1	2	3	4	5	6
Voorkomen: Litt.	75 %	50 %	17 %	0.5 %	-	-
Sublitt.	28 %	4 %	15 %	1 %	1 %	-
Densiteit: Litt.	222 (0-6243)	26 (0-4652)	0 (0-47)	0 (0-17)	-	-
Sublitt.	0 (0-5178)	0 (0-8223)	0 (0-20)	0 (0-11)	0 (0-6)	-
Biomassa: Litt.	0.02 (0-0.98)	0 (0-0.15)	0 (0-0.003)	?	-	-
Sublitt.	0 (0-0.86)	0 (0-0.55)	?	?	?	-



SOORT(GROEP) *THARYX MARIONI*
(Annelida: Polychaeta)

SOORTEN -

AUTEKOLOGIE

T. marioni is een kleine euryhaline polychaet. De verticale verspreiding gaat van het eulittoraal tot 5000 m diepte (Hartmann-Schröder, 1971).

T. marioni leeft in de bovenste 5 cm van het sediment in niet permanente gangen en heeft een zeer intense graafactiviteit. Deze soort heeft een voorkeur voor de minder goed gesorteerde en slibrijke sedimenten (Wolff, 1973). Ook Southward (1957) en Gibbs (1969) noemen de soort typisch voor slib en slibrijk zand. Hartmann-Schröder (1971) daarentegen vermeldt ook grof zand en klezel. *T. marioni* is een niet selektieve deposit feeder (Wolff, 1973).

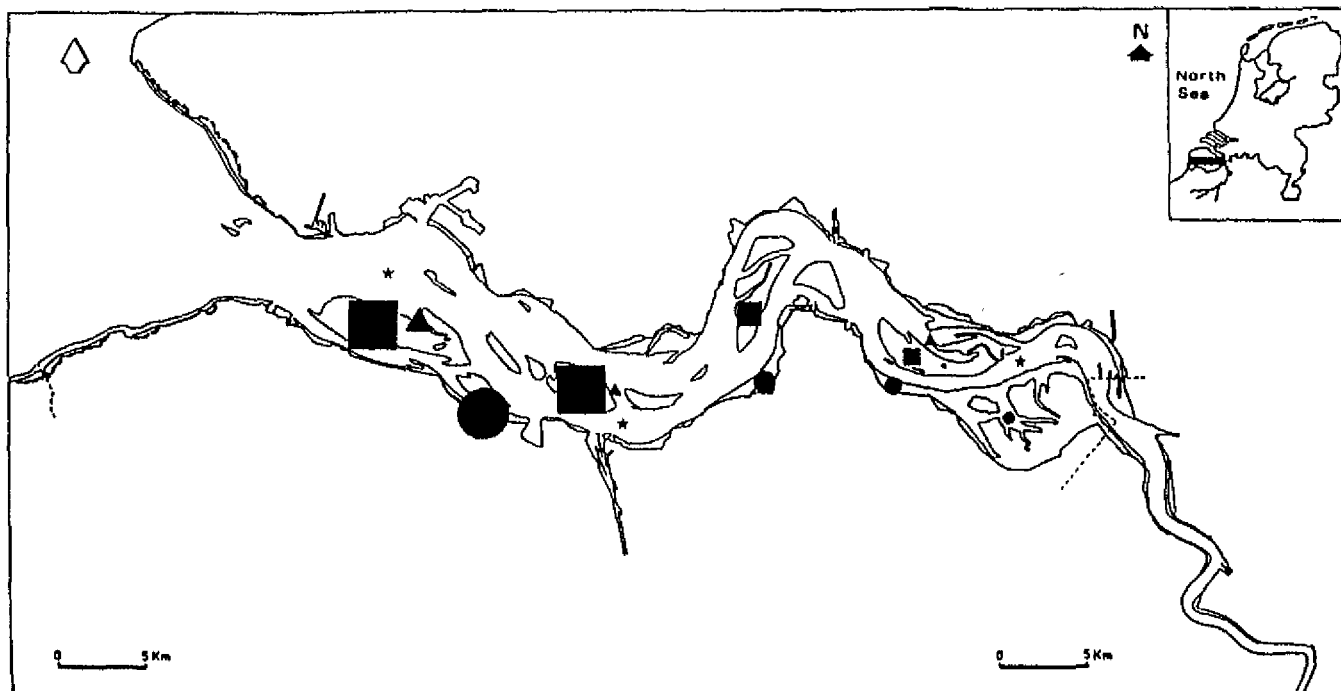
T. marioni is in staat meerdere jaren broed af te zetten, maar de eerste voortplanting gebeurt pas op het einde van het 2e levensjaar (Gibbs, 1971; Farke, 1979). Dales (1951a) vermeldt eiafzetting in het zand, waarbij de larven na uitkomen zich direct ingraven en dus geen pelagische levenswijze kennen (Gibbs, 1971; Farke, 1979). Volgens Hartmann-Schröder (1971) zijn de larven wel pelagisch.

VERSPREIDING

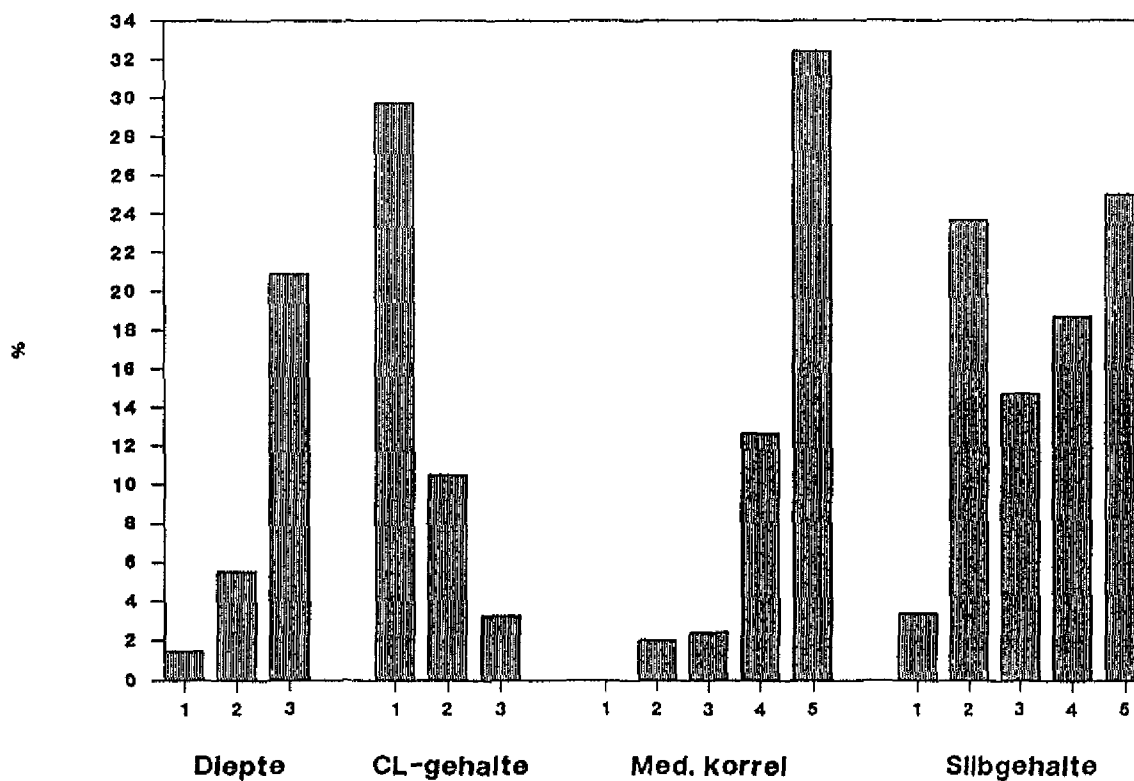
T. marioni komt voornamelijk voor in de ondiepe en littorale zone, terwijl de soort in de diepe zone minder algemeen is. *T. marioni* is een typische soort van de mariene zone. In de mariene overgangszone is *T. marioni* minder algemeen, en in de brakke zone nagenoeg ontbrekend. In het brakke Veerse Meer daarentegen komt hij zeer talrijk voor. De hoogste densiteiten worden waargenomen in het meest westelijke deelgebied (Hooge Platen-gebied): op de platen gemiddeld 1150 ind/m², op de slikken 1590 ind/m², en in de ondiepe zone 390 ind/m². In de diepe zone is de gemiddelde densiteit zeer laag. Naar het oosten toe neemt de gemiddelde densiteit af. Maximaal waargenomen densiteiten zijn zowel in de littorale als de sublittorale zone relatief hoog: 6243 en 4652 ind/m² (littoraal) en 5178 en 8223 ind/m² (ondiep) in resp. het Hooge Platen- en Middelplatengebied. De waargenomen biomassa's zijn laag en de bijdrage tot de gemiddelde totale biomassa is dan ook gering. Maximaal waargenomen biomassa's bedragen ± 1 g AFDW/m².

HABITATVOORKEUR

T. marioni vertoont een duidelijke voorkeur voor de meer fijne sedimenten met een hoog slibgehalte. Het is, samen met *Polydora spec.*, de enige soort die relatief gezien de slibklasse met het hoogste slibgehalte (> 25 %) prefereert. In grove en slibarme sedimenten is *T. marioni* niet aanwezig.

Cerastoderma edule (N/m²)

Deelgebied	1	2	3	4	5	6
Voorkomen: Litt.	95 %	71 %	33 %	16 %	-	3 %
Sublitt.	16 %	3 %	4 %	1 %	-	-
Densiteit: Litt.	578 (0-7448)	979 (0-4506)	0 (0-1389)	0 (0-1886)	-	0 (0-269)
Sublitt.	0 (0-3381)	0 (0-409)	0 (0-210)	0 (0-160)	-	-
Biomassa: Litt.	3.28 (0-340.16)	9.66 (0-198.90)	0 (0-1.41)	0 (0-0.56)	-	?
Sublitt.	0 (0-155.02)	0 (0-1.13)	?	0 (0-0.02)	-	-



SOORT(GROEP) *CERASTODERMA EDULE*
(Mollusca: Lamellibranchia)

SOORTEN -

AUTEKOLOGIE

C. edule komt zowel in de kustzones, de intergetijdegebieden als zoute meren van de Nederlandse wateren voor. De grootste dichtheden worden genoteerd in het intergetijdegebied en in de ondiepe sublittorale zone (Wolff, 1973). *C. edule* kent zijn laagste chloriniteitslimiet bij 10-12 g Cl⁻/l (Muus, 1967; Wolff, 1973). Het voorkomen van *C. edule* wordt in grote mate bepaald door de wintertemperatuur. In strenge winters overleeft slechts een zeer klein deel van de adulte populaties; na deze strenge winters treedt doorgaans een zeer grote spatval op (Beukema, 1979 & 1982; Dörjes et al., 1986).

C. edule leeft ingegraven in de bovenste centimeters van het substraat, maar grotere kokkels leven dieper dan kleinere (Zwarts & Wanink, 1989). Volgens Kristensen (1957) hebben adulte *C. edule* geen preferentie voor bepaalde substraten. Wolff (1973) spreekt ook over een brede range aan geschikte sedimenten maar noemt slibrijke sedimenten toch als voornaamste habitat. *C. edule* is een typische filter feeder. Het voedsel bestaat onder meer uit phytoplankton.

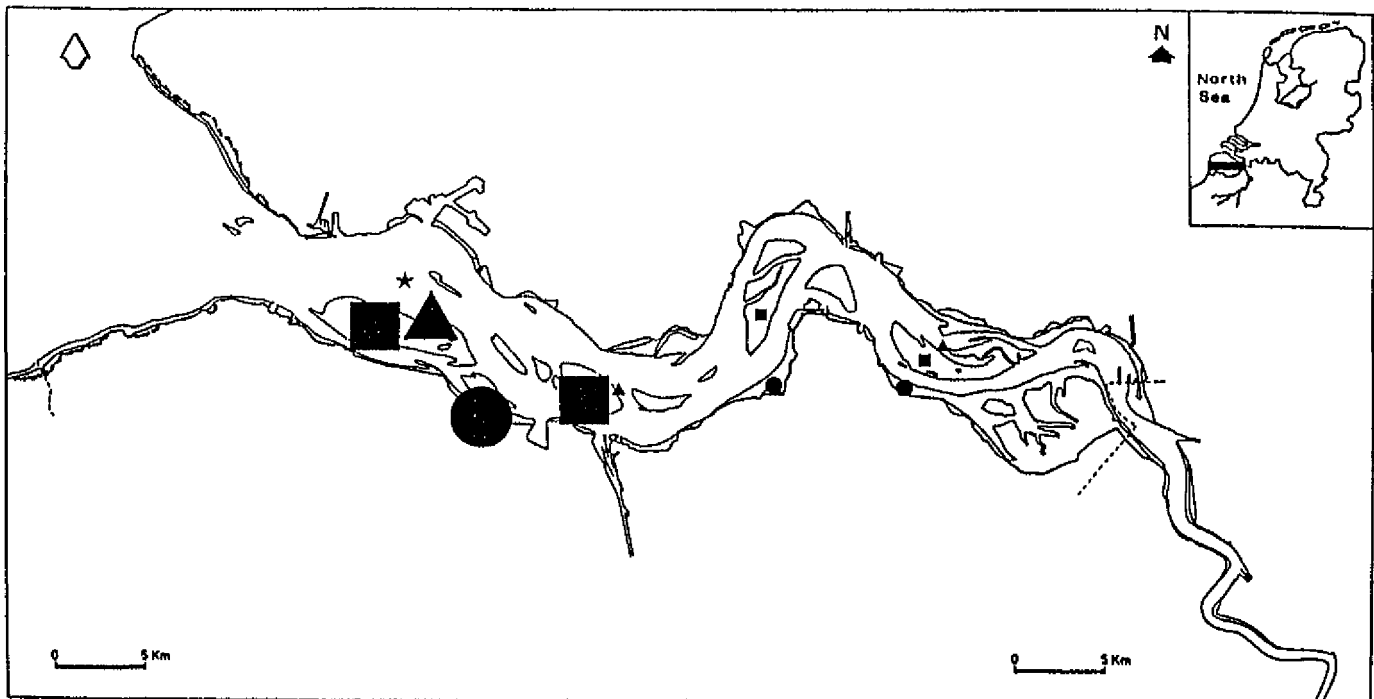
Niet zozeer het sedimenttype is van belang, als wel de hydrodynamische condities die daarmee gepaard gaan. Te geringe stroming heeft tot gevolg dat onvoldoende voedsel aangebracht wordt en er bestaat risico voor bedekking met sediment (sedimentatie). Bij een te hoge stroomsnelheid bestaat dan weer het risico dat de ondiep ingegraven *C. edule* worden uitgespoeld uit het sediment (Kristensen, 1957; Sutherland, 1982).

Normaal worden kokkels tijdens het tweede levensjaar geslachtsrijp (Seed & Brown, 1977), bij zeer snelle groei reeds in het eerste jaar (Hancock & Franklin, 1972). De voortplanting strekt zich uit over een lange periode. Spawning gebeurt van maart (Orton, 1926) tot oktober (Jones, 1979). De bevruchting gebeurt vrij in het water. De hieruit ontwikkelende larve zwemt max 1 maand rond tot aan de metamorfose, waarna de jonge kokkeltjes getransporteerd worden door de getijstromingen en geleidelijk naar de bodem zakken. Normaal is er één duidelijke broedval per jaar.

VERSPREIDING

C. edule is een typische littorale soort, die in de sublittorale zone, en met name in de diepere geulen, nagenoeg ontbreekt. Enkel op de ondiepe monsterpunten, gelegen langs de (beschutte) plaatranden in het Hooge Platen-gebied, is het eveneens een relatief algemene soort. *C. edule* is een mariene soort met een typische dalende gradiënt naar de brakke zone toe. In de Beneden Zeeschelde wordt de soort niet waargenomen. Dit stemt overeen met de literatuurgegevens. De hoogste densiteiten worden dan ook waargenomen in het Hooge Platen-gebied: gemiddeld 1785 ind/m² op de slikken, 1400 ind/m² op de platen en 275 ind/m² in de ondiepe zone. Ook op de platen in het Middelpaten-gebied heeft *C. edule* een hoge gemiddelde densiteit van 1620 ind/m². Maximaal waargenomen densiteiten zijn 7448 ind/m² in de littorale zone en 3381 ind/m² in de ondiepe zone van het Hooge Platen-gebied. *C. edule* komt sporadisch voor in de brakke zone, en steeds gaat het hier dan om spatval. Dit verklaart de relatief hoge densiteiten die hier soms worden waargenomen. Meerjarige exemplaren worden hier echter slechts zelden waargenomen omwille van het lage (en sterk wisselende) zoutgehalte. Dit blijkt ook duidelijk uit de zeer lage biomassawaarden die in de brakke en

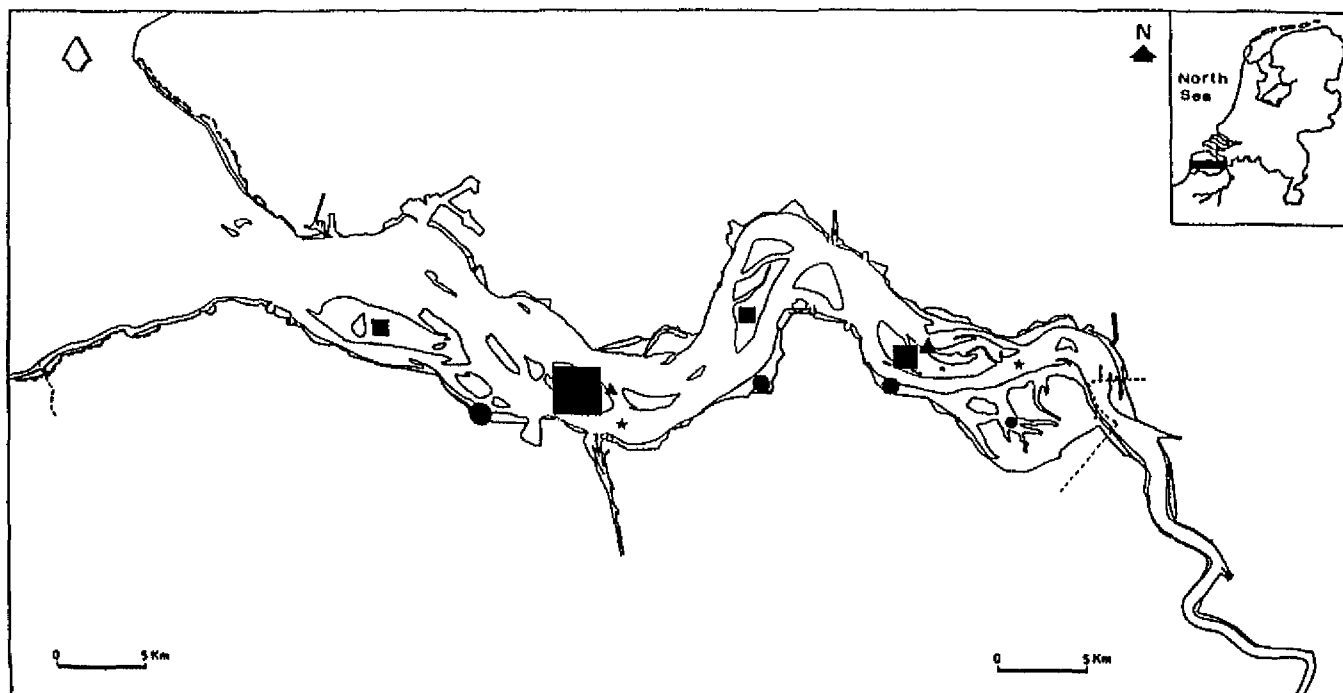
Cerastoderma edule (g AFDW/m²)



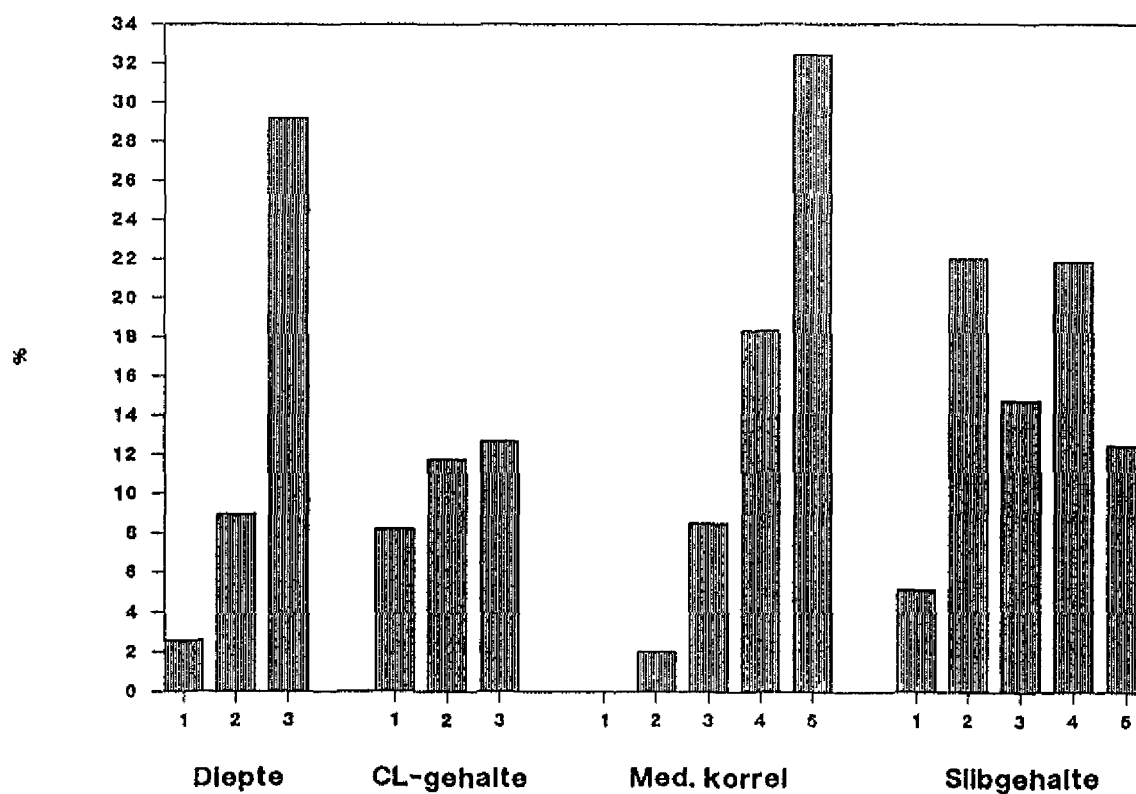
mariene overgangszone aangetroffen worden. Dit in tegenstelling tot de mariene zone waar *C. edule* volwassen populaties vormt, bestaande uit verschillende jaarklassen. Dit resulteert in een zeer hoge gemiddelde biomassa: 45 en 27 g AFDW/m² in de littorale zone van resp. het Hooge Platen- en Middelplaten-gebied en 15 g AFDW/m² in de ondiepe zone van het Hooge Platen-gebied. Dit komt dan ook tot uiting in het aandeel dat *C. edule* uitmaakt van de totale gemiddelde biomassa in deze deelgebieden: resp. 70 en 76 % in de littorale zone en 90 % in de ondiepe zone. Maximaal waargenomen biomassa's zijn 340, 177 en 155 g AFDW/m² op resp. de slikken en platen en in de ondiepe zone van het Hooge Platen-gebied, en 199 g AFDW/m² op de platen van het Middelplaten-gebied. Voor de slikken van het Middelplaten-gebied zijn te weinig data beschikbaar.

HABITATVOORKEUR

C. edule vertoont, net als *Pygospio elegans*, een duidelijke voorkeur voor de meer fijne sedimenten (mediane zandfractie > 3 phi), maar schijnt niet gebonden te zijn aan een bepaald slibgehalte, zij het dat de soort niet voorkomt in grove sedimenten met een zeer laag slibgehalte (0-2 %). Dit heeft vermoedelijk eerder te maken met de hoge stroomsnelheden (weinig settlingkans en kans op uitspoeling!), dan wel met het slibgehalte op zich.

Hydrobia ulvae (N/m²)

Deelgebied	1	2	3	4	5	6
Voorkomen: Litt.	40 %	71 %	25 %	40 %	-	14 %
Sublitt.	-	2 %	15 %	11 %	-	-
Densiteit: Litt.	0 (0-570)	2084 (0-23524)	0 (0-225)	0 (0-5533)	-	0 (0-54)
Sublitt.	-	0 (0-163)	0 (0-4817)	0 (0-970)	-	-
Biomassa: Litt.	0 (0-0.36)	0.09 (0-42.96)	0 (0-0.23)	0 (0-0.33)	-	?
Sublitt.	-	0 (0-0.01)	?	0 (0-0.17)	-	-



SOORT(GROEP) *HYDROBIA ULVAE*
(Mollusca: Gastropoda)

SOORTEN

AUTOKOLOGIE

H. ulvae is een polyhaline soort die een zouttolerantie geniet van 10 tot 35 g Cl⁻/l in de Deense Waddenzee en in Finse waters zijn laagste tolerantiegrens kent op 5-6 g Cl⁻/l (Muus, 1967). In het Deltagebied dringt de soort de estuaria binnen tot in de brakke zone (Wolff, 1973). *H. ulvae* komt zowel littoraal als sublittoraal voor.

H. ulvae is zowel een deposit feeder (Fenichel & Kofoed, 1971) als een grazer (Lopez & Kofoed, 1980), die leeft van benthische diatomeeën en in zekere mate ook van bacteriën (Newell, 1965; Hylleberg & Riis-Vestergaard, 1984). *H. ulvae* prefereert fijne (Barnes & Greenwood, 1978) en slibrijke sedimenten (Newell, 1962; Chatfield, 1972; Wolff, 1973).

H. ulvae vertoont vaak een typisch cyclisch gedrag van kruipen, ingraven en drijven (vlotgedrag of "floating behaviour"). Newell (1962) interpreteerde het cyclisch ingraven als een manier om voedsel net onder het oppervlak te exploiteren. Schäfer (1972) en Barnes (1981c) beschouwden dit ingraven eerder als een bescherming tegen uitdroging en predatie. Het vlotgedrag wordt door veel auteurs geïnterpreteerd als een actief dispersiemechanisme (Newell, 1962; Anderson, 1971; Leventon, 1979). Barnes (1981 a,b,c) en Little & Nix (1970) konden geen ritmisch vlotgedrag constateren. Slechts een uiterst klein deel van de populatie (1 %) zou zich per getij, en dan nog accidenteel, drijvend verspreiden (Barnes, 1981c). Sedimenttransport via stromingen heeft echter een veel grotere impact op de verspreiding van *H. ulvae* dan het vlotgedrag (Sieglismund & Hylleberg, 1987). Zo schrijft Lappalainen (1979) een afname in *H. ulvae* in een ondiep gebied in de Baltische Zee toe aan veranderingen (toename) in de waterbewegingen.

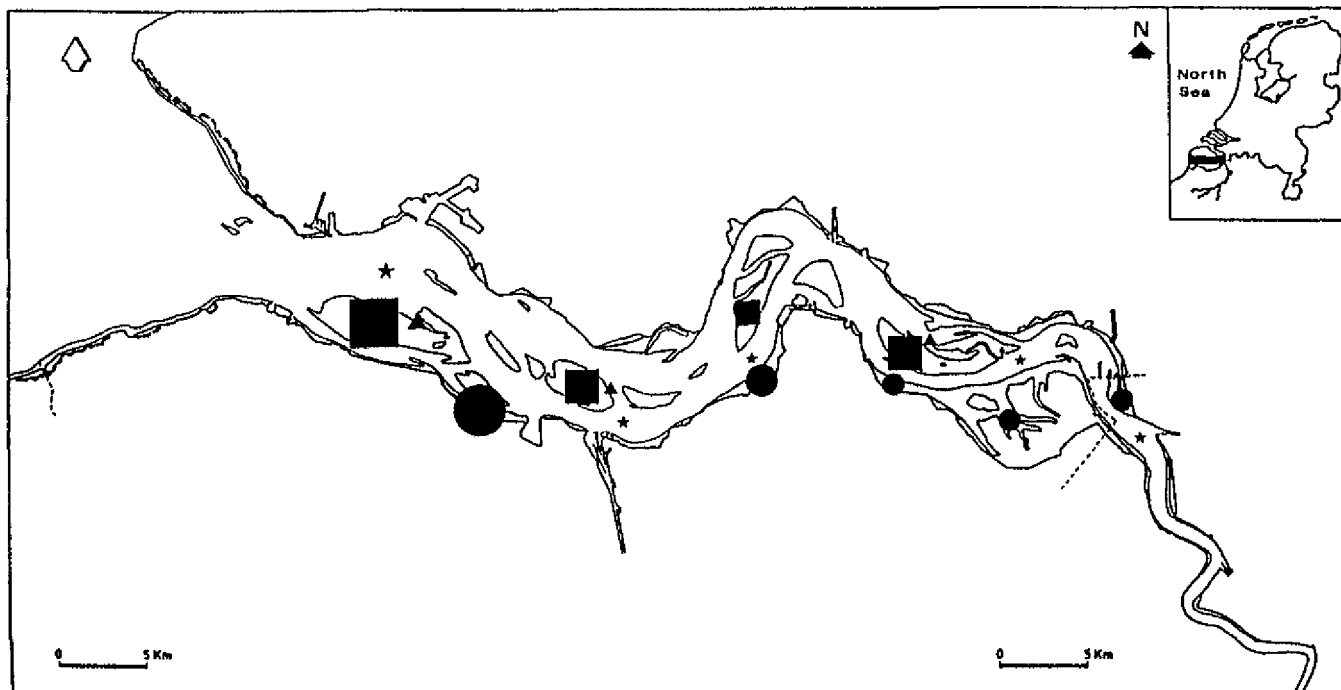
Voortplanting gebeurt, net zoals bij alle prosobranchie Mollusca, door copulatie waarna het wijfje de bevruchte eieren afzet in elpakketjes op de schelpen van bij voorkeur levende soortgenoten, maar ook op dode schelpen, zandkorrels en op groene wieren (Anderson, 1971; Fish & Fish, 1974; Bachelet & Yacine, 1987). Elkapsels worden gedurende het hele jaar afgezet, met als belangrijke periode april-juli. *H. ulvae* is de enige uit de groep der *Hydrobiidae* met pelagische larven (Hylleberg, 1986). De pelagische larven worden door de waterkolom getransporteerd gedurende verschillende uren of dagen, alvorens zich te settlen op de getijdegebieden. Eens gesettled kunnen ze door passieve migratie o.l.v. stromingen, getransporteerd worden naar andere gebieden (Sieglismund & Hylleberg, 1987).

VERSPREIDING

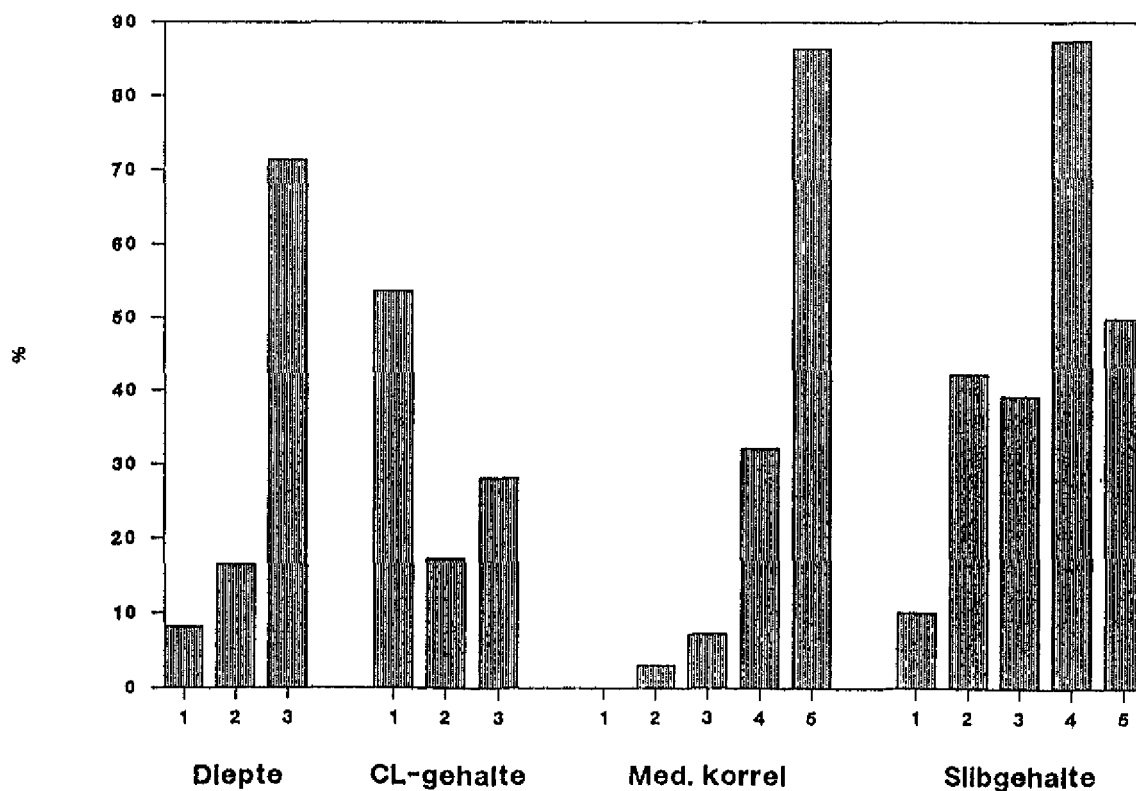
H. ulvae is een typische littorale soort, die in de sublittorale zone, en met name in de diepere geulen, eerder zeldzaam is. Dit heeft vermoedelijk te maken met de hoge stroomsnelheden in de geulen. *H. ulvae* is geen algemene soort maar komt verspreid over de gehele Westerschelde voor, met een optimum in de mariene overgangszone. In de Beneden Zeeschelde komt *H. ulvae* nagenoeg niet voor. De hoogste densiteiten worden waargenomen op de platen van het Middelplaten-gebied: gemiddeld 4545 ind/m². Maximaal waargenomen densiteiten bedragen hier 23524 ind/m². Elders zijn de gemiddelde en maximale densiteiten veel lager. De biomassa is enkel in het Middelplaten-gebied hoog (gemiddeld 5.8 g AFDW/m²) met max. waarden tot 43 g AFDW/m². Elders zijn de biomassa's laag.

HABITATVOORKEUR

H. ulvae vertoont een duidelijke voorkeur voor de fijnere sedimenten (mediane zandfractie > 2.5 phi) met een gemiddeld tot hoog slibgehalte. In zowel slibarme als zeer slibrijke sedimenten komt de soort minder frekwent voor. In zeer grove sedimenten is de soort afwezig.

Macoma balthica (N/m²)

Deelgebied	1	2	3	4	5	6
Voorkomen: Litt.	100 %	86 %	75 %	71 %	75 %	56 %
Sublitt.	44 %	10 %	29 %	9 %	1 %	
Densiteit: Litt.	1407 (51-5217)	257 (0-3110)	283 (0-1320)	170 (0-3675)	140 (0-1635)	11 (0-2451)
Sublitt.	0 (0-1000)	0 (0-108)	0 (0-380)	0 (0-150)	0 (0-6)	
Biomassa: Litt.	3.75 (0.14-16)	0.62 (0-4.65)	0.46 (0-3.87)	1.87 (0-3.42)	0.14 (0-3.23)	?
Sublitt.	0 (0-3.80)	0 (0-0.38)	?	0 (0-1.15)	?	



SOORT(GROEP) *MACOMA BALTHICA*
(Mollusca: Lamellibranchia)

SOORTEN -

AUTEKOLOGIE

M. balthica is een euryhallene soort met een grote salinitetstolerantie. In het Deltagebied verdraagt *M. balthica* een chloriniteit tot 2 g Cl⁻/l (Wolff, 1973). In het Loire-estuarium komt *M. balthica* eveneens tot ver in de brakke zone voor, met een optimum bij 10 g Cl⁻/l (Robineau, 1987).

Sublittoraal is de soort minder algemeen in de brakke gedeelten dan in de mariene gedeelten van estuaria (Wolff, 1973). *M. balthica* populaties worden gekarakteriseerd door een lage variabiliteit in tijd en ruimte (Beukema et al., 1983). Deze relatieve konstantheid is het resultaat van een lange levensduur, een grote tolerantie t.o.v. verschillende omgevingsfactoren en het gebruik van verschillende voedingsmechanismen (McLusky & Elliot, 1981).

M. balthica leeft zowel horizontaal als vertikaal ingegraven in het substraat en heeft contact met het water via zijn dubbele siffo. De siffo's blijven doorgroeien (Reading & McGrorty, 1978), met als gevolg dat oudere dieren dieper ingegraven leven dan de juvenielen (Vassallo, 1977; Zwarts & Wanink, 1989). De dieptedistributie is seizoensgebonden (Reading & McGrorty, 1978; Zwarts & Wanink, 1989). Meerjaarsdieren hebben een voorkeur voor fijn zand, terwijl het spat zeer fijn zand en slib prefereert (Martini & Morrison, 1987). Wolff (1973) toonde een voorkeur voor slecht gesorteerd sediment, met een hoog percentage fijn materiaal.

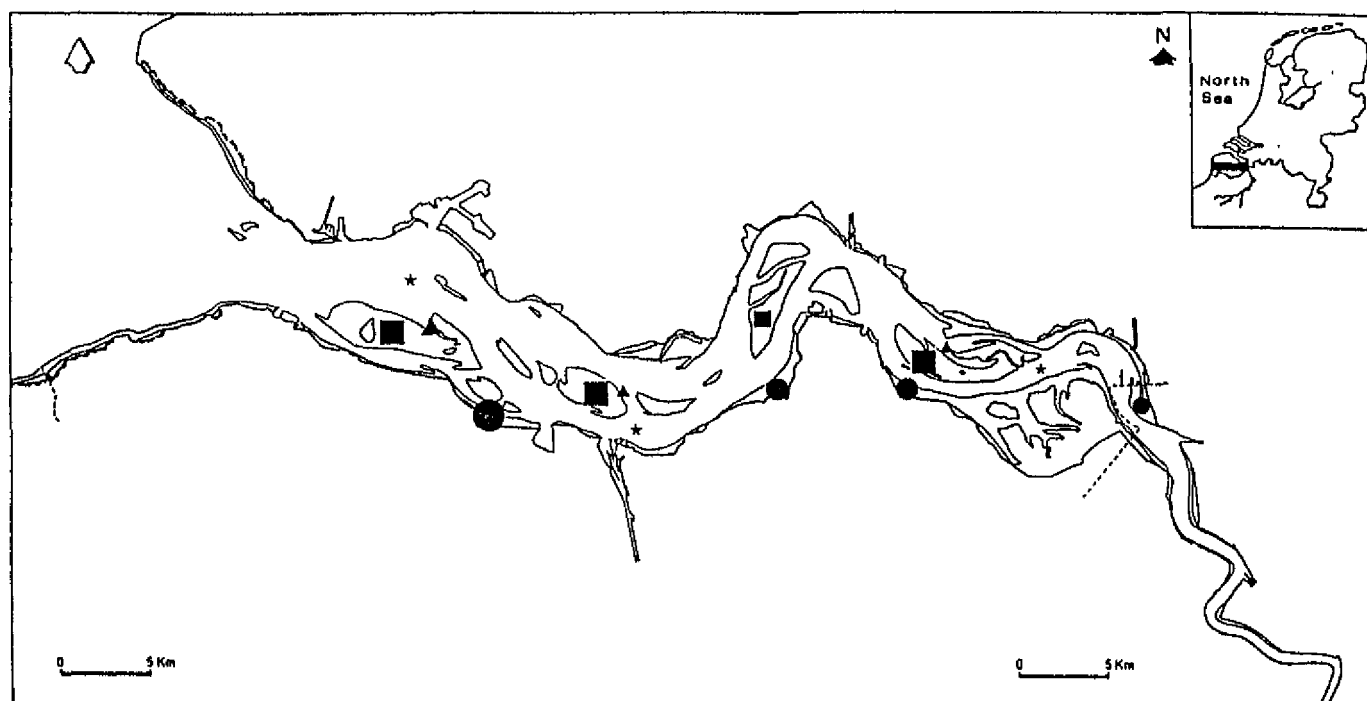
M. balthica is in eerste instantie een selectieve deposit feeder (Gilbert, 1977; Reise, 1983), die in zandige sedimenten, arm aan voedsel, tevens filter feeder is (Olafsson, 1986). Hummel (1986) toonde eveneens aan dat de grootste tijd aan deposit feeding wordt gespendeerd, hoewel een belangrijk deel opgenomen wordt uit de waterkolom (Hummel, 1985). Het voedsel bestaat uit diatomeeën, detritus met bacteriën en protozoa (Reise, 1985). Volgens Cadée (1979) is *M. balthica* een belangrijke sedimentverwerker.

Duur, tijdstip en aantal spawningsperiodes verschillen van plaats tot plaats (Warwick & Price, 1975; Chambers & Milne, 1975; Bachelet, 1980; ...) en van jaar tot jaar (Gilbert, 1978; Bachelet, 1986) en zijn afhankelijk van watertemperatuur en leeftijd. *M. balthica* heeft pelagische larven (Jorgensen, 1946), die settlen bij een grootte tussen 270 en 310 µm (Bachelet, 1986). Het settlen van het spat zou over gans het slik gebeuren (Boyden & Little, 1973; Ratcliffe et al., 1981). Door passief transport via de getijstromingen zouden de jonge dieren zich dan vooral vestigen juist onder de schorren, of in de hogere, meer rustige gedeelten van de getijzone (Beukema, 1983). Volgens Beukema & de Vlas (1989) volgt na deze eerste bentische periode een tweede dispersieperiode waarbij ze in staat zijn zich te settlen op voor adults geschiktere plaatsen.

VERSPREIDING

M. balthica komt over de volledige verticale gradiënt voor, echter met een duidelijke voorkeur voor de littorale zone. Enkel in de sublittorale zone van het Hooge Platen-gebied is *M. balthica* eveneens een algemene soort. *M. balthica* is een zeer algemeen voorkomende soort in het gehele studiegebied, met inbegrip van het meest stroomafwaartse deel van de Beneden Zeeschelde (nabij de Belgisch-Nederlandse grens). Het is dan ook de meest algemene Mollusca van het studiegebied. Het meest voorkomend is *M. balthica* echter in de mariene zone (100 % in de littorale zone van het Hooge Platen-gebied). De hoogste gemiddelde densiteiten worden waargenomen in de mariene zone: gemiddeld ± 1700 ind/m² op de platen en slikken in het Hooge Platen-gebied, 70 ind/m² in de ondiepe zone,

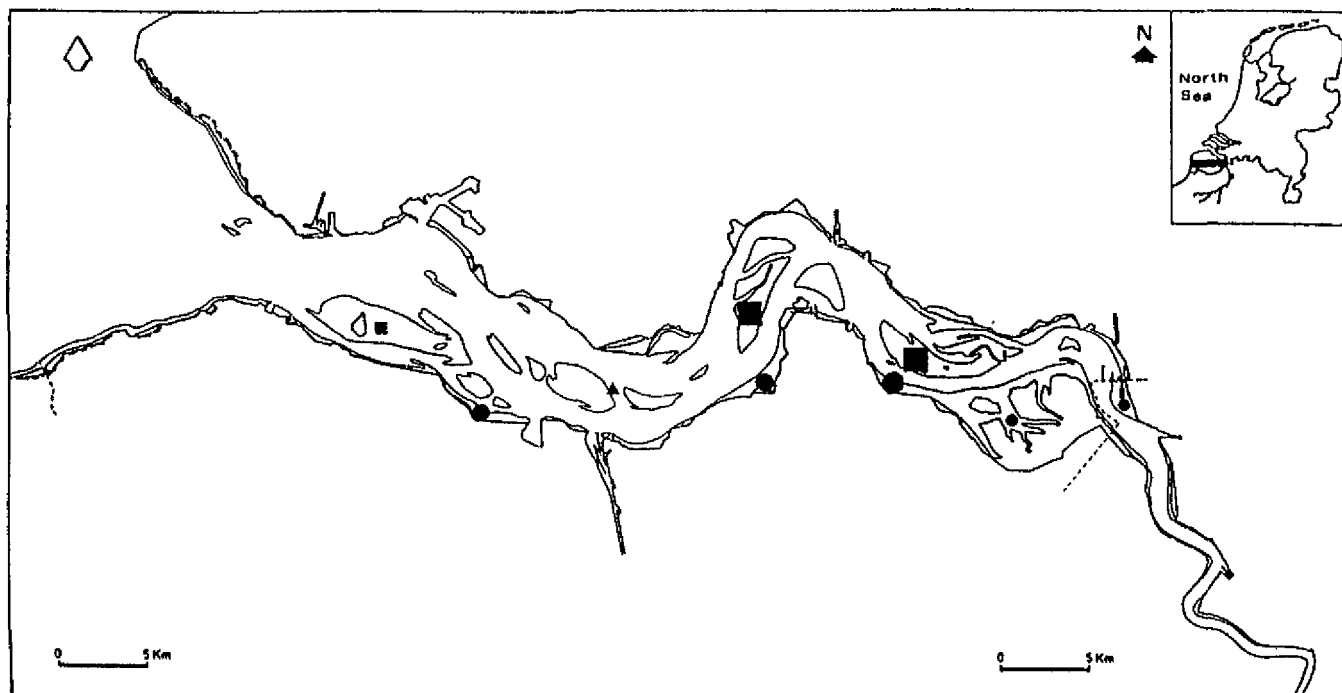
Macoma balthica (g AFDW/m²)



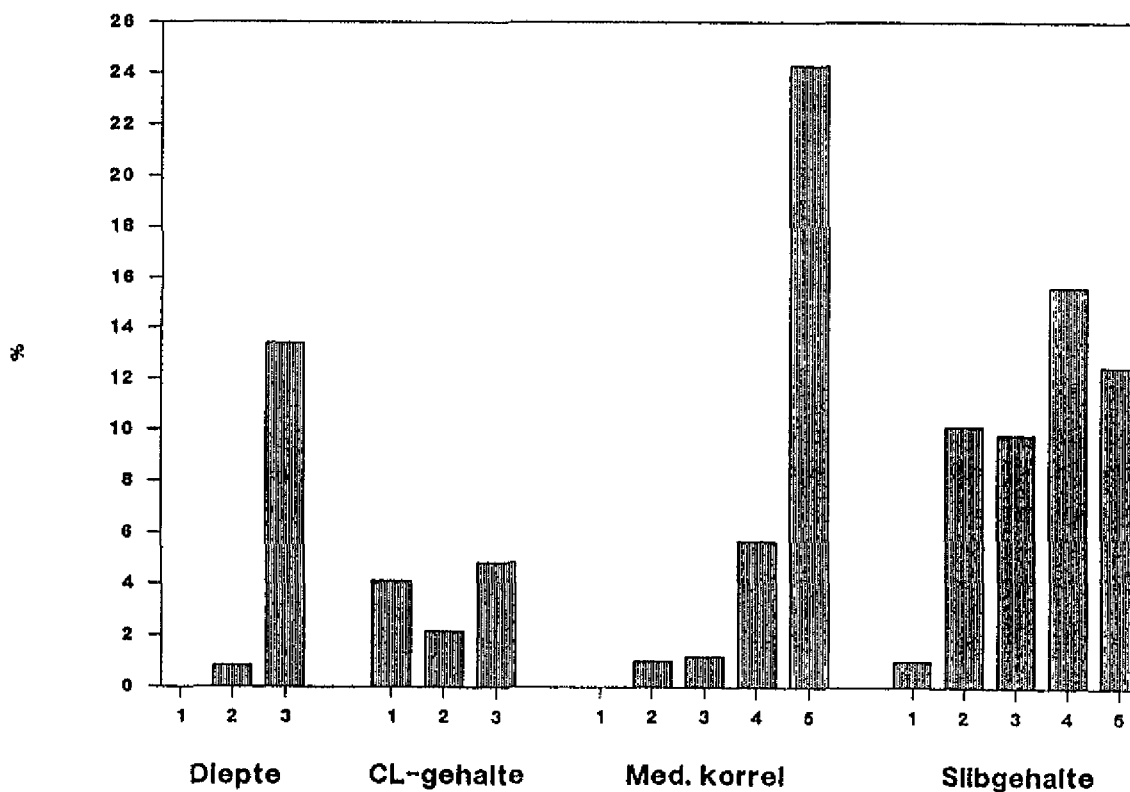
en 12 ind/m² in de diepe zone. In het Middelpaten-, Rug van Baarland-Ossenissee en Valkenisse-gebied varieert littoraal de gemiddelde densiteit tussen 300 en 800 ind/m². Sublittoraal is de gemiddelde densiteit zeer laag in deze gebieden. In de Beneden Zeeschelde en Saeftinghe worden littoraal gemiddelde densiteiten waargenomen van resp. 250 en 135 ind/m². *M. balthica* heeft een belangrijk aandeel tot de totale biomassa: 20 % in het Valkenisse-gebied, 16 % in de Beneden Zeeschelde, 10 % in het Rug van Baarland-Ossenissee-gebied, en resp. 7 en 5 % in het Hooge Platen- en Middelpaten-gebied. Zowel de gemiddelde als de maximale biomassa zijn het hoogst in het mariene deel van de Westerschelde, en met name in het Hooge Platen-gebied: gemiddeld 5 g AFDW/m² op de slikken en 4 g AFDW/m² op de platen. De maximaal waargenomen biomassa bedraagt 16 g AFDW/m².

HABITATVOORKEUR

M. balthica is een typische soort van fijne sedimenten (mediane zandfractie > 3 phi) met een hoog slibgehalte. Hierbij wordt een duidelijk optimum vastgesteld bij een slibgehalte van 10-25 %. In nog slibrijkere sedimenten neemt zijn voorkomen af. In grove en slibarme sedimenten komt *M. balthica* niet voor.

Mya arenaria (N/m²)

Deelgebied	1	2	3	4	5	6
Voorkomen: Litt.	20 %	-	33 %	25 %	14 %	4 %
Sublitt.	-	0.5 %	5 %	-	-	-
Densiteit: Litt.	0 (0-84)	-	0 (0-2247)	0 (0-4352)	0 (0-42)	0 (0-314)
Sublitt.	-	0 (0-23)	0 (0-13)	-	-	-
Biomassa: Litt.	0 (0-0.06)	-	0 (0-0.99)	0 (0-1.46)	?	?
Sublitt.	-	0 (0-0.59)	?	-	-	-



SOORT(GROEP) MYA ARENARIA
(Mollusca: Lamellibranchia)

SOORTEN -

AUTEKOLOGIE

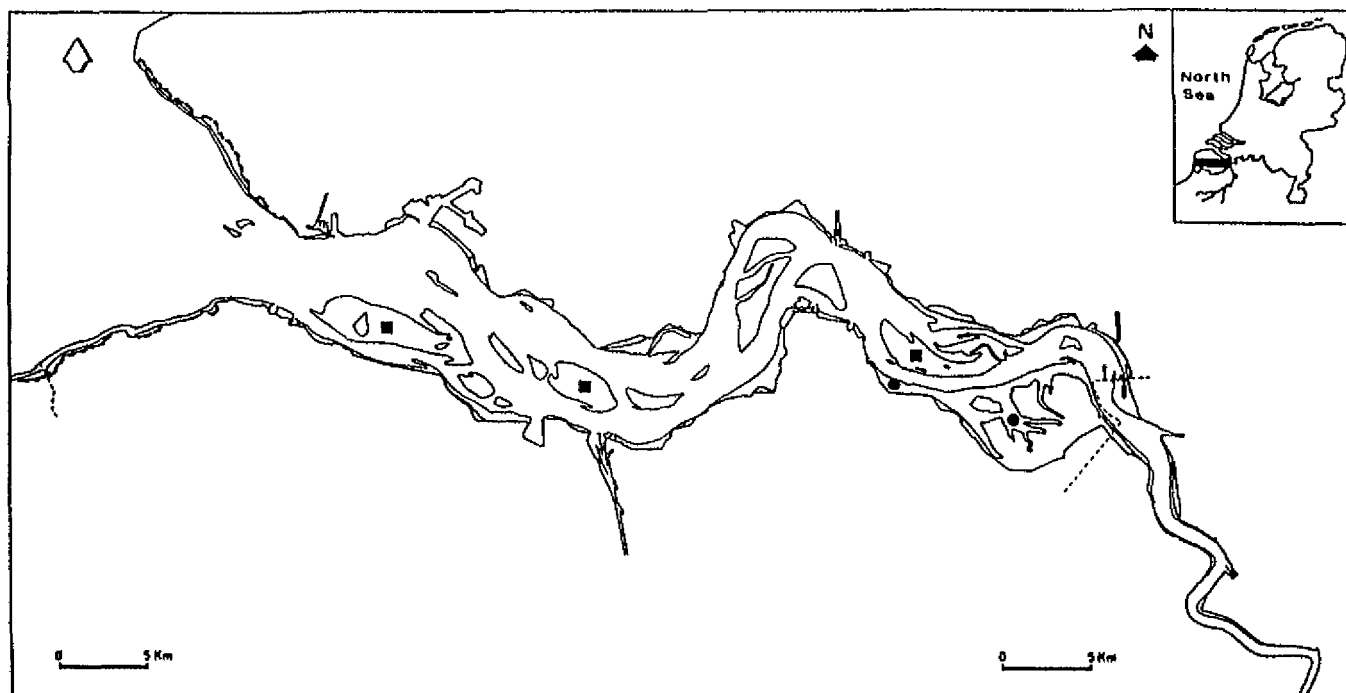
M. arenaria is een euryhaline soort, die tot ver in de brakke delen van estuaria binnendringt. Het is een soort die zeer lage zoutgehaltes kan verdragen. De verspreiding in het Deltagebied loopt van de isohalien van 2 g Cl⁻/l tot in de Noordzee (Wolff, 1973). Robineau (1987) klasseert de soort als typisch brak. Jongere exemplaren zijn gevoeliger aan lage saliniteiten dan oudere. *M. arenaria* wordt aangetroffen van de bovenste delen van het intergetijdegebied tot 16 m diepte (Wolff, 1973). *M. arenaria* leeft ingegraven in het sediment tot 40 cm diep en dit afhankelijk van de leeftijd en de lengte van de twee siphon's (Zwarts & Wanink, 1989). D.m.v. deze dubbele siphon houden ze contact met het water (Muus, 1967). Het graafvermogen van de soort daalt met de leeftijd omdat de voet relatief in grootte afneemt (Kühl, 1983). *M. arenaria* is een filter feeder die zich voornamelijk voedt met flagellaten (Wolff, 1973). *M. arenaria* wordt in alle sedimenttypes aangetroffen (Kühl, 1983), behalve in anaëroob slib en hard zand (Muus, 1967; Dankers & Beukema, 1983). De voorkeur gaat echter uit naar fijne, slibrijke sedimenten (Wolff, 1973). Newell & Hidu (1982) hebben experimenteel aangetoond dat juveniele *M. arenaria* het snelst groeiden in fijne, slibrijke sedimenten. *M. arenaria* reproduceert tijdens de zomer, vanaf juni tot september (Wolff, 1973). *M. arenaria* kent twee gescheiden geslachten, die planktonische larven voortbrengen die weken lang vrij in het water zweven. Hierna settlen ze zich met byssusdraden aan zandkorrels of planten (Green, 1968). In een later stadium graven ze zich dan in in het sediment. De groei neemt toe met 10-15 mm per jaar (Thamdrup, 1935; Warwick & Price, 1975). De dieren kunnen groot, zwaar en oud worden (8 jaar of zelfs ouder; meer dan 10 cm lang).

VERSPREIDING

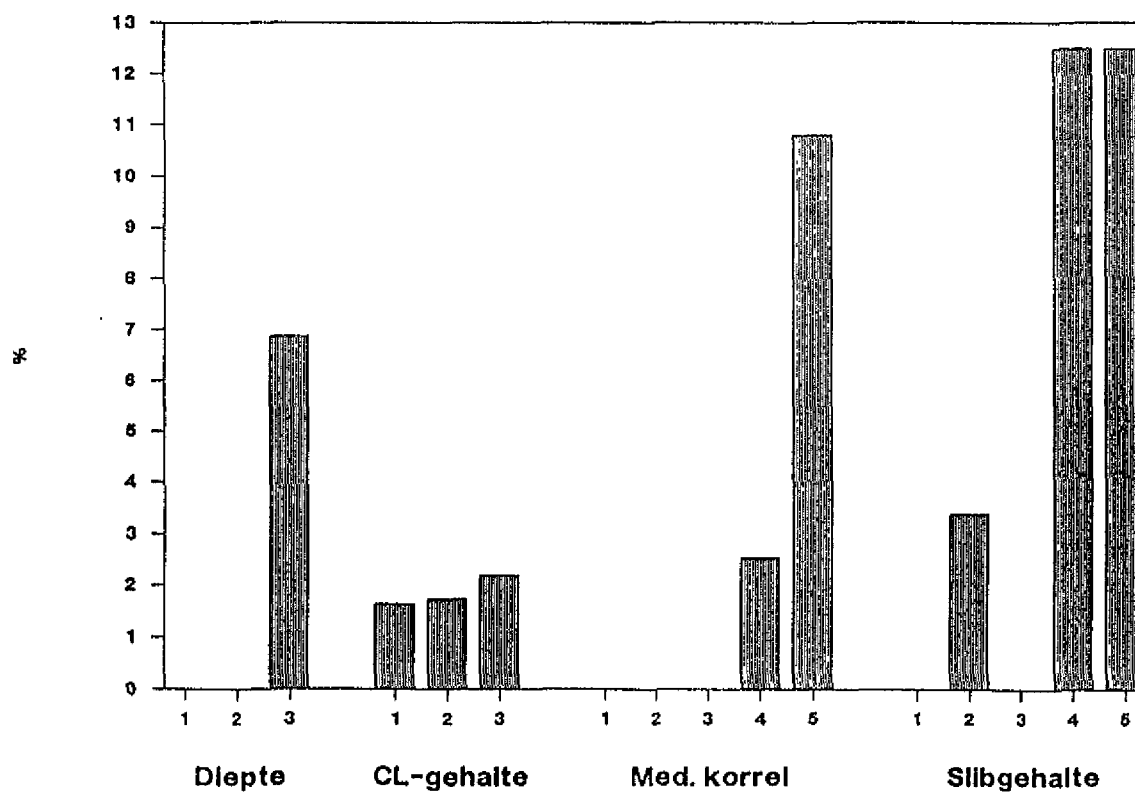
M. arenaria is een typische littorale soort. In de ondiepe zone wordt *M. arenaria* slechts sporadisch aangetroffen, terwijl de soort in de diepe zone volledig ontbreekt. *M. arenaria* is geen algemene soort, maar komt wel over het gehele studiegebied voor. De hoogste densiteiten (littoraal) worden aangetroffen in de mariene overgangszone (Rug van Baarland-Ossensisse-gebied) en de brakke zone (Valkenisse-gebied) met een gemiddelde densiteit variërend tussen 190 en 260 ind/m². De maximale densiteiten die in deze twee deelgebieden werden waargenomen bedragen resp. 2247 en 4352 ind/m². De biomassa is echter zeer laag in deze monsterlokaties. Dit is te wijten aan het ontbreken van meerjarige exemplaren. In de meeste gevallen werd immers enkel spat aangetroffen. In de overige deelgebieden zijn de densiteiten en biomassa's zeer laag.

HABITATVOORKEUR

M. arenaria is een typische soort van fijne sedimenten (mediane zandfractie > 3 phi) met een hoog tot zeer hoog slibgehalte. Deze soort komt zelfs in de meest slibrijke sedimenten (> 25 %) voor. In zeer grove en slibarme sedimenten is de soort afwezig.

Scrobicularia plana (N/m²)

Deelgebied	1	2	3	4	5	6
Voorkomen: Litt.	10 %	14 %	-	10 %	-	5 %
Sublitt.	-	-	-	-	-	-
Densiteit: Litt.	0 (0-77)	0 (0-18)	-	0 (0-65)	-	0 (0-88)
Sublitt.	-	-	-	-	-	-
Biomassa: Litt.	0 (0-22.63)	?	-	?	-	?
Sublitt.	-	-	-	-	-	-



SOORT(GROEP) *SCROBICULARIA PLANA*
(Mollusca: Lamellibranchia)

SOORTEN -

AUTEKOLOGIE

S. plana is een algemene euryhaliene tweekleppige (Wolff, 1973). De verticale verspreiding concentreert zich bovenaan de getijzone. Strengere winters kunnen massale sterfte veroorzaken onder de populaties. Na strenge winters wordt doorgaans wel een zeer grote recrutering vastgesteld (Essink et al., 1991).

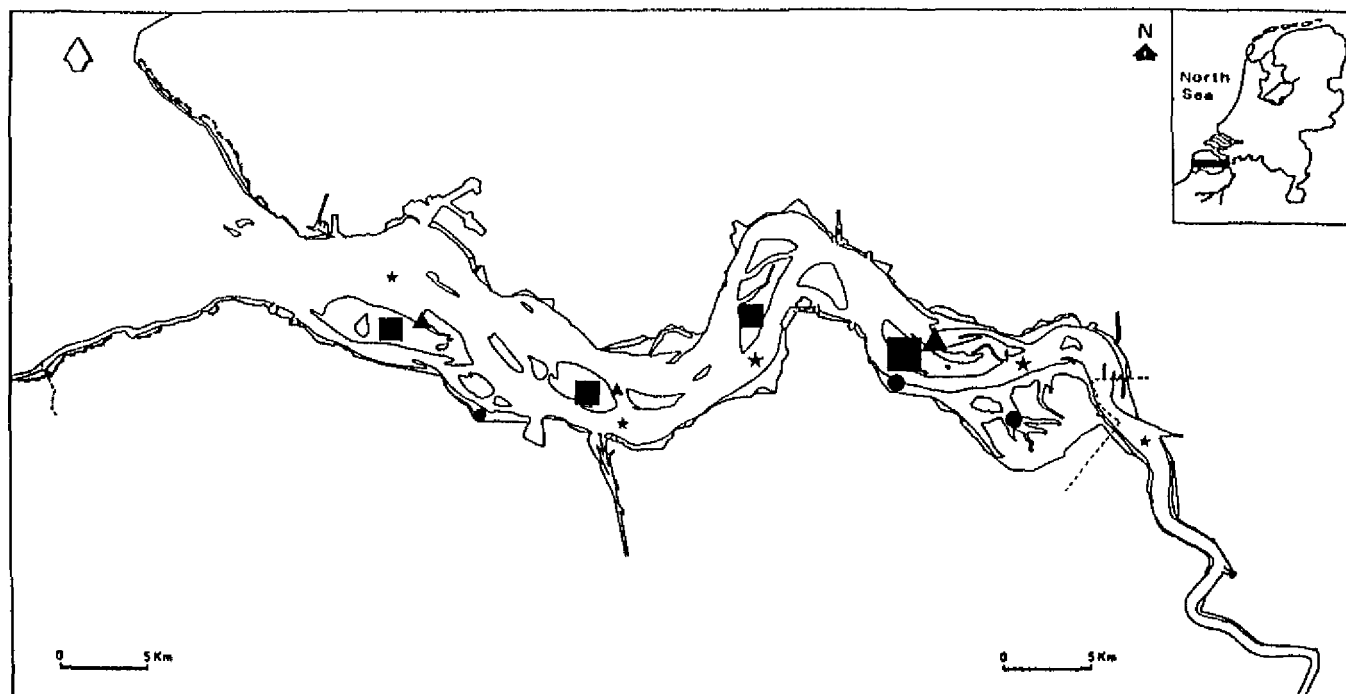
S. plana staat steeds vertikaal georiënteerd in het substraat. De maximale diepte bij adulten bedraagt 20 (Hughes, 1969) tot 30 cm (Green, 1968). Kleinere exemplaren leven minder diep dan grotere (Zwarts & Wanink, 1989). De inhalerende siphon loopt vertikaal in een semipermeable gang naar het substraattooppervlak. De exhalerende siphon is gebogen en veel korter en blijft steeds onder het substraattooppervlak (Hughes, 1969). Horizontale migratie komt uiterst zelden voor. Hoewel *S. plana* primair een deposit feeder is wordt ook een significant deel van het voedsel verkregen door filter feeding (Hughes, 1969; Earl, 1975). Filter feeding treedt op bij lage tij waarbij een waterfilm op het substraat noodzakelijk is om het sediment op te zuigen (Hughes, 1969; Reichert & Dörjes, 1980). *S. plana* heeft een uitgesproken voorkeur voor slibrijke sedimenten (Wolff, 1973). Vermits *S. plana* vooral voorkomt in anaërobe sedimenten vormen zwavelbacteriën een belangrijke voedselbron. De opgenomen partikels zijn 4 tot 40 µm groot. Worrall & Widows (1983) en Worrall et al. (1983) vermelden de beschikbaarheid van voedsel als een belangrijke factor die de groei beïnvloedt. *S. plana* is gewoonlijk gonochoristisch (Hughes, 1972), met gelijke sex ratio. De dieren worden geslachtsrijp in hun tweede zomer en zijn dan ongeveer 2 cm groot. In onze streken heeft spawning plaats in juli en augustus.

VERSPREIDING

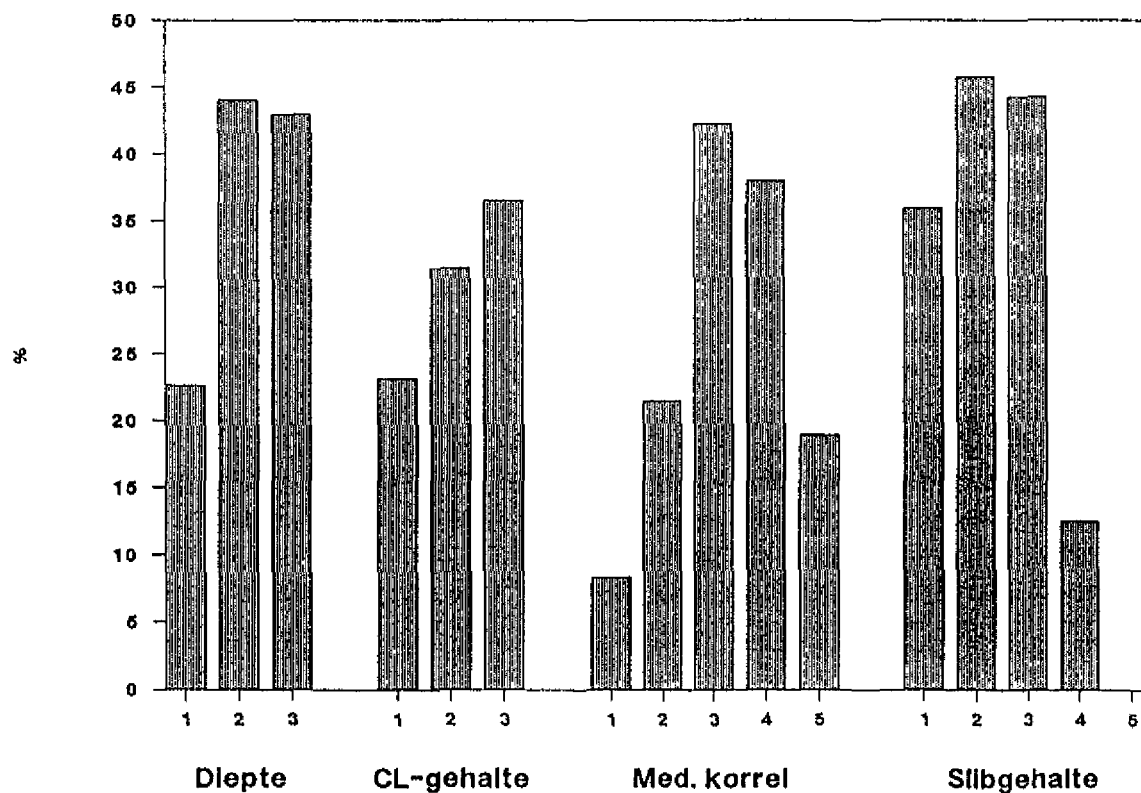
S. plana is uitsluitend waargenomen in de littorale zone. *S. plana* is geen algemene soort in het studiegebied en vertoont geen duidelijke voorkeur voor een bepaald chloridegehalte. In Beneden Zeeschelde ontbreekt de soort. De gemiddelde densiteiten zijn overal zeer laag ($< 10 \text{ ind/m}^2$) en de maximale densiteiten zijn nergens $> 100 \text{ ind/m}^2$. Over de biomassa's zijn slechts zeer weinig gegevens beschikbaar. De hoge maximale biomassa in het Hooge Platen-gebied is te wijten aan de aanwezigheid van een zeer groot exemplaar met een hoge individuele biomassa.

HABITATVOORKEUR

S. plana komt bijna uitsluitend voor in zeer fijne sedimenten (mediane zandfractie $> 3 \phi$) met een zeer hoog slibgehalte ($> 10 \%$). Zowel in grove als in middelmatig fijne sedimenten komt de soort niet voor.

Bathyporeia spec. (N/m²)

Deelgebied	1	2	3	4	5	6
Voorkomen: Litt.	45 %	43 %	58 %	56 %	—	12 %
Sublitt.	13 %	27 %	54 %	57 %	2 %	—
Densiteit: Litt.	0 (0-644)	0 (0-2557)	103 (0-1351)	11 (0-20183)	—	0 (0-226)
Sublitt.	0 (0-254)	0 (0-54)	6 (0-183)	11 (0-2400)	0 (0-22)	—
Biomassa: Litt.	0 (0-0.18)	0 (0-0.38)	0.03 (0-0.17)	0 (0-0.29)	—	?
Sublitt.	0 (0-0.05)	0 (0-0.03)	?	0.003 (0-0.38)	?	—



SOORT(GROEP) BATHYPOREIA SPEC.

(Crustacea: Amphipoda)

SOORTEN*B. pilosa*, *B. sarsi*, *B. pelagica*, *B. elegans***AUTEKOLOGIE**

De in het studiegebied waargenomen individuen behoren voor het grootste deel tot de soort *Bathyporeia pilosa*. De hierna beschreven autekologie is dan ook in hoofdzaak gebaseerd op gegevens van deze soort. *Bathyporeia spec.* is een typische euryhaliene soort van kusten en estuaria die tot ver in de brakke zone kan voorkomen (Leloup & Konietzko, 1956; Wolff, 1973). *Bathyporeia spec.* komt zowel sublittoraal als littoraal voor. *Bathyporeia spec.* leeft ingegraven, maar bouwt geen permanente gangen. De soorten bewegen zich vrij door de toplaag van het sediment maar kunnen ook rondkruipend op het oppervlak waargenomen worden (Linke, 1939). *Bathyporeia spec.* vertoont een duidelijke voorkeur voor meer zandige, goed gesorteerde sedimenten (Dahl, 1952; Vader, 1965; Fish & Preece, 1970; Boyden & Little, 1973; Shackley, 1981). *Bathyporeia spec.* is een typische selektieve deposit feeder die zich voedt met mikroorganismen en detritus die aan zandkorrels kleven (Nicolaisen en Kannevorff, 1969; Sundbäck & Persson, 1981).

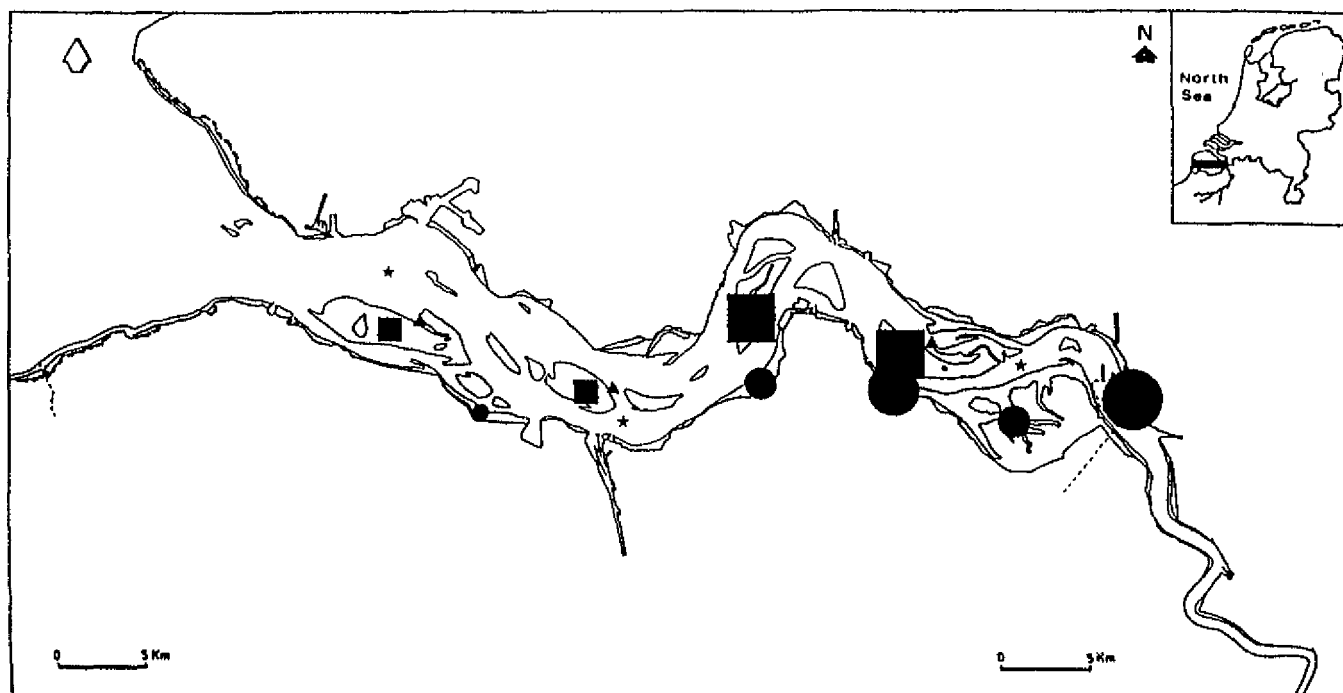
Haustoriidae, waartoe *Bathyporeia* en *Haustorius* behoren, hebben een lichaam ontwikkeld dat hen in staat stelt om te functioneren in onstabiele sedimenten (Bousfield, 1970). Ze zijn in staat om zeer snel en efficiënt te zwemmen en te graven (Crocker, 1967; Nicolaisen & Kannevorff, 1969; Sameoto, 1969). *Bathyporeia* is dan ook een typische bewoner van instabiele, zandige getijdegebieden (Khayrallah & Jones, 1980) en geëxponeerde stranden waar een grote golfwerking heerst (Shackley, 1981). Naast het typische rondkruip- en zwemgedrag (zie boven) vertoont de soort eveneens seizoensale migratie (aktief en passief) o.l.v. wisselende temperatuur en stroomsnelheden (Persson, 1982; Nicolaisen en Kannevorff, 1969). De voortplanting vindt plaats vanaf het vroege voorjaar tot het begin van de zomer. Tijdens deze periode wordt de soort vaak zwemmend waargenomen.

VERSPREIDING

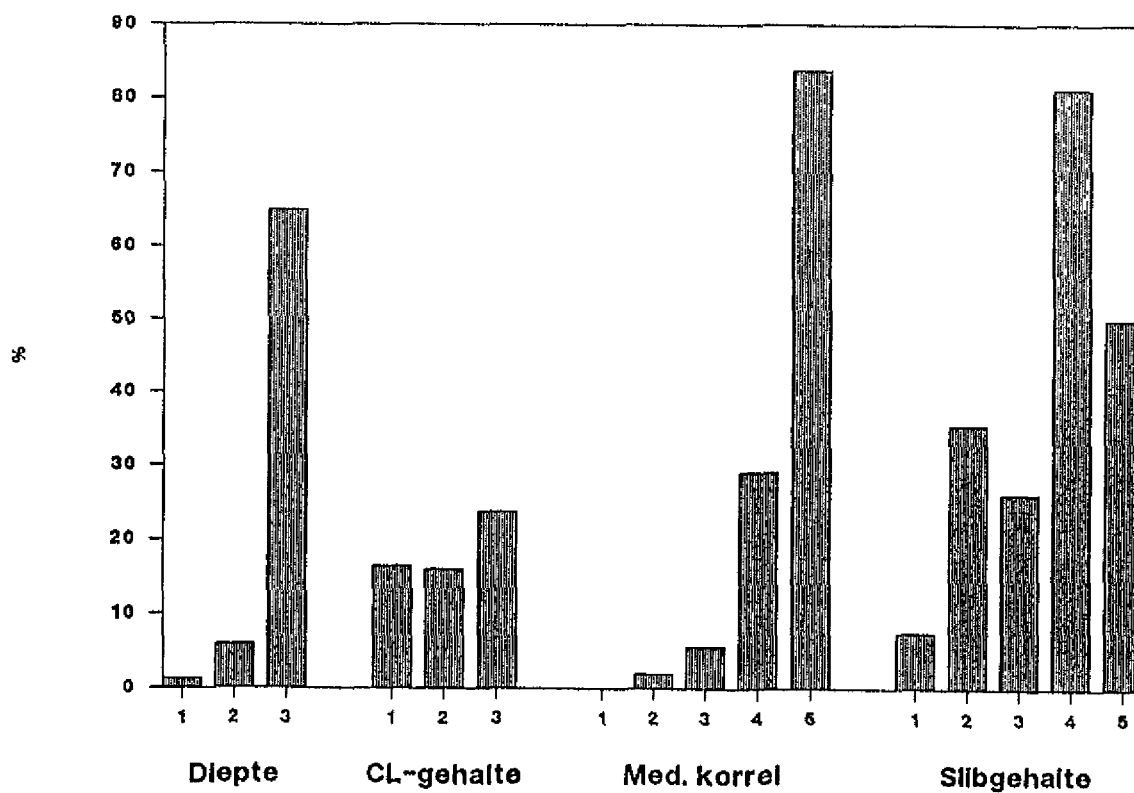
Bathyporeia spec. komt over de volledige verticale gradiënt voor, met een voorkeur voor de ondiepe en littorale zone. Nochtans is het ook in de diepe sublittorale zone een van de meest voorkomende soorten. *Bathyporeia spec.* is de meest waargenomen soort in het studiegebied, met een duidelijke toename naar de brakke zone toe. Deze toename is met name het meest opvallend in de sublittorale zone. In de Beneden Zeeschelde is het echter een weinig voorkomende soort. De hoogste densiteiten worden littoraal waargenomen, en meer specifiek op de plaatgebieden. Op de slikken zijn de densiteiten laag. De hoogste densiteiten, zowel littoraal (plaatgebieden), ondiep, als diep worden in het Valkenisse-gebied waargenomen (gem. 870 ind/m² op de platen; 100 ind/m² in de ondiepe zone; 53 ind/m² in de diepe zone). Maximaal waargenomen densiteiten bedragen 20183 en 2400 ind/m² resp. op de plaatgebieden en in de ondiepe zone van het Valkenissegebied. De waargenomen biomassa's zijn laag en *Bathyporeia spec.* heeft een zeer gering aandeel in de gemiddelde totale biomassa van de verschillende deelgebieden. Nergens wordt een biomassa van > 0.5 g AFDW/m² waargenomen.

HABITATVOORKEUR

Bathyporeia spec. komt voor in alle soorten sedimenten, van zeer grove tot relatief fijne sedimenten, met wel een duidelijk optimum voor de middelmatig fijne, goed gesorteerde sedimenten (mediane zandfractie 2-2.5 en 2.5-3 phi). In sedimenten met een hoog slibgehalte (> 10 %) komen ze nauwelijks voor. Dit verklaart waarom ze op de meeste slikken (slibrijk) afwezig zijn.

Corophium spec. (N/m²)

Deelgebied	1	2	3	4	5	6
Voorkomen: Litt.	55 %	86 %	92 %	74 %	86 %	57 %
Sublitt.	3 %	5 %	9 %	2 %	-	-
Densiteit: Litt.	23 (0-1273)	172 (0-2347)	69 (0-13026)	139 (0-38910)	880 (0-51350)	11 (0-3266)
Sublitt.	0 (0-8)	0 (0-22)	0 (0-63)	0 (0-620)	-	-
Biomassa: Litt.	0.003 (0-0.39)	0.01 (0-0.09)	0.01 (0-2.90)	2.74 (0-9.08)	0.28 (0-8.68)	?
Sublitt.	0 (0-0.01)	0 (0-0.01)	?	0 (0-0.17)	?	-



SOORT(GROEP) *COROPHIUM SPEC.*
(Arthropoda: Amphipoda)

SOORTEN *C. volutator*, *C. arenarium*

AUTOEKOLOGIE

C. volutator en *C. arenarium* zijn euryhaline soorten die tot ver in de brakke zone doordringen (Wolff, 1973), waarbij *C. volutator* beter bestand is tegen lagere zoutgehaltes (zie ook McLusky, 1967; Mills & Fish, 1980).

Corophium spec. leeft in een U-vormige gang op een diepte van 1 tot 6 cm waarbij de bovenste laag van het omliggende substraat in de gang wordt getrokken m.b.v. de grote 2e antennes (Linke, 1939). *Corophium spec.* is een selectieve deposit feeder die zich voornamelijk voedt met bacteriën en in mindere mate met diatomeeën (Fenchel et al., 1975). *C. volutator* prefereert slibrijke bodems op beschutte plaatsen (McLusky, 1968; Wolff, 1973; Fenchel et al., 1975). *C. arenarium* prefereert meer grof en minder slibrijk zand (Meadows & Reid, 1966). Volgens Smidt (1951) en Muus (1967) wordt de verspreiding van de soort eerder bepaald door 'watermovement' (en dus stabiliteit van het sediment: Reise, 1985), dan door het sedimenttype zelf. Jensen (1985) observeerde de hoogste densiteiten in periodes met weinig 'interacting species' zoals *Cerastoderma edule*.

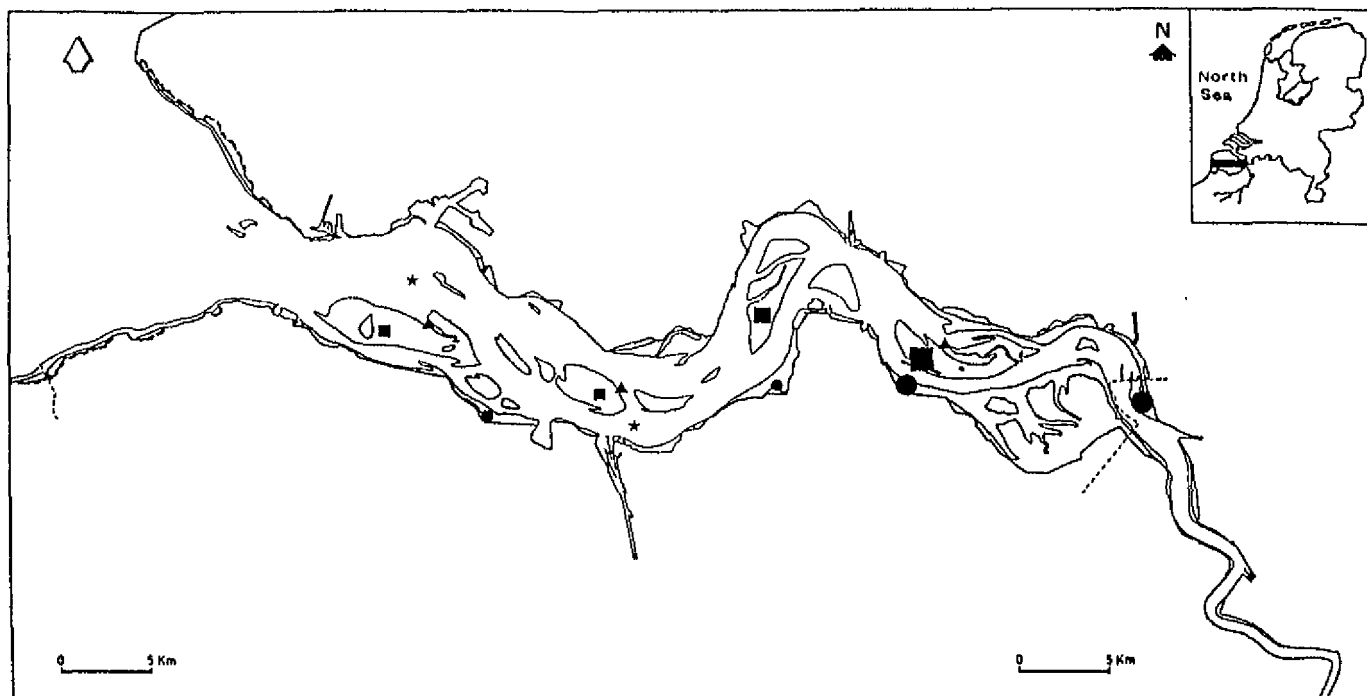
Naar gelang het gebied zijn er meer of minder generaties per jaar mogelijk. Vaak zijn er twee generaties per jaar (Möller & Rosenberg, 1982; Peer, 1986). Uit de eerste broedgolf in het voorjaar ontstaat een generatie die in het najaar voor nakomelingen zorgt. Deze laatste generatie overwintert en sterft dan in de daaropvolgende zomer. In het Ythan estuarium is slechts één enkel broedsel-zoen waargenomen (McLusky, 1968). De dieren worden geboren in de zomer van het ene jaar, groeien, overwinteren, broeden als ze 5 mm geworden zijn en sterven in de volgende zomer.

VERSPREIDING

Corophium spec. is een typische littorale soort, die in de sublittorale zone, en met name in de diepere geulen, nagenoeg afwezig is.

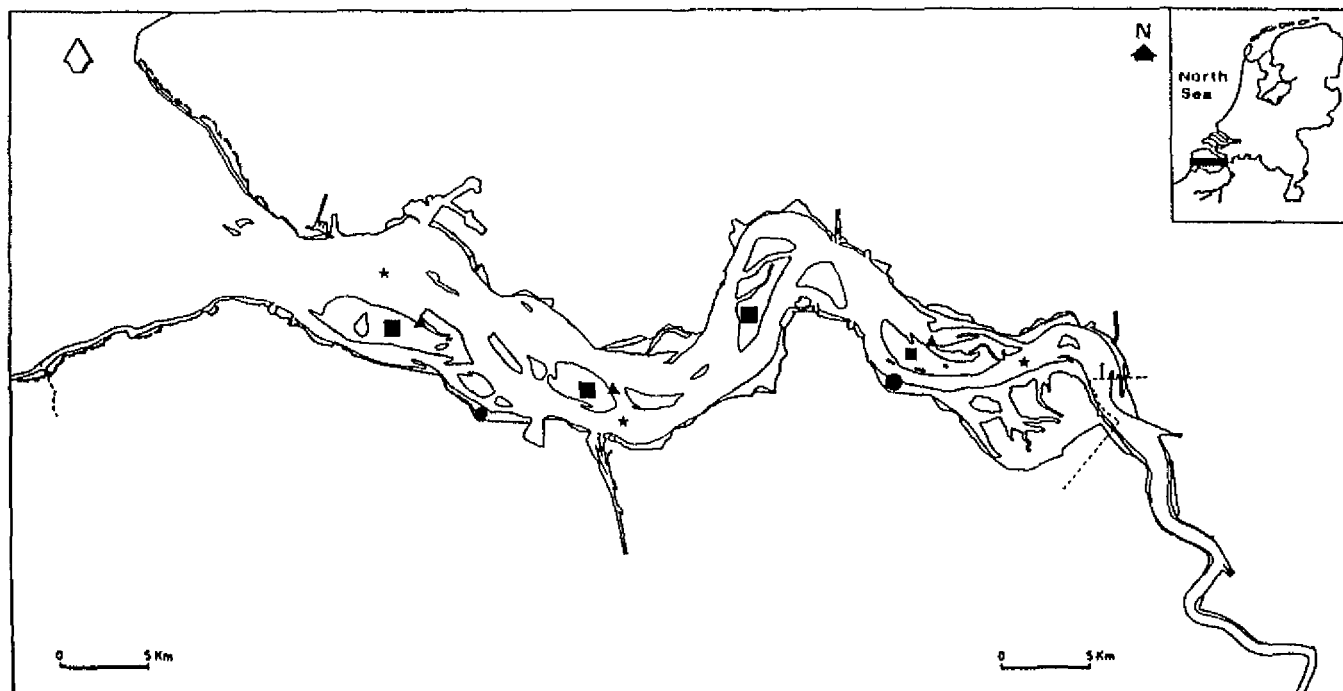
Corophium spec. komt voor in het gehele studiegebied, maar is het algemeenst in de brakke en de mariene overgangszone. In de Beneden Zeeschelde is het een zeer algemene soort. De hoogste densiteiten komen voor in de brakke zone: gemiddeld 7730 ind/m² op de platen in het Valkenisse-gebied en 6285 ind/m² op de slikken van de Beneden Zeeschelde. Het is dan ook een van de belangrijkste soorten in het Beneden Zeeschelde gebied. Het is tevens een relatief belangrijke soort in Saeftinghe met een gemiddelde densiteit van 630 ind/m². Maximaal waargenomen densiteiten zijn 51350 ind/m² op de slikken van de Beneden Zeeschelde en 38910 ind/m² op de platen van Valkenisse. De densiteit, zowel de gemiddelde als de maximaal waargenomen, neemt af in westelijke richting. Hoge biomassa's worden enkel in het Valkenisse-gebied en in de Beneden Zeeschelde waargenomen: gemiddeld 3.4 g AFDW/m² op de platen en slikken van het Valkenisse-gebied en 2.3 g AFDW/m² in de Beneden Zeeschelde. *Corophium spec.* maakt dan ook resp. 37 en 40 % van de totale gemiddelde biomassa in de littorale zone van deze deelgebieden uit. Maximaal waargenomen biomassa's bedragen ± 9 g AFDW/m².

Corophium spec. (g AFDW/m²)

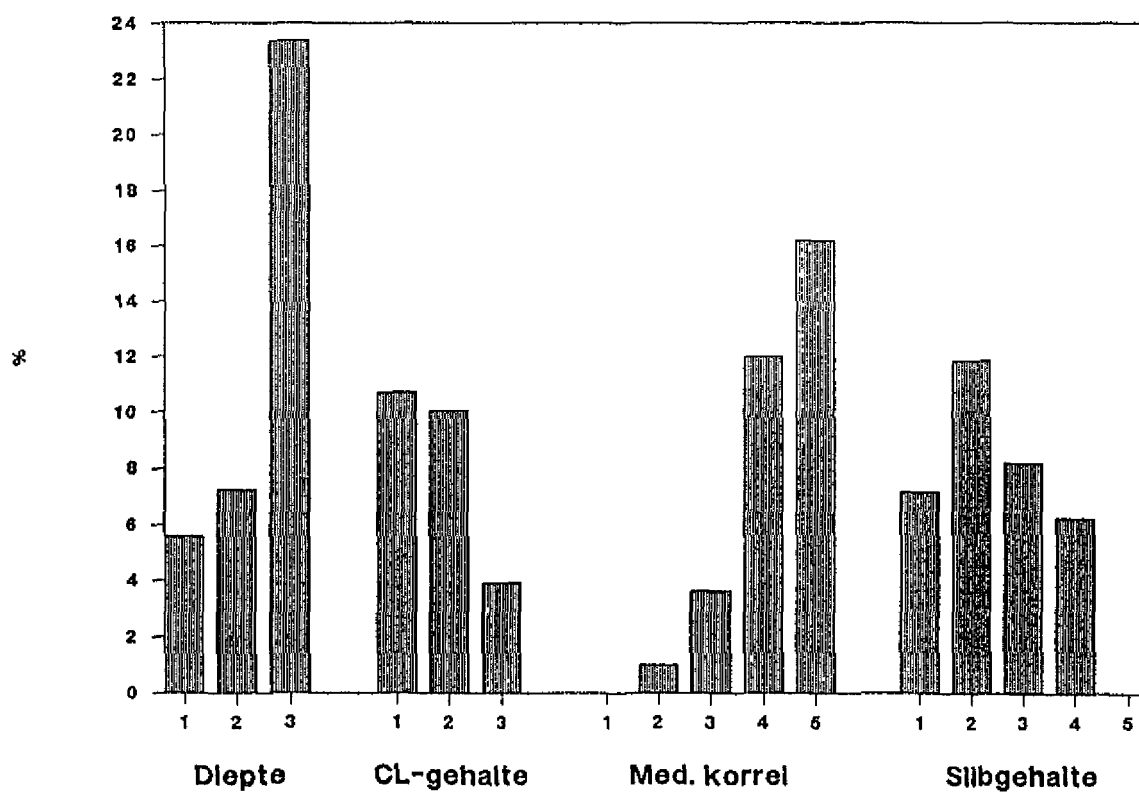


HABITATVOORKEUR

Corophium spec. is een typische soort van fijne sedimenten (mediane zandfractie > 3 phi) met een hoog slibgehalte. Hierbij wordt een duidelijk optimum vastgesteld bij een slibgehalte van 10-25 %. In nog slibrijkere sedimenten neemt zijn voorkomen af. In zeer grove en slibarme sedimenten is de soort afwezig.

Eurydice pulchra (N/m²)

Deelgebied	1	2	3	4	5	6
Voorkomen: Litt.	10 %	14 %	16 %	12 %	-	-
Sublitt.	12 %	9 %	10 %	6 %	-	-
Densiteit: Litt.	0 (0-440)	0 (0-409)	0 (0-267)	0 (0-247)	-	-
Sublitt.	0 (0-17)	0 (0-43)	0 (0-3)	0 (0-110)	-	-
Biomassa: Litt.	0 (0-0.02)	0 (0-0.33)	0 (0-0.08)	?	-	-
Sublitt.	0 (0-0.01)	0 (0-0.01)	?	0 (0-0.06)	-	-



SOORT(GROEP) *EURYDICE PULCHRA*
(Crustacea: Isopoda)

SOORTEN -

AUTEKOLOGIE

E. pulchra, een isopood (zeepissebed), komt voor in alle mariene delen van de estuaria van het Deltagebied en langs de kusten van de Noordzee (Wolff, 1973). *E. pulchra* dringt de estuaria binnen tot $\pm$ de isohallen van 10 g Cl⁻/l bij een gemiddelde rivierafvoer (Wolff, 1973). De soort komt zowel littoraal als sublittoraal voor, maar met een tijdelijke voorkeur voor de littorale zone.

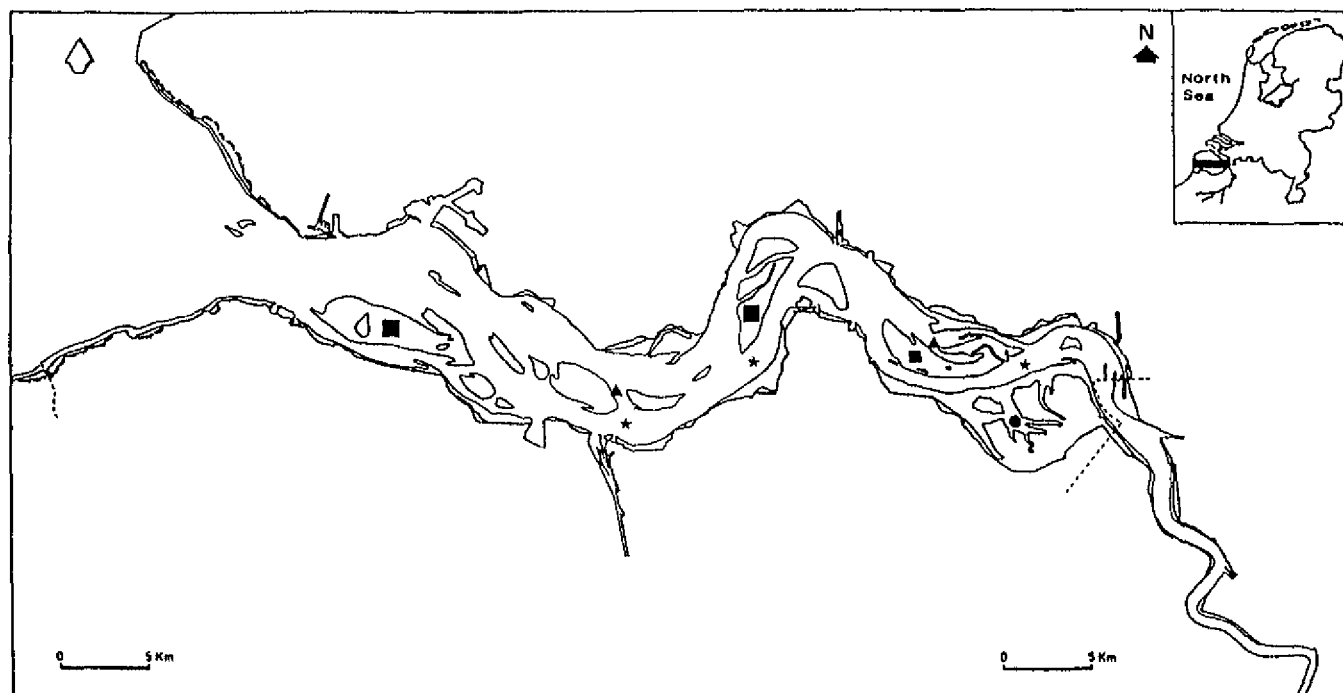
E. pulchra wisselt vrij zwemmende periodes af met gravende periodes. Fish & Fish (1972) toonden een 'semilunar' ritme in dit zwemgedrag aan. *E. pulchra* heeft een voorkeur voor gemiddelde en fijne zanden, met wisselende sorteringscoëfficiënten (Wolff, 1973).

VERSPREIDING

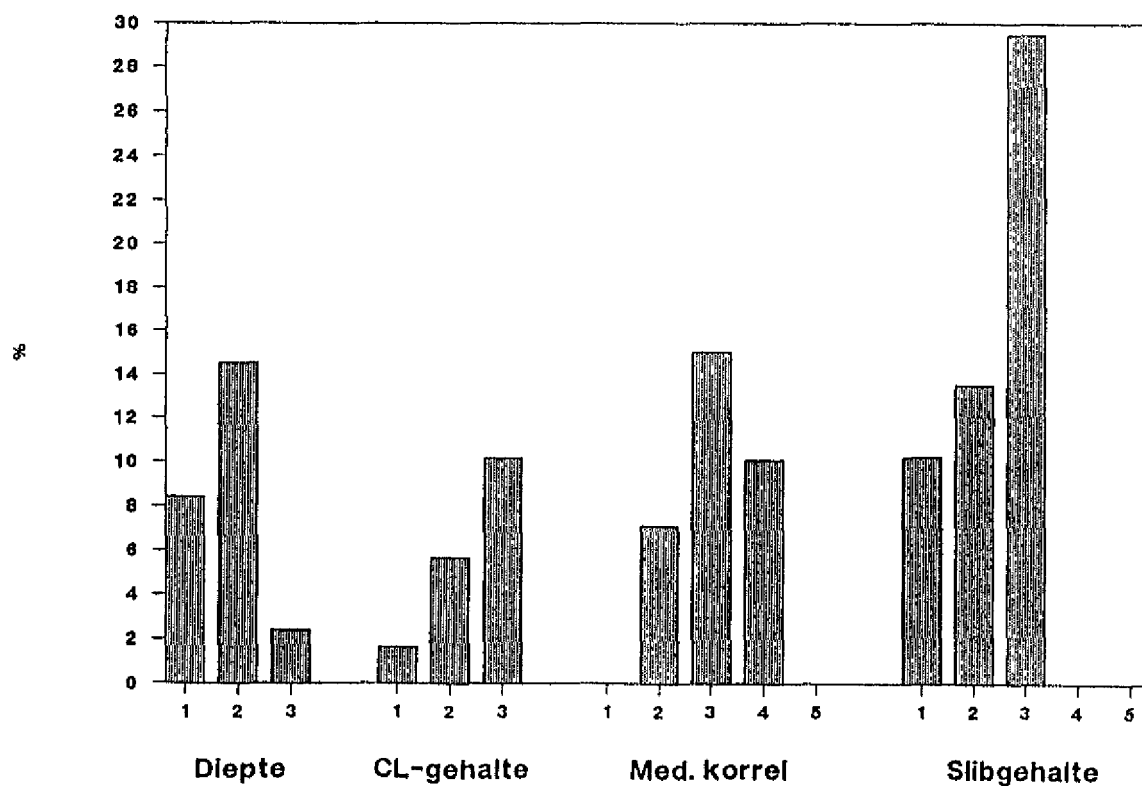
E. pulchra komt over de volledige verticale gradiënt voor, met een duidelijke voorkeur voor de littorale zone. Maar ook in de sublittorale zone is het een relatief belangrijke soort. *E. pulchra* is geen algemene soort, maar komt wel verspreid over het studiegebied voor, met uitzondering van de Beneden Zeeschelde en Saeftinghe. De soort is relatief algemener in de mariene en mariene overgangszone. De gemiddelde densiteiten zijn over het volledige verspreidingsgebied gelijkaardig en zeer laag (< 50 ind/m²). Maximaal waargenomen densiteiten worden waargenomen op de plaatgebieden en variëren tussen ± 250 (brakke zone) en ± 425 ind/m² (mariene zone). De waargenomen biomassa's zijn zeer laag en de bijdrage tot de gemiddelde totale biomassa is dan ook zeer gering.

HABITATVOORKEUR

E. pulchra komt het meest voor in de fijne sedimenten (mediane zandfractie $> 2.5 \phi$). Het slibgehalte van de sedimenten waarin *E. pulchra* voorkomt varieert, met een voorkeur voor de meer slibarme sedimenten. In de meest slibrijke sedimenten komt de soort niet voor.

Haustorius arenarius (N/m²)

Deelgebied	1	2	3	4	5	6
Voorkomen: Litt.	10 %	-	25 %	1 %	-	1 %
Sublitt.	-	5 %	5 %	26 %	-	-
Densiteit: Litt.	0 (0-157)	-	0 (0-90)	0 (0-43)	-	0 (0-11)
Sublitt.	-	0 (0-32)	0 (0-16)	0 (0-260)	-	-
Biomassa: Litt.	0 (0-0.25)	-	0 (0-0.23)	0 (0-0.08)	-	?
Sublitt.	-	0 (0-0.16)	?	0 (0-0.20)	-	-



SOORT(GROEP) *HAUSTORIUS ARENARIUS*
(Crustacea: Amphipoda)

SOORTEN -

AUTEKOLOGIE

H. arenarius is een typische euryhaline soort van estuaria en stranden. *H. arenarius* komt voor tot in de brakke zone van de Westerschelde (Leloup & Konietzko, 1956). Vader (1969) noemt *H. arenarius* een relatief algemene soort in het Eems- estuarium en de estuaria van het Deltagebied. De soort komt zowel littoraal als sublittoraal voor, in de estuaria vnl. sublittoraal (Vader, 1969).

H. arenarius leeft ingegraven in het sediment op een diepte van 8 tot 15 cm. Als lid van de *Haustoriidae* is *H. arenarius* een uitstekend graver en zwemmer (zie ook *Bathyporeia spec.*). *H. arenarius* zwemt ruglings (Dennell, 1933). Vlak voor het de bodem bereikt draait het zich om in normale houding (Dennell, 1933). *H. arenarius* is een typische bewoner van grofzandige en onstabiele bodems met een laag organisch stof-gehalte (Vader, 1969). Bovendien verdraagt deze soort grote hoeveelheden ruw materiaal (schelpengruis, kiezel, enz.) (Vader, 1969). *H. arenarius* wordt beschouwd als een filter feeder die zijn voedsel uit het interstitiële water haalt d.m.v. zijn maxillen (Dennell, 1933).

VERSPREIDING

H. arenarius is een typische soort van de sublittorale zone (dynamische gebieden). De soort is het meest algemeen in de ondiepe zone. *H. arenarius* is geen algemene soort, maar komt verspreid over het gehele studiegebied, met uitzondering van de Beneden Zeeschelde, voor. *H. arenarius* is het meest algemeen in de brakke zone ter hoogte van Valkenisse. De gemiddelde densiteiten zijn in alle deelgebieden zeer laag ($< 20 \text{ ind/m}^2$). De hoogste densiteiten sublittoraal worden waargenomen in het Valkenisse-gebied (maximaal 260 ind/m^2), littoraal in het Rug van Baarland-Ossenisse-gebied (maximaal 90 ind/m^2). De waargenomen biomassa's zijn zeer laag en bedragen nergens $> 0.25 \text{ g AFDW/m}^2$.

HABITATVOORKEUR

H. arenarius heeft een voorkeur voor de middelmatig fijne sedimenten (mediane zandfractie 2-2.5 phi) met een relatief laag slibgehalte. Zowel in zeer grove als slibrijke ($> 10 \%$) sedimenten komt de soort niet voor.

LITERATUUR

- Alheit, J. 1978. Distribution of the polychaete genus *Nephtys*: a stratified random sampling survey. *Kieler Meeresforsch.* 4: 61-67.
- Anderson, A. 1971. Intertidal activity, breeding and the floating habit of *Hydrobia ulvae* in the Ythan estuary. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 51: 423-437.
- Bachelet, G. 1980. Growth and recruitment of the tellinid bivalve *Macoma balthica* at the southern limit of its geographical distribution, the Gironde Estuary (SW France). *Mar. Biol.* 59: 105-117.
- Bachelet, G. 1986. Recruitment and year-to-year variability in a population of *Macoma balthica* (L.). *Hydrobiologia* 142: 233-248.
- Bachelet, G. & M. Yacine-Kassab. 1987. Intégration de la phase post-recrutée dans la dynamique des populations du gastéropode intertidal *Hydrobia ulvae* (Pennant). *J. Exp. mar. Biol. Ecol.* 111: 37-60.
- Barnes, R.S.K. 1981a. An experimental study of the pattern and significance of the climbing behaviour of *Hydrobia ulvae*. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 61: 285-299.
- Barnes, R.S.K. 1981b. Factors affecting climbing in the coastal gastropod *Hydrobia ulvae*. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 61: 301-306.
- Barnes, R.S.K. 1981c. Behavioural activities and ecological strategies in the intertidal gastropod *Hydrobia ulvae*. In Jones, N.V. & Wolff, W.J. (Ed.), *Feeding and survival strategies of estuarine organisms*, pp 79-90. Plenum Publishing Corporation.
- Barnes, R.S.K. & J.G. Greenwood. 1978. The response of the intertidal gastropod *Hydrobia ulvae* (Pennant) to sediments of differing particle size. *J. Exp. mar. Biol. Ecol.* 31: 43-54.
- Behrends, G. & H. Michaelis. 1977. Zur Deutung der Lebensspuren des Polychaeten *Scolelepis squamata*. *Senckenberg marit.* 9: 47-57.
- Bell, S.S. 1982. Notes and discussion on the population biology and meiofaunal characteristics of *Manayunkia aestuarina* (Polychaeta: Sabellidae: Fabriciinae) from a South Carolina salt marsh. *Est. Cst. Shelf Sci.* 14: 215-221.
- Beukema, J.J. 1979. Biomass and species richness of the macrobenthic animals living on a tidal flat area in the Dutch Wadden Sea: effects of a severe winter. *Neth. J. Sea Res.* 13: 203-223.
- Beukema, J.J. 1982. Annual variation in reproductive success and biomass of the major macrozoobenthic species living in a tidal flat area of the Wadden Sea. *Neth. J. Sea. Res.* 16: 37-45.
- Beukema, J.J. 1983. The Baltic Tellin *Macoma balthica*. In: W.J. Wolff (ed.) *Ecology of the Wadden Sea, Volume 1*: 116-118. A.A. Balkema, Rotterdam.
- Beukema, J.J. 1987. Influence of the predatory polychaete *Nephtys hombergii* on the abundance of other polychaetes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 40: 95-101.
- Beukema, J.J. 1989. Long-term changes in macrozoobenthic abundance on tidal flats of the western Wadden Sea. *Helgoländer Meeresunters.* 43: 405-415.
- Beukema, J.J. & K. Essink. 1986. Common patterns in the fluctuations of macrozoobenthic species living at different places on tidal flats in the Wadden Sea. *Hydrobiologia* 142: 199-207.

- Beukema, J.J. & 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. Biol. Ecol. Prog. Ser.* 52: 193-200.
- Beukema, J.J., G.C. Cadée & H. Hummel. 1983. Differential variability in time and space of numbers of suspension and deposit feeding benthic species in a tidal flat area. *Oceanol. Acta, Proc. 17th EMBS, Brest, France, 1982*: 21-26.
- Bishop, T.D. 1984. A range extension for *Manayunkia aestuarina* (Bourne, 1983) (Polychaeta: Sabellidae) to the Gulf Coast of the United States with a review of previous habitat information. *Gulf Res. Rep.* 7: 389-392.
- Blake, J.A. 1971. Revision of the genus *Polydora* from the east coast of North America. (Polychaeta: Spionidae). *Smithsonian Contr. Zool.* No. 75, 32 pp.
- Blake, J.A. & J.D. Kudenov. 1981. Larval development, larval nutrition and growth for two *Boccardia* species (Polychaeta: Spionidae) from Victoria, Australia. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 6: 175-182.
- Boesch, D.F., R.J. Diaz & R.W. Virnstein. 1976. Effects of tropical storm Agnes on soft-bottom macrobenthic communities of the James and York estuaries and the lower Chesapeake Bay. *Chesapeake Sci.* 17: 246-259.
- Bousfield, E.L. 1970. Adaptive radiation in sand burrowing amphipod crustaceans. *Ches. Sci.* 11: 143-154.
- Boyden, C.R. & C. Little. 1973. Faunal distributions in soft sediments of the Severn estuary. *Estuar. Coast. Mar. Sci.* 1: 203-223.
- Brenning, U. 1965. Beiträge zum Gonadenzyklus von *Arenicola marina* (L.) (Annelida, Polychaeta) im Raum der Wismar-Bucht. *Wiss. Z. Univ. Rostock (Math.-nat. Reihe)* 14: 633-643.
- Buchanan, J.B. & R.M. Warwick. 1974. An estimate of benthic macrofaunal production in the offshore mud of the Northumberland coast. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 54: 197-222.
- Cadée, G.C. 1976. Sediment reworking by *Arenicola marina* on tidal flats in the Dutch Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.* 10: 440-460.
- Cadée, G.C. 1979. Sediment reworking by the polychaete *Heteromastus filiformis* on a tidal flat in the Dutch Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.* 13: 441-456.
- Chambers, M.R. & H. Milne. 1975. The production of *Macoma balthica* (L.) in the Ythan Estuary. *Estuar. costl. mar. Sci.* 3: 443-455.
- Chatfield, J.E. 1972. Studies on variation and life history in the prosobranch *Hydrobia ulvae* (Pennant). *J. Conch.* 27: 463-473.
- Clark, R.B. 1962. Observations on the food of *Nephtys*. *Limnol. Oceanogr.* 7: 380-385.
- Clark, R.B. & E.C. Haderlie. 1960. The distribution of *Nephtys cirrosa* and *Nephtys hombergii* on the south-western coasts of England and Wales. *J. Anim. Ecol.* 29: 117-147.
- Comitato, J.A. 1982. Importance of predation by infaunal polychaetes in controlling the structure of a soft-bottom community in Maine, USA. *Mar. Biol.* 68: 77-81.

- Craeymeersch, J.A., O. Hamerlynck, K. Hostens, A. Vanreusel & M. Vincx. 1990. De ekologische ontwikkeling van de Voordelta. Deelrapport 2. De autonome ekologische ontwikkeling. DIHO, Yerseke en Sectie Mariene Biologie, Rijksuniversiteit Gent.
- Crocker, R.A. 1967. Niche diversity in five sympatric species of intertidal amphipods (Crustacea: Haustoriidae). *Ecol. Monogr.* 37: 173-200.
- Cuomo, M.C. 1985. Sulphide as a larval settlement cue for *Capitella* species I. *Biogeochem.* 1: 169-181.
- Dales, R.P. 1950. The reproduction and larval development of *Nereis diversicolor* O.F.M. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 29: 321-360.
- Dales, R.P. 1951a. Notes on the reproduction and early development of the cirratulid *Tharyx marioni* (St. Joseph). *J. mar. biol. Ass. U.K.* 30: 113-117.
- Dales, R.P. 1951b. An annual history of a population of *Nereis diversicolor* O.F. Müller. *Biol. Bull.* 101: 131-137.
- Dahl, E. 1952. Some aspects of the ecology and zonation of the fauna on Sandy Beaches. *Oikos* 4: 1-27.
- Dankers, N. & J.J. Beukema. 1983. Distributional patterns of macrozoobenthic species in relation to some environmental factors. In: Dankers, N., H. Kühl & W.J. Wolff (eds.) *Ecology of the Wadden Sea, Vol 1(4)*. Balkema, Rotterdam, 69-103.
- Dauer, D.M., C.A. Maybury & R.M. Ewing. 1981. Feeding behavior and general ecology of several spionid polychaetes from the Chesapeake Bay. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 54: 21-38.
- Dennell, R. 1933. The habits and feeding mechanism on the amphipod *Haustorius arenarius*. *Journ. Linn. Soc. Zool.* 38: 363-388.
- Desprez, M., J.P. Ducrotoy & B. Sylvand. 1986. Fluctuations naturelles et évolution artificielle des biocénoses macrozoobenthiques intertidales de trois estuaires des côtes françaises de la Manche. *Hydrobiologia* 142: 249-270.
- de Wilde, P.A.W.J. & E.M. Berghuis. 1979. Spawning and gamete production in *Arenicola marina* in the Netherlands, Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.* 13: 503-511.
- de Wilde, P.A.W.J. & H. Farke. 1983. The Lugworm *Arenicola marina*. In: Dankers, N., H. Kühl & W.J. Wolff (eds.) *Ecology of the Wadden Sea, Vol 1(4)*. Balkema, Rotterdam, 111-113.
- Dörjes, J., H. Michaelis & B. Rhode. 1986. Long-term studies of macrozoobenthos in intertidal and shallow subtidal habitats near the island of Norderney (East Frisian Coast, Germany). *Hydrobiologia* 142: 217-232.
- Dorsett, D.A. 1961. The behaviour of *Polydora ciliata* (Johnst.). Tube-building and burrowing. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 41: 577-590.
- Earll, R. 1975. Temporal variation in the heart activity of *Scrobicularia plana* (Da Costa) in constant and tidal conditions. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 19: 257-274.
- Essink, K., J.J. Beukema, J. Coosen, J.A. Craeymeersch, J.-P. Ducrotoy, H. Michaelis & B. Robineau. 1991. Population dynamics of the bivalve mollusc *Scrobicularia plana* Da Costa: comparisons in time and space. In: M. Elliot & J.-P. Ducrotoy (eds.) *Estuaries and Coasts: spatial and temporal intercomparisons*. Proc. ECSA 19th Symposium: 167-172. Olsen & Olsen, Denmark.

- Farke, H. 1979. Population dynamics, reproduction and early development of *Tharyx marioni* (Polychaeta, Cirratulidae) on tidal flats of the German Bight. Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh. 18: 69-99.
- Farke, H. & E.M. Berghuis. 1979a. Spawning, larval development and migration of *Arenicola marina* in the laboratory. Neth. J. Sea Res. 13: 512-528.
- Farke, H. & E.M. Berghuis. 1979b. Spawning, larval development and migration of *Arenicola marina* under field conditions in the western Wadden Sea. Neth. J. Sea Res. 13: 529-535.
- Farke, H., P.A.W.J. de Wilde & E.M. Berghuis. 1979. Distribution of juvenile and adult *Arenicola marina* on a tidal mud flat and the importance of nearshore areas for recruitment. Neth. J. Sea Res. 13: 354-361.
- Fauchald, K. & P.A. Jumars. 1979. The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 17: 193-284.
- Fenchel, T. & L.H. Kofoed. 1971. Evidence for exploitative interspecific competition in mud snails (*Hydrobiidae*). Oikos 27: 367-376.
- Fenchel, T., Kofoed, L.H. & A. Lappalainen. 1975. Particle size-selection of two depositfeeders: the amphipod *Corophium volutator* and the prosobranch *Hydrobia ulvae*. Marine Biology 30: 119-128.
- Fish, J.D. & G.S. Preece. 1970. The annual reproductive patterns of *Bathyporeia pilosa* and *Bathyporeia pelagica* (Crustacea: Amphipoda). J. Mar. Biol. Ass. U.K. 50: 475-188.
- Fish, J.D. & S. Fish. 1972. The swimming behaviour of *Eurydice pulchra* Leach and a possible explanation of intertidal migration. J. exp. mar. Biol. Ecol. 8: 195-200.
- Fish, J.D. & S. Fish. 1974. The breeding cycle and growth of *Hydrobia ulvae* in the Dovey estuary. J. mar. biol. Ass. U.K. 54: 685-697.
- Forsman, B. 1956. Notes on the invertebrate fauna of the Baltic. Ark. Zool. 9,17: 389-419.
- Gibbs, P.E. 1968. Observations on the population of *Scoloplos armiger* at Whitstable. J. mar. biol. Ass. U.K. 48: 225-254.
- Gibbs, P.E. 1969. A quantitative study of the polychaete fauna of certain fine deposits in Plymouth Sound. J. mar. biol. Ass. U.K. 49: 311-326.
- Gibbs, P.E. 1971. A comparative study of reproductive cycles in four polychaete species belonging to the family Cirratulidae. J. mar. biol. Ass. U.K. 51: 745-769.
- Gilbert, M.A. 1977. The behaviour and functional morphology of deposit feeding in *Macoma balthica* (Linné, 1758) in New England. J. Moll. Stud. 43: 18-27.
- Gilbert, M.A. 1978. Aspects of the reproductive cycle in *Macoma balthica* (L.). The Nautilus 92(1): 21-24.
- Goerke, H. 1966. Nahrungsfiltration von *Nereis diversicolor* O.F. Müller (Nereidae, Polychaeta). Veröffentl. Inst. Meeresforsch (Bremerhaven) 10: 49-58.
- Goerke, H. 1971. Die Ernährungsweise der Nereis-Arten (Polychaeta, Nereidae) der deutschen Küsten. Veröffentl. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven 13: 1-50.
- Govaere, J. 1978. Numerieke analyse van het makrobenthos in de Southern Bight (Noordzee). Doctoraatsverhandeling R.U. Gent, 220 pp.

- Grassle, J.F. & J.P. Grassle. 1974. Opportunistic life histories and genetic systems in marine benthic polychaetes. *J. mar. Res.* 32: 253-284.
- Green, J. 1968. The biology of estuarine animals. Biology series, Sidgewich & Jackson (Eds.), London, 1968.
- Gudmundsson, H. 1985. Life history patterns of polychaete species of the family Spionidae. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 65: 93-111.
- Hamond, R. 1966. The polychaeta of the coast of Norfolk. *Cah. Biol. Mar.* VII: 383-436.
- Hancock, D.A. & A. Franklin. 1972. Seasonal changes in the condition of the edible cockle (*Cardium edule* L.). *J. Appl. Ecol.* 9: 567-579.
- Hartman, O. & K. Fauchald. 1971. Deep-water benthic polychaetes off New England to Bermuda and other North Atlantic areas. Part ii. Allan Hancock Monogr. mar. Biol. 6: 1-327.
- Hartmann-Schröder, G. 1971. Annelida, Borstenwürmer, Polychaeta. *Tierwelt Deutschlands* 58: 1-594.
- Hartmann-Schröder, G. 1983. The ragworm *Nereis diversicolor*. In: Dankers, N., H. Kühl & W.J. Wolff (eds.) *Ecology of the Wadden Sea*, Vol 1(4). Balkema, Rotterdam, 113-114.
- Heip, C. & R. Herman. 1979. Production of *Nereis diversicolor* O.F. Müller (Polychaeta) in a shallow brackish-water pond. *Estuar. Coast. Mar. Sci.* 8: 297-305.
- Hughes, R.N. 1969. A study of feeding in *Scrobicularia plana*. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 49: 805-823.
- Hughes, R.N. 1971. Reproduction of *Scrobicularia plana* Da Costa (Pelecypoda: Semelidae) in North Wales. *The Veliger* 14(1): 77-81.
- Hummel, H. 1985. Food intake and growth in *Macoma balthica* (Mollusca) in the laboratory. *Neth. J. Sea Res.* 19(1): 77-83.
- Hummel, H. 1986. De voedselopname en groei in *Macoma balthica*. *Vakbl. Biol.* 66(8): 161-164.
- Hylleberg, J. 1986. Distribution of hydrobiid snails in relation to salinity, with emphasis on shell size and co-existence of the species. *Ophelia*, Suppl. 4: 85-100.
- Hylleberg, J. & H. Riis-Vestergaard. 1984. *Marine environments; the fate of detritus*. Akademisk Forlag. Copenhagen, 288 pp.
- James, C.J. & R. Gibson. 1980. The distribution of the polychaete *Capitella capitata* (Fabricius) in dock sediments. *Est. Mar. Sci.* 10: 671-683.
- Jensen, K.T. 1985. The presence of the bivalve *Cerastoderma edule* affects migration, survival and reproduction of the amphipod *Corophium volutator*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 25: 269-277.
- Jepsen, U. 1965. Die Struktur der Wattenbiozönosen im Vormündungsgebiet der Elbe. *Arch. Hydrobiol.* 29 (Suppl. Elbe-Aestuar 2): 252-370.
- Jones, A.M. 1979. Structure and growth of a high-level population of *Cerastoderma edule* (Lamellibranchiata). *J. mar. biol. Ass. U.K.* 59(2): 277-287.
- Jorgensen, C.B. 1946. Lamellibranchia. In : G. Thorson, *Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates, with special reference to the planctonic larvae in the Sound (Oresund)*. Medd. Komm. Danm. Fisk. og Havunders.(Ser. Plankt.) 4(1): 277-311.

- Khayrallah, N.H. & A.M. Jones. 1980. The ecology of *Bathyporeia pilosa* (Amphipoda: Haustoriidae) in the Tay estuary. II. Factors affecting the micro-distribution. *Proc. R. Soc. Edinb.* 78(B): 121-130.
- Kirkegaard, J.B. 1969. A quantitative investigation of the central North Sea polychaeta. *Spolia zool. Mus. haun.* 29: 1-285.
- Korringa, P. 1951. The shell of *Ostrea edulis* as a habitat. *Arch. Zool.* 10: 32-152.
- Kosler, A. 1969. Zur Makrofauna des Eulitorals bei Hiddensee. *Beitr. Meereskunde* 24/25: 56-80.
- Kozhov, M. 1963. Lake Balkal and its life. *Monographiae Biologicae* 11: 1-344.
- Kristensen, I. 1957. Differences in density and growth in a cockle population in the Dutch Wadden Sea. *Arch. Néerl. Zool.* 12: 351-453.
- Kühl, H. 1983. The Sandgaper, *Mya arenaria*. In: Dankers, N., H. Kühl & W.J. Wolff (eds.) *Ecology of the Wadden Sea*, Vol 1(4). Balkema, Rotterdam, 118-119.
- Lappalainen, A. 1979. Seasonal recruitment and population structure of coexisting mudsnails (Hydrobiidae) in the Baltic Sea. In: Naylor, E. & R.G. Hartnoll (eds.) *Cyclic Phenomena in Marine Plants and Animals. Proceedings of the 13th EMBS, Isle of Man 1978*: 57-63. Oxford, Pergamon Press.
- Leloup, E. & B. Konietzko. 1956. Recherches biologiques sur les eaux saumâtres du Bas-Escout. *Mém. Inst. Roy. Sci. nat. Belg.* 132: 1-99.
- Leventon, J.S. 1979. The effect of density upon deposit-feeding populations: movement, feeding and floating of *Hydrobia ventrosa* (Montagu) (Gastropoda : Prosobranchia). *Oecologia (Berlin)* 43: 27-39.
- Linke, P. 1939. Die Biota des Jadebusenwattes. *Helgoländer wiss. Meeresuntersuch.* 1: 201-348.
- Little, C. & W. Nix. 1970. The burrowing and floating behaviour of the gastropod *Hydrobia ulvae*. *Estuar. Cstl. mar. Sci.* 4: 537-544.
- Lopez, G.R. & L.H. Kofoed. 1980. Epipsammic browsing and deposit feeding in mud snails (*Hydrobiidae*). *J. mar. Res.* 38: 584-599.
- Martini, I.P. & R.I.G. Morrison. 1987. Regional distribution of *Macoma balthica* and *Hydrobia minuta* on the subarctic coasts of Hudson Bay and James Bay, Ontario, Canada. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 24: 47-68.
- McIntyre, A.D. & A. Eleftheriou. 1968. The bottom fauna of a flatfish nursery ground. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 48: 113-142.
- McLusky, D.S. 1967. Some effects of salinity on the survival, moulting and growth of *Corophium volutator* (Amphipoda). *J. mar. biol. Ass. U.K.* 47: 607-617.
- McLusky, D.S. 1968. Some effects of salinity of the distribution and abundance of *Corophium volutator* in the Ythan estuary. *J. mar. bio. Ass. U.K.* 48: 443-454.
- McLusky, D.S. & M. Elliot. 1981. The feeding and survival strategies of estuarine organisms. In: Jones, N.B & W.J. Wolff (eds.). *Plenum Press*, New York, London.
- Meadows, P.S. & A. Reid. 1966. The behaviour of *Corophium volutator* (Crustacea: Amphipoda). *J. Zool. Lond.* 150: 387-399.
- Mettam, C. 1979. Seasonal changes in populations of *Nereis diversicolor* O.F. Müller from the Severn estuary, U.K. In : E. Naylor & T. Hartnoll (Eds.): *Cyclic phenomena in marine plants and animals*.

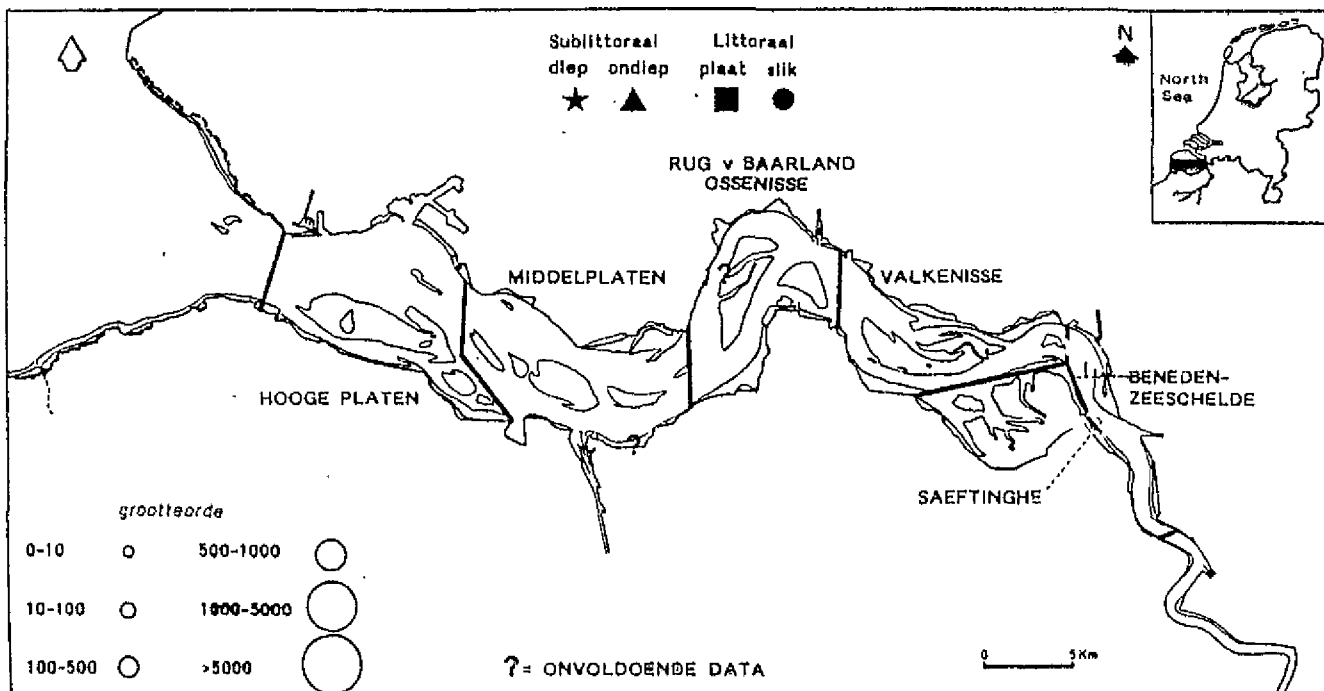
- Mettam, C. 1981. Survival strategies in estuarine animals. In: N.V. Jones & W.J. Wolff (eds.) Feeding and survival strategies of estuarine organisms. Plenum Press, New York, London.
- Mills, A. & Fish, J.D. 1980. Effects of salinity and temperature on *Corophium volutator* and *C. arenarium* (Crustacea: Amphipoda), with particular reference to distribution. *Marine Biology* 58: 153-161.
- Möller, P. & R. Rosenberg. 1982. Production and abundance of the amphipod *Corophium volutator* on the west coast of Sweden. *Neth. J. Sea Res.* 16: 127-140.
- Muus, B.J. 1967. The fauna of danish estuaries and lagoons. Distribution and ecology of dominating species in the shallow reaches of the mesohaline zone. *Meddl. Danmarks Fisk. Havundersog.* 5(1): 1-316.
- Newell, R. 1962. Behavioural aspects of the ecology of *Peringia* (= *Hydrobia*) *ulvae* (Pennant) (Gastropoda, Prosobranchia). *Proc. Zool. Soc. Lond.* 138: 49-75.
- Newell, R. 1965. The role of detritus in the nutrition of two marine deposit feeders, the prosobranch *Hydrobia ulvae* and the bivalve *Macoma balthica*. *Proc. Zool. Soc. Lond.* 144: 25-45.
- Newell, C.R. & H. Hidu. 1982. The effects of sediment type on growth rate and shell allometry in the soft shelled clam *Mya arenaria* L. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 65: 285-295.
- Nicolaisen, W. & E. Kannevorff. 1969. On the burrowing and feeding habits of the amphipods *Bathyporeia pilosa* Lindström and *Bathyporeia sarsi* Watkin. *Ophelia* 6: 231-250.
- Olafsson, E.B. 1986. Density dependence in suspension-feeding and deposit-feeding populations of the bivalve *Macoma balthica*: a field experiment. *J. Anim. Ecol.* 55: 517-526.
- Olive, P.J.W. 1977. The life-history and population structure of the polychaetes *Nephtys caeca* and *Nephtys hombergii* with special reference to the growth rings in the teeth. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 57: 133-150.
- Olive, P.J.W. 1978. Reproduction and annual gametogenic cycle in *Nephtys hombergii* and *N. caeca* (Polychaeta: Nephtyidae). *Mar. Biol.* 46: 83-90.
- Olive, P.J.W. & P.R. Garwood, M.G. Bentley & N. Wright. 1981. Reproductive success, relative abundance and population structure of two species of *Nephtys* in an estuarine beach. *Mar. Biol.* 63: 189-196.
- Orton, J.H. 19216. On the rate of growth of *Cardium edule*. Part I. Experimental observations. *J. mar. biol. Assoc.* 14: 239-279.
- Peer, D.L. 1986. Life history and reproductive biology of *Corophium volutator* (Crustacea: Amphipoda) and the influence of shorebird predation on population structure in Chignecto Bay, Bay of Fundy, Canada. *Neth. J. Sea Res.* 20: 359-373.
- Persson, L.-E. 1982. Seasonal migration of *Bathyporeia pilosa* Lindström in the southern Balthic. *Ophelia* 21: 205-213.
- Rasmussen, E. 1956. Faunistic and biological notes on marine invertebrates III. The reproduction and larval development of some Polychaetes from the Isefjord with faunistic notes. *Biol. Medd. Kong. Danske Vid. Selsk.* 23: 1-84.

- Rasmussen, E. 1973. Systematics and ecology of the Isefjord marine fauna (Denmark). *Ophelia*, 11: 495 pp.
- Ratcliffe, P.J., N.V. Jones & N.J. Walters. 1981. The survival of *Macoma balthica* (L.) in mobile sediments. In "Feeding and survival strategies of estuarine organisms", N.V. Jones & W.J. Wolff. eds. Plenum Press, New York, London.
- Reading, C.J. & S. McGrorty. 1978. Seasonal variations in the burying depth of *Macoma balthica* (L.) and its accessibility to wading birds. *Estuar. Coast. Mar. Sci.* 6: 135-144.
- Reichert, A. & J. Dörjes. 1980. Die Bodenfauna des Crildumersieler Wattes (Jade, Nordsee) und ihre Veränderung nach dem Eiswinter 1978/79. *Senckenbergiana marit.* 12: 213-245.
- Reineck, H.E., J. Dörjes, S. Gadow & G. Hertweck. 1968. Sedimentologie, Faunen-zonierung und Faziesabfolge vor der Ostküste der inneren Deutschen Bucht. *Senckenbergiana lethaea* 49: 261-309.
- Reise, K. 1979. Moderate predation on meiofauna by the macrobenthos of the Wadden Sea. *Helgol. Wiss. Meeresunters.* 32: 453-465.
- Reise, K. 1983. Biotic enrichment of intertidal sediments by experimental aggregates of the deposit-feeding bivalve *Macoma balthica*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 12: 229-236.
- Reise, K. 1985. Tidal flat ecology. An experimental approach to species interactions. *Ecological studies*, vol. 54. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo.
- Rhoads, D.C. 1974. Organism-sediment relations on the muddy seafloor. *Ann. Rev. mar. biol.* 12: 263-300.
- Rice, D.L., T.S. Bianchi & E.H. Roper. 1986. Experimental studies of sediment reworking and growth of *Scoloplos* spp. (Orbiniidae: Polychaeta). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 30: 9-19.
- Robineau, R. 1987. Caracterisation des peuplements macrozoobenthiques de l'estuaire de la Loire. *Vie et Milieu* 37: 67-76.
- Rosenberg, R. 1972. Benthic faunal recovery in a Swedish fjord following the closure of a sulphite pulp mill. *Oikos* 23: 92-108.
- Sameoto, D.D. 1969. Comparative ecology, life histories, and behavior of intertidal sand-burrowing amphipods (Crustacea: Haustoriidae) at Cape Cod. *J. Fish. Res. Bd. Canada* 26: 361-388.
- Schäfer, W. 1972. Ecology and paleoecology of marine environments. English trans., by I. Oertel. Oliver & Boyd, Edinburgh. 568 pp.
- Seed, R. & R.A. Brown. 1978. Growth as a strategy for survival in two marine bivalves, *Cerastoderma edule* and *Modiolus modiolus*. *J. Anim. Ecol.* 47: 283-292.
- Seys, J. & P. Meire. 1988. Macrozoöbenthos van het Veerse Meer. Rapport W.W.E. n° 4. Rijksuniversiteit Gent, Laboratorium voor Ecologie der Dieren.
- Shackley, S.E. 1981. The intertidal soft sediments and their macrofauna in the Greater Swansea Bay Area (Worm's Head to Nash Point), South Wales. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 12: 535-548.

- Shaffer, P.L. 1983. Population ecology of *Heteromastus filiformis* (Polychaeta: Capitellidae). *Neth. J. Sea Res.* 17: 106-125.
- Shubert, A. & K. Reise. 1986. Predatory effects of *Nephtys hombergii* on other polychaetes in tidal flat sediments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 34: 117-124.
- Siegismund, H.R. & J. Hylleberg. 1987. Dispersal-mediated coexistence of mud snails (Hydrobiidae) in an estuary. *Mar. Biol.* 94: 395-402.
- Smidt, E.L.B. 1951. Animal production in the Danish Waddensea. *Meddelelser fra Kommissionen for Danmarks Fiskeri- og Havundersogelser (ser. Fiskeri)* 6. 151 pp.
- Southward, E.C. 1957. The distribution of Polychaeta in offshore deposits in the Irish Sea. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 36: 49-75.
- Sundbäck, K. & L.-E. Persson. 1981. The effect of microbenthic grazing by an amphipod, *Bathyporeia pilosa*, Lindström. *Kieler Meeresforsch. Sonderheft* 5, Kiel 1981, 573-575.
- Sutherland, W.J. 1982. Spatial variation in the predation of cockles by oystercatchers at Traeth Melynog, Anglesey. I. The cockle population. *J. Anim. Ecol.* 51: 481-489.
- Taghon, G.L. 1982. Optimal foraging by deposit-feeding invertebrates: roles of particle size and organic coating. *Oecologia (Berlin)* 52: 295-304.
- Tegwyn, H. 1970. The occurrence of *Manayunkia aestuarina* (Bourne) and *Mercierella enigmatica* (Fauvel) (Polychaeta) in non-brackish localities in Britain. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 5: 105-112.
- Tenore, K.R. 1977. Utilization of Aged Detritus Derived from Different Sources by the Polychaete *Capitella capitata*. *Marine Biology* 44: 51-55.
- Tenore, K.R. & R.B. Hanson. 1980. Availability of detritus of different types and ages to a polychaete macroconsumer, *Capitella capitata*. *Limnol. Oceanogr.* 25(3): 553-558.
- Thamdrup, H.M. 1935. Beiträge zur Ökologie der Wattenfauna auf experimenteller Grundlage. *Medd. Danm. Fisk. Havunders.*, Ser. Fiskerie 10: 1-125.
- Thorson, G. 1946. Reproductive and larval development of Danish marine bottom invertebrates, with special reference to the planktotonic larvae in the Sound (Oresund). *Meddelel. Komm. Danmarks Fisk.-Havundersog. (Ser. Plankton)* 4: 1-523.
- Tsutsumi, H. & T. Kikuchi. 1984. Study of the life history of *Capitella capitata* (Polychaeta: Capitellidae) in Amakusa, South Japan including a comparison with other geographical regions. *Mar. Biol.* 80: 315-321.
- Vader, W. 1969. Verspreiding en biologie van *Haustorius arenarius*, de zandvloekreeft, in Nederland (Crustacea, Amphipoda). *Zoölogische Bijdragen Leiden*, II: 49-58.
- Van Arkel, M.A. & M. Mulder. 1979. Inventarisatie van de macrobenthische fauna van het Eems-Dollard estuarium. *BOEDE, Publicaties en Verslagen n° 2*.
- Vassallo, M.T. 1977. The ecology of *Macoma inconspicua* (Broderip & Sowerby, 1829) in central San Francisco Bay. Part II. Stratification of the *Macoma* community within the substrate. *The Veliger* 13(3): 279-284.
- Warren, L.M. 1976. A population study of the polychaete *Capitella capitata* at Plymouth. *Mar. Biol.* 38: 209-216.

- Warren, L.M. 1977. The ecology of *Capitella capitata* in British waters. J. mar. biol. Ass. U.K. 57: 151-159.
- Warwick, R.M. & R. Price. 1975. Macrofauna production in an estuarine mud-flat. J. mar. biol. Ass. U.K. 55: 1-18.
- Wolff, W.J. 1971. Distribution of four species of *Nephtys* (Polychaeta) in the estuarine area of the rivers Rhine, Meuse, and Scheldt. Troisième Symposium Européen de Biologie Marine. Vie et Milieu, Supplément 22: 677-699.
- Wolff, W.J. 1973. The estuary as a habitat. An analysis of data on the soft bottom macrofauna of the estuarine area of the rivers Rhine, Meuse and Scheldt. Zoologische verhandelingen 126: 1-242.
- Wood, E. 1987. Subtidal Ecology. New Studies in Biology: 1-125.
- Worrall, C.M. & J. Widows. 1983. Physiological changes following transplantation of the bivalve *Scrobicularia plana* between three populations. Mar. Ecol. Prog. Ser. 12: 281-287.
- Worrall, C.M., J. Widows & D.M. Lowe. 1983. Physiological ecology of three populations of the bivalve *Scrobicularia plana*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 12: 267-279.
- Zajac, R.N. 1986. The effects of intra-specific density and food supply on growth and reproduction in an infaunal polychaete, *Polydora ligni* Webster. J. Mar. Res. 44: 339-359.
- Zwarts, L. & J. Wanink. Siphon size and burying depth in deposit- and suspension-feeding benthic bivalves. Marine Biology 100: 227-240.

DENSITEIT (N/m²)



Deelgebied	1	2	3	4	5	6
Voorkomen: Litt.	HOOGE PLATEN	MIDDELPLATEN	BAARLAND/OSS.	VALKENISSE	BENEDEEN ZFESCHELDE	SAEFTINGHE
Sublitt.						
Densiteit: Litt.						
Sublitt.						
Biomassa: Litt.						
Sublitt.						

