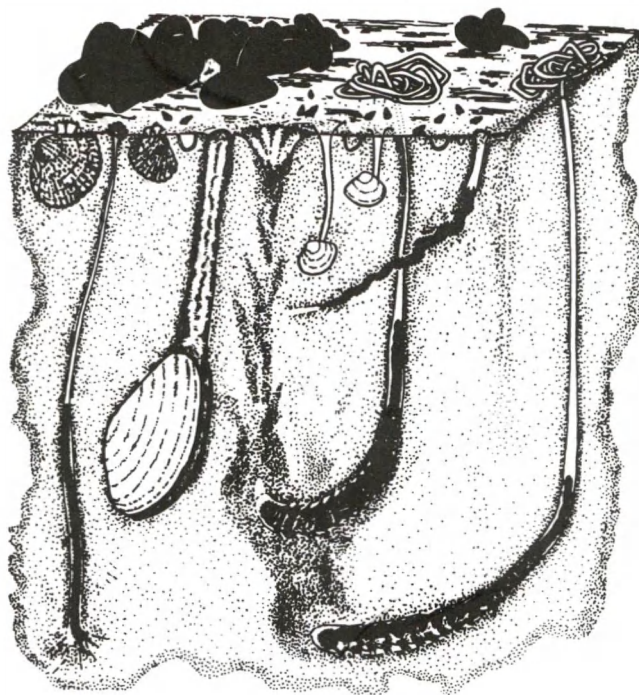


DE INVLOED VAN DE WADPIER *ARENICOLA MARINA* OP HET MACROZOOBENTHOS OP HET BALGZAND, EEN WADPLAAT IN HET WESTELIJKE DEEL VAN DE NEDERLANDSE WADDENZEE

C.A.M. BALTUS

Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee
P.O. BOX 59, TEXEL
HOLLAND



© 1993

This report is not to be cited without the consent of:
Netherlands Institute for Sea Research (NIOZ)
P.O. Box 59, 1790 AB Den Burg,
Texel, The Netherlands

ISSN 0923 - 3210

**De invloed van de wadpier *Arenicola marina* op
het macrozoobenthos op het Balgzand, een
wadplaat in het westelijke deel van de
Nederlandse Waddenzee**

Studentenverslag Corine Baltus
begeleiding: drs. E.C. Flach en Dr. J.J. Beukema
Vrije Universiteit Amsterdam
februari-augustus 1992

Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee
afdeling Kustsystemen

NIOZ rapport nr. 1993-2

Voorwoord

Van februari tot augustus 1992 heb ik op het Balgzand onderzoek gedaan naar de invloed van de wadpier *Arenicola marina* op de infauna.

Hierbij wil ik de mensen bedanken die mij op een of andere manier geholpen hebben bij het onderzoek en de totstandkoming van dit verslag: Els Flach en Dhr. Beukema voor hun begeleiding; Annemiek voor de steun en gezelligheid op het lab en in het veld; Jaap en Rob voor hun hulp bij het praktische werk; Ewout voor de overtochten naar het Balgzand; Bram, Bert, Diana, Peter, Sacha en Stephan voor het helpen met monstereien op het Wad. En Jaap van der Meer voor zijn hulp bij de statistische verwerking van de gegevens.

Verder wil ik alle Potvissers en NIOZ-ers bedanken die hoe dan ook m'n Texelse-periode tot een zeer bijzonder gezellige tijd hebben gemaakt!

Corine Baltus
november 1992

Summary

Distribution patterns of benthic fauna in the Wadden Sea depend on various factors. This experiment aimed to verify whether the distribution patterns and/or densities of the infauna along a transect on the Balgzand, a tidal flat in the most western part of the Dutch Wadden Sea, could be explained by biotic factors (in this case the lugworm *Arenicola marina*) or physical factors.

Squares with different densities (0-25-50-75-100 per m²) of lugworms were sampled once a month during March-June 1992.

At the lugworm density used in this experiment (minimum density 13 per m² and maximum density of 89 per m²), hardly any effects were observed on the density of the adults of the various infaunal species but their juveniles were strongly affected.

Significantly negative effects of *A. marina* were observed on juvenile *Macoma balthica*, *Nereis diversicolor*, *Phyllodoce maculata*, *Pygospio elegans* and *Scoloplos armiger* and on *Capitella capitata* en *Hydrobia ulvae*.

So lugworms can be an important factor in density control and establishment of distribution patterns of infaunal species, but they are just part of a complex of biotic and physical factors that plays this role on tidal flats.

Laboratory experiment were carried out to obtain information about the cause of the negative effect of *A. marina*. The question was if the predation pressure of epibenthic predators (*Carcinus maenas*) on infaunal species increase as a result of the bioturbation of *A. marina*. *Corophium volutator* was used as a prey. The aquarium experiments suggest that as a result of the bioturbation of the lugworms, migration of *Corophium* increases, making them more vulnerable to predation pressure by crabs.

Samenvatting

Verspreidingspatronen van bentische organismen in gebieden als de Waddenzee kunnen door diverse factoren bepaald worden. In dit onderzoek is nagegaan in hoeverre verspreidingspatronen en/of verschillen in dichtheden van de infauna langs een transect op het Balgzand, een wadplaat in het westelijke deel van de Nederlandse Waddenzee, door biotische factoren, in dit geval *Arenicola marina*, of fysische factoren verklaard kunnen worden. Hiertoe zijn op verschillende plaatsen langs het transect vakken met verschillende dichtheden pieren (0-25-50-75-100 pieren/m²) uitgezet.

Het blijkt dat bij de in dit onderzoek gebruikte pierendichtheden (minimumdichtheid van 13 pieren/m² en een maximumdichtheid van 89 pieren per m²), de pieren niet of nauwelijks effect hadden op de dichtheden van de adulten van de diverse infauna-soorten maar hoofdzakelijk op de juvenielen van de infauna-soorten.

Significant negatieve effecten van *A. marina* zijn gevonden voor de juvenielen van *Macoma balthica*, *Nereis diversicolor*, *Phyllodoce maculata*, *Pygospio elegans* en *Scoloplos armiger* en voor *Capitella capitata* en *Hydrobia ulvae*.

Pieren kunnen een rol spelen bij de aantalsregulatie en verspreidingspatronen van infauna-soorten, maar ze maken deel uit van een complex van biologische en fysische factoren dat een grote rol speelt bij de aantalsregulatie en totstandkoming van de verspreidingspatronen van de infauna op wadplaten.

Daarnaast is middels laboratorium-experimenten getracht na te gaan waardoor het negatieve effect van *A. marina* veroorzaakt wordt. Er is nagegaan of de predatiedruk van epibenthische predatoren (*Carcinus maenas*) op infauna-soorten toeneemt als gevolg van de bioturbatie van *A. marina*. Als prooidier is *Corophium volutator* gebruikt. De aquariumexperimenten lijken te suggereren dat als gevolg van de sedimentomwerkende activiteit van de pieren, de migratie van *Corophium* toeneemt waardoor mogelijk de predatiedruk van krabben op *Corophium* toeneemt.

1 Inleiding

1.1 Factoren die van invloed zijn op verspreidingspatronen van infauna-soorten op wadplaten

Verspreidingspatronen van benthische organismen in gebieden als de Waddenzee kunnen door diverse factoren worden bepaald. Voorheen is vooral gekeken naar fysische factoren als het niveau in de getijzone, sedimenttype en -samenstelling, saliniteit, temperatuur en de waterbeweging. Het is bekend dat het niveau in de getijzone en sedimenttype een belangrijke rol spelen in het voorkomen van *A. marina* in het Waddengebied (Dankers & Beukema, 1983). Transectbemonsteringen hebben uitgewezen dat op plaatsen met extreme niveaus in de getijzone of bij extreme slibgehalten van het sediment de soortenrijkdom en de totale biomassa klein zijn (Beukema, 1976). Daarnaast is aangetoond (Beukema, 1976) dat hoe hoger een wadplaat in de getijzone ligt hoe minder suspensie-feeders aanwezig zijn. Suspensie-feeders kunnen zich niet voeden tijdens laag water en zullen daardoor niet voorkomen op plaatsen die te lang droogvallen.

Ook de temperatuur en waterbewegingen kunnen een belangrijke rol spelen bij de aantalsregulatie en verspreidingspatronen van de infauna (Beukema, 1989; Dankers & Beukema, 1983). Tijdens laagwater kan de temperatuur zomers op de wadplaten zeer hoge waarden bereiken waardoor grote verdamping optreedt met als gevolg dat hypersaline situaties kunnen ontstaan. Daarnaast kunnen lage temperaturen in de winter samen met mechanische werking van ijs desastreuze gevolgen hebben voor ondiep levende bodemfauna. Ook sterke waterbewegingen kunnen grote invloed hebben op de verspreidingspatronen van de infauna. Wanneer golven en/of sterke stromingen de bovenste laag sediment regelmatig omwoelen, zullen soorten die in de bovenste sedimentlaag voorkomen, en zich niet steeds opnieuw kunnen ingraven, niet of nauwelijks voorkomen (Dankers & Beukema, 1983).

De saliniteit daarentegen speelt op dit punt blijkbaar geen rol van betekenis in de Waddenzee (Dankers & Beukema, 1983).

Naast fysische factoren zullen ook biotische factoren een belangrijke rol spelen bij het tot stand komen van de verspreidingspatronen en de aantalsregulatie van de infauna op wadplaten. Gedacht kan worden aan factoren als intra- en interspecifieke concurrentie om ruimte en voedsel of aan predatie. Maar ook het omwerken van sediment (bioturbatie) door bijvoorbeeld *A. marina* kan een belangrijke regulerende factor zijn.

Flach (1987, 1992a) heeft aangetoond dat het verspreidingspatroon van de in woonbuizen levende amphipode *Corophium volutator* (slijkgarnaaltje) voor een groot deel bepaald wordt door de aanwezigheid van grote dichtheden pieren en niet uitsluitend door fysische factoren zoals vroeger wel gedacht werd. Het zonatiepatroon dat vaak gevonden wordt op wadplaten in de Waddenzee, met een hoge getijzone gedomineerd door *C. volutator* en een lagere zone gedomineerd door *A. marina*, komt overeen met afwezigheid van *C. volutator* in door pieren gedomineerde gebieden (Flach, 1987, 1992a).

Een negatief effect van *A. marina* op in woonbuizen levende infauna-soorten als *C. volutator* en *Pygospio elegans* is ook gevonden door Reise (1985). Brey (1989, 1991) heeft negatieve effecten gevonden op *Cerastoderma edule*, *Corophium volutator*, *Eteone longa*, *Hydrobia* spp., *Macoma balthica*, *Pygospio elegans* en *Scoloplos armiger*. En Tufail et al. (1989) heeft een negatief effect van *A. marina* op *M. balthica* gevonden.

Daarnaast is uit onderzoek gebleken (Flach, 1992b) dat de vestiging van met name juvenielen van diverse infauna-soorten, in azoisch proefvakken, waaraan vervolgens weer pieren aan zijn toegevoegd, sterk negatief beïnvloed wordt door de aanwezigheid van *A. marina*. Effekten zijn al waargenomen bij dichtheden van 15 pieren per m². Sterke negatieve effecten zijn gevonden voor juvenielen van de bivalven *Cerastoderma edule*, *Macoma balthica* en *Mya arenaria* en voor juvenielen van de wormen *Capitella capitata*, *Heteromastus filiformis*, *Nephtys hombergii*, *Nereis diversicolor*, *Scoloplos armiger*, *Pygospio elegans* en *Tharyx marioni* (Flach, 1992b). Voor veel soorten is het juveniele stadium het meest kwetsbare, maar ook het meest bewegelijke stadium in de levenscyclus. De vestiging van juvenielen van de meeste soorten vindt plaats gedurende de periode dat de pierenactiviteit het grootst is. *A. marina* kan dus grote invloed hebben op de macrozoobenthos gemeenschappen op wadplaten.

In de periode 1989-1992 zijn een serie bemonsteringen uitgevoerd langs een transect (zie figuur 1) op het Balgzand (Flach, unpubl. data). Het blijkt dat de dichtheden en verspreidingspatronen van de diverse infauna-soorten langs het transect sterk variëren. Ook de pierendichtheid varieert sterk (5-58 pieren per m²) langs het transect.

Het lijkt erop dat op plaatsen met hoge dichtheden pieren verscheidene infauna-soorten en met name de juvenielen van de meeste soorten in kleinere dichtheden voorkomen dan op plaatsen waar de pierendichtheid kleiner is.

De vraag is nu in hoeverre de verspreidingspatronen en/of dichtheidsverschillen van de infauna langs het transect op het Balgzand door biotische factoren (met name de pier) of fysische factoren bepaald worden. Om dit nader te onderzoeken werden op verschillende plaatsen langs het transect op het Balgzand proefvakken met verschillende dichtheden pieren uitgezet en is gekeken naar de eventueel optredende aantalsveranderingen en vestiging van de juvenielen van de infauna.

1.2 Mogelijke oorzaak van het negatieve effect van *A. marina* op de infauna

Resultaten van aquarium experimenten (Flach, 1992b) suggereren dat het negatieve effect van *A. marina* op *C. volutator* veroorzaakt wordt door een toename van de migratie van *C. volutator* en niet zo zeer door een verhoogde mortaliteit. Brey (1991) suggereert dat bij de vorming van de trechter door de pier (door opname van sediment) organismen, die niet in staat zijn om te ontsnappen, mee naar beneden gezogen kunnen worden en dat zo een verhoogde mortaliteit ontstaat. Voor *Corophium* lijkt dit dus niet op te gaan.

Of een soort in staat is te migreren hangt af van zijn levenswijze. Mobiele en hemisessiele soorten, zoals *C. volutator*, hebben de mogelijkheid om te migreren. Sessiele soorten daarentegen zijn aan hun plaats gebonden en zijn niet of nauwelijks in staat om te migreren naar een meer gunstige plaats. Het negatieve effect van *A. marina* op *P. elegans*, een sessiele kokerworm, wordt waarschijnlijk veroorzaakt door een verhoogde mortaliteit (Reise, 1985) en niet door een toename van de migratie.

Daarnaast kan *A. marina* een negatieve invloed op de infauna hebben doordat de pieren de vestiging van met name larvale (juveniele) stadia van de infauna-soorten tegengaan, de larven vestigen zich op plaatsen met lage dichtheden pieren.

Migratie en sterfte zouden ook heel goed samen kunnen gaan.

Gedacht wordt dat de sediment-omwerkende activiteit (bioturbatie) van de pier de infauna verstoort waardoor soorten, die in staat zijn om te migreren, gestimuleerd worden de bodem te verlaten. Hierdoor zouden ze kwetsbaarder worden voor epibenthische predatoren. Dit is middels een predatieexperiment in het laboratorium nader onderzocht. *C. volutator*, waarvan bekend is dat ze goed in staat zijn te migreren (Flach, 1987), is als prooidier gebruikt. De strandkrab *Carcinus maenas*, die een belangrijke predator is op wadplaten (Gee et al, 1985; Reise, 1985; Beukema, 1991), is gebruikt als predator.

1.3 Biologie van de wadpier *Arenicola marina*

De wadpier *Arenicola marina* is de grootste en kwantitatief belangrijkste deposit-feeder van de infauna op wadplaten in de Waddenzee. De gemiddelde dichtheid pieren voor de 1300 km² aan wadplaten in de Nederlandse Waddenzee is 17 per m², echter lokaal kunnen dichtheden van 100 per m² bereikt worden (Beukema, 1976). Op het Balgzand, een 50 km² grote wadplaat in het westelijke deel van de Nederlandse Waddenzee, vormen pieren 20-30 % van de totale benthische biomassa. In vergelijking met andere infauna-soorten is de pieren-dichtheid relatief constant (Beukema & de Vlas, 1979; Beukema et al., 1983; Reise, 1985). *A. marina* leeft in 20-40 cm diepe L-vormige gangen in de bovenste laag van het sediment. Het verticale deel van de gang, het staartgedeelte, gaat over in een horizontaal kopgedeelte. Aan het uiteinde van het kopgedeelte neemt de pier sediment op in het darmkanaal, met als gevolg dat het bovenstaande sediment langzaam naar beneden zakt waardoor aan het oppervlak een trechter ontstaat. De vorm van de trechter is afhankelijk van het sedimenttype (Cadée, 1976).

Voor defaecatie beweegt de pier zich in het staartgedeelte naar boven tot zijn staart de oppervlakte bereikt en produceert daar de karakteristieke pierenhoop.

Sedimentopname en defaecatie is geen continu proces en is seizoensafhankelijk. De pierenactiviteit is het grootst gedurende de zomer (gemiddeld 27.7 cm³/pier/dag) en het kleinst in de winter (gemiddeld 2.4 cm³/pier/dag). Het jaargemiddelde is 4.35 dm³ per pier, wat bij een gemiddelde pierendichtheid van 17 per m² overeenkomt met een sedimentlaag van 6.2 cm die jaarlijks wordt omgewerkt (Cadée, 1976).

1.4 Doel van het onderzoek

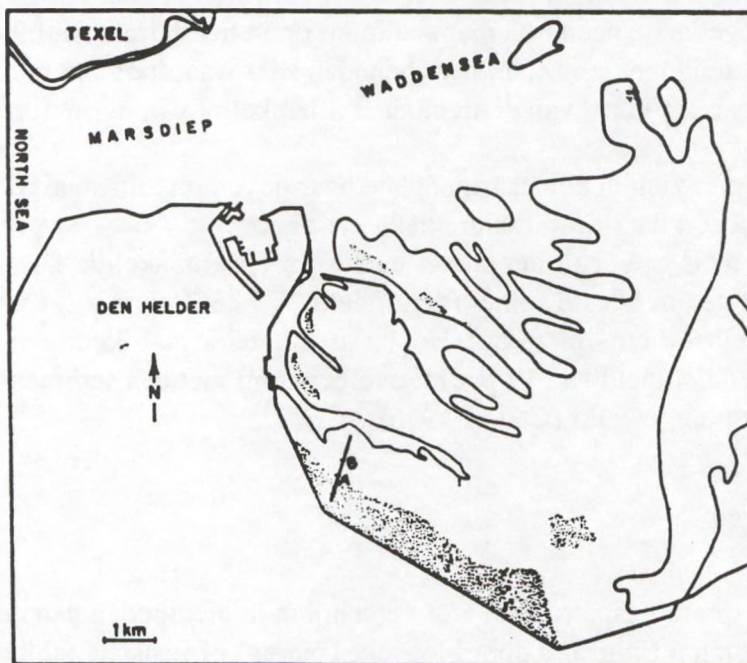
- Nagaan in hoeverre de verspreidingspatronen en/of verschillen in dichtheden van de infauna langs het transect op het Balgzand door biotische (pielen) of fysische factoren verklaard kunnen worden.
- Middels laboratoriumexperimenten nader onderzoeken of de predatiedruk van epibenthische predatoren op infauna-soorten toeneemt als gevolg van de bioturbatie van de wadpier *A. marina*.

2 Materiaal en methoden

2.1 Veldexperiment

2.1.1 Het proefterrein

Het veldexperiment is van maart tot juni 1992 uitgevoerd op het Balgzand, een 50 km² groot gebied van wadplaten en geulen in het westelijke deel van de Nederlandse Waddenzee. Langs een transect op het Balgzand (dat al sinds 1989 regelmatig wordt bemonsterd door E. Flach) zijn twee identieke proefvakken, A en B, uitgezet (zie fig 1). De afstand tussen de vakken A en B is 200 meter. Vak B ligt hoger in de getijzone dan vak A en is gesitueerd op het hoogste deel van de wadplaat (0.1 meter boven NAP). Het slibgehalte van het sediment op de plaats van vak A is groter dan bij vak B, de mediane korrelgrootte is bij vak A kleiner dan bij vak B. De jaargemiddelden van de natuurlijke pierendichtheden (het gaat hier om volwassen pieren) voor vak A waren in 1990 en 1991 respectievelijk 36 en 34 pieren per m². Voor vak B waren de jaargemiddelden respectievelijk 17 en 9 pieren per m² (Flach, unpubl. data). In 1992 waren de pierendichtheden in de natuurlijke situatie rond vak A en B, gemiddeld over de periode januari tot juli, respectievelijk 33 en 49 pieren/m². In het gebied rond vak B heeft in 1991 een massale vestiging van juveniele *A. marina*'s plaatsgevonden.



Figuur 1 De plaats van de proefvakken A en B langs het transect op het Balgzand, een wadplaat in de westelijke Waddenzee.

Begin-maart zijn zowel in vak A als in vak B vakjes van 1.5 x 1.5 m uitgezet met vijf verschillende dichtheden pieren in duplo (zie fig. 2, bijlage I). De dichtheden bedroegen 0-25-50-75-100 pieren per m². Bij het uitzetten is eerst de natuurlijke dichtheid pieren bepaald door de pierenhopen te tellen en vervolgens is per vakje aangevuld tot de gewenste dichtheid. In vakken waar de natuurlijke dichtheid pieren al hoger was dan de beoogde dichtheid is getracht de pieren met een speciale vork, met ca. 40 cm lange dunne tanden, dood te steken.

Omdat uit eerdere experimenten is gebleken dat de pierendichtheid, met name in vakken met dichtheden groter dan de natuurlijke dichtheid, in de loop van de tijd sterk afneemt, is besloten om iedere maand de pieren te tellen en tot de gewenste dichtheid aan te vullen of zonodig pieren dood te steken. De pieren zijn geteld op dag-0 (5 maart), -1, -32, -61 en -97 en op dag-1, -33, -64 en -105 zijn pieren bijgezet of, indien nodig, doodgestoken.

2.1.2 Monstermethoden

Begin-maart, bij de start van het experiment, zijn rond vak A en B monsters genomen van de natuurlijke situatie. In de derde week van april en de laatste week van mei zijn de vakjes met de verschillende dichtheden pieren bemonsterd, daarnaast zijn in die perioden rond vak A en B ook monsters genomen van de natuurlijke situatie.

Per dichtheidsvakje zijn drie monsters bestaande uit drie steken genomen. De monsters zijn gestoken met een boor met een diameter van 10.5 cm (opp. 86.6 cm²), tot een diepte van ca. 20 cm en zijn in het veld uitgezeefd over een 500- μ zeef. De monsters zijn bewaard in 4% formaldehyde en uitgezocht met behulp van een binoculair. Alle voorkomende macrozoobenthos-soorten zijn geteld en indien mogelijk is er onderscheid gemaakt tussen juvenielen en adulten.

Om na te gaan in hoeverre de sedimentsamenstelling van vak A en vak B van elkaar verschillen zijn in maart sedimentmonsters genomen, waarvan het slibgehalte en de mediane korrelgrootte bepaald zijn. Daarnaast zijn eind mei sedimentmonsters genomen uit de vakken met de hoogste en laagste dichtheid pieren (0 en 100 per m², nominaal) om na te gaan in hoeverre de pieren de sedimentsamenstelling hebben beïnvloed. Tevens zijn sedimentmonsters genomen van de natuurlijke situatie (rond de proefvakken).

2.1.3 Statistische verwerking van de resultaten

De resultaten van de tellingen van de faunamonsters zijn statistisch getest met een geneste variantie-analyse met behulp van het computerprogramma SYSTAT. De variantie-analyse is voor zowel de april- als voor de mei-bemonstering afzonderlijk uitgevoerd.

Getest is of er tussen vak A en vak B significante verschillen in aantallen bestonden, deze factor is P area genoemd. Daarnaast is nagegaan of de behandeling, dat wil zeggen de vakjes met de verschillende dichtheden pieren (0, 25, 50, 75, 100 pieren/m²), in vak A hetzelfde effect heeft gehad als in vak B (factor P area*behandel). Indien de behandeling in beide vakken (A en B) dezelfde uitwerking heeft gehad dan is het gerechtvaardigd om de resultaten van vak A en B samen te voegen.

Vervolgens is gekeken of er significante verschillen in aantallen zijn opgetreden als gevolg van de behandeling, hierbij zijn de resultaten van vak A en B samengevoegd. Deze factor is P behandel genoemd. Indien er een behandelingseffect is opgetreden ($P_{\text{behandel}} < 0.05$) is nader bekeken wat voor effect er is opgetreden. Hiervoor is van alle resultaten van de verschillende behandelingen van zowel vak A als vak B het totale gemiddelde berekend en per behandeling gekeken in welke aantallen die afwijkt van het totale gemiddelde en uitgezet in een grafiek.

Voor de infauna-soorten waarbij een behandelingseffect is opgetreden, is met de Wilcoxon's rangsomtoets (Sokal & Rohlf, 1981) nagegaan bij welke pierendichtheid significante verschillen in aantallen van de infauna-soorten zijn opgetreden. Daarnaast is met dezelfde toets een vergelijking gemaakt met de natuurlijke situatie.

Bij de statistische berekeningen is gewerkt met de werkelijke aantallen per monster en niet met aantallen per m².

2.2 Laboratoriumexperiment

Het predatie-experiment is in het laboratorium uitgevoerd in aquaria (A, B en C) met een lengte, breedte en hoogte van respectievelijk 40, 20 en 30 cm. De aquaria zijn gevuld met een 20 cm dikke laag sediment, wat een mengsel is van Balgzand- en Slufter-sediment en uitgezeefd is over een 500 μ zeef. De aquaria zijn continu doorstroomd met vers 'NIOZ'-Waddenzeewater.

De aquaria bevatten de volgende testorganismen:

- aquarium A: *Corophium volutator* (2500/m²)
 pieren (*A. marina*) (63/m²)
 krab (*C. maenas*) (25/m²)
- aquarium B: *Corophium volutator* (2500/m²)
 krab (25/m²)
- aquarium C: *Corophium volutator* (2500/m²)
 pieren (63/m²)

Nadat de pieren zich gevestigd hadden zijn de *Corophium*'s, afkomstig uit de Slufter, ingezet. Na de vestiging van de *Corophium*'s zijn de krabben, (afkomstig van het Balgzand) na het opmeten van de carapaxwijdte bijgezet.

Aan het einde van ieder experiment is het aantal *Corophium*'s geteld (door de bovenste laag van het sediment uit te zeven) en de overleving in de verschillende aquaria berekend.

Na verloop van een aantal experimenten bleek dat de overleving in zowel aquarium A als aquarium B steeds verder afnam (ondanks dat de duur van de experimenten al steeds verkort werd, van 7 naar 4, 3, 2, 1¼ dagen) terwijl in aquarium C de overleving niet kleiner werd. Gedacht werd dat de afname van de overleving te maken had met de stijging van de watertemperatuur in de aquaria in de loop van de tijd. Bekend is dat door stijging van de temperatuur het metabolisme van de krabben toeneemt (Wallance, 1973), waardoor ze meer gaan eten. Daarom werd besloten om de experimenten voort te zetten in een klimaatkamer van 14°C, met een tijdsduur van drie dagen.

Door de overleving van *Corophium* in de verschillende aquaria met elkaar te vergelijken is nagegaan of door aanwezigheid van pieren de predatiedruk van krab op *Corophium* toegenomen is.

De resultaten zijn statistisch getest met de Wilcoxon's symmetrietoets (Sokal & Rohlf, 1981).

3 Resultaten

3.1 Veldexperiment

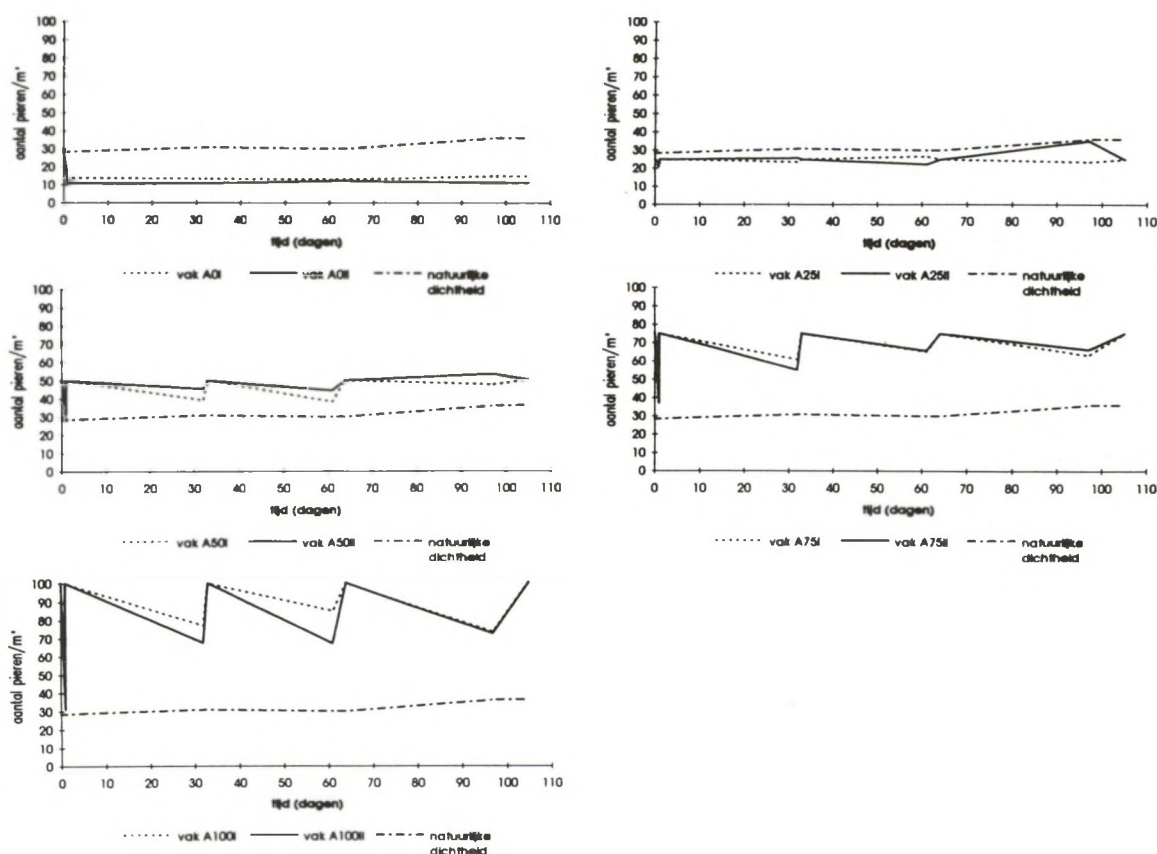
3.1.1 Pierendichtheden in de proefvakken

In figuur 3 en 4 zijn de actuele pierendichtheden in de proefvakken (0I, 0II; 25I, 25II; 50I, 50II; 75I, 75II; 100I, 100II) en de natuurlijke dichtheden weergegeven voor respectievelijk vak A en vak B.

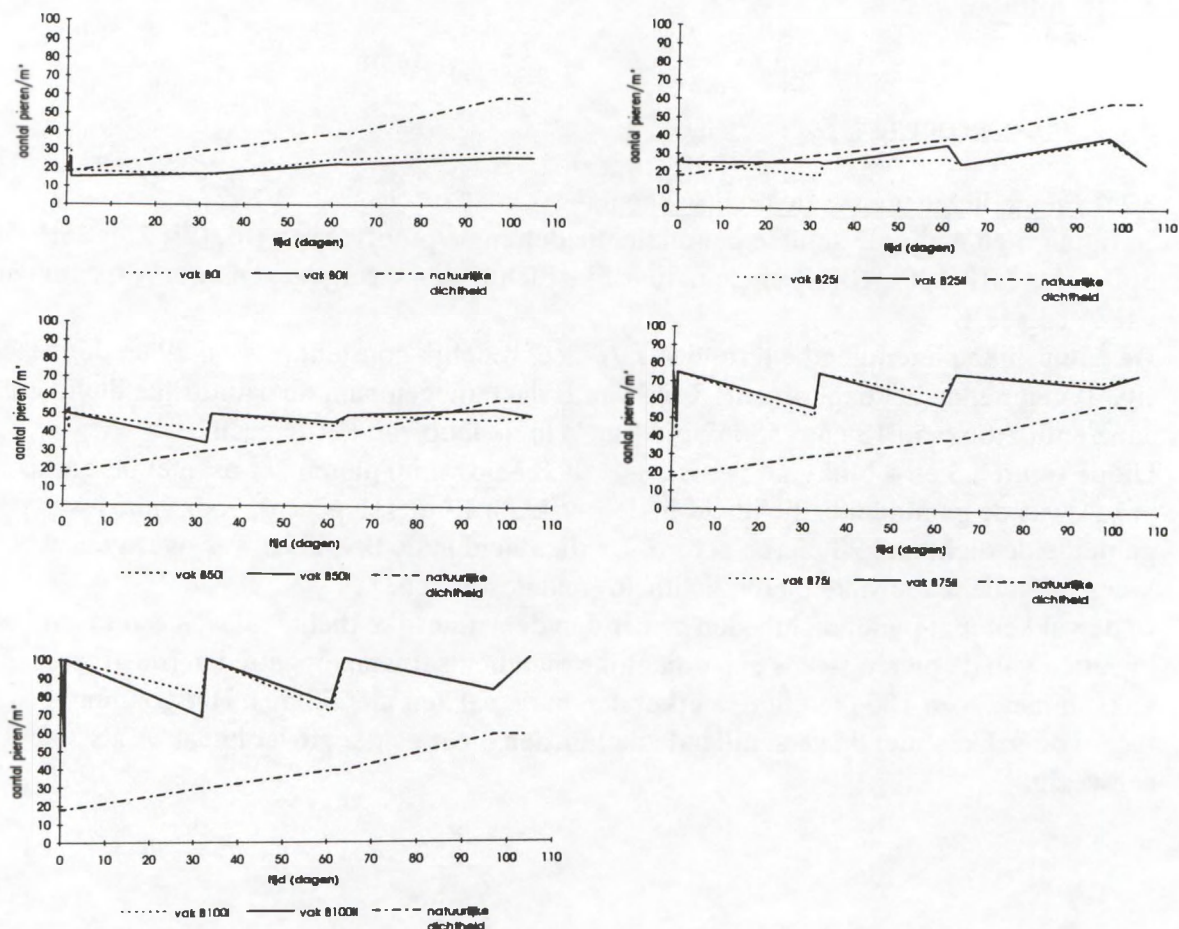
De natuurlijke pierendichtheid rond vak A bleef redelijk constant (tussen 29 en 36/m², zie fig. 3) gedurende het experiment. Rond vak B daarentegen nam de natuurlijke dichtheid aanzienlijk toe (van 18 naar 58/m², zie fig. 4) in de loop van het seizoen.

Uit de figuren 3 en 4 blijkt dat de beoogde dichtheid van 0 pieren per m² niet bereikt is. Voor vak A was de gemiddelde dichtheid in de 0-vakken 13 pieren per m², voor vak B was de gemiddelde dichtheid 23 pieren per m². De dichtheid in de 0-vakken was overigens wel kleiner dan de natuurlijke pierendichtheid rond de vakken.

In de vakken met pierendichtheden groter dan de natuurlijke dichtheid was een maand na het bijzetten van de pieren steeds een duidelijke dichtheidsafname opgetreden (de afname is in vakken met 75 en 100 pieren/m² sterker dan in de vakken met 50/m²). Het gradiëntverschil tussen de vakken met de verschillende dichtheden bleef echter zowel in vak A als vak B aanwezig.



Figuur 3 Voor proefvak A zijn de actuele dichtheden pieren uitgezet tegen de tijd voor de vakken met de nominale dichtheden van respectievelijk 0-25-50-75-100 pieren per m². Daarnaast is ook de natuurlijke situatie weergegeven. Dag-0 komt overeen met 5 maart. De pieren zijn geteld op dag 0, 1, 32, 61 en 97 en op dag 0, 1, 33, 64 en 105 bijgezet tot de beoogde dichtheid of zonodig doodgestoken.



Figuur 4 Voor proefvak B zijn de actuele dichtheden pieren uitgezet tegen de tijd voor de vakken met de nominale dichtheden van respectievelijk 0-25-50-75-100 pieren per m². Daarnaast is ook de natuurlijke situatie weergegeven. Dag-0 komt overeen met 5 maart. De pieren zijn geteld op dag 0, 1, 32, 61 en 97 en op dag 0, 1, 33, 64 en 105 bijgezet tot de beoogde dichtheid of zonodig doodgestoken.

3.1.2 Tellingen van de infauna

Tabel 1 geeft een overzicht van alle infauna-soorten die in de monsters voor kwamen. *E. americanus*, *Corophium* spp, *L. conchilega*, *M. arenaria*, *M. bidentata*, *S. plana*, *N. hombergii*, en . kwamen in dermate lage aantallen voor dat ze bij de verdere verwerking van de gegevens zijn weggelaten.

Tabel 1 Overzicht van de infauna-soorten die in de monsters voorkwamen. (* deze soorten kwamen in dermate lage aantallen voor dat ze zijn weggelaten bij de verdere verwerking van de gegevens).

Bivalvia	<i>Cerastoderma edule</i>	Polychaeta	<i>Capitella capitata</i>
	<i>Ensis americanus</i> *		<i>Eteone longa</i>
	<i>Macoma balthica</i>		<i>Heteromastus filiformis</i>
	<i>Mya arenaria</i> *		<i>Lanice conchilega</i> *
	<i>Mysella bidentata</i> *		<i>Nephtys hombergii</i> *
	<i>Srobicularia plana</i> *		<i>Nereis diversicolor</i>
Gastropoda	<i>Hydrobia ulvae</i>		<i>Phyllodoce maculata</i>
			<i>Pygospio elegans</i>
Crustacea	<i>Carcinus maenas</i>		<i>Scoloplos armiger</i>
	<i>Corophium</i> spp. *		<i>Tharyx marioni</i>
	<i>Crangon crangon</i>		

In tabel 2 en 3 worden voor de infauna-soorten die in aantallen voorkwamen die groot genoeg waren voor statistische bewerking (zie tabel 1), de resultaten van de geneste variantie-analyse gegeven.

Tabel 2 Overzicht van de resultaten van de geneste variantie-analyse van de april-bemonstering (ca. 40 dagen na het inzetten van de proef). Verschil in aantallen wil zeggen de verschillen in aantallen tussen vak A en vak B van de diverse infaunasoorten.

soort	p area	verschil in aantallen	p area* behandel	p behandel
<i>C. capitata</i>	**	A<B	-	-
<i>C. edule</i> (adult)	**	A<B	-	-
<i>E. longa</i> (adult)	-	-	-	-
<i>E. longa</i> (juveniel)	**	A>B	-	-
<i>H. filiformis</i>	**	A<B	-	-
<i>H. ulvae</i>	**	A>B	-	-
<i>M. balthica</i> (adult)	-	-	-	-
<i>M. balthica</i> (juveniel)	-	-	-	-
<i>N. diversicolor</i> (adult)	**	A>B	-	-
<i>N. diversicolor</i> (juveniel)	*	A>B	-	-
<i>P. maculata</i> (adult)	**	A<B	-	-
<i>P. maculata</i> (juveniel)	-	-	-	-
<i>P. elegans</i>	**	A>B	-	-
<i>S. armiger</i> (adult)	**	A<B	-	-
<i>S. armiger</i> (juveniel)	-	-	-	-
<i>T. marioni</i>	*	A>B	-	-

* p<0.05

** p<0.01

Tabel 3 Overzicht van de resultaten van de geneste variantie-analyse van de mei-bemonstering (circa 80 dagen na het inzetten van de proef). Verschil in aantallen wil zeggen de verschillen in aantallen tussen vak A en vak B van de diverse infaunasoorten.

soort	p area	verschil in aantallen	p area* behandel	p behandel
<i>C. capitata</i>	**	A<B	-	*
<i>C. edule</i> (adult)	*	A<B	-	-
<i>E. longa</i> (adult)	**	A<B	-	-
<i>E. longa</i> (juveniel)	-	-	-	-
<i>H. filiformis</i>	**	A<B	-	-
<i>H. ulvae</i>	**	A>B	**	**
<i>M. balthica</i> (adult)	-	-	-	-
<i>M. balthica</i> (juveniel)	*	A>B	-	*
<i>N. diversicolor</i> (adult)	**	A>B	-	-
<i>N. diversicolor</i> (juveniel)	**	A<B	-	**
<i>P. maculata</i> (adult)	-	-	-	-
<i>P. maculata</i> (juveniel)	*	A<B	-	*
<i>P. elegans</i>	**	A>B	-	*
<i>S. armiger</i> (adult)	**	A<B	-	-
<i>S. armiger</i> (juveniel)	**	A<B	-	**
<i>T. marioni</i>	-	-	-	-

* p<0.05

** p<0.01

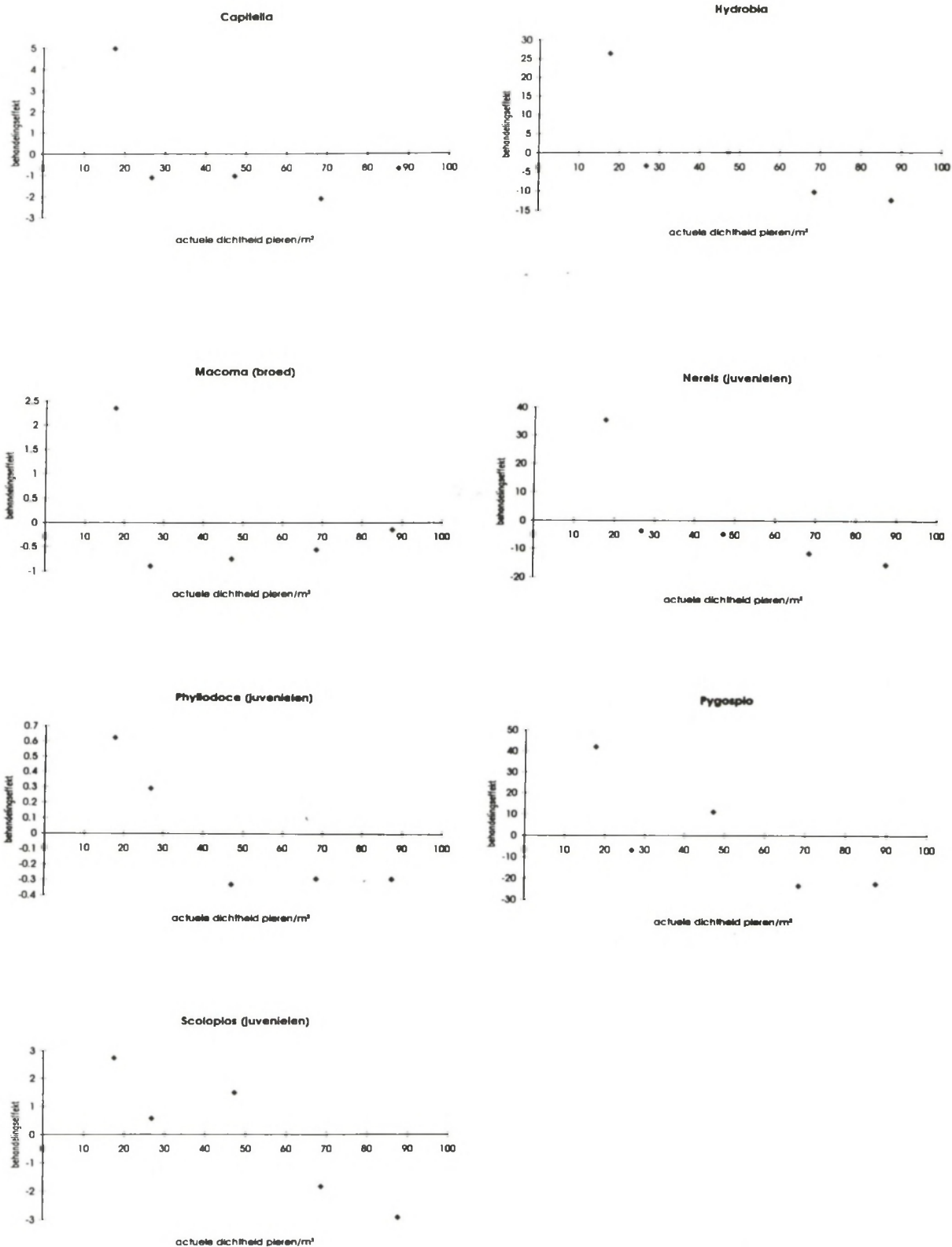
Uit tabel 2 (resultaten van de april-bemonstering) blijkt dat voor een aantal soorten de aantallen in vak A en vak B significant van elkaar verschilden (p area <0.05 ; p area <0.01). De dichtheden van *E.longa* (juveniel), *H. ulvae*, *N. diversicolor*, *P. elegans* en *T. marioni* waren in vak A significant groter dan in vak B. De dichtheden van *C. edule* (adult), *C. capitata*, *H. filiformis*, *P. maculata* (adult) en *S. armiger* (adult) waren in vak A significant kleiner dan in vak B.

Verder blijkt dat anderhalve maand na het begin van het experiment de behandeling met pieren nog geen significante verschillen in aantallen van de infauna heeft opgeleverd (p behandel >0.05).

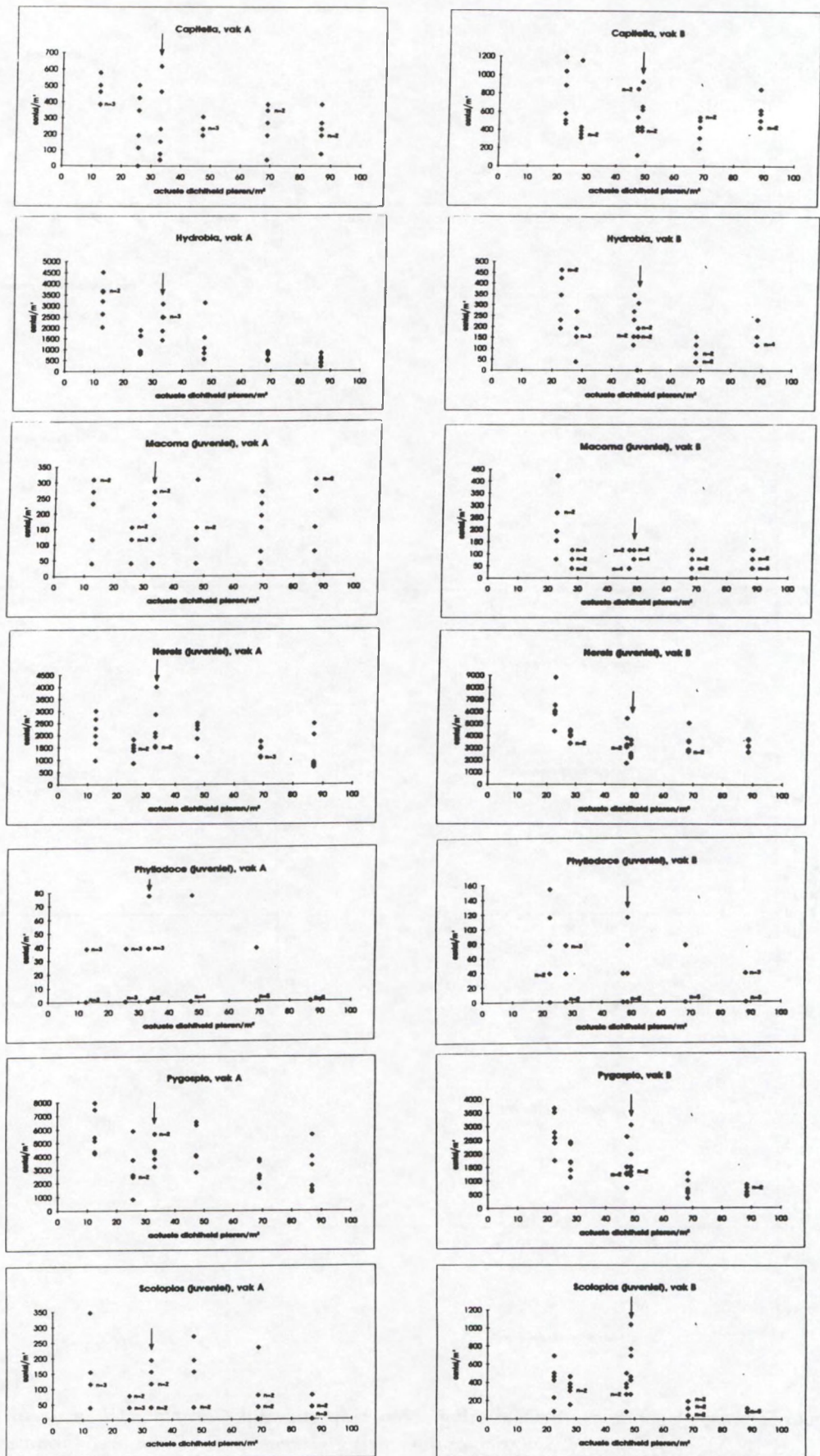
Bij de mei-bemonstering (tabel 3) waren de dichtheden van *H.ulvae*, *M. balthica* (juveniel, hier wordt onder verstaan jonger dan één jaar), *N. diversicolor* (adult) en *P. elegans* in vak A significant groter dan in vak B. De dichtheden van *C. capitata*, *C. edule* (adult), *E.longa* (adult), *H. filiformis*, *N. diversicolor* (juveniel), *P. maculata* (juveniel) en *S. armiger* waren in vak A significant kleiner dan in vak B (p area <0.05 ; p area <0.01).

Voor de juvenielen van *M. balthica*, *N. diversicolor*, *P. maculata* en *S. armiger* en voor *C. capitata*, *H. ulvae* en *P. elegans* zijn significante verschillen in dichtheden opgetreden als gevolg de verschillen in de dichtheden van pieren (p behandel <0.05 ; p behandel <0.01).

In figuur 5a t/m g is vervolgens aangegeven of de pieren een positief of negatief effect veroorzaakt hebben. Uit de figuren blijkt dat boven een bepaalde dichtheid de pieren een duidelijk negatief effect hadden op de dichtheden van bovengenoemde soorten. In figuur 5a t/m g zijn, per vakje met dezelfde nominale dichtheid, de resultaten van vak A en vak B gemiddeld en uitgezet. In figuur 6a t/m g zijn daarentegen voor vak A en B afzonderlijk, voor de infauna-soorten waarbij een behandelingseffect is opgetreden, de aantallen per m^2 van deze soorten uitgezet tegen de actuele pierendichtheid. Ook is in de figuur 6a t/m g de dichtheid van de infauna-soorten in de natuurlijke situatie gegeven. Voor vak A en B is de natuurlijke pierendichtheid respectievelijk 33 en 49 pieren per m^2 .



Figuur 5a t/m g Voor de mei-bemonstering is voor respectievelijk *C. capitata*, *H. ulvae*, *M. balthica* (juveniel), *N. diversicolor* (juveniel), *P. maculata*, *P. elegans* en *S. armiger* (juveniel) het behandelingseffect uitgezet tegen de actuele pierendichtheid. Voor het behandelingseffect zijn de aantallen per monster van de betreffende infauna-soort van alle vakjes met de verschillende pierdichtheden gemiddeld en op nul gesteld. Dit is voor zowel vak A als vak B gedaan. Vervolgens zijn per behandeling de aantallen per monster gemiddeld en is gekeken in welke aantallen deze afwijkt van het totale gemiddelde.



Figuur 6a t/m g Voor de meibemonstering is voor respectievelijk *C. capitata*, *H. ulvae*, *M. balthica* (juveniel), *N. diversicolor* (juveniel), *P. maculata*, *P. elegans* en *S. armiger* (juveniel) zijn, voor zowel proefvak A als B, de aantallen per m² uitgezet tegen de actuele pierdichtheden. Ook de natuurlijke situatie is in de figuren weergegeven (pijlte).

In tabel 4 is aangegeven bij welke pierendichtheid een significante afname van de dichtheid van de infauna-soorten is opgetreden, getest is ten opzichte van de vakken met de laagste pierendichtheden, voor vak A en B respectievelijk 13 en 23 pieren per m². In tabel 5 is aangegeven of in de vakken met de laagste pierendichtheden, de dichtheid van de diverse infauna-soorten significant groter is dan in de natuurlijke situatie.

Tabel 4 Gegeven is vanaf welke pierendichtheid er een significante afname van de dichtheid van de infauna-soorten is opgetreden, getest is ten opzichte van de vakken met de laagste pierendichtheden, voor vak A en B respectievelijk 13 en 23 pieren per m² (Wilcoxon's rangsomtoets).

soort	vak A	vak B
<i>C. capitata</i>	p<0.01 (47 pieren/m ²)	p<0.05 (28 pieren/m ²)
<i>H. ulvae</i>	p<0.01 (26 pieren/m ²)	p<0.01 (28 pieren/m ²)
<i>M. balthica</i>	p>0.05	p<0.01 (28 pieren/m ²)
<i>N. diversicolor</i>	p<0.05 (26 pieren/m ²)	p<0.01 (28 pieren/m ²)
<i>P. maculata</i>	p>0.05	p<0.05 (88 pieren/m ²)
<i>P. elegans</i>	p<0.05 (26 pieren/m ²)	p<0.01 (28 pieren/m ²)
<i>S. armiger</i>	p<0.05 (26 pieren/m ²)	p<0.05 (68 pieren/m ²)

Tabel 5 Gegeven is of in de vakken met de laagste pierendichtheden (0-vakken), de dichtheid van de diverse infauna-soorten significant groter is dan in de natuurlijke situatie. Pierendichtheid in 0-vakken voor A en B respectievelijk 13 en 23 pieren/m². Pierendichtheid in de natuurlijke situatie rond proefvak A en B zijn respectievelijk 33 en 49 pieren/m² (Wilcoxon's rangsomtoets).

soort	vak A (13 vs 33 pieren/m ²)	vak B (23 vs 49 pieren/m ²)
<i>C. capitata</i>	p>0.05	p>0.05
<i>H. ulvae</i>	p<0.05	p<0.01
<i>M. balthica</i>	p>0.05	p<0.05
<i>N. diversicolor</i>	p>0.05	p<0.01
<i>P. maculata</i>	p>0.05	p>0.05
<i>P. elegans</i>	p>0.05	p<0.05
<i>S. armiger</i>	p>0.05	p>0.05

Bij *C. capitata* is in zowel vak A als B in de vakjes met de laagste pierendichtheid (respectievelijk 13 en 23 per m²) geen significant positief effect ten opzichte van de natuurlijke situatie (pierendichtheden respectievelijk 33 en 49 pieren/m²) opgetreden (p>0.05, tabel 5). In vak A is een significante afname van de *Capitella*-dichtheid opgetreden bij een pierendichtheid van 47 pieren/m² (p<0.01, tabel 4). In vak B is een significante afname van de *Capitella*-dichtheid opgetreden bij een pierendichtheid van 28 pieren/m² (p<0.05, tabel 4). Bij *H. ulvae* is in zowel vak A als B in de vakjes met de laagste pierendichtheid (respectievelijk 13 en 23 per m²) een significant positief effect ten opzichte van de natuurlijke situatie opgetreden (respectievelijk p<0.05 en p<0.01, tabel 5). In vak A is een significante afname van de *Hydrobia*-dichtheid opgetreden bij een pierendichtheid van 26 pieren/m² (p<0.01, tabel 4) en in vak B bij een pierendichtheid van 28 pieren/m² (p<0.01, tabel 4).

In vak A is voor *M. balthica* in de vakjes met de kleinste pierendichtheid geen en in vak B wel een positief effect opgetreden ten op zichte van de natuurlijke situatie (resp. $P > 0.05$ en $p < 0.05$, tabel 5). In vak A is in geen van de vakjes een significant afname van de *Macoma*-dichtheid opgetreden ten op zichte van de vakjes met de laagste pierendichtheid. In vak B is een significante afname van de *Macoma*-dichtheid opgetreden bij 28 pieren/m² ($p < 0.01$, tabel 4).

In de vakjes met de kleinste dichtheden pierendichtheden is bij *N. diversicolor* in vak A geen ($p > 0.05$, tabel 5) en in vak B een zeer sterk positief effect opgetreden ($p < 0.01$, tabel 5) ten opzichte van de natuurlijke situatie (figuur 6d). In vak A is de *Nereis*-dichtheid bij een pierendichtheid van 26 pieren/m² significant kleiner dan bij een dichtheid van 13 pieren/m² ($p < 0.05$, tabel 4). In vak B is vanaf een pierendichtheid van circa 25 pieren/m² een duidelijk negatief effect op de *Nereis*-dichtheid waar te nemen ($p < 0.01$, tabel 4). De *Nereis*-dichtheid in de natuurlijke situatie rond vak B is beduidend kleiner dan in de vakken met pierendichtheden groter dan in de natuurlijke situatie. Dit in tegenstelling tot vak A waar de *Nereis*-dichtheid in de natuurlijke situatie groter is dan bij alle geteste pierdichtheden.

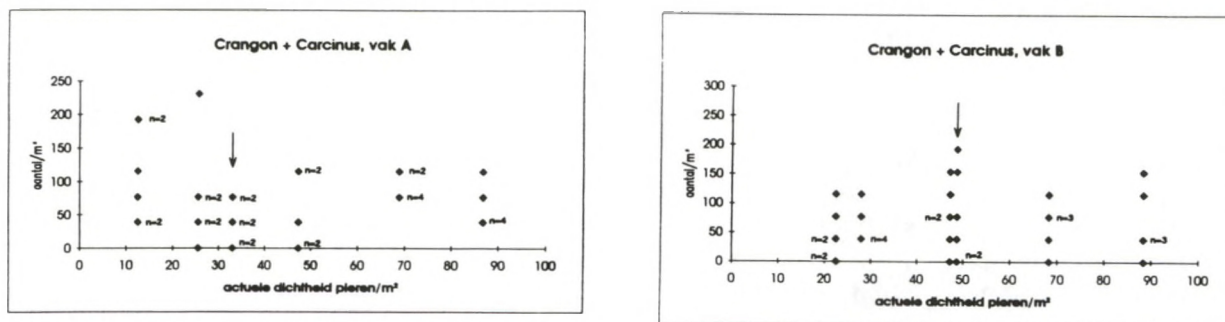
Bij *P. maculata* is bij de vakjes met pierendichtheden kleiner dan in de natuurlijke situatie, in zowel vak A als B, geen significant positief effect ten opzichte van de natuurlijke situatie opgetreden ($p > 0.05$, tabel 5). Wel is bij toename van de pierendichtheden een afname van de *Phyllodoce*-dichtheid waar te nemen (figuur 6e). In vak B is een significante afname van de *Phyllodoce*-dichtheid waargenomen bij 88 pieren/m² ($p < 0.05$, tabel 4). In vak A is ten opzichte van de vakjes met de laagste pierendichtheid geen significant negatief effect waargenomen ($p > 0.05$, tabel 4).

Bij *P. elegans* is in vak A geen en in vak B wel een significant positief effect opgetreden in de vakjes met de laagste pierendichtheid (respectievelijk 13 en 23 per m²) ten opzichte van de natuurlijke situatie (respectievelijk $p > 0.05$ en $p < 0.05$, tabel 5). In vak A is een significant afname van de *Pygospio*-dichtheid opgetreden bij 26 pieren/m² ($p < 0.05$) en in vak B bij 68 pieren/m² ($p < 0.05$, tabel 4).

Bij *S. armiger* is in zowel vak A als B in de vakjes met de laagste pierendichtheid (respectievelijk 13 en 23 per m²) geen significant positief effect ten opzichte van de natuurlijke situatie opgetreden ($p > 0.05$, tabel 5). De *Scoloplos*-dichtheid in de natuurlijke situatie rond vak B is echter groter dan bij alle andere geteste pierendichtheden. In vak A is de *Scoloplos*-dichtheid in de vakjes met 26 pieren/m² significant kleiner dan in de vakjes met 13 pieren/m² ($p < 0.05$, tabel 4). In vak B is een significante afname van de *Scoloplos*-dichtheid opgetreden bij een pierendichtheid van 68 pieren/m² ($p < 0.05$, tabel 4).

Bij *H. ulvae* heeft de behandeling met pieren in vak A een significant verschillend in effect opgeleverd dan in vak B ($p_{\text{area} \times \text{behandel}} < 0.01$, tabel 3). Uit figuur 6b blijkt overigens dat in zowel vak A als vak B de pieren een negatief effect hadden op van *H. ulvae*.

In figuur 7 zijn voor vak A en vak B predatoren van de infauna (*C. crangon* en *C. maenas*) gegeven. Er zijn geen significante verschillen in aantallen predatoren opgetreden als gevolg van behandeling met pieren (geneste variantie analyse, $p_{\text{behandel}} > 0.05$).



Figuur 7 Aantallen predatoren (*C. crangon* en *C. maenas*) per m² uitgezet tegen de actuele pierendichtheid voor proefvak A en B.

3.1.3 Sedimentsamenstelling

In tabel 6 zijn de resultaten van de slibgehalte- en mediane korrelgrootte-analyse gegeven. Het slibgehalte rond vak A is groter dan rond vak B, respectievelijk 3.93% en 2.57% in maart en 3.44% en 2.18% in mei.

De mediane korrelgrootte is zowel in maart als mei in vak A kleiner dan in vak B.

Bij de mei-bemonstering zijn zowel tussen de vakken A0 en A100 als tussen B0 en B100 geen consistente verschillen in slibgehalten opgetreden. Ook is tussen B0 en B100 geen verschil in mediane korrelgrootte waargenomen. De mediane korrelgrootte in A0 is groter dan van A100, echter A0 heeft een grote standaarddeviatie.

Tabel 6: De slibgehalten (%) en mediane korrelgrootte (μ) ($\pm$ de standaarddeviatie, $n=2$).

vak	datum	slibgehalte $\pm$ std (%)	mediane korrel- grootte $\pm$ std (μ)
A	maart	3.93 $\pm$ 0.14	151.3 $\pm$ 0.1
B	maart	2.57 $\pm$ 0.64	160.6 $\pm$ 3.3
A	mei	3.44 $\pm$ 0.01	142.6 $\pm$ 0.5
A0	mei	4.14 $\pm$ 1.03	138.9 $\pm$ 7.6
A100	mei	3.03 $\pm$ 0.44	149.0 $\pm$ 2.2
B	mei	2.18 $\pm$ 1.04	159.8 $\pm$ 0.4
B0	mei	2.19 $\pm$ 0.19	160.0 $\pm$ 1.2
B100	mei	2.28 $\pm$ 0.29	161.9 $\pm$ 0.8

3.2 Laboratoriumexperiment

In figuur 8 zijn de resultaten van het predatieexperiment gegeven. Voor ieder experiment is voor aquarium A, B en C de overleving van *Corophium* in percentages uitgezet.

Experiment 1 t/m 7 zijn in het lab uitgevoerd en experiment 8 t/m 10 in het aquariumgebouw. De watertemperatuur in de aquaria is gedurende de experimenten 1 t/m 7, mede door stijging van de temperatuur van het NIOZ-Waddenzee water en stijging van de temperatuur in het lab, opgelopen tot 19.5°C. De watertemperatuur bij experiment 8, 9 en 10 was 14°C doordat deze experimenten zijn uitgevoerd in een klimaatkamer van 14°C.

De carapaxwijdte van de krabben varieerde van 9 tot 13 mm. De totale carapaxwijdte van de twee krabben was in aquarium A en B bij ieder experiment nagenoeg gelijk, dat wil echter niet zeggen dat ook het gewicht van de krabben in aquarium A en B gelijk was.

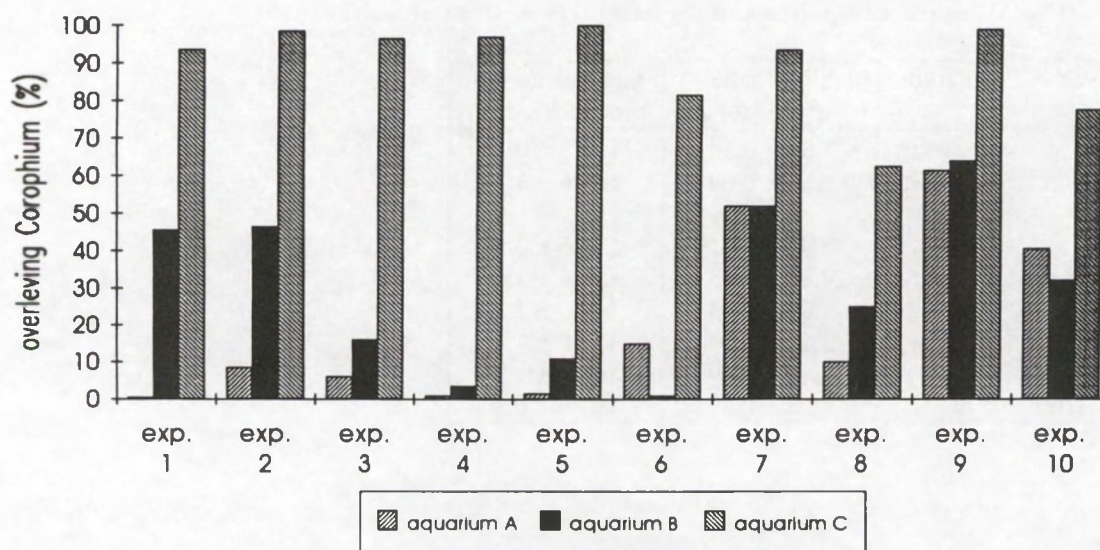
De gemiddelde overleving van *Corophium* in aquarium C (zonder krabben) is significant groter dan de overleving in aquarium A en B (Wilcoxon's symmetrietoets, $p < 0.01$).

Uit figuur 8 blijkt dat bij experiment 1 t/m 5 de overleving in aquarium B (*Corophium* + krab) groter was dan in aquarium A (pieren + *Corophium* + krab). Ondanks de steeds kortere duur van experiment 1 t/m 5 (respectievelijk 7, 4½, 4½, 4, 3 dagen) nam ook de overleving in aquarium B af.

In experiment 6 (duur exp. was 2 dagen) was de overleving in aquarium A groter dan in aquarium B en in experiment 7 was de overleving in A en B gelijk (de duur van dit exp. was 1¼ dag).

De duur van experiment 8 t/m 10, die in een klimaatkamer zijn uitgevoerd, was 3 dagen. In experiment 8 en 9 was de overleving in aquarium A groter dan in aquarium B. In experiment 10 daarentegen was de overleving in aquarium A kleiner dan in aquarium B.

Over het geheel bekeken was de gemiddelde overleving van in aquarium B niet significant verschillend van die in aquarium A (Wilcoxon's symmetrietoets, $p > 0.05$).



Figuur 8 De overleving van *C. volutator* in percentages voor aquarium A (*Corophium* + pier + krab), aquarium B (*Corophium* + krab) en aquarium C (*Corophium* + pieren).

4 Discussie

4.1 Pierendichtheden in de proefvakken

In de vakken met pierendichtheden groter dan de natuurlijke dichtheid was een maand na het bijzetten van de pieren steeds een duidelijke afname van de dichtheid opgetreden. Of dit veroorzaakt is door sterfte, migratie of een combinatie van deze factoren is niet waargenomen. Het gradiëntverschil tussen de vakken met verschillende dichtheden pieren bleef echter gedurende het onderzoek aanwezig. De beoogde dichtheid van nul pieren per m² is in dit onderzoek niet bereikt. Het bleek niet mogelijk om op effectieve wijze pieren te verwijderen zonder de rest van de bodemfauna te verstoren. De dichtheden in de 0-vakken in vak A en B waren respectievelijk 13 en 23 pieren per m², deze dichtheden zijn lager dan de natuurlijke dichtheid pieren rond vak A en B (respectievelijk 33 en 49 per m²).

De pierdichtheden in de vakken met de hoogste nominale dichtheid (100/m²) was in vak A en B gemiddeld 89 pieren per m². De gemiddelde pierendichtheid langs het transect op het Balgzand varieert in 1992) tussen 5 en 58 pieren per m² (Flach, unpubl. data). Deze pierdichtheden vallen, uitgezonderd de dichtheden kleiner dan 13 pieren/m², binnen de in dit onderzoek gebruikte range van pierdichtheden.

De toename van het aantal pieren rond proefvak B in de loop van het seizoen 1992 is waarschijnlijk veroorzaakt doordat de juvenielen van 1991, die zich in dat jaar massaal gevestigd hebben op de plaats van vak B, gegroeid zijn en mede hierdoor grotere hoopjes produceren, waardoor ze beter te tellen zijn.

4.2 De infauna op het Balgzand

A. marina heeft tot eind april geen aantoonbaar effect gehad op de infauna in de proefvakken op het Balgzand. Negatieve effecten van *A. marina* op de dichtheid van een aantal infauna-soorten zijn pas waargenomen tijdens de mei-bemonstering.

Het blijkt dat bij dichtheden tot 89 pieren per m², de pieren niet of nauwelijks effect hebben op de dichtheden van de adulten van de diverse infauna-soorten maar hoofdzakelijk op de juvenielen van de infauna-soorten. Hierbij moet worden aangetekend dat in de periode waarin de pierenactiviteit het grootst is niet gemonsterd is. De bemonsteringen zijn uitgevoerd tot eind mei en de pierenactiviteit is het grootst in juni en juli (Cadée, 1976). Daarnaast had in april nog nauwelijks of geen broedval van de diverse infauna-soorten plaatsgevonden in en rond de proefvakken, waardoor in april ook geen effecten op de juvenielen viel te verwachten.

Significant negatieve effecten van *A. marina* bij de mei-bemonstering zijn gevonden voor de juvenielen van *M. balthica*, *N. diversicolor*, *P. maculata* en *S. armiger* en voor *C. capitata* en *H. ulvae* en *P. elegans* (bij de laatste drie genoemde soorten is geen onderscheid gemaakt tussen adulten en juvenielen).

Het is moeilijk om aan te geven bij welke minimale pierendichtheid significante effecten beginnen op te treden omdat in dit onderzoek geen nul-situatie (0 pieren/m²) bereikt is waar tegen je kunt testen. De laagste pierendichtheid die bereikt is in dit onderzoek (0-vakken) is voor vak A 13 pieren/m² en voor vak B 23 pieren/m². Bij de statistische testen zijn de 25-, 50, -75 - en 100-vakken getest tegen de 0-vakken. Hierdoor worden in de onderstaande tabel

mogelijk niet de minimale pierendichtheid gegeven waarbij effecten optreden, maar zijn deze pierendichtheden mogelijk overschat. In de onderstaande tabel zijn de minimale pierendichtheden gegeven waarbij in dit onderzoek negatieve effecten van *A. marina* zijn opgetreden.

soort	vak A	vak B
<i>C. capitata</i>	47 pieren/m ²	28 pieren/m ²
<i>H. ulvae</i>	26 pieren/m ²	28 pieren/m ²
<i>M. balthica</i>	-	28 pieren/m ²
<i>N. diversicolor</i>	26 pieren/m ²	28 pieren/m ²
<i>P. maculata</i>	-	88 pieren/m ²
<i>P. elegans</i>	26 pieren/m ²	28 pieren/m ²
<i>S. armiger</i>	26 pieren/m ²	68 pieren/m ²

In vak A is alleen bij *H. ulvae* een significant positief effect opgetreden van de kleinste pierendichtheid (13/m²) ten opzichte van de natuurlijke situatie. De pierendichtheid in de natuurlijke situatie is 33 pieren/m², maar uit bovenstaande tabel blijkt dat voor *N. diversicolor*, *P. elegans* en *S. armiger* negatieve effecten optreden bij pierendichtheden van 26 pieren/m². Deze soorten zouden dus eigenlijk ook een positief effect ten op zichte van de natuurlijke situatie te zien moeten geven. Een mogelijke oorzaak voor dit verschil is de manier van monsternemen. De monsters uit de kleine vakjes zijn genomen binnen een oppervlak van 2.25 m² terwijl de monsters van de natuurlijke situatie verspreid rond het gehele proefvak zijn genomen en dus niet binnen een oppervlak van 2.25 m². Recent onderzoek heeft uitgewezen dat de ruimtelijke schaal waarop gemonsterd wordt van grote invloed kan zijn op de data-interpretatie (Thrush, 1991). Door 'patchy'-verdelingen van infauna-soorten kan over een afstand van enkele meters de populatie-dichtheid van de infauna-soorten sterk variëren (Tufail et al., 1989).

In vak B is voor *H. ulvae*, *M. balthica*, *N. diversicolor* en *P. elegans* in de vakken met de kleinste pierendichtheid (23 pieren/m²) een positief effect ten opzichte van de natuurlijke situatie (49 pieren/m²) opgetreden. Dit komt overeen met de gevonden minimale pierendichtheden uit de bovenstaande tabel waarbij effecten optreden. Bij *P. maculata* en *S. armiger* is geen positief effect van de kleinste pierendichtheid (23 pieren/m²) ten opzichte van de natuurlijke situatie (49 pieren/m²) opgetreden. Dit is ook wat je verwacht op grond van de in de bovenstaande tabel gevonden waarden waarbij effecten optreden.

Bij *C. capitata* zou je op grond van de gegeven waarden in de bovenstaande tabel (effect vanaf 28 pieren/m²) verwachten dat een positief effect ten opzichte van de natuurlijke situatie op zou treden (49 pieren/m²), dit is echter niet het geval.

Uit de bovenstaande tabel blijkt dat voor *M. balthica* in vak A geen negatief effect van *A. marina* optreedt terwijl in vak B bij 28 pieren/m² effecten optreden. Ook voor *S. armiger* lopen de waarden nogal uiteen. In vak A treedt een negatief effect op bij 26 pieren/m² en bij vak B bij 68 pieren/m². Uit dit onderzoek blijkt niet duidelijk waardoor deze verschillen veroorzaakt zijn.

Flach (1992b) heeft bij experimenten uitgevoerd op het Balgzand significant negatieve effecten van *A. marina* gevonden bij *C. capitata* (bij een pierendichtheid van 29/m²), *M. balthica* (29 pieren/m²), *N. diversicolor* (44 pieren/m²), *P. elegans* (15 pieren/m²) en *S. armiger* (29 pieren/m²). Het is moeilijk om een vergelijking te maken tussen de resultaten van het hier gepresenteerde onderzoek en het onderzoek van Flach. Flach heeft proefvakjes uitgezet in een azoisch gemaakt proefvak, waardoor ze de mogelijkheid had om vakjes met 0

pieren/m² (nul-situatie) te testen. Ook moet opgemerkt worden dat in het onderzoek van Flach tijdens het experiment geen pieren zijn bijgezet waardoor de pierendichtheden gedurende het onderzoek sterk zijn afgenomen en dat pierendichtheden die gegeven jaargemiddelde zijn. Daarnaast kunnen door het gebruik van azoisch gemaakte proefvakken mogelijke biologische factoren die ook een rol kunnen spelen bij de aantalsregulatie en bij de totstandkoming van de verspreidingspatronen verwijderd zijn.

De pierendichtheid langs het transect op het Balgzand varieert tussen 5 en 58 pieren/m². Op grond van het bovenstaande zou je kunnen verwachten dat *A. marina* een rol speelt bij de aantalsregulatie en de tot stand koming van de verspreidingspatronen van *C. capitata*, *H. ulvae*, *M. balthica*, *N. diversicolor*, *P. elegans* en *S. armiger* langs het transect op het Balgzand. Maar uit de opgetreden verschillen in effecten blijkt tevens dat naast pieren ook andere factoren een belangrijke rol spelen bij de aantalsregulatie en totstandkoming van verspreidingspatronen van de diverse infauna-soorten. Ook de verschillen in aantallen van de diverse infauna-soorten tussen vak A en vak B wijzen erop dat andere factoren dan pieren tevens een rol spelen. De afgelopen jaren is de pierendichtheid rond proefvak A groter geweest dan rond proefvak B (resp. 35 en 13 pieren/m²). Op grond hiervan zou je kunnen verwachten dat de dichtheid van de adulten waarvan de juvenielen negatief beïnvloed worden door de pieren, rond vak A kleiner is dan rond vak B. Dit blijkt voor *M. balthica*, *N. diversicolor* en *P. elegans* niet op te gaan. Hieruit blijkt dat naast pieren ook andere factoren een rol spelen bij de aantalsregulatie en verspreidingspatronen van de infauna langs het Balgzand. Bij andere factoren kan gedacht worden aan predatie door vogels en/of vissen, maar ook aan fysische factoren als sedimentsamenstelling of droogligtijd (Dankers en Beukema, 1983). Suspensie-feeders kunnen zich bijvoorbeeld niet voeden wanneer de wadplaat droogvalt en zullen daardoor niet voorkomen op plaatsen die te lang droogvallen. Echter de verschillen in sedimentsamenstelling (het slibgehalte rond vak A en B is respectievelijk 3.44% en 2.18%) en droogligtijd tussen vak A en vak B zijn niet zo groot dat hierin een verklaring voor de verschillen in aantallen van de infauna tussen vak A en vak B gezocht zou kunnen worden. Maar ook andere biologische factoren dan de bioturbatie van de pieren kunnen een rol spelen bij de aantalsregulatie en totstandkoming van verspreidingspatronen van de diverse infauna-soorten. Uit onderzoek is gebleken (Flach, unpubl. data) dat ook *C. edule* een sterk negatief effect heeft op *P. elegans*. Verder hebben veldstudies aangetoond (André en Rosenberg, 1991) dat er ook interacties tussen adulten en de nieuw gevestigde juvenielen van dezelfde soort kunnen bestaan. Adulten van *C. edule* en van *M. arenaria* hebben een negatief effect op de nieuw gevestigde juvenielen van deze soorten. Daarnaast kan gedacht worden aan *N. diversicolor* die zelf ook een predator van infauna-soorten is (Ambrose, 1984; Bonsdorff et al., 1986; Gee et al., 1985). Maar ook epibentische predatoren als *C. maenas* en *C. crangon* kunnen een belangrijke rol spelen. Uit predatie-exclosure experimenten (Gee et al., 1985; Reise, 1977, 1978), laboratorium experimenten (Jensen & Jensen, 1985) en maaganalyses (Phil, 1985; Phil & Rosenberg, 1982) is gebleken dat met name juvenielen van *C. maenas* en *C. crangon* sterk prederen op nieuw gevestigde larven van diverse infauna soorten.

Daarnaast lijken transectbemonstering (Flach, unpubl data) te suggereren dat op plaatsen met veel pieren zich ook meer predatoren (*C. maenas* en *C. crangon*) bevinden. In dit onderzoek zijn echter geen significante verschillen in predatoren aangetoond tussen de vakken met de verschillende dichtheden pieren en tussen de proefvakken A en B.

Flach (1992b) heeft ook een negatief effect van *A. marina* op de vestiging van juveniele *H. filiformis*, bij een pierendichtheid van 15/m², gevonden. In dit onderzoek is geen negatief effect op *H. filiformis* gevonden. Dit is mogelijk veroorzaakt doordat in mei langs het transect nog geen broedval had plaatsgevonden, waardoor een eventueel effect niet heeft kunnen optreden.

4.3 Mogelijke oorzaak van het negatieve effect van *A. marina* op de infauna

Uit de aquarium-experimenten kan gesuggereerd worden dat de aanwezigheid van pieren nauwelijks direct effect heeft op de overleving van *Corophium*. Hieruit kan gekonkludeerd worden dat de afname van *Corophium*-dichtheid bij een toenemende pierendichtheid niet direct een gevolg is van een door de pieren veroorzaakte verhoogde mortaliteit. Daarnaast blijkt uit het aquarium-experiment dat de overleving van *Corophium* in het aquarium met pieren en krabben kleiner is, hoewel niet significant, dan in het aquarium met alleen krabben. Resultaten van eerdere aquariumexperimenten (Flach, 1992b) suggereren dat het negatieve effect van *A. marina* op *C. volutator* waarschijnlijk veroorzaakt wordt door een toename van de migratie van *Corophium* en niet door een verhoogde mortaliteit. Het lijkt er dus op dat als gevolg van de sedimentomwerkende activiteit van de pieren, de migratie van *Corophium* toeneemt waardoor mogelijk de predatiedruk van de krabben op *Corophium* toeneemt.

In de laboratoriumexperimenten is alleen gekeken naar de mogelijk oorzaken van de negatieve effecten van *A. marina* op *C. volutator* en niet naar andere infauna-soorten. *C. volutator* is een soort die in de bovenste sedimentlaag leeft en een hemisessiele levenswijze heeft en dus goed in staat is om te migreren. Soorten die dieper in het sediment leven of een sessiele levenswijze hebben zullen waarschijnlijk op een andere manier beïnvloed worden. In dit onderzoek is in het veld ook een duidelijk effect op *P. elegans* gevonden. *P. elegans* leeft in de bovenste sedimentlaag en is een sessiele soort en dus niet in staat om te migreren. Reise (1985) suggereerde al dat het negatieve effect op *P. elegans* waarschijnlijk veroorzaakt wordt door een verhoogde mortaliteit.

Het directe effect van *A. marina* op bepaalde soorten kan versterkt worden door het sterke negatieve effect van *A. marina* op kokerbouwende wormen (Brey, 1991). Kokerbouwers stabiliseren het sediment waardoor de kolonisatie van andere soorten wordt vergemakkelijkt. *A. marina* kan dus een direct maar ook een indirect negatief effect hebben op de infauna.

In dit onderzoek is nauwelijks of geen effect op de adulten van de diverse infauna-soorten gevonden. De meeste adulten van de wormen leven niet in de bovenste sedimentlaag maar in de diepere sedimentlaag. Hierdoor hebben ze waarschijnlijk geen of minder last van de hoop- en trechtervorming van de pieren dat voornamelijk verstoring geeft in de bovenste sedimentlaag. De juvenielen leven in de bovenste sedimentlaag en worden daarom mogelijk eerder dan de adulten negatief beïnvloed door de pieren. Hoe het effect op de juvenielen veroorzaakt wordt is niet duidelijk, het is mogelijk dat de juvenielen zich elders vestigen op een plaats met minder pieren, maar het kan ook zijn dat de juvenielen zich vestigen waarna sterfte optreedt.

Er is wel een negatief effect op adulten van *H. ulvae* waargenomen. *H. ulvae* is een soort die op het sediment leeft en goed in staat is om te migreren. Een sterk negatief effect van *A. marina* op *Hydrobia* wordt dus waarschijnlijk veroorzaakt door het wegtrekken van *Hydrobia*.

Er zijn tal van mogelijkheden waardoor negatieve effecten veroorzaakt kan worden. Om een duidelijker beeld te krijgen over de oorzaak van het effect van *A. marina* zal meer onderzoek aan individuele soorten gedaan moeten worden

5 Konklusies

- Het blijkt dat bij de in dit onderzoek gebruikte pierendichtheden (minimumdichtheid van 13 pieren/m² en een maximumdichtheid van 89 pieren per m²), de pieren niet of nauwelijks effect hebben op de dichtheden van de adulten van de diverse infauna-soorten maar wel op de juvenielen van de infauna-soorten.
- Significant negatieve effecten van *A. marina* zijn gevonden voor de juvenielen van *M. balthica*, *N. diversicolor*, *P. maculata*, *P. elegans* en *S. armiger* en voor *C. capitata* en *H. ulvae*.
- Het is moeilijk om op grond van de in dit onderzoek verkregen resultaten precies aan te geven bij welke pierendichtheden negatieve effecten van *A. marina* beginnen op te treden.
- De verspreidingspatronen van *C. capitata*, *H. ulvae*, *M. balthica*, *N. diversicolor*, *P. maculata*, en *S. armiger* langs het transect op het Balgzand worden waarschijnlijk mede beïnvloed door *A. marina*.
- Pieren kunnen, zoals uit het bovenstaande blijkt, een rol spelen bij de aantalsregulatie en verspreidingspatronen van infauna-soorten. Maar ze maken deel uit van een complex van biologische en fysische factoren dat een grote rol speelt bij de aantalsregulatie en totstandkoming van de verspreidingspatronen van de infauna op wadplaten.
- Het lijkt er op, dat als gevolg van de sedimentomwerkende activiteit van de pieren, de migratie van *Corophium* toeneemt waardoor mogelijk de predatiedruk van krabben op *Corophium* toeneemt.

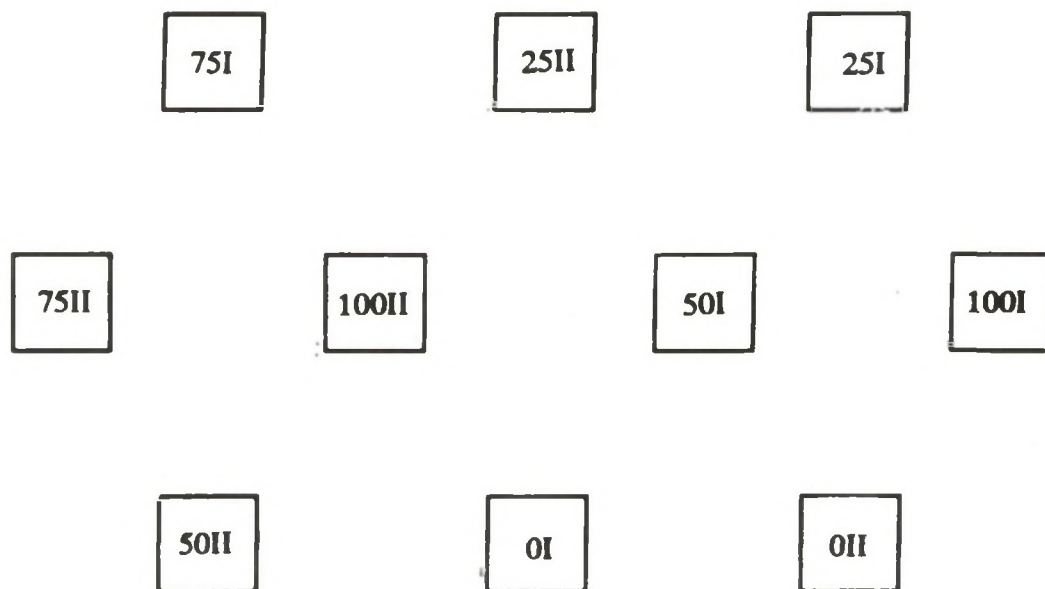
Literatuurlijst

- Ambrose, W.G.** (1984). Role of predatory infauna in structuring marine soft-bottom communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 17: 109-115.
- André, C. & R. Rosenberg** (1991). Adult-larval interactions in suspension-feeding bivalves *C. edule* and *Mya arenaria*. *Mar Ecol. Prog. Ser.* 71: 227-234.
- Beukema, J.J.** (1976). Biomass and species richness of the macrobenthic animals living on tidal flats of the Dutch Wadden Sea. *Neth. J. Sea. Res.* 10: 236-261.
- Beukema, J.J. & J. de Vlas** (1979). Population parameters of the lugworm *Arenicola marina*, living on tidal flats in the Dutch Wadden Sea. *Neth. J. Sea. Res.* 13: 331-353.
- Beukema, J.J., G.C. Cadée & H. Hummel** (1983). Differential variability in time and space of numbers in suspension and deposit feeding benthic species in a tidal flat area. *Oceanol. Acta No SP*: 21-26.
- Beukema, J.J.** (1989). Long-term changes in macrobenthic abundance on tidal flats of the Dutch Wadden Sea. *Helgoländer Meeresunters.* 43: 405-415.
- Beukema, J.J.** (1991). The abundance of shore crabs *Carcinus maenas* (L.) on a tidal flat in the Dutch Wadden Sea after cold and mild winters. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 153: 97-113.
- Bonsdorff, E., J. Mattila, C. Rönn & C. Österman** (1986). Multidimensional interactions in shallow soft-bottom ecosystems; testing the competitive exclusion principle. *Ophelia* 4:37-44.
- Brey, T.** (1989). Der Einfluss physikalischer und biologischer Faktoren auf Struktur und Dynamik der sublitoralen *Macoma*-Gemeinschaft der Kieler Bucht. *Berichte aus dem Institut für Meereskunde und der Christian-Albrecht-Universität, Kiel.* Nr. 186.
- Brey, T.** (1991). The relative significance of biological and physical disturbance: An example from intertidal and subtidal sandy bottom communities. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 33: 339-360.
- Cadée, G.C.** (1976). Sediment reworking by *Arenicola marina* on tidal flats in the Dutch Wadden Sea. *Neth. J. Sea. Res.* 10: 440-460.
- Dankers, N. & J.J. Beukema** (1983). Distributional patterns of macrozoobenthic species in relation to some environmental factors. In: *Ecology of the Wadden Sea*. Ed. by W.J. Wolff. Balkema, Rotterdam, 1(4): 69-103.
- Flach, E.C.** (1987). Worden de talrijkheid en het verspreidingspatroon van *Corophium volutator* op het Wad veroorzaakt door interacties met andere benthische organismen zoals *Arenicola marina*, *Cerastoderma edule*, *Macoma balthica* en *Nereis diversicolor*? Intern verslag Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee (NIOZ).

- Flach, E.C.** (1992 a). The influence of four macrozoobenthic species on the abundance of the amphipod *Corophium volutator* on tidal flats of the Wadden Sea. *Neth. J. Sea. Res.* 29(4): 379-394.
- Flach, E.C.** (1992 b). Disturbance of benthic infauna by sediment-reworking activities of the lugworm *Arenicola marina*. *Neth. J. Sea. Res.* 30: 81-89.
- Gee, J.M., R.M. Warwick, J.T. Davey & C.L. George** (1985). Field experiments on the role of epibenthic predators in determining prey densities in an estuarine mudflat. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 21: 429-448.
- Jensen, K.T. & J.N. Jensen** (1985). The importance of some epibenthic predators on the density of juvenile benthic macrofauna in the Danisch Wadden Sea. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 89: 157-174.
- Phil, L.** (1985). Food selection and consumption of mobile epibenthic fauna in some shallow marine soft bottom areas. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 22: 169-179.
- Phil, K. & R. Rosenberg** (1982). Production, abundance and biomass of mobile epibenthic marine fauna in shallow waters, western Sweden. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 57: 273-301.
- Reise, K.** (1977). Predation exclusion experiments in an intertidal mud flat. *Helgoländer wiss. Meeresunters* 30:263-271.
- Reise, K.** (1978) Experiments on epibenthic predation in the Wadden Sea. *Helgoländer wiss. Meeressunter* 33: 55-101.
- Reise, K.** (1985). Tidal flat ecology. An experimental approach to species interactions. *Ecological studies* 54. Springer-Verlag Berlin.
- Sokal, R.R. & F.J. Rohlf** (1981). *Biometry* (Second edition). Freeman & Co., San Francisco.
- Thrush, S.F.** (1991). Spatial patterns in soft-bottom communities. *Trend. Ecol. Evol.* 6: 75-79.
- Tufail, A., P.S. Meadows & P. Mclaughlin** (1989). Meso- and microscale heterogeneity in benthic community structure and the sedimentary environment on an intertidal muddy-sand beach. *Scient. Mar.* 53: 319-327.
- Wallance, J.C.** (1973). Feeding, starvation and metabolic rate in shore crab *Carcinus maenas*. *Mar. Biol.* 20(4): 277-281.

Bijlage I

LANDKANT



ZEEKANT

Figuur 2 Indeling van proefvak A en B. De getallen geven de nominale dichtheden pieren per m² aan per vakje.

Inhoudsopgave

blz.

Voorwoord

Samenvatting

1 Inleiding	1
1.1 Factoren die van invloed zijn op verspreidingspatronen van infauna-soorten op wadplaten	1
1.2 Mogelijke oorzaak van het negatieve effect van <i>A. marina</i> op de infauna	2
1.3 Biologie van de wadpier <i>Arenicola marina</i>	3
1.4 Doel van het onderzoek	3
2 Materiaal en methoden	4
2.1 Veldexperiment	4
2.1.1 Het proefterrein	4
2.1.2 Monstermethoden	5
2.1.3 Statistische verwerking van de resultaten	5
2.2 Laboratoriumexperiment	6
3 Resultaten	7
3.1 Veldexperiment	7
3.1.2 Tellingen van de infauna	8
3.1.3 Sedimentsamenstelling	15
3.2 Laboratoriumexperiment	16
4 Discussie	17
4.1 Pierendichtheden in de proefvakken	17
4.2 De infauna op het Balgzand	17
4.3 Mogelijke oorzaak van het negatieve effect van <i>A. marina</i> op de infauna	20
5 Konklusies	22

Literatuur

Bijlage