



STUDIE NAAR HET EFFECT VAN SALINITEIT OP DE OVERLEVING VAN MACROBENTHOS IN HET ZWIN

Deelopdracht in kader van het project Monitoring Zwin
Uitbreiding (contractnummer 31107516)



Onderzoeksgroep Mariene Biologie

Carl Van Colen, Liesbet Colson, Tom Moens

Inhoudstabel

Inleiding	1
Materiaal en methode.....	1
Resultaten	5
<i>Heteromastus filiformis</i>	5
<i>Hediste diversicolor</i>	5
<i>Macoma balthica</i>	5
<i>Pygospio elegans</i>	8
Algemene conclusie.....	9
Dankwoord	10

Inleiding

Het macrobenthos (dit zijn ongewervelde dieren die in of op aquatische bodems leven en groter zijn dan 1 mm) van de schorkreken en intergetijdenplaten vervult een centrale rol in het functioneren van kustlagunes en estuaria. Ze vormen onder meer een belangrijke trofische link tussen primaire producenten en hogere trofische niveaus (bv. wadvogels). Hoge biomassa's aan macrobenthos in ondiepe kustgebieden, zoals lagunaire systemen, maken deze ecosystemen ook een belangrijke broed- en kraamkamerhabitat voor heel wat nektonsoorten, zoals schaaldieren en demersale vissen. Verder beïnvloedt het macrobenthos ook de biogeochemische processen in de bodem die onder meer bijdragen tot het verbeteren van de waterkwaliteit (bv. Braeckman et al. 2010, Van Colen et al. 2012).

Samen met andere omgevingsvariabelen zoals stroomsnelheden, voedselbeschikbaarheid en sedimentkorrelgrootte bepaalt de soortspecifieke fysiologische tolerantie voor zoutgehalte (saliniteit) het voorkomen van benthospopulaties in ondiepe kustgebieden zoals estuaria en kustlagunes (Van Colen et al. 2009, Ysebaert et al. 2003). Het macrobenthos is onderhevig aan zowel natuurlijke korte (tidale) als langere (periodes van regenval) veranderingen in saliniteit die een osmotische gradiënt vormen tussen het organisme en zijn omgeving (sediment of water kolom). Over het algemeen kunnen er twee strategieën onderscheiden worden om om te gaan met deze stressvolle situatie. Osmoconformers, zoals vele schelpdieren, passen hun interne osmolariteit aan aan de omgeving door opname/verwijdering van intern lichaamsvocht. Osmoregulatoren, zoals vele schaaldieren, kunnen een relatief constante interne concentratie aan ionen (bvb. zout) onderhouden onder verschillende saliniteitscondities in hun omgeving. Osmoregulatie vereist evenwel een hoge energetische kost, terwijl het aanpassen van de interne ionenconcentratie vaak een verminderde activiteit met zich meebrengt (Kaiser et al. 2005). Bijgevolg veroorzaakt een verhoging in saliniteitsstress tijdens periodes van verlaging of verhoging van de saliniteit, bv. respectievelijk door hoge zoetwaterinstroom of aanhoudende droogteperiodes, een sterke mortaliteit in de macrobenthospopulaties (Cardoso et al. 2008, Mouthon en Daufresne, 2006, Parada et al. 2012). Er mag aangenomen worden dat dergelijke effecten zullen afhangen van zowel de duur als de mate van verzoeting, alsook van de soortspecifieke fysiologische tolerantie voor dergelijke verandering (bv. Verdelhos et al. 2015). Daarenboven kan verwacht worden dat fysiologische responsen (en dus mortaliteit) sterk seizoenaal verschillen, afhankelijk van de seizoenale patronen in variabiliteit en gemiddelde saliniteit (Ysebaert 2000).

De doelstelling van deze studie is om door middel van een laboproef de tolerantie van de abundante macrobenthospopulaties in het Zwin voor verschillende saliniteiten te bepalen, en dit tijdens verschillende seizoenen. Daartoe werd de meest soortenrijke gemeenschap die in het Zwin voorkomt en bestaat uit hoge aantallen van de belangrijke prooi-soorten voor vogels en nekton, zoals *Hediste diversicolor*, *Heteromastus filiformis* en *Macoma balthica* (Van Colen et al. 2014), in het laboratorium geïncubeerd onder verschillende saliniteitscondities.

Materiaal en methode

In februari, mei en augustus 2016 werd in een slibrijke schorkreek de macrobenthosgemeenschap verzameld tijdens laagwater (51°21'48.2"N 3°22'29.8"E) (Figuur 1). Deze gemeenschap werd tot op een diepte van 16 cm verzameld met pvc-buizen (diameter 8 cm) die door middel van een dop aan de onderzijde werden afgesloten. Deze buizen met

sediment en macrobenthos meten 27 cm in hoogte en hebben 2 rijen van openingen, respectievelijk op 5 en 17 cm van de bodem (zie verder: experimentele eenheden). Deze openingen laten uitwisseling van zeewater toe (hoog/laag water simulatie), maar een net met een maaswijdte van 250 μm verhindert de uitwisseling van macrobenthosorganismen tussen de verschillende experimentele eenheden. In totaal werden er per campagne 105 experimentele eenheden verzameld. Van vijf eenheden werd de *in situ* densiteit en biomassa van het macrobenthos op het moment van staalname bepaald, en de overige 100 experimentele eenheden werden in het laboratorium geïncubeerd onder *in situ* temperatuur en tidaal regime (2 x 9u droogval per dag; Agten, 2011, pers. obs.) op het moment van staalname en één van de 5 saliniteitscondities (~10, 15, 25, 28 en 31 PSU¹; saliniteitsmeter WTW LF 320)(Tabel 1). Hoogwatermetingen van saliniteit in het Zwin zijn enkel beschikbaar voor de maanden april – oktober. Vergelijking met de gemeten saliniteit in de buurt van de Zwinmonding toont aan dat de saliniteit in het Zwin 1-2 PSU lager ligt dan bij het meetpunt nabij Vlissingen. We kunnen dus aannemen dat seizoenale variatie in saliniteit in het Zwin tussen 25 en 31 PSU varieert met de laagste waarden (~25 PSU) in de periode februari – april en de hoogste waarden (~31 PSU) in de periode augustus – oktober (Figuur 2). De saliniteit in de experimentele eenheden werd dagelijks opgevolgd en aangepast wanneer verdamping een stijging met meer dan 1 PSU in het geconditioneerde zeewater veroorzaakte. Wekelijks werd 2 liter zeewater, dat op het moment van staalname uit overblijvende poelen in de kreek werd verzameld, toegevoegd in elke mesocosmos als extra voedselbron bovenop het organisch materiaal dat reeds in het sediment aanwezig is. Op dag 3, 7, 14 en 21 van incubatie werden ad random 5 experimentele eenheden voor elke saliniteitsconditie verzameld, en het macrobenthos aanwezig in de gemeenschap werd verzameld door het sediment van elke experimentele eenheid levend op te spoelen over een zeef met een maaswijdte van 1 mm.

Op het moment van de staalnames waren *Hediste diversicolor* (zeeduizendpoot), *Heteromastus filiformis* (draadworm), *Macoma balthica* (nonnetje) en *Pygospio elegans* de meest abundante soorten. Ook individuen van het taxon *Oligochaeta* zijn erg abundant aanwezig maar komen sterk geaggregeerd voor. Het aantal replicaten per behandeling (vijf) laat niet toe om een duidelijke respons waar te nemen als gevolg van dit geaggregeerd verspreidingspatroon. De invloed van de verschillende saliniteitscondities op de oligochaeten werd daarom niet beschouwd in deze studie. Bovendien is microscopische analyse nodig om oligochaeten tot op soort te determineren, wat niet mogelijk is in het kader van dit onderzoek (in het Zwin komen minstens vier verschillende soorten oligochaeten voor (Van Colen et al. 2009)). Twee andere soorten die aanwezig zijn op de staalnamelocatie zijn *Scrobicularia plana* (platte slijkgaper) en *Arenicola marina* (wadpier) (Van Colen Carl, pers. obs.), maar deze dieplevende soorten werden niet bemonsterd in de bovenste 16 cm van het sediment. Twee soorten, *Hediste diversicolor* en *Heteromastus filiformis*, vormen op elke staalname 94-95% van de totale biomassa van de bestudeerde macrobenthosgemeenschap (Figuur 3).

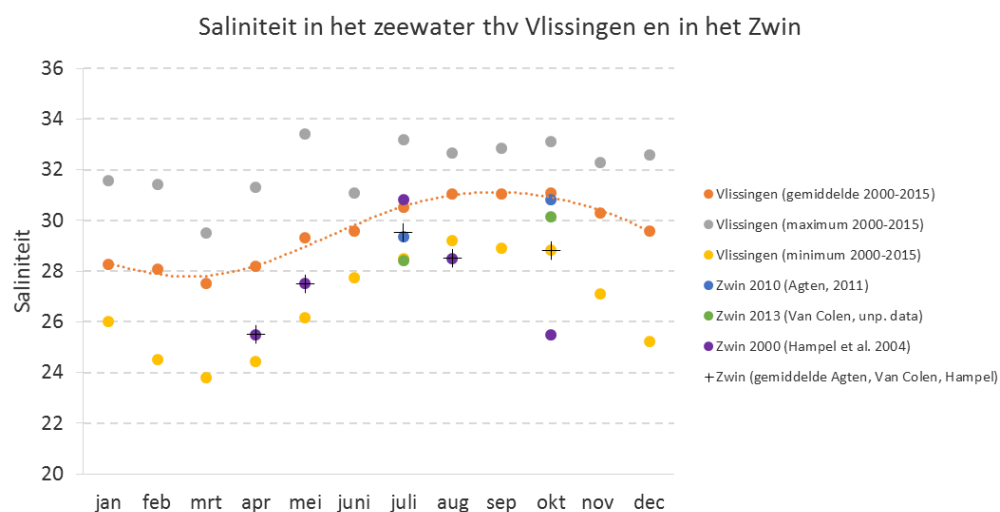
In oktober 2016 werd een sterk verzande staalnamelocatie aangetroffen. Een relatie met een tijdelijk veranderende hydrodynamiek en zandtransport in het gebied als gevolg van de beheerswerkzaamheden (opvullen toegangsecul voor het transport van materiaal voor aanleg dijk) lijkt hiervoor aannemelijk. Gezien de verwachte lage dichtheid van het macrobenthos in

¹ Zeewater saliniteit wordt uitgedrukt in eenheden PSU (Practical Salinity Unit), die gebaseerd is op de eigenschappen van de conductiviteit van het zeewater en equivalent is aan ppt of g.kg^{-1} . Een conversie naar concentratie chloride in het zeewater gebeurt via de relatie $\text{PSU} = 1.805 \text{ g Cl.L}^{-1} + 0.030$ (Strickland en Parsons, 1972).

dit type van grof sediment (Van Colen et al. 2010, 2014) werd na overleg met de opdrachtgever beslist geen herhaling van de experimentele studie uit te voeren in de periode oktober/november.



Figuur 1. Staalnamelocatie (rechthoek), experimentele eenheden en opstelling van de laboratoriumproef.

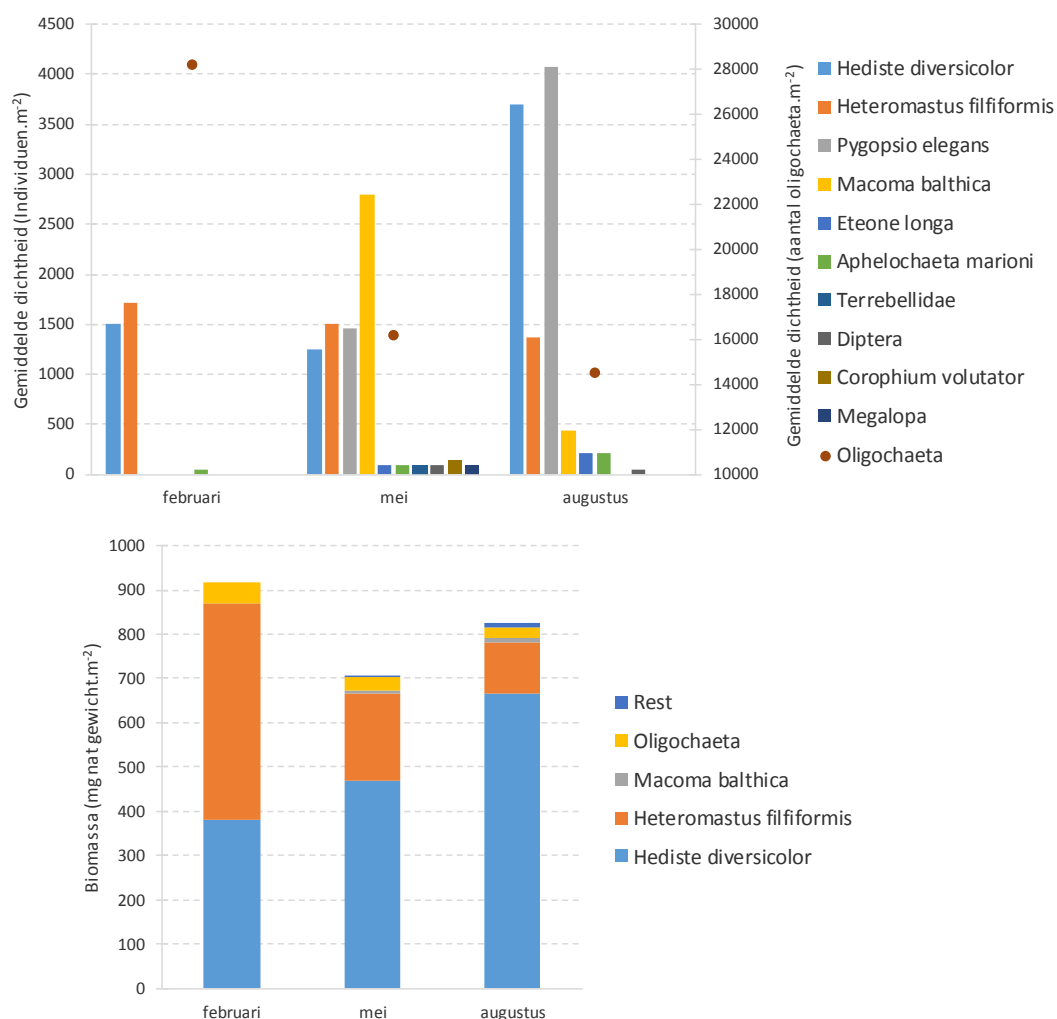


Figuur 2: Seizoensale variabiliteit in saliniteit nabij de Zwinmonding (Vlissingen, boei SSVH: www.waterbase.nl) en in het Zwin.

Periode	Temperatuur	Saliniteit (PSU)
2/2 - 23/2/2016	10°C	11.4 - 16.5 - 25.5 - 28.3 - 31.6
20/5 - 10/6/2016	15°C	9.5 - 13.6 - 23.0 - 27.3 - 31.7
23/8 - 13/9/2016	18.5°C	10.7 - 15.5 - 25.5 - 28.6 - 31.0

Tabel 1: Periode, temperatuur en de vijf gemiddelde saliniteitscondities tijdens de drie experimenten.

De verschillen in macrobenthosdichtheid (aantal individuen per m²) tussen de verschillende saliniteitscondities en de tijdsduur van de incubaties werden per experiment (februari, mei, augustus) onderzocht door middel van een tweewegs variantieanalyse na ranking van de data (Siegel en Castellan, 1988). Om de invloed van verzoeting van het zeewater in het Zwin op de aanwezige macrobenthospopulaties in te schatten werd voor de soorten waar een significant saliniteitseffect ($p < 0,05$) werd gevonden ook een vergelijking gemaakt tussen de dichtheid in de behandeling met een saliniteit gelijkaardig aan de *in situ* saliniteit op het moment van staalname (februari: 25,5, mei: 27,3, augustus: 31,0) en de behandelingen met een lagere saliniteit.



Figuur 3: Seizoenale variatie in gemiddelde dichtheid (boven) en biomassa (onder) van de macrobenthospopulaties op de staalnamelocatie in het Zwin.

Resultaten

Heteromastus filiformis

Een significant effect van de factor saliniteit op de dichtheid van *Heteromastus filiformis* werd waargenomen tijdens de experimenten in mei en augustus ($p < 0,001$ voor beide experimenten), maar (net) niet tijdens het experiment in februari ($p = 0,06$). Zowel in mei als augustus werd ook een significant effect van de factor tijd gevonden ($p = 0,011$ en $p = 0,043$, respectievelijk) dat voornamelijk bepaald werd door de toenemende daling in dichtheid van deze soort tijdens de duur van het experiment in behandelingen met een lage saliniteit. Figuur 4 toont dat in mei de gemiddeld dichtheid van deze soort bij de laagste saliniteit (9,5) 33 tot 54% lager was dan bij de *in situ* saliniteit (27,3). Deze mortaliteit werd reeds gevonden na 3 dagen incubatie terwijl na 21 dagen incubatie ook een lagere dichtheid werd gevonden bij een saliniteit van 23,0 (-15%) en 13,6 (-36%). Ook in augustus vonden we de laagste dichtheid van deze soort bij de laagste saliniteit (10,7). Bij deze saliniteit was de gemiddelde dichtheid van *H. filiformis* na respectievelijk 7, 14 en 21 dagen incubatie 62%, 76% en 84% lager in vergelijking met de dichtheid bij de *in situ* saliniteit (31,0). In tegenstelling tot in mei, vonden we in augustus reeds na 7 dagen incubatie bij een saliniteit van 15,5 een lagere dichtheid (-48%) ten opzichte van de dichtheid bij de *in situ* saliniteit. Na 21 dagen incubatie bij een saliniteit van 25,5 vonden we een lagere dichtheid (-24%) in vergelijking met de dichtheid bij de *in situ* saliniteit.

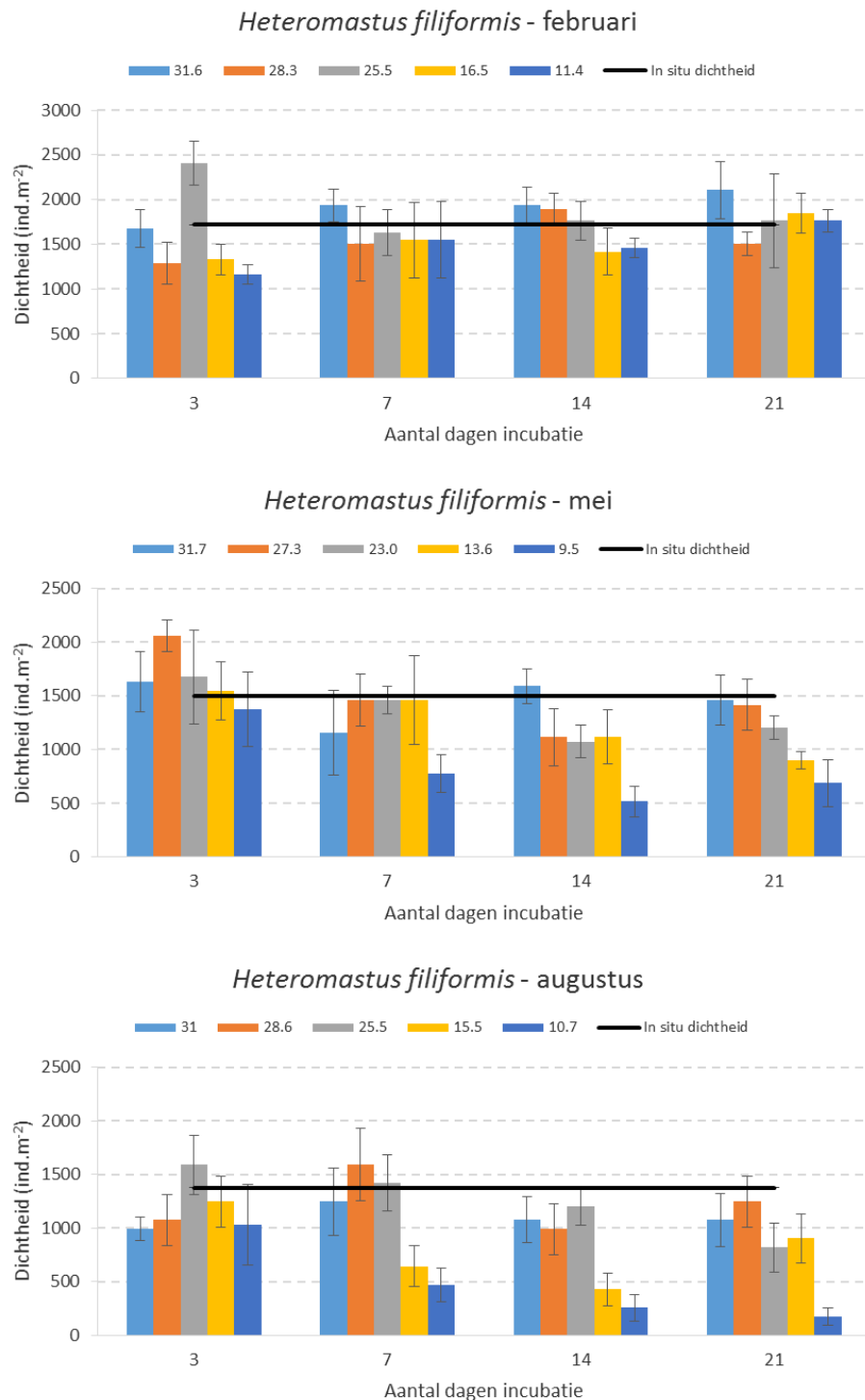
Hediste diversicolor

Een significant effect van de factor saliniteit werd waargenomen tijdens het experiment in februari ($p = 0,002$). Een significant interactie-effect saliniteit x tijd werd gevonden voor het experiment in augustus ($p = 0,008$), terwijl geen significante effecten van saliniteit of tijd werden gevonden voor het experiment in mei. In februari vonden we ten opzichte van de behandeling met de *in situ* saliniteit (25,5) enkel een afname in dichtheid van *Hediste diversicolor* bij de laagste saliniteit (11,4) (Figuur 5). Deze mortaliteit bedroeg gemiddeld 48% over de verschillende tijdsduren en werd reeds gevonden na 3 dagen incubatie. Na drie dagen incubatie in augustus vonden we enkel voor de organismen die geïncubeerd werden onder *in situ* saliniteit (31,0) geen lagere dichtheid in vergelijking met de *in situ* densiteit. Deze mortaliteit bedroeg gemiddeld 35% en verschilde niet sterk tussen de verschillende geteste saliniteiten (28,6, 25,5, 15,5, 10,7). De toename in densiteit in de verschillende behandelingen na 7 dagen incubatie wijst op rekrutering tijdens de duur van het experiment, wat de interpretatie van mogelijke saliniteitseffecten op de bemonsterde populatie bemoeilijkt. Toch kan gesteld worden dat de overleving van deze juveniele organismen lager was bij een saliniteit vanaf 25,5. Immers, na 21 dagen incubatie maten we een lagere dichtheid van *H. diversicolor* bij een saliniteit van 25,5 (-12%), 15,5 (-9%), en 10,7 (-27%) ten opzichte van de organismen die geïncubeerd werden bij de *in situ* saliniteit (31,0).

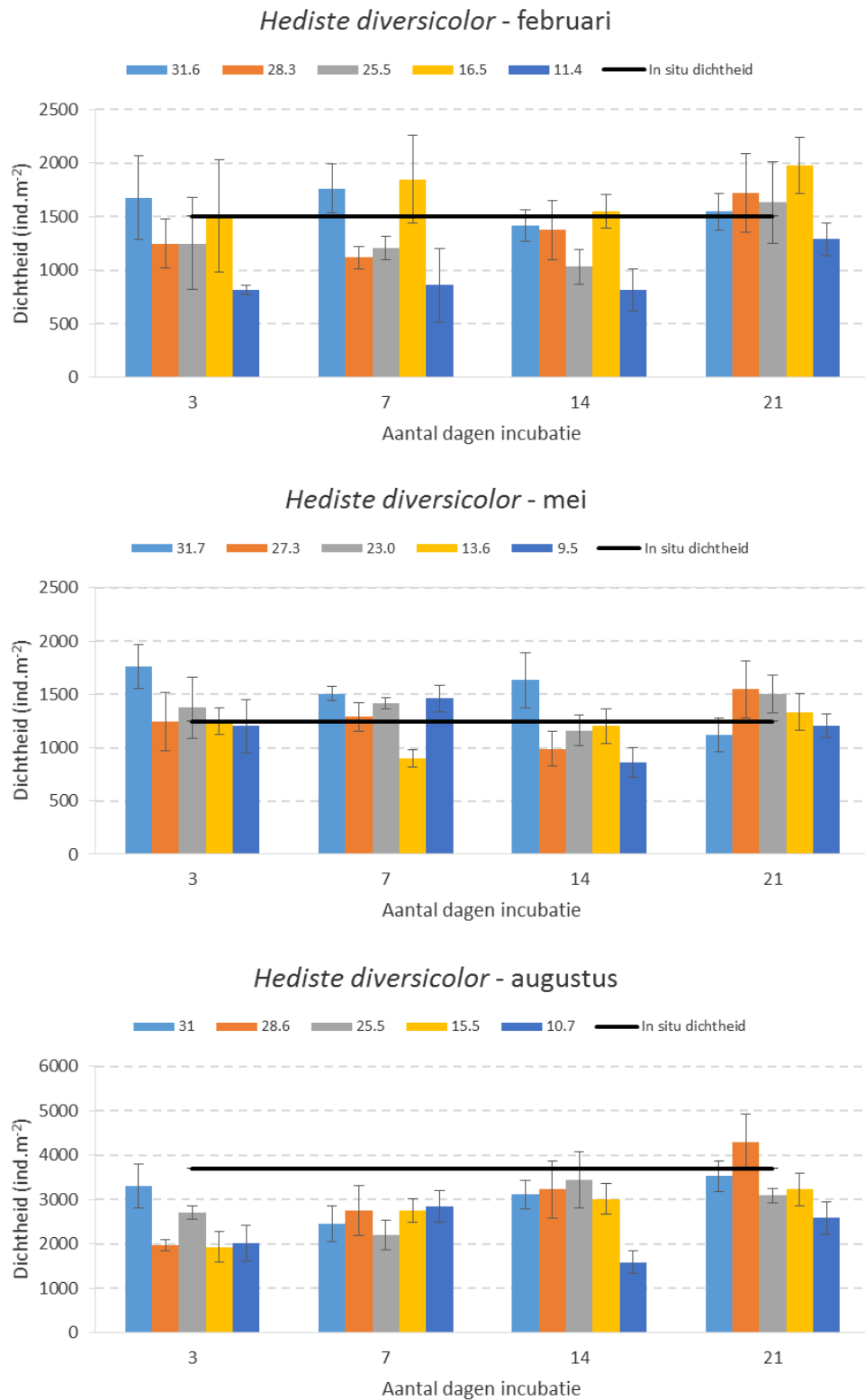
Macoma balthica

Gezien de hoge mortaliteit (~ 50% ten opzichte van de *in situ* densiteit) voor alle behandelingen na drie dagen incubatie in augustus (Figuur 6) werd het effect van saliniteit enkel geanalyseerd voor het experiment dat in mei werd uitgevoerd. Hier vonden we een significant effect van saliniteit ($p = 0,001$). Ten opzichte van de behandeling met de *in situ* saliniteit (27,3) vonden we reeds na drie dagen een afname in dichtheid van 30%, 31%, en 41% bij respectieve saliniteiten van 23,0, 13,6, en 9,5 (Figuur 6). Na 14 en 21 dagen incubatie verhoogde deze

mortaliteit tot gemiddeld 61%. Alle individuen waren net gesettelde juvenielen ('spatfall'), en de toename in dichtheid tijdens het experiment was dus vermoedelijk toe te schrijven aan het niet weerhouden van de kleinste organismen op de 1-mm zeef tijdens de eerste week van het experiment.



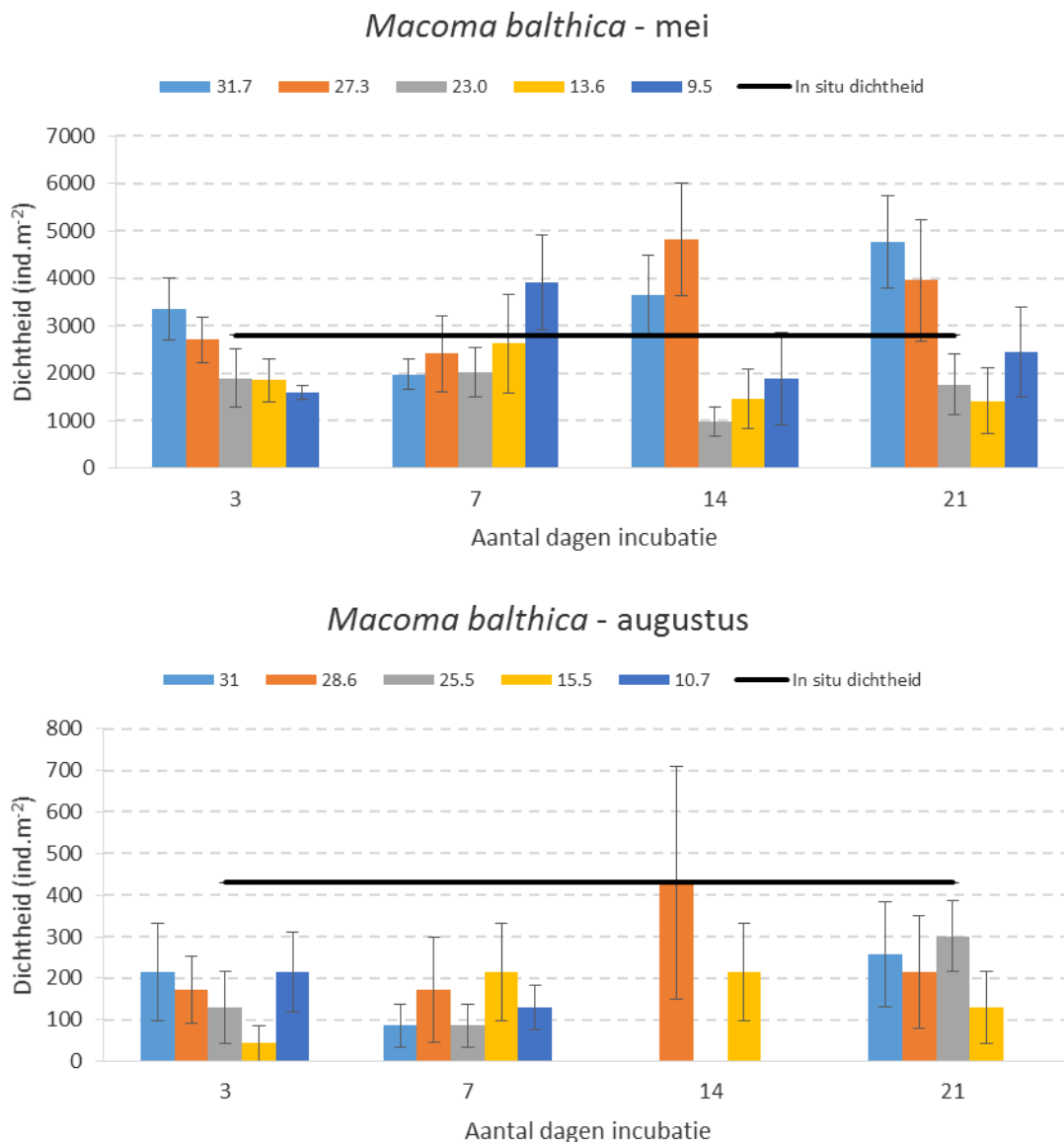
Figuur 4: Dichtheid $\pm$ SE van individuen *Heteromastus filiformis* in functie van de gemiddelde saliniteit tijdens de incubatie en van de duur van de incubatie. De horizontale lijn toont de gemiddelde dichtheid van de soort op het moment van staalname in het veld.



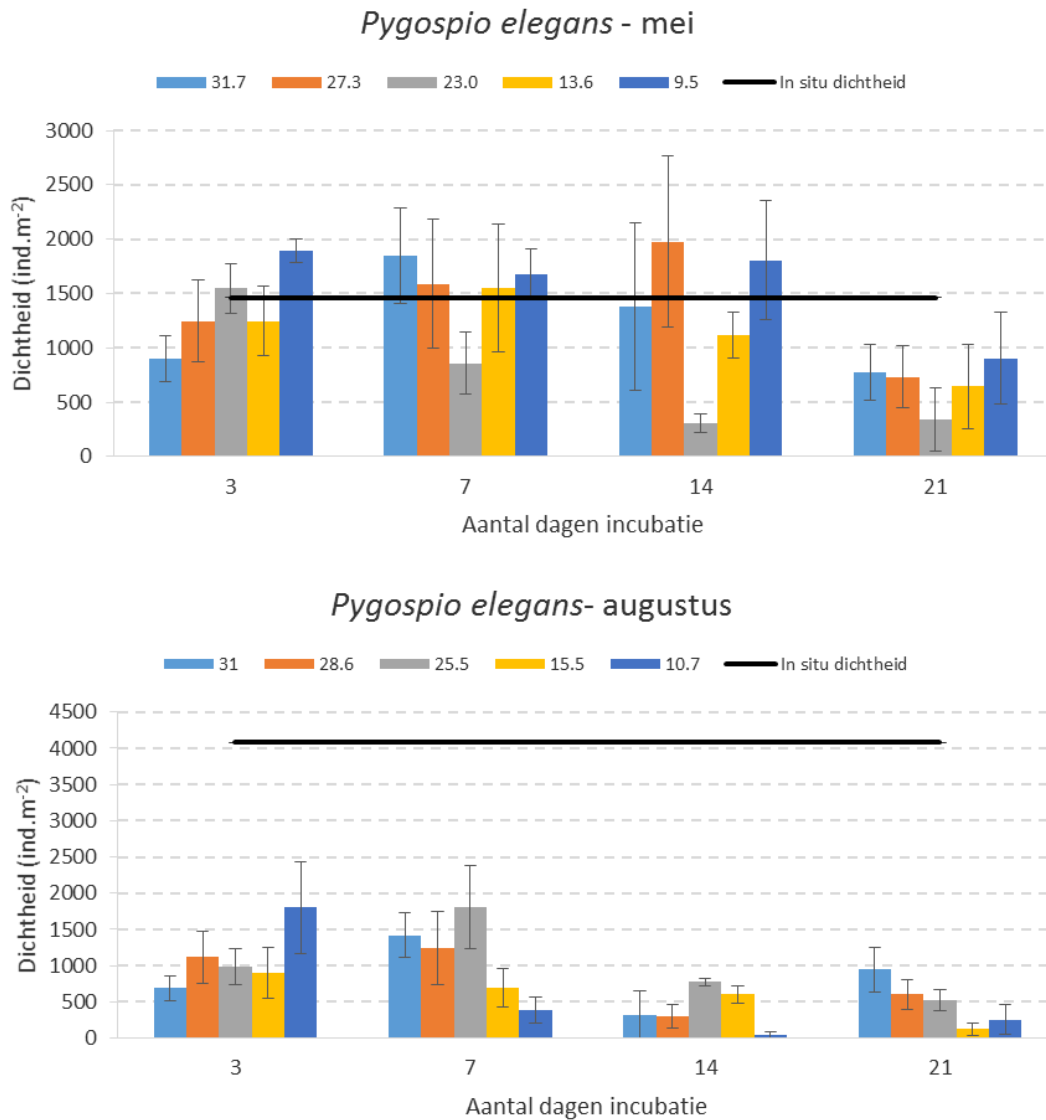
Figuur 5: Dichtheid $\pm$ SE van individuen *Hediste diversicolor* in functie van de gemiddelde saliniteit tijdens de incubatie en van de duur van de incubatie. De horizontale lijn toont de gemiddelde dichtheid van de soort op het moment van staalname in het veld.

Pygospio elegans

Gezien de hoge mortaliteit (~ 75% ten opzichte van de *in situ* densiteit) voor alle behandelingen na drie dagen incubatie in augustus (Figuur 7) werd het effect van saliniteit enkel geanalyseerd voor het experiment dat in mei werd uitgevoerd. In mei werd voor deze soort een effect van saliniteit ($p = 0,019$) en een effect van tijd gevonden ($p < 0,001$). Opmerkelijk is dat enkel bij een saliniteit van 23,0 een duidelijke afname in dichtheid in vergelijking met de behandeling met de *in situ* saliniteit (27,3) werd vastgesteld. Deze afname bedroeg gemiddeld 61% en werd gevonden vanaf 7 dagen incubatie. Na 21 dagen incubatie trad een sterke mortaliteit op in alle behandelingen.



Figuur 6: Dichtheid $\pm$ SE van individuen *Macoma balthica* in functie van de duur van en de gemiddelde saliniteit tijdens de incubatie. De horizontale lijn toont de gemiddelde dichtheid van de soort op het moment van stalname in het veld.



Figuur 7: Dichtheid $\pm$ SE van individuen *Pygospio elegans* in functie van de duur en de gemiddelde saliniteit tijdens de incubatie. De horizontale lijn toont de gemiddelde dichtheid van de soort op het moment van staalname in het veld.

Algemene conclusie

In het algemeen stellen we een effect van saliniteit op de overleving van elk van de vier onderzochte macrobenthossoorten vast. De saliniteit in het Zwin varieert seizoenaal en een effect van verzoeting moet dus afgetoetst worden ten opzichte van de effectieve *in situ* saliniteit, de duur ervan en de aanwezige populatiegroottes van de doelsoorten. De tolerantie voor een verlaagde saliniteit verschilt seizoenaal en ook tussen de vier soorten. Een hoge mortaliteit treedt voor elke soort meteen op (d.w.z. de eerst mogelijke meting na 3 dagen incubatie) bij de laagst geteste saliniteit (9,5-11,4), behalve voor *Pygospio elegans* in mei en voor *Heteromastus filiformis* in februari. Deze laatste soort blijkt over het algemeen het meest tolerant voor een verlaging in saliniteit. Pas na 21 dagen incubatie wordt een verlaagde dichtheid vastgesteld bij een afname in saliniteit van 4-5 PSU ten opzichte van de *in situ* situatie. Een verlaging van 4-5

PSU ten opzichte van de *in situ* situatie toont bij de eerst mogelijke meting (na 3 dagen incubatie) een gemiddelde daling in densiteit van *Hediste diversicolor* in augustus en van *Macoma balthica* in mei. Voor *Pygospio elegans* vinden we een gelijkaardig effect na 7 dagen incubatie. In het algemeen neemt de waargenomen mortaliteit voor elke soort toe bij langere blootstelling aan de kritieke saliniteit. Overleving van juveniele organismen is cruciaal voor de opbouw van een stabiele populatiegrootte en de voedselbeschikbaarheid voor hogere trofische niveaus. De verlaagde overleving van juveniele *Hediste diversicolor* en *Macoma balthica*, welke beide belangrijke prooien voor wadvogels en nekton zijn (Bunscoeke et al. 1996, Hampel et al. 2005, Andresen 2010), bij een saliniteit van 23-25,5 PSU in augustus (*Hediste*) en mei (*Macoma*) betekent dus dat er op middellange termijn (bv. tegen de volgende winter) minder biomassa wordt opgebouwd.

Ten slotte dient opgemerkt te worden dat de voorgestelde resultaten in dit rapport gebaseerd zijn op een labo-experiment en enkel de soorten betreft die dominant aanwezig waren in de bovenste 16 cm van het sediment. Conclusies met betrekking tot de respons van dieper levende soorten, zoals *Scrobicularia plana* en *Arenicola marina* kunnen dus niet geformuleerd worden. De resultaten en conclusies houden evenmin rekening met mogelijke saliniteitsafhankelijke interacties die *in situ* kunnen voorkomen en de overleving van een populatie mee kunnen bepalen, zoals bijvoorbeeld de verhoogde accumulatie van opgeloste metalen bij een lagere saliniteit (Blewett en Wood 2015, Ozoh 1994)

Dankwoord

De auteurs danken Ee Zin Ong, Laura Hofman, Bart Beuselinck, Tanja Bezerra, Annick Vankenhove, Thomas Bauwens en Niels Viane voor hun hulp tijdens de staalnames en/of bij de verwerking van de stalen in het laboratorium.

Referentielijst

- Agten, L., 2011. Macrobenthos and nekton communities in the Zwin nature reserve: a baseline survey for ecological assessment of intertidal habitat creation. UGent MSc thesis, 82 pp.
- Andresen, H., van der Meer, J., 2010. Brown shrimp (*Crangon crangon*, L.) functional response to density of different sized juvenile bivalves *Macoma balthica* (L.). *J Exp Mar Biol Ecol* 390, 31-38.
- Blewett, T.A., Wood, C.M., 2015. Low salinity enhances NI-mediated oxidative stress and sub-lethal toxicity to the green shore crab (*Carcinus maenas*). *Ecotoxicology and Environmental Safety* 122, 159-170.
- Braeckman, U., Provoost, P., Gribsholt, B., Van Gansbeke, D., Middelburg, J.J., Soetaert, K., Vincx, M., Vanaverbeke, J., 2010. Role of macrofauna functional traits and density in biogeochemical fluxes and bioturbation. *Mar Ecol Prog Ser* 399, 173-186.
- Bunscoeke, E.J., Ens, B.J., Hulscher, J.B., DeVlas, S.J., 1996. Why do Oystercatchers *Haematopus ostralegus* switch from feeding on Baltic tellin *Macoma balthica* to feeding on the ragworm *Nereis diversicolor* during the breeding season? *Ardea* 84a, 91-104.
- Cardoso, P.G., Raffaelli, D., Lillebo, A.I., Verdelhos, T., Pardal, M.A., 2008. The impact of extreme flooding events and anthropogenic stressors on the macrobenthic communities' dynamics. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 76, 553-565.

- Hampel, H., Cattrijsse, A., Elliott, M., 2005. Feeding habits of young predatory fishes in marsh creeks situated along the salinity gradient of the Schelde estuary, Belgium and The Netherlands. *Helgoland Marine Research* 59, 151-162.
- Kaiser, M.J, 2005. *Marine Ecology: processes, systems, and impacts*. Oxford University press, 557 pp.
- Mouthon, J., Daufresne, M., 2006. Effects of the 2003 heatwave and climatic warming on mollusc communities of the Saone: a large lowland river and of its two main tributaries (France). *Global Change Biology* 12, 441-449.
- Ozoh, P.T.E., 1994. The Effect of Salinity, Temperature and Time on the Accumulation and Depuration of Copper in Ragworm, Hediste (Nereis) Diversicolor (O.F Muller). *Environmental Monitoring and Assessment* 29, 155-166.
- Parada, J.M., Molares, J., Otero, X., 2012. Multispecies Mortality Patterns of Commercial Bivalves in Relation to Estuarine Salinity Fluctuation. *Estuaries and Coasts* 35, 132-142.
- Siegel, S., Castellan, N.J., 1988. *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. MCGraw-Hill, New York.
- Strickland, J.D.H., Parsons, T.R., 1972. *A practical handbook of sea water analysis*, 310 pp.
- Van Colen, C., De Backer, A., Meulepas, G., van der Wal, D., Vincx, M., Degraer, S., Ysebaert, T., 2010. Diversity, trait displacements and shifts in assemblage structure of tidal flat deposit feeders along a gradient of hydrodynamic stress. *Mar Ecol Prog Ser* 406, 79-89.
- Van Colen, C., Rossi, F., Montserrat, F., Andersson, M.G.I., Gribsholt, B., Herman, P.M.J., Degraer, S., Vincx, M., Ysebaert, T., Middelburg, J.J., 2012. Organism-Sediment Interactions Govern Post-Hypoxia Recovery of Ecosystem Functioning. *Plos One* 7.
- Van Colen, C., Snoeck, F., Struyf, K., Vincx, M., Degraer, S., 2009. Macrobenthic community structure and distribution in the Zwin nature reserve (Belgium and The Netherlands). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 89, 431-438.
- Van Colen, C., Verbelen, D., Devos, K., Agten, L., Van Tomme, J., Vincx, M., Degraer, S., 2014. Sediment-benthos relationships as a tool to assist in conservation practices in a coastal lagoon subjected to sediment change. *Biodiversity and Conservation* 23, 877-889.
- Verdelhos, T., Marques, J.C., Anastacio, P., 2015. The impact of estuarine salinity changes on the bivalves *Scrobicularia plana* and *Cerastoderma edule*, illustrated by behavioral and mortality responses on a laboratory assay. *Ecological Indicators* 52, 96-104.
- Ysebaert, T., Herman, P.M.J., Meire, P., Craeymeersch, J., Verbeek, H., Heip, C.H.R., 2003. Large-scale spatial patterns in estuaries: estuarine macrobenthic communities in the Schelde estuary, NW Europe. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 57, 335-355.
- Ysebaert, T., 2000. *Macrozoobenthos and waterbirds in the estuarine environment: spatio-temporal patterns at different scales*. PhD thesis university of Antwerp.